

DOI: 10.3880/j.issn.1004-6933.2015.02.004

水生植物-生物膜体系的生态功能与 互作机制研究进展

吕小央^{1,2}, 张松贺^{1,2}, 刘凯辉^{1,2}, 韩冰^{1,2}, 郭川^{1,2}

(1. 河海大学环境学院, 江苏南京 210098;

2. 河海大学浅水湖泊综合治理与资源开发教育部重点实验室, 江苏南京 210098)

摘要:水生植物是水生态系统的重要组成部分,是生物膜的天然载体,水生植被的恢复有利于提高水体生物膜面积。与非生物介质相比,水生植物与微生物间存在附着互作机制,一方面水生植物能为微生物提供附着场所和营养物质,其产生的化感物质对附着微生物的种类和数量有影响;另一方面,附着微生物也会对水生植物生长产生促进或遏制作用。另外,指出水流和水质对水生植物及生物膜的形成、结构以及群落组成产生重要影响;水生植物和生物膜作为一个复杂互作体系,是水生态系统的基本单位,相关植物表面-表面生物膜体系特征及其对水体中碳、氮等要素的转化及污染物的去除机制相关研究,将是今后水生态研究过程中的重点方向之一。

关键词:生物膜;水生植物;水流;生态效应;互作机制

中图分类号:X17 文献标志码:A 文章编号:1004-6933(2015)02-0020-06

Advances in ecological function and interaction mechanism of aquatic macrophyte-biofilm system

LYU Xiaoyang^{1,2}, ZHANG Songhe^{1,2}, LIU Kaihui^{1,2}, HAN Bing^{1,2}, GUO Chuan^{1,2}

(1. College of Environment, Hohai University, Nanjing 210098, China;

2. Key Laboratory of Integrated Regulation and Resource Development on Shallow Lakes, Ministry of Education, Nanjing 210098, China)

Abstract: Being the key component of aquatic ecosystem, the aquatic macrophyte is a natural carrier of biofilm. The restoration of aquatic macrophyte contributes to the increase of water area of biofilm. Compared with the non-biological medium, there were a complex interaction mechanism between the aquatic macrophyte and the microbe. On one hand, aquatic macrophyte provide the attachment sites and nutrients for the microbe, and the allelochemicals emerged from the aquatic macrophyte have an effect on the types and quantity of attached microbe; on the other hand, the attached microbe can promote or restrain the growth of aquatic macrophyte. Additionally, flow and water quality can have important effects on the formation, structure and the composition of community of aquatic macrophyte and biofilm. As a complex interaction system, aquatic macrophyte and biofilm is the fundamental unit of water ecosystem. The study on the characteristics of plant surface-surface biofilm system and its role on the transformation of carbon, nitrogen and other elements in water, and the pollutants removal mechanism should be one of the directions of water ecological research in the future.

Key words: biofilm; aquatic plants; flow; ecological effect; interaction mechanism

基金项目:国家自然科学基金(51379063);江苏省自然科学基金(BK2012413)

作者简介:吕小央(1991—),女,硕士研究生,研究方向为生态修复工程。E-mail: xiaoyang91414@163.com

通信作者:张松贺,副教授。E-mail: shzhang@hhu.edu.cn

生物膜又称附着微生物、固着微生物,是由多种不同功能的微生物自身产生的胞外聚合物包围而形成,且附着在生物及非生物固体介质表面、具有代谢活性的群落^[1-2],在生物地理化学过程、水体与其他界面间物质和能量交换过程中起重要作用^[3]。与生物膜相关的研究属于微观研究范畴,对生物膜的研究依赖于现代微观分析技术的发展。科学家们从使用显微镜发现细菌,到20世纪40年代认为微生物常常聚集到固体表面以群聚的方式生存,始终对微生物的存在方式没有统一的认识。直到1978年 Costerton 等^[4]的研究组在多年研究自然水体微生物聚集方式的基础上提出了生物膜的概念。近20多年来,随着显微镜、电镜、三维成像、特异分子荧光菌株、分子报告和生物膜培养等多种技术的发展和运用,对生物膜的认识逐步加深与生物膜相关的研究迅速成为微生物学、医学及污水处理等多个领域的热点。

当前,对自然水体中非生物介质表面的生物膜研究较多,从其组成、形态结构以及生态作用等方面做了十分详细的研究,然而对生物介质表面生物膜的研究仍不深入。笔者在对前人研究自然水体生物膜成果进行简要回顾的基础上,对水生植物表面生物膜的研究现状进行较为详细的总结。

1 自然水体生物膜的形态结构及生态作用

生物膜不是一个单一的、无定形的集合体,而是一个复杂的、具有一定功能的生物集合体^[5]。Neu 等^[6]和 Battin 等^[3]发现,自然水体河床表面生物膜的形成通常包括以下过程:细菌与固体界面的物理接触(吸附)、通过化学反应紧密结合到界面、形成微克隆、多个微克隆间接接触、形成生物膜等。成熟的生物膜通常由自养和异养微生物组成,膜内部通常具有较为复杂的微观结构(如包括蘑菇形的结构及输水通道等),外部为波纹状或者在水流作用下形成丝状饰带漂浮在水体中,这些结构有利于生物膜与外部环境间进行物质和能量交换^[7]。

目前,国内外学者对自然水体生物膜的生态作用做了较多的研究,发现生物膜对水体中的氮、磷具有较强的去除效果^[8-9]。宋玉芝等^[8]在研究中发现生物膜对氮的去除效果与氮浓度密切相关,水体中氮浓度高,去除效果好,半个月对水体中TN的累积去除率可达60%。笔者前期在研究水生植物对氮循环的影响时发现,无沉积物水槽系统中沉水植物对水体氮的吸收量远远小于系统氮的损失量,间接表明系统中的微生物在氮代谢过程中起着重要作用^[10]。同时,自然水体生物膜还能有效吸附水中的

有机污染物质,并且生物膜在吸附苯酚、对硝基苯酚的过程中表现出对酸、碱的缓冲能力,具有两性表面特性^[11-14]。Peter 等^[15]发现河床生物膜中微生物的生物多样性影响着其功能,生物多样性越高对碳代谢的能力越强。另外,河床生物膜的一些属性还能作为反映水生态重建效果的重要指示指标^[16]。

水环境中存在的痕量有毒重金属会对水生生态和人类健康造成危害,而研究发现生物膜对水体中的痕量重金属具有富集作用^[17]。对此,董德明等^[18-22]做了大量研究。通过研究自然水体生物膜对多种重金属(Co, Ni, Cu, Pb, Cr等)的吸附过程发现,生物膜对重金属的吸附过程符合Langmuir吸附等温曲线,并且对不同重金属的吸附能力不同;同时研究中还发现生物膜对重金属的吸附能力还受生物膜成分、pH值、有机物(如聚丙烯酸、有机氯类农药等)的影响^[18-22]。另外,董德明等^[23-25]还研究了生物膜胞外聚合物对重金属的吸附作用,证明了生物膜的胞外聚合物对重金属也具有吸附作用。但目前在这方面的研究主要集中在生物膜对重金属的吸附规律以及影响因素上,对其微观机理以及重金属对生物膜的微观结构的影响等方面研究较少,因此有必要从微观及生态学角度做进一步研究。

2 水生植物-生物膜体系特征及功能

当前研究表明,生物膜广泛分布于水体中的如石块、河床、矿物颗粒等非生物物质及水生动、植物表面等生物体与水体界面上^[26-27]。然而与非生物介质相比,水生植物具有较多的特殊性。它们不仅能从水体中直接吸收营养元素(污染物质)、吸附水体的悬浮物、固着沉积物以及为水生动物提供食物、栖息和产卵场所^[25,28],还可通过光合作用(如沉水植物)释放氧气,在水生植物叶片-生物膜-水界面形成“好氧”微环境以及在根际沉积物中形成耦合“好氧-厌氧-缺氧”微环境,对水体中碳、氮等要素的转化有着较大影响^[26,29]。Eriksson 等^[27]在研究中发现,与无植物对照区相比,光照下沉水植物种植区具有较高的氧和 NO_2^- ,而在黑暗下则消耗氧和 NO_2^- 。因此,他们认为沉水植物与其生物膜间的协同作用对水体中 $\text{NH}_3\text{-N}$ 的转化具有重要作用。而近年来的一些研究也证实了这种猜想。Körner^[30]发现沉水植物生物膜包含硝化与反硝化细菌,并且对水体中有机和无机化合物的转化效率比水体中游离细菌的效率高得多。同时,Wei 等^[31]也发现在3种漂浮植物根际中的氨氧化菌群体中氨氧化细菌占主导地位,且氨氧化细菌的丰度比氨氧化古细菌的高。在对人工湿地系统的研究中发现,控制挺水植物的生物膜

的量 and 生长速度可以显著改善人工湿地污水处理效率^[32]。可见水生植物及其生物膜是水体自净化系统的重要组成部分,其生态功能是无法替代的。

水生植物是水体生态系统的重要组成部分,是生物膜的天然载体。水生植物-水界面上通常附着大量微生物。前人研究结果显示,在湿地系统中 1 m 的空间尺度上,约有 6% 的藻类和细菌生物量存在于浮叶和挺水植物生物膜内,且 1 m² 植物生物膜内微生物的密度通常是 1 m³ 水体的两个数量级,在沉水植物密集区域生物膜的生物量可能会超过植物本身^[33-34]。另外,Thorén^[35]在研究一个湿地系统时发现,植物生物膜内 37% 的细菌是有活性的,而水体中仅有 4% 的细菌具有活性;占主导地位的沉水植物 *E. canadensis* 生物膜系统对尿素的转化率与表层沉积物的转化率相近。因此水生植物数量的降低,直接影响着生物膜的空间分布。然而,目前对水生植物-生物膜体系微观作用机制相关的文献资料较少,当前的研究主要从宏观角度分析了生物膜对水生植物的影响及水生植物-生物膜系统的相关功能。

2.1 水生植物对生物膜中微生物的影响

与非生物介质生物膜相比,水生植物生物膜具有较大的特殊性。比如,沉水植物不仅能够分泌有机物为表面生物膜内的微生物提供有机碳源,还能在光照下进行光合作用,释放氧气,引起微生物膜的“微环境”(DO、氧化还原电位、pH 值等)发生变化。Tsuchiya 等^[36]发现水体中芦苇生物膜群落结构与湖水中的浮游微生物群落结构有较大区别。Cai 等^[37]指出,与环境条件相比,沉水植物的不同生长状态对其表面附着微生物群落结构的影响更大。

在水生植物-生物膜体系中,水生植物对附着微生物的作用主要体现在以下几个方面^[38]:①水生植物组织能为藻类、细菌和原生动物提供栖息地。②在根区形成有氧区域,为好氧微生物群落提供了适宜的生长环境,而根区以外则适于兼氧、厌氧微生物群落的生存,进行反硝化和有机物的厌氧降解,使不同的微生物各得其所,发挥相辅相成的作用。③根系分泌物为附着微生物提供碳源和营养物质,植物能够运输营养物质以及氧气到其根部来促进植物根际环境微生物的生长和新陈代谢并以此来加强其生物转化作用。Karjalainen 等^[39]对 3 种水生植物 *Elodea* (伊乐藻), *Myriophyllum* (狐尾藻) 和 *Lobelia* (半边莲) 的根系分泌物进行的研究也表明,它们可以通过根系分泌有机碳源,并且可以增加微生物生物量(ATP)和微生物的活性(leucine uptake)。常会庆等^[40]将 3 种植物(黄花水龙、凤眼

莲、伊乐藻)的根系分泌物加入接种的氮循环微生物和光合细菌中培养,结果表明:这 3 种水生植物粗分泌物对光合细菌都起到了促进生长的作用,而对于氮循环微生物却有不同的作用效果:分泌物对氨化菌和反硝化菌生长有促进作用,但是对于亚硝化菌和反硝化菌表现出抑制的作用,而且不同水生植物的分泌物对微生物作用的大小也有差异。然而,一些植物的分泌物也会对生物膜产生抑制作用。Hempel 等^[41]发现沉水植物穗花狐尾藻分泌的酚类物质能够抑制藻类、蓝藻细菌和异养细菌的生长。④植物种类影响微生物的数量和种类。研究表明^[42],湿地系统中不同植物的根区微生物数量不同。

2.2 生物膜对水生植物的作用

生物膜也能影响水生植物生长。生物膜内的微生物对有机物及无机氮等具有较强的代谢能力,能够为沉水植物提供有机复合物和二氧化碳,促进营养物质循环,且部分微生物还能抑制水生植物有害微生物的生长^[28,43]。然而,过厚的生物膜会对沉水植物产生不利影响。宋玉芝等^[44-45]发现湖泊中沉水植物叶片表面生物膜的过量生长会影响植物的光合作用,从而降低植物的生长速率。这种作用可能与生物膜在大型沉水植物表面形成一个高氧、高 pH、低二氧化碳的“微环境”以及削弱到达植物表面的光照和营养物浓度等因素有关^[46]。富营养化湖泊中生物膜的过量生长通常对沉水植物的恢复起阻遏作用,被认为是沉水植物消亡的重要原因之一^[47]。因此,深入分析不同水环境条件下生物膜的形成、分布及其对水生植物,尤其对沉水植物的影响,是高效恢复水生态系统的基础。

2.3 水流对生物膜的影响机制

水流是影响水体生物膜形成、结构与微生物群落组成的最主要因素之一^[48]。水流作用有助于将营养物质和氧气输送到生物膜,影响生物膜的生长以及微生物群落的演替,水流流态的变化能提高生物膜中微生物的多样性^[7,49]。在高流速水体中,生物膜的厚度比低流速水体中的要小,因而低流速下更有利于提高生物膜生物量^[3]。另外,水流紊动强度的增大能够增加生物膜内细菌的丰度以及对溶解性有机碳的消耗量^[50]。Rusconi 等^[51]利用激光共聚焦扫描显微镜研究了水流对生物膜的影响,发现水体中丝状生物膜的形成与二次流的强度具有较大关系。

水生植物常常受到各种水流如波浪及风生流等的影响,水生植物也能改变水流的流态^[52-53]。Dodds 等^[54]发现水生植物能够改变河流水流速度、影响溶解性有机物迁移以及为其他生物提供微生

境。Eriksson^[26]的研究表明,适当的水流对植物和生物膜的作用是积极的,水流作用促进了沉水植物表面生物膜的反硝化作用及对碳的代谢。然而,过高的流速容易对水生植物产生机械损伤,甚至导致植物死亡^[28]。因此,水流条件对水生植物-生物膜体系具有较大的影响。在进行水生态修复过程中不仅要考虑水流、水质对水生植物生长的影响,还要注重研究如何高效发挥水生植物-生物膜体系的生态功能。

3 展望

综上所述,自然水体中生物膜具有重要的生态功能,其分布、结构和功能备受关注,在水生生态系统中水生植物-生物膜通常是一个复杂的互作体系。因此,随着研究的深入,研究领域将从非生物介体生物膜的形成过程、微观结构和群落组成以及对外界因素的响应等方面^[55-56],逐步扩展到水生植被生物膜的空间分布、理化性质及功能等方面;由用单一的固着微生物、植物进行生态效果研究,逐步发展到将植物及其生物膜作为一个体系来进行研究。从体系角度分析问题,将有利于深入分析水生植物-生物膜体系在水生生态系统中的作用、功能及影响因素,是理解水生植物-生物膜在水体自净、污染治理及生态修复中作用的前提,是提高水生态修复和污染治理效果的基础。因此,进一步研究不同水质、水流条件下水生植物表面附着微生物微观结构、微生物多样性、功能以及其作用机制,对水体生态修复具有重要意义,也将是今后研究的重点方向之一。

参考文献:

[1] DAVEY M E, O'TOOLE G A. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics [J]. *Microbiol Mol Biol Rev*, 2000, 64 (4): 847-867.

[2] 李鱼,董德明,刘亮,等. 自然水体生物膜及其在水环境中的作用 [J]. *环境科学动态*, 2004 (4): 16-19. (LI Yu, DONG Deming, LIU Liang, et al. Research on natural biomembrane and its function under aquatic environment [J]. *Environmental Science Trends*, 2004 (4): 16-19. (in Chinese))

[3] BATTIN T J, KAPLAN L A, NEWBOLD J, et al. Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream mesocosms [J]. *Nature*, 2003, 426 (6965): 439-442.

[4] COSTERTON J W, STEWART P S, GREENBERG E P. Bacterial biofilms: a common cause of persistent infections [J]. *Science*, 1999, 284 (5418): 1318-1322.

[5] RAO T P G, VENUGOPALAN V P, NAIR K V K. Biofilm

formation in a freshwater environment under photic and aphotic conditions [J]. *Biofouling*, 1997, 11 (4): 265-282.

[6] NEU T R, LAWRENCE J R. Development and structure of microbial biofilms in river water studied by confocal laser scanning microscopy [J]. *FEMS Microbiol Ecol*, 1997, 24 (1): 11-25.

[7] BESEMER K, SINGER G, LIMBERGER R, et al. Biophysical controls on community succession in stream biofilms [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2007, 73 (15): 4966-4974.

[8] 宋玉芝,秦伯强,高光. 附着生物对富营养化水体氮磷的去除效果 [J]. *长江流域资源与环境*, 2009, 18 (2): 180-185. (SONG Yuzhi, QIN Boqiang, GAO Guang. Removal effects of periphyton on nitrogen and phosphorus in the eutrophic water body [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2009, 18 (2): 180-185. (in Chinese))

[9] 申禹,李玲. 天然水体中生物膜对磷的吸附动力学特征 [J]. *环境科学学报*, 2013, 33 (4): 1023-1027. (SHEN Yu, LI Ling. Kinetic characteristics of phosphorus adsorption on surface coatings in natural water [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2013, 33 (4): 1023-1027. (in Chinese))

[10] WANG Peifang, WANG Chao, WANG Xiaorong, et al. The effect of hydrodynamics on nitrogen accumulation and physiological characteristics of *Vallisneria spiralis* L in eutrophicated water [J]. *Afri J Biotechnol*, 2008, 7 (14): 2424-2433.

[11] HEADLEY J V, GANDRASS J, PERU K M, et al. Rate of sorption of contaminants in river biofilm [J]. *Environ Sci Technol*, 1998, 32: 3968-3973.

[12] 翦英红,范宁伟,王海刚. 自然水体中生物膜对苯胺的吸附作用研究 [J]. *吉林化工学院学报*, 2007, 24 (4): 20-21. (JIAN Yinghong, FAN Ningwei, WANG Haigang. Study on adsorption of aniline by the biofilms in naturalwater [J]. *Journal of Jilin Institute of Chemical Technology*, 2007, 24 (4): 20-21. (in Chinese))

[13] 郑娜,董德明,花修艺,等. 自然水体生物膜对苯酚及对硝基苯酚的热力学吸附 [J]. *吉林大学学报:理学版*, 2007, 45 (2): 315-319. (ZHENG Na, DONG Deming, HUA Xiuyi, et al. Characteristics of thermodynamic adsorption of phenol and p-nitrophenol onto natural surface coatings [J]. *Journal of Jilin University: Science Edition*, 2007, 45 (2): 315-319. (in Chinese))

[14] WRITER J H, RYAN J N, BARBER L B. Role of biofilms in sorptive removal of steroidal hormones and 4-nonylphenol compounds from streams [J]. *Environ Sci Technol*, 2011, 45 (17): 7275-7283.

[15] PETER H, YLLA I, GUDASZ C, et al. Multifunctionality and diversity in bacterial biofilms [J]. *PLOS ONE*, 2011,

- 6(8): e23225.
- [16] MA Muyuan, LIU Jingling, WANG Xuemei. Biofilms as potential indicators of macrophyte-dominated lake health [J]. *Ecotoxicol*, 2011, 20:982-992.
- [17] 董德明, 李鱼, 花修艺, 等. 自然水体生物膜对铜、锌、镉的富集作用[J]. *科学技术与工程*, 2002, 2(3): 61-62. (DONG Deming, LI Yu, HUA Xiuyi, et al. The enrichment of Cu, Zn and Cd on freshwater surface coatings developed in natural aquatic environments [J]. *Science Technology and Engineering*, 2002, 2(3): 61-62. (in Chinese))
- [18] 董德明, 纪亮, 花修艺, 等. 自然水体生物膜吸附 Co, Ni 和 Cu 的特征研究 [J]. *高等学校化学学报*, 2004, 25(2): 247-251. (DONG Deming, JI Liang, HUA Xiuyi, et al. Studies on the characteristics of Co, Ni and Cu adsorption to natural surface coatings [J]. *Chemical Journal of Chinese Universities*, 2004, 25(2): 247-251. (in Chinese))
- [19] 李鱼, 董德明, 花修艺, 等. 湿地水环境中生物膜吸附铅、镉能力的研究 [J]. *地理科学*, 2002, 22(4): 445-448. (LI Yu, DONG Deming, HUA Xiuyi, et al. Comparison of Pb and Cd adsorption to surface coatings developed in the aquatic environment of wetland [J]. *Scientia Geographica Sinica*, 2002, 22(4): 445-448. (in Chinese))
- [20] 李鱼, 刘亮, 董德明, 等. 有机氯类农药对自然水体生物膜吸附 Pb, Cd 能力的影响 [J]. *自然科学进展*, 2013, 18(8): 866-869. (LI Yu, LIU Liang, DONG Deming, et al. Effect of organochlorine pesticides on Pb and Cd adsorption to surface coatings [J]. *Progress in Natural Science*, 2013, 18(8): 866-869. (in Chinese))
- [21] 董德明, 李鱼, 花修艺, 等. pH 对湿地水环境中生物膜吸附铅和镉的影响 [J]. *吉林大学学报:理学版*, 2002, 40(3): 303-307. (DONG Deming, LI Yu, HUA Xiuyi, et al. Effect of pH on Pb and Cd adsorption to surface coatings developed in the aquatic environment of wetland [J]. *Journal of Jilin University: Science Edition*, 2002, 40(3): 303-307. (in Chinese))
- [22] 花修艺, 董德明, 姜旭, 等. 聚丙烯酸对自然水体生物膜吸附镉的影响 [J]. *高等学校化学学报*, 2012, 33(9): 2005-2012. (HUA Xiuyi, DONG Deming, JIANG Xu, et al. Effect of polyacrylic acid on the adsorption of Cd onto natural biofilms [J]. *Chemical Journal of Chinese Universities*, 2012, 33(9): 2005-2012. (in Chinese))
- [23] 董德明, 康春莉, 李忠华, 等. 天然水中细菌胞外聚合物对重金属的吸附规律 [J]. *吉林大学学报:理学版*, 2003, 41(1): 94-96. (DONG Deming, KANG Chunli, LI Zhonghua, et al. The adsorption of heavy metals on extracellular polymers of bacteria in natural water [J]. *Journal of Jilin University: Science Edition*, 2003, 41(1): 94-96. (in Chinese))
- [24] 康春莉, 苏春彦, 董德明, 等. 自然水体生物膜胞外多糖吸附铅和镉的研究 [J]. *吉林大学学报:理学版*, 2005, 43(1): 121-125. (KANG Chunli, SU Chunyan, DONG Deming, et al. Studies on lead and cadmium adsorption by exopolysaccharide of natural biofilm [J]. *Journal of Jilin University: Science Edition*, 2005, 43(1): 121-125. (in Chinese))
- [25] DONG Deming, YANG Fan, LI Yu, et al. Adsorption of Pb, Cd to Fe, Mn oxides in natural freshwater surface coatings developed in different seasons [J]. *J Environ Sci*, 2005, 17(1): 30-36.
- [26] ERIKSSON P G. Interaction effects of flow velocity and oxygen metabolism on nitrification and denitrification in biofilms on submersed macrophytes [J]. *Biogeochem*, 2001, 55: 29-44.
- [27] ERIKSSON P G, WEISNER S E B. An experimental study on effects of submersed macrophytes on nitrification and denitrification in ammonium-rich aquatic systems [J]. *Limnol Oceanogr*, 1999, 44(8): 1993-1999.
- [28] BORNETTE G, PUJALON S. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review [J]. *Aquatic Science*, 2011, 73: 1-14.
- [29] KREILING R M, RICHARDSON W B, CAVANAUGH J C, et al. Summer nitrate uptake and denitrification in an upper Mississippi River backwater lake: the role of rooted aquatic vegetation [J]. *Biogeochem*, 2011, 104: 309-324.
- [30] KÖRNER S. Nitrifying and denitrifying bacteria in epiphytic communities of submerged macrophytes in a treated sewage channel [J]. *Acta hydrochim Hydrobiol*, 1999, 27(1): 27-31.
- [31] WEI Bo, YU Xin, ZHANG Shuting, et al. Comparison of the community structures of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in rhizoplanes of floating aquatic macrophytes [J]. *Microbiol Res*, 2011, 166(6): 468-474.
- [32] POLLARD P C. Bacterial activity in plant (*Schoenoplectus validus*) biofilms of constructed wetlands [J]. *Water Res*, 2010, 44(20): 5939-5948.
- [33] STANLEY E H, JOHNSON M D, WARD A K. Evaluating the influence of macrophytes on algal and bacterial production in multiple habitats of a freshwater wetland [J]. *Limnol Oceanogr*, 2003, 48(3): 1101-1111.
- [34] ENRICH-PRAST A, MEIRELLES-PEREIRA F, ESTEVES F A. Development of periphytic bacteria associated with detritus of the Amazonian aquatic macrophyte *Oryza glumaepatula* [J]. *Amazoniana (Kiel)*, 2004, 18(1/2): 81-93.
- [35] THORÉN A K. Urea transformation of wetland microbial communities [J]. *Microb Ecol*, 2007, 53(2): 221-232.
- [36] TSUCHIYA Y, HIRAKI A, KIRIYAMA C, et al. Seasonal change of bacterial community structure in a biofilm formed on the surface of the aquatic macrophyte

- Phragmites australis* [J]. *Microbes Environ*, 2011, 26 (2): 113-119.
- [37] CAI Xianlei, GAO Guang, TANG Xiangming, et al. The response of epiphytic microbes to habitat and growth status of *Potamogeton malaianus* Miq. in Lake Taihu[J]. *J Basic Microbiol*, 2013, 53: 828-837.
- [38] 殷峻, 闻岳, 周琪. 人工湿地中微生物生态的研究进展 [J]. *环境科学与技术*, 2007, 30 (1): 108-110. (YIN Jun, WEN Yue, ZHOU Qi. Microbial characteristics of constructed wetlands [J]. *Environmental Science & Technology*, 2007, 30(1): 108-110. (in Chinese))
- [39] KARJALAINEN H, STEFANSDOTTIR G, TUOMINEN L, et al. Do submersed plants enhance microbial activity in sediment? [J]. *Aqua Bot*, 2001, 69(1): 1-13.
- [40] 常会庆, 丁学峰, 蔡景波. 水生植物分泌物对微生物影响的研究 [J]. *水土保持研究*, 2007, 14 (4): 57-60. (CHANG Huiqing, DING Xuefeng, CAI Jingbo. Effects of crude exudates of aquatic macrophytes on bacteria [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2007, 14 (4): 57-60. (in Chinese))
- [41] HEMPEL M, GROSSART H P, GROSS E M. Community composition of bacterial biofilms on two submerged macrophytes and an artificial substrate in a pre-alpine lake [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2009, 58: 79-94.
- [42] DONNELLY A P, HERBERT R A. Bacterial interactions in the rhizosphere of seagrass communities in shallow coastal lagoons [J]. *Journal of Applied Microbiology*, 1999, 85: 151S-160S.
- [43] WIGAND C, WEHR J, LIMBURG K, et al. Effect of *Vallisneria americana* (L.) on community structure and ecosystem function in lake mesocosms [J]. *Hydrobiologia*, 2000, 418(1): 137-146.
- [44] 宋玉芝, 黄瑾, 秦伯强. 附着生物对太湖常见的两种沉水植物快速光曲线的影响 [J]. *湖泊科学*, 2010, 22 (6): 935-940. (SONG Yuzhi, HUANG Jin, QIN Boqiang. Effects of epiphyte on the rapid light curves of two submerged macrophytes in Lake Taihu [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2010, 22(6): 935-940. (in Chinese))
- [45] 宋玉芝, 秦伯强, 高光, 等. 附着生物对沉水植物伊乐藻生长的研究 [J]. *生态环境*, 2007, 16 (6): 1643-1647. (SONG Yuzhi, QIN Boqiang, GAO Guang, et al. Effect of periphyton on the growth of *Elodea nuttallii* [J]. *Ecology and Environment*, 2007, 16 (6): 1643-1647. (in Chinese))
- [46] JONES J I, YOUNG J O, EATON J W, et al. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton [J]. *J Ecol*, 2002, 90(1): 12-24.
- [47] IRFANULLAH H M. Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake [J]. *Aqua Bot*, 2004, 80(3): 177-191.
- [48] WOODCOCK S, BESEMER K, BATTIN T J, et al. Modelling the effects of dispersal mechanisms and hydrodynamic regimes upon the structure of microbial communities within fluvial biofilms [J]. *Environ Microbiol*, 2012, 15(4): 1216-1225.
- [49] VILLENEUVE A, MONTUELLE B, BOUCHEZ A. Effects of flow regime and pesticides on periphytic communities: evolution and role of biodiversity [J]. *Aqua Toxicol*, 2011, 102: 123-133.
- [50] SINGER G, BESEMER K, SCHLIMM-KOPPLIN P, et al. Physical heterogeneity increases biofilm resource use and its molecular diversity in stream mesocosms [J]. *Plos One*, 2010, 5(4): e9988.
- [51] RUSCONI R, LECUYER S, AUTRUSSON N, et al. Secondary flow as a mechanism for the formation of biofilm streamers [J]. *Biophys J*, 2011, 6 (100): 1392-1399.
- [52] WANG Chao, ZHU Ping, WANG Peifang. Effects of aquatic vegetation on flow in the Nansi Lake and its flow velocity modeling [J]. *J Hydrodynamics: Ser B*, 2006, 18 (6): 640-648.
- [53] 王付, 王超. 含挺水植物和沉水植物水流紊动特性 [J]. *水科学进展*, 2010, 21 (6): 816-822. (WANG Cun, WANG Chao. Turbulent characteristics in open-channel flow with emergent and submerged macrophytes [J]. *Advances in Water Science*, 2010, 21 (6): 816-822. (in Chinese))
- [54] DODDS W K, BIGGS B J. Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture [J]. *J N Am Benthol Soc*, 2002, 21 (1): 2-15.
- [55] DUAN Xuehua, WANG Zhaoyin, XU Mengzhen, et al. Effect of streambed sediment on benthic ecology [J]. *Intern J Sediment Res*, 2009, 24 (3): 325-338.
- [56] XU Henglong, ZHANG Wei, JIANG Yong, et al. Sampling sufficiency for analyzing taxonomic relatedness of periphytic ciliate communities using an artificial substratum in coastal waters [J]. *J Sea Res*, 2012, 72: 22-27.

(收稿日期: 2014-09-18 编辑: 徐娟)

