第16卷 第1期　　水生生物学报　　Vol. 16, No. 1
1992 年 3 月　　ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA　　Mar., 1992

几种高等水生植物的克藻效应

俞子文　孙文浩　郭克勤　余叔文
（中国科学院上海植物生理研究所，上海 200032）

提　　要

研究了水花生、水浮莲、满江红、紫萍、浮萍和西洋菜对雷氏衣藻的相生相克关系，并和水葫芦的作用进行了比较。试验指出前五种水生植物对雷氏衣藻表现了克制作用，但它们的克藻效能不如水葫芦强。西洋菜没有克制作用，甚至稍有促进效应。从水花生、水浮莲、水葫芦的种植水中得到的分泌物粗提物，都显示了对雷氏衣藻的抑制效应，进一步证实了有相生相克关系的存在。试验结果说明高等水生植物对藻类的克制作用似有一定的普遍性，在水生生态系统的形成和演替过程中可能起着重要的作用。

关键词　相生相克效应，水花生，水浮莲，满江红，紫萍，浮萍，水葫芦，西洋菜，雷氏衣藻。

植物之间的相生相克现象（Allelopathy）已广为研究[12]，但高等水生植物对藻类的相生相克作用报道不多，只有 Hasler 等[10]，宝月等[7]，Van Aller 等[13]对几种主要是沉水或挺水高等植物的研究。大槻晃[6]曾经观察到漂浮高等水生植物水葫芦对五种藻类有不同程度的抑制效应，他推测可能有克藻的分泌物存在，但没有证明。作者在上海环浜的生物治理试验中也观察到这一效应[2]，并实验证明水葫芦是通过向水体分泌某些化学物质对藻类起克制效应的[1-3]。其它漂浮水生植物是否也具有此种作用？我们选用水花生、水浮莲、满江红、紫萍、浮萍等五种漂浮水生植物和挺水植物西洋菜为材料，以水葫芦作参比，研究了他们与藻类的相生相克关系。

材 料 和 方 法

植物材料　水花生（又名抗旱莲子草，*Alternanthera philoxeroides*），水浮莲（又名大薸，*Pistia stratiotes*），满江红（*Azolla imbricata*），浮萍（*Lemna minor*）和水葫芦（又名凤眼莲 *Eichhornia crassipes*）等采自上海郊区，紫萍（*Spirodela polyrhiza*）引自江苏植物所，西洋菜（又名水田芥，*Nasturtium officinale*）引自北京农业大学。除西洋菜外，其它材料均在控制环境条件的玻璃房内培养，自然光照，温度 25±3℃，相对湿度 70—80%。西洋菜在人工气候室内培养，温度 15±2℃，相对湿度 65—75%，以氙灯为光源，光强 300μmolm^{-2}s^{-1}。每天光照 12h。

藻种　雷氏衣藻（*Chlamydomonas reinhardi*，水生-122），来自中国科学院水生生物研究所藻类研究室。先将斜面培养的藻种转入无菌营养液培养 4—6d，然后再接种到盛有营养液的大水箱里，敞开条件下驯化培养几代后供试验用。高等水生植物和藻种的培养均采用经修改的、稀释 10 倍的 Hoagland 培养液[1]。

1990 年 7 月 25 日收到。

克藻试验装置 五种漂浮水生植物的栽培和试验方法基本同前文[1]。先在塑料箱(415 × 285 × 200mm)内盛营养液培养衣藻,待它长到一定密度后,栽入水生植物。水花生和水浮莲每箱移栽的植物鲜重为250g,水量为20L;满江红、紫萍和浮萍鲜重为125g,水量为10L;各水生植物移栽量均占水体重量1.25%。处理组水面一半有植物覆盖,另一半敞开;对照组一半模拟遮光[1]。试验过程中不同时期取样测定藻密度(以光密度OD_{662}表示)。

为了有利于西洋菜的生长和繁殖,采用网架法培养。搪瓷缸(285 × 190 × 50mm)底部两端垫两根 ϕ20mm 玻璃管,将以不锈钢网板制成长方体扁盒(275 × 175 × 45mm)搁置在玻璃管上。摘取带叶片的西洋菜茎段,平置于盒底,营养液略浸没茎段。隔周替换一次营养液。培养两周后,植株挺拔,叶茂根长、鲜重约为150g,可供试验用。试验时将西洋菜连同网盒一起挂于藻液中,盒底低于水面5mm。其它试验方法同上。衣藻生长量用752C型分光光度计测定藻液光密度表示之。

种植水克藻试验 取上述水花生、水浮莲、水葫芦克藻效应试验终止时的各组种植水,分别过滤,添加矿质营养元素后接种衣藻,起始OD_{662}为0.04(叶绿素量约1200mg/m^3)。各组分别盛于100ml三角瓶中,每瓶50ml,用普通滤纸封口。对照组为蒸馏水配制的营养液,营养水平和接藻量与处理组一致。在25±2℃,80μmolm^{-2}s^{-1}荧光灯照光12h条件下培养7d,测定衣藻叶绿素a量[5]。

根系分泌物提取试验 分别取水花生、水浮莲和水葫芦种植水各200ml,加等体积经纯化的乙醚提取分泌物两次,合并提取液,用无水$CaCl_2$干燥,然后置40℃水浴中蒸发溶剂,再用无水乙醚定容至100μl。用微量移液器吸取不同量的提取物浓缩液,滴加于直径为1.1cm小圆片滤纸上,待溶剂挥发尽后,平置在盛于ϕ6cm玻璃培养皿内的Bold修改的Bristol琼脂培养基[8]上,再滴加15μl衣藻液(OD_{662}为0.2)。培养条件同上,96h后测定各滤纸上的藻细胞叶绿素a量,与溶剂对照相比,求出克制率。

根系附着藻细胞叶绿素a测定 按分光光度法[5]略加修改。取植物根系用滤纸吸干,各称取2.5g,切成1cm长,用20ml90%丙酮浸泡根段,振荡3min,放置暗箱1.5—2h,过滤提取液,取4ml,比色测定;另取4ml,加等体积正己烷萃取两次,收集己烷相,蒸干加90%丙酮定容至4ml。叶绿素a和脱镁叶绿素a有疏水基团植醇存在,因而很快转入己烷相,而去植醇的叶绿素a酸酯和脱镁叶绿素a酸酯较亲水,仍留在丙酮相[4]。用752型分光光度计测定丙酮提取液和己烷提取液的663nm和750nm处消光值。加1滴1mol/L盐酸后,再测665nm和750nm处消光值,计算叶绿素a和脱镁叶绿素a量[5],用差值法求出叶绿素a酸酯和脱镁叶绿素a酸酯量。

结 果

1. 水花生、水浮莲的克藻效应及其与水葫芦的比较 水花生、水浮莲与水葫芦一样都有快速生长的特点,但前两者的生长量较水葫芦小。为了使三种水生植物在相同的鲜重条件下具有相近的覆盖面积和遮光效应,以便进行比较,特意培养和挑选枝多叶茂的水花生,个大体壮的水浮莲以及株形较矮小的水葫芦为试验材料。

图 1 表明，水花生、水浮莲都有克藻效应，但它们使水变清的速率略慢于水葫芦，快慢趋势与它们的生物量多少是一致的。据测定水葫芦鲜重日增加量约为 35g，水花生和水浮莲均约为 8.3g。试验中观察到栽植水花生和水浮莲的处理组，前 3d 藻类浓度有超过对照的趋势，以后才显现克制效应。水葫芦也常常出现这一现象[1]，不过在这一试验中没有观察到。

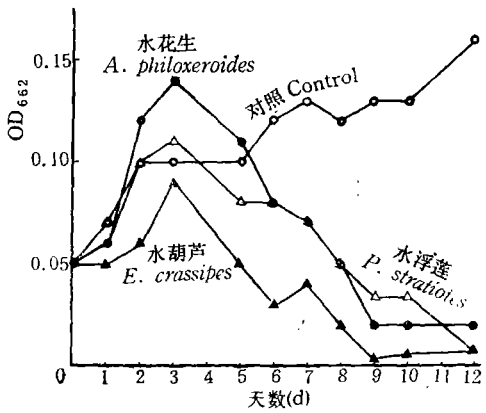


图 1　水浮莲、水花生和水葫芦的克藻作用

Fig. 1　Allelopathic effects of A. *philoxeroides*, P. *stratiotes* and E. *crassipes* on algae

藻液起始浓度不同时三种水生植物克藻速率有何变化？设置三种藻液起始浓度为 0.025、0.050、0.100（光密度），放养同样鲜重的水生植物，每天取样测定藻液光密度，绘制时间变化曲线。在三种藻浓度下，水生植物所显示的克藻作用趋势相同（图略）。由图解估计而得不同藻浓度下三种水生植物发生 50% 克藻率所需的时间示于表 1。在高浓度藻液中的三种植物发生 50% 抑制率所需时间都比中、低浓度中的长 3—4d。可以清楚地看到三种植物克藻率大小次序是水葫芦、水浮莲、水花生。

表 1　不同藻类浓度下三种水生植物发生 50% 抑藻率所需的时间（d）

Tab. 1　Time (days) required for 50% inhibition of the alga (*Chlamydomonas reinhardi*) by three aquatic plants under different algal concentrations

藻类起始光密度 Initial OD_{662} of algal culture	水花生 *A. philoxeroides*	水浮莲 *P. stratiotes*	水葫芦 *E. crassipes*
0.025	7.5	6.5	5.5
0.050	7.0	7.0	5.0
0.100	11.5	10.5	8.0

2. 满江红、紫萍和浮萍的克藻效应　这三种都是叶小根短、生物量较少的水生植物，植物鲜重约为水花生、水浮莲的一半就能覆盖水面。为使水重对放养植物鲜重的比例一定，故水体容量也减半。试验进行 7d，结果（图 2）指出，三种植物也都有克制藻类生长的效应，其克藻作用的强弱次序为满江红、紫萍、浮萍。

3. 西洋菜与衣藻生长的关系　西洋菜是一种喜冷水生植物，适生温度 10—15℃，故试验在 15℃ 下进行。此温度下藻类生长较慢（对照）。藻液中移栽西洋菜后，2d 内藻密度上升，高于对照（图 3）；试验第 5d，藻密度比对照高 80%。此结果表明，西洋菜对衣藻生长无克制作用，甚至还有促进生长作用。在水箱藻液搅混前后分别测定其光密度，得出处理组藻体沉淀率为 33.9%，而对照为 66.7%，处理比对照低一倍，说明种植西洋菜后，衣藻活力增强。

4. 水花生、水浮莲种植水的克藻效应及其与水葫芦的比较　不用水生植物本身，而只

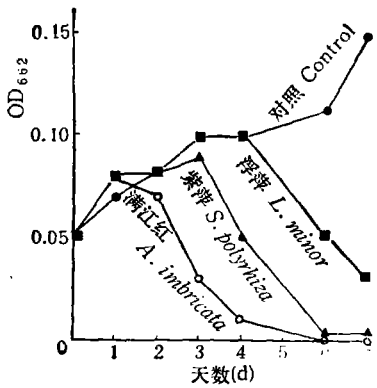


图 2 满江红、紫萍和浮萍的克藻效应
Fig. 2 Allelopathic effects of A. *imbricata*, S. *polyrhiza* and L. *minor* on algae

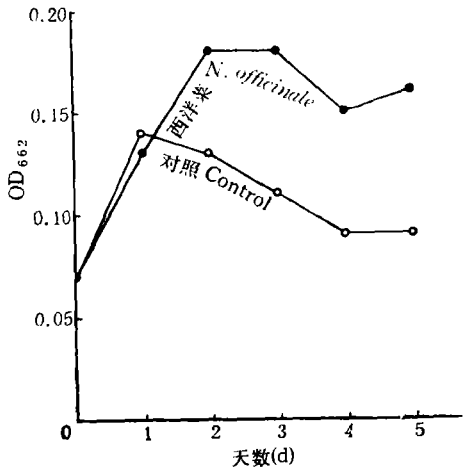


图 3 西洋菜对藻类生长的促进效应
Fig. 3 Stimulative effect of N. *officinale* on the growth of algae

用它们的种植水来进行克藻试验，结果见表 2。从表 2 看出水葫芦种植水有显著的克藻作用，而水花生和水浮莲种植水没有或基本没有显示克藻效应，和前述试验似有矛盾。物植相生相克存在着浓度效应，浓度达一定阈值才出现克制作用，阈值之下可能还会出现促进生长现象。种植水在静态培养藻类的条件下，未显现克制效应，可能是由于其中分泌物含量不够的缘故。提取分泌物进行试验结果，说明这一推测是对的。

表 2 三种水生植物种植水的克藻效应（静态培养 7d）

Tab. 2 Inhibitory effects of culture water of three aquatic plants on algae (static culture for seven days)

植 物 Plant	叶绿素 a Chlorophyll a ($100mg/m^3$)	抑制率 % of inhibition
对 照 Control	81.4	0
水花生 *A. philoxeroides*	77.9	4.4
水浮莲 *P. stratiotes*	81.3	0
水葫芦 *E. crassipes*	16.8	79.3

5. 水花生、水浮莲根系分泌物的克藻效应及其与水葫芦的比较 图 4 结果显示水葫芦根系分泌物有极显著的克藻作用，水花生、水浮莲根系分泌物在较低浓度（$20\mu ldisc^{-1}$）下抑制率为负值，即表现促进作用；在较高浓度（$>40\mu ldisc^{-1}$）下，也出现显著的克藻作用。克藻效应大小次序和以植物本身做试验时所得结果一致。这个试验说明，水花生和水浮莲也是通过根系分泌物来克制藻类生长，不过其功效要比水葫芦低。

6. 水花生、水浮莲与水葫芦根系附着物比较 试验中观察到，三种植物都使水变清，可是它们的根系所显示的颜色不同。水葫芦根系的颜色为淡紫色或灰白色，而水花生和水浮莲根系的颜色为黄绿色，其上附生着藻细胞，水浮莲的叶柄基部也附有膜状的藻体。

测定三种植物根系附着藻细胞的叶绿素量，结果(表 3)指出，水花生根系附着藻细胞的叶绿素 a 量最高、水浮莲其次，水葫芦很少。叶绿素 a 降解产物的量，远远超过叶绿素 a 的量。水花生、水浮莲的叶绿素 a 降解产物主要是脱镁叶绿素 a，叶绿素酸酯也不少，这两者都比水葫芦的高得多。水葫芦的主要是脱镁叶绿素 a 酸酯，它和其它三种加起来的量远比水花生，水浮莲相应的量少。

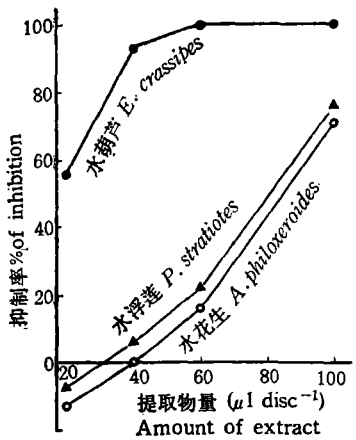


图 4　水花生、水浮莲和水葫芦根系分泌物的克藻效应
Fig. 4　Allelopathic effects of root exudates from *A. philoxeroides*, *P. stratiotes* and *E. crassipes* on *C. reinhardtii*

用少量蒸馏水浸泡根系，振荡至根发白，取浸泡液在显微镜下观察，看到水花生根系浸泡液中有大量藻细胞破裂后形成的不规则的色素体碎片，少数衣藻在游动；水浮莲的情况基本相同，游动衣藻数量比水花生的少些；水葫芦的根系浸泡液中有少量死细胞的碎片，其中有些已褪去绿色，难得找到完整的衣藻细胞，即有也不游动。水花生、水浮莲根系上都有能游动的活藻，而水葫芦没有，说明水葫芦的克藻效能比其它两种植物强。

表 3　三种水生植物根系附着藻体叶绿素含量 ($\mu g/g \cdot Fw$)

Tab. 3　Chlorophyll contents in algae living on the root system of three aquatic plants

	叶绿素 a Chl a	脱镁叶绿素 a Phe a	降解叶绿素 a 降解物 Decomposed Chl a	
			叶绿素 a 酸酯 Chlorophyllide a	脱镁叶绿素 a 酸酯 Pheophytinide a
水花生 *A. philoxeroides*	16.6	40.2	20.4	0
水浮莲 *P. stratiotes*	9.5	19.6	4.3	0.3
水葫芦 *E. crassipes*	0.9	2.3	1.5	5.2

讨　论

植物之间的相互作用包括竞争和相生相克两个方面。前者包括对水、矿质养料和光等因素的竞争，后者则指通过释放化学物质而产生影响。两者常同时存在，由于难于区别，后者常受忽视。

在自然水域中，常可见到生长水生植物的地方，水色相对比较澄清，藻类生长较少。一般都把它的原因归之于光和矿质养分的竞争而未加深究。本文所设计的水生植物克藻试验装置，处理组一半水面敞开，对照组除一半敞开外，另一半采用模拟遮光，故试验中基本排除了光竞争的因素。水中种植水生植物后，矿质养料被吸收而减少，但在前文中已证明[1]，短期试验中，营养的竞争不是藻类受水葫芦抑制的原因。几种水生植物中，水葫芦生长最快，吸收营养也最多，水葫芦处理组中营养因素已证明不是藻类生长受抑制的原因，

则其它几种生长不如水葫芦快的植物当然更是如此。植物克藻试验结果指出，五种水生植物和水葫芦一样也有克藻效应，即通过化学分泌物来发生作用；从种植水中提取分泌物，进行克藻效应试验的结果进一步证明了这一点。水葫芦、水花生、水浮莲、满江红、紫萍及浮萍都是我国常见的漂浮水生植物，它们都有克藻效应，说明高等水生植物的这一效应有一定的普遍性。

Molisch[11] 最初为 Allelopathy 提出的定义是指由一植物通过向外界环境释放某种或某些化合物，对另一些植物发生有害或有利的作用。但后来人们一度把它局限在有害的一面[12]。目前人们仍照 Molisch 原意理解 Allelopathy。从本试验结果可以看出"相生相克"两方面的意义：1)不同植物种产生的分泌物对同一受体植物产生不同影响，如五种飘浮水生植物的分泌物对衣藻产生抑制作用，而西洋菜对衣藻没有抑制作用，甚至稍有促进作用。2)是浓度效应，分泌物在一定低浓度下可能表现为促进作用，而当浓度达一定阈值后，产生克制作用[9]。水花生、水浮莲表现了这一效应（图 1，图 3，）。在以前的试验中观察到水葫芦的分泌物也有这一效应[1]。

水生植物与藻类生长的相互关系中，既有竞争光、营养的一面，也有相生相克的关系，其中包括藻类分泌物对植物的影响，或植物分泌物对藻类的影响。关于藻类之间、藻类对动物的相生相克效应已有许多报道[12]，而藻类对高等水生植物的相生相克却少见报道。藻类繁生可能大量附着在沉水植物体和飘浮植物的根系上，对高等植物生长不利，也可能有分泌物对高等植物产生毒害作用，高等植物对此也必然有防卫或反击机制，本试验结果正显示了这一点。藻类间的相生相克在藻类的演替过程中所起的作用已经比较明确，然而高等水生植物与藻类相生相克在水生生态系统的形成和演替过程中所起的作用尚少阐明。从本研究结果推测，这方面的作用显然是存在的，值得重视。

湖泊富营养化是一个世界性的环境问题。高等水生植物克藻效应的研究，为控制藻类繁生展现了新的前景。一方面人们可以利用多种多样水生植物，建立人工复合水生生态系统，直接以植物分泌的克藻物为天然除藻剂，改善水质、改善景观。这方面的应用已在上海环浜的治理试验中取得了显著的效益[2]。另一方面，深入研究水生植物克藻分泌物的化学结构和性质，有可能找到并进一步人工合成新的、高效的、专一性强的、能自然降解的除藻剂。

参 考 文 献

[1] 孙文浩、俞子文、余叔文，1988。水葫芦对藻类的克制效应，植物生理学报，**14**(3)：294—300。

[2] 孙文浩，俞子文、余叔文，1989。城市富营养化水域的生物治理和凤眼莲抑制藻类生长的机理，环境科学学报，**9**(2)：188—195。

[3] 孙文浩、俞子文、郜根福、余叔文，1990。凤眼莲无菌苗培养及其克藻效应，植物生理学报，**16**(3)：305—309。

[4] 姚南瑜，1987。藻类生理学。318—321 页。大连工学院出版社。

[5] 宋仁元等译(美国公共卫生协会等)，1985。水和废水标准检验法(第 15 版)。901—904 页。中国建筑工业出版社。

[6] 大槻晃，1984，ホテイアオイによる水質迴復一水質及びプランクトンの變化，國立公害研究所研究報告，第 52 號，79—94。

[7] 寶月 欣二、岡西 良治、菅原 久枝，1960。植物プテントンと大形水生植物との拮抗的関係について，陸水學雜誌，**21**：124—130。

[8] Bold, H. C., 1949. The morphology of *Chlamydomonas chlamydogama*, sp Nov., *Bull Torrey Bot Club*,

76: 101—108.

[9] Buta, J. G., Spaulding, D. N. and Reed, A. N., 1987. Differential growth responses of fractionated turfgrass seed leachates, *Horiscience*, 22(6): 1317—1319.

[10] Hasler, A. D. and Jons, E., 1949. Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plant on algae and rotifers, *Ecol.*, **30**: 359—364.

[11] Molisch, H., 1937. Der Einfluss einer Pflanze auf die audere- Allelopathie, Fischer, Jena.

[12] Rice, E. L., 1974. Allelopathy. Academic Press, New York.

[13] Van Aller, R. T., Pessoney, G., Rogers, V. A., Watkins, E. J. and Leggett, H. G., 1985. Oxygenated fatty acids: a class of allelochemicals from aquatic plants. pp. 337—386. In "The Chemistry of Allelopathy" (Thompson, A. C. Ed.), Am. Chem. Society. Washington D. C.

ALLELOPATHIC EFFECTS OF SEVERAL AQUATIC PLANTS ON ALGAE

Yu Ziwen, Sun Wenhao, Guo Keqin and Yu Shuwen

(*Institute of Plant Physiology, Academia Sinica, Shanghai* 200032)

Abstract

The allelopathic effects of *Alternanthera philoxeroides, Pistia stratiotes, Azolla imbricata, Lemna minor, Spirodela polyrhiza* and *Nasturtium officinale* against algae were examined compared with those of *Eichhornia crassipes*. The alga, *Chlamydomonas reinhardi*, was selected as the object of inhibition. Under experimental conditions in which the light competition was eliminated, the former five species all exerted an inhibitory effect on the growth of *C. reinhardi*. This effect of *A. philoxeroides* or *P. Stratiotes* was not so strong as that of *E. crassipes*. In the case of *Nasturtium officinale*, no inhibition but even a stimulation was observed. The crude extracts of exudate from the water in which *A. philoxeroides* or *P. stratiotes* had been cultured were strongly inhibitory to the growth of the *C. reinhardi*. It seems that the allelopathic effect of higher aquatic plants on algae was a somewhat common phenomenon which might play an important role in the formation and succession of aquatic ecosystem.

Key words Allelopathy, *Alternanthera philoxeroides, Pistia stratiotes, Azolla imbricata, Lemna minor, Spirodela polyrhiza, Nasturtium officinale, Chlamydomonas reinhardti*