

水绵、光照、密度对入侵植物喜旱莲子草生长的影响

刘龙茂¹, 宋 慧¹, 刘 惠²

(1.深圳市环境工程科学技术中心有限公司, 广东 深圳 518000;

2.南京大学生命科学学院, 江苏 南京 210093)

摘 要: 对喜旱莲子草在不同光照、密度及有无水绵组合条件下的可塑性进行了研究。结果表明水绵的存在抑制了喜旱莲子草的生长, 但由于光照和密度的作用弱化了水绵对喜旱莲子草的抑制作用。在有水绵“低光照”中密度条件下, 喜旱莲子草的生物量指标和形态指标是所有处理中最大的。在一定程度上说明低光照、中密度增强了喜旱莲子草的入侵性。

关键词: 喜旱莲子草; 入侵能力; 可塑性; 水绵; 光照; 植株密度

中图分类号: S451

文献标志码: A

Effects of *Spirogyra Communis*, Sunlight and Density on the Growth of Invasive Plant *Alternanthera Philoxeroides*

Liu Longmao¹, Song Hui¹, Liu Hui²

(1.Shenzhen Environmental Engineering Technology Center Co., Ltd., Shenzhen 518000, China;

2.School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, China)

Abstract: The plasticity of *Alternanthera philoxeroides* was studied under the combined conditions of different light intensities and planting densities with and without *Spirogyra communis*. The results showed that *Spirogyra communis* inhibited the growth of *Alternanthera philoxeroides*, but such inhibition could be reduced by the effects of light intensity and planting density. Under the conditions of low light intensity and median planting density with *Spirogyra communis*, the biomass indicator and morphological indicator of *Alternanthera philoxeroides* were maximal. Therefore, it could be concluded that the invasiveness of *Alternanthera philoxeroides* may be strengthened under the combined conditions of low light intensity and median planting density.

Keywords: *Alternanthera Philoxeroides*; Invasiveness; Plasticity; *Spirogyra Communis*; Light Intensity; Planting Density

CLC number: S451

植物的表型可塑性是指同一个基因型对变化的环境因子做出响应而产生不同表现型的特性^[1-2], 包括形态、生理与生态可塑性。植物随着光照强度的不同, 其与觅光相关的形态指标茎节长度、单叶面积等发生表型差异^[3]。植株密度对植物的表型可塑性有着重要的影响, 植物通过改变植株高度^[4]、体积、枝条生物量^[5]、叶片生理特征^[6]和交配模式等来适应植株密度的变化。

喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 是一种原产于南美洲的苋科多年生草本植物。目

前已经在热带、亚热带和暖温带地区广泛归化(包括美国、澳大利亚、新西兰、东南亚各国、印度和中国的很多地方), 是中国国家环保总局公布的9种危害最大的外来入侵植物之一。水绵 (*Spirogyra communis*) 与喜旱莲子草共生于水生生态系统中, 且与喜旱莲子草的水下部分相缠绕, 其生长期与喜旱莲子草一致, 容易与喜旱莲子草竞争养分及空间, 但也可能作为喜旱莲子草向外扩张的支撑结构。为此, 作者测定了水绵、光照和植株密度三因子作用下喜旱莲子草的生长

收稿日期: 2013-12-23

作者简介: 刘龙茂(1984-), 男, 工程师、硕士。研究方向: 水体污染防治与生态恢复。

变化, 分别探讨该入侵植物在单因素、双因素和三因素作用下会有哪些的表型可塑性响应以及在何种条件下哪些表型可塑性的响应会提高喜旱莲子草的入侵性。

1 材料与方法

1.1 植物材料

喜旱莲子草所有的茎段均来自同一个克隆种群。剪取平均长度为(50.3±2.96) cm ($n=576$ 株), 平均节数为13个的茎段缓苗3 d, 以备试验所用。

1.2 实验设置

实验主要集中于5~7月份, 日平均气温20~30℃。本次实验种植在高55 cm, 内径50 cm的塑料桶中, 桶底铺设15 cm的底泥, 由河沙和壤土按重1:1混合而成; 箱内储水约25 cm深。在试验地搭建遮阳网, 控制光照强度, 同时保证试验阶段有足够的营养供植物生长, 添加无机磷肥及无机氮肥, 土壤中总磷含量(52.85±1.30) mg/g, 总氮含量(2.68±0.18) mg/g。实验设置2个水绵处理 (*Spirogyra Communis treatment*, SCT), 3个光照强度 (Light intensity, LI) 处理, 及3个植株密度 (Planting density, PD) 处理, 计18个处理。2个水绵处理分别为有水绵处理 (SC) 和无水绵处理 (NSC)。3个光照强度的处理分别为低光 (low light intensity, LLI; 30%光照), 中光 (median light intensity, MLI; 60%光照), 高光 (high light intensity, HLI; 100%光照)。3个植株密度处理分别为低密度 (low planting density, LPD) (4株喜旱莲子草)、中密度 (median planting density, MPD) (8株喜旱莲子草) 和高密度 (high planting density, HPD) (12株喜旱莲子草)。每个处理4个重复; 每个塑料桶内的植株个体均匀分布。在喜旱莲子草适应新生境后, 6月2号在有水绵处理中添加鲜重约为20 g的水绵, 在无水绵处理中加入少量的硫酸铜, 硫酸铜是防治水绵的常用药剂, 可将水绵杀灭。水绵、光照强度和植株密度处理的详细说明见表1, 其中对照(全文用Control表示)为无水绵—高光—低密度 (NSC-HLI-LPD) 处理。

表 1 实验设计和处理代码

植株密度	不同光照条件下 SCT 处理		
	低 30%光照	中 60%光照	高 100%光照
低(4 株/桶)	LLI-LPD	MLI-LPD	HLI-LPD
中(8株/桶)	LLI-MPD	MLI-MPD	HLI-MPD
高(12 株/桶)	LLI-HPD	MLI-HPD	HLI-HPD

注: LLI: 低光强度; MLI: 中光强度; HLI: 高光强度; LPD: 低密度; MPD: 中密度; HPD: 高密度。

1.3 参数测定

所有喜旱莲子草个体在各实验处理条件下生长6周后收获, 立即测量和记录叶数、茎长、茎直径、叶面积、节数、生根节数、分枝数和根数。然后把植物样品的根、茎、叶分开并在80℃的烘箱中烘至恒重, 测各部分的生物量。按Hunt的生长分析方法计算下列参数: 叶重比 (Leaf mass ratio, LMR) = 叶重/总重; 叶面积比率 (Leaf area ratio, LAR) = 叶面积/植株干重; 比叶面积 (Specific leaf area, SLA = 叶面积/叶生物量; 茎重比 (Stem mass ratio, SMR) = 茎重/总重; 比茎长 (Special stem length, SSL) = 茎长/茎重; 根重比 (Root mass ratio, RMR) = 根重/总重; 根冠比 (Root shoot ratio, R/S) = 根重/地上重。叶绿素含量的测定如下: 称取各个处理下的鲜叶0.5 g, 剪碎置研钵中, 加入少许碳酸钙、石英砂和80%丙酮充分研磨、过滤后定容, 用751分光光度计分别在波长645 nm、663 nm处测其消光值, 利用Arnon公式计算提取液中叶绿素a、b含量, 并计算出单位鲜重叶片中叶绿素a、叶绿素b的值。

1.4 统计分析

利用SPSS12.0软件处理实验数据, 用One-Way ANOVA中的Duncan多重比较法检验各处理间的差异显著性。对光照强度、植株密度和有无水绵中任何两因素以及二者的交互作用对喜旱莲子草的形态指标和生态生理指标的影响采用一般线性模型(GLM)的多因素多变量方差分析进行处理。三因素作用下, 采用等方差双样本t检验来检验各处理与对照之间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 水绵单因素作用对喜旱莲子草的影响

水绵对喜旱莲子草的叶重比、比叶面积和茎

直径的影响达到显著水平($P<0.05$)见表2; 且在SC条件下, 喜旱莲子草的叶重比和茎直径显著低于对照, 比叶面积则与之相反见图1。喜旱莲子草各个指标对水绵竞争×光照强度的响应(平均值±标准差)见图2。水绵与光照强度、植株

密度作为双因素对喜旱莲子草形态和生态生理特征的影响的单因素方差分析见表3。喜旱莲子草各个指标对水绵竞争×植株密度的响应(平均值±标准差)见图3。

表2 水绵作为单个因素对喜旱莲子草形态和生态生理特征的影响的单因素方差分析

变量	水绵 (SC) df=1		变量	水绵 (SC) df=1		变量	水绵 (SC) df=1	
	<i>F</i>	<i>p</i>		<i>p</i>	<i>F</i>		<i>p</i>	<i>F</i>
<i>p</i> 叶重	0.536	0.492	茎重	0.073	0.795	生根节比例	1.997	0.207
叶重比	6.440	0.044*	茎重比	3.238	0.122	根重	0.034	0.859
叶数	0.746	0.421	茎长	1.567	0.257	根重比	0.032	0.856
叶面积	0.054	0.825	茎直径	15.917	0.007	根冠比	0.044	0.842
叶面积比率	0.556	0.484	比茎长	0.237	0.644	根长	0.329	0.587
比叶面积	7.218	0.036	分枝数	1.174	0.320	比根长	1.243	0.307
叶绿素 a	3.721	0.126	节数	0.202	0.669	地上重	0.001	0.975
叶绿素 b	4.884	0.093	生根节数	1.653	0.246	总重	0.004	0.955

注: df:自由度; P: *F*检验的概率值; F: 对模型做的*F*检验结果。

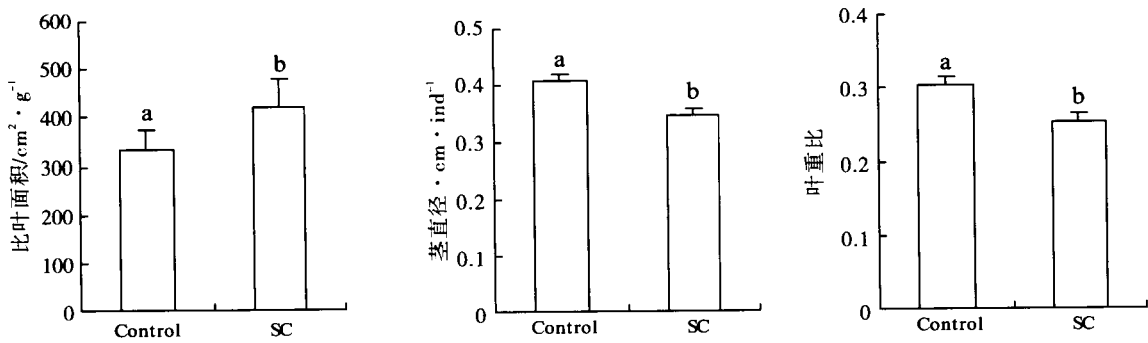


图1 喜旱莲子草各个指标对水绵竞争的响应(平均值±标准差)

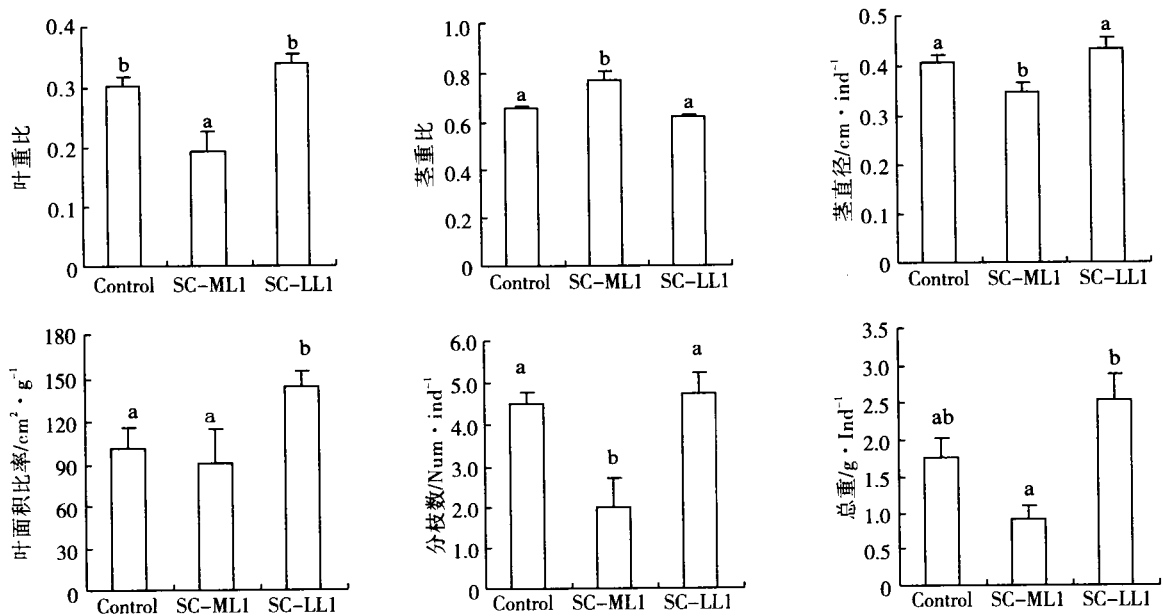


图2 喜旱莲子草各个指标对水绵竞争×光照强度的响应(平均值±标准差)

表 3 水绵与光照强度、植株密度作为双因素对喜旱莲子草形态和生态生理特征的影响的单因素方差分析

变量	水绵 × 光照强度 (SC × LI) df=2		水绵 × 植株密度 (SC × PD) df=2		变量	水绵 × 光照强度 (SC × LI) df=2		水绵 × 植株密度 (SC × PD) df=2	
	F	p	F	p		F	p	F	p
叶重	13.824	0.002	0231	0.799	比茎长	4.101	0.054	1.738	0.230
叶重比	11.292	0.004	0.367	0.703	分枝数	8.538	0.008	1.086	0.378
叶数	18.587	0.001	0.575	0.582	节数	6.821	0.016	5.159	0.032
叶面积	18.241	0.001	0.514	0.615	生根节数	0.697	0.523	2.745	0.117
叶面积比率	10.595	0.004	0.151	0.862	生根节比例	0.867	0.453	0.375	0.698
比叶面积	2.874	0.108	1.415	0.292	根重	0.865	0.453	2.108	0.178
叶绿素 a	11.180	0.009	8.834	0.016	根重比	0.025	0.975	3.651	0.069
叶绿素 b	12.506	0.007	9.959	0.012	根冠比	0.047	0.954	3.354	0.082
茎重	7.033	0.014	1.220	0.340	根长	0.428	0.666	4.610	0.042
茎重比	10.872	0.004	0.323	0.313	比根长	1.611	0.258	1.680	0.240
茎长	3.814	0.063	1.441	0.287	地上重	9.387	0.006	0.894	0.443
茎直径	5.913	0.023	7.103	0.014	总重	8.707	0.008	0.544	0.589

注: df: 自由度; P: F检验的概率值; F: 对模型做的F检验的结果。SC: 有水绵处理; LI: 光照强度; PD: 植株密度; MPD: 中光; LLI: 低光; MPD: 中光; HPD: 高光。

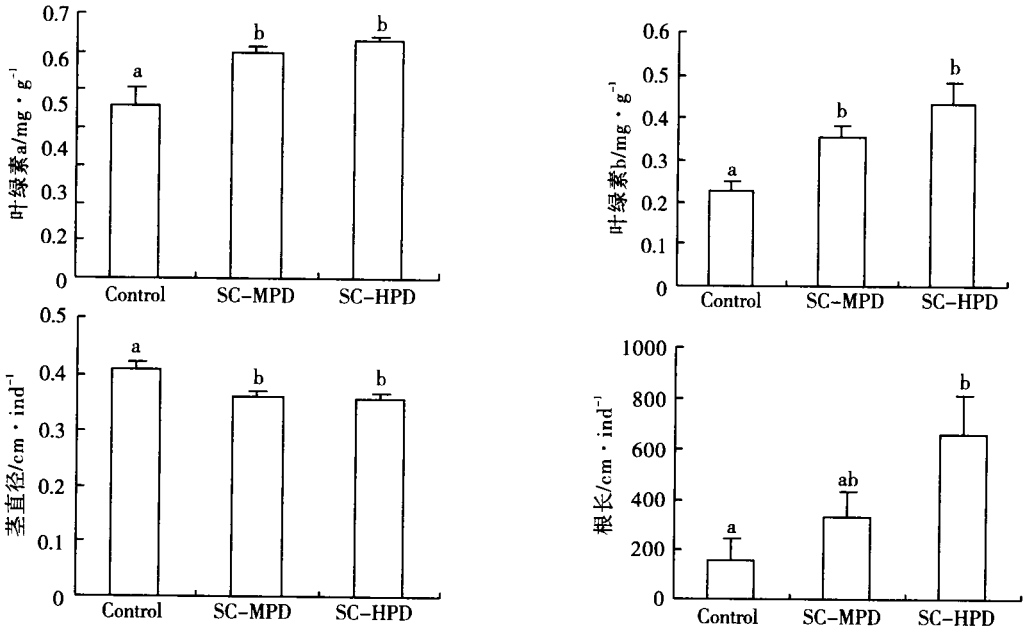


图3 喜旱莲子草各个指标对水绵竞争 × 植株密度的响应 (平均值 ± 标准差)

2.2 水绵、光照强度和植株密度三因素交互作用对喜旱莲子草的影响

在水绵“光照强度”植株密度的共同作用下,各个指标可达到显著水平 ($P < 0.05$) 见表4,在有水绵处理 × 低光 × 中密度条件下喜旱莲子草的各个指标明显高于其他条件下的,除节数外且都与对照条件下的有显著性差异 ($P < 0.05$, 图4); 叶重比和叶面积比率在有水绵处理 × 低光 × 高密度条件下的值最大且与对照条件下的有显著

差异 ($P < 0.05$, 图4); 在对照条件下的叶绿素a和叶绿素b显著低于其它处理条件下的,而其他处理之间无显著差异,且叶绿素b在有水绵处理 × 低光 × 高密度条件下的值最大,叶绿素a在有水绵处理 × 中光 × 高密度条件下最大 ($P < 0.05$, 图4); 茎重比在有水绵处理 × 中光 × 中密度条件下最大,但与对照条件下的无显著性差异 ($P > 0.05$, 图4); 其他条件下的均低于对照条件下的 (图4)。

表 4 水绵、光照强度、植株密度三因素对喜旱莲子草形态和生态生理特征的影响的单因素方差分析

变量	水绵 × 光照强度 × 植株密度 SC × LI × PD df=4		变量	水绵 × 光照强度 × 植株密度 SC × LI × PD df=4	
	F	P		F	P
叶重	2.231	0.115	比茎长	2.951	0.055
叶重比	3.336	0.038	分枝数	0.987	0.444
叶数	3.215	0.043	节数	4.040	0.020
叶面积	3.983	0.021	生根节数	4.446	0.014
叶面积比率	4.011	0.021	生根节比例	2.890	0.059
比叶面积	2.074	0.135	根重	1.277	0.323
叶绿素 a	8.441	0.003	根重比	0.505	0.735
叶绿素 b	6.587	0.007	根冠比	0.446	0.774
茎重	5.303	0.007	根长	1.783	0.185
茎重比	3.966	0.022	比根长	2.172	0.122
茎长	1.397	0.283	地上重	3.650	0.029
茎直径	5.937	0.005	总重	3.683	0.028

备注：SC：有水绵处理，LI：光照强度，PD：植株密度。

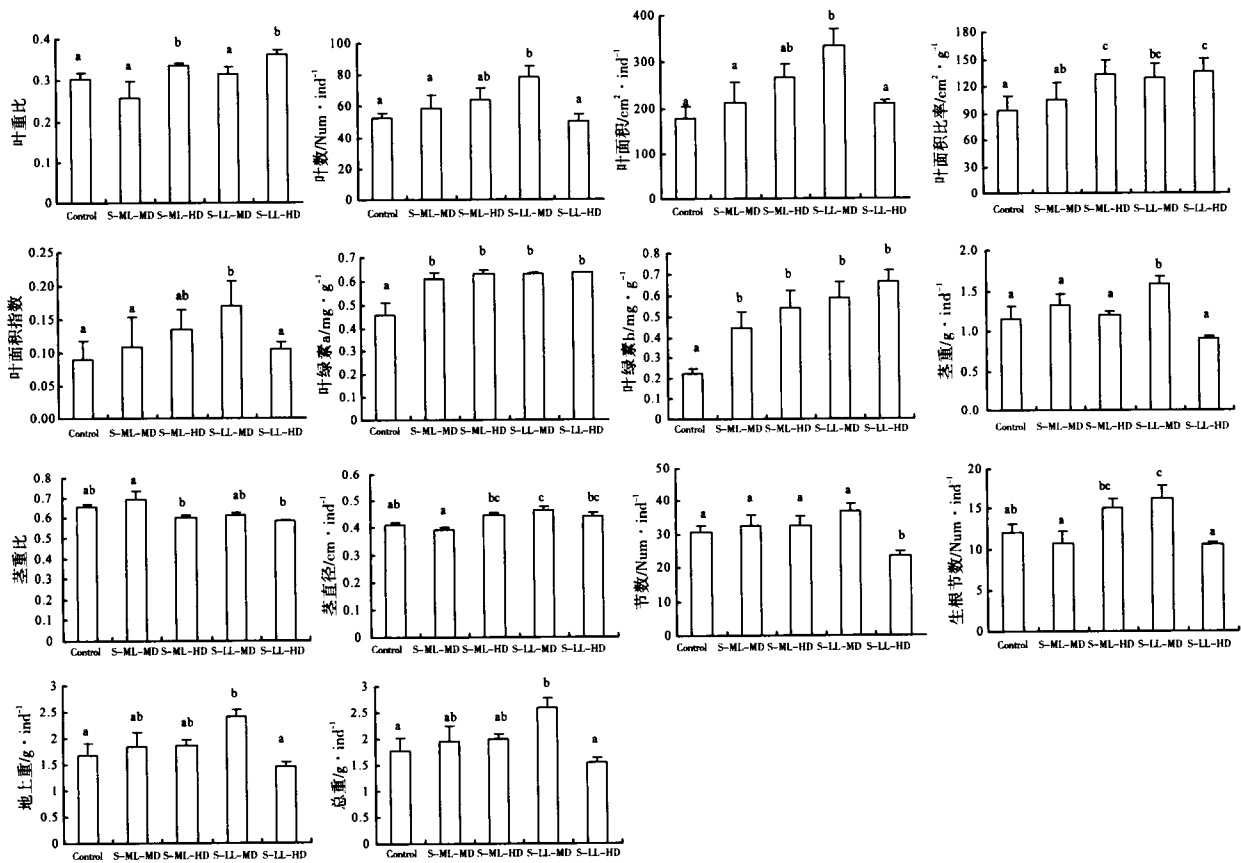


图4 喜旱莲子草各个指标对水绵竞争 × 光照强度 × 植株密度的响应 (平均值 ± 标准差)

3 讨论

3.1 喜旱莲子草对水绵处理的可塑性响应

竞争是两个以上有机体间存在的负相互作用

用^[7]，在共享资源有限的情况下竞争会导致个体生长量、存活率和繁殖率的降低^[8]；此外竞争也是一个资源间接调节的过程，是植物互相对资源吸收与利用从而引起资源波动及植物对资源波动

的响应与反应过程^[9]。因此竞争可以采用生理指标(如资源吸收利用量或利用效率、气孔导度或水势等)或生态指标(如高度、地上/地下生物量、相对生长速率、营养面积等)来研究。水绵本身对喜旱莲子草的茎和叶的生长有显著影响,它的存在使得喜旱莲子草的叶重比和茎直径显著降低($P<0.05$,图2),说明喜旱莲子草与水绵之间存在竞争抑制的关系;由于它们之间对与光照的竞争,使得在有水绵处理条件下喜旱莲子草的比叶面积显著高于对照条件下的。有研究表明:藻类常与水生植物竞争营养物质及光能的利用^[10];某些水生植物根系还能分泌出克藻物质,使浮游植物密度和叶绿素“大幅度下降,达到抑制藻类生长的作用。而藻类则可以通过遮光作用、营养竞争、机械损伤和他感作用等途径影响水生植物的生长^[11]。活藻的存在可以明显影响水生植物的生长,但除了活着的藻类外,腐烂的藻类也可以通过遮光和机械损伤的途径影响水生植物,但在其它影响途径方面可能与活着的藻类不同。一方面,活着的藻类会竞争营养,而腐烂的藻类则会释放营养以至刺激其它初级生产者的生长。另一方面,腐烂的藻类同时可能释放一些不利于其它植物生长的物质。

3.2 喜旱莲子草对环境因子交互作用的可塑性响应

由光照强度所引起叶片的形态可塑性是对环境异质性的响应之一^[12],与光合作用重要相关的叶片结构及外部形态的变化与光环境的适应密切相关^[13]。在水绵×光照强度的交互作用下,喜旱莲子草的生物量及其分配指标除茎重比和其生理生态指标叶绿素a、b在有水绵、中光条件下最大,其他受水绵×光照强度的交互作用显著影响的指标都在有水绵、低光条件下最大,这说明水绵对喜旱莲子草的生长起到促进作用。结构单一的种群比较脆弱,稳定性较差,容易受生境变化的影响。许多学者研究表明在较小的生态系统和相对较短的生态周期内,易变环境中物种多样性越高,可提高植物群落的生产力和生态系统的稳定性^[14]。因此,生物多样性可以提高植物自身对

外界环境扰动的抵抗力或增加生态系统的可靠性。喜旱莲子草的生理指标叶绿素a、叶绿素b的值在有水绵、中光条件下最大且与对照条件下的有显著差异($P<0.05$),这说明由于水绵对光照的竞争,使得喜旱莲子草在低光条件下得不到适当的光照使得叶绿素的产生受到了一定程度抑制,虽然强光抑制叶绿素的产生,但光照条件太弱也会抑制其产生。

在水绵×植株密度的交互作用下,喜旱莲子草的各个指标除茎直径在对在条件下最大外其余受水绵×植株密度的交互作用影响显著的指标为有水绵、高密度条件下最大,有水绵、中密度条件下次之,进一步说明易变环境中物种多样性对于植物群落的生产力和生态系统的稳定性^[15]的重要性。叶数,叶绿素a和叶绿素b在有水绵、高密度条件下最大,说明在高密度条件下植株之间互相遮光,缓解了强光对其叶绿素产生的光抑制。茎直径在对照条件下最大且显著高于其他条件下的,主要可能是由于水绵对空间的竞争引起的。

在水绵×光照强度×植株密度的交互作用下,在有水绵×低光照×中密度条件下,喜旱莲子草的生物量指标和形态指标是各处理中最大的(图4),说明在有其他物种竞争、低光照强度、中等植株密度的条件,喜旱莲子草生长的最好,进一步说明作为入侵植物它对环境因子有着高度的适应性,同时物种竞争、低光照强度、中等植株密度提高了其入侵性。

一些植物个体可以改变其生长及生理特征以适应不同的环境条件^[16]。试验表明水绵对喜旱莲子草的形态及生理生态特征的影响主要表现在对其茎、叶有关指标及叶片叶绿素含量的显著影响,且作为单因素对喜旱莲子草的影响较小,其与光照强度、植株密度的交互作用素对喜旱莲子草的影响较大。其中,有水绵主要显著影响喜旱莲子草的叶重比、叶绿素b以及茎直径(表2),有水绵与光照的交互作用增强了光照对喜旱莲子草的各个指标影响(表2,表3,图2)。水绵与密度的交互作用对喜旱莲子草的影响集中体现在对其茎、叶片生长形态指标上,特别是增强了对

叶绿素a、叶绿素b的影响（表2，表3，图3），水绵、光照、密度的交互作用对喜旱莲子草的影响增强了光照和密度对喜旱莲子草产生的显著影响（表3，表4）。

4 结论

单因素作用下，水绵对喜旱莲子草的形态及生理生态特征的影响主要表现在对其茎、叶有关指标及叶片叶绿素含量的显著影响。其中，SC主要显著影响喜旱莲子草的叶重比、比叶面积（SLA）叶绿素b以及茎直径。

两因素作用下，水绵与光照强度的交互作用削弱了光照强度对喜旱莲子草的各个指标影响，减弱了对茎指标茎重比，生根节数和生根节比例的影响。水绵与植株密度的交互作用对喜旱莲子草的影响集中体现在对其茎、叶片生长形态指标上，特别是增强了对叶绿素a、叶绿素b的影响。水绵、光照强度、植株密度的交互作用对喜旱莲子草的影响减弱了单因素下光照强度与植株密度对其产生的影响能力。

三因素交互作用下，在有水绵×低光照×中密度条件下，喜旱莲子草的生物量指标和形态指标是所有处理中最大的。说明在物种竞争、低光照强度、中等植株密度条件下，该物种具有强入侵性。

参考文献

- [1]Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants[J]. *Advances in Genetics*,1965,13:115-155.
- [2]Schooler S, Baron Z, Julien M. Effect of simulated and actual herbivory on alligator weed, *Alternanthera philoxeroides*, growth and reproduction[J]. *Biological Control*,2006,36(1): 74 - 79.
- [3]Niinemets Ü, Valladares F, Ceulemans R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2003,26(6):941-956.
- [4]Nagashima H, Terashima I, Katoh S. Effects of plant density on frequency distributions of plant height in *Chenopodium album* stands: analysis based on continuous monitoring of height-growth of individual plants[J]. *Annals of Botany*, 1995, 75(2): 173-180.
- [5]Agami M, Waisel Y. Competitive relationships between two water plant species: *Najas marina* L. and *Myriophyllum spicatum* L[J]. *Hydrobiologia*, 2002,482(1): 197-200.
- [6]Cipollini D F, Bergelson J. Plant density and nutrient availability constrain constitutive and wound-induced expression of trypsin inhibitors in *brassica napus*[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2001,27(3):593-610.
- [7]Li B, Chen J K, Watkinson A R. A literature review on plant competition[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1998,15 (4): 18-29.
- [8]Bégon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology, Individuals, Populations and Communities* 2nd edn[M]. *Blackwell Scientific Publications*, 1990, Oxford.
- [9]Goldberg D E. Components of resources in plant communities[M]. In: Grace JB, Tilman D eds. *Perspectives on the Plant Competition*. Academic Press, 1990, New York.
- [10]Dunbabin, J S, Bowmer, K H. Potential use of constructed wetlands for treatment of industrial wastewaters containing metals[J]. *Science of the Total Environment*, 1992, 111(2-3): 151-168.
- [11]Menendez M, Sanchez A. Seasonal variations in P-I responses of *Chara hispida* L. and *Potamogeton pectinatus* L. from stream mediterranean ponds[J]. *Aquatic Botany*, 1998, 61(1):1-15.
- [12]Núñez-olivera E, Martínez-abaigar J, Escudero J C. Adaptability of leaves of *Cistus ladanifer* to widely varying environmental conditions[J]. *Functional Ecology*, 1996,10(5): 636-646.
- [13]Chazdon R L, Kaufmann S. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation[J]. *Functional Ecology*, 1993,7(4): 385-394.
- [14]Tilman D, Reich P B, Knops J, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment[J]. *Science*, 2001, 294: 843-845.
- [15]Fransen B, Blijenberg J, de Kroon H. Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches[J]. *Plant and Soil*, 1999, 211(2): 179-189.