

### 3种沉水植物对夏季高温强光照环境的生理响应

王亚林, 高园园, 于丹, 刘春花

(武汉大学生命科学院, 湖北省梁子湖国家野外科学观测研究站, 武汉 430072)

**摘要:** 为了研究外来沉水植物伊乐藻 (*Elodea nuttallii*) 和埃格草 (*Egeria densa*) 对夏季自然高温强光照环境的生理响应, 选择同科本地种轮叶黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 作对比, 2014年8月夏季自然环境下进行实验处理, 分别在第0、3、6、9、12、15天测定各物种的叶绿素含量、最大光能转化效率 ( $F_v/F_m$ )、丙二醛含量和脯氨酸含量, 以分析其变化情况。结果显示, 高温与强光照对3种沉水植物的生理特征均有显著影响, 特别是对其光合作用影响显著, 且长期高温强光照环境的影响更大。第1-3天, 温度升高至31℃左右, 伊乐藻的叶绿素含量和3种植物的  $F_v/F_m$  显低于初始值 ( $P < 0.05$ ); 第4-6天温度持续在32℃左右, 3种植物的叶绿素含量和  $F_v/F_m$  显著低于初始值 ( $P < 0.05$ ), 且伊乐藻和埃格草的丙二醛含量显著高于初始值 ( $P < 0.05$ ); 除了第3天埃格草的叶绿素含量外, 整个实验期间伊乐藻和埃格草的叶绿素含量以及  $F_v/F_m$  均显著低于初始值 ( $P < 0.05$ ), 在第12天和第15天时轮叶黑藻的叶绿素含量与初始值无明显差异 ( $P > 0.05$ ), 第9天和第12天轮叶黑藻的  $F_v/F_m$  与初始值无明显差异 ( $P > 0.05$ ), 并且整个实验期间轮叶黑藻的丙二醛含量和脯氨酸含量与初始值均无明显差异 ( $P > 0.05$ ); 表明轮叶黑藻通过较快恢复光合作用并维持体内抗氧化系统的稳定, 对夏季高温强光照环境表现出较强的适应能力。光合作用能力降低以及长期高温强光照条件下, 丙二醛含量显著增加, 使得外来种伊乐藻和埃格草不适合在高温强光照环境中生长, 二者对高温强光照的耐受力低于本地种轮叶黑藻。

**关键词:** 伊乐藻; 埃格草; 轮叶黑藻; 光合作用; 生理响应

**中图分类号:** Q142 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2015)05-0033-07

生物入侵逐渐成为目前全球普遍关注的生态问题, 其对生态系统、经济、环境、甚至人类健康等诸多方面带来越来越严重的负面影响 (Mack et al, 2000); 而相较控制外来入侵物种的爆发而言, 早期预防是更为可行且经济的办法 (Waage & Reaser, 2001); 因此对于外来种潜在入侵能力的研究十分重要。外来物种在全新生境中建立稳定的种群并扩展蔓延机制的研究主要围绕2个方面开展, 除了入侵物种自身的特征外, 环境特征与入侵的关系也是外来种入侵机制研究中的一个重要方面 (Sax & Brown, 2000)。温度和光照的变化明显影响外来植物的入侵, 如在适宜的温度下, 外来植物的生长达到最佳 (Jakobs et al, 2004); 低温明显限制了外来植物的入侵和扩散, 而冬季的增温促进了其存活与生长, 从而增加了入侵和扩散风险 (Wilson et al, 2005); 同时高温也与一些植物的入侵密切相关 (McKee et al, 2002; Hussner, 2009)。有些入侵植物适应高光环境

且光能利用效率高 (Pattison et al, 1998); 有些入侵植物适应低光照环境 (董周焱等, 2014); 还有些入侵植物对光的耐受范围广 (张紫妍等, 2015)。虽然已有许多关于温度和光照对沉水植物影响的研究 (文明和盛哲, 1995; 林清, 2008; 朱丹婷等, 2011; 谢云成等, 2012); 但有关夏季自然高温强光照环境对外来沉水植物影响的研究还较少。

伊乐藻 [*Elodea nuttallii* (Planch) H. St. John] 是水鳖科沉水植物, 原产于美洲温带, 较高的耐荫能力、低温中有效生长及扩散能力强等特性使其展现出较强的竞争优势, 具有很强的入侵能力 (Kunii, 1981; 1984; Jahnke et al, 1991); 约30年前, 伊乐藻经由日本引入我国 (Xu et al, 2007); 目前国内关于伊乐藻的研究大多集中在水生态修复、繁殖与栽培等应用方面 (连光华和张圣照, 1996; 马剑敏等, 2007; 王小冬等, 2009)。水鳖科的另一种沉水植物埃格草 (*Egeria densa* Planch) 原产于南美洲温带和亚热带地区, 在新西兰、北美部分地区及日本已发展成为恶性杂草 (Cook, 1990), 并在很多水体中成功取代本地水生植物, 通过形成密集的单优群落而排挤本地物种并阻碍水上交通与水利发电, 对当地的生物多样性、生态系统、环境和经济均造成了严重的

收稿日期: 2015-05-12

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31170339)。

作者简介: 王亚林, 1992年生, 女, 硕士, 主要从事水生植物入侵生态学研究。E-mail: wangylwhu@163.com

通信作者: 刘春花, 副教授。E-mail: liuchh@163.com

威胁(Yarrow et al,2009;Cabrera Walsh et al,2013)。近年来,埃格草作为观赏植物已被引入我国,常见于一些花鸟市场和公园等地,并逸生为野生。

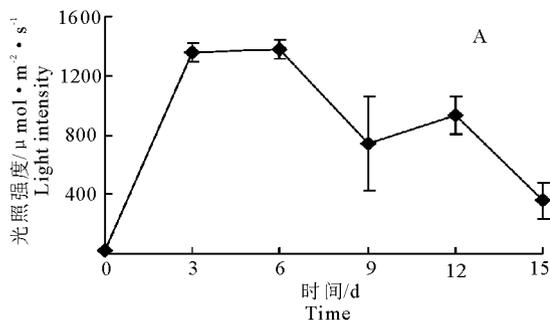
伊乐藻和埃格草均有较强的耐受低温和低光照能力(Barko & Smart,1981;Kunii,1984;Jahnke et al,1991;Yarrow et al,2009);而有关高温强光照胁迫对这2种沉水植物影响的研究较少。本文通过与同科本地种轮叶黑藻[*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle]作对比,通过测定这2种外来沉水植物对夏季自然高温强光照的生理响应,旨在探究其入侵性与高温强光照的关系。

## 1 材料与与方法

### 1.1 实验材料

2014年8月,在湖北省梁子湖国家野外科学观测研究站内水泥池中的伊乐藻、埃格草和轮叶黑藻的单优群落中,采集大小相似、长20 cm、生长良好且无侧枝的伊乐藻300株、埃格草和轮叶黑藻各150株,挑选生长状况一致的顶枝进行实验处理。

### 1.2 实验方法



实验容器为120 L塑料白桶(直径50 cm、高度55 cm),设置4个重复实验。每个桶中放入10 cm厚的基质(湖泥和沿岸带黄壤1:1混合均匀),加满湖水,待湖水澄清后,每桶种植1种植物,模拟生态站内自然条件下三者的生长密度。本实验种植密度为伊乐藻40株/桶、埃格草15株/桶、轮叶黑藻15株/桶,在室内荫凉处进行预培养。2014年8月1-17日为预培养阶段,待其长出不定根适应生长2周后,测定初始生理指标,包括叶绿素、丙二醛和脯氨酸含量以及最大光能转化效率( $F_v/F_m$ )。8月18日,将所有实验桶转移至室外平台,开始进入夏季自然高温强光照条件下的实验处理阶段。每天早、中、晚测量水体温度,中午测量光照强度(图1-A)。从8月19日开始,每隔3 d取样1次,测定4项生理指标,共取样5次。初始条件下日均温为28℃左右,取样时间与日均温变化情况相对应,第1-3天,温度升高至31℃以上;第4-6天,温度持续升高至32℃以上;第7-9天,温度下降至29℃左右;第10-12天,温度再次上升至31℃以上;第13-15天,温度再次下降至28℃左右(图1-B)。

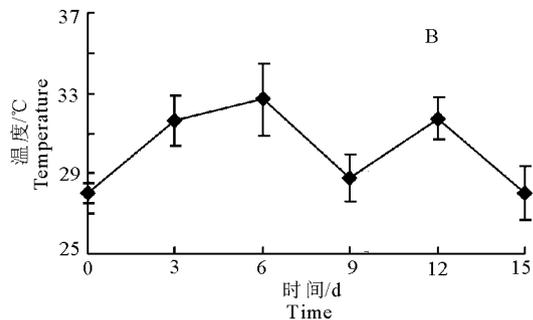


图1 实验期间水体日均温及正午光照强度的变化( $n=3$ )

Fig.1 Changes in the daily mean water temperature and light intensity at noon during the study period ( $n=3$ )

### 1.3 指标测定

取新鲜叶片用95%乙醇浸提,按 Lichtenthaler (1987)的方法测定叶绿素含量;使用水下调制叶绿素荧光仪 DIVING-PAM (Walz, Effeltrich, Germany)测定植株顶端生长良好叶片的  $F_v/F_m$  (Schreiber et al,2000);采用硫代巴比妥酸反应比色法测定丙二醛(MDA)含量,采用酸性茚三酮显色比色法测定脯氨酸含量(章家恩,2007)。

由于实验期间轮叶黑藻生长较快、新生叶片较多,而伊乐藻和埃格草生长缓慢、新生叶片较少,故在叶片采集过程中轮叶黑藻的新生叶片所占比例较另外2种更大。

### 1.4 数据分析

以取样时间为主因素,采用 One-way ANOVA 对

3种植物的生理指标(叶绿素含量、 $F_v/F_m$ 、丙二醛含量及脯氨酸含量)进行显著性分析;其中埃格草的  $F_v/F_m$  进行  $\log(x+1)$  转换,伊乐藻的丙二醛含量进行倒数转换后满足方差齐次性检验。如果差异显著( $P < 0.05$ ),则相应采用 Tukey's Studentized HSD 进行多重比较,分析各组之间的差异。所有数据均使用 SPSS18.0 统计软件分析(Chicago, IL, USA),使用 Sigmaplot 10.0 软件作图。

## 2 结果与分析

以取样时间为主因素,对6次取样结果整体进行一元方差分析发现,除轮叶黑藻的丙二醛含量外,3种沉水植物的叶绿素含量、 $F_v/F_m$ 、丙二醛含量及脯氨酸含量均有显著差异(表1)。

表1 3种沉水植物生理指标差异的显著性分析

Tab.1 F and P values of the physiological parameters for the three submerged macrophytes

物种 指标	伊乐藻		埃格草		轮叶黑藻	
	P	F	P	F	P	F
叶绿素含量	32.039	0.000	7.845	0.001	10.938	0.000
$Fv/Fm$	29.144	0.000	519.178	0.000	7.142	0.001
丙二醛含量	5.789	0.003	5.988	0.002	1.529	0.233
脯氨酸含量	6.683	0.001	4.452	0.009	3.701	0.019

## 2.1 沉水植物光合指标的变化

除了第1-3天埃格草的叶绿素含量外,整个实验期间高温强光照环境下伊乐藻和埃格草的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  均显著低于初始值(图2-A, B; E, F),表明在自然高温强光照环境中,伊乐藻和埃格草的光合作用能力显著下降。第1-3天,三者的  $Fv/Fm$  显著低于初始值,伊乐藻的叶绿素含量显著低于初始值,埃格草和轮叶黑藻的叶绿素含量无明显变化;第4-6天,三者的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  显著低于初始值;表明持续的高温强光照环境对三者光合系统的伤害更大。第7-9天,三者的叶绿素含量没有明显变化,  $Fv/Fm$  显著升高,但伊乐藻和埃格草的  $Fv/Fm$  均显著低于初始值,轮叶黑藻的  $Fv/Fm$  迅速恢复与初始值无明显差异;第10-12天,伊乐藻和埃格草的叶绿素含量无明显变化,  $Fv/Fm$  显著上升,均显著低于初始值,轮叶黑藻的叶绿素含量上升至与初始值无明显差异,  $Fv/Fm$  与初始值无明显差异;第13-15天,伊乐藻的叶绿素含量显著上升,  $Fv/Fm$  无明显变化,但均显著低于初始值,埃格草的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  没有明显变化,均显著低于初始值,轮叶黑藻的叶绿素含量与初始值无明显差异,  $Fv/Fm$  显著低于初始值(图2-A, B; E, F; I, J)。表明随着温度和光照强度的下降,3种植物的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  有所回升,在短期高温强光照变化的自然环境中,三者的光合系统均表现出一定的适应,而只有轮叶黑藻能恢复至初始水平;因此从光合作用的角度来看,本地种轮叶黑藻能更好地适应自然高温强光照环境。

## 2.2 沉水植物抗氧化指标的变化

整个实验期间,高温强光照环境下轮叶黑藻的丙二醛含量和脯氨酸含量与初始值均无明显差异(图2-K, L),表明在夏季自然高温强光照环境中轮叶黑藻的抗氧化系统能保持稳定状态。第1-3天,伊乐藻和埃格草的MDA含量和脯氨酸含量没有明显变化;第4-6天,伊乐藻和埃格草的MDA含量显著高于初始值,脯氨酸含量与初始值没有明显差异;

第7-9天,伊乐藻的MDA含量显著下降至与初始值无明显差异,脯氨酸含量无明显变化;埃格草的MDA含量与初始值差异不明显,脯氨酸含量显著高于初始值;第10-12天,伊乐藻和埃格草的MDA含量和脯氨酸含量与初始值没有明显差异;第13-15天,伊乐藻和埃格草的MDA含量和脯氨酸含量与初始值无明显差异(图2-C, D; G, H);表明长期的高温强光照环境导致2个外来种的丙二醛含量显著积累,抗氧化平衡被破坏,细胞受到严重损伤,而短期高温强光照的自然变化情况对其无明显影响。

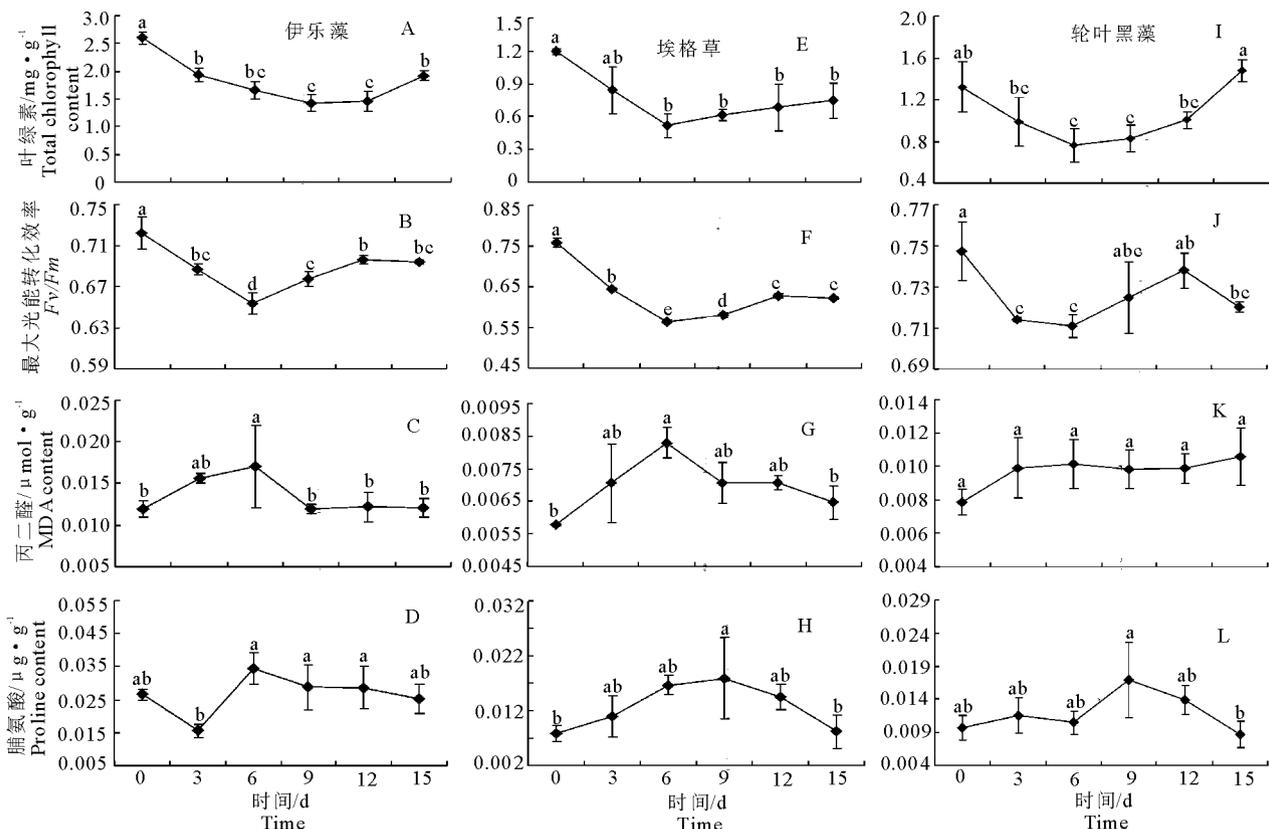
## 3 讨论

### 3.1 高温强光照环境对植物光合指标的影响

在高温压力下,植物生长过程中一些光合特征的变化能够很好地反应植物的耐热性,高温条件下对光合作用的任何制约都会限制植物的生长(Wahid et al, 2007)。高温条件下首先受影响的是类囊体的光化学反应和叶绿体基质中的碳代谢过程(Wise et al, 2004)。叶绿素荧光(可变荧光与最大荧光的比值  $Fv/Fm$  和基础荧光  $F_0$ )是与耐热性紧密相关的生理指标(Yamada et al, 1996)。当温度超过植物的忍耐限度,叶绿素荧光就会发生显著变化,因为光合系统PSII对热非常敏感,高温会使其活力显著降低甚至部分停止(Bukhov et al, 1999; Camejo et al, 2005)。随着光子流密度增加,叶片的光合作用能力达到最大,而光合利用率开始下降,光合系统所吸收的光能将超过其光合作用所需,从而发生光抑制现象,主要表现为光合效率和  $Fv/Fm$  降低(陶宗娅和邹琦, 1999)。自然条件下光抑制现象经常发生,因为晴朗天气中午的光照强度通常超过植物的光饱和点,即使在最佳光照条件下生物体的生长也可能发生光抑制(王强等, 2003)。当强光照条件与高温环境同时存在时,光合作用碳同化代谢过程显著被抑制,光抑制现象更加严重(Marutani et al, 2012)。高温强光不仅影响光合电子传递与光合磷酸化等过程,同时也直接引发光抑制甚至导致光合系统损伤(杨亚军等, 2008)。有研究报道伊乐藻在0~30℃的水温环境中均能正常生长,而水温超过30℃则会抑制其生长(朱松泉和刘正文, 1996);伊乐藻的光饱和点约为1100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (Jahnke et al, 1991);埃格草的适宜生长温度为16~28℃,当水温超过28℃其生长就会受到影响(Barko & Smart, 1981),在600  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照条件下放置360 min,埃格草的  $Fv/Fm$  显著下降(Hussner

et al, 2010)。轮叶黑藻的适宜生长温度范围为20~30℃,水温高于40℃时则其生长减慢(文明和盛哲, 1995;朱丹婷等, 2011);轮叶黑藻的光饱和点约为540  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (谈锋和刁正俗, 1992)。本次实

验期间天气晴朗时水温可达31℃以上,光照强度可达1 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上(图1);因此实验期间天气晴朗时3种沉水植物的生长均处于高温强光胁迫环境中。



数据为平均值  $\pm$  标准差 ( $n=4$ )。相同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 ( $P<0.05$ )。

图2 实验期间3种植物的生理指标变化

Data were represented as means  $\pm$  SD ( $n=4$ ). Values sharing the same letters indicate no significant differences among the treatments ( $P>0.05$ ) and values with different letters indicate significant differences among treatments ( $P<0.05$ ).

### Fig. 2 Changes in the physiological parameters of the three submerged macrophytes during the study period

本次研究表明,夏季自然高温强光环境对3种沉水植物的光合作用均有显著影响,且长期持续高温强光环境对其光合作用带来的负面影响更大(表1;图2)。短期高温强光胁迫导致的叶绿素含量减少可能主要是由于叶绿素合成量的减少,而长期持续的高温强光胁迫会导致叶绿体的变形及片层结构被破坏,这种不可逆的破坏使得叶绿素含量降低更快(孟令波和, 2003;张庆峰等, 2006)。随着温度和光照强度的下降,3种植物的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  有所回升,这种高温强光胁迫压力降低的情况给植物提供了适当的缓冲过程,使其能调整和恢复并适应胁迫环境。有研究表明,高温胁迫环境抑制了菜豆叶片的光合作用,降低了水稻剑叶的叶绿素含量,而解除这种胁迫后,菜豆叶片的光合速率和水稻剑叶的叶绿素含量均有一定的回升(范双喜

等, 2003;张桂莲等, 2007)。整个实验期间,即使温度和光照强度下降,伊乐藻和埃格草的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  均显著低于初始值,而轮叶黑藻在一定阶段还能恢复至与初始值差异不显著的水平(图2);这可能与实验期间轮叶黑藻新生叶片生长较多有关。在高温条件下,未成熟叶片中叶绿素 a 和叶绿素 b 的降解明显低于成熟叶片(Karim et al, 1999)。

### 3.2 高温强光环境对植物抗氧化指标的影响

植物常通过体内各种代谢活动的变化来响应逆境胁迫(姜义宝等, 2007);如受到逆境胁迫时,植物体内的丙二醛和游离脯氨酸含量明显增加(张庆峰等, 2006)。丙二醛在植物的逆境生理研究中常被作为一种伤害指标(杨淑慎和高俊凤, 2001)。逆境条件下,植物体内脯氨酸的积累在一定程度上反映了植物的抗逆性(杨亚军等, 2008)。

本研究显示,整个实验期间只有轮叶黑藻的丙二醛含量没有明显变化,并且其脯氨酸含量与初始值没有明显差异(图 2-K,L),表明轮叶黑藻能通过维持体内抗氧化系统的稳定而对夏季高温强光照环境展现出较强的适应能力。有研究表明,轮叶黑藻在较高温度下的光合速率较高、生长较好(Barko & Smart,1981;谈锋和刁正俗,1992)。在短期(1-3 d)高温条件下,伊乐藻和埃格草的丙二醛含量和脯氨酸含量均无明显变化;在较长期(1-6 d)高温强光照条件下,两者的丙二醛含量显著高于初始值,脯氨酸含量无明显变化;而随着温度的下降(7-9 d),伊乐藻和埃格草的丙二醛含量下降至与初始值无明显差异,伊乐藻的脯氨酸含量没有明显变化,埃格草的脯氨酸含量显著高于初始值(图 2);表明长期高温强光照胁迫对伊乐藻和埃格草的生长造成了严重伤害,短期高温强光照对其影响相对较小,而温度和光照的降低使得这 2 种沉水植物所受的胁迫得以缓解,为生长恢复提供一定的机会。在黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗和胶东卫矛(*Euonymus kiautschovicus*)叶片的研究中也发现,随着高温胁迫处理时间的延长,丙二醛含量上升越显著,细胞膜系统受到的伤害越明显(马德华等,2000;吕高阳,2011);高温强光照环境增加了小麦叶片的脯氨酸含量(杨亚军等,2008)。

综上所述,夏季自然高温强光照条件使伊乐藻、埃格草和轮叶黑藻的叶绿素含量和  $Fv/Fm$  显著降低,长期的高温强光照环境导致伊乐藻和埃格草的丙二醛含量显著增加。从光合指标、丙二醛含量及脯氨酸含量的变化情况来看,通过较快恢复光合作用并维持细胞内抗氧化系统的稳定,轮叶黑藻对夏季高温强光照环境展现出较强的适应能力;而光合能力的显著降低,长期高温强光照条件下丙二醛的显著积累,使得外来种伊乐藻和埃格草对夏季高温强光照环境的耐受能力弱于本地种轮叶黑藻。本研究在自然条件下开展存在一定的局限,对于 2 个外来种在高温强光照环境下的入侵性还需要在控制实验条件下进行更深入的探究。

#### 参考文献

董周焱,柏新富,张靖梓,等. 2014. 入侵植物美洲商陆对光环境的适应性[J]. 生态学杂志, 33(2): 316-320.  
范双喜,谷建田,韩莹琰. 2003. 园艺植物高温逆境生理研究进展[J]. 北京农学院学报, 18(2): 147-151.  
姜义宝,杨玉荣,王成章. 2007. 高温胁迫下苜蓿生理生化

特性研究[J]. 科学技术与工程, 7(5): 820-823.  
连光华,张圣照. 1996. 伊乐藻等水生高等植物的快速营养繁殖技术和栽培方法[J]. 湖泊科学, 8(6): 11-16.  
林清. 2008. 温度和无机碳浓度对龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)碳同位素分馏的影响[J]. 生态学报, 28(2): 570-576.  
吕高阳. 2011. 高温胁迫对胶东卫矛叶片丙二醛含量的影响[J]. 天津农业科学, 17(6): 30-32.  
马德华,庞金安,霍振荣,等. 2000. 高温对黄瓜幼苗膜脂过氧化作用的影响[J]. 西北植物学报, 20(1): 141-144.  
马剑敏,贺锋,成水平,等. 2007. 武汉莲花湖水生植被重建的实践与启示[J]. 植物科学学报, 25(5): 473-478.  
孟令波,李淑敏. 2003. 高温胁迫对黄瓜生理、生化过程的影响[J]. 哈尔滨学院学报, 24(10): 121-125.  
谈锋,刁正俗. 1992. 黑藻的光合特性及其影响因素[J]. 西南师范大学学报:自然科学版, 17(3): 372-375.  
陶宗娅,邹琦. 1999. 植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制[J]. 西南农业学报, 12(2): 9-18.  
王强,温晓刚,张其德. 2003. 光合作用光抑制的研究进展[J]. 植物学通报, 20(5): 539-548.  
王小冬,秦伯强,高光,等. 2009. 伊乐藻(*Elodea nuttallii*)对高浓度氮磷营养盐的耐受性[J]. 生态学杂志, 28(12): 2561-2566.  
文明,盛哲. 1995. 蛋白质新资源植物-黑藻的研究 II. 生态学特性及引种栽培试验[J]. 湖南农学院学报, 21(1): 10-16.  
谢云成,李强,王国祥. 2012. 长期弱光对苦草幼苗生长发育的影响[J]. 生态学杂志, 31(8): 1954-1960.  
杨淑慎,高俊凤. 2001. 活性氧、自由基与植物的衰老[J]. 西北植物学报, 21(2): 215-220.  
杨亚军,李利红,赵会杰,等. 2008. 外源 NO 对高温强光照胁迫下小麦叶片膜脂过氧化和叶绿素荧光的影响[J]. 安徽农业科学, 36(29): 12571-12574.  
张桂莲,陈立云,张顺堂,等. 2007. 抽穗开花期高温对水稻剑叶理化特性的影响[J]. 中国农业科学, 40(7): 1345-1352.  
张庆峰,徐胜,李建龙. 2006. 高温胁迫下高羊茅生理生化特性研究[J]. 草业科学, 23(4): 26-28.  
张紫妍,张致杰,潘晓云. 2015. 喜旱莲子草对遮荫的可塑性效应:入侵地与原产地种群的比较[J]. 生物多样性, 23(1): 18-22.  
章家恩. 2007. 生态学常用实验研究方法与技术[M]. 北京:化学工业出版社.  
朱丹婷,乔宁宁,李铭红,等. 2011. 光强、温度、总氮浓度对黑藻生长的影响[J]. 水生生物学报, 35(1): 88-97.

- 朱松泉, 刘正文. 1996. 伊乐藻-草鱼圈养人工复合生态系统建设的研究[J]. 湖泊科学, (S1): 46-61.
- Barko J W, Smart R M. 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes[J]. Ecological Monographs, 51(2): 219-235.
- Bukhov N G, Wiese C, Neimanis S, et al. 1999. Heat sensitivity of chloroplasts and leaves: Leakage of protons from thylakoids and reversible activation of cyclic electron transport[J]. Photosynthesis Research, 59(1): 81-93.
- Cabrera Walsh G, Magali Dalto Y, Mattioli F M, et al. 2013. Biology and ecology of Brazilian elodea (*Egeria densa*) and its specific herbivore, *Hydrellia* sp., in Argentina[J]. Biocontrol, 58(1): 133-147.
- Camejo D, Rodríguez P, Angeles Morales M, et al. 2005. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility[J]. Journal of Plant Physiology, 162(3): 281-289.
- Cook C D K. 1990. Aquatic Plant Book[M]. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Hussner A, Hoelken H P, Jahns P. 2010. Low light acclimated submerged freshwater plants show a pronounced sensitivity to increasing irradiances[J]. Aquatic Botany, 93(1): 17-24.
- Hussner A. 2009. Growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species in Europe[J]. Weed Research, 49(5): 506-515.
- Jahnke L S, Eighmy T T, Fagerberg W R. 1991. Studies of *Elodea nuttallii* grown under photorespiratory conditions I. Photosynthetic characteristics[J]. Plant, Cell & Environment, 14(2): 147-156.
- Jakobs G, Weber E, Edwards P J. 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range[J]. Diversity and Distributions, 10(1): 11-19.
- Karim M D A, Fracheboud Y, Stamp P. 1999. Photosynthetic activity of developing leaves of Zea mays is less affected by heat stress than that of developed leaves[J]. Physiologia Plantarum, 105(4): 685-693.
- Kunii H. 1981. Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch) St. John in Japan[J]. Aquatic Botany, 11: 57-66.
- Kunii H. 1984. Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch) St John in pond Ojagake, Japan[J]. Aquatic Botany, 18(3): 239-247.
- Lichtenthaler H K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes[J]. Methods in Enzymology, 148(34): 350-382.
- Mack R N, Simberloff D, Mark Lonsdale W, et al. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global, consequences, and control[J]. Ecological Applications, 10(3): 689-710.
- Marutani Y, Yamauchi Y, Kimura Y, et al. 2012. Damage to photosystem II due to heat stress without light-driven electron flow: involvement of enhanced introduction of reducing power into thylakoid membranes[J]. Planta, 236(2): 753-761.
- McKee D, Hatton K, Eaton J W, et al. 2002. Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities[J]. Aquatic Botany, 74(1): 71-83.
- Pattison R R, Goldstein G, Ares A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species[J]. Oecologia, 117(4): 449-459.
- Sax D F, Brown J H. 2000. The paradox of invasion[J]. Global Ecology and Biogeography, 9(5): 363-371.
- Schreiber U, Bilger W, Hormann H, et al. 2000. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance[M]. //Raghavendra, AS Photosynthesis: a comprehensive treatise Cambridge: Cambridge University Press: 320-336.
- Waage J K, Reaser J K. 2001. A global strategy to defeat invasive species[J]. Science, 292: 1468-1486.
- Wahid A, Gelani S, Ashraf M, et al. 2007. Heat tolerance in plants: An overview[J]. Environmental and Experimental Botany, 61(3): 199-223.
- Wilson J R, Holst N, Rees M. 2005. Determinants and patterns of population growth in water hyacinth[J]. Aquatic Botany, 81(1): 51-67.
- Wise R R, Olson A J, Schrader S M, et al. 2004. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature[J]. Plant, Cell & Environment, 27(6): 717-724.
- Xu J, Li W, Liu G, et al. 2007. Inter-specific competition between two submerged macrophytes, *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata*[J]. Journal of Plant Ecology, 31(1): 83-92.
- Yamada M, Hidaka T, Fukamachi H. 1996. Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence[J]. Scientia Horticulturae, 67(1-2): 39-48.
- Yarrow M, Marin V H, Finlayson M, et al. 2009. The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismatales): a wetland ecosystem engineer[J]. Revista Chilena De Historia Natural, 82(2): 299-313.

## Physiological Response of Three Submerged Macrophytes to the High Temperature and Light Intensity of Summer

WANG Ya-lin, GAO Yuan-yuan, YU Dan, LIU Chun-hua

(The National Field Station of the Freshwater Ecosystem of Liangzi Lake, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, P. R. China)

**Abstract:** Invasion by exotic species has become a global problem, adversely affecting the environment, economy and even human health in the areas invaded. *Elodea nuttallii* and *Egeria densa*, belonging to *Hydrocharitaceae*, are two exotic submerged macrophytes species in China that display a strong invasive tendency. It has been reported that *E. nuttallii* and *E. densa* are both adapted to low temperature and light intensity. Thus, we investigated the physiological response of three *Hydrocharitaceae* species to the high temperature and light intensity of summer, including the two exotic species (*E. nuttallii* and *E. densa*) and one native species (*Hydrilla verticillata*). The study was designed to explore the effects of high temperature and light intensity on the invasiveness of the two exotic macrophytes. In August 2014, all test plants were placed in the natural summer condition of high temperature and light intensity, which provided the experimental treatment. The physiological response was measured by determining photosynthetic (total chlorophyll content and the maximum quantum yield of PSII ( $F_v/F_m$ )) and antioxidant (malondialdehyde and proline content) parameters. The physiological traits were measured on day 0, 3, 6, 9, 12, 15 of the treatment. Results show that high temperature and light intensity significantly affected the physiology of all three species, especially photosynthesis. Furthermore, long term high temperature and light intensity increased the impact. From day 1 to day 3, when the temperature rose to 31°C, the total chlorophyll content of *E. nuttallii* and the  $F_v/F_m$  of the three macrophytes were significantly lower than their initial levels ( $P < 0.05$ ). From day 4 to day 6, the temperature remained at 32°C and the total chlorophyll content and the  $F_v/F_m$  of the three macrophytes were significantly lower than their initial levels ( $P < 0.05$ ). Moreover, the MDA content of *E. nuttallii* and *E. densa* was significantly higher than the initial level ( $P < 0.05$ ). During the entire experiment, the total chlorophyll content and the  $F_v/F_m$  of *E. nuttallii* and *E. densa* were significantly lower than the initial levels ( $P < 0.05$ ), except the total chlorophyll of *E. densa* on day 3. There was no significant difference in the total chlorophyll content of *H. verticillata* on day 12 or 15 and no significant difference in the  $F_v/F_m$  of *H. verticillata* on day 9 or 12. The malondialdehyde and proline content of *H. verticillata* did not change significantly during the experiment, indicating that *H. verticillata* is well adapted to summer conditions. The lower rate of photosynthesis and higher accumulation of malondialdehyde in *E. nuttallii* and *E. densa* during long-lasting conditions of high temperature and light intensity indicate stress. Thus, the native species, *H. verticillata*, has better tolerance to the summer conditions than the two exotic species, *E. nuttallii* and *E. densa*.

**Key words:** *Elodea nuttallii*; *Egeria densa*; *Hydrilla verticillata*; photosynthesis; physiological responses