

秋季水位波动频率对喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙的影响

陈修文 于 丹 刘春花*

武汉大学生命科学院, 梁子湖湖泊生态系统国家野外科学观测研究站, 武汉 430072

摘 要 水位波动对水生植物的生长有显著影响。该文通过设置0次(对照)、1次、2次和4次水位波动频率, 研究了入侵种喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、外来种粉绿狐尾藻(又称聚叶狐尾藻, *Myriophyllum aquaticum*)和乡土种水龙(*Ludwigia adscendens* = *Jussiaea repens*)对水位波动的形态和生理响应策略。结果显示: 水位波动对喜旱莲子草的分枝数、根冠比和最大光化学量子产量(F_v/F_m)无明显影响, 但明显增加了株高(水位波动1次除外), 降低了生物量和叶绿素含量; 粉绿狐尾藻的分枝数和 F_v/F_m 在不同水位波动下无明显变化, 但株高在2次水位波动下明显增加, 根冠比在1次和4次水位波动下明显增加, 生物量和叶绿素含量(4次水位波动除外)在水位波动后明显降低; 水位波动明显降低了水龙的分枝数(2次水位波动除外)、株高(1次和2次水位波动除外)、总生物量(2次水位波动除外)和叶绿素含量, 但对水龙的根冠比和 F_v/F_m 无明显影响。水龙的分枝数、株高、总生物量、叶绿素含量和 F_v/F_m 在绝大部分水位波动处理下都明显大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻, 而且后二者间没有显著区别。以上结果说明在秋季这3个物种的生长都受到水位波动的抑制, 喜旱莲子草和粉绿狐尾藻在秋季水位波动生境中并不能表现出较强的生长能力, 但对水位波动具有较强的耐受性和可塑性, 这与入侵种较强的入侵性有关。应加强防范外来种粉绿狐尾藻的入侵。

关键词 水位波动; 喜旱莲子草; 粉绿狐尾藻; 水龙; 形态; 生理

引用格式: 陈修文, 于丹, 刘春花 (2016). 秋季水位波动频率对喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙的影响. 植物生态学报, 40, 493–501. doi: 10.17521/cjpe.2015.0174

Effect of water level fluctuation frequency on *Alternanthera philoxeroides*, *Myriophyllum aquaticum* and *Ludwigia adscendens* in autumn

CHEN Xiu-Wen, YU Dan, and LIU Chun-Hua*

College of Life Sciences, Wuhan University, The National Field Station of the Freshwater Ecosystem of Liangzi Lake, Wuhan 430072, China

Abstract

Aims In wetlands, water levels can fluctuate, which often disturbs local organisms, such as aquatic plants. The responses of *Alternanthera philoxeroides*, *Myriophyllum aquaticum*, and *Ludwigia adscendens* to water level fluctuations of different frequencies were examined here.

Methods Water level fluctuations were simulated at four frequencies: static (0 frequency), one cycle (1 frequency), two cycles (2 frequency), and four cycles (4 frequency), and with fluctuation amplitudes (± 25 cm) during a 60 day experiment. Morphological and physiological traits of plants, including branching number, shoot length, total biomass, shoot root ratio, chlorophyll content, and maximum PSII quantum efficiency (F_v/F_m) were assessed.

Important findings Water level fluctuation was found to have no significant impact on branching number, root shoot ratio, or F_v/F_m of *A. philoxeroides*, but all scenarios except 1 frequency were significantly associated with longer shoots and lower total biomass and chlorophyll content. The traits of *M. aquaticum* showed different responses to water level fluctuation: branching number and F_v/F_m showed no changes, but shoot length (2 frequency) and root shoot ratio (1 and 4 frequency) increased significantly, and total biomass and chlorophyll content (except 4 frequency) decreased. In *L. adscendens*, water level fluctuation was associated with lower branching number in all scenarios except 2 frequency, shoot length in all scenarios except 1 and 2 frequency, total biomass in all scenarios except 2 frequency, and chlorophyll content but had no significant effects on root shoot ratio or

F_v/F_m . Under most water level fluctuation conditions, the branching number, shoot length, total biomass, chlorophyll content, and F_v/F_m of *L. adscendens* were significant higher than those of *A. philoxeroides* and *M. aquaticum*, and the latter two had no significant differences. Results suggested that water level fluctuations were the limiting factor for the growth of three species in autumn. *Alternanthera philoxeroides* and *M. aquaticum* did not show higher invasiveness in environments in which the water level fluctuated in autumn but did show higher tolerance and plasticity in response to water level fluctuations in general. This was related to the invasiveness of introduced species. Results also indicated that preventive efforts focusing on potential invasion by *M. aquaticum* should be strengthened.

Key words water level fluctuation; *Alternanthera philoxeroides*; *Myriophyllum aquaticum*; *Ludwigia adscendens*; morphology; physiology

Citation: Chen XW, Yu D, Liu CH (2016). Effect of water level fluctuation frequency on *Alternanthera philoxeroides*, *Myriophyllum aquaticum* and *Ludwigia adscendens* in autumn. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 493–501. doi: 10.17521/cjpe.2015.0174

水位波动现象在人工湖中最为明显, 在天然湖泊的大尺度范围内, 包括季节和年际尺度上, 水位波动也经常发生(Gasith & Gafny, 1990), 这主要是由于气候和水文胁迫导致的(Zohary & Ostrovsky, 2011)。在未来全球气候变暖的背景下, 洪水可能会发生得更加频繁(Houghton *et al.*, 2001)。气候异常波动会加剧干旱和洪涝的程度(方精云, 2000), 从而进一步加大湖泊水位波动的周期和范围(Magnuson *et al.*, 1997)。水位波动是水文情势的一个组成部分。水文情势可以由湿地中的水深、水位持续时间、水位波动频率、水体的补充和干涸速率、淹水和干涸的时间, 以及可预测性来描述(Yu & Yu, 2009)。水位波动作为湿地中常见的干扰因子, 对外来种入侵也有明显影响。例如, 有过水文干扰历史的湿地具有更多的入侵现象, 干扰加速了外来种向湿地的入侵(Sobrinho *et al.*, 2002)。

水位变化对不同的水生植物有不同影响。挺水植物芦苇(*Phragmites australis*)幼苗在水淹没状态下, 其节间距会增长, 而在水位下降后其种子有很高的萌发率(Maucham *et al.*, 2001)。濒危沉水植物水车前(又称龙舌草) (*Ottelia alismoides*)的叶片特征(叶片数和叶面积)和生物量分配类型在恒定水位和波动水位之间呈现整体的相似性(Yu & Yu, 2009)。浮叶植物荇菜(*Nymphoides peltata*)在水位缓涨的处理中显示出了与恒定水位相似的生物量和克隆株数, 但是水位骤涨却大大降低了荇菜植株的克隆株数(Yu & Yu, 2011)。前人有关水位波动与水生植物关系的研究多是在夏季开展的(Strand & Weisner, 2001; 杨永清, 2003; Yu & Yu, 2009, 2011), 而有关秋季水位波动的研究还较少, 尤其是对扎根漂浮生

长的入侵种和外来种影响的研究更少。

水生型喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、粉绿狐尾藻(*Myriophyllum aquaticum*)和水龙(*Ludwigia adscendens* = *Jussiaea reprens*)虽以漂浮生长为主, 但多是扎根在水体沿岸带的基底, 其漂浮层一方面是由湿生型匍匐茎伸展到水面交错形成的, 另一方面是由湿生型在遭受淹水后先进行沉水生长, 随着匍匐茎生长伸长至水面继而进行扎根漂浮生长而形成的。本实验设置了不同的水位波动频率, 以扎根挺水生长的喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙为研究对象, 观测了水位波动对相似生活型的入侵种、外来种和本地种的影响, 拟解决以下两个问题: (1)入侵种、外来种和本地种如何适应水位波动? (2)水位波动频率的增加会不会促进外来种和入侵种的入侵? 本实验试图为管理和控制入侵种和预测外来种的入侵提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地区和实验材料

本实验在梁子湖湖泊生态系统国家野外科学观测研究站(30.18°–30.30° N, 114.35°–114.58° E)完成。梁子湖(30.08°–30.30° N, 114.35°–114.65° E)是湖北省第二大湖, 平均水深4.2 m; 湖区属于北亚热带季风气候, 年平均温度为16.8 °C (王苏民和窦鸿身, 1998)。本实验选取的水生植物材料包括喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙。喜旱莲子草是国家环保总局于2002年公布的9种危害最大的外来入侵植物(潘晓云等, 2006), 主要分布在黄河流域以南, 尤以长江流域为多, 即主要分布在我国亚热带地区, 暖温带半湿润以及热带地区偶有发生(郭水良和李扬汉,

1998)。该种既可陆生又可水生, 水生型以漂浮生长为主, 也可以在较长时间内淹水生长(Fan *et al.*, 2015)。粉绿狐尾藻原产于南美洲亚马逊河流域, 现已分布于全世界大部分地区(Li & Hsieh, 1996), 多漂浮生长, 也可挺水或沉水生长, 植株沉水时茎半直立生长, 上部为挺水叶, 匍匐在水面上, 下半部为水中茎(Hussner *et al.*, 2009)。因其具有观赏价值和容易培育, 常见于水族馆。目前粉绿狐尾藻在我国的花鸟鱼市场常见, 并在水污染治理和水体景观绿化中应用(吴程等, 2008; 王文国等, 2013)。水龙主要分布于热带和亚热带地区, 在我国长江以南亚热带湿润地区均有分布。水龙通常生长在沟渠、溪流、浅水池塘和稻田等生境, 多以扎根漂浮生长为主, 在淹水条件下仍能沉水生长(Li *et al.*, 2008; You *et al.*, 2014)。

1.2 实验设计

2013年8月, 采集喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙的顶端断枝10 cm (在同一湿生环境的同生群中), 统一培养于以河沙为基质的实验盆中, 保持植物挺水生长, 定期浇水。一周后, 断枝生根, 所有培养材料均视作植株幼苗, 用于本实验。三种植物的幼苗平均株高为20 cm, 平均鲜质量(平均值 \pm 标准误差)分别为: 喜旱莲子草(2.695 ± 0.282) g, 粉绿狐尾藻(3.357 ± 0.404) g, 水龙(3.576 ± 0.278) g。每株幼苗移栽到以湖泥为基质的实验黑桶(直径25 cm, 高15

cm)中, 将黑桶用绳子吊于水泥池(4 m \times 4 m \times 4 m)的钢管上, 使植株保持挺水且部分匍匐生长状态。一周后, 将黑桶调整至水下50 cm。植株在50 cm的水位下稳定生长一周, 然后进行不同的水位波动处理。实验周期内, 设置对照(0次波动, 水位50 cm), 3个水位波动频率(1次, 2次, 4次), 围绕50 cm水位波动幅度为 ± 25 cm, 从低水位开始到高水位结束。1次波动是指在实验周期60天内, 先在初始50 cm水深处保持10天, 然后降低水位至25 cm处保持20天, 然后再增加水位至50 cm保持10天, 继续增加水位至75 cm保持20天至实验结束; 2次波动是指在实验周期60天内, 先在初始50 cm水深处保持5天, 然后降低水位至25 cm处, 10天后增加水位至50 cm处保持5天, 继续增加水位至75 cm处保持10天, 由此完成1次波动, 在实验周期内共实施2次这样的波动; 4次波动是指在实验周期60天内, 先在水深50 cm处保持2.5天, 然后降低水深至25 cm, 5天后增加水深至50 cm处, 保持2.5天, 继续增加水深至75 cm处保持5天, 按这个顺序在实验周期内重复4次波动(图1)。每个实验处理20个重复。实验期间定期加水 and 清理水泥池中的水绵, 进行日常实验维护; 并每隔两天监测早、中、晚三个时间段的水体物理化学指标(表1)。

1.3 形态特征和生物量测定

收获时, 轻轻将植株根部的土壤洗去, 统计植

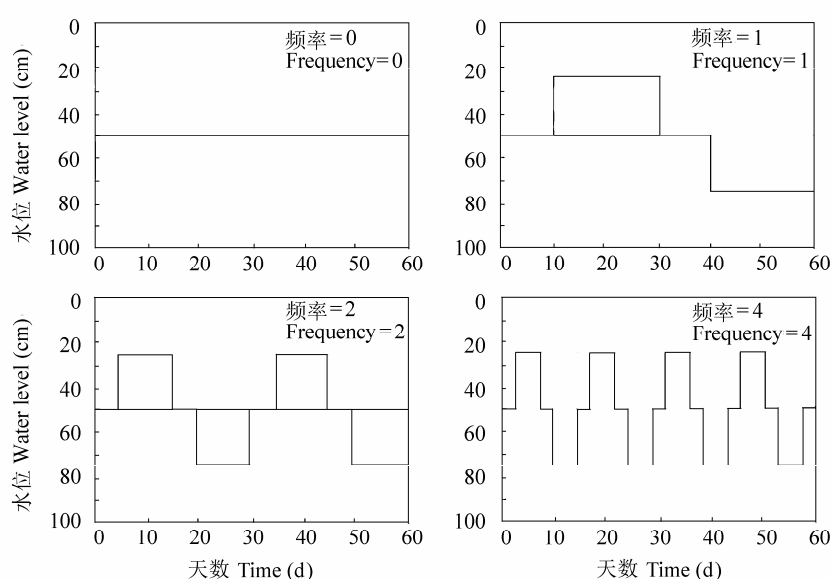


图1 水位波动频率示意图。

Fig. 1 Diagram of different frequency water-level fluctuation.

表1 实验期间水体物理化学指标(平均值±标准误差)

Table 1 The physical and chemical index of the water during the experiment (means ± SE)

温度 Temperature (°C)	溶解氧 Dissolved oxygen (mg·L ⁻¹)	电导率 Conductivity (ms·m ⁻¹)	溶解性固体总量 Total dissolved solids (mg·L ⁻¹)	盐度 Salinity (%)	pH值 pH value	水面光照 Light intensity on water surface (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
29.36 ± 2.86	5.06 ± 1.18	192.26 ± 16.52	115.32 ± 7.86	0.008 0 ± 0.000 6	8.79 ± 0.14	851.54 ± 322.38

株分枝数, 测量株高, 然后将植株地上和地下部分分开, 置于70 °C烘箱中烘烤72 h后称量, 计算生物量。根冠比通过地下生物量和地上生物量的比值来计算。

1.4 叶绿素和最大光化学量子产量(F_v/F_m)的测定

根据Lichtenthaler (1987)的方法测定总叶绿素含量。在实验收获前使用水下调制叶绿素荧光仪(DIVING-PAM, Walz, Effeltrich, Germany)和数据采集软件wincontrol (Walz GmbH, Effeltrich, Germany)测定光系统II (PSII)最大光化学量子产量(F_v/F_m)。2013年10月28日7:00–8:30, 取喜旱莲子草和水龙植株顶端以下完全伸展的第三片叶、粉绿狐尾藻植株顶端以下第四轮长势浓密的羽状裂叶, 小心地放进水下调制叶绿素荧光仪叶夹中, 用叶夹夹住进行15 min暗适应后, 打开叶夹, 用测量光测出初始荧光(F_0), 然后打开一个饱和脉冲测量最大荧光(F_m)。根据计算公式 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, 计算出 F_v/F_m 。虽然粉绿狐尾藻的叶片是羽状裂叶, 但前人采用水下调制叶绿素荧光仪(Walz GmbH, Effeltrich, Germany)测量了狐尾藻(*Myriophyllum verticillatum*)和穗花狐尾藻(*M. spicatum*)的 F_v/F_m (宋玉芝等, 2010; 经博翰和袁龙义, 2015), 因此我们也用此仪器测量了粉绿狐尾藻的 F_v/F_m 。

1.5 数据分析

为了满足实验数据的正态分布和方差齐性, 对有些不能满足正态分布和方差齐性的数据先进行对数

转换后再进行分析。利用双因素方差分析(two-way ANOVA)来评估水位波动的频率和物种对分枝数、株高、生物量、根冠比、叶绿素含量和 F_v/F_m 的影响。如果处理的影响是显著的, 再利用Tukey-s-b(K)多重比较方法检验处理间的差异。实验中显著度的水平为0.05。数据分析使用SPSS 18.0软件。

2 结果

2.1 形态特征变化

虽然双因素方差分析表明水位波动频率显著地影响了分枝数(表2), 但喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的分枝数在不同的水位波动频率下无明显变化, 只有水龙的分枝数在2次水位波动下明显大于1次和4次的, 而在4次水位波动频率下的分枝数最小(图2A)。物种间的分枝数差异明显, 除4次水位波动外, 在对照、1次和2次水位波动下, 水龙的分枝数都明显大于其他两种; 而在所有的水位波动处理下喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的分枝数都没有显著区别(表2; 图2A)。

不同物种的株高明显受水位波动的影响(表2)。喜旱莲子草的株高随着水位波动频率增加而增大, 但对照和1次波动处理以及2次和4次波动处理之间无明显区别。粉绿狐尾藻的株高只有在2次波动下明显升高, 其余水位波动处理下无明显变化。水龙的株高在4次波动处理时明显降低(图2B)。不同物种间的株高差异显著(表2); 在对照、1次和2次水位波

表2 水位波动和物种对形态特征和生理特征影响的方差分析

Table 2 F and p values for two-way ANOVA of water level and species analysis for morphological and physiological traits

方差来源 Source of variation	处理 Treatment	物种 Species	处理×物种 Treatment × species
分枝数 Branching number	46.496***	57.285***	110.719***
株高 Shoot length	11.593**	116.742***	136.719***
总生物量 Total biomass	35.962***	74.402***	122.205***
根冠比 Root shoot ratio	0.946 ^{ns}	0.932 ^{ns}	8.460***
叶绿素含量 Chlorophyll content	19.405***	16.379***	45.39***
最大光化学量子产量 Maximum PSII quantum efficiency	6.934 ^{ns}	93.935***	106.524***

ns, $p > 0.05$; *, $0.01 < p \leq 0.05$; **, $p \leq 0.01$; ***, $p \leq 0.001$.

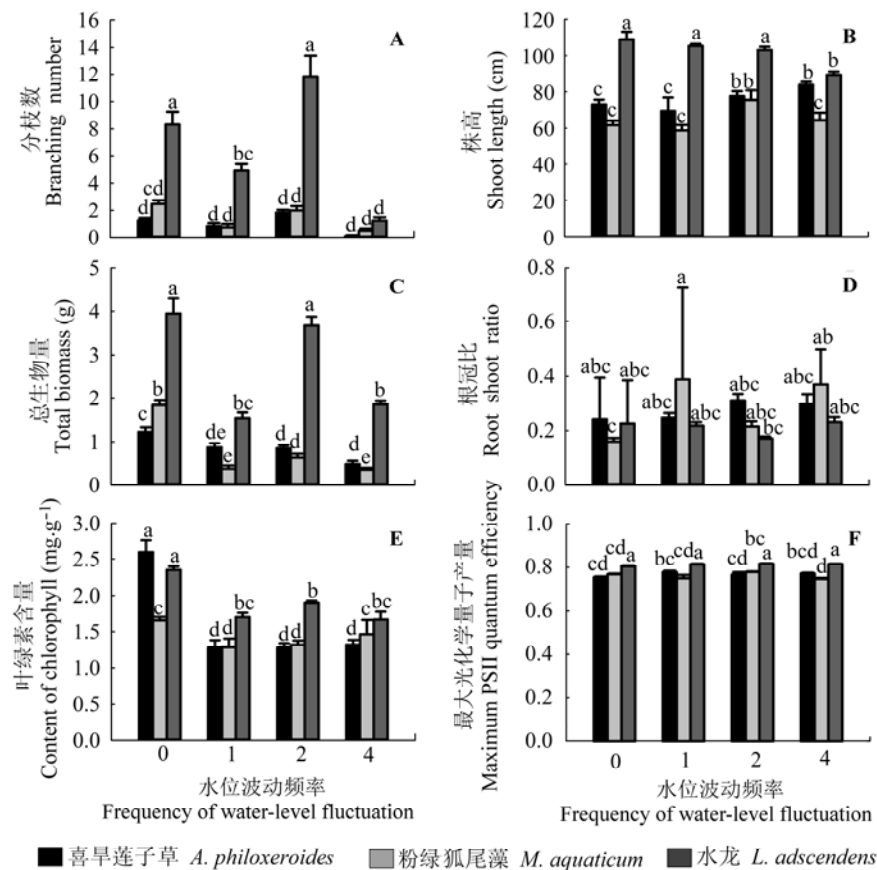


图2 喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙的枝数(A)、株高(B)、总生物量(C)、根冠比(D)、叶绿素含量(E)和最大光化学量子产量(F)在不同水位波动频率下的变化(平均值±标准误差, $n = 20$)。相同的字母表示处理间无显著差异($p > 0.05$); 不同的字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Branching number (A), shoot length (B), total biomass (C), root shoot ratio (D), content of chlorophyll (E) and maximum PSII quantum efficiency (F) of *Alternanthera philoxeroides*, *Myriophyllum aquaticum* and *Ludwigia adscendens* subjected to the different frequency of water-level fluctuation (mean \pm SE, $n = 20$). Bars sharing the same letters indicate no significant differences among treatments ($p > 0.05$) and the different letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

动时水龙株高都是明显大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的, 而且后二者间无明显区别; 在4次水位波动时水龙与喜旱莲子草的株高无明显区别, 但都明显大于粉绿狐尾藻的(图2B)。

2.2 生物量及生物量分配的变化

不同物种的总生物量明显受水位波动的影响(表2); 水位波动明显降低了喜旱莲子草的总生物量, 但波动频率(1次、2次和4次)间无明显差异; 水位波动同样明显降低了粉绿狐尾藻的总生物量, 但2次波动处理下的总生物量明显大于1次和4次的, 而后二者间无明显差异; 1次和4次波动处理明显降低了水龙的总生物量, 而2次波动处理和对照无明显区别(图2C)。不同物种间的总生物量之间有显著差异(表2)。水龙的总生物量在所有处理下都显著大

于其他两种; 对照和4次波动下的喜旱莲子草总生物量分别明显小于和大于粉绿狐尾藻的总生物量, 1次和2次波动下无明显区别(图2C)。

喜旱莲子草和水龙的根冠比在所有水位处理下都无明显变化; 粉绿狐尾藻的根冠比在1次和4次波动下明显大于对照, 2次波动与对照无明显区别, 而且1次、2次和4次波动间无明显区别; 此外, 不同物种间的根冠比没有明显差异(表2; 图2D)。

2.3 光合色素和 F_v/F_m 的变化

不同物种的叶绿素含量明显受水位波动的影响(表2); 所有的水位波动处理下喜旱莲子草和水龙叶绿素含量都明显小于对照, 但1次、2次和4次波动频率间无明显区别; 1次和2次波动处理明显降低了粉绿狐尾藻的叶绿素含量, 而4次波动处理与对照

无明显区别(图2E)。不同物种间的叶绿素也有明显差异;对照组的喜旱莲子草和水龙的叶绿素含量显著大于粉绿狐尾藻的,前两者之间差异不显著;1、2次水位波动处理下,水龙的叶绿素含量均明显大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的叶绿素含量,而后二者间没有明显差异;4次水位波动频率下水龙与粉绿狐尾藻的叶绿素含量无明显区别,且都显著大于喜旱莲子草(表2;图2E)。

不同水位波动处理对 F_v/F_m 无明显影响,但物种间的 F_v/F_m 差异显著;在所有的水位波动处理下水龙的 F_v/F_m 值都显著大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻,后二者之间没有显著差异(表2;图2F)。

3 讨论

3.1 形态变化

杨永清(2003)对沉水植物响应水位波动的研究发现,水位恒定时轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)的分枝数大于水位波动时;微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)和穗花狐尾藻在水位波动时分枝数无明显变化。同样,本实验发现喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的分枝数不受水位波动的影响,但低频率和高频率的水位波动都降低了水龙的分枝数,说明只有适度的水位波动对水龙的分枝数不产生影响。耐淹水植物对淹水胁迫的响应主要有逃离和忍耐两个策略,其中逃离策略主要是通过叶柄、茎或叶片的伸出而逃离淹水,以达到植株伸出水面获得充足空气的目的(Vartapetian & Jackson, 1997; Mommer & Visser 2005; Bailey-Serres & Voesenek, 2008)。在本实验中,相对于恒定水位,波动水位实际上在一定时间内增加了植株淹水的程度,相比于对照,2次波动下喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的株高明显增加,4次波动处理只明显增加了喜旱莲子草的株高,但水龙的株高在4次水位波动下明显降低,这说明入侵种喜旱莲子草以比较高的形态可塑性来适应水位波动的胁迫,外来种粉绿狐尾藻只有在中等水位波动下有较强的形态适应能力,而乡土种水龙对水位波动适应性差。

3.2 生物量及生物量分配变化

水位波动对不同水生植物的生物量产生不同影响。如对沉水植物而言,光照可能是主要的限制因子(Yu & Yu, 2009),不同的沉水植物对光的需求不同,因此对水位波动的响应也不同。如水位波动对

穗花狐尾藻的生物量无明显影响,但使微齿眼子菜的生物量明显增加、轮叶黑藻和水车前生物量显著降低(杨永清, 2003; Yu & Yu, 2009)。不同于沉水植物,本实验的3个物种在野外多以漂浮生长为主,本实验中是以扎根挺水状态生长,而水位波动造成了一定的淹水,尤其是水位上升25 cm时大部分茎淹没在水中。随着水淹时间的延长,植株对大气 CO_2 、 O_2 及土壤养分利用的能力急剧减弱,从而加剧了植株本身营养物质的消耗,导致植株生物量显著降低(Crawford & Brändle, 1996; Vartapetian & Jackson, 1997)。因此,在本实验中除了水龙的2次波动处理,水位波动都明显降低了三物种的总生物量。

面对水位变化,植物通常会产生形态可塑性以及改变地下生物量和地上生物量的分配样式确保生存(魏华等, 2010)。生活在变化生境中的植物,其生物量分配模式的可塑性是一种适应对策(McConnaughay & Coleman, 1999),而这种自我调节的变化结果,往往符合最优分配理论的预测(Wright & McConnaughay, 2002),以最大化获取光、营养和水等受限资源(McConnaughay & Coleman, 1999)。在频繁扰动的生境中,植物将会分配更多的资源到抗干扰的器官中(Barrat-Segretain, 2001)。在本实验中,喜旱莲子草和水龙的根冠比在所有水位处理下都无明显变化,而粉绿狐尾藻的根冠比在1次和4次波动下明显大于对照。这可能是由于前两种既能扎根生长又能漂浮生长,而且在沉水状态时并不形成特定的沉水叶,在应对水位波动时不需要再投入更多能量来增加地下根的生长;相反,粉绿狐尾藻在沉水状态时有特定的沉水叶形成(Sutton & Bingham, 1973),而沉水叶的形成势必增加营养物质的消耗,因此在水位波动时(相对于恒定水位,增加了淹水时间)需增强根的生长来提高对营养物质的吸收,从而导致根生物量分配的增加。

3.3 光合色素和 F_v/F_m

许多研究表明,在淹水状态下,湿生植物的叶绿素含量明显下降(Chen *et al.*, 2005; 袁琳等, 2010)。在本实验中,相对于恒定水位,水位波动处理增加了植物淹水的时间和强度,因此水位波动明显降低了3种植物的叶绿素含量,只有粉绿狐尾藻在高频率(4次)波动处理时与对照无明显区别(图2E),这可能是由于水位变化的频率较高,植物来不及适应任何一个水位(Yu & Yu, 2009),因此粉绿狐

尾藻在高频率(4次)波动处理时叶绿素含量并没有发生变化。

饱和脉冲调制叶绿素荧光技术是一种快速、无损伤研究植物光合作用的技术,不伤害植物叶片就可以测定一系列光合荧光参数(Schreiber *et al.*, 1995)。 F_v/F_m 反映了植物潜在最大光合速率,该值在非胁迫条件下参数变化极小,植物受到胁迫时显著下降。在适宜条件下,大部分植物的 F_v/F_m 范围在0.75到0.85之间(Björkman & Demmig, 1987)。持续淹水胁迫使野古草(*Arundinella anomala*)(又称毛秆野古草(*Arundinella hirta*))和入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)的 F_v/F_m 明显降低(罗芳丽等, 2006; 袁琳等, 2010)。在本实验中,喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙各个处理中 F_v/F_m 没有显著变化,且均在正常范围内,表明本实验中的水位波动对喜旱莲子草、粉绿狐尾藻和水龙的潜在光合作用能力没有形成胁迫。

许多研究表明外来种的光合能力强于本地种(McDowell, 2002; 郑丽和冯玉龙, 2005; 王晓红和纪明山, 2013),从而有助于其入侵和扩散。相反,在本研究中发现,在恒定水位和4次水位波动下,水龙与喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的叶绿素含量均无明显差异,在1次和2次水位波动下,水龙的叶绿素含量都明显大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的,另外在对照和各水位波动下水龙的 F_v/F_m 都明显大于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的,这些都表明本地种水龙的叶片潜在光合能力要强于入侵种和外来种。这有可能是因为我们的研究是在秋季,并不是喜旱莲子草和粉绿狐尾藻的最佳生长季节,其潜在光合能力较低。

4 小结

相对于恒定水位,喜旱莲子草的分枝数、根冠比和 F_v/F_m 不受水位波动的影响,且以增加株高来响应不同频率的水位波动。粉绿狐尾藻以不变的分枝数和 F_v/F_m ,增加的株高和根冠比来响应不同频率的水位波动,说明这两种植物对水位波动都具有一定的耐受性和可塑性,这些特性有可能促进其入侵;相反,水龙对低频率和高频率的水位波动的适应能力较弱,在高频率的水位波动下,其分枝数、株高和叶绿素含量均明显降低。虽然喜旱莲子草和粉绿狐尾藻在响应水位波动时其耐受性和可塑性强于水龙,但是不同频率的水位波动都明显降低了前二

者的生物量,而水龙的生物量只在低频率和高频率水位波动下明显降低,而且在绝大部分水位波动频率下,相对于喜旱莲子草和粉绿狐尾藻,水龙具有较高的分枝数、株高、生物量、叶绿素含量和 F_v/F_m ,这些结果说明在秋季水位波动条件下乡土水龙具有一定的生长优势,而入侵种喜旱莲子草和外来种粉绿狐尾藻的生长却受到抑制。

基金项目 国家自然科学基金(31170339)。

致谢 感谢武汉大学、梁子湖湖泊生态系统国家野外科学观测研究站的刘俊初、王亚林和李茜同学在实验工作中给予的帮助。

参考文献

- Bailey-Serres J, Voesenek LACJ (2008). Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 313–339.
- Barrat-Segretain MH (2001). Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology*, 46, 935–945.
- Björkman O, Demmig B (1987). Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489–504.
- Chen HJ, Qualls RG, Blank RR (2005). Effects of soil flooding on photosynthesis, carbohydrate partitioning and nutrient uptake in the invasive exotic *Lepidium latifolium*. *Aquatic Botany*, 82, 250–268.
- Crawford RMM, Brändle R (1996). Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany*, 47, 145–159.
- Fan SF, Yu HH, Liu CH, Yu D, Han YQ, Wang LG (2015). The effects of complete submergence on the morphological and biomass allocation response of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. *Hydrobiologia*, 746, 159–169.
- Fang JY (2000). *Global Ecology: Climate Change and Ecological Response*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [方精云 (2000). 全球生态学: 气候变化与生态响应. 高等教育出版社, 北京.]
- Gasith A, Gafny S (1990). Effects of water level fluctuation on the structure and function of the littoral zone. In: Tilzer MM, Serruya C eds. *Large Lakes: Ecological Structure and Function*. Springer-Verlag, Berlin. 156–171.
- Guo SL, Li YH (1998). Study on weed ecological relationships in autumn-harvested dry crop fields in Jinhua, Zhejiang Province. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 16(1), 39–46. (in Chinese with English abstract) [郭水良, 李扬汉 (1998). 金华地区秋旱作物田杂草生态相似关系研究. 武汉植物学研究, 16, 39–46.]

- Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Dai X (2001). *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1–881.
- Hussner A, Meyer C, Busch J (2009). The influence of water level and nutrient availability on growth and root system development of *Myriophyllum aquaticum*. *Weed Research*, 49, 73–80.
- Jing BH, Yuan LY (2015). Photosynthetic fluorescence characteristics of five dominant submerged macrophytes in Honghu Lake. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 35, 344–349. (in Chinese with English abstract)[经博翰, 袁龙义 (2015). 洪湖5种优势沉水植物光合荧光特性比较研究. 西北植物学报, 35, 344–349.]
- Li M, Zhang LJ, Tao L, Li W (2008). Ecophysiological responses of *Jussiaea repens* to cadmium exposure. *Aquatic Botany*, 88, 347–352.
- Li ZY, Hsieh CF (1996). New materials of the genus *Myriophyllum* L. (Haloragaceae) in Taiwan. *Taiwania*, 41, 322–328.
- Lichtenthaler HK (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350–382.
- Luo FL, Wang L, Zeng B, Ye XQ, Chen T, Liu D, Zhang YH (2006). Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges reservoir region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3602–3609. (in Chinese with English abstract) [罗芳丽, 王玲, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巅, 张艳红 (2006). 三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.) 光合作用对水淹的响应. 生态学报, 26, 3602–3609.]
- Magnuson JJ, Webster KE, Assel RA, Bowser CJ, Dillon PJ, Eaton JG, Evans HE, Fee EJ, Hall RI, Mortsch LR (1997). Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and Precambrian Shield Region. *Hydrological Processes*, 11, 825–871.
- Maucham A, Blanch S, Grillas P (2001). Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquatic Botany*, 69, 147–164.
- McConnaughay KDM, Coleman JS (1999). Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581–2593.
- McDowell SCL (2002). Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 89, 1431–1438.
- Mommer L, Visser EJW (2005). Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: A matter of leaf plasticity. *Annals of Botany*, 96, 581–589.
- Pan XY, Geng YP, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2006). Cover shift and morphological plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone in South China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 835–843. (in Chinese with English abstract) [潘晓云, 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽 (2006). 喜旱莲子草沿河岸带不同生境的盖度变化及形态可塑性. 植物生态学报, 30, 835–843.]
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1995). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. *Ecophysiology of Photosynthesis*, 100, 49–70.
- Sobrinho E, Sanz Elorza M, Dana ED (2002). Invasibility of a coastal strip in NE Spain by alien plants. *Journal of Vegetation Science*, 13, 585–594.
- Song YZ, Huang J, Qin BQ (2010). Effects of epiphyte on the rapid light curves of two submerged macrophytes in Lake Taihu. *Journal of Lake Sciences*, 22, 935–940. (in Chinese with English abstract) [宋玉芝, 黄瑾, 秦伯强 (2010). 附着生物对太湖常见的两种沉水植物快速光曲线的影响. 湖泊科学, 22, 935–940.]
- Strand JA, Weisner SEB (2001). Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 89, 166–175.
- Sutton DL, Bingham SW (1973). Anatomy of emerged parrot-feather. *Hyacinth Control Journal*, 11, 49–54.
- Vartapetian BB, Jackson MB (1997). Plant adaptations to anaerobic stress. *Annals of Botany*, 79, 3–20.
- Wang SM, Dou HS (1998). *Lakes in China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [王苏民, 窦鸿身 (1998). 中国湖泊志. 科学出版社, 北京.]
- Wang WG, Su XH, Tang XY, Hou YQ, Hu QC (2013). Environmental risk assessment and management of exotic wetland plants used for treatment of rural domestic sewage. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 29, 191–196. (in Chinese with English abstract) [王文国, 苏小红, 汤晓玉, 侯远青, 胡启春 (2013). 用于农村生活污水处理的常见外来湿地植物的环境风险评估与管理. 生态与农村环境学报, 29, 191–196.]
- Wang XH, Ji MS (2013). Photosynthetic characteristics of an invasive plant *Conyza canadensis* and its associated plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 71–77. (in Chinese with English abstract) [王晓红, 纪明山 (2013). 入侵植物小飞蓬及其伴生植物的光合特性. 应用生态学报, 24, 71–77.]
- Wei H, Cheng SP, Wu ZB (2010). Effects of hydrological characteristics on aquatic plants. *Modern Agricultural Sciences and Technology*, 7, 13–16. (in Chinese with English abstract) [魏华, 成水平, 吴振斌 (2010). 水文特征对水生植物的影响. 现代农业科技, 7, 13–16.]
- Wright SD, McConnaughay KDM (2002). Interpreting phenotypic plasticity: The importance of ontogeny. *Plant Species Biology*, 17(2–3), 119–131.

- Wu C, Chang XX, Dong HJ, Li DF, Liu JY (2008). Allelopathic inhibitory effect of *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. on *Microcystis aeruginosa* and its physiological mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2595–2603. (in Chinese with English abstract) [吴程, 常学秀, 董红娟, 李地福, 刘军燕 (2008). 粉绿狐尾藻(*Myriophyllum aquaticum*)对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)的化感抑制效应及其生理机制. 生态学报, 28, 2595–2603.]
- Yang YQ (2003). Effects of water level fluctuation on the growth of aquatic plants (an experimental ecological study). Master degree dissertation, Wuhan University, Wuhan. (in Chinese with English abstract) [杨永清 (2003). 水位波动对水生植物生长影响的实验生态学研究. 硕士学位论文, 武汉大学, 武汉.]
- You WH, Fan SF, Yu D, Xie D, Liu CH (2014). An invasive clonal plant benefits from clonal integration more than a co-occurring native plant in nutrient-patchy and competitive environments. *PLoS ONE*, 9, e97246.
- Yu LF, Yu D (2009). Responses of the threatened aquatic plant *Ottelia alismoides* to water level fluctuations. *Fundamental and Applied Limnology*, 174, 295–300.
- Yu LF, Yu D (2011). Differential responses of the floating-leaved aquatic plant *Nymphoides peltata* to gradual versus rapid increases in water levels. *Aquatic Botany*, 94, 71–76.
- Yuan L, Zhang LQ, Gu ZQ (2010). Responses of chlorophyll fluorescence of an invasive plant *Spartina alterniflora* to continuous waterlogging. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 30, 882–889. (in Chinese with English abstract) [袁琳, 张利权, 古志钦 (2010). 入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)叶绿素荧光对淹水胁迫的响应. 环境科学学报, 30, 882–889.]
- Zheng L, Feng YL (2005). The effects of ecophysiological traits on carbon gain in invasive plants. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1430–1437. (in Chinese with English abstract) [郑丽, 冯玉龙 (2005). 入侵植物的生理生态特性对碳积累的影响. 生态学报, 25, 1430–1437.]
- Zohary T, Ostrovsky I (2011). Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters*, 1, 47–59.

责任编辑: 曾 波 责任编辑: 王 葳