

弱光照和富营养对苦草生长的影响

黎慧娟¹ 倪乐意¹ 曹 特¹ 朱龙喜²

(1. 中国科学院水生生物研究所东湖湖泊生态系统试验站, 武汉 430072; 2. 江苏省无锡水文水资源勘测局, 无锡 214023)

摘要: 本研究通过比较在不同光照和营养(3光照×3营养)水平下栽培的沉水植物苦草(*Vallisneria spiralis* L.)的生长及生化指标,探讨了富营养水体中弱光和高营养对苦草生长的影响。结果表明:弱光对苦草生长的抑制作用不受外源营养浓度的影响;而高营养对苦草生长的影响受到弱光胁迫程度的交互作用,表现为在光照较强的45%日光下为抑制作用,光照最弱的2.5%日光下为促进作用,在光强居间的10%日光下没有明显作用。植物组织总氮、总磷、氨态氮及游离氨基酸氮含量随光照减弱而增加,而可溶性总糖和淀粉含量减少;总磷、氨态氮、游离氨基酸氮及淀粉含量随营养增加而增加。因此弱光照和过高营养均对苦草生长产生明显抑制作用,两者具有交互作用,主要表现为弱光影响了高营养的抑制作用。在本研究中,高营养对苦草生长有抑制作用,但尚不能导致铵中毒或储存碳缺乏;可能由于10%和2.5%日光下,弱光胁迫对苦草的代谢已产生很大抑制作用,限制了高营养对苦草的抑制作用。

关键词: 弱光胁迫; 营养; 苦草; 氨态氮

中图分类号: Q959.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2008)02-0225-06

近几十年来,由于湖泊富营养化,沉水植被的衰退在世界范围内大面积发生^[1-3]。国外对沉水植被的衰退机制研究较多,但主要集中于对海洋生态系统中海藻的研究,对淡水沉水植物的退化机理研究相对较少,而国内在这方面的研究也还较少。在湖泊的富营养化过程中,通常伴随着光照减弱和氮、磷等营养盐的大量输入,因此大多研究者认为光照不足是导致沉水植物衰退的主要原因,如 Short, *et al.* 和 Moore, *et al.* 研究发现富营养引起藻类大量繁殖,藻类的遮光作用对海洋沉水植物大叶藻(*Zostera marina*)的生长有严重的抑制作用,并因此影响了其种群密度^[4, 5]。但也有研究提出了其他观点,如 Mattes 和 Kreeb 认为除了藻类的遮光作用外,水体和底泥中高浓度的氮也可能是直接影响沉水植物的重要因子^[6]; Burkholder, *et al.* 实验证明大叶藻的消亡与藻类或其他因素引起的弱光照无关,而是由于水体高浓度的硝态氮引起的^[7]; Santamaria, *et al.* 研究发现 240 μE/m²·s 光照下铵对川蔓藻(*Ruppia drepanensis* Tineo)有毒害作用^[8]; van Katwijk, *et al.* 发现在光饱和条件下铵对大叶藻有毒害作用^[9]。

以上研究表明营养升高对沉水植物的胁迫作用也很明显。但是这些研究只关注了某一光照下富营养对沉水植物的影响,或因藻类的遮光作用而不能很好地比较富营养化过程中弱光照和富营养在沉水植被衰退中的贡献。

本实验的目的是研究不同光照及营养水平对沉水植物苦草生长的影响。主要探讨以下几个问题:(1)光照对苦草生长的影响;(2)营养对苦草生长的影响;(3)弱光照与富营养对苦草生长是否具有协同作用。

1 材料和方法

1.1 实验设计和方法 实验所用的苦草幼苗采自湖北保安湖,移种在50cm×50cm×75cm的玻璃缸内(内置底泥约15cm),每缸栽种50株,加自来水到75cm。置于室外进行培养,实验共进行56d。实验中分别设置了3个光照和营养水平,共9种处理,每种处理设2个重复。

不同的光照强度通过采用不同层数的遮阳网覆盖获得,高、中、低光水平分别为45%、10%和2.5%

收稿日期:2006-06-21; 修订日期:2007-01-06

基金项目:国家基金面上项目(30570280);“973”项目(2002CB412300)资助

作者简介:黎慧娟(1981—),女,湖南省郴州人;硕士研究生;主要从事高等水生植物生态学研究

通讯作者:倪乐意, E-mail: nily@ihb.ac.cn; niley1963@163.com

的水面光合有效辐射 (PAR: 400—700nm)。水上和水下光合有效辐射是采用 Li 1000 数据采集器 (Li-Cor) 的 Li 190SA 和 Li 192SA 探头于正午 12 时左右测定。晴天正午测定水面光合有效辐射在 $1100\mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右。因此高、中、低光照水平正午水下光照约分别为 495、110、 $27.5\mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。不同的营养水平通过采用不同营养水平湖泊和湖区的底泥 (高营养—武汉东湖水果湖底泥、中营养—武汉东湖汤林湖底泥和低营养—湖北大冶保安湖底泥), 并在水体中添加 $\text{NH}_4\text{-N}$ [$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$] 和 $\text{PO}_4\text{-P}$ (KH_2PO_4), 使高、中、低营养水平水柱中 $\text{NH}_4\text{-N}$ 分别为 0.60、0.30、0.05 mg/L, $\text{PO}_4\text{-P}$ 分别为 0.30、0.15、0.01 mg/L, 经常监测水中营养盐并适时补充以达到以上梯度。在试验开始前取底泥测定间隙水 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 浓度。测定方法参照国标。试验期间定期测定水体 Chl. *a* 含量。

实验结束时收集所有植物样品并测定其叶片的数目、叶的长度和根的长度。植物样品在 80℃ 烘干至恒重后测定生物量、总氮和总磷、氨态氮、氨基酸、可溶性总糖和淀粉含量。总氮采用 Buchi 339 全自动定氮仪测定的, 总磷的测定是经硝化后用钒钼黄比色法测定, 氨态氮测定采用苯次氯酸法, 可溶性总糖测定用蒽酮法, 氨基酸测定用茚三酮法, 淀粉测定参照文献 [10]。

1.2 数据分析方法 采用 SPSS 公司的 SPSS 12.0 数据分析软件 GLM 以及 One-way ANOVA 对数据进行分析。

2 结果

2.1 底泥间隙水氮、磷含量及水体 Chl. *a* 含量

试验所用低、中、高营养底泥间隙水 $\text{NH}_4\text{-N}$ 平均分别为: 2.62、5.45、8.61mg/L; $\text{NO}_3\text{-N}$ 平均分别为: 0.38、0.24、0.21mg/L; $\text{PO}_4\text{-P}$ 平均分别为: 0.00、0.05、0.24mg/L, 差异显著 (表 1)。试验期间水体

Chl. *a* 含量很低, 几乎为零。

2.2 植物生长指标

实验开始时苦草平均每株长约 25cm, 干重约为 0.08g, 实验结束时苦草长度均在 50cm 以上, 除了弱光和低营养组生物量较低为 0.13g DW/株外, 其他条件下生物量均在 0.2g DW/株以上, 可见不同处理组苦草都有明显生长, 表明设置弱光水平都在苦草光补偿点以上。结果表明遮光对苦草生物量有极显著抑制, 中低光下苦草生物量分别仅为高光处理下的 44%—70%、15%—43% (图 1)。营养对生物量没有显著作用, 主要是由于不同光照下营养升高对苦草生物量呈现从抑制到促进的不同作用: 如营养增加抑制了高光组植物生物量 ($p < 0.05$), 使高营养组植物生物量只有低营养组的 74%; 而营养增加却又提高低光组植物生物量, 使低光和高营养组植物生物量达到低光和低营养组苦草生物量的 213% (图 1、表 1)。统计分析表明营养和光的相互作用显著 ($p < 0.05$), 表现为弱光下高营养不表现出对生长的抑制作用。

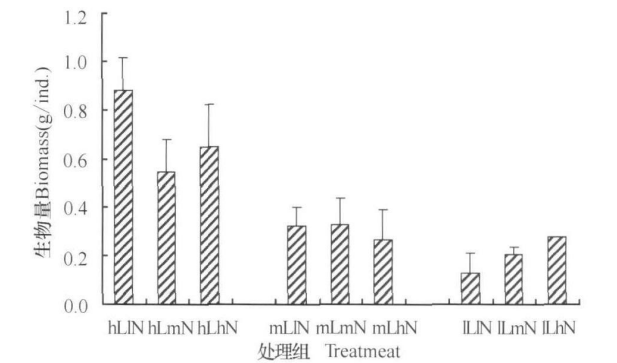


图 1 光照和营养对苦草生物量的影响
Fig 1 The effect of light and nutrition on the biomass of *V. natans*
h, m, l= 高, 中, 低; L, N= 光照, 营养; 下同
h, m, l= high, medium, low; L, N= light, nutrition; the same as follows

表 1 间隙水氮、磷浓度

Tab 1 The concentrations of nitrogen and phosphorus nutrients (mg/L) in the pore-water					
处理组 (Treatment)			$\text{NH}_4\text{-N}$	$\text{NO}_3\text{-N}$	$\text{PO}_4\text{-P}$
高光照	低营养	hLN	2.48±0.17	0.05	0.00±0.00
	中营养	hLmN	5.36±0.13	0.20±0.03	0.06±0.03
	高营养	hLhN	9.00±1.56	0.16±0.06	0.24±0.09
中光照	低营养	mLN	2.46±0.15	0.03±0.01	0.00±0.00
	中营养	mLmN	5.77±0.33	0.20±0.01	0.06±0.02
	高营养	mLhN	8.50±0.25	0.23±0.01	0.25±0.08
低光照	低营养	lLN	2.92±0.25	0.04±0.03	0.01±0.00
	中营养	lLmN	5.20±0.04	0.32±0.08	0.05±0.01
	高营养	lLhN	8.32±0.11	0.24±0.02	0.23±0.02

弱光和高营养对苦草根的长度均有极显著抑制, 两者的交互抑制作用明显($p < 0.001$): 如高光低营养组植物根最长, 平均可达 20cm, 而低光高营养组植物根最短, 仅为高光低营养组的 43%; 中营养

与高营养处理中根长差异不大。在高、中和低光下中营养和高营养中根长均为低营养时的 60%、50%、40% 左右(表 2、图 2)。

表 2 光照和营养对苦草生长指标及植物体内化合物含量影响的方差检验

Tab. 2 Analysis of variance of <i>V. natans</i> growth and tissue total nitrogen, total phosphorus, ammonium, free amino acid, soluble sugar and starch responses with measurements										
方差来源 (Source of variation)	变 量 (Variables)									
	根长 (LR)	叶数 (NL)	叶长 (LL)	生物量 (Biomass)	总氮 (TN)	总磷 (TP)	氨氮 (NH ₄ -N)	游离氨 基酸氮 (FAA)	可溶性 总糖 (SS)	淀粉 (Starch)
光照 Light	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
营养 Nutrition	0.000	0.161	0.047	0.318	0.870	0.000	0.000	0.000	0.102	0.000
光照 × 营 养 L × N	0.000	0.003	0.000	0.050	0.004	0.198	0.024	0.000	0.931	0.026

注: 加粗表示显著差异($p < 0.05$)
Note: Bold indicates significant effect ($p < 0.05$); LR, length of roots; NL, number of leaves; LL, length of leaves; TN, total nitrogen; TP, total phosphorus; FAA, free amino acid; SS, soluble sugar

光照对苦草叶数有显著影响($p < 0.001$), 中光组 and 低光组植物叶数分别仅为高光组的 66.4% 和 60.9%(图 2)。而营养对叶数无显著作用($p > 0.1$), 与光照和营养对生物量的作用相似。两者也有显著的交互作用($p < 0.01$)(表 2)。高光处理时高营养苦草叶数有 6% 的抑制作用($p < 0.5$); 中光处理时营养对叶数无显著作用($p > 0.5$), 而低光处理时营养增加导致叶数增加($p < 0.01$), 高营养比低营养下叶数增加了 51%(图 2)。可见光照水平改变影响了营养的作用。

($p < 0.001$), 与对上述其他生长指标的作用相似, 表现为不同光照影响营养的作用方向: 高光组高营养对叶长有抑制作用($p < 0.001$), 高营养比低营养时苦草叶长减少 15%; 中光组营养对叶长无影响($p > 0.05$); 而低光组高营养增加叶长($p < 0.001$), 高营养比低营养时叶长增加了 55%(表 2、图 2)。苦草在 10% 日光下叶片最长, 平均为 84.3cm。

2.3 植物总氮、总磷、氨态氮、游离氨基酸、可溶性总糖及淀粉含量

遮光组苦草组织中的总氮($p < 0.001$)和总磷($p < 0.001$)的含量均有极显著增加, 随着光照强度的减弱, 苦草组织中的总氮的含量由 3.0% 增至 3.6%, 中光和低光组植物总氮含量比高光组分别增加了 10% 和 6%(表 2、图 3)。高光组和中光组植物间总磷含量无显著差异($p > 0.5$), 但它们与低光组间的总磷含量均有显著差异($p < 0.001$), 低光组总磷含量比高光组增加了 21%—58%(表 2、图 3)。这表明营养升高对苦草总氮含量无显著影响($p > 0.05$), 但导致总磷的含量升高, 总磷三种营养水平间均有显著差异($p < 0.001$); 中营养组较低营养组苦草总磷含量增加了 52%—67%, 高营养比中营养及低营养组苦草总磷含量分别增加 47%—88% 和 124%—196%。光照和营养对总氮含量影响有交互作用($p < 0.05$), 而对总磷的含量无显著交互作用($p > 0.05$)(表 2、图 3)。

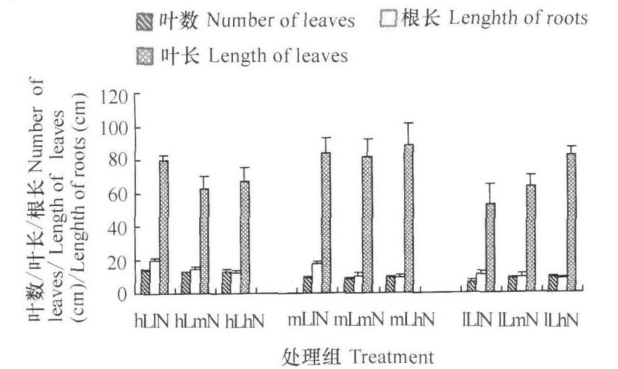


图 2 光照和营养对苦草叶数、叶长和根长的影响
Fig. 2 The effect of light and nutrition on the number of leaves, the length of leaves and the length of roots of *V. natans*

光照对苦草叶长有显著作用($p < 0.001$), 而营养对叶长也有一定的影响($p < 0.05$), 两者的交互作用显著

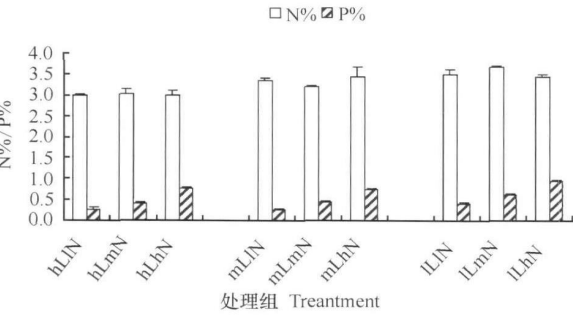


图3 光照和营养对苦草总氮、总磷含量的影响
Fig. 3 The effect of light and nutrition on the concentrations of total nitrogen and total phosphorus of *V. natans*

苦草组织氨态氮、游离氨基酸含量的变化趋势相同。遮光和营养升高都导致组织铵和氨基酸显著增加 ($p < 0.001$), 光和营养有显著的交互作用(表2), 表现在遮光减少了高营养的作用。低光使苦草组织铵和氨基酸含量比高光处理中分别高出58%—124%和20%—89%(图4)。高光高营养组苦草组织氨态氮和游离氨基酸含量比高光低营养组分别高出60%和114%, 而低光高营养组苦草组织氨态氮和游离氨基酸含量只比低光低营养组分别高出13%和47%, 表明低光环境下高营养所导致的铵和氨基酸增长较高光下少(图4)。

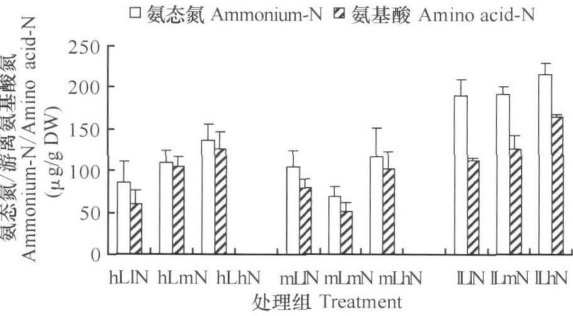


图4 光照和营养对苦草氨态氮和游离氨基酸氮含量的影响
Fig. 4 The effect of light and nutrition on the concentrations of ammonium-N and free amino acid of *V. natans*

遮光显著降低苦草淀粉含量 ($p < 0.001$): 低光处理使苦草淀粉含量较高光处理时下降了81%—164%(表2、图5)。而营养升高显著增加淀粉含量 ($p < 0.001$): 高光高营养组和低光高营养组苦草淀粉含量分别比高光低营养组和低光低营养组增加了30%和64%。光照对可溶性总糖含量有显著影响 ($p < 0.001$), 虽然在高光和中光处理中植物的可溶性总糖相差不大, 但低光处理下可溶性总糖较中光下降降低了82%—89%。营养对可溶性总糖含量均

无显著影响($p > 0.5$), 营养与光照无显著交互作用(表2、图5)。

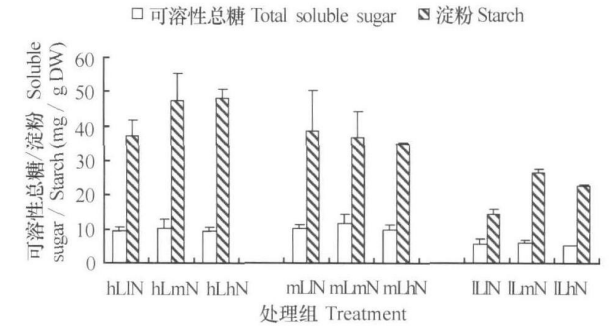


图5 光照和营养对苦草可溶性总糖和淀粉含量的影响
Fig. 5 The effect of light and nutrition on the concentrations of soluble sugar and starch of *V. natans*

3 讨论

苦草是一种基生型植物, 不能形成冠层, 具有较低的 $K_{0.5}$ (达1/2最大光合速率时的最低光照)^[11]。Blanch, *et al.* 实验测定美洲苦草 *V. americana* 光补偿点为 $26 \mu\text{E} / \text{m}^2 \cdot \text{s}^{[12]}$; 苏文华等报道另一种苦草 *V. gigantean* 的光补偿点和光饱和点分别为 $9.4 \mu\text{E} / \text{m}^2 \cdot \text{s}$ 、 $200 \mu\text{E} / \text{m}^2 \cdot \text{s}^{[13]}$; 陈洪达也报道过苦草等8种沉水植物的光补偿点在26—137 k (相当于 0.52 — $2.74 \mu\text{E} / \text{m}^2 \cdot \text{s}$) 范围内^[14], 因此本研究所设置高、中和低光照水平在中午时间相应的光饱和点上, 以及光饱和点和光补偿点间, 平均光强可能在饱和点和补偿点之间。从生物量变化来看, 各光照水平下苦草生物量都有增加, 因此, 所设置光照水平都在光补偿点之上。

本研究结果表明, 光照对苦草生长有显著影响, 随着光照减弱, 苦草生长明显受到抑制, 而营养对苦草生长的影响很大程度上受到光照的交互作用影响。这表现为高光照下, 高营养抑制苦草生长; 在低光照下, 高营养时苦草生长反而相对较好; 在中等光照下, 不同营养处理对苦草生长无明显影响。

与本研究结果不同的报道有, Cronin 和 Lodge 发现在35%和7%日光下高营养对眼子菜 (*Potamogeton amplifolius*) 的生长都有促进作用, 且高营养比强光照对眼子菜的生长促进作用更大^[15]。分析与本研究结果不同的原因是由于所设置的营养水平范围不同。该实验中不同光照下植物组织总氮含量均随着营养水平的升高而显著增加。因此, 在低营养处理时, 很可能氮不足抑制了眼子菜的生长。而在本研究中, 植物组织总氮含量远远高于满足沉水植物生长需求的最低浓度($\text{N } 1.3\%$)^[16], 且不随营养水

平的升高而增加, 表明本研究苦草不存在氮不足的问题。

Vojtškov, *et al.*^[17] 发现根长在富营养条件下变短, 植物应对环境变化会调整资源在根和茎叶间的分配, 使更多的资源分配到与生产力有关的组织器官中^[18]。本研究发现在低光处理下, 营养升高导致苦草根长变短, 叶长和叶数增加, 地上部分生物量增加, 与上述研究结果相一致。而在高光处理下, 随营养升高苦草根长变短, 叶长和叶数却都没有相应增加, 生物量下降。这表明苦草根长的变短不是由于植物体资源分配的调整, 而是由于高营养对苦草生长的抑制作用。以上结果表明不同光照下营养对生长的影响方式可能差别很大。

由叶长、叶数和生物量等生长指标来看, 光照显然比营养对苦草生长的影响更大。从相互作用程度看: 光照基本是独立作用, 而营养的作用方式和阈值会在很大程度上受光照强度影响而改变。

与氮含量不同, 本研究中苦草磷含量随底泥营养水平的升高而显著增加, 远远高于 Gerloff 提出的生长最低需求浓度 (P 0.13%)^[16]。但对比 Madsen 的研究, 不同磷浓度处理下, 伊乐藻磷含量从 0.54% 增加到 1.76% 时, 仍生长较好, 其相对生长率也无显著变化^[19]。因此, 本研究中苦草磷 (0.26%—0.94%) 可能还不至于抑制其生长。

本研究中虽然高营养处理没有导致苦草组织中总氮含量显著增加, 但导致氨态氮和游离氨基酸氮含量增加, 与生长受抑制的结果相符^[20, 21]。有研究表明氨态氮积累到 0.6 mg/g 才可能导致毒害作用 (曹特未发表数据), 本研究中苦草组织氨态氮含量还远远不到此阈值, 所设置铵浓度还在苦草的耐受范围之内, 所以植物主要表现出生长和生化胁迫症状而不是中毒。本研究高营养处理没有导致可溶性总糖及淀粉含量显著下降, 表明苦草生长不是由于组织碳储存不足所引起的。在以往研究中发现营养升高导致活性氧胁迫^[20], 我们推测高光处理下抗氧化酶系统和氨基酸累积对高营养的响应可能显著消耗苦草的能量, 因此导致生长下降。本研究高光照高营养组苦草生长受到抑制, 但尚没有出现如 van Katwijk, *et al.*^[9] 发现的植株叶片坏死的现象。

光照减弱使高营养对苦草生长抑制作用下降和消失, 可能是由于光照不足时, 光合作用活性下降导致的能量缺乏成为生长的和代谢的主要限制因子。Minotta 和 Pinzauti 发现营养只有在光照充足时才对山毛榉 (*Fagus sylvatica* L.) 生长有促进作用^[23]。

Barko, *et al.* 进一步认为其他生态因子只有在足够的光照下才能起作用^[24]; 而 Evans, *et al.* 也认为低的潜在生长率会抑制植物体对外界营养的生理反应^[25]。这些观点进一步说明了光对营养作用的重要性。至于本研究中苦草为什么在低光高营养条件下生长反而相对较好, 可能是由于生态因子间的补偿作用, 我们对其机制还缺乏解释。

由本研究得出的重要结论是: 弱光照和高营养均能对苦草生长产生抑制, 两者有交互作用, 主要是弱光影响高营养的抑制作用。本研究中高营养处理主要对苦草生长有抑制作用, 尚不能导致铵中毒或储存碳缺乏; 水下光照低于 10% 水面光照后, 弱光照成为苦草生长的主要限制因子, 富营养不再表现出抑制作用。

参考文献:

- [1] Orth R J, Moore K A. Chesapeake Bay: an unprecedented decline in submerged aquatic vegetation [J]. *Science*, 1983, **222**: 51—53
- [2] Livingston R J, McGlynn S E, Niu X. Factors controlling seagrass growth in a gulf coastal system: water quality and light [J]. *Aquat. Bot.*, 1998, **60**: 135—159
- [3] Seddon S, Connolly R S, Edyvane K S. Large-scale seagrass die back in northern Spencer Gulf, South Australia [J]. *Aquat. Bot.*, 2000, **66**: 297—310
- [4] Short F T, Burdick D M, Kaldy J E K. Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina* [J]. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**: 740—749
- [5] Moore A K, Wetzel L R. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems [J]. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2000, **244**: 1—28
- [6] Mattes H, Kreeb K. Die Nettophotosynthese von Wasserpflanzen, insbesondere *Potamogeton densus*, als Indikator für die Verunreinigung von Gewässern [J]. *Angew. Botanik*, 1974, **48**: 287—297
- [7] Burkholder J M, Mason K M, Glasgow H B. Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiments [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1992, **81**: 163—178
- [8] Santamaría L, Dias C, Hootsmans M J M. The influence of ammonia on the growth and photosynthesis of *Ruppia drepanensis* Tineo from Donana National Park (SW Spain) [J]. *Hydrobiologia*, 1994, **275/276**: 219—231
- [9] van Katwijk M M, Vergeer L H T, Schmitz G H W, *et al.* Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina* [J]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, **157**: 159—173
- [10] Dirk L M A, Alexander R V K, Dick V, *et al.* Galactomannan, soluble sugar and starch mobilization following germination of *Trigone Ua foenum-graecum* seeds [J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 1999, **37** (1): 41—50

- [11] Titus J E, Adams M S. Coexistence and the comparative light relations of the submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx [J]. *Oecologia*, 1979, **40**: 273—286
- [12] Blancha S J, Ganf G G, Walkera K F. Growth and recruitment in *Vallisneria americana* as related to average irradiance in the water column [J]. *Aquat. Bot.*, 1998, **61**: 181—205
- [13] Su W H, Zhang G F, Zhang Y S, *et al.* The photosynthetic characteristics of five submerged aquatic plants [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, **28**: 391—395 [苏文华, 张光飞, 张云孙, 等. 5种沉水植物的光合特征. 水生生物学报, 2004, **28**: 391—395]
- [14] Chen H D. The effect of irradiance in the water column on the aquatic plants in Lake Donghu [J]. *Hubei Fishery*, 1990, **3**: 20—24 [陈洪达. 武汉东湖水下光照强度对水生植物的影响. 湖北渔业, 1990, **3**: 20—24]
- [15] Cronin G, Lodge D M. Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes [J]. *Oecologia*, 2003, **137**: 32—41
- [16] Gerloff G C, Kromholz P H. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants [J]. *Limnol. Ocean.*, 1966, **11**: 529—537
- [17] Vojskovů L, Munzarová E, Votruba O, *et al.* Growth and biomass allocation of sweet flag (*Aorus calamus* L.) under different nutrient conditions [J]. *Hydrobiologia*, 2004, **518**: 9—22
- [18] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology* [M]. New York: Springer, 1998
- [19] Madsen T V, Cedergreen N. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream [J]. *Freshw. Biol.*, 2002, **47**: 283—291
- [20] Cao T, Ni L Y, Xie P. Acute biochemical responses of a submersed macrophyte *Potamogeton zosterifolius* L. to high ammonium in an aquarium experiment [J]. *J. Freshw. Ecol.*, 2004, **19**: 279—284
- [21] Smolders A J P, den Hartog C D, van Gestel C B L, *et al.* The effects of ammonium on growth, accumulation of free amino acid and nutritional status of young phosphorus deficient *Stratiotes aloides* plants [J]. *Aquat. Bot.*, 1996, **53**: 85—96
- [22] Kronzucker H J, Britto D T, Davenport R J, *et al.* Ammonium toxicity and the real cost of transport [J]. *Trends in Plant Sci.*, 2001, **6**: 335—337
- [23] Minotta G, Pirzauti S. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings [J]. *Forest Ecol. Manag.*, 1996, **86**: 61—71
- [24] Barko J W, Smart R M, McFarland D G. Interactive effects of environmental conditions on the growth of submerged aquatic macrophytes [J]. *J. Freshw. Ecol.*, 1991, **6**: 199—207
- [25] Evans C A, Miller E K, Friedland A J. Effects of nitrogen and light on nutrient concentrations and associated physiological responses in birch and fir seedlings [J]. *Plant Soil*, 2001, **236**: 197—207

RESPONSES OF *VALLISNERIA NATANS* TO REDUCED LIGHT AVAILABILITY AND NUTRIENT ENRICHMENT

LI Hui-Juan¹, NI Le-Yi¹, CAO Te¹ and ZHU Long-Xi²

(1. Donghu Experiment Station of Lake Ecosystems, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072;

2. Wuxi Reconnaissance Bureau of Hydrology and Water Resource, Wuxi 214023)

Abstract: The effects of light and nutrient availability, 3 (light) × 3 (nutrient), on growth and N, P and C concentrations of *Vallisneria natans* were investigated in a microcosm experiment. Growth of *V. natans* decreased with increased light limitation. Inhibition of increased nutrient loading on the growth of *V. natans* was observed only in high light treatments, while in medium light treatments there were no significant effects of nutrient enrichment on growth, and the growth of *V. natans* increased with nutrient enrichment in low light treatments. Low light intensity increased the concentrations of tissue total nitrogen, total phosphorus, ammonia-N and free amino acid-N but lowered tissue soluble sugar and starch concentration. The concentrations of total phosphorus, ammonia-N, free amino acid-N and starch increased with nutrient enrichment. The results indicated that both low light availability and high nutrient availability influenced the growth of *V. natans* significantly, and that there were interactions between them, showing effects of nutrient enrichment depend on the light availability. Growth inhibition in nutrient enrichments was mainly caused by decreased biomass, but not ammonia toxicity or carbohydrates deficiency. Since the growth of *V. natans* was severely inhibited by light insufficient in medium and low light treatments, there was no more suppression of nutrient enrichment on growth.

Key words: Low-light stress; Nutrient; *Vallisneria natans*; Ammonia-N