

文章编号: 1674-5566(2025)05-1092-14

DOI: 10.12024/jsou.20241204748

## 不同地区大藻种群对环境胁迫的适应性

邓阳阳<sup>1,2,3</sup>, 孙林鹤<sup>1,2,3</sup>, 刘芳宇<sup>1,2,3</sup>, 李韵涵<sup>1,2,3</sup>, 常雅军<sup>1,2,3</sup>, 刘晓静<sup>1,2,3</sup>,  
崔键<sup>1,2,3</sup>, 姚东瑞<sup>1,2,3</sup>

(1. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园),江苏南京 210014; 2. 江苏省植物资源保护与利用重点实验室,江苏南京 210014; 3. 江苏省水生植物资源与水环境修复工程研究中心,江苏南京 210014)

**摘要:** 探究不同地区入侵水生植物大藻(*Pistia stratiotes* L.)对气候和生境的适应性,为治理防控大藻入侵提供理论依据。利用MAXENT生态模型预测大藻在中国的潜在适生区域,对我国不同地区的大藻开展耐寒性、光照适应性及营养元素缺乏实验,评估其在不同气候与生境条件下的生理生态响应。最冷月最低温是影响大藻分布的主要气候因素。在5.0 °C下持续胁迫48 h后,海南地区的大藻表现出显著的冻伤表型,置于常温环境中不能恢复生长,而江苏地区的大藻长势得以恢复。过氧化酶活性表明,江苏地区大藻能够更迅速地响应低温胁迫。经1个月的遮阴处理后,3个地区的大藻均表现出生长速率下降、叶绿素含量降低以及抗氧化酶活性上升等变化,且地区间无显著差异,表明大藻喜光照,对遮荫较为敏感。缺素实验表明,缺氮和缺磷处理可显著抑制大藻鲜重、叶数、叶宽、分株数,但是缺氮和缺磷胁迫对大藻的生长抑制无显著差异。温度、光照和氮磷元素是影响植物生长分布的主要因素,其中温度是影响大藻入侵、扩散和繁殖过程更为重要的因素,且北部地区大藻抗寒性显著高于南部地区大藻,说明大藻在我国入侵的过程中生态位有所拓宽,产生了对低温的适应性,如不加以防范,大藻存在继续向北扩张的可能性。

**关键词:** 大藻; 环境胁迫; 适应性; 入侵风险

**中图分类号:** S 451      **文献标志码:** A

大藻(*Pistia stratiotes* L.),又名水白菜、水浮莲,为天南星科(Aracoae)大藻属(*Pistia*),多年生水生漂浮草本植物,广泛分布在热带和亚热带地区<sup>[1]</sup>。自引种中国以来在长江流域及其以南的多省广泛分布,对广东、云南、浙江、福建、湖南等地的自然生态系统和经济发展造成了严重影响。过度繁殖的大藻会形成极为密集的群落覆盖水面,堵塞河道,影响航运和排灌体系;消耗大量溶解氧,降低水体温度,并阻止空气进入水中,导致水质恶化,增加蚊虫及病菌的滋生,威胁人类健康;其快速扩张会抑制本土生物的生长<sup>[2]</sup>,甚至导致其死亡,最终改变原生群落结构,降低水体生物多样性,破坏水生生态系统<sup>[3]</sup>。因此,亟需研究大藻的入侵机制以对大藻在我国扩张进行针对性防控。

目前,大藻在全球多个国家和地区广泛分布,为世界性入侵杂草之一<sup>[4]</sup>,大藻引入中国的确切时间尚不明确,但最早见于《本草纲目》的记载,作为药材用于治疗感冒、水肿等疾病<sup>[5]</sup>,最初主要种植于华南的广东和福建等地,随后在华南大多数省份得到栽培和推广<sup>[6]</sup>。当前大藻在海南、香港、澳门、台湾、广东、广西、福建、江西、湖南、贵州、重庆、四川、浙江、湖北、安徽、江苏、河南、山东、天津和辽宁均有分布,由此推测大藻在中国的扩散路径从南向北逐步推进。大藻的广泛入侵扩散与其独特的生物学特性和环境强适应性密切相关<sup>[7-9]</sup>。在大藻生长繁殖过程中,环境和气候因素会显著影响其繁殖效率和扩散速

收稿日期: 2024-12-31      修回日期: 2025-07-20

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFC2601302, 2022YFC2601304)

作者简介: 邓阳阳(2001—),女,硕士研究生,研究方向为水生植物入侵机制和水生入侵生物数据库建设。E-mail: dengyangyang@jib.ac.cn

通信作者: 姚东瑞,E-mail:yaodongrui@cnbg.net

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydxxb.com>

度<sup>[10-12]</sup>。MaxEnt生态模型能够有效整合气候环境变量与物种分布数据,预测影响物种扩散分布的关键环境变量<sup>[13]</sup>。温度是影响大藻生长发育的重要因素,研究<sup>[14]</sup>发现,大藻在流域中的覆盖率呈现出明显的季节性差异,夏季的覆盖率显著高于其他季节,而冬季增长幅度最小,低温会显著减少其叶片面积和生物量。随着气温回升,大藻通过新芽萌发和小型植株繁殖迅速恢复生长,其叶片面积和植株生物量逐渐增加,并在夏季高温和强光照条件下达到生长高峰<sup>[15]</sup>。光照强度对大藻生长发育影响显著,研究<sup>[16]</sup>发现,在高光照强度下,大藻的各项生长指标均优于低光照处理。此外,环境营养盐水平也是影响大藻生长发育的重要因素,与凤眼蓝(*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms)相似,大藻在水体富营养化的情况下扩散速度更快<sup>[17]</sup>。但是氮和磷哪一个元素占主导作用,目前并不清晰。因此,设计缺素实验对大藻进行培养能够进一步明确大藻对营养元素的吸收偏好。以上对环境的强适应能力,是大藻快速入侵扩散的关键因素。然而,不同地理种群的大藻对环境胁迫的适应差异性尚不明确,其在入侵扩散过程中受哪些关键环境因素的影响仍还有待深入研究。

本研究通过MAXENT生态模型对大藻进行预测,得到大藻在中国的潜在适生区域以及主要环境因素,并设置低温胁迫、遮荫和营养缺乏3组关键环境因子实验,综合评估环境因子对不同地理种群大藻功能性状的影响。通过分析大藻的形态可塑性及生理生化指标的响应特征,探究关键环境影响因子对其生长繁殖的调控机制,为入侵生物大藻在中国适应性进化机制提供理论依据,为大藻的综合治理及防治提供理论指导。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

实验所用大藻取自江苏省宿迁市(118°19'12"E、33°58'48"N)、湖南省永州市(111°37'48"E、26°26'24"N)、海南省儋州市(110°21'36"E、19°12'0"N),种植于江苏省中国科学院植物研究所温室,选取无病害、7~9枚叶片、无匍匐茎、生物量接近的大藻用于实验。

### 1.2 实验方法

#### 1.2.1 大藻的潜在适生区预测

物种分布数据来源于全球生物多样性信息设施 GBIF (<https://www.gbif.org>)、中国数字植物标本(<https://www.cvh.ac.cn>)、国家标本信息基础设施(<http://www.nsii.org.cn>),在剔除重复、无用分布数据之后,为了尽量减少聚类效应造成的误差,使用ENMTools 随机保留一个分布点;因此,最终367个分布点数据集被用于MAXENT建模。

使用的19个生物气候变量集从WorldClim网站(<https://www.worldclim.org>)下载。基于物种发生数据和19个生物气候因子建立MAXENT预测模型,并利用Jackknife方法评估各变量对模型的重要性。其次,利用ENMTools计算19个生物气候因子之间的成对Pearson相关系数( $r$ ), $|r| \geq 0.8$ 的因子对均视为显著相关。最后,对于每一对显著相关的变量,只保留对模型贡献较大的变量。

#### 1.2.2 低温胁迫

使用长51 cm、宽37 cm、高14.5 cm的水培箱,加入纯水配置改良Hoagland营养液(北京酷来搏科技有限公司)10 L,将大藻置于低温光照培养箱(光照强度5 000 lx,空气相对湿度60%,光照时间14 h)内低温5.0 °C处理48 h后逐渐升至30.0 °C恢复24 h,分别记为江苏低温处理组(TJ)、湖南低温处理组(THN)、海南低温处理组(TH),每组12个重复,每8 h随机从3株上剪取由上向下第2~3片叶,一部分叶片直接用于测定相对电导率,另一部分在液氮中快速冷冻并储存在-80 °C冰箱保存。

#### 1.2.3 遮荫处理

使用长39 cm、宽31 cm、高13 cm的水培箱,加入纯水配置改良Hoagland营养液(北京酷来搏科技有限公司)10 L于2024年9月开始遮光处理,设置遮光率0%(全光照,对照组)和中度遮光50%~60%两个处理,分别记为江苏对照组(CKJ)、湖南对照组(CKHN)、海南对照组(CKH)、江苏遮荫组(J)、湖南遮荫组(HN)、海南遮荫组(H),每个处理组设置3个生物学重复,共18盆,每盆3株大藻,实验周期为28 d,培养期间

及时去除枯叶、腐根和藻类,于最后一天取样测生理指标。

#### 1.2.4 缺素胁迫

使用长39 cm、宽31 cm、高13 cm的水培箱,分别加入纯水配置全营养(NP)、缺氮(QN)和缺磷(QP)3种改良Hoagland营养液(北京酷来搏科技有限公司)各10 L,以NP为对照组,分别记为NP、QN、QP,每个处理组设置3个生物学重复,共9盆,每盆3株大藻。实验于室温( $25\pm1$ ) $^{\circ}\text{C}$ 、光照度5 000 lx、光照时间14 h的培养室中进行,实验周期为28 d,培养期间及时去除枯叶、腐根和藻类,于最后一天取叶片测生理指标。

### 1.3 指标测定

#### 1.3.1 生长指标测定

实验开始后,每隔7 d进行一次生长指标测定。具体测量内容包括统计每株大藻的叶片数量和分株数量;沥干水分后,使用精度为百分之一的电子天平称量每株大藻的鲜重;使用精度为0.1 mm的直尺测量每株大藻的主根长度;并测量每株植株从内向外数的第四片叶片的叶宽和叶长。

#### 1.3.2 生理指标测定

叶绿素含量的测定参照罗学平等<sup>[18]</sup>的方法,根据LICHTENTHALER等<sup>[19]</sup>的公式计算叶片中叶绿素a和叶绿素b的含量;电导率的测定参照白宝璋等<sup>[20]</sup>的方法。使用过氧化氢酶(Catalase, CAT)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、超氧化物

歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)和丙二醛(Malondialdehyde, MDA)4种试剂盒(苏州格锐思生物科技有限公司)测定抗氧化酶活性和MDA含量,具体操作过程见试剂盒使用说明书。

### 1.4 数据处理和分析

采用Microsoft office Excel 2010进行实验数据预处理,用SPSS 27软件进行单因素方差分析和多组差异显著性分析,使用Origin 2021软件作图,进行不同生理生化指标分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 基于MaxEnt模型对大藻适生区的预测

为了研究大藻在我国的适生区和对大藻分布影响的气候因子,利用在不同数据库获取的大藻在中国分布点数据集用于MAXENT建模。基于物种分布数据和7个生物气候因子建立最终模型。MaxEnt最终模型环境变量贡献率显示(表1),大藻分布主导环境变量为大气温度(最冷月份最低气温BIO06、年温度变化范围BIO07、最湿季度平均温度BIO08),同时受大气降水(季节性降水BIO15、最热季度降水量BIO18、最冷季度降水量BIO19)的调节。其中最冷月份最低气温BIO06对大藻分布影响最大,其次是最冷季度降水量BIO19。他们对模型构建的贡献百分比为BIO06 (45.8%) > BIO19 (37.7%) > BIO02 (7.3%) > BIO08 (4%) > BIO018 (2.1%) > BIO15 (1.7%) > BIO07 (1.4%)。

表1 用于最终模型开发的生物气候因素及其贡献

Tab. 1 Bioclimatic factors and their contributions used for final model development

生物气候因素 Bioclimatic factors	变量 Variable	贡献百分比 Contribution percent/%
最冷月份最低气温 Min temperature of coldest month/ $^{\circ}\text{C}$	BIO06	45.8
最冷季度降水量 Precipitation of coldest quarter/mm	BIO19	37.7
昼夜温差月均值 Mean diurnal range/ $^{\circ}\text{C}$	BIO02	7.3
最湿季度平均温度 Mean temperature of wettest quarter/ $^{\circ}\text{C}$	BIO08	4.0
最热季度降水量 Precipitation of warmest quarter/mm	BIO18	2.1
季节性降水 Precipitation seasonality	BIO15	1.7
年温度变化范围 Annual temperature range/ $^{\circ}\text{C}$	BIO07	1.4

MaxEnt模型运行结果如图1所示,目前大藻在中国的潜在适宜区大约 $1.80\times10^6\text{ km}^2$ ,占中国国土面积的18.73%。其中高适宜区面积大约为 $2.46\times10^5\text{ km}^2$ ,中适宜区面积大约 $4.72\times10^5\text{ km}^2$ ,低适宜区面积大约 $1.08\times10^6\text{ km}^2$ 。高适宜区主要

位于中国南方地区,特别是在最南端,覆盖海南、广东、广西、福建、台湾、云南、四川、重庆等省区,而中等适宜生境主要分布在湖南省的东南部、江西省的许多地区、四川东部和一些分散在中国东部的城市。

## 2.2 不同地区大藻对低温胁迫的响应

最冷月份最低气温气候因子是影响大藻分布的主要气候因素,其主要影响大藻越冬。有研究<sup>[21]</sup>表明,大藻在长江以北入侵能力有限,主要原因因为其难以在江苏北部等地区成功越冬。相比海南和湖南地区的大藻,江苏地区的大藻具有更强的抗寒性。如图2所示,5.0 °C持续胁迫48 h,海南地区的大藻叶片颜色较浅且出现了明

显的黄化和枯萎,植株整体生长状态较差,其次是湖南地区,植株整体生长状态稍强,而江苏地区保持了较好的生长状态,叶片健康绿色,边缘较完整。常温恢复24 h,江苏大藻部分叶片边缘可以看到轻微的枯萎和褪色,而海南的大藻叶片整体受损最为严重,叶片的边缘出现了大面积的黄化和枯萎,甚至有部分叶片已经明显干枯、失去活力,叶片有严重受损的情况。

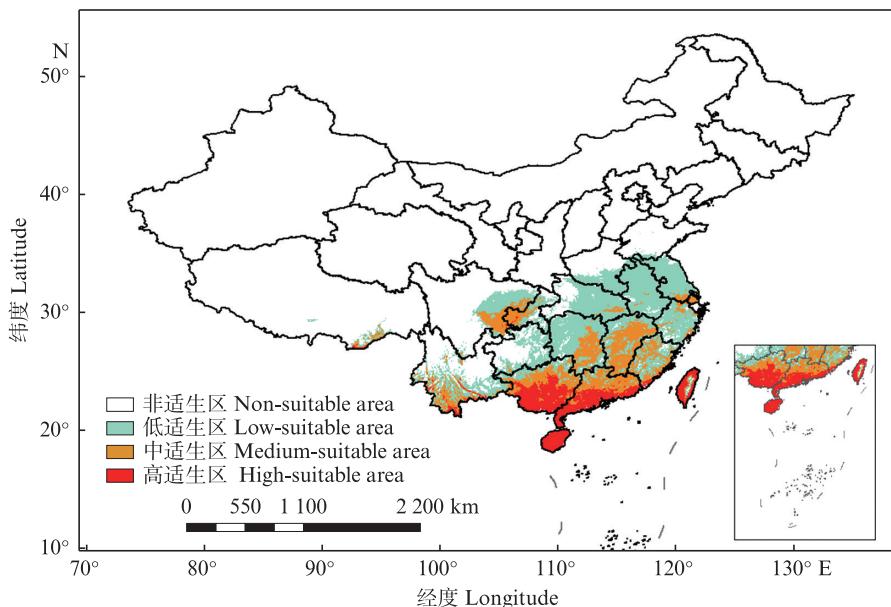


图1 大藻在中国潜在适生区分布

Fig. 1 Predicted potential distribution of *P. stratiotes* in China



0 h为未处理的大藻;48 h为低温处理48 h;R24 h为低温处理后常温恢复24 h;TJ、THN和TH分别表示江苏、湖南和海南低温处理组。0 h indicates *P. stratiotes* without treatment; 48 h indicates low temperature treatment for 48 h; R24 h indicates the recovery to normal temperature for 24 h after low temperature treatment; TJ, THN and TH represent the low-temperature treatment groups of *P. stratiotes* from Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图2 低温胁迫48 h和常温恢复24 h不同地区大藻外观形态

Fig. 2 Appearance morphology of *P. stratiotes* in different regions after 48 h low temperature stress and 24 h recovery from normal temperature

对低温胁迫下大藻叶片的生理生化指标进行测定,结果如图3所示。随着低温胁迫处理时

间的延长,3个地区的大藻叶片的相对电导率和MDA含量均呈现持续上升的趋势,各地区大藻

叶片电导率上升幅度存在差异,特别是在胁迫处理16 h后,海南地区的大藻叶片的相对电导率显著高于江苏和湖南,且低温处理48 h各地区大藻叶片MDA含量存在显著差异,分别为63.23、48.94、43.46 nmol/L,排序依次为TH>THN>TJ,以上表明海南大藻在低温胁迫下细胞膜的损伤程度较为严重。同时各地区大藻叶片中可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量均缓慢上升,均在48 h处理下达到最大值,各地区之间的大藻叶片可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量差异并不显著。

江苏地区的大藻叶片POD活性在低温胁迫处理8 h内迅速上升,在16 h达到最高点,随后逐渐下降,而湖南地区和海南地区的大藻叶片POD活性整体呈现出缓慢上升的趋势。在低温处理8~40 h江苏地区的大藻叶片POD活性显著高于湖南和海南。3个地区大藻叶片SOD活性的变化趋势不同,江苏地区大藻叶片SOD活性在胁迫初期(0~24 h)表现出明显上升,在24 h达到最大值618.76 U/g后开始逐步下降,而湖南和海南总体呈上升趋势,3个地区的大藻叶片SOD活性在低温胁迫处理48 h均存在显著差异,海南的SOD活性达到最大,显著高于其他2个地区的大藻。从总体看,3个地区的大藻叶片CAT活性在低温胁迫过程中呈现出动态波动特征,表现为交替的上升和下降趋势,江苏地区大藻叶片CAT活性在胁迫初期(0~8 h)显著上升,在8 h达到最大值384.21 U/g,而湖南和海南大藻在24 h时达到最大值,说明江苏地区的大藻对冷胁迫的响应更为迅速。综上所述,江苏地区的大藻相较于湖南和海南地区的大藻具有更强的耐寒性,能够在相对寒冷的地区过冬,从而大大增加了其对该地区生态系统的入侵风险。

### 2.3 不同地区大藻对遮荫胁迫的响应

除温度外,光照也是影响植物生长的主要环境因素之一。为进一步验证不同地区的大藻是否对低光照产生适应性,开展不同大藻遮荫处理实验,实验结果如图4~图7所示,与对照组相比,经过28 d遮荫处理后,大藻的叶片颜色更加深绿,叶片数量和分株数有所减少,叶片的排列方式更加稀疏,伸展得更开;整体植株体积也较小,无论是对照组还是遮荫组,不同地区的植株的整体形态几乎保持一致,各地区的大藻植株差异并

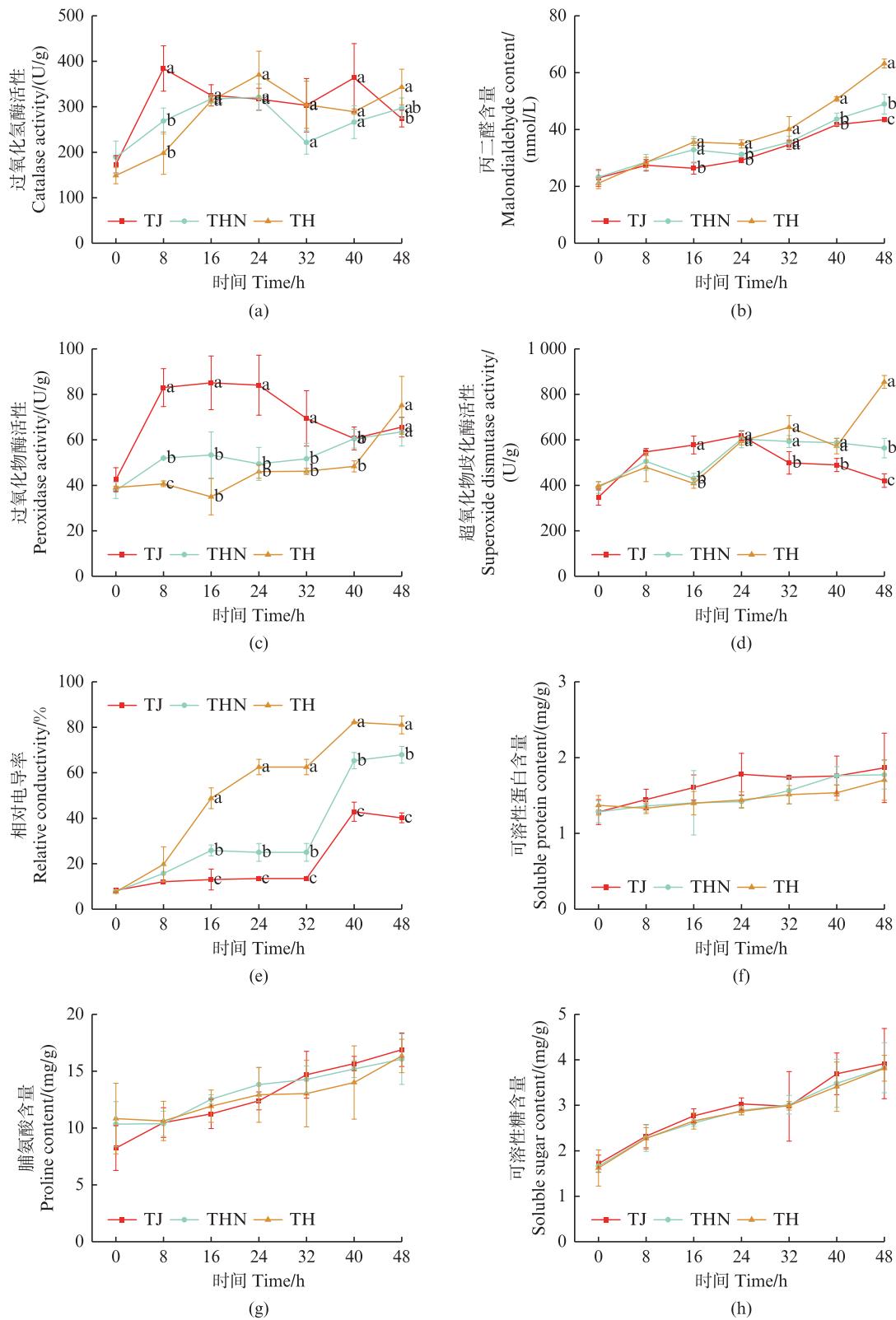
不显著;遮荫处理下不同地区大藻叶片的生长指标均被显著抑制,其中江苏地区的大藻的鲜重、叶长、叶宽和叶片数较对照组分别下降了74.86%、16.85%、21.72%和30.77%;湖南大藻相应指标的降幅为74.60%、19.03%、21.40%和31.78%;海南大藻则分别下降了75.29%、18.42%、21.91%和30.19%;各地区的大藻在遮荫胁迫下的生长变化趋势相似,遮荫处理下,叶长、叶宽和叶片数量均呈现先增加后减少的趋势,而鲜重、根长和分株数则保持相对稳定,遮荫处理显著抑制了各地区大藻生物量的积累。

与对照组相比,在遮荫处理初期显著提高了各地区的大藻叶片的叶绿素a和叶绿素b的含量,各地区的叶绿素a含量均在处理后第7天达到峰值,但各地区间的叶绿素a和叶绿素b含量差异并不显著。经过28 d遮荫处理后,各地区大藻叶片的CAT、POD、SOD活性以及MDA含量均升高,各地区的大藻叶片在抗氧化酶活性和MDA含量方面均存在显著差异,但无论是对照组还是遮荫组各地区之间并未表现出显著差异。

综上所述,遮荫胁迫显著减缓了大藻生长和繁殖的速率,但是不同地区的大藻对遮荫胁迫的响应并无显著性差异。

### 2.4 不同营养条件对大藻生长的影响

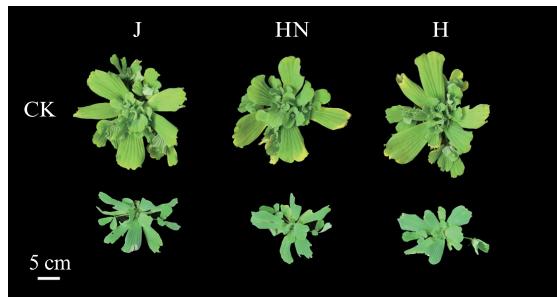
如图8所示,与NP组相比,处理28 d的QN组和QP组大藻植株明显瘦小,叶片数更少、无匍匐茎,且叶片枯黄现象更明显,QN组和QP组除了叶片颜色有差异,其他差异并不明显;对照组(CK)、缺氮(QN)、缺磷(QP)处理对大藻生长指标的影响见图9和图10,3个处理组鲜重均呈现出增长趋势,其中NP组处理14 d开始显著加速增长,QN和QP组增长较为平缓,在处理14~28 d,NP组的鲜重显著增加,并在28 d达到最高值10.04 g,为初始鲜重的2.2倍;QN组的根长在处理14~28 d显著高于其他2组,在处理28 d,QN根长最长,QP次之,NP最短;与NP组相比,QN和QP组鲜重在处理0~14 d无显著差异,在处理21~28 d显著降低,QP和QN组间无显著差异;与NP组相比,QN和QP组叶片数、叶长和叶宽在21~28 d显著降低,而QN和QP组在各时间段无显著差异;随着处理时间越长,NP组与QN和QP组分株数差异越大。



不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ )；TJ、THN 和 TH 分别表示江苏、湖南和海南低温处理组。  
Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ) ; TJ, THN and TH represent the low-temperature treatment groups of *P. stratiotes* from Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图3 低温胁迫下不同地区大藻叶片生理指标的变化

Fig. 3 Changes of physiological indexes of leaves of *P. stratiotes* in different regions under low temperature stress



CK 为对照组,即 3 个地区大藻全光照条件下的外观形态;J、HN 和 H 分别代表江苏、湖南、海南三地大藻。

CK represents the morphology of *P. stratiotes* under full light conditions across three regions; J, HN and H represent *P. stratiotes* in Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图 4 遮荫处理 28 d 不同地区对照组和实验组的大藻外观形态

**Fig. 4 Appearance morphology of *P. stratiotes* in the control and experimental group in different regions after 28 d of shading treatment**

结果显示:与 NP 相比,无论是缺氮、缺磷处理均增加了大藻叶片和根的 POD、SOD 以及 MDA 含量,在缺氮处理大藻叶片 CAT 活性降低,在缺磷处理大藻的根的 CAT 活性降低,较 NP 降低 10.55%,而大藻叶片 CAT 活性几乎无变化。总体来看各处理组叶片和根中的 3 种酶活和 MDA 含量无显著差异。

### 3 讨论

大藻喜光、喜高温多雨的环境,当生长环境的温度、光照和营养等条件都处于最适宜的范围内时,能够充分发挥其生物学特性,快速繁殖并在短时间内形成较大的规模。近年来,随着全球变暖与人工耕作环境的扩张,大藻在中国北方地区的分布显著扩展<sup>[6]</sup>。大藻在从南向北扩散入侵的过程中,生态位的变化可能发挥了重要的作用,通过调整自身的生理、形态特性,适应新环境,在原本并非理想的生境中实现定殖与扩散,这可能是大藻能够从南向北成功入侵过程中关键的因素之一。

环境变化对植物的生长产生胁迫,影响植物的生长发育和生理代谢过程。当植物遭受胁迫时,其细胞内的稳态环境被破坏,导致活性氧(ROS)大量积累,从而引起植物细胞内一系列的防御响应<sup>[22-23]</sup>。因此抗氧化系统水平与植物抵抗外界胁迫能力密切相关<sup>[24]</sup>。SOD、POD 与 CAT 是抗氧化酶系统中的关键酶,能够清除活性氧对植物细胞的损害<sup>[25]</sup>。在耐寒实验中,江苏地区的大

藻具有快速响应低温胁迫的抗氧化酶系统,能够迅速维持自身稳态,表现出较强的抗寒能力,为其在寒冷区域的种群扩展提供了生理基础。

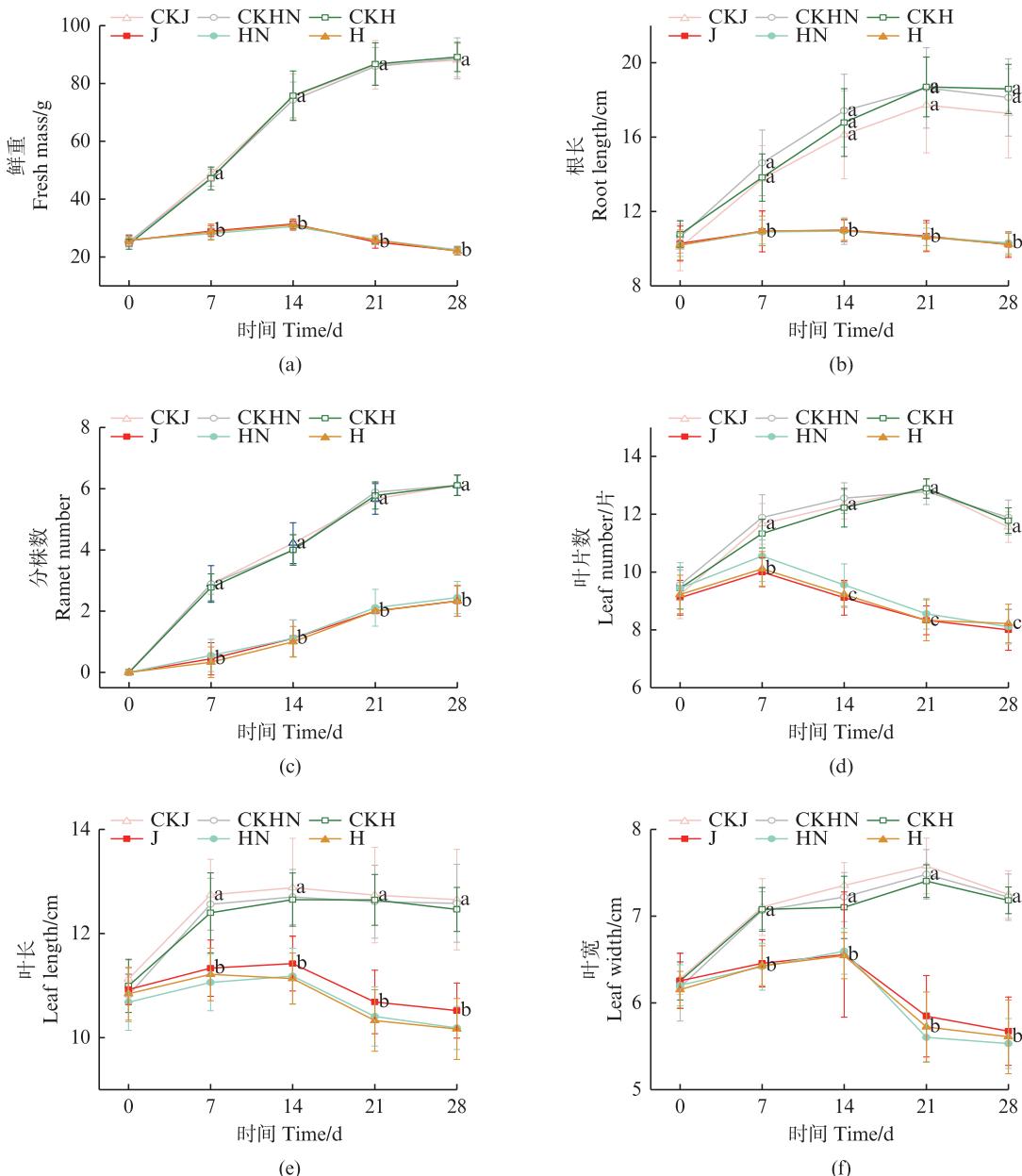
早期研究发现,大藻能在温带地区如德国、斯洛文尼亚实现越冬,其能够以小扁平植物形式的营养繁殖体在冬季越冬<sup>[26]</sup>,主要依靠外部环境的热源支持以及调整自身形态与繁殖策略来增强了其在不利条件下的存活和扩散能力<sup>[27]</sup>,工业温排水、地热泉以及受人为影响的恒温水体,为大藻提供了温暖的生境。此外,枯叶与腐败植株形成的保温层也有助于幼小叶丛免受严寒侵袭,而大藻自引种到中国,原本仅在南方广泛分布。近年来在北方部分城市发现了大藻的存在<sup>[28]</sup>,表明大藻耐寒性可能增强。本研究中,在冷胁迫处理后期,海南地区大藻的 MDA 含量和相对电导率显著高于江苏和湖南地区,海南地区的大藻在低温胁迫下细胞膜受损更为严重。通过对不同地区的大藻种群在冷胁迫下的综合评估,高纬度地区的大藻相较低纬度地区表现出更强的抗寒能力和恢复能力。大藻种群的这种差异表明其在入侵扩散过程中产生了适应性进化,耐寒性发生了显著变化,能够往更寒冷的地区扩张,大藻可能会在中国北方地区成功越冬并形成一定规模。同时在全球气候变暖的背景下<sup>[29]</sup>,部分高纬度地区的年平均气温持续升高,进一步扩大该物种的潜在适生区域,对生态系统会产生更大的负面影响。

光照是植物生长发育过程中最重要的环境因素之一<sup>[30]</sup>。研究发现大藻在更长光照时间下表现出更高的生长速率<sup>[31]</sup>,同时大藻在光照充足的季节和地区更容易泛滥<sup>[32]</sup>。本研究中,不同地区的大藻经过遮荫处理后,其形态和生理特征都发生了显著变化。鲜重、叶片数、根长、叶片长度、叶片宽度及分株数都出现了不同程度的降低,大藻受遮荫环境的影响较大,但其仍然能进行正常的生命活动。遮荫组大藻的叶绿素含量显著高于对照组,这可能是植物对弱光环境的一种适应性反应。同时,抗氧化系统表现出明显响应,包括 CAT、POD、SOD 活性及 MDA 含量均显著升高。来自不同地区的大藻样本均表现出对光照的敏感性,但其敏感程度差异并不显著,且它们在生长变化和生理响应方面呈现相似的趋势。这表明光照是大藻生长发育繁殖的重要环

境因素之一,对其生命活动过程具有显著影响,但是大藻由南向北的入侵过程中,光照相关的生态位可能变化不大,但目前仍不能排除未来大藻适应低光照的可能性。

水体富营养水平能够促进大藻的生长,而水体中的氮、磷浓度是影响大藻生长的重要因子,作为水生植物生长所必需的营养元素,氮和磷的

含量能够影响大藻的生长和生物量积累<sup>[8]</sup>,本研究表明缺氮缺磷处理均在处理后期能够抑制大藻生长发育,缺氮和缺磷处理对大藻影响总体差异不显著。与磷缺乏对风眼蓝的生长和胁迫影响更大的模式不同<sup>[33]</sup>,大藻在氮磷缺乏的环境下生长差异不大。

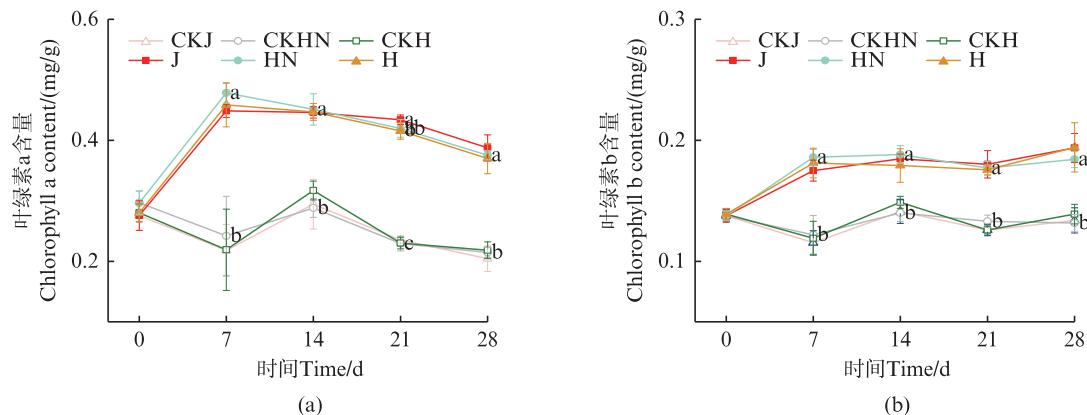


不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ );CKJ、CKHN 和 CKH 分别为江苏、湖南和海南地区的大藻全光照处理对照组;J、HN 和 H 分别为江苏、湖南和海南地区的大藻遮荫处理组。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ); CKJ, CKHN and CKH are the full sunlight control groups of *P. stratiotes* in Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively; J, HN and H are the shade treatment groups of *P. stratiotes* in Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图5 遮荫处理对不同地区大藻叶片生长指标的影响

Fig. 5 Effects of shading treatments on leaf growth indices of *P. stratiotes* in different regions

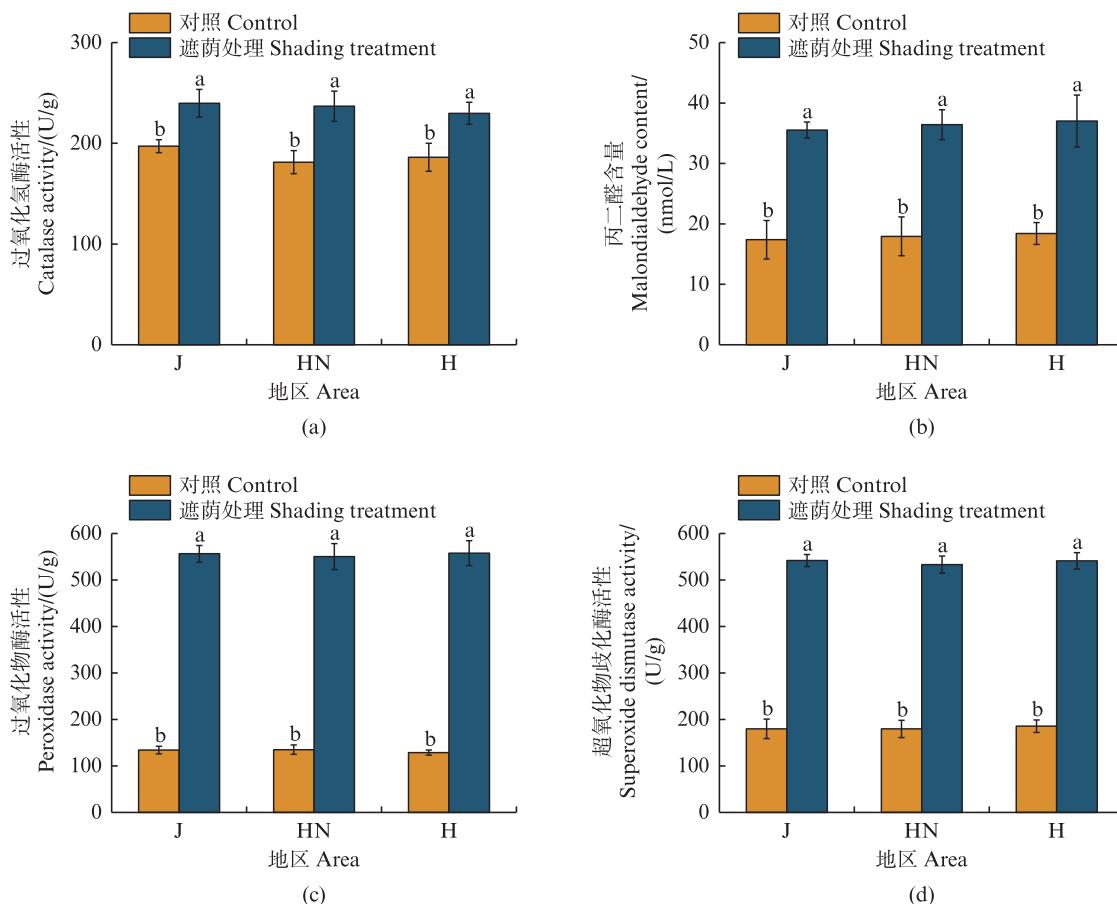


不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ )；CKJ、CKHN 和 CKH 分别为江苏、湖南和海南地区的大藻全光照处理对照组；J、HN 和 H 分别为江苏、湖南和海南地区的大藻遮荫处理组。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ) ; CKJ, CKHN and CKH are the full sunlight control groups of *P. stratiotes* in Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively; J, HN and H are the shade treatment groups of *P. stratiotes* in Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图6 遮荫处理对不同地区大藻叶片叶绿素的影响

Fig. 6 Effects of shading treatments on chlorophyll in leaves of *P. stratiotes* in different regions

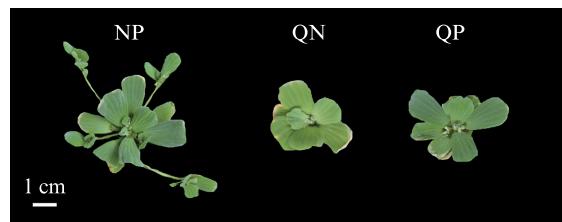


不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ )；J、HN 和 H 分别表示来源于江苏、湖南和海南地区的大藻。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ) ; J, HN and H correspond to *P. stratiotes* populations from Jiangsu, Hunan and Hainan, respectively.

图7 遮荫处理 28 d 对不同地区大藻叶片抗氧化酶活和丙二醛含量的影响

Fig. 7 Effects of 28 d shading treatment on antioxidant enzyme activities and malondialdehyde content in leaves of *P. stratiotes* in different regions

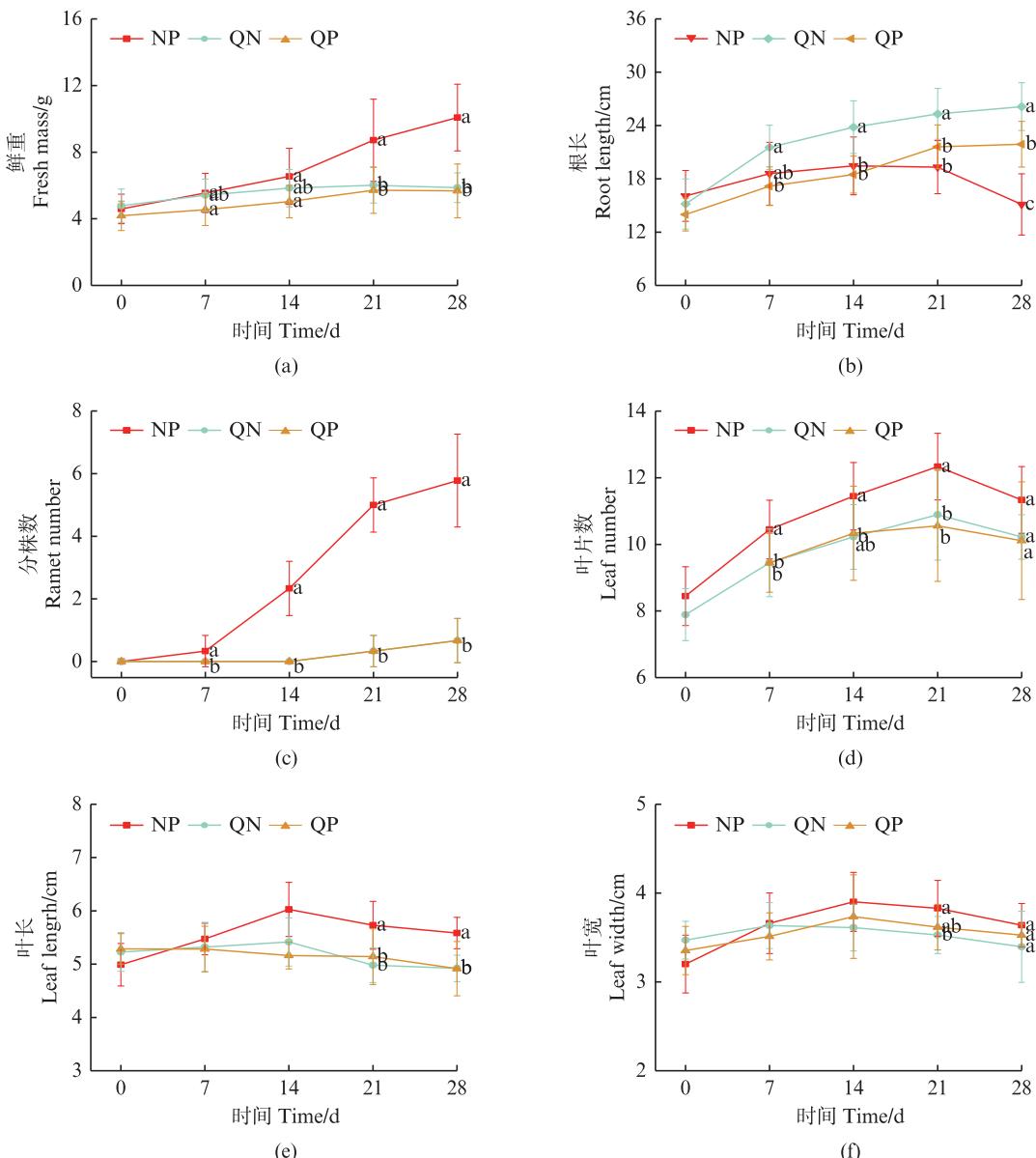


NP 表示全营养处理, QN 表示缺氮处理, QP 表示缺磷处理。

NP represents the full-nutrient treatment; QN and QP represent nitrogen-deficient and phosphorus-deficient treatments, respectively.

图8 不同营养条件下处理 28 d 大藻的外观形态

Fig. 8 Appearance morphology of *P. stratiotes* after 28 d of different nutritional conditions treatments

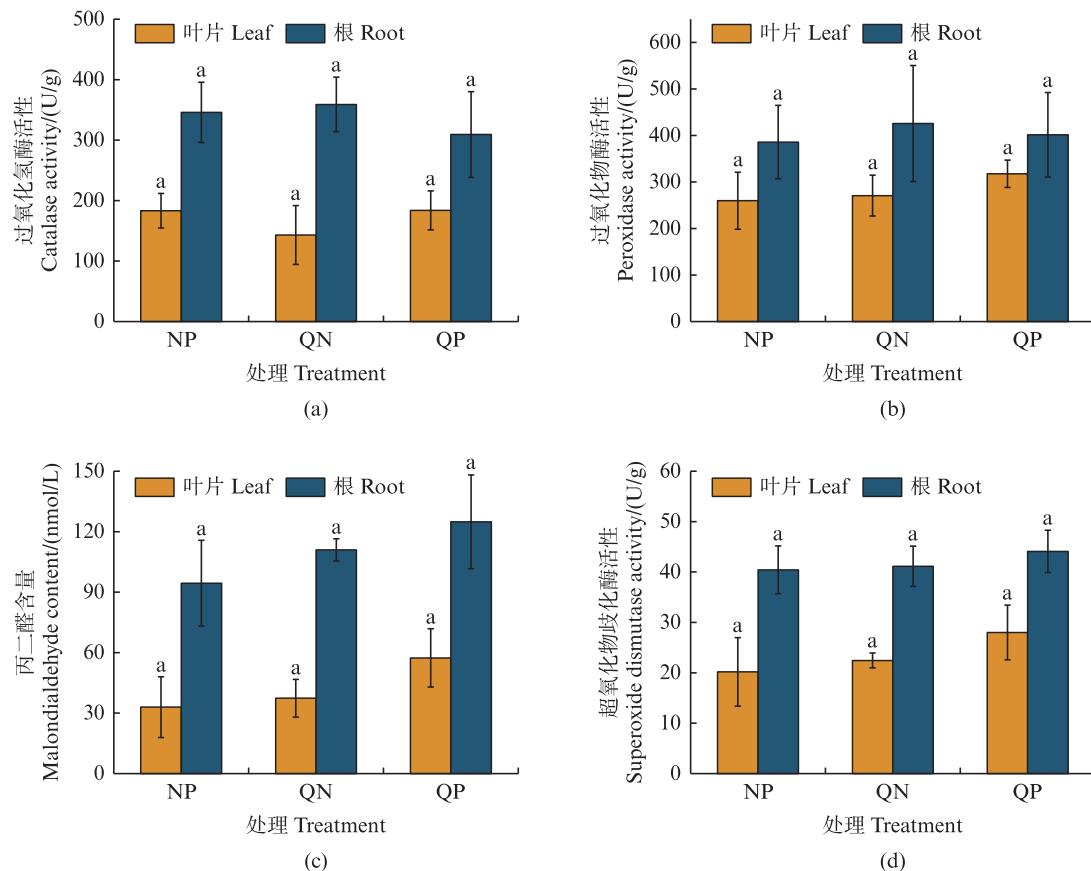


不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ ) ;NP 表示全营养处理, QN 表示缺氮处理, QP 表示缺磷处理。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ) ; NP represents the full-nutrient treatment; QN and QP represent nitrogen-deficient and phosphorus-deficient treatments, respectively.

图9 不同营养条件对大藻生长指标的影响

Fig. 9 Effects of different nutritional conditions on the growth indexes of *P. stratiotes*



不同小写字母表示不同处理组间差异显著( $P<0.05$ )，NP表示全营养处理组，QN表示缺氮处理组，QP表示缺磷处理组。

Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ( $P<0.05$ ) ; NP represents the full-nutrient treatment; QN and QP represent nitrogen-deficient and phosphorus-deficient treatments, respectively

图10 不同营养条件下处理28 d对大藻叶片和根中抗氧化酶活和丙二醛含量的影响

Fig. 10 Effects of different nutritional conditions on antioxidant enzyme activities and malondialdehyde content in leaves and roots of *P. stratiotes* for 28 d

综上所述,温度是影响大藻入侵扩散过程的主要关键因素,尤其是低温胁迫显著限制了低纬度大藻群体的生长活力和恢复能力。相比之下,高纬度大藻群体表现出更强的低温的耐受性和适应性。而营养和光照更多地是在总体上调节了大藻的局部生态表现,不是影响大藻入侵扩散分布的关键环境因素。在全球气候变化的背景下,温暖的气候条件可能为大藻的入侵扩散创造更为有利的生态环境,应重点关注温度因素对大藻入侵扩散的影响,尤其是在预测未来气温显著升高的区域,需要采取预防措施,以遏制大藻向这些潜在适生区的入侵扩张。

作者声明本文无利益冲突。

## 参考文献:

[1] 华汝成. 大藻——水浮莲[J]. 生物学通报, 1957(4):

- 35-40.
- HUA R C. Water lettuce-*Pistia stratiotes* L. [J]. Bulletin of Biology, 1957(4): 35-40.
- [2] HUSSNER A. Long-term macrophyte mapping documents a continuously shift from native to non-native aquatic plant dominance in the thermally abnormal River Erft (North Rhine-Westphalia, Germany) [J]. Limnologica, 2014, 48: 39-45.
- [3] 蔡雷鸣. 福建闽江水口库区飘浮植物覆盖对水体环境的影响[J]. 湖泊科学, 2006, 18(3): 250-254.
- CAI L M. Impact of floating vegetation in Shuikou impoundment, Minjiang River, Fujian Province [J]. Journal of Lake Sciences, 2006, 18(3): 250-254.
- [4] HOLM L G, PLUCKNETT D L, PANCHO J V, et al. The world's worst weeds: Distribution and biology [M]. Hawaii: The University Press of Hawaii, 1977.
- [5] 李时珍, 王育杰. 本草纲目[M]. 北京: 人民卫生出版社, 2023: 880.
- LI S Z, WANG Y J. Compendium of Materia Medica [M]. Beijing: People's Medical Publishing House,

- 2023: 880.
- [6] XIONG W, ZHANG Y, XIE D, et al. Water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) (Araceae) in China: distribution, introduction pathway, and impacts [J]. BioInvasions Record, 2023, 12(4): 1089-1097.
- [7] PIETERSE A H, DELANGE L, VERHAGEN L. A study on certain aspects of seed germination and growth of *Pistia stratiotes* L. [J]. Acta Botanica Neerlandica, 1981, 30(1/2): 47-57.
- [8] HENRY-SILVA G G, CAMARGO A F M, PEZZATO M M. Growth of free-floating aquatic macrophytes in different concentrations of nutrients [J]. Hydrobiologia, 2008, 610(1): 153-160.
- [9] UPADHYAY R K, PANDA S K. Salt tolerance of two aquatic macrophytes, *Pistia stratiotes* and *Salvinia molesta* [J]. Biologia Plantarum, 2005, 49(1): 157-159.
- [10] KOLESZÁR G, LUKÁCS B A, COETZEE J, et al. Warming induced shade tolerance to become a key trait in invasion success of free-floating plant *Pistia stratiotes* over the native *Hydrocharis morsus-ranae* [J]. Aquatic Botany, 2024, 194: 103786.
- [11] ŽIVKOVIĆ M M, ANĐELKOVIĆ A A, CVIJANOVIC D L, et al. The beginnings of *Pistia stratiotes* L. invasion in the lower Danube delta: The first record for the Province of Vojvodina (Serbia) [J]. BioInvasions Records, 2019, 8(2): 218-229.
- [12] 艾山江·阿布都拉, 古力孜拉·沙帕尔汉, 吾甫尔·米吉提. 水浮莲(*Pistia stratiotes* L.)在极端环境中的生存能力检测[J]. 新疆大学学报(自然科学版), 2007, 24(3): 335-338.
- ABDULLA H, SHAPARHAN G, MIJIT G. Living ability examination of *Pistia stratiotes* L. under the extreme environment [J]. Journal of Xinjiang University (Natural Science Edition), 2007, 24(3): 335-338.
- [13] 张丹华, 胡远满, 刘森. 基于Maxent生态位模型的互花米草在我国沿海的潜在分布[J]. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2329-2337.
- ZHANG D H, HU Y M, LIU M. Potential distribution of *Spartinal alterniflora* in China coastal areas based on Maxent niche model [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(7): 2329-2337.
- [14] 龙镔. 大藻控制环境条件研究——以锦屏县清水江为例[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2017
- LONG B. Study on environment control of *Pistia stratiotes*—A case study of Qingshui River in Jinping County [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2017.
- [15] DEWALD L B, LOUNIBOS L P. Seasonal growth of *Pistia stratiotes* L. in South Florida [J]. Aquatic Botany, 1990, 36(3): 263-275.
- [16] 李猛, 马旭洲, 王武. 光照强度和初始放养密度对大藻生长的影响[J]. 广东农业科学, 2012, 39(10): 162-165.
- LI M, MA X Z, WANG W. Effect of light intensity and initial planting density on the growth of *Pistia stratiotes* L. [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2012, 39(10): 162-165.
- [17] HUANG X L, XU X, LIU S L, et al. Impact of eutrophication on root morphological and topological performance in free-floating invasive and native plant species [J]. Hydrobiologia, 2019, 836(1): 123-139.
- [18] 罗学平, 李腊, 张丽, 等. 乙醇浸泡法测定绿茶叶绿素含量的试验研究[J]. 现代食品, 2023, 29(1): 148-154.
- LUO X P, LI L, ZHANG L, et al. Experimental study on determination of chlorophyll content in green tea by ethanol soaking [J]. Modern Food, 2023, 29(1): 148-154.
- [19] LICHTENTHALER H K, WELLBURN A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents [J]. Biochemical Society Transactions, 1983, 11(5): 591-592.
- [20] 白宝璋, 汤学军. 植物生理学测试技术[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 73-157.
- BAI B Z, TANG X J. Plant physiology testing technology [M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1993: 73-157.
- [21] 陈璐, 孙希华, 林泽民. 基于GARP的大藻潜在适生区预测[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(2): 243-245.
- CHEN L, SUN X H, LIN Z M. GARP-based prediction of potential distribution of *Pistia stratiotes* L. in China [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2015, 43(2): 243-245.
- [22] 陈乾, 邓智文, 黄丽婷, 等. 遮荫对福建柏幼苗生理特性和叶绿素荧光特性的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2021, 50(2): 223-229.
- CHEN Q, DENG Z W, HUANG L T, et al. Effects of shading on physiological characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics of *Fokienia hodginsii* seedlings [J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2021, 50(2): 223-229.
- [23] 王现科, 舒少华, 王沫. 低温胁迫对不同居群栝楼幼苗生理特性的影响[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(11): 2272-2274.
- WANG X K, SHU S H, WANG M. The effects of low-temperature treatment on the characteristics of different populations of *Tichosanthes kirilowii* [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2011, 50(11): 2272-2274.
- [24] 王芳, 王淇, 赵曦阳. 低温胁迫下植物的表型及生理响应机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(15): 5144-5153.

- WANG F, WANG Q, ZHAO X Y. Research progress of phenotype and physiological response mechanism of plants under low temperature stress [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(15): 5144-5153.
- [25] GARRATT L C, JANAGOUARD B S, LOWE K C, et al. Salinity tolerance and antioxidant status in cotton cultures [J]. *Free Radical Biology and Medicine*, 2002, 33(4): 502-511.
- [26] HUSSNER A, HEIDBUECHEL P, HEILITAG S. Vegetative overwintering and viable seed production explain the establishment of invasive *Pistia stratiotes* in the thermally abnormal Erft River (North Rhine-Westphalia, Germany) [J]. *Aquatic Botany*, 2014, 119: 28-32.
- [27] ŠAJNA N, HALER M, ŠKORNIK S, et al. Survival and expansion of *Pistia stratiotes* L. in a thermal stream in Slovenia [J]. *Aquatic Botany*, 2007, 87(1): 75-79.
- [28] 马金双. 中国外来入侵植物志-第五卷 [M]. 上海: 上海交通大学出版社, 2020: 255-262.
- MA J S. Alien invasive flora of China: Volume 5 [M]. Shanghai: Shanghai Jiaotong University Press, 2020: 255-262.
- [29] BRADLEY B A, OPPENHEIMER M, WILCOVE D S. Climate change and plant invasions: restoration opportunities ahead? [J]. *Global Change Biology*, 2009, 15(6): 1511-1521.
- [30] YANG F, FAN Y F, WU X L, et al. Auxin-to-gibberellin ratio as a signal for light intensity and quality in regulating soybean growth and matter partitioning [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 56.
- [31] CANCIAN L F, CAMARGO A F M, SILVA G H G. Crescimento de *Pistia stratiotes* em diferentes condições de temperatura e fotoperíodo [J]. *Acta Botanica Brasilica*, 2009, 23(2): 552-557.
- [32] GALAL T M, DAKHIL M A, HASSAN L M, et al. Population dynamics of *Pistia stratiotes* L. [J]. *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*, 2019, 30(2): 367-378.
- [33] 刘芳宇, 孙林鹤, 常雅军, 等. 不同营养条件对凤眼蓝生长及根际微生物群落的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2024, 33(1): 14-25.
- LIU F Y, SUN L H, CHANG Y J, et al. Effects of different nutritional conditions on growth and rhizosphere microbial community of *Eichhornia crassipes* [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2024, 33(1): 14-25.

## Adaptability of *Pistia stratiotes* populations from different regions to environmental stress

DENG Yangyang<sup>1,2,3</sup>, SUN Linhe<sup>1,2,3</sup>, LIU Fangyu<sup>1,2,3</sup>, LI Yunhan<sup>1,2,3</sup>, CHANG Yajun<sup>1,2,3</sup>, LIU Xiaojing<sup>1,2,3</sup>, CUI Jian<sup>1,2,3</sup>, YAO Dongrui<sup>1,2,3</sup>

(1. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen), Nanjing 210014, Jiangsu, China; 2. Jiangsu Key Laboratory for the Conservation and Utilization of Plant Resources, Nanjing 210014, Jiangsu, China; 3. Jiangsu Engineering Research Center of Aquatic Plant Resources and Water Environment Remediation, Nanjing 210014, Jiangsu, China)

**Abstract:** To explore the adaptability of the invasive aquatic plant *Pistia stratiotes* L. to climate and habitat in different regions, and to provide a theoretical basis for controlling and preventing its further spread. MAXENT was employed to predict the potential suitable habitat of *P. stratiotes* in China. Cold tolerance, light adaptability, and nutrient deficiency experiments were conducted on *P. stratiotes* populations from Hainan, Hunan, and Jiangsu to evaluate their physiological and ecological responses under various climatic and habitat conditions. The minimum temperature of the coldest month is the primary climatic factor influencing the distribution of *P. stratiotes*. Cold-tolerance experiments demonstrated that, following continuous exposure to 5.0 °C for 48 h, the samples from Hainan exhibited significant frostbite symptoms and could not resume growth under normal temperature, whereas samples from Jiangsu recovered. Peroxidase activity assays indicated that *P. stratiotes* from Jiangsu responded more rapidly to low-temperature stress by increasing peroxidase activity. After one month of shading, *P. stratiotes* from all three regions showed reduced growth rate, lower chlorophyll content, and heightened antioxidant enzyme activity, with no significant differences among the areas, indicating that *P. stratiotes* prefers light and is sensitive to shading. Nutrient deficiency experiments revealed that nitrogen and phosphorus deprivation significantly suppressed fresh weight, leaf number, width, and ramet production. However, there were no significant differences in growth inhibition between nitrogen and phosphorus deficiency. Temperature, light, nitrogen and phosphorus nutrient are the primary factors affecting plant growth and distribution. Among them, temperature plays a particularly crucial role in the invasion, spread, and reproduction of *P. stratiotes*. Notably, populations in northern regions showed significantly stronger cold tolerance than those in the southern areas, suggesting that *P. stratiotes* has broadened its ecological niche during its invasion in China and developed an adaptation to low temperatures. Without proper preventive measures, *P. stratiotes* may continue to expand into more northern areas in China.

**Key words:** *Pistia stratiotes* L.; environmental stress; adaptability; invasion risk