

不同营养条件对凤眼蓝生长及根际微生物群落的影响

刘芳宇^{1,2a,2b}, 孙林鹤^{2a,2b}, 常雅军^{2a,2b}, 刘吉祥^{2a,2b}, 刘晓静^{2a,2b}, 徐迎春^{1,①}, 姚东瑞^{2a,2b,①}

[1. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 2. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园):

a. 江苏省水生植物资源与水环境修复工程研究中心, b. 江苏省植物资源研究与利用重点实验室, 江苏 南京 210014]

摘要: 以全营养处理为对照, 设计缺氮和缺磷 2 种缺素处理, 分析不同营养条件下凤眼蓝 [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms] 形态、光合作用、抗氧化系统、氮含量、磷含量及根际微生物群落的变化。结果显示: 总体上看, 缺氮和缺磷处理可显著抑制凤眼蓝鲜质量、叶数、叶宽、分株数和匍匐茎总长, 减弱叶发育, 增强根发育, 且缺磷处理对植株生长和繁殖的抑制作用更明显; 缺氮和缺磷处理可显著抑制凤眼蓝叶片的净光合速率和气孔导度, 缺氮处理可显著降低叶片叶绿素相对含量, 缺氮处理对凤眼蓝叶片光合作用的抑制效果强于缺磷处理。缺磷处理使凤眼蓝叶片中过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性以及丙二醛含量明显上升, 而缺氮处理对叶片和根中上述 3 种酶活性和丙二醛含量总体无明显影响。缺氮和缺磷处理使凤眼蓝叶片中氮、磷含量降低, 且氮、磷元素优先分配向根部, 缺磷处理引起的磷含量的降幅明显高于缺氮处理引起的氮含量的降幅。缺氮和缺磷处理使凤眼蓝根际微生物群落组成多样性降低, 其中氮代谢相关(硝酸盐还原、固氮、氮呼吸和硝酸盐呼吸)微生物的相对丰度显著降低, 且在氮元素充足时, 缺乏磷元素会降低凤眼蓝根际氮代谢相关微生物的富集。综合研究结果显示, 缺氮和缺磷处理均能通过抑制光合作用、限制氮代谢相关微生物富集等方式抑制凤眼蓝生长和繁殖, 且缺磷处理对凤眼蓝产生的非生物胁迫更强、对凤眼蓝生长的抑制作用更显著。通过控制凤眼蓝对磷元素的吸收防控凤眼蓝爆发具有较大的应用潜力。

关键词: 凤眼蓝; 营养元素; 根际微生物; 生物多样性; 生物安全

中图分类号: Q178.1⁺1; Q948.12⁺2.3; X171 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2024)01-0014-12
DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2024.01.02

Effects of different nutritional conditions on growth and rhizosphere microbial community of *Eichhornia crassipes* LIU Fangyu^{1,2a,2b}, SUN Linhe^{2a,2b}, CHANG Yajun^{2a,2b}, LIU Jixiang^{2a,2b}, LIU Xiaojing^{2a,2b}, XU Yingchun^{1,①}, YAO Dongrui^{2a,2b,①} [1. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences (Nanjing Botanical Garden Mem. Sun Yat-Sen): a. Jiangsu Engineering Research Center of Aquatic Plant Resources and Water Environment Remediation, b. Jiangsu Key Laboratory for the Research and Utilization of Plant Resources, Nanjing 210014, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2024, 33(1): 14-25

Abstract: Taking total nutrient treatment as the control, two nutrient deficiency treatments namely nitrogen deficiency and phosphorus deficiency were employed, and the variations of morphology, photosynthesis, antioxidant system, nitrogen content, phosphorus content, and rhizosphere microbial community of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms under different nutritional conditions were analyzed. The results show that in general, nitrogen deficiency and phosphorus deficiency treatments can significantly inhibit the fresh mass, leaf number, leaf width, ramet number, and stolon total length of *E. crassipes*, impair leaf development, enhance root development, and phosphorus deficiency treatment has

收稿日期: 2023-07-31

基金项目: 国家重点研发计划专项(2022YFC2601302); 江苏省六大人材高峰高层次创新人才团队项目(TD-JNHB-008)

作者简介: 刘芳宇(2000—), 男, 四川德阳人, 硕士研究生, 主要从事水生植物遗传育种和入侵植物防控方面的研究。

①通信作者 E-mail: xyc@njau.edu.cn; yaodongrui@cnbg.net

引用格式: 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.

more evident inhibitory effect on plant growth and propagation; nitrogen deficiency and phosphorus deficiency treatments can significantly inhibit net photosynthetic rate and stomatal conductance of leaves of *E. crassipes*, nitrogen deficiency treatment can significantly decrease leaf chlorophyll relative content, and the inhibitory effect of nitrogen deficiency treatment on leaf photosynthesis of *E. crassipes* is stronger than that of phosphorus deficiency treatment. Phosphorus deficiency treatment evidently increases activities of catalase, peroxidase, and superoxide dismutase and malondialdehyde content in leaves of *E. crassipes*, while nitrogen deficiency treatment generally has no evident effect on above three enzyme activities and malondialdehyde contents in leaves and roots. Nitrogen deficiency and phosphorus deficiency treatments can cause decrease of contents of nitrogen and phosphorus in leaves of *E. crassipes*, and nitrogen and phosphorus elements are preferentially allocated to root, and the decrement of phosphorus content caused by phosphorus deficiency treatment is evidently higher than that of nitrogen content caused by nitrogen deficiency treatment. Nitrogen deficiency and phosphorus deficiency treatments can cause decrease of diversity of rhizosphere microbial community composition of *E. crassipes*, in which, the relative abundance of nitrogen metabolism-related (nitrate reduction, nitrogen fixation, nitrogen respiration, and nitrate respiration) microorganisms significantly decrease, and when nitrogen element is sufficient, phosphorus element deficiency can decrease the enrichment of rhizosphere nitrogen metabolism-related microorganisms of *E. crassipes*. It is suggested that nitrogen deficiency and phosphorus deficiency treatments can both inhibit the growth and propagation of *E. crassipes* by the ways including inhibition of photosynthesis and limitation of enrichment of nitrogen metabolism-related microorganisms, and phosphorus deficiency treatment causes stronger abiotic stress to *E. crassipes*, and has more evident inhibitory effect on growth of *E. crassipes*. It has a great application potential to prevent and control the outbreak of *E. crassipes* by the way of controlling phosphorus element absorption of *E. crassipes*.

Key words: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms; nutrient element; rhizosphere microorganism; biodiversity; biosecurity

凤眼蓝 [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms], 又名凤眼莲、水葫芦、水浮莲, 是雨久花科 (Pontederiaceae) 凤眼蓝属 (*Eichhornia* Kunth) 多年生浮水植物, 为全球著名的入侵植物之一^{[1],[2]9}, 自引种以来入侵中国南方各地水域, 对水体水质、航道及生物多样性造成了严重危害。过度繁殖的凤眼蓝往往会形成极为密集的群落覆盖水面, 消耗水体中溶解氧, 隔绝水体与外界的气体交换, 使水质恶化; 同时会淤塞航道, 阻碍船只通行; 凤眼蓝漂浮在水面与原生种竞争光源、O₂ 和养分, 压缩原生种自然生长空间, 降低水体生物多样性^[1]。

凤眼蓝能够在世界各地淡水水体中成功定殖、建立种群并扩散^[3-4], 主要是由于该物种具有强大的繁殖能力、宽生态幅以及高表型可塑性等入侵特性^{[2]104-105,[5]}。凤眼蓝既可以进行有性繁殖, 又可以进行无性繁殖^[1]。在入侵过程中, 凤眼蓝原有的三型花柱繁育系统由于奠基者效应而解体^{[2]99}, 旺盛的营养繁殖成为凤眼蓝快速增殖并爆发的生物学特性基础。水体富营养化是中国水环境面临的严峻问题之一^[6], 而凤眼蓝能够利用富营养化水体中的营养元素^[7-11]。诸多研究结果表明: 水体中氮、磷含量是

限制凤眼蓝生长和繁殖的重要因子, 甚至超过掠食者对其影响^[10]; 水体中充足的氮、磷元素能够使凤眼蓝存活越冬^[11]、快速生长及分株^{[12],[13]12}, 在一定浓度范围下, 凤眼蓝的净生长量与水体中氮、磷含量呈正比^[14-15]。

水生植物与根际微生物间的互作对植物生长有重要的影响。水生植物根系能够为微生物提供栖息地, 并能够通过分泌代谢物、改变微环境进而改变根际微生物的群落结构^[16], 而富集于植物根际的微生物也能够从多个方面促进植物生长^[17]。例如: 相较于粳稻 (*Oryza sativa* subsp. *japonica* Kato), 籼稻 (*Oryza sativa* subsp. *indica* Kato) 根系富集氮代谢相关细菌的能力更强, 这些氮代谢相关细菌能够增加籼稻对土壤中氮的利用效率^[18]。植物根系为丛枝菌根真菌提供栖息地和必要的营养物质, 而丛枝菌根真菌能促进难溶磷酸盐溶解, 进而增强植物对磷的利用^[17]。水生植物也能够通过影响根际微生物群落结构进而影响水体中氮、磷等营养元素的去除效率^[16]。此外, 根际微生物还有分泌促进植物生长的代谢物以及抑制植物病原菌生长和繁殖等功能^[19-20]。一些研究证实凤眼蓝能够影响水体中微生物的群落构成, 促

进风眼蓝对水体中氮、磷元素的利用^[21-22]。目前,水体缺乏氮、磷对抑制风眼蓝生长的影响尚未有系统报道,其机制还有待深入研究。

本文通过设计不同的缺素实验组,与全营养对照组进行比较,分析风眼蓝形态、光合作用、抗氧化系统、氮含量、磷含量及根际微生物群落对不同营养条件的响应,并探讨水体中氮、磷含量对风眼蓝生长和繁殖的影响,以期阐释影响风眼蓝快速生长的关键因子,为治理风眼蓝爆发提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试风眼蓝于2022年12月5日采自成都新津地区(东经103°57'05.57"、北纬30°51'06.99"),2022年12月8日种植于江苏省中国科学院植物研究所温室(东经118°50'14.72"、北纬32°03'22.15"),选取无病害、具6或7枚叶片、无匍匐茎、生物量接近的风眼蓝进行实验。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 使用长46 cm、宽36 cm、高14 cm的塑料盆,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,各处理组营养液的组成见表1。每个处理组设置3个生物学重复,共9盆,每盆3株风眼蓝。于室温(25±1)℃、光照度5 000 lx、光照时间14 h·d⁻¹的培养室中进行实验;实验自2023年3月15日开始,至4月26日结束,共42 d,培养期间及时去除枯叶、腐根,于实验中期(处理21 d)更换1次营养液。

1.2.2 指标测定

1.2.2.1 生长指标测量 实验开始后每6 d进行1次生长指标测量。统计每株风眼蓝的叶数和分株数。

将风眼蓝悬空沥干水分,使用百分之一电子天平称量每株风眼蓝的鲜质量;使用直尺(精度1 mm)测量每株风眼蓝的主根长(短缩茎至主根根尖的距离)、株高(短缩茎至叶片最高处的距离)、匍匐茎总长(匍匐茎发生处到新分株结合处的基段长度之和);各处理随机从3株的茎尖外围第3至第5枚叶片中选取3枚成熟新叶片,使用直尺测量叶宽(叶片最宽处的宽度)和叶长(叶柄与叶片结合处至叶片顶端的距离)。于实验结束后,使用百分之一电子天平称量每株风眼蓝的根部和冠部鲜质量,并计算根冠比(根部鲜质量与冠部鲜质量的比值);使用佳能EOS M6相机(日本Cannon公司)对风眼蓝植株进行拍照。

1.2.2.2 叶绿素相对含量测定 实验开始后使用SPAD-502Plus叶绿素检测仪(日本Konica Minolta公司)每6 d测定1次叶绿素相对含量,各处理随机从3株上选取10枚无病斑的成熟新叶片进行测定,结果以均值计。

1.2.2.3 部分光合参数测定 实验开始后使用LI-6800型便携式光合测定仪(美国LI-COR公司)每6 d的9:00至11:00测定1次光合参数,包括净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)。使用叶室面积为2 cm²,环境CO₂浓度400 μmol·mol⁻¹,温度25℃,空气相对湿度75%,光源为90%红光,光合有效辐射1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹。各处理随机从3株上选取10枚无病斑的成熟新叶片进行测定,结果以均值计。

1.2.2.4 抗氧化酶活性和丙二醛含量测定 实验开始后每10 d的9:00取样1次,各处理随机从3株上选取2 g左右无病斑的成熟新叶片及成熟根,置于离心管,液氮速冻后于-80℃冰箱保存。使用过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和丙二醛(MDA)4种ELISA试剂盒(江苏晶美生物科技有限公司)测定抗氧化酶活性和MDA

表1 不同处理组改良Hoagland's营养液的组成

Table 1 Composition of improved Hoagland's nutrient solutions of different treatment groups

处理 Treatment	各成分质量浓度/(mg·L ⁻¹) ¹⁾ Mass concentration of each component ¹⁾														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
全营养 Total nutrient	506.0	0	136	16.9	80	8.6	241	0.25	36.7	0.025	0.83	0.025	6.2	945	0
缺氮 Nitrogen deficiency	0.0	435	136	16.9	0	8.6	241	0.25	36.7	0.025	0.83	0.025	6.2	0	444
缺磷 Phosphorus deficiency	607.2	0	0	16.9	40	8.6	241	0.25	36.7	0.025	0.83	0.025	6.2	945	0

¹⁾ 1: KNO₃; 2: K₂SO₄; 3: KH₂PO₄; 4: MnSO₄·H₂O; 5: NH₄NO₃; 6: ZnSO₄·7H₂O; 7: MgSO₄; 8: Na₂MoO₄·2H₂O; 9: FeNaEDTA; 10: CuSO₄·5H₂O; 11: KI; 12: CoCl₂·6H₂O; 13: H₃BO₃; 14: Ca(NO₃)₂·4H₂O; 15: CaCl₂.

含量。

1.2.2.5 氮、磷含量测定 实验结束后,各处理随机从 3 株上选取 1~2 g 无病斑的成熟新叶片及成熟根,采用 NY/T 2419—2013 中的自动定氮仪法测定叶片和根中氮含量,采用 NY/T 2421—2013 中的钼锑抗比色法测定叶片和根中磷含量。

1.2.2.6 根际微生物群落分析 实验结束后,采用李淑英等^[23]的方法收集凤眼蓝根际水样 1 L 以上。使用定量滤纸过滤,收集的过滤液依次使用孔径 0.45 和 0.22 μm 滤膜抽滤。收集孔径 0.22 μm 滤膜,置于离心管,液氮速冻后交由北京诺禾致源科技股份有限公司进行 16S 扩增子测序。

1.3 数据统计和分析

除微生物数据外,使用 SPSS 26.0 软件对各项指标进行单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和多重比较 (*LSD* 法和 *Duncan's* 法),使用 WPS Office 11 及 Origin 2022 软件进行数据处理和图表制作。使用 QIIME 1.9.1 软件对 16S 扩增子测序获得的序列进行注释,获得各样本的 OTU (operational taxonomic unit)。对 OTU 进行物种注释,选取相对丰度前 20 的属绘制热图,并进行 *Kruskal-Wallis* 秩和检验。采用

邓娇娇等^[24]的方法计算 OTU 的 Shannon-Wiener 指数,进行 α 多样性分析,并进行 *t*-test 检验;对 β 多样性进行主成分分析。使用 FAPROTAX 1.2.6 软件对 OTU 进行功能预测,选取相对丰度前 20 的功能类群绘制热图,并进行 *Kruskal-Wallis* 秩和检验;对固氮微生物类群的相对丰度进行 *Wilcoxon* 秩和检验。使用 R 4.0.3 软件绘图和分析。

2 结果和分析

2.1 不同营养条件对凤眼蓝生长的影响

全营养 (NP)、缺氮 (QN) 和缺磷 (QP) 处理对凤眼蓝生长指标的影响见表 2。结果显示:与 NP 组相比,QN 和 QP 组鲜质量在处理 0~18 d 无显著差异,在处理 24~42 d 均显著降低;但 QN 组与 QP 组间鲜质量在处理 0~42 d 均无显著差异。QN 和 QP 组处理 42 d 的鲜质量均低于处理 0 d,而 NP 组处理 42 d 的鲜质量较处理 0 d 增加 1 倍以上。表明凤眼蓝在全营养的 Hoagland 营养液中生长旺盛,Hoagland 营养液适于作为凤眼蓝正常生长对照组,缺氮和缺磷处理均能限制凤眼蓝生长。

表 2 不同营养条件对凤眼蓝生长指标的影响 ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 2 Effects of different nutritional conditions on growth indexes of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的鲜质量/g Fresh mass at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	19.87±2.20a	21.97±1.28a	23.18±1.57a	23.64±1.57a	27.87±0.26a	28.03±1.57a	31.85±2.33a	42.55±7.49a
QN	21.23±0.75a	22.10±1.05a	20.68±1.70a	20.88±2.03a	19.85±2.14b	19.83±2.28b	19.67±3.32b	17.51±3.41b
QP	19.25±2.54a	21.00±3.71a	20.55±3.62a	20.73±3.23a	19.66±2.76b	18.66±3.65b	21.25±2.07b	18.61±1.67b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的叶数 Leaf number at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	6.3±0.3a	6.3±0.7a	6.8±0.4a	7.1±0.4a	7.0±0.6a	7.0±0.7a	7.8±0.4a	8.0±0.7a
QN	6.1±0.8a	6.0±0.7a	7.1±0.7a	7.8±1.4a	6.3±1.2ab	6.1±1.3ab	5.8±1.1b	6.6±0.2b
QP	7.3±0.7a	6.6±0.4a	7.1±0.2a	6.8±0.4a	4.9±0.8b	4.9±0.5b	5.3±0.3b	4.7±0.3c
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的分株数 Ramet number at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	0.0±0.0a	0.0±0.0a	0.5±0.4a	1.4±0.2a	1.9±0.2a	3.1±0.5a	3.8±1.1a	4.7±1.8a
QN	0.1±0.2a	0.1±0.2a	0.1±0.2a	0.2±0.4b	0.2±0.4b	0.2±0.4b	0.2±0.4b	0.2±0.4b
QP	0.1±0.2a	0.1±0.2a	0.1±0.2a	0.1±0.2b	0.1±0.2b	0.1±0.2b	0.1±0.2b	0.1±0.2b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的主根长/cm Main root length at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	12.14±1.04a	12.31±1.04a	11.93±1.35a	13.43±1.52a	13.39±1.28a	13.44±1.22a	13.77±0.91a	13.73±1.18a
QN	11.09±1.77a	11.31±1.48a	11.35±1.14a	11.94±1.60a	12.01±1.27a	12.18±1.66a	12.39±1.30a	12.96±1.41a
QP	11.29±0.90a	12.95±1.71a	13.00±2.10a	13.51±1.35a	13.64±1.59a	14.10±2.19a	14.49±1.31a	14.95±1.35a

续表2 Table 2 (Continued)

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的株高/cm Height at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	7.18±0.34a	6.99±0.40a	8.12±0.73a	7.83±0.34a	7.79±0.57a	7.19±0.49a	7.46±0.95a	7.88±0.62a
QN	7.35±0.62a	8.33±0.66a	8.22±0.80a	8.80±1.51a	8.46±0.50a	8.29±0.36a	8.69±1.37a	8.26±1.09a
QP	7.12±0.58a	7.57±0.88a	6.62±0.44b	7.62±0.42a	7.56±0.66a	6.87±1.12a	8.28±0.45a	6.75±0.89a
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的匍匐茎总长/cm Stolon total length at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	0.00±0.00a	0.00±0.00a	0.43±0.38a	2.51±0.50a	5.40±1.09a	11.40±2.93a	23.15±5.44a	38.06±12.81a
QN	0.19±0.32a	0.22±0.39a	0.22±0.38a	0.36±0.62b	0.46±0.80b	0.60±1.03b	0.90±1.56b	0.93±1.61b
QP	0.21±0.36a	0.25±0.43a	0.27±0.46a	0.26±0.45b	0.26±0.45b	0.26±0.46b	0.24±0.42b	0.24±0.42b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的叶长/cm Leaf length at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	3.14±0.24a	3.45±0.30a	3.55±0.22a	3.66±0.07a	3.41±0.09a	3.51±0.25a	3.23±0.04a	3.40±0.21ab
QN	3.44±0.12a	3.51±0.44a	3.66±0.23a	3.67±0.28a	3.36±0.23a	3.37±0.26a	3.50±0.21a	3.49±0.33a
QP	3.38±0.13a	3.80±0.34a	3.87±0.31a	3.48±0.16a	3.27±0.35a	3.26±0.40a	3.08±0.27a	2.85±0.30b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的叶宽/cm Leaf width at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	4.59±0.24a	4.65±0.40a	4.67±0.21a	4.98±0.09a	4.98±0.18a	5.32±0.07a	4.91±0.07a	5.32±0.07a
QN	4.64±0.16a	4.28±0.59a	4.12±0.34a	4.09±0.46b	4.06±0.22b	4.18±0.27b	4.28±0.32b	4.64±0.28b
QP	4.43±0.34a	4.61±0.50a	4.62±0.47a	4.33±0.20b	4.03±0.49b	4.00±0.51b	3.81±0.22c	3.72±0.16c

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

与 NP 组相比, QN 组叶数在处理 0~30 d 无显著差异, 在处理 36~42 d 显著减少; QP 组叶数在处理 0~18 d 无显著差异, 在处理 24~42 d 显著减少; QP 组叶数在处理 42 d 显著少于 QN 组。与 NP 组相比, QN 和 QP 组分株数和匍匐茎总长在处理 0~12 d 均无显著差异; 在处理 18~42 d 均显著降低, 且随处理时间延长, 差异越大; 而 QN 组与 QP 组间分株数和匍匐茎总长在处理 0~42 d 均无显著差异。表明缺氮和缺磷处理 18 d 后能够显著抑制凤眼蓝匍匐茎发生, 但缺氮处理与缺磷处理的效果差异不显著; 相较于缺氮处理, 缺磷处理对凤眼蓝叶片发育的抑制作用更明显。

除处理 12 d 的 QP 组株高显著低于其余 2 组外, 3 组间主根长和株高在各时段均无显著差异; 在处理 42 d, QP 组主根长最长, NP 组次之, QN 组最短。表明相较于缺氮处理, 缺磷处理更能促进凤眼蓝根部发育。

与 NP 组相比, QN 和 QP 组叶长在处理 0~42 d 均无显著差异, QP 组叶长在处理 42 d 显著低于 QN 组。与 NP 组相比, QN 和 QP 组叶宽在处理 0~12 d

无显著差异, 在处理 18~42 d 显著降低; QP 组叶宽在处理 36~42 d 显著低于 QN 组。表明缺氮和缺磷处理对凤眼蓝叶长的抑制效果不明显, 对叶宽的抑制效果明显, 且缺磷处理对叶宽的抑制效果强于缺氮处理。

从根部和冠部的质量分布(表 3)看, 处理 42 d, QP 组根部鲜质量显著高于 QN 和 NP 组, QN 组略高于 NP 组; NP 组冠部鲜质量显著高于 QN 和 QP 组,

表 3 不同营养条件处理 42 d 的凤眼蓝根部和冠部的质量分布 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 3 Mass distribution of root and shoot of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms after 42 d of different nutritional condition treatments ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	根部鲜质量/g Fresh mass of root	冠部鲜质量/g Fresh mass of shoot	根冠比 Root shoot ratio
NP	10.45±0.53b	16.49±0.65a	0.65±0.02c
QN	11.30±0.73b	8.87±2.44b	1.37±0.42b
QP	14.26±0.56a	7.23±0.86b	2.09±0.25a

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

QN 组略高于 QP 组;QP 组根冠比(2.09)最高,QN 组(1.37)次之,NP 组(0.65)最低,且 3 组间差异显著。表明凤眼蓝在缺氮和缺磷处理下根发育显著强于叶发育,且缺磷处理的效果显著强于缺氮处理。

从外观形态(图 1)看,与 NP 组相比,处理 42 d 的 QN 和 QP 组凤眼蓝植株明显矮小、分株数少、叶数少,匍匐茎短,且叶片出现明显枯黄现象,其中 QP 组受抑制现象更为明显。



NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

图 1 不同营养条件处理 42 d 的凤眼蓝外观形态
Fig. 1 Appearance morphology of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms after 42 d of different nutritional condition treatments

总体上看,缺氮和缺磷处理对凤眼蓝主根长、株高和叶宽的抑制效果不明显,但在处理后期能显著抑制凤眼蓝鲜质量、叶数、叶宽、分株数和匍匐总生长,其中,缺氮处理与缺磷处理对凤眼蓝鲜质量、分株数和匍匐茎总长的抑制效果差异不显著,但缺磷处理对凤眼蓝叶发育的抑制效果以及对根发育的促进效果显著强于缺氮处理。

2.2 不同营养条件对凤眼蓝光合作用的影响

全营养(NP)、缺氮(QN)和缺磷(QP)处理对凤眼蓝叶片光合作用指标的影响见表 4。

2.2.1 对叶片叶绿素相对含量的影响 结果(表 4)显示:与 NP 组相比,QN 组叶片叶绿素相对含量在处理 0~6 d 无显著差异,在处理 12~42 d 均显著降低;QP 组叶片叶绿素相对含量在处理 0 d 及 18~36 d 无显著差异,在处理 6~12 d 显著升高,在处理 42 d 显著降低。表明相较于缺磷处理,缺氮处理对凤眼蓝叶片叶绿素合成的抑制作用更明显。

2.2.2 对叶片光合参数的影响 结果(表 4)显示:除处理 42 d 外,其余时段 NP 组叶片蒸腾速率均高于

表 4 不同营养条件对凤眼蓝叶片光合作用指标的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 4 Effects of different nutritional conditions on photosynthetic indexes of leaves of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的叶绿素相对含量 Chlorophyll relative content at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	45.09±1.17a	48.76±1.36b	51.38±2.09b	52.52±3.31a	53.08±4.50a	53.72±2.44a	57.01±1.62a	54.95±1.23a
QN	47.32±3.01a	44.40±1.84b	44.86±1.86c	43.93±0.63b	44.28±0.51b	45.20±1.62b	48.03±0.72b	47.52±0.31c
QP	49.75±1.35a	52.76±1.90a	54.45±1.79a	51.86±1.68a	55.80±1.16a	52.68±2.11a	55.68±0.27a	51.13±0.92b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的蒸腾速率/(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹) Transpiration rate at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	9.26±2.15a	8.78±1.70a	10.88±0.98a	13.51±3.27a	11.34±1.55a	11.68±2.12a	12.03±1.22a	11.96±0.76ab
QN	8.86±1.07a	8.54±2.92a	8.50±2.18b	8.15±2.07b	7.05±1.75b	10.33±3.15a	11.26±0.93a	13.77±1.22a
QP	9.23±0.87a	8.55±2.01a	9.11±1.80ab	8.65±1.52b	8.86±1.91ab	9.25±1.60a	11.25±1.00a	11.09±2.44b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的净光合速率/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) Net photosynthetic rate at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	24.38±3.40a	23.40±2.52ab	28.59±3.04a	33.99±1.70a	31.01±2.09a	28.15±2.61a	33.66±0.89a	32.00±2.13a
QN	21.63±1.82a	20.07±3.24b	22.55±5.27a	18.02±3.99c	17.65±2.50c	16.22±4.82b	25.53±4.52c	24.99±4.65b
QP	22.09±1.04a	24.77±3.50a	24.86±5.53a	23.28±5.74b	24.02±3.03b	20.08±6.57b	29.80±2.30b	22.80±5.01b
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间的气孔导度/(mol·m ⁻² ·s ⁻¹) Stomatal conductance at different treatment times							
	0 d	6 d	12 d	18 d	24 d	30 d	36 d	42 d
NP	0.69±0.19a	0.62±0.29a	0.91±0.10a	1.08±0.19a	1.00±0.11a	1.03±0.37a	0.99±0.12a	0.92±0.09a
QN	0.64±0.13a	0.68±0.21a	0.65±0.20b	0.66±0.14b	0.48±0.13b	0.55±0.21b	0.90±0.08a	0.84±0.10a
QP	0.71±0.07a	0.63±0.18a	0.66±0.20b	0.66±0.16b	0.66±0.17b	0.69±0.14b	0.90±0.10a	0.67±0.17b

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同处理组间差异显著($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

QN 和 QP 组;处理 12~24 d 的 QN 组叶片蒸腾速率与 NP 组差异显著,其余时段差异均不显著;处理 0~42 d 的 QP 组叶片蒸腾速率与 NP 组差异总体不显著。表明缺氮和缺磷处理对凤眼蓝叶片蒸腾速率的影响不明显,各营养条件下凤眼蓝均能维持较正常的蒸腾速率。

与 NP 组相比,QN 和 QP 组叶片净光合速率在处理 0~12 d 均无显著差异,在处理 18~42 d 均显著降低;除处理 6 和 42 d 外,其余时段 NP 组叶片净光合速率最高,QP 组次之,QN 组最低。表明缺氮和缺磷处理 12 d 后能够显著抑制凤眼蓝叶片净光合速率,且缺氮处理的抑制效果明显强于缺磷处理。

与 NP 组相比,处理 12~42 d 的 QN 和 QP 组叶片气孔导度均降低,其中,处理 12~30 d 的 QN 和 QP 组叶片气孔导度显著降低,但 QN 组与 QP 组间差异不显著。表明缺氮和缺磷处理会降低凤眼蓝叶片的气孔导度,但缺磷处理与缺氮处理的效果差异不

显著。

总体上看,缺氮和缺磷处理对凤眼蓝叶片蒸腾速率的影响不明显,但在处理中后期能显著抑制凤眼蓝叶片的净光合速率和气孔导度,且缺氮的抑制效果更强;缺氮处理中后期可显著抑制叶片叶绿素的积累。因此,缺氮处理对凤眼蓝叶片光合作用的抑制效果强于缺磷处理。

2.3 不同营养条件对凤眼蓝抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

全营养(NP)、缺氮(QN)和缺磷(QP)处理对凤眼蓝叶片和根中过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性及丙二醛(MDA)含量的影响见表 5。结果显示:QP 组叶片中 3 种酶活性及 MDA 含量随处理时间延长呈波动升高的趋势,在处理 10~40 d 均高于 NP 和 QN 组,在处理 40 d 与 NP 和 QN 组总体差异显著。总体上看,各处理组根中 POD 和 SOD 活性及 MDA 含量总体无显著

表 5 不同营养条件对凤眼蓝叶片和根中抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 5 Effects of different nutritional conditions on antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content in leaves and roots of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间叶片中过氧化氢酶活性/(U · g ⁻¹) Catalase activity in leaf at different treatment times					不同处理时间根中过氧化氢酶活性/(U · g ⁻¹) Catalase activity in root at different treatment times				
	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d
NP	54.84±2.63a	44.50±5.07a	55.00±17.55a	33.32±4.83b	43.10±19.82b	38.89±3.70a	53.99±13.50a	53.14±8.80a	54.38±6.02a	38.20±2.73a
QN	54.27±9.13a	41.41±4.43a	51.67±22.49a	34.71±10.29b	35.11±8.69b	38.72±2.61a	40.66±3.61a	33.76±1.94b	30.99±1.99b	37.69±4.94a
QP	44.48±10.48a	56.11±22.76a	77.98±6.82a	62.64±15.42a	92.44±12.75a	40.86±3.34a	50.96±8.12a	51.82±13.23ab	36.75±4.53b	34.66±1.18a
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间叶片中过氧化物酶活性/(mU · g ⁻¹) Peroxidase activity in leaf at different treatment times					不同处理时间根中过氧化物酶活性/(mU · g ⁻¹) Peroxidase activity in root at different treatment times				
	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d
NP	200.22±13.32a	248.82±43.00a	206.10±81.76a	152.51±43.14a	163.50±47.16b	188.80±7.24a	221.70±6.07a	187.24±42.58a	208.93±22.52a	149.63±36.41a
QN	179.19±10.74a	188.66±48.10a	175.31±64.09a	153.66±65.37a	138.76±15.05b	165.58±11.62b	171.46±28.72a	141.05±8.73a	159.70±44.54a	164.37±2.54a
QP	192.23±16.29a	261.10±93.63a	281.55±53.15a	257.76±53.80a	425.05±110.86a	166.67±11.83b	204.76±42.51a	211.63±49.42a	176.63±36.00a	192.21±69.67a
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间叶片中超氧化物歧化酶活性/(U · g ⁻¹) Superoxide dismutase activity in leaf at different treatment times					不同处理时间根中超氧化物歧化酶活性/(U · g ⁻¹) Superoxide dismutase activity in root at different treatment times				
	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d
NP	34.84±1.71a	38.52±11.33a	39.08±12.12a	24.51±0.68b	27.89±4.57b	32.00±2.66a	35.61±2.49a	33.02±11.73a	40.44±6.81a	28.48±2.26a
QN	25.44±5.25b	31.50±8.79a	37.66±14.53a	24.42±7.79b	21.05±1.95b	30.73±4.62a	37.03±6.00a	27.79±3.00a	27.50±5.27a	23.36±0.35a
QP	31.81±2.69ab	40.13±12.86a	58.33±15.49a	47.87±13.97a	70.04±11.27a	35.32±7.15a	36.48±7.27a	38.38±2.97a	30.66±8.67a	28.17±3.66a
处理 ²⁾ Treatment ²⁾	不同处理时间叶片中丙二醛含量/(pmol · g ⁻¹) Malondialdehyde content in leaf at different treatment times					不同处理时间根中丙二醛含量/(pmol · g ⁻¹) Malondialdehyde content in root at different treatment times				
	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d	0 d	10 d	20 d	30 d	40 d
NP	64.13±24.14a	50.03±8.47a	51.20±22.69a	30.64±7.21b	56.15±24.20ab	40.55±15.71a	55.04±1.61a	46.63±9.87a	50.39±22.36a	48.59±1.82a
QN	60.28±5.25a	48.95±0.68a	38.41±9.01a	32.43±6.16b	33.35±24.00b	49.18±9.88a	41.17±5.28a	33.88±1.77a	32.58±7.39a	43.43±8.35ab
QP	61.06±7.58a	71.48±33.19a	70.09±15.21a	51.56±8.75a	98.07±31.01a	52.58±3.17a	52.96±12.98a	41.16±9.76a	37.55±6.58a	34.36±5.18b

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

差异, CAT 活性仅在处理 20~30 d 存在显著差异。表明缺磷处理会使凤眼蓝叶片中抗氧化酶活性和丙二醛含量明显上升, 且促进效果随处理时间延长而增强, 而根中抗氧化酶活性和丙二醛含量无明显变化; 缺氮处理对叶片和根中 3 种酶活性和丙二醛含量均无明显影响。

2.4 不同营养条件对凤眼蓝氮、磷含量影响

全营养(NP)、缺氮(QN)和缺磷(QP)处理 42 d 的凤眼蓝叶片和根中氮、磷含量的变化见表 6。结果显示: 处理 42 d, QN 和 QP 组叶片中氮含量均低于 NP 组, 仅 QN 组与 NP 组间差异显著, 降幅为 54.14%; NP 组根中氮含量显著低于 QP 组, 但显著高于 QN 组, QN 组相较于 NP 组的降幅为 36.89%。处理 42 d, QN 和 QP 组叶片中磷含量均显著低于 NP 组, 其中 QP 组还显著低于 QN 组, QP 组相较于 NP 组的降幅为 85.84%; NP 和 QN 组根中磷含量均显著高于 QP 组, QN 组与 NP 组间无显著差异, QP 组相较于 NP 组的降幅为 93.77%。总体上看, 缺氮和缺磷处理会导致凤眼蓝叶片中氮、磷含量降低; 在根中, 缺磷处理会导致氮含量升高, 缺氮处理会导致磷含量升高。

表 6 不同营养条件处理 42 d 的凤眼蓝叶片和根中氮、磷含量的变化 ($\bar{x} \pm SD$)¹⁾

Table 6 Changes of nitrogen and phosphorus contents in leaves and roots of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms after 42 d of different nutritional condition treatments ($\bar{x} \pm SD$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	氮含量/(g · kg ⁻¹) Nitrogen content		磷含量/(mg · kg ⁻¹) Phosphorus content	
	叶片 Leaf	根 Root	叶片 Leaf	根 Root
NP	7.61±0.50a	1.03±0.19b	1 337.00±112.66a	653.33±338.21a
QN	3.49±0.88b	0.65±0.16c	1 073.33±47.44b	947.67±322.00a
QP	6.72±0.28a	1.51±0.17a	189.33±24.01c	40.70±4.43b

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)
Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences between different treatment groups.

²⁾ NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency.

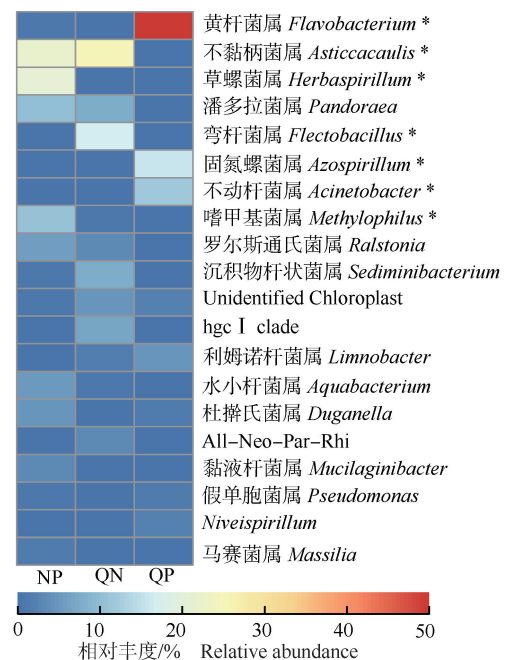
上述结果表明: 缺氮处理下凤眼蓝体内难以维持较高水平的氮含量, 缺磷处理下植物体内难以维持较高水平的磷含量, 但缺氮处理下植物体内氮含量的降幅明显低于缺磷处理下磷含量的降幅。

2.5 不同营养条件对凤眼蓝根际微生物群落的影响

2.5.1 不同营养条件对根际微生物群落组成的影响
全营养(NP)、缺氮(QN)和缺磷(QP)处理下凤眼蓝

根际微生物相对丰度前 20 属的热图见图 2; 主成分分析见图 3。

结果(图 2)显示: 属水平下, NP 组相对丰度较高的属为不黏柄菌属 (*Asticcacaulis* Poindexter)、草螺菌属 (*Herbaspirillum* Baldani) 和嗜甲基菌属 (*Methylophilus* Jenkins), QN 组相对丰度较高的属为不黏柄菌属和弯杆菌属 (*Flectobacillus* Larkin), QP 组相对丰度较高的属为黄杆菌属 (*Flavobacterium* Bergey)、固氮螺菌属 (*Azospirillum* Tarrand) 和不动杆菌属 (*Acinetobacter* Brisou et Prevot)。



NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency. All-Neo-Par-Rhi: 异样根瘤菌属 *Allorhizobium-Neorhizobium-Pararhizobium-Rhizobium*. *: $P < 0.05$.

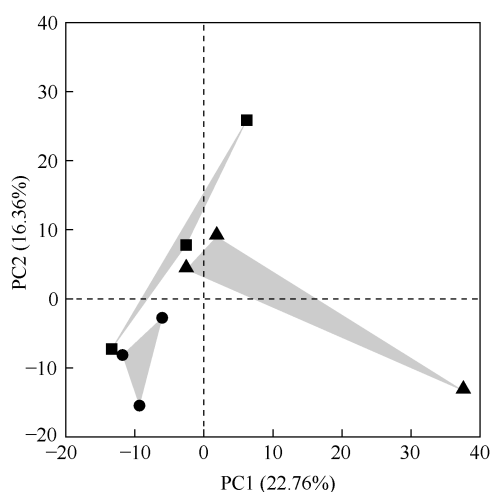
图 2 不同营养条件下凤眼莲根际微生物相对丰度前 20 属的热图
Fig. 2 Heatmap of relative abundance of top 20 genera of rhizosphere microorganisms of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms under different nutritional conditions

从 Shannon-Wiener 指数看, NP 组凤眼蓝根际微生物群落的 Shannon-Wiener 指数 (3.31) 最高, QN 组 (3.06) 次之, QP 组 (2.72) 最低, 3 组间无显著差异, 说明与全营养处理相比, 缺氮和缺磷处理下凤眼蓝根际微生物群落多样性较低, 物种分布不均匀。

主成分分析结果(图 3)显示: NP 组的样本在图中分布较为集中, 而 QN 和 QP 组的样本在图中分布较为分散, 说明全营养处理下各样本的根际微生物群

落组成较为相似,而缺氮和缺磷处理下各样本的根际微生物群落组成相似性不高。

总体上看,全营养处理下凤眼蓝根际微生物群落组成多样性较高,同一处理不同样本间相似性较高,群落中较多的属是不黏柄菌属和草螺菌属;缺氮和缺磷处理下根际微生物群落组成多样性均降低,同一处理不同样本间相似性较低;在缺氮条件下群落中较多的属是不黏柄菌属;缺磷条件下群落中较多的属是黄杆菌属。



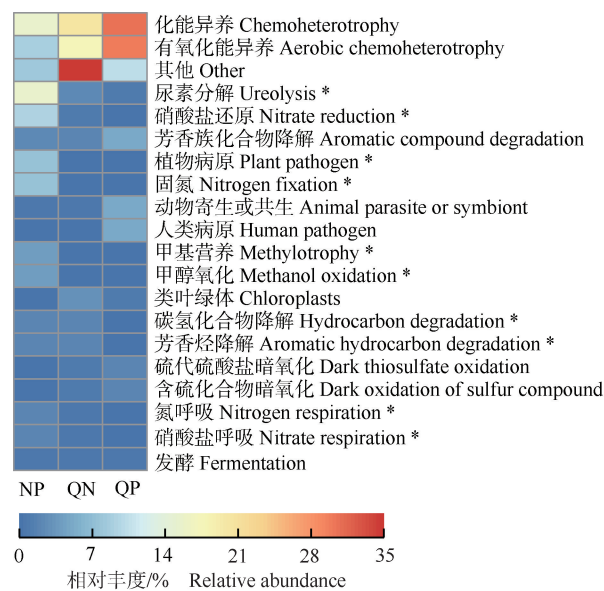
●: 全营养 Total nutrient; ▲: 缺氮 Nitrogen deficiency; ■: 缺磷 Phosphorus deficiency. 图中相同图标代表同一处理组的重复样本,括号内百分数为该主成分的贡献率。The same icons represent replicate samples of the same treatment group, and the percentages in brackets represent contribution rate of the principal component.

图3 不同营养条件下凤眼蓝根际微生物的主成分(PC)分析
Fig. 3 Principal component (PC) analysis on rhizosphere microorganisms of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms under different nutritional conditions

2.5.2 不同营养条件对凤眼蓝根际微生物群落功能的影响 不同营养条件下凤眼蓝根际相对丰度前20的功能类群见图4。结果显示:尿素分解、硝酸盐还原、植物病原、固氮、甲基营养、甲醇氧化、碳氢化合物降解、芳香烃降解、氮呼吸和硝酸盐呼吸相关微生物的相对丰度在3组间有显著差异。与NP组相比,QN和QP组上述10个功能类群的相对丰度均显著降低。

从固氮微生物类群的相对丰度看,NP组固氮微生物类群的相对丰度(8.49%)最高,显著高于QN(0.14%)和QP(0.20%)组,但QN组与QP组间无显著差异。

总体上看,全营养处理下凤眼蓝根际能够富集更多氮代谢相关(硝酸盐还原、固氮、氮呼吸和硝酸盐呼吸)的微生物,能促进凤眼蓝的氮吸收;在缺氮处理下,由于水体中缺乏氮元素,因此氮代谢相关微生物的相对丰度显著降低;缺磷处理下,水体中氮含量与全营养处理一致,但是根际微生物中仍缺乏氮代谢相关微生物,说明缺磷处理会显著降低凤眼蓝根际对氮代谢相关微生物的富集作用。



NP: 全营养 Total nutrient; QN: 缺氮 Nitrogen deficiency; QP: 缺磷 Phosphorus deficiency. *: $P < 0.05$.

图4 不同营养条件下凤眼蓝根际相对丰度前20功能类群的热图
Fig. 4 Heatmap of relative abundance of top 20 functional groups in rhizosphere of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms under different nutritional conditions

3 讨论和结论

已有大量研究证实水体中氮、磷含量是影响凤眼蓝生长的主要因子,其中多数研究都反映凤眼蓝生物量与水体中氮、磷含量呈正比^[14-15,25-28],除生物量外,叶数和匍匐茎数也与水体中氮、磷含量呈正比^[26],但是氮和磷中哪一种元素对凤眼蓝生长的影响更显著尚无定论。本研究中,缺氮和缺磷处理均在处理后期能显著抑制凤眼蓝鲜质量、叶数、叶宽、分株数和匍匐茎总长,缺氮处理与缺磷处理对凤眼蓝鲜质量、分株数和匍匐茎总长的抑制效果总体差异并不显著,但缺磷处理下凤眼蓝叶数和分株数更少、匍匐茎较短。上述研究结果证实凤眼蓝具有受水体中氮、磷

含量高度调控的表型可塑性, 水体中氮、磷含量是凤眼蓝鲜质量增加的限制因子, 缺磷处理下凤眼蓝繁殖能力较弱, 表现为基本无分株。

本研究中, 在缺氮和缺磷处理下凤眼蓝均出现根发育显著强于叶发育的现象, 表现为根部鲜质量增加。根系作为植物吸收水和养分的重要器官, 发育受多种环境因子影响, 具有高度可塑性^[29], 氮、磷元素供给作为影响植物形态建成的重要因子, 一定程度的营养缺乏会促进植物根系发育, 通过增加根系表面积, 植物能获得更多营养, 以此抵消营养缺乏造成的胁迫^[30-31]。有研究发现, 轻度缺氮处理能显著增加拟南芥 [*Arabidopsis thaliana* (Linn.) Heynh.] 根系长度, 重度缺氮处理下拟南芥根系长度增加受到显著抑制, 低磷处理下拟南芥主根生长受到抑制, 侧根和根毛显著发生^[29,31]。冯优等^[32]研究了 5 种水生植物对不同氮和磷水平养殖尾水的净化效果, 发现凤眼蓝根长会随水体中氮、磷浓度降低而升高。王峻等^[33]发现, 缺氮和缺磷处理下小麦 (*Triticum aestivum* Linn.) 幼苗根系干质量、总根长、总根数均显著下降, 且缺磷组的下降程度较缺氮组更高。本研究中, 全营养、缺氮和缺磷处理下凤眼蓝主根长差异均不显著, 但缺磷处理 42 d 的根部鲜质量显著高于全营养和缺氮处理, 表明凤眼蓝在缺氮和缺磷处理下根系生长能正常进行, 且缺磷处理对根系生长有明显促进作用。

光合作用作为植物体最重要的化学反应, 能够反映植物对环境资源的获取效率, 入侵植物往往具有更高的环境资源利用效率^[28]。叶绿素是植物捕获光能的必要物质, 其组成中含有氮元素, 缺氮会导致植物体中叶绿素含量降低, 进一步使光合作用相关酶活性下降, 使光合作用速率下降^[34]; 缺氮的植物中, 光合活性在叶片发育过程中的下降速度比叶绿素含量更快, 导致能量捕获和散失间不平衡, 促使 O₂ 还原为超氧阴离子自由基, 从而引发氧化应激^[35]。光合作用同时依赖于 ATP 和 NADPH 等含磷化合物进行反应, 缺磷导致 ATP 等合成量减少, 阻碍光合作用的进行^[36]。严重缺磷可导致 CO₂ 同化速率降低、光合作用相关基因下调以及光系统 II 水平的光抑制, 从而引起潜在的光氧化胁迫, 使叶绿体中活性氧的产生增加^[37]。因此, 光合速率可以反映植物的生长状况、健康程度和适应能力; 用于清除植物体内活性氧的抗氧化酶 [以过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 为主] 能够反映植物受胁迫的

程度^[38-39]。张迎颖等^[40]发现, 凤眼蓝叶片叶绿素相对含量与氮浓度呈显著正相关。本研究中, 凤眼蓝叶片叶绿素相对含量在缺氮处理下明显降低, 在缺磷处理后期也有所降低; 缺氮和缺磷处理中后期能显著抑制凤眼蓝叶片净光合速率, 总体上看缺氮处理对凤眼蓝叶片光合作用的抑制效果更强, 但考虑到缺磷处理对凤眼蓝叶片发育的抑制效果显著强于缺氮处理, 因此缺氮和缺磷 2 种处理对凤眼蓝叶片光合作用均具有较强影响。同时, 缺磷处理使凤眼蓝叶片中 CAT、POD 和 SOD 活性及丙二醛 (MDA) 含量明显上升, 而缺氮和全营养处理间差异较小, 而根中 3 种酶活性和 MDA 含量无明显变化。综合考虑认为, 缺磷处理使光氧化胁迫加剧, 引起凤眼蓝叶片活性氧大量积累, 对凤眼蓝产生的胁迫更强。

有研究结果表明: 植物吸收氮、磷元素后会进行重分配, 在缺素条件下, 更多的营养物质会分配向根系^[36]。本研究中, 缺氮和缺磷处理会导致凤眼蓝叶片中氮、磷含量降低; 在根中, 缺磷处理会导致氮含量升高, 缺氮处理会导致磷含量升高。缺磷处理对氮元素重分配向根部及缺氮处理对磷元素重分配向根部的促进效应在本实验中均有体现, 但缺氮处理引起的氮含量的降幅远低于缺磷处理引起的磷含量的降幅, 这可能是由于植物获取磷元素方式较氮元素单一, 仅能吸收正磷酸盐以及将少量有机磷分解为无机磷吸收^[41], 而氮元素的吸收则为吸收游离的硝态氮和铵态氮^[42], 同时存在固氮微生物共生等途径^[17,20]。因此, 凤眼蓝在水体缺磷条件下获取磷会比缺氮条件下获取氮更困难。

本研究中, 缺氮和缺磷处理下凤眼蓝根际微生物群落的 Shannon-Wiener 指数均降低, 说明缺氮和缺磷处理均会引起微生物多样性降低。全营养处理下草螺菌属的相对丰度较高, 该属为常见的植物联合固氮菌^[43]; 缺磷处理下黄杆菌属的相对丰度最高, 黄杆菌属可能有植物根际促生潜能^[44]。缺氮和缺磷处理下凤眼蓝根际氮代谢相关微生物的相对丰度显著降低。Yi 等^[21]发现, 凤眼蓝能够增加水体中反硝化细菌丰度, 降解水体中更多的硝酸盐, 促进植物对环境氮元素的吸收。本研究中, 全营养处理下凤眼蓝根际微生物群落相对丰度较高, 其中固氮等氮代谢相关微生物的相对丰度也较高, 在缺氮和缺磷处理下, 固氮等氮代谢相关微生物的相对丰度均显著下降, 表明缺氮和缺磷处理均会抑制凤眼蓝根际固氮等氮代谢

相关微生物的富集,从而抑制根际微生物对凤眼蓝氮吸收的促进效应。而在农田土壤缺乏氮元素时,可能会增强土壤中固氮菌活性^[45],这可能是由于土壤成分较为复杂,而本研究中水体成分相对单一,这还需要在野外进行现场实验进一步验证。

凤眼蓝能够在中国南方水系快速定殖爆发的主要原因是其具有快速生长和繁殖能力,旺盛的营养繁殖成为凤眼蓝快速增殖并爆发的生物学特性基础,有研究表明1株凤眼蓝在适宜条件下每5天就可以产生1个单株^{[13]2}。凤眼蓝快速生长和繁殖均需要大量的营养元素。本研究中,缺氮和缺磷处理18d后均可显著降低分株数,抑制凤眼蓝繁殖新的植株,可见通过控制凤眼蓝对氮、磷元素的吸收来防控其爆发具有较高的可行性;且缺磷处理对凤眼蓝生长的抑制作用更强,利用磷元素吸收抑制剂防控凤眼蓝可能具有较大的应用潜力。不同浓度磷元素对凤眼蓝生长的影响及其分子机制还需要进一步研究。

综上所述,氮、磷元素缺乏能抑制凤眼蓝鲜质量、叶数、叶宽、分株数和匍匐茎总长,降低根际微生物多样性及丰度,引起体内氮、磷元素优先分配向根部,叶发育减弱,光合作用效率降低,从而有效抑制其生长和繁殖;其中,缺磷处理对凤眼蓝生长和繁殖的抑制作用更强,可能是由于缺磷处理显著降低了凤眼蓝根际对氮代谢相关微生物的富集,导致植株对氮元素的同化能力下降,光合速率下降引起光氧化胁迫加剧。因此,通过控制凤眼蓝对磷元素的吸收防控凤眼蓝爆发具有较大的应用潜力。

参考文献:

- [1] COETZEE J A, HILL M P, RUIZ-TÉLLEZ T, et al. Monographs on invasive plants in Europe N° 2: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms [J]. Botany Letters, 2017, 164(4): 303-326.
- [2] 任明迅. 入侵植物凤眼莲的遗传变异、克隆多样性与繁育系统进化[D]. 北京: 北京师范大学, 2004.
- [3] 王明娜, 戴志聪, 祁珊珊, 等. 外来植物入侵机制主要假说及其研究进展[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(12): 378-382.
- [4] 刘艳杰, 黄伟, 杨强, 等. 近十年植物入侵生态学重要研究进展[J]. 生物多样性, 2022, 30(10): 22438.
- [5] 韩利红, 张亚萍, 丁雪梅, 等. 3种入侵植物营养器官解剖特征及其生态适应性[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(3): 92-95.
- [6] LE C, ZHA Y, LI Y, et al. Eutrophication of lake waters in China: cost, causes, and control[J]. Environmental Management, 2010, 45: 662-668.
- [7] TING W H T, TAN I A W, SALLEH S F, et al. Application of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) for phytoremediation of ammoniacal nitrogen: a review [J]. Journal of Water Process Engineering, 2018, 22: 239-249.
- [8] 张志勇, 刘海琴, 严少华, 等. 水葫芦去除不同富营养化水体中氮、磷能力的比较[J]. 江苏农业学报, 2009, 25(5): 1039-1046.
- [9] YAN S H, SONG W, GUO J Y. Advances in management and utilization of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in aquatic ecosystems: a review [J]. Critical Reviews in Biotechnology, 2017, 37(2): 218-228.
- [10] COETZEE J A, HILL M P. The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa [J]. BioControl, 2012, 57(2): 247-261.
- [11] YU H H, DONG X R, YU D, et al. Effects of eutrophication and different water levels on overwintering of *Eichhornia crassipes* at the northern margin of its distribution in China [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 1261.
- [12] 滕秋梅, 孙英杰, 沈育伊, 等. 喀斯特湿地凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)生长及表型可塑性特征对不同富营养化水体的响应[J]. 湖泊科学, 2021, 33(1): 123-137.
- [13] 牛佳. 氮磷浓度对水葫芦生长、分蘖的影响及科学打捞的依据[D]. 苏州: 苏州大学, 2012.
- [14] REDDY K R, AGAMI M, TUCKER J C. Influence of phosphorus on growth and nutrient storage by water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) plants [J]. Aquatic Botany, 1990, 37: 355-365.
- [15] FOX L J, STRUIK P C, APPLETON B L, et al. Nitrogen phytoremediation by water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) [J]. Water Air and Soil Pollution, 2008, 194: 199-207.
- [16] SUN L H, LIU J X, ZHAO H J, et al. Phytoremediation performance of three traditional ornamental hydrophytes and the structure of their rhizosphere microorganism populations [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2022, 29: 50727-50741.
- [17] 李梦洁, 李占彪, 周思含, 等. 植物根际微生物调控根系构型研究[J]. 中国农业气象, 2021, 42(11): 895-904.
- [18] ZHANG J Y, LIU Y X, ZHANG N, et al. *NRT1.1B* is associated with root microbiota composition and nitrogen use in field-grown rice [J]. Nature Biotechnology, 2019, 37: 676-684.
- [19] HAYAT R, ALI S, AMARA U, et al. Soil beneficial bacteria and their role in plant growth promotion: a review [J]. Annals of Microbiology, 2010, 60: 579-598.
- [20] GLICK B R. The enhancement of plant growth by free-living bacteria [J]. Canadian Journal of Microbiology, 1995, 41(2): 109-117.
- [21] YIN, GAO Y, LONG X H, et al. *Eichhornia crassipes* cleans wetlands by enhancing the nitrogen removal and modulating denitrifying bacteria community [J]. CLEAN-Soil, Air, Water, 2014, 42(5): 664-673.
- [22] 傅明辉, 郑李军, 蒋丽花, 等. 富营养化水体中水生植物根际微生物群落研究 [J]. 环境科学与技术, 2013, 36(12M):

- 133-137.
- [23] 李淑英,周元清,史云东,等. Cr⁶⁺胁迫培养对水生植物根际微生物的影响[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(13): 6874-6877.
- [24] 邓娇娇,朱文旭,周永斌,等. 不同土地利用模式对辽东山区土壤微生物群落多样性的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2269-2276.
- [25] 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: 153-160.
- [26] COETZEE J A, BYRNE M J, HILL M P. Impact of nutrients and herbivory by *Eccritotarsus catarinensis* on the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* [J]. Aquatic Botany, 2007, 86: 179-186.
- [27] ZHAO Y G, FANG Y L, JIN Y, et al. Potential of duckweed in the conversion of wastewater nutrients to valuable biomass: a pilot-scale comparison with water hyacinth[J]. Bioresource Technology, 2014, 163: 82-91.
- [28] FAN S F, LIU C H, YU D, et al. Differences in leaf nitrogen content, photosynthesis, and resource-use efficiency between *Eichhornia crassipes* and a native plant *Monochoria vaginalis* in response to altered sediment nutrient levels [J]. Hydrobiologia, 2013, 711: 129-137.
- [29] FORDE B G. Nitrogen signalling pathways shaping root system architecture: an update [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2014, 21: 30-36.
- [30] ROBINSON D. The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients[J]. New Phytologist, 1994, 127: 635-674.
- [31] KIBA T, KRAPP A. Plant nitrogen acquisition under low availability: regulation of uptake and root architecture[J]. Plant and Cell Physiology, 2016, 57(4): 707-714.
- [32] 冯 优,陈庆锋,李金业,等. 水生植物对不同氮磷水平养殖尾水的综合净化能力比较[J]. 农业环境科学学报, 2020, 39(10): 2397-2408.
- [33] 王 峻,宋 科,潘剑君,等. 氮磷养分胁迫下小麦幼苗期生物学响应研究[J]. 中国土壤与肥料, 2019(2): 152-158, 164.
- [34] WEN B B, XIAO W, MU Q, et al. How does nitrate regulate plant senescence? [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 157: 60-69.
- [35] AGÜERA E, DE LA HABA P. Leaf senescence in response to elevated atmospheric CO₂ concentration and low nitrogen supply [J]. Biologia Plantarum, 2018, 62(3): 401-408.
- [36] VENEKLAAS E J, LAMBERS H, BRAGG J, et al. Opportunities for improving phosphorus-use efficiency in crop plants [J]. New Phytologist, 2012, 195: 306-320.
- [37] HERNÁNDEZ I, MUNNÉ-BOSCH S. Linking phosphorus availability with photo-oxidative stress in plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(10): 2889-2900.
- [38] KASOTE D M, KATYARE S S, HEGDE M V, et al. Significance of antioxidant potential of plants and its relevance to therapeutic applications [J]. International Journal of Biological Sciences, 2015, 11(8): 982-991.
- [39] 熊露露,王健健,姬拉拉,等. 氮磷缺乏对薹苳生长及其生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2021(1): 116-121.
- [40] 张迎颖,宋雪飞,徐佳兵,等. 不同氮质量浓度对凤眼蓝生长和生理指标尤其是氮代谢关键酶活性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(6): 39-46.
- [41] 何 敏,许秋月,夏 允,等. 植物磷获取机制及其对全球变化的响应[J]. 植物生态学报, 2023, 47(3): 291-305.
- [42] 武姣娜,魏晓东,李 霞,等. 植物氮素利用效率的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2018, 54(9): 1401-1408.
- [43] MONTEIRO R A, BALSANELLI E, WASSEM R, et al. *Herbaspirillum*-plant interactions: microscopical, histological and molecular aspects[J]. Plant and Soil, 2012, 356: 175-196.
- [44] 田 婧,李 邵,连青龙,等. 植物根际促生菌在蔬菜种植中的应用进展[J]. 北方园艺, 2016(6): 181-185.
- [45] LI Y Y, PAN F X, YAO H Y. Response of symbiotic and asymbiotic nitrogen-fixing microorganisms to nitrogen fertilizer application[J]. Journal of Soils and Sediments, 2019, 19: 1948-1958.

(责任编辑:郭严冬)