

喀斯特湿地水葫芦 (*Eichhornia crassipes*) 生长及表型可塑性特征 对不同富营养化水体的响应*

滕秋梅¹, 孙英杰¹, 沈育伊², 张德楠¹, 徐广平^{1,3**}, 周龙武¹, 张中峰¹, 黄科朝¹, 何文¹, 何成新¹

(1: 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 桂林 541006)

(2: 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西植物功能物质研究与利用重点实验室, 桂林 541006)

(3: 中国地质科学院岩溶地质研究所, 自然资源部/广西岩溶动力学重点实验室, 桂林 541004)

摘 要: 选择桂林会仙喀斯特湿地, 以不同富营养化水体中生长时期为 6 月 (生长旺盛期) 和 8 月 (暴发高峰期) 的水葫芦 (*Eichhornia crassipes*) 为研究对象, 探讨不同富营养化条件下水葫芦的生长及表型可塑性响应特征, 以揭示水葫芦对不同富营养化水体的生态适应机制。结果表明: 水葫芦的株高、根长和叶绿素含量均随水体富营养化程度的增加而降低, 叶柄数、叶柄宽、叶片数、叶长、叶宽、匍匐茎数和分株速率随着水体富营养化程度的增加而升高; 各性状参数在暴发高峰期均略高于生长旺盛期; 根生物量、茎生物量、叶生物量和总生物量均随水体富营养化程度的加深而增加, 茎生物量高于根生物量和叶生物量; 水葫芦生物量的分配以及性状间的权衡关系 (根生物量比、茎生物量比、叶生物量比和茎叶比等) 因生长时期的不同而呈现差异性, 表现出较强的表型可塑性特征; 水体总有机碳、总氮、总磷、硝态氮、氨氮和叶绿素 *a* 浓度分别与水葫芦的茎生物量、叶宽、匍匐茎数和分株速率间存在显著的正相关关系, 与根长、株高、叶生物量比和茎叶比间存在显著的负相关关系; 水葫芦的表型可塑性指数在 0.009~0.792 之间, 叶重比的可塑性指数最大, 根冠比最小, 重度富营养化水体下的可塑性指数最大。在会仙喀斯特湿地不同富营养化水体环境中, 水葫芦通过外部形态结构调节和生物量的配比关系, 产生了有利于其入侵和存活的较强的表型可塑性, 是其生存繁殖的重要响应机制之一。

关键词: 喀斯特湿地; 水葫芦; 富营养化水体; 表型可塑性; 生态适应性

Growth and phenotypic plasticity variability of *Eichhornia crassipes* in response to different eutrophic water in karst wetland*

Teng Qiumei¹, Sun Yingjie¹, Shen Yuyi², Zhang Denan¹, Xu Guangping^{1,3**}, Zhou Longwu¹, Zhang Zhong-feng¹, Huang Kechao¹, He Wen¹ & He Chengxin¹

(1: Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, P.R.China)

(2: Guangxi Key Laboratory of Functional Phytochemicals Research and Utilization, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, P.R.China)

(3: Key Laboratory of Karst Dynamics, MNR & GZAR, Institute of Karst Geology, CAGS, Guilin 541004, P.R.China)

Abstract: The invasion of an exotic species, *Eichhornia crassipes*, has resulted in a series of ecological risks, with the potential consequence on the structure and function of natural ecosystems. In order to investigate the adaptive mechanism of *E. crassipes* in response to different environmental conditions, we conducted a field survey on phenotypic plasticity of *E. crassipes* under different eutrophic waters in the Huixian karst wetland. The results showed that there was a pronounced decrease in terms of plant height, root

* 2019-11-19 收稿; 2020-05-10 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (31760162, 41361057)、广西自然科学基金项目 (2018GXNSFAA050069, 2017GXNSFBA198037)、广西岩溶动力学重大科技创新基地开放课题资助项目 (KDL&Guangxi202004)、广西科技重大专项 (桂科 AA18118028, 桂科 AB18126065) 和国家科技支撑计划项目 (2012BAC16B01) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: xugpgx@163.com.

length, and chlorophyll content with the increase of eutrophicated water. The petiole number, petiole width, number of blades, leaf length, leaf width, stolon number, and growth rate all increased significantly in eutrophic state, which was higher at the peak of the *E. crassipes* invasion respectively. The total biomass, root biomass, stem biomass, and leaf biomass increased with the increase of eutrophicated water. The stem biomass was higher than that of the roots and leaves significantly. The distribution of *E. crassipes* biomass and the trade-off relationship among traits (root biomass ratio, stem biomass ratio, leaf biomass ratio, stem-to-leaf ratio, etc.) varied at different growth stages. There was a significant positive correlation among the total organic carbon, total nitrogen, total phosphorus, nitrate-nitrogen, ammonia-nitrogen, chlorophyll-*a* and stem biomass, leaf width, and stolon number of *E. crassipes*. It had a significant negative correlation among root length, plant height, leaf biomass ratio, stem-leaf ratio, etc. The phenotypic plasticity index of *E. crassipes* was ranging from 0.009 to 0.792, the leaf mass ratio was the highest and root/shoot of ramet was the smallest. The phenotypic plasticity was the highest in hypereutrophic water. The results indicated that *E. crassipes* can present a plastic adaptation in response to eutrophic water, with the improvement of the survival and behavior itself by adjusting the morphology and the relative biomass of reproductive organs to somatic biomass. We also suggest that the phenotypic plasticity of *E. crassipes* in the eutrophic water is one of the important mechanisms for its survival and reproduction, which might realize the spatial niche expansion and population regeneration. This study can enhance the understanding of *E. crassipes* invasive mechanisms in wetlands.

Keywords: Karst wetland; *Eichhornia crassipes*; eutrophic water; phenotypic plasticity; ecological adaptability

水体富营养化是我国近 40 年来众多湖泊和河流水域所面临的主要问题和挑战之一^[1],在人类活动的影响下,这种演化过程大大加快,富营养化引起的环境问题日益严重^[2-4]. 研究表明,城市周边的湿地是整个景观物质流的汇聚地,积累了较多的沉积物,伴随湿地常常出现水体富营养化^[5],进而给外来入侵植物创造了一定的空生态位^[6].

水葫芦,学名凤眼莲(*Eichhornia crassipes*),原产于南美洲,属雨久花科,它还有其他俗名,如凤眼蓝、水凤仙、水风信子等^[7]. 作为主要的外来入侵物种之一,多个国家和地区受到水葫芦入侵的危害^[8],对区域生物多样性和生态系统构成了巨大的威胁^[9]. 桂林会仙喀斯特湿地是中国最大的岩溶湿地,在调节地区气候、涵养水源和生物多样性保护等方面发挥着重要作用,也是响应全球变化和人类活动较为敏感的生态系统^[10]. 近年来随着湿地旅游业的开发利用,会仙喀斯特湿地过多地受到开垦、养殖、污水排放等人类活动的影响,出现水体富营养化问题^[11-12]. 水葫芦入侵面积在急剧扩张,主要集中在富营养化水域中^[11],并形成高密度单优势水葫芦群落,是会仙湿地危害严重的入侵植物.

植物表型可塑性(plant phenotypic plasticity)通常指同一基因型植物适应不同生境而改变形态、生理和行为的特性^[13]和不同基因型在环境作用下能表达的表型范围^[14],是植物适应环境的重要方式,对其分布、拓殖、存活能力都具有重要的影响^[15],是植物适应异质环境最直观的策略之一. 研究植物表型可塑性具有重要的生态学意义^[16-17]. 水生植物可以通过形态结构调节、分株间物质传输与共享、相连分株形态和生理功能特化等策略来适应异质的生境^[18-20],这有利于其拓宽生态位,占据更多样的生境^[21]. 陆生植物的表型可塑性受到植物生态学的关注较多,但水生植物表型可塑性的研究仍显薄弱^[20].

研究表明,一般在不同生境下物种的表型可塑性可能会发生适应性分化^[22],表型可塑性对外来物种的入侵也起到了关键作用^[23]. 水生植物在喀斯特湿地生态系统物质循环中起着关键作用,水体富营养化引起了湿地水生植物多样性的降低,水葫芦入侵对喀斯特湿地生态系统可能产生了重要影响. 因此,研究喀斯特湿地入侵植物水葫芦的表型可塑性特性,对于深入探讨喀斯特湿地生态系统保护和植被恢复具有重要的意义. 目前,对于水葫芦的研究主要集中在对鱼类、水质和生物群落等的负面影响^[24],蓝藻水华聚集对水葫芦生理生态的影响^[25],对水体营养盐的去除及生理响应^[26],对富营养化水体中氨氧化和反硝化微生物的影响^[27],对重金属(镉、锌、铅、汞)的吸附^[28]等方面. 在桂林会仙喀斯特湿地,不同富营养化水体对水葫芦表型可塑性的影响尚不清楚. 因此,我们试图回答以下科学问题:1)在桂林会仙喀斯特湿地,水葫芦生长及表型可塑性特征对不同富营养化水体有怎样的响应趋势? 2)表型可塑性是否促进了水葫芦在富营养化水体中的生长及生态适应性? 在不同富营养化水体条件下,探讨水葫芦生长及表型可塑性的响应特征,有助于认识水葫芦的生态适应性,可提高对水葫芦的预警和综合防治,以期对桂林会仙喀斯特湿地环境保护和生

态修复提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

会仙岩溶湿地(25°01'30"~25°11'15"N,110°08'15"~110°18'00"E,图 1)位于桂林市临桂区会仙镇,东至雁山区,西至四塘乡,海拔 150~160 m,总面积约 120 km²,是以草本沼泽和湖泊为主的喀斯特湿地,是国内为数不多的中低海拔大型喀斯特湿地之一,现已规划为我国最大的喀斯特湿地公园. 该区属亚热带季风气候区,年均气温 16.5~20.5℃,极高气温达 38.80℃,极低气温为-3.30℃,年均降雨量为 1890.4 mm. 降雨时空分布不均,多集中在每年的 3~8 月,形成了春夏季雨多而集中、秋冬季少雨干旱的特点. 土壤以红黄壤和红壤为主,集中分布于洼地、平原和缓坡,土壤层薄甚至基岩裸露. 湿地植被以挺水植被和沉水植被为主,植物种类较多,且生长茂盛,盖度常可达 80%~95%,主要建群种有芦苇(*Phragmites communis*)、华克拉莎(*Cladium chinense*)、五刺金鱼藻(*Ceratophyllum oryzetorum*)、石龙尾(*Limnophila sessiliflora*)等^[29].

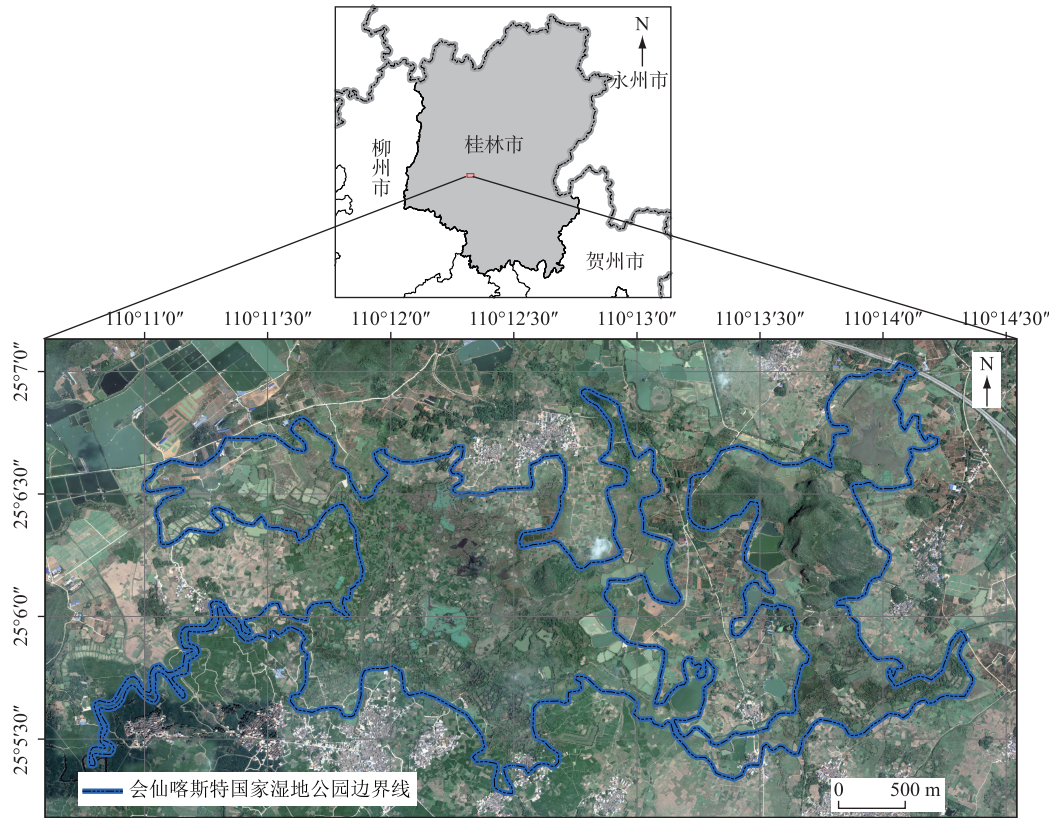


图 1 桂林会仙喀斯特湿地区位
Fig.1 Location of the Huixian karst wetland in Guilin

1.2 实验方法

前期调查中发现,会仙喀斯特湿地入侵植物水葫芦主要分布在水体富营养化区域^[11],每年 3—4 月为水葫芦的萌芽阶段,6 月为水葫芦群落的旺盛生长期,8 月为水葫芦暴发的高峰期,12 月下旬水葫芦开始枯萎和逐渐死亡. 在前期实验基础上,2012 年于会仙湿地水葫芦的生长旺盛期(6 月)和暴发高峰期(8 月),在湿地具有代表性的轻度富营养化、中度富营养化和重度富营养化水域中,各选择 3 个面积为 30 m×30 m、有水葫芦入侵的典型水域作为重复,共 9 个试验小区,随机采集水葫芦,以植株为单位,每个试验小区采集 15 株.

生物量的计算是将实测样方面积的生物量转换为单位面积的生物量 (g/m^2)^[19]. 按照各个水域面积及水体生态环境特点, 采用浮标法确定采样点, 同时在不同水域各中心点用采水器采集水样, 每个采样点取 10 处瞬时混合且深度为 40 cm 的表层水, 样品采集后用保温密封瓶 4℃ 保存带回实验室分析.

参考湖泊富营养化评价方法及分级标准^[30-32], 依据叶绿素 *a* (Chl.*a*)、总磷 (TP)、总氮 (TN)、透明度 (SD) 和高锰酸盐指数 (COD_{Mn}) 参数的测定结果, 运用综合营养状态指数法对研究区湿地水体健康状况进行评价, 综合营养状态指数计算公式为:

$$TLI(\Sigma) = \Sigma W_j \cdot TLI(j) \quad (1)$$

各参数营养状态指数的计算公式为:

$$TLI(\text{Chl.}a) = 10(2.5 + 1.086 \ln \text{Chl.}a) \quad (2)$$

$$TLI(\text{TP}) = 10(9.436 + 1.624 \ln \text{TP}) \quad (3)$$

$$TLI(\text{TN}) = 10(5.453 + 1.694 \ln \text{TN}) \quad (4)$$

$$TLI(\text{SD}) = 10(5.118 - 1.94 \ln \text{SD}) \quad (5)$$

$$TLI(\text{COD}_{\text{Mn}}) = 10(0.109 + 2.661 \ln \text{COD}_{\text{Mn}}) \quad (6)$$

式中, Chl.*a* 单位为 mg/m^3 , SD 单位为 m; 其他指标单位均为 mg/L ; $TLI(\Sigma)$ 表示综合营养状态指数; $TLI(j)$ 代表第 *j* 种参数的营养状态参数; W_j 为第 *j* 种参数的营养状态指数的相关权重, 详细见参考文献 [30-31]. 综合营养状态指数 $TLI(\Sigma) < 30$ 为贫营养, $30 \leq TLI(\Sigma) \leq 50$ 为中营养, $50 < TLI(\Sigma) \leq 60$ 为轻度富营养, $60 < TLI(\Sigma) \leq 70$ 为中度富营养, $TLI(\Sigma) > 70$ 为重度富营养. 在同一营养状态下, $TLI(\Sigma)$ 越高则水体营养程度越严重. 综合营养状态指数基于 3、4、6、8、10 和 12 月的监测数据, 9 个监测小区湿地水体富营养化程度评价见表 1.

表 1 研究区综合营养状态指数特征

Tab.1 Characteristics of comprehensive trophic status indexes in the study area

采样点	3 月	4 月	6 月	8 月	10 月	12 月	平均 $TLI(\Sigma)$	营养状态分级
1	52.36	49.94	53.28	54.26	53.35	50.11	52.22	轻度富营养化
2	49.85	51.61	54.05	55.13	51.16	51.27	52.18	轻度富营养化
3	52.05	51.22	56.44	58.23	52.42	53.81	54.03	轻度富营养化
4	58.94	62.35	66.75	68.38	64.61	65.08	64.35	中度富营养化
5	62.25	63.54	67.82	68.24	66.89	67.75	66.08	中度富营养化
6	61.22	60.38	64.64	66.18	61.22	61.01	62.44	中度富营养化
7	71.11	66.57	72.66	74.39	70.12	70.46	70.89	重度富营养化
8	70.83	70.08	73.16	74.66	71.39	72.80	72.15	重度富营养化
9	71.11	70.35	73.55	75.18	71.11	72.16	72.24	重度富营养化

参照《水和废水监测分析方法》^[33], 采用《水质总有机碳的测定—燃烧氧化非分散红外吸收法》(HJ 501—2009)、《水质总氮的测定—碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法》(HJ 636—2012)、《水质氨氮的测定—纳氏试剂分光光度法》(HJ 535—2009)、《水质硝酸盐氮的测定—紫外分光光度法》(HJT 346—2007) 分别分析水样中总有机碳、总氮、氨氮和硝态氮浓度. 总磷浓度采用浓硫酸—高氯酸消煮, 钼锑抗比色法 (Agilent 8453 紫外—可见分光光度计, 美国) 测定; 叶绿素 *a* 浓度使用 95% 乙醇提取后测定; 高锰酸盐指数采用酸性高锰酸钾法测定; 透明度采用塞氏盘法测定.

在湿地不同富营养化水域中, 每小区选择 20 株水葫芦进行挂签标记, 每隔 5 d 观测一次, 记录水域面积和水葫芦抽出的分株数, 统计每月的分株总数, 然后在生长旺盛期和生长暴发期不同时间间隔内, 计算单位面积每天的分株速率大小. 各处理随机选取 5 株水葫芦, 将其捞出洗净后置之于阴凉处沥干, 10 min 后测定各株水葫芦匍匐茎和叶柄的数目, 以新叶叶长达 2 cm 以上作为判定长出新叶的标准. 记录水葫芦的叶长 (LL)、叶宽 (LW)、株高 (SL)、根长 (RL) 等形态指标; 采用便携式叶绿素仪 (SPAD-502PL, 日本) 测定水葫芦叶片叶绿素含量 (SPAD); 将水葫芦根、茎和叶分开放入烘箱中在 105℃ 杀青 30 min, 之后在 85℃ 烘干 72 h

至恒重,用电子天平(精度 0.01 g)称量各器官生物量. 以干重平均值估算生物量^[18-19,34],由下列公式计算各器官生物量比. 用表型可塑性指数来解释不同处理下表型可塑性的大小,取值为 0~1,其值越大表示表型可塑性越大^[35].

分株速率=分株总数/间隔时间 (7)

叶生物量比=叶重/植株总重 (8)

茎生物量比=茎生物量/植株总重 (9)

根生物量比=根重/植株总重 (10)

根冠比=根生物量/地上部分生物量 (11)

表型可塑性指数=(最大值-最小值)/最大值 (12)

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2016 软件整理数据;利用 SPSS 22.0 软件对各指标分别进行方差分析. 比较前,先检验数据是否符合正态分布. 对于服从正态分布的数据,使用单因素方差分析(One-way ANOVA)检验不同处理间水葫芦形态和生物量分配的差异(LSD, $\alpha=0.05$)及显著性;对于不服从正态分布的数据,首先进行数据的转换,转换后若数据服从正态分布,使用单因素方差分析检验相关变量间是否存在显著差异. 若仍不服从正态分布,则使用非参数检验中的 K 个独立样本检验法. 用 Canoco for Windows 5.0 软件对不同处理下的水葫芦各形状和环境因子以及生长周期等指标进行主成分分析(principal component analysis, PCA).

2 结果与分析

2.1 不同富营养化试验小区中水体的理化性质

由表 2 看出,在水葫芦生长旺盛期(6 月)和暴发高峰期(8 月),水体总有机碳、总氮、总磷、氨氮、硝态氮和叶绿素 *a* 浓度在不同富营养化水体间具有显著差异($P<0.05$),均表现为重度富营养化水体中的浓度最高,中度富营养化水体次之,轻度富营养化水体最低. 暴发高峰期水体的主要理化指标值高于生长旺盛期,如在暴发高峰期水体的总有机碳浓度比生长旺盛期高 53.85%,比中度富营养化水体高 56.41%,比轻度富营养化水体高 53.26%;在暴发高峰期水体的 TN 浓度比生长旺盛期高 46.77%,比中度富营养化水体高 27.93%,比轻度富营养化水体高 8.19%. 说明在水葫芦暴发高峰期,水体中过多的营养物质可能加剧了水葫芦的疯狂生长,水体富营养化程度的加重,导致了水葫芦入侵加剧.

表 2 不同富营养化试验小区中水体的主要理化指标*

Tab.2 Physi-chemical characteristics of eutrophic water in different experimental plots

项目	生长旺盛期			暴发高峰期		
	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化
总有机碳/(mg/L)	14.25±0.56 ^e	18.65±0.57 ^b	22.41±0.57 ^a	21.84±0.83 ^f	29.17±0.58 ^e	34.48±0.80 ^d
总氮/(mg/L)	2.93±0.07 ^e	3.58±0.05 ^b	5.11±0.17 ^a	3.17±0.04 ^f	4.58±0.17 ^e	7.50±0.20 ^d
总磷/(mg/L)	0.03±0.01 ^e	0.08±0.01 ^b	0.12±0.04 ^a	0.09±0.04 ^f	0.13±0.05 ^e	0.29±0.07 ^d
碳氮比	4.88±0.27 ^a	5.21±0.17 ^a	4.41±0.20 ^a	6.90±0.32 ^d	6.42±0.33 ^d	4.61±0.17 ^e
氨氮/(mg/L)	0.13±0.01 ^e	1.05±0.07 ^b	2.20±0.09 ^a	0.21±0.02 ^f	1.69±0.04 ^e	3.02±0.08 ^d
硝态氮/(mg/L)	0.99±0.04 ^e	1.22±0.02 ^b	1.43±0.03 ^a	1.33±0.07 ^f	1.52±0.03 ^e	1.69±0.03 ^d
叶绿素 <i>a</i> /(mg/m ³)	70.16±2.32 ^e	89.65±3.90 ^b	121.74±5.34 ^a	118.74±4.86 ^f	171.08±5.93 ^e	222.60±8.22 ^d

* 表中数据为平均值±标准误,同行小写字母 a、b、c 分别表示 6 月份轻度、中度、重度富营养化水体间各指标的差异显著性,d、e、f 分别表示 8 月份轻度、中度、重度富营养化水体间各指标的差异显著性,字母相同表示差异不显著($P>0.05$),字母不同表示差异显著($P<0.05$). 下同.

2.2 不同富营养化水体对水葫芦各类性状的影响

2.2.1 不同富营养化水体对水葫芦株高、根长、匍匐茎数和分株速率的影响 从表 3 可以看出,在水体同一富营养化条件下,暴发高峰期水葫芦的株高、根长、匍匐茎数和分株速率要高于生长旺盛期. 在暴发高峰期,轻度富营养化水体中水葫芦的株高、根长、匍匐茎数和分株速率分别比生长旺盛期高 95.70%、90.74%、

200.00%和88.80%,中度富营养化水体中水葫芦的株高、根长、匍匐茎数和分株速率分别比生长旺盛期高102.22%、69.84%、50.00%和31.98%,而在重度富营养化水体中,则分别比生长旺盛期高128.17%、81.10%、80.00%和47.48%。水葫芦的株高、根长、匍匐茎数和分株速率在同一生长时期不同富营养化水体间存在显著差异($P<0.05$)。在生长旺盛期和暴发高峰期,株高和根长均随着富营养化程度的增大而减小,且轻度富营养化水体显著高于中度和重度富营养化水体($P<0.05$),如生长旺盛期轻度富营养化水体中水葫芦的株高是中度和重度富营养化水体中的1.27和1.79倍,在暴发高峰期水葫芦的株高是中度和重度富营养化水体中的1.22和1.53倍。虽然在暴发高峰期水葫芦根长和株高相比生长旺盛期有所增加,但随水体富营养化程度的加重,却呈现降低趋势。相反,匍匐茎数和分株速率却随着富营养化程度的加重而增加,表现为重度富营养化水体>中度富营养化水体>轻度富营养化水体,且重度富营养化水体高于中度富营养化水体,中度富营养化水体高于轻度富营养化水体($P<0.05$)。可见,随水体富营养化程度的加剧,水葫芦的响应策略表现为株高和根长减小,呈现低矮化,主要通过增加匍匐茎数和分株速率来提高其繁殖能力,促进其种群面积增大,以提高其对外界环境和资源条件的适应性。

表3 不同富营养化水体对水葫芦株高、根长、匍匐茎数和分株速率的影响

Tab.3 Effect of different eutrophic waters on plant height, root length, stolon number, and ramets rate of *Eichhornia crassipes*

项目	生长旺盛期			暴发高峰期		
	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化
株高/cm	25.10±0.75 ^a	19.84±0.47 ^b	14.06±0.71 ^c	49.12±0.98 ^d	40.12±0.94 ^e	32.08±0.71 ^f
根长/cm	22.90±0.74 ^a	19.10±0.79 ^b	14.50±0.73 ^c	43.68±0.76 ^d	32.44±0.42 ^e	26.26±0.34 ^f
匍匐茎数	1.00±0.11 ^b	4.00±0.25 ^a	5.00±0.31 ^a	3.00±0.51 ^f	6.00±0.29 ^e	9.00±0.57 ^d
分株速率/(株/(m ² ·d))	1.16±0.03 ^c	2.47±0.23 ^b	3.77±0.15 ^a	2.19±0.06 ^f	3.26±0.09 ^e	5.56±0.32 ^d

2.2.2 不同富营养化水体对水葫芦叶性状的影响 由表4可知,在不同富营养化水体,水葫芦叶性状存在显著差异($P<0.05$),叶柄数、叶柄宽、叶片数、叶长和叶宽均随着水体营养化程度的加剧而增大,如在生长旺盛期重度营养化水体中水葫芦的叶柄数、叶柄宽、叶片数、叶长和叶宽分别是轻度营养化水体的3.00、2.14、1.79、2.33和1.74倍。叶绿素含量与之相反,随着富营养化程度的加深而降低,在生长旺盛期轻度富营养化水体中水葫芦的叶绿素含量是重度富营养化水体的2.05倍,在暴发高峰期轻度富营养化水体中,水葫芦的叶绿素含量则是重度富营养化水体的1.30倍。在暴发高峰期的轻度、中度和重度富营养化水体中,水葫芦的叶绿素含量分别是生长旺盛期轻度、中度和重度富营养化水体的2.01、2.33和3.17倍,但均随富营养化程度加重而趋于减小,表明可能主要受水体营养盐水平的影响。与株高等指标相似,水葫芦的各叶性状指标值在暴发高峰期高于生长旺盛期。

表4 不同富营养化水体对水葫芦叶性状的影响

Tab.4 Effect of different eutrophic waters on leaf traits of *Eichhornia crassipes*

项目	生长旺盛期			暴发高峰期		
	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化	轻度富营养化	中度富营养化	重度富营养化
叶柄数	5±0 ^c	10±0 ^b	15±0 ^a	10±0 ^f	16±0 ^e	23±0 ^d
叶柄宽/cm	2.08±0.08 ^c	3.10±0.13 ^b	4.46±0.23 ^a	3.86±0.10 ^f	4.64±0.14 ^e	6.06±0.13 ^d
叶片数	14±0 ^c	19±0 ^b	25±0 ^a	36±0 ^f	48±0 ^e	59±0 ^d
叶长/cm	3.98±0.49 ^c	6.32±0.51 ^b	9.28±0.43 ^a	9.24±0.30 ^f	11.44±0.21 ^e	13.48±0.42 ^d
叶宽/cm	3.78±0.20 ^c	5.38±0.30 ^b	6.58±0.33 ^a	7.12±0.23 ^f	8.54±0.21 ^e	10.16±0.50 ^d
叶绿素含量/(μg/g)	24.94±0.91 ^a	18.66±0.58 ^b	12.18±0.56 ^c	50.15±0.84 ^d	43.54±0.74 ^e	38.57±0.58 ^f

2.3 不同富营养化水体对水葫芦生物量的影响

2.3.1 不同富营养化水体对水葫芦生物量积累的影响 不同富营养化水体对水葫芦生物量的影响如图2所

示. 不同富营养化水体中水葫芦的总生物量分别与根生物量、茎生物量和叶生物量之间差异显著 ($P < 0.05$), 在生长旺盛期和暴发高峰期, 总生物量、根生物量、茎生物量和叶生物量均随着富营养化程度的增加而增大. 在生长旺盛期, 重度富营养化水体水葫芦的总生物量 (130.23 g/m^2)、根生物量 (42.71 g/m^2)、茎生物量 (48.52 g/m^2) 和叶生物量 (39.0 g/m^2) 比轻度富营养化水体的分别高 22.0%、20.49%、19.89% 和 26.33%, 在暴发高峰期, 重度富营养化水体水葫芦的生物量分配大小比轻度富营养化水体则分别高 22.94%、27.52%、18.71% 和 24.35%, 表明富营养化程度的加重增加了水葫芦的生物量, 水葫芦对水体富营养化表现出一定的表型可塑性. 就水葫芦不同器官的生物量而言, 在生长旺盛期同一富营养化程度下, 水葫芦不同器官生物量积累大小关系表现为茎>根>叶; 而在暴发高峰期, 生物量积累情况为茎生物量 ($71.47 \sim 87.92 \text{ g/m}^2$) 最大, 叶生物量 ($51.25 \sim 67.75 \text{ g/m}^2$) 次之, 根生物量 ($43.56 \sim 60.10 \text{ g/m}^2$) 最小, 这也说明生物量积累与暴发高峰期水葫芦的匍匐茎数和分株速率较大有关 (表 3). 可见水葫芦生物量的分配主要趋向于茎部分. 在不同富营养化程度下, 暴发高峰期的总生物量 ($166.28 \sim 215.78 \text{ g/m}^2$) 高于生长旺盛期 ($101.57 \sim 130.23 \text{ g/m}^2$), 增幅为 38.92%~39.88%, 其中根、茎和叶生物量的增幅分别为 22.04%~28.94%、44.81%~46.88% 和 42.44%~43.94%. 总体上, 水葫芦的生物量在重度富营养化水体中较高, 暴发高峰期比生长旺盛期高.

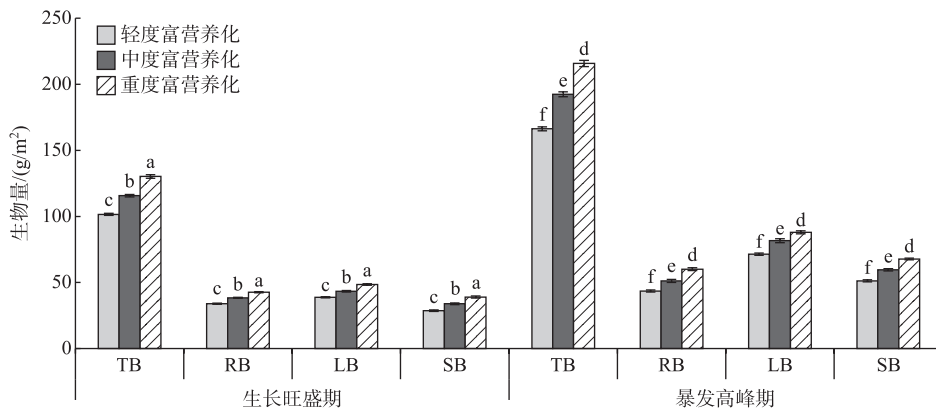


图 2 不同富营养化水体对水葫芦生物量积累的影响 (图中数据为平均值±标准误, 图中左面小写字母 a、b、c 分别表示生长旺盛期 (6 月份) 轻度、中度、重度富营养化水体间各指标的差异显著性; 图中右面 d、e、f 分别表示暴发高峰期 (8 月份) 轻度、中度、重度富营养化水体间各指标的差异显著性, 字母相同表示差异不显著 ($P > 0.05$), 字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$). TB 表示总生物量, RB 表示根生物量, SB 表示茎生物量, LB 表示叶生物量. 下同)

Fig.2 Effect of different eutrophic waters on biomass accumulation of *Eichhornia crassipes*

2.3.2 不同富营养化水体对水葫芦生物量分配比的影响 在同一生长时期不同富营养化水体间, 水葫芦各器官生物量的分配表现出一定差异性 (图 3). 在生长旺盛期, 根生物量比、茎生物量比、根冠比和茎根比在不同富营养化程度水体间均差异不显著 ($P = 0.061$), 叶生物量比、叶根比和茎叶比间则存在显著差异 ($P < 0.05$). 水葫芦生物量在茎中的分配占绝对优势, 占全株的 37.26%~38.27%, 根次之 (32.80%~33.44%), 叶最少 (28.29%~29.94%). 各部位生物量贡献的大小关系依次是茎>根>叶, 生长旺盛期水葫芦的生物量贡献主要来自茎和根.

在暴发高峰期, 茎生物量比、叶生物量比和根生物量比的范围分别为 40.75%~42.43%、30.82%~31.40%、26.17%~28.43%, 此时期各部位的生物量贡献的大小关系表现为茎>叶>根, 说明该生长时期水葫芦的生物量主要分配在水上部分 (茎和叶). 除叶生物量比、叶根比差异不显著之外, 其他器官的配比关系在不同营养化程度水体间部分呈现出显著差异, 如轻度富营养化水体中水葫芦的茎根比、茎生物量比、茎叶比均显著大于重度富营养化水体 ($P < 0.05$), 而根生物量比则是轻度富营养化水体显著低于重度富营养化水体 ($P < 0.05$). 暴发高峰期水葫芦的叶根比、茎根比和茎叶比均高于生长旺盛期.

在生长旺盛期,根冠比随着水体富营养化程度的增加呈现减小的趋势,大小关系表现为轻度富营养化水体>中度富营养化水体>重度富营养化水体,说明分配给冠部植株的生物量相对较大;暴发高峰期则相反,随着富营养化程度的增加根冠比呈现升高的趋势,重度富营养化水体显著大于中度和轻度富营养化水体($P<0.05$),说明分配给根系的生物量相对增加. 而生长旺盛期根冠比大于暴发高峰期,表明生长时期不同,水葫芦根冠的生物量分配有所差异,暴发高峰期分配给冠部植株的生物量相比生长旺盛期要大;这可能是由于水葫芦为快速生长采取的生存策略不同,与在暴发高峰期生物量主要集中在叶和茎部位,用于水平方向的拓展,这与相对应的冠部植株生物量的增加有关,与匍匐茎数和分株速率增加(表3)也是相一致的.

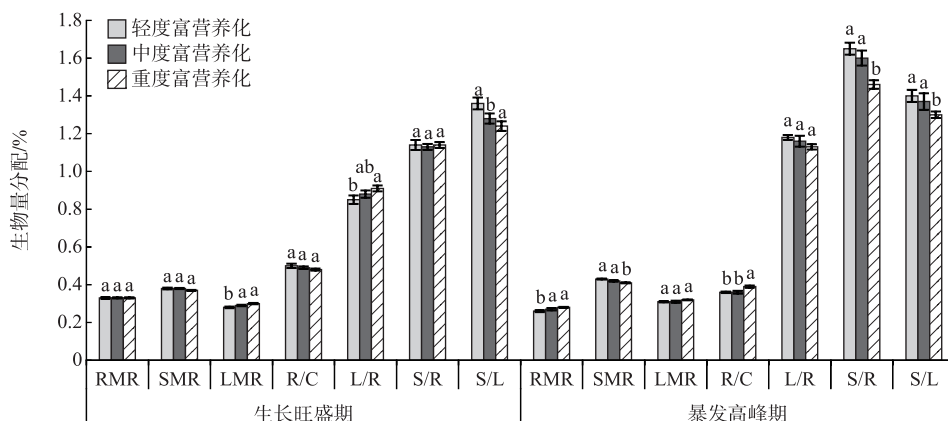


图3 不同富营养化水体对水葫芦生物量分配的影响(RMR表示根生物量比,SMR表示茎生物量比,LMR表示叶生物量比,R/C表示根冠比,L/R表示叶根比,S/R表示茎根比,S/L表示茎叶比)

Fig.3 Effect of different eutrophic waters on biomass allocation of *Eichhornia crassipes*

2.4 不同富营养化水体中水葫芦表型可塑性指数的变化

由表5可知,水葫芦的表型可塑性指数在0.009~0.792之间,各器官的可塑性指数在不同富营养化水体间有明显差异性.在生长旺盛期,除叶长和分株速率外,其他性状的表型可塑性指数均在重度富营养化水体达最大值.从不同富营养化水体中水葫芦形态可塑性指数的平均值来看,叶长的可塑性指数在生长旺盛期最高(0.356),说明该时期水葫芦叶长的可塑性最大;生长旺盛期叶片数的可塑性指数最小(0.168),叶长可塑性指数是叶片数的2.12倍.在暴发高峰期,除叶宽和叶柄数外,其他性状的表型可塑性指数均为在重度富营养化水体大于中度和轻度富营养化水体,其中匍匐茎数的可塑性指数最大(0.480),株高的最小(0.113).

生物量分配方面,除茎干重外,在生长旺盛期和暴发高峰期,其他性状的表型可塑性指数均在重度富营养化水体下达最大值.叶干重、茎干重和根干重的可塑性指数分别小于叶重比、茎重比和根重比,即水葫芦根干重、茎干重和叶干重的可塑性指数均小于相应的生物量比.生长旺盛期和暴发高峰期的根冠比可塑性指数均值最小.总体上,在水葫芦各性状参数中,叶重比的表型可塑性最大,根冠比最小;不同富营养化水体中重度富营养化的可塑性最大;在不同生长时期之间,表型可塑性没有明显的规律.

2.5 水葫芦表型可塑性与不同富营养化水体间的主成分分析

图4为水葫芦形态指标、生物量分配与不同富营养化水体理化性质间的主成分分析(PCA)(用来表示植物功能性状和环境因子之间的排序图).图中实心圆形的分布情况表示水葫芦生长时期+营养化程度对植物形态构件的影响情况;虚线箭头连线与排序轴夹角的大小表示环境与排序轴相关性的大小;实线箭头连线与排序轴夹角的大小表示植物形态和生物量指标与排序轴相关性的大小;实线箭头和虚线箭头之间夹角的大小表示该形态指标或者生物量指标与该环境因子的相关性大小;夹角越接近0°或180°代表两者相关越显著,夹角越接近90°代表两者相关越弱^[35].图中前两轴解释了总方差的86.78%,表明排序结果是可信的,能够较好地反映不同富营养化下水葫芦性状参数与环境因子之间的关系.总生物量、根生物量、叶生物量、叶片数、叶宽等均与PCA2轴(解释了86.78%)显著相关(夹角<90°,下同),茎根比、根长、株高和茎叶比均

表5 富营养化水体中水葫芦形态和物质分配的可塑性指数

Tab.5 Plasticity index of eutrophic water on the morphology and material distribution of *Eichhornia crassipes*

参数	指标	生长旺盛期				暴发高峰期			
		轻度富营 养化水体	中度富营 养化水体	重度富营 养化水体	均值	轻度富营 养化水体	中度富营 养化水体	重度富营 养化水体	均值
形态	株高	0.164	0.122	0.267	0.184	0.088	0.125	0.126	0.113
	匍匐茎数	0.167	0.250	0.500	0.306	0.491	0.429	0.512	0.480
	根长	0.157	0.223	0.236	0.205	0.095	0.071	0.249	0.138
	叶长	0.491	0.351	0.225	0.356	0.165	0.107	0.169	0.147
	叶宽	0.233	0.243	0.262	0.246	0.177	0.254	0.132	0.188
	叶柄数	0.235	0.250	0.333	0.273	0.385	0.222	0.222	0.276
	叶柄宽	0.202	0.231	0.253	0.229	0.110	0.139	0.152	0.134
	叶片数	0.111	0.143	0.250	0.168	0.097	0.151	0.220	0.156
	分株速率	0.145	0.422	0.172	0.246	0.138	0.141	0.286	0.188
物质分配	叶干重	0.063	0.057	0.072	0.064	0.063	0.073	0.102	0.079
	茎干重	0.113	0.093	0.103	0.103	0.08	0.073	0.052	0.068
	根干重	0.053	0.045	0.081	0.060	0.094	0.083	0.116	0.098
	总生物量	0.062	0.069	0.084	0.074	0.077	0.069	0.097	0.083
	叶重比	0.631	0.781	0.792	0.735	0.017	0.601	0.707	0.442
	茎重比	0.637	0.503	0.640	0.593	0.015	0.492	0.615	0.374
	根重比	0.496	0.658	0.766	0.640	0.019	0.774	0.787	0.527
	根冠比	0.009	0.021	0.041	0.023	0.025	0.026	0.054	0.035
	叶茎比	0.440	0.393	0.569	0.467	0.027	0.286	0.454	0.256
	茎根比	0.291	0.323	0.395	0.336	0.033	0.447	0.590	0.357
	茎叶比	0.079	0.394	0.589	0.354	0.032	0.112	0.437	0.194

与PCA1轴(解释了62.97%)显著相关. 生长旺盛期和暴发高峰期分布在主成分两轴的两侧,说明水葫芦表现出一定的表型可塑性,并且与暴发高峰期存在较高的相关性. 在生长旺盛期,表型可塑性与茎生物量比和根生物量比具有显著的相关关系. 水体总有机碳、总氮、总磷、硝态氮、氨氮和叶绿素 a 均与第1排序轴呈显著正相关,同时与茎生物量、叶宽、叶片数、匍匐茎数、叶柄数、分株速率、叶生物量和叶生物量比等显著相关,与根长、株高、叶生物量比和茎叶比等呈显著负相关. 碳氮比与第2排序轴显著正相关,与茎叶比和根长等呈显著相关. 水葫芦功能性状参数不同,与环境因子的相关性有所差异,不同生长时期和不同富营养化水体的理化因子共同显著影响了水葫芦的表型可塑性.

3 讨论

3.1 水葫芦株高、根长、匍匐茎数和分株速率对不同富营养化水体的响应特征

在不同的环境条件下,植物对资源的获取和分配能力是其竞争成败的重要因素,而植物的表型可塑性是提高其资源获取能力的重要途径,植物性状(包括地上和地下部分)发生的变化是植物适应异质环境最直观的策略之一^[15]. 在各类性状参数中,株高指示了植株的生长情况,与植物邻体间的竞争能力和适应能力有关;根系长度决定了植物所能延伸的深度,直接影响植物对资源的获取能力和竞争力^[15];匍匐茎数和分株速率可使植物有选择地将分株置于资源充足的良性斑块,或者逃离资源稀少的劣质斑块^[36]. 本研究结果表明,不同富营养化水体对水葫芦株高、根长、匍匐茎数和分株速率的影响有所差异. 随着富营养化程度的增加,水葫芦的株高和根长趋于下降,匍匐茎数和分株速率随之升高,呈现低矮化现象,水平方向的种群扩张面积趋于增大,且重度富营养化水体下水葫芦的匍匐茎数和分株速率显著高于轻度富营养化水体,暴发高峰期高于生长旺盛期. 这与刘晓娟等^[37]的观点相似,其指出生活在资源较丰富环境中的植物体具有较高的扩散和定植能力,以快速抢夺生存所必需的资源,因而植物体会将更多的能量分配给繁殖和生长;与之相

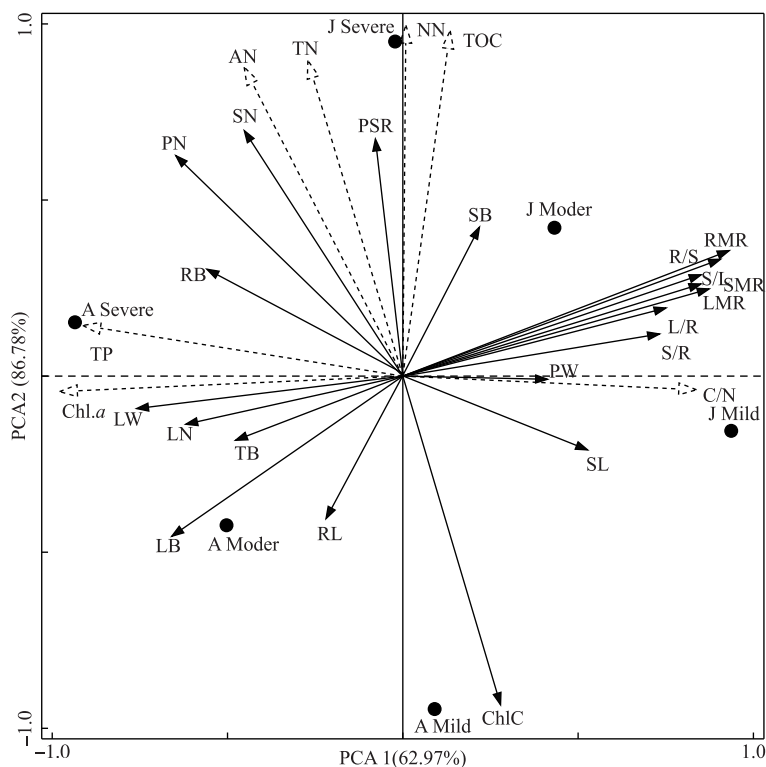


图4 水葫芦形态、生长指标与富营养水体理化性质的主成分分析(PN:叶柄数;PW:叶柄宽;LN:叶片数;LW:叶宽;SL:株高;RL:根长;SN:匍匐茎数;PSR:分株速率;SB:茎生物量;LB:叶生物量;RB:根生物量;TB:总生物量;RC:根冠比;SMR:茎生物量比;LMR:叶生物量比;RMR:根生物量比;L/R:叶根比;S/R:茎根比;S/L:茎叶比;ChlC:叶绿素含量;J表示6月(生长旺盛期);A表示8月(暴发高峰期);Mild、Moder和Severe分别表示轻度、中度和重度富营养化)

Fig.4 Principal component analysis of morphology, growth index, eutrophication and physi-chemical property of water for *Eichhornia crassipes*

反,生活在资源限制中的植物体会将能量分配给维持植物在不利生境中的结构. 刘旻慧等^[26]的研究表明,当环境中营养盐浓度较低时,水生植物可通过提高根系中相关酶活性,满足自己对营养的高效吸收与利用. 在会仙喀斯特湿地,随着水体富营养化程度的加剧,虽然植株高度相对有所降低,但没有抑制水葫芦的生长,也没有减少水葫芦分枝数量,匍匐茎数和分株速率与水葫芦的繁殖密切相关. 在重度富营养化水体中,水葫芦将营养物质主要投入到增加匍匐茎数和分株速率方面,力争进行种群的扩张,以增加种群面积和占据更为有利的生境,尤其在暴发高峰期会出现水面分布面积剧增的现象.

高岩等^[38]的研究结果表明,水葫芦既可以吸收水体中的营养物质,又可通过根系吸收底泥中的营养. 与其类似,本研究中,在轻度富营养水体中,水葫芦的响应策略为增加其株高和根长,随着富营养化程度的增大,虽然轻度富营养化下的营养物质相对较少,但其较高的株高有利于获取更多的光能,而且根长的增加有利于伸入水体吸取更多的营养物质. 水葫芦可通过株高、根长、匍匐茎和分株速率等表型可塑性特征来调节对富营养化水体养分的利用以促进其自身对必需资源最大限度地获取. 研究表明,植物的叶长、叶宽、叶柄长、叶片数和叶面积等叶性状参数可随着海拔、水分、光环境和温度等环境因子的变化而变化^[38-40]. 而Gallagher等^[41]的研究指出,并没有证据证明植物的叶片性状与入侵植物的生存能力存在联系;同一种植物,入侵种和本土植物在叶片性状上没有显著的差异. 本研究中,水葫芦叶柄数、叶片数、叶长和叶宽均随着水体富营养化程度的加深而增大,这与陈勇等^[40]的结论相似;叶绿素含量则表现为随着富营养化程度的加深

而降低,表明水葫芦植株体可能受到了高富营养化的胁迫,这与其株高和根长趋于降低类似。在氮、磷浓度胁迫下,植物能够对其有所反应,并通过自身的调节机制,做出形态和生理上的适应性响应策略,以增加其在外界胁迫条件下的生存机会^[42]。植物叶片表现出的差异性,一方面可能与植物的生物学特性有关;另一方面,在重度富营养水体中,水葫芦为了在营养充足的基础上快速扩大其种群面积,通过优化叶长、叶宽、叶柄数、叶柄宽和叶片数等结构来满足自身最大限度地获取养分,以保持其在群落中的最大适合度,其叶重比、叶长的可塑性指数表现为较大,因为适合度趋向于随着环境中营养物质总量的增加而增大^[43]。另外,叶柄数的增加有利于水葫芦叶片的运动以吸取更多的营养物质。在会仙喀斯特湿地,水葫芦的叶片性状随水体富营养化程度的增加反映了其响应环境变化的生存策略,水葫芦的叶性状具有较强的可塑性,且促进了水葫芦在不同富营养化水体中的生态适应性。

3.2 水葫芦生物量分配及表型可塑性对不同富营养化水体的响应特征

生物量的分配格局是植物关键的形态特征之一。研究表明,入侵植物比本土植物具有更强的可塑性响应^[44],生物量的重新分配(从地下到地上)和较强的可塑性有利于植物在频繁干扰的环境中入侵成功^[45],形成有利于自身生长发育的适应策略^[46]。水体中含有的营养物质是水生植物生长发育的重要生态因子,水生植物为了实现对养分提取有效性和摄取效率的最大化,必然改变其构件生物量的分配以适应水中养分的差异,从而形成多种因水中养分的异化所引起的能量投资策略^[47]。本实验比较了3个不同富营养化水体中水葫芦生物量积累的变化趋势,发现水葫芦生物量积累随着外界环境的变化而变化,总生物量、根生物量、茎生物量和叶生物量在重度富营养化程度水体中均显著高于中度和轻度富营养化程度水体,水葫芦在生长旺盛期的生物量分配大小关系为茎>根>叶,在暴发高峰期的则为茎>叶>根,茎生物量大于根和叶,水葫芦生物量分配比例的变化,有利于其在不同富营养化水体中的生长以达到最佳状态。水葫芦将较多的能量分配到茎部,表现为茎生物量的增加,有利于占据更多的空白生境,在外界环境营养充足的前提下扩张其种群面积。有研究表明,营养物质的增加将会使陆生植物风毛菊(*Saussurea nivea*)的根生物量减少,叶生物量增加^[48],与此相类似,本研究中暴发高峰期水葫芦根生物量积累较少。这可能是在高养分时,水葫芦作为浮水植物,把更多的资源分配于茎叶等器官的生长,相对减少了对根系长度的营养物质投入,而在低养分时,水葫芦却具有较高的根生物量,这有利于从水体或底泥中吸收养分,提高其生存能力。

植物的性状间存在比较普遍的权衡关系,主要包括叶长与叶宽等叶片性状间、叶片与枝条及树干性状间、叶片与根性状间、树干与根性状间、繁殖性状与数量间等^[49]。本研究中,不同富营养化水体和不同生长时期对水葫芦性状间的权衡关系均有一定的影响,在生长旺盛期,不同富营养化水体间的根生物量比、茎生物量比、根冠比和茎根比没有显著差异;但在暴发高峰期,除叶生物量比和叶根比无显著差异外,其他器官间均具有显著差异,在轻度富营养化水体较高。同一种植物在不同的环境和时期会有多种表型可塑性,以充分有效地利用资源,高效的适应环境^[50]。不同生长时期的水葫芦在不同富营养化程度下的响应策略和表型可塑性表现出差异性,这也是其为适应环境变化而调整自身行为的表现。包宇等^[49]的研究表明,根冠比随着养分的增加而降低;林超等^[51]的研究得出,沉水植物苦草的根冠比随着营养盐浓度的增加而升高。本研究中,水体富营养化程度的升高加剧了水葫芦快速生长,这与陈潇等^[7]的研究结果一致。在不同生长时期,水葫芦为适应生长而对根系和地上植株的资源分配采取了不同的生存策略。

在生长旺盛期,根冠比呈现出随着富营养化程度升高而降低的趋势,在暴发高峰期则呈现出随富营养化程度升高而升高的趋势,根冠比在暴发高峰期小于生长旺盛期,说明在暴发高峰期根系分配生物量相对减少,而水葫芦冠部植株生物量增加,水葫芦通过器官生物量分配对不同富营养化水体产生了可塑性响应,而表型可塑性提高了水葫芦应对环境胁迫的能力,以适应外界高营养的胁迫。这也反映了水葫芦生长与生物量分配对水体富营养化环境的内在协调性及其适应性,与挺水植物芦苇对盐碱胁迫的可塑性响应相似^[52]。植物表型可塑性是同一基因型植物在面对不同环境条件下,通过调节自身性状特征以适应环境变化的能力^[35],同时环境因素也会引起植物形态可塑性的差异^[53]。多个入侵实例表明,表型可塑性强的外来种通常更容易形成入侵^[54],而湖泊富营养化有利于外来水生植物的生长与无性繁殖,增强其入侵性,如水葫芦的匍匐茎长度会随营养水平提高而增加^[55]。本研究中,水葫芦能适应富营养化的生境,表现出较强的表型可塑性,这与湿地外来植物香菇草(*Hydrocotyle vulgaris*)相类似^[56]。在同一生长时期不同富营养化水体中,

水葫芦的叶长、匍匐茎数、叶柄数和叶宽等以及生物量的可塑性指数不同,重度富营养化下的表型可塑性指数比中度和轻度高,表明重度富营养化水体中水葫芦的表型可塑性比中度和轻度富营养化水体大,这可能与重度富营养化水体环境中营养元素含量高有关。主成分分析显示(图4),水体总有机碳、总氮、总磷、硝态氮、氨氮和叶绿素 *a* 均与水葫芦茎生物量、叶宽、叶片数、匍匐茎数和分株速率等参数具有显著的相关性,水葫芦表型可塑性与水体富营养化程度关系密切。这与众多研究表明植物的表型可塑性受总氮、总磷、水解氮、速效钾等因素影响的结论相似^[51,57-58],入侵植物较本土植物常表现出较高的生长速率、资源利用效率、表型可塑性和环境胁迫耐受能力等,有利于取得竞争优势^[59]。在水生生态系统中,多数成功入侵的外来植物均为具有较强克隆繁殖能力的克隆植物^[18],而环境因子是通过怎样的配比使水葫芦在不同富营养化水体中处于最佳的生长适合度,还需进一步的探讨。会仙喀斯特湿地地处亚热带季风气候区,夏季高温多雨、冬季寒冷少雨的气候特点适合水葫芦生长,其水文系统具有的地表、地下双重空间结构,湿地的水情多变,水文动态变化快,每年漓江流域内其他水流及旅游干扰携入的悬浮有机物等带来的营养物质亦可能加剧水葫芦的大量繁殖。

在对会仙喀斯特湿地水葫芦进行控制和治理时,可根据其在不同富营养化条件下的表型可塑性响应特征,有针对性地采取不同措施来控制其生长、繁殖和扩张。本研究是探讨基于水葫芦的形态性状(根长、株高和叶片等)、克隆性状(匍匐茎数和分株速率)以及生物量的积累和分配等表型可塑性对不同富营养化程度水体的响应特征,而植物的许多性状普遍存在可塑性^[46],为更全面地了解水葫芦在不同富营养水体中的生长策略,还需结合水葫芦在光合作用以及物候、生活史、异质光照下的克隆整合、种子数量及其活力等多方面的相关反馈,特别是根系和叶片的解剖结构、基因组学的分子机制,以便更深入地反映水葫芦对不同富营养化程度水体的入侵机制。

4 结论

1) 在会仙喀斯特湿地水葫芦的生长旺盛期和暴发高峰期,水葫芦可以通过形态、生长变化和生物量分配等进行资源分配,不同富营养化水体中的水葫芦产生了有利于其存活和入侵的表型可塑性响应特征。水葫芦的总生物量、根生物量、茎生物量和叶生物量的大小关系表现为重度富营养化水体>中度富营养化水体>轻度富营养化水体,茎生物量大于叶生物量和根生物量;水葫芦在不同富营养化水体中的表型可塑性提高了其在富营养化水体环境中的生态适应性。

2) 在水体轻度富营养化条件下,水葫芦通过增加其株高和根长来调节自身生长;重度富营养化条件下水葫芦的响应策略则表现为提高其匍匐茎数和分株速率,增强其克隆生长能力,提高扩散能力。水葫芦叶重比的可塑性指数最大,根冠比最小;水葫芦在重度富营养化水体中的表型可塑性最大。不同富营养化水体显著影响了水葫芦的表型可塑性,水葫芦的表型可塑性与湿地水体总有机碳、总氮、总磷浓度等环境因子密切相关。水体富营养化程度的提高和水葫芦的表型可塑性共同加剧了水葫芦在会仙喀斯特湿地的入侵。

致谢:感谢刘建春、于倩倩、郭永红、田垒等在实验样品分析方面提供的帮助。

5 参考文献

- [1] Liu J, Yang W. Water management. Water sustainability for China and beyond. *Science*, 2012, **337**(6095): 649-650.
- [2] Qing BQ. Approaches to mechanisms and control of eutrophication of shallow lake in the middle and lower reaches of Yangze River. *J Lake Sci*, 2002, **14**(3): 193-202. DOI: 10.18307/2002.0301. [秦伯强. 长江中下游浅水湖泊富营养化发生机制与控制途径初探. 湖泊科学, 2002, **14**(3): 193-202.]
- [3] Yang GS, Ma RH, Zhang L *et al.* Lake status, major problems and protection strategy in China. *J Lake Sci*, 2010, **22**(6): 799-810. DOI: 10.18307/2010.0601. [杨桂山, 马荣华, 张路等. 中国湖泊现状及面临的重大问题与保护策略. 湖泊科学, 2010, **22**(6): 799-810.]
- [4] Li N, Li JQ, Li GW *et al.* Analysis of eutrophication status and regional differences of typical lakes in China. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, **42**(4): 854-864. [李娜, 黎佳茜, 李国文等. 中国典型湖泊富营养化现状与区域性差异分析. 水生生物学报, 2018, **42**(4): 854-864.]
- [5] Zhang Q, Song YB, Jiang YP *et al.* The impacts of plant invasion on the native plants in urban wetland ecosystems. *Jour-*

- nal of Hangzhou Normal University: Natural Science, 2014, **13**(6): 628-633. [张琼, 宋垚彬, 蒋跃平等. 植物入侵对城市湿地生态系统中本地植物的影响. 杭州师范大学学报: 自然科学版, 2014, **13**(6): 628-633.]
- [6] Zedler JB, Kercher S. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2004, **23**(5): 431-452.
- [7] Chen X, Pan WB, Wang M. Spatial distribution characteristics and dynamics of *Eichhornia crassipes* in the Shuikou Reservoir, Fujian Province. *J Lake Sci*, 2012, **24**(3): 391-399. DOI: 10.18307/2012.0310. [陈潇, 潘文斌, 王牧. 福建闽江水口水库凤眼莲空间分布特征及其动态. 湖泊科学, 2012, **24**(3): 391-399.]
- [8] Gao L, Li B. The study of a specious invasive plant, water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): achievements and challenges. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(6): 735-752. [高雷, 李博. 入侵植物凤眼莲研究现状及存在的问题. 植物生态学报, 2004, **28**(6): 735-752.]
- [9] Powell KI, Chase JM, Knight TM. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*, 2013, **339**(6117): 316-318.
- [10] Wu YK, Mo YF, Zou SZ. Ecologic problem and protection method of karst wetland in Huixian, Guilin. *Chinese Karst*, 2006, **25**(1): 85-88. [吴应科, 莫源富, 邹胜章. 桂林会仙岩溶湿地的生态问题及其保护对策. 中国岩溶, 2006, **25**(1): 85-88.]
- [11] Xu GP, Shen YY, He CX *et al.* Determinations of nutrient chemical components in *Eichhornia crassipes* Sloms-laub from different eutrophic waters in Huixian karst wetlands, Guilin, China. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, **28**(26): 262-266. [徐广平, 沈育伊, 何成新等. 桂林会仙岩溶湿地不同富营养化水体水葫芦营养成分研究. 中国农学通报, 2012, **28**(26): 262-266.]
- [12] Wen YF. Rairy karst wetland eutrophication situation and countermeasure research [Dissertation]. Guilin: Guangxi University, 2013. [文云峰. 会仙岩溶湿地水体富营养化现状及对策研究[学位论文]. 桂林: 广西大学, 2013.]
- [13] Pfennig DW. Ecological evolutionary developmental biology//Kliman RM ed. Encyclopedia of evolutionary biology. Amsterdam: Elsevier, 2016: 474-481.
- [14] Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP *et al.* Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 2010, **15**(12): 684-692.
- [15] Zhai SH, Wang P, Sheng LX. Phenotypic plasticity of plant functional traits in competition environments. *Journal of Bei Hua University: Natural Science*, 2017, **18**(4): 538-546. [翟偲涵, 王平, 盛连喜. 竞争条件下植物功能性状的表型可塑性研究进展. 北华大学学报: 自然科学版, 2017, **18**(4): 538-546.]
- [16] Batzer EE, Martina JP, Elgersma KJ *et al.* Clonal plant allocation to daughter ramets is a simple function of parent size across species and nutrient levels. *Plant Ecology*, 2017, **218**(11/12): 1299-1311.
- [17] Yin GQ, Yang M, Wang YG *et al.* Phenotypic plastic response of two *Scirpus* species to salinity gradient. *Journal of Fudan University: Natural Science*, 2018, **57**(1): 43-50. [殷甘强, 杨梅, 王玉国等. 两种蘆草属植物对盐度的表型可塑性反应. 复旦学报: 自然科学版, 2018, **57**(1): 43-50.]
- [18] Fang LX, Lv XQ, Xi DG *et al.* Clonal integration facilitating for the invasion of *Alternanthera philoxeroides*. *J Lake Sci*, 2017, **29**(5): 1202-1208. DOI: 10.18307/2017.0518. [方龙香, 吕晓倩, 奚道国等. 克隆整合有利于喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 入侵. 湖泊科学, 2017, **29**(5): 1202-1208.]
- [19] Gu YF, Wang J, Wang J *et al.* Morphological response and growth strategy of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* under different water depth conditions. *J Lake Sci*, 2017, **29**(3): 654-661. DOI: 10.18307/2017.0314. [顾燕飞, 王俊, 王洁等. 不同水深条件下沉水植物苦草 (*Vallisneria natans*) 的形态响应和生长策略. 湖泊科学, 2017, **29**(3): 654-661.]
- [20] Li L, Geng YP, Lan ZC *et al.* Phenotypic plasticity of aquatic plants in heterogeneous environments: A review. *Biodiversity*, 2016, **24**(2): 216-227. [黎磊, 耿宇鹏, 兰志春等. 异质环境中水生植物表型可塑性的研究进展. 生物多样性, 2016, **24**(2): 216-227.]
- [21] Wang ZW, Li YH, During HJ *et al.* Do clonal plants show greater division of labour morphologically and physiologically at higher Patch Contrasts? *PLoS One*, 2011, **6**(9): e25401.
- [22] Pigliucci M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, **20**(9): 481-486.
- [23] Ju RT, Li H, Shi ZR *et al.* Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity*, 2012, **20**(5): 581-611. [鞠瑞亭, 李慧, 石正人等. 近十年中国生物入侵研究进展. 生物多样性, 2012, **20**(5): 581-611.]

- [24] Ongore CO, Aura CM, Ogari Z *et al.* Spatial-temporal dynamics of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart.), other macrophytes and their impact on fisheries in Lake Victoria, Kenya. *Journal of Great Lakes Research*, 2018, **44**(6): 1273-1280.
- [25] Wu TT, Liu GF, Han SQ *et al.* Impacts of algal blooms accumulation on physiological ecology of *Water Hyacinth*. *Environmental Science*, 2015, **36**(1): 114-120. [吴婷婷, 刘国锋, 韩士群等. 蓝藻水华聚集对水葫芦生理生态的影响. 环境科学, 2015, **36**(1): 114-120.]
- [26] Liu MH, Qin HJ, Zhang ZY *et al.* Nutrient removal and physiological response of floating macrophytes in different pollution loading waters. *China Environmental Science*, 2017, **37**(11): 4304-4311. [刘旻慧, 秦红杰, 张志勇等. 不同污染负荷下浮水植物对水体营养盐的去除及生理响应. 中国环境科学, 2017, **37**(11): 4304-4311.]
- [27] Li J, Jiang LJ, Wang XL *et al.* Effect of *Eichhornia crassipes* on ammonification and denitrification microorganisms in eutrophic freshwaters. *Environmental Science*, 2017, **38**(10): 4253-4261. [李洁, 蒋丽娟, 王晓琳等. 凤眼莲对富营养化水体中氨氧化和反硝化微生物的影响. 环境科学, 2017, **38**(10): 4253-4261.]
- [28] Wang H, Xia W, Lu P *et al.* Adsorption characteristics of biochar on heavy metals (Pb and Zn) in soil. *Environmental science*, 2017, **38**(9): 3946-3952. [王红, 夏雯, 卢平等. 生物炭对土壤中重金属铅和锌的吸附特性. 环境科学, 2017, **38**(9): 3946-3952.]
- [29] Xu GP, Li YQ, Shen YY *et al.* Soil organic carbon distribution and components in different plant communities along a water table gradient in the Huixian Karst wetland in Guilin. *Environmental Science*, 2019, **40**(3): 1491-1503. [徐广平, 李艳琼, 沈育伊等. 桂林会仙喀斯特湿地水位梯度下不同植物群落土壤有机碳及其组分特征. 环境科学, 2019, **40**(3): 1491-1503.]
- [30] Jin XC, Liu HL, Tu QY *et al.* eds. Eutrophication of Chinese lakes. Beijing: China Environmental Science Press, 1990: 121-135. [金相灿, 刘鸿亮, 屠清瑛等. 中国湖泊富营养化. 北京: 中国环境科学出版社, 1990: 121-135.]
- [31] Wang MC, Liu XQ, Zhang JH. Evaluate method and classification standard on lake eutrophication. *Environmental Monitoring in China*, 2002, **18**(5): 47-49. [王明翠, 刘雪芹, 张建辉. 湖泊富营养化评价方法及分级标准. 中国环境监测, 2002, **18**(5): 47-49.]
- [32] Liu LF, Zhou XH, Gao J *et al.* Phytoplankton community structure and trophic status evaluation in Dajiuhe wetland of Shennongjia Alpine. *J Lake Sci*, 2018, **30**(2): 417-430. DOI: 10.18307/2018.0213. [刘林峰, 周先华, 高健等. 神农架大九湖湿地浮游植物群落结构特征及营养状态评价. 湖泊科学, 2018, **30**(2): 417-430.]
- [33] Editorial Board of "Monitoring and analysis methods of water and wastewater", Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China ed. Monitoring and analysis methods of water and wastewater; fourth edition. Beijing: China Environmental Science Press, 2002. [国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法: 第4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.]
- [34] Chen ZY, Wang GX, Wu XD *et al.* Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths. *J Lake Sci*, 2011, **23**(6): 942-948. DOI: 10.18307/2011.0617. [陈正勇, 王国祥, 吴晓东等. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策. 湖泊科学, 2011, **23**(6): 942-948.]
- [35] Wang J, Ji L, Zhang ZH *et al.* Effects of water stress on phenotypic plasticity of *Quercus mongolica* seedlings grown in two soil substrates. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(1): 51-59. [王君, 及利, 张忠辉等. 不同土壤基质下水分胁迫对蒙古栎幼苗表型可塑性的影响. 生态学杂志, 2019, **38**(1): 51-59.]
- [36] Zhang JT ed. Quantitative ecology: Second edition. Beijing: Science Press, 2011: 137-147. [张金屯. 数量生态学: 第二版. 北京: 科学出版社, 2011: 137-147.]
- [37] Liu XJ, Ma KP. Plant functional traits-concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, **45**: 325-339. [刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, **45**: 325-339.]
- [38] Gao Y, Ma T, Zhang ZH *et al.* Nutrient removals from eutrophic water by *Eichhornia crassipes* at different growth stages. *Journal of Agro-Environment Science*, 2014, **33**(12): 2427-2435. [高岩, 马涛, 张振华等. 不同生长阶段凤眼莲净化不同程度富营养化水体的效果研究. 农业环境科学学报, 2014, **33**(12): 2427-2435.]
- [39] Li FL, Bao WK. Elevational trends in leaf size of *Campylotropis polyantha* in the arid Minjiang River valley, SW China. *Journal of Arid Environments*, 2014, **108**: 1-9.
- [40] Chen Y, Li FD, Wang HJ *et al.* Phenotypic variation of natural populations of *P. chinensis*. *Journal of Central South University of Forestry and Technology*, 2013, **33**(2): 20-23. [陈勇, 李芳东, 王海军等. 五列木天然群体的表型变异. 中南林业科技大学学报, 2013, **33**(2): 20-23.]

- [41] Gallagher RV, Randall RP, Leishman MR. Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. *Conservation Biology*, 2014, **10**(2): 1-10.
- [42] Feng F, Zhang FS, Yang XQ eds. Research progress and prospect of plant nutrition. Beijing: China Agricultural University Press, 2000. [冯锋, 张福锁, 杨新泉. 植物营养研究进展与展望. 北京: 中国农业大学出版社, 2000.]
- [43] Liu SL, Ma MD, Pan YZ *et al.* Effects of light regime on the growth and photosynthetic characteristics of *Alnus formosana* and *A. cremastogyne* seedlings. *Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(2): 351-358. [刘柿良, 马明东, 潘远智等. 不同光环境对桤木幼苗生长和光合特性的影响. 应用生态学报, 2013, **24**(2): 351-358.]
- [44] Xue QY. Comparative analysis of water environmental quality assessment methods. *Environmental Protection Science*, 2004, **30**(4): 64-66. [薛巧英. 水环境质量评价方法的比较分析. 环境保护科学, 2004, **30**(4): 64-66.]
- [45] Van Kleunen M, Dawson W, Essl F. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature*, 2015, **525**: 100-103.
- [46] Zhuo L, Guan KY, Li WJ *et al.* Phenotypic plasticity and biomass allocation of *Iris tenuifolia* Pall. in different habitats. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(3): 618-623. [卓露, 管开云, 李文军等. 不同生境下细叶鸢尾表型可塑性及生物量分配差异性. 生态学报, 2014, **33**(3): 618-623.]
- [47] Wasof S, Lenoir J, Tarek H *et al.* Dominance of individual plant species is more important than diversity in explaining plant biomass in the forest understorey. *Journal of Vegetation Science*, 2018, **29**: 521-531. DOI: 10.1111/jvs.12624.
- [48] Wu GL, Chen M, Du GZ. Effects of nutrient and light on seedlings morphological plasticity of four *Saussurea* species with different ecological breadth. *Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(8): 1708-1713. [武高林, 陈敏, 杜国祯. 营养和光照对不同生态幅风毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. 应用生态学报, 2008, **19**(8): 1708-1713.]
- [49] Bao Y, Yang M, Tang ZH. The phenotypic plasticity response of seedlings of *Pinus sylvestris* var. *chinensis* to temperature and soil nutrient in the wetland. *Journal of Biology*, 2019, **36**(2): 54-58. [包宇, 杨苗, 唐占辉. 湿地植物丝瓣剪秋罗幼苗对温度和土壤养分的表型可塑性响应. 生物学报, 2019, **36**(2): 54-58.]
- [50] Dong L. Study on the growth and reproduction characteristics of the head flower bud under different habitat conditions [Dissertation]. Chongqing: Southwest University, 2011. [董力. 不同生境条件下头花蓼的生长繁殖特征研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2011.]
- [51] Lin C, Han CM, You WH *et al.* Effect of different water nutrient conditions on growth of *Vallisneria spirulosa* and *V. denserrulata*. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(8): 2117-2121. [林超, 韩翠敏, 游文华等. 不同水体营养条件对刺苦草和密刺苦草生长的影响. 生态学报, 2016, **35**(8): 2117-2121.]
- [52] Qiu T, Ju M, Xu JN *et al.* Plastic response of *Phragmites australis* under salt or alkali stress in growth and biomass. *Journal of Northeast Normal University: Natural Science Edition*, 2013, **45**(1): 108-112. [邱天, 鞠森, 徐嘉吟等. 芦苇生长与物质生产对盐碱胁迫的可塑性响应. 东北师大学报: 自然科学版, 2013, **45**(1): 108-112.]
- [53] Böhnke M, Bruelheide H. How do evergreen and deciduous species respond to shade? Tolerance and plasticity of subtropical tree and shrub species of South-East China. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, **87**: 179-190.
- [54] Richards CL, Pennings SC, Donovan LA. Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants. *Plant Ecology*, 2005, **176**(2): 263-273.
- [55] You WH, Yu D, Xie D *et al.* Responses of the invasive aquatic plant water hyacinth to altered nutrient levels under experimental warming in China. *Aquatic Botany*, 2014, **119**: 51-56.
- [56] Miao LH, Ji MC, Wang YY *et al.* Study on invasion risk of *Hydrocotyle levulgaris* as an alien species in wetlands. *Agric & Life Sci*, 2011, **37**(4): 425-431. [缪丽华, 季梦成, 王莹莹等. 湿地外来植物香菇草 (*Hydrocotyle vulgaris*) 入侵风险研究. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2011, **37**(4): 425-431.]
- [57] Duan YY, Song LJ, Niu SQ *et al.* Differences in functional traits of *Robinia pseudoacacia* leaves and their relationship with soil nutrients in different ages. *Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(1): 28-36. [段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗等. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系. 应用生态学报, 2017, **28**(1): 28-36.]
- [58] Li XL, Wen HR, Wang XS *et al.* Leaf phenotype plasticity of the *Chinese mosquito* family in different habitats in the Three Gorges reservoir area and its relationship with soil environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(10): 3581-3591. [李晓玲, 温浩然, 王雪松等. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, **38**(10): 3581-3591.]
- [59] Sundaram B, Hiremath AJ. *Lantana camara* invasion in a heterogeneous landscape: patterns of spread and correlation with changes in native vegetation. *Biological Invasions*, 2012, **14**: 1127-1141.