

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2021.03.008

赤霉素对入侵植物凤眼莲营养生长和克隆繁殖的调控

许 静*, 李 晶, 陶贵荣

西安文理学院生物与环境工程学院, 陕西 西安 710065

摘要:【目的】明确植物激素赤霉素对入侵植物凤眼莲营养生长和无性克隆繁殖的影响,探索凤眼莲快速生长繁殖的内在调控机理,为其科学防控及合理利用提供参考。【方法】在温室条件下用改良霍格兰营养液培养凤眼莲幼苗,并定期对其叶茎表面喷洒 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 赤霉酸 (GA_3),培养 4 周后检测其营养生长和无性繁殖指标,包括株高、根长、膨大茎周长、叶片的数量、叶片的长和宽、叶片叶绿素含量和氮含量、茎上组织重量、根重,以及克隆株数量和匍匐茎长度。【结果】相比于喷洒无菌水的对照,50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GA_3 处理后的凤眼莲叶柄明显增长,株高更高,根系较短,膨大茎消失;叶片数量无显著差别,但叶片形状由肾圆形变为心形,叶片宽度变窄,长度基本无变化,总体叶面积变小;叶片所含叶绿素和氮含量更少,茎上组织和根系重量变轻,但根冠比无明显变化,且基本不产生克隆株。【结论】外源喷洒赤霉素可以改变凤眼莲的植株形态,并抑制凤眼莲的叶片发育,从而造成其生物量累积和克隆繁殖水平的降低。

关键词: 凤眼莲; 赤霉素; 营养生长; 克隆繁殖



开放科学标识码
(OSID 码)

The regulation of gibberellins on the vegetative growth and clonal propagation of the invasive plant *Eichhornia crassipes*

XU Jing*, LI Jing, TAO Guirong

School of Biological and Environmental Engineering, Xi'an University, Xi'an, Shaanxi 710065, China

Abstract: 【Aim】The effects of gibberellins (GAs) on the vegetative growth and clonal propagation of the invasive plant *Eichhornia crassipes* were studied to better understand these mechanisms for its control and utilization. 【Method】*E. crassipes* plantlets were cultivated under greenhouse conditions using modified Hoagland solution for 4 weeks and were periodically sprayed with 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ gibberellic acid (GA_3), followed by measurement of vegetative growth and clonal propagation parameters, including height, root length, perimeters of bulbous petioles, leaf numbers, width and length of leaves, chlorophyll and nitrogen contents in leaves, weight, root weight, ramet numbers, as well as the stolon length. 【Result】Compared with control, of which plants were sprayed with sterilized water, the GA_3 treatment increased plant height, whilst some other parameters including root length, leaf width, leaf area, chlorophyll and nitrogen contents, weight, root weight were all significantly decreased. In addition, GA_3 -treated plants presented heart-shaped leaves instead of typical kidney shape. The leaf numbers and leaf length showed little difference between treatments. Moreover, GA_3 -treated *E. crassipes* barely produced ramets. 【Conclusion】Exogenously applied GA_3 modified the morphology of *E. crassipes* and depressed its leaf development, and thereby suppressed its biomass accumulation and clonal propagation.

Key words: *Eichhornia crassipes*; gibberellins; vegetative growth; clonal propagation

凤眼莲 *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms 又称水葫芦、凤眼蓝、布袋莲,属于单子叶雨久花科凤眼莲属,是一种原产于南美洲亚马逊流域的多年生飘浮型水生植物,是已知生长繁殖速度最快的植物之一,目前在我国南方 10 多个省份都有分布,且极有可能向北方地区蔓延(郑志鑫等, 2018; Jones

收稿日期(Received): 2021-01-25 接受日期(Accepted): 2021-04-20
基金项目: 陕西省教育厅专项科研计划项目(20JK0878); 西安市科技局科技计划创新基金文理专项(2020KJWL20); 陕西省自然科学基金青年项目(2017JQ3031)
作者简介: 许静,女,讲师。研究方向: 植物激素和植物保护。
* 通信作者(Author for correspondence), E-mail: xj031301024@hotmail.com

et al., 2018; Zhang *et al.*, 2010)。由于凤眼莲生长繁殖快且天敌很少,已在很多地方造成严重的生态入侵问题,但凤眼莲又具备净化污染水体、可用作发酵底料等优点,因此,需要科学防控和合理利用凤眼莲(丁建清等,1995;徐寸发等,2018;Aboul-Enein *et al.*, 2011; Sharma *et al.*, 2016; Yan *et al.*, 2017)。成熟的凤眼莲植株有8~12片基生叶,合轴生长,叶片深绿色,呈肾圆形,须根发达,叶柄中部中空膨大成葫芦状,植株可以漂浮于水面(Penfound & Earle, 1948)。凤眼莲形态具有较高可塑性,如植株密度过大时,膨大茎会消失,叶柄呈细直状,高温或低光照强度会造成叶柄增长,叶片形状也会受一些环境因子调控有所变化(高雷和李博, 2004)。凤眼莲的繁殖分为有性和无性繁殖,但因凤眼莲的种子非常细小,在自然状态下萌发率很低,造成其有性繁殖效率低下,因此,凤眼莲主要依靠产生克隆株的方式进行无性繁殖(张迎颖等, 2012)。Watson(1984)曾提出凤眼莲叶基长出腋芽并发育成克隆株,克隆株与母株以匍匐茎相连,匍匐茎极易受外力影响折断,克隆株即可脱离母株成为一个独立的植株并漂浮到其他水域。

植物激素在植物整个生活史中都起到重要的调控作用。虽然凤眼莲具备生态学和经济学双重重要性,但关于其生长发育和克隆繁殖调控的研究,尤其是激素对其的调控研究甚少(Villamagna & Murphy, 2010)。目前已知人工合成的生长素2,4-D对凤眼莲有一定的毒性,可作为凤眼莲的除草剂使用,而另一种生物源的生长素吲哚乙酸和细胞分裂素在凤眼莲腋芽内的比值与其克隆株的生长有相关性,且赤霉素被发现可以协同促进2,4-D对凤眼莲的毒杀作用(牛佳等, 2012; Pieterse & Roorda, 1982)。赤霉素最早被发现是因赤霉菌 *Gibberella fujikuroi* 分泌的一种双萜类化学物质造成水稻 *Oryza sativa* L. 茎徒长的症状,导致水稻恶苗病。随后的研究发现,赤霉素在高等植物中普遍存在,并在植物的整个生活期都有重要调控作用(高秀华和傅向东, 2018)。Pieterse *et al.* (1976)发现低浓度($0.1444 \sim 2.8871 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)的赤霉素会造成凤眼莲膨大茎消失,叶柄直立细长,且克隆株的生长受到抑制。相似的, Watson *et al.* (1982)在广口瓶里用添加了不同浓度($0.2887 \sim 2.8871 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)赤霉素的固体培养基培养凤眼莲幼苗,发现赤霉素会造成凤眼莲叶柄成细直状,

膨大茎消失,但该研究结果显示,低浓度的赤霉素会促进凤眼莲产生更多的克隆株。这些结果说明,赤霉素对凤眼莲的生长和无性繁殖均存在一定调控作用,但这些研究观察检测的生理指标并不全面,而且使用的赤霉素浓度均较低,对于调控的克隆株结论也不一致。鉴于植物激素存在浓度依赖性,同一种激素在高浓度和低浓度时对植物的调控作用并不相同(De vleeschauwer *et al.*, 2014),所以,这些结果并不能完全呈现出赤霉素对凤眼莲营养生长和克隆繁殖的调控作用。因此,本研究通过对凤眼莲外源施用较高浓度的赤霉素,并检测其形态指标,包括株高、根长和膨大茎周长,叶片的长宽和形态、叶片 SPAD 值以及茎上组织根重量和根重、根冠比,克隆株数量等指标,以明确高浓度赤霉素对凤眼莲营养生长和克隆繁殖的影响及调控机理。

1 材料与方法

1.1 试验材料

凤眼莲植株取自江西贵溪信江流域,将凤眼莲植株置于温度(20 ± 5)℃、湿度70%的温室中,自然光照条件下,培养扩繁得到大量来源同一母株的克隆株系,将新长出的有5~6片叶的小克隆株从母株剥离,作为本研究的试验材料。

1.2 试验方法

1.2.1 凤眼莲的培养 将凤眼莲植株置于 $40 \text{ cm} \times 32 \text{ cm} \times 12 \text{ cm}$ 的塑料盆中,用改良霍格兰营养液 [KNO_3 、 $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 、 NH_4Cl 、 MgSO_4 、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、 FeSO_4 、EDTA、 CuSO_4 、 ZnSO_4 、 H_3BO_4 、 MnCl_2 和 $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ 浓度分别为 1、0.25、0.1、0.5、1、0.025、0.025、0.0003、0.00033、0.0115、0.0035 和 $0.0001 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$] 进行培养,每盆4株,每盆装5L营养液,每周更换一次营养液。

1.2.2 激素的施用 本研究施用的激素为赤霉酸(gibberellic acid, GA_3)。用天平称取 0.6925 g GA_3 粉末,滴入几滴乙醇溶解后加蒸馏水定容至 20 mL 配制成 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的母液,用 $0.22 \mu\text{m}$ 过滤器灭菌后置于 -20°C 保存,使用时吸取一定量的母液用无菌水稀释成 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 工作液,每盆用 40 mL 稀释后的激素均匀喷洒在植株的茎叶表面,以喷洒无菌水为对照,每周喷洒一次直至收样。

1.2.3 营养生长指标的测定 培养4周后,测量植株的株高、根长、膨大茎直径、叶片数量、叶片的长和宽、叶片 SPAD 值和氮含量。其中,测量膨大茎

直径时每株选取 3 片最年幼的已经发育成熟叶片的叶柄最粗部位进行测量,并测定这 3 片叶片的长宽、SPAD 值和氮含量。测定生物量时,先取出植株晾干至表面无明显水分,再称重。

1.2.4 无性繁殖指标的测定 培养结束后,清点每株凤眼莲上克隆株数量并用尺子测量匍匐茎长度。

1.3 数据处理与分析

本研究中试验重复 2 次,每次试验每个处理 3 盆,每盆 4 株植物。使用 Excel 进行数据分析和图表制作,采用 *T*-test 方法检验处理间差异是否显著,显著水平为 *P*<0.05。

2 结果与分析

2.1 赤霉素对凤眼莲植株形态的影响

如图 1 所示,与喷洒无菌水的对照相比,外源喷洒 50 μmol · L⁻¹ GA₃ 的凤眼莲叶柄明显增长,整体株高为对照组的 2 倍多,根系也明显变短,膨大茎周长远小于对照组,基本不膨大。这些结果与文献中报道的低浓度赤霉素对凤眼莲植株形态的调控结果相符 (Pieterse *et al.*, 1976; Watson *et al.*, 1982),说明本研究的高浓度激素处理有效,且高浓度与低浓度处理对凤眼莲植株形态的影响基本一致。GA₃ 处理对凤眼莲叶片数量不产生明显作用 (表 1)。



图 1 不同处理下凤眼莲植株的形态

Fig.1 Morphology of *E. crassipes* under different treatments
A 和 B 分别为喷洒无菌水和 50 μmol · L⁻¹ GA₃ 的凤眼莲植株,红色箭头所指为由匍匐茎连接的克隆株。
A and B: Morphology of *E. crassipes* treated with sterilized water or 50 μmol · L⁻¹ GA₃, respectively. The red arrows indicate ramets connected by stolons.

2.2 赤霉素对凤眼莲叶片发育的影响

如图 2 所示,正常情况下,凤眼莲的叶片呈肾圆形,颜色为深绿色,而 50 μmol · L⁻¹ GA₃ 处理后的叶片呈心形,虽然叶片长度基本不变,但宽度变窄,叶片整体面积变小,且颜色由深绿变为浅绿。叶片 SPAD 值和氮含量的测定结果 (表 2) 表明,50

μmol · L⁻¹ GA₃ 处理后的叶片 SPAD 值和氮含量均显著低于对照组。这些结果说明赤霉素抑制了凤眼莲叶片的发育。

表 1 赤霉素对凤眼莲形态相关指标的影响
Table 1 Effects of gibberellins on the morphological parameters of *E. crassipes*

处理 Treatment	株高 Height/cm	根长 Root length/cm
对照 Control	9.4083±0.1528	8.3833±0.6176
赤霉素 GA ₃	21.6250±1.4725 *	7.0333±0.7518 *

处理 Treatment	膨大茎周长 Perimeter of bulbous petiole/cm	叶片数量 Leaf numbers /片
对照 Control	6.5056±0.3644	10.0833±0.2887
赤霉素 GA ₃	1.8111±0.1072 *	9.5833±0.2887

* 表示在 0.05 水平差异显著。
* represent significant differences at 0.05 level.

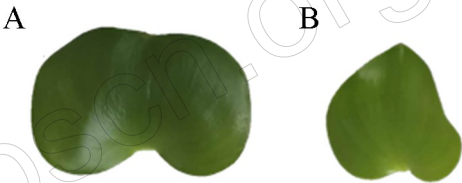


图 2 不同处理下凤眼莲叶片的形态
Fig.2 Leaf morphology of *E. crassipes* under different treatments

A 和 B 分别为喷洒了无菌水和 50 μmol · L⁻¹ GA₃ 的凤眼莲叶片。
A and B: Leaves from *E. crassipes* treated with sterilized water or 50 μmol · L⁻¹ GA₃.

表 2 赤霉素对凤眼莲叶片生长的影响
Table 2 Effects of gibberellins on the leaf growth of *E. crassipes*

处理 Treatment	叶片宽度 Leaf width/cm	叶片长度 Leaf length/cm
对照 Control	6.1556±0.1324	3.6361±0.1655
赤霉素 GA ₃	4.2361±0.3223 *	3.7111±0.2346

处理 Treatment	SPAD 值 SPAD value	氮含量 Nitrogen contents/(mg · g ⁻¹)
对照 Control	57.2306±0.1262	17.6667±0.1146
赤霉素 GA ₃	47.6569±2.0074 *	14.3250±0.3336 *

* 表示在 0.05 水平差异显著。
* represent significant differences at 0.05 level.

2.3 赤霉素对凤眼莲生物量累积的影响

从表 3 可知,50 μmol · L⁻¹ GA₃ 处理下凤眼莲的根系和茎上组织都显著低于对照组,但根冠比无明显差异,说明赤霉素抑制了凤眼莲生物量的累积,但对生物量在茎上组织和根系之间的分配无明显作用。

2.4 赤霉素对凤眼莲克隆繁殖的影响

由表 4 可知,对照组在第 3 周开始出现克隆株,平均每株克隆株数为 0.5 个,到第 4 周基本每株

都有 1 个克隆株,克隆株与母株相连的匍匐茎平均长度为 5.36 cm;而 50 μmol · L⁻¹GA₃ 处理下的凤眼莲直到第 4 周仍未出现发育成熟的克隆株,说明赤霉素对凤眼莲克隆株产生有显著抑制作用。

表 3 赤霉素对凤眼莲生物量累积的影响
Table 3 Effects of gibberellins on the biomass accumulation of *E. crassipes*

处理 Treatment	茎上组织重量 Shoot weight/g	根重 Root weight/g	根冠比 Root-shoot ratio
对照 Control	7.1325±0.1899	0.5138±0.0718	0.0722±0.0110
赤霉素 GA ₃	4.3223±0.7296 *	0.2706±0.0668 *	0.0622±0.0084

* 表示在 0.05 水平差异显著。
* represent significant differences at 0.05 level.

表 4 赤霉素对凤眼莲产生克隆株的影响
Table 4 Effects of gibberellins on the ramet production of *E. crassipes*

处理 Treatment	克隆株个数 Ramet number/个		
	培养 2 周 Culture for 2 weeks	培养 3 周 Culture for 3 weeks	培养 4 周 Culture for 4 weeks
对照 Control	0	0.50±0.00 *	0.83±0.14 *
赤霉素 GA ₃	0	0	0

处理 Treatment	匍匐茎长度 Stolon length/cm		
	培养 2 周 Culture for 2 weeks	培养 3 周 Culture for 3 weeks	培养 4 周 Culture for 4 weeks
对照 Control	/	/	5.36±0.38 *
赤霉素 GA ₃	/	/	0

* 表示在 0.05 水平差异显著。/ 表示未测定。
* represent significant differences at 0.05 level. / represent not determined.

3 讨论

内源赤霉素含量的增加或外源施用赤霉素都会造成植物茎或叶柄增长,从而使株高增高,而赤霉素合成突变体植物一般出现矮小表型(高秀华和傅向东,2018)。Pieterse *et al.* (1976) 和 Watson *et al.* (1982) 的研究均表明,低浓度赤霉素促进凤眼莲叶柄的纵向生长,抑制膨大茎的发育。本研究使用高浓度的赤霉素出现了同样的表型:叶柄增长,膨大茎消失。这一结果说明,无论赤霉素浓度高低,都能造成凤眼莲叶柄细直且纵向增长,最终出现株高增高的表型特征。除了对株高的调控外,赤霉素对叶片发育也有重要调控作用,但作用因植物种类而异。首先,赤霉素可改变植物叶片形态,如番茄 *Lycopersicon esculentum* Mill.叶片经赤霉素处理后叶缘由锯齿状变光滑,而胡椒 *Piper nigrum* L.叶片的叶面则由光滑变粗糙 (Gray, 1957)。本研究

表明,叶面喷洒高浓度赤霉素使凤眼莲叶片形状为肾圆形变为心形,说明赤霉素同样对凤眼莲叶片的形状有重要影响。其次,赤霉素还能影响叶片的长宽和叶面积,如大豆 *Glycine max* (Linn.) Merr.和豌豆 *Pisum sativum* L.等植物叶片的长度都会因赤霉素处理变长,而水稻等单子叶植物的叶片除了长度变长外,其宽度还有可能变窄,但叶片的叶面积整体变大 (Brain, 1959; Gray, 1957; Wheeler & Humphries, 1964)。对同为单子叶植物的凤眼莲而言,赤霉素确实使叶片宽度变窄,但长度基本没有变化,所以整体叶面积变小。由于植物叶片基部有分生组织,赤霉素可通过促进细胞分裂或增加细胞长度而造成叶片伸长 (Brain, 1959; Gonzale *et al.*, 2012; Nelissen *et al.*, 2012),但是凤眼莲叶片基部连接的是膨大茎,膨大茎下方才有分生组织,这也是赤霉素可以促进凤眼莲茎伸长而不是叶片伸长的原因。此外,赤霉素对叶片颜色也有影响。赤霉素下游信号重要调控因子 DELLA 的突变体植株颜色比野生型更加深绿 (Peng *et al.*, 1997),而外源施用赤霉素的植物叶片绿色更浅 (Kuraishi & Hashimoto, 1957)。同样的,本研究表明,施用赤霉素使凤眼莲叶片颜色更浅,SPAD 值和氮含量更低。目前,关于赤霉素信号通路对叶绿素生物合成的调控机制已基本明确,DELLA 通过与 SCL (scarecrow-like) 蛋白的结合解除了 SCL 对抑制原叶绿素酸脂氧化还原酶编码基因 *PORC* 表达的抑制作用,从而促进了叶绿素的合成。因此,外源赤霉素通过抑制 DELLA 的累积实现了对叶绿素合成的抑制 (Ma *et al.*, 2014)。

赤霉素对植物生物量的影响因植物种类而异,目前并没有一致的结论。本研究结果表明,经赤霉素处理的凤眼莲虽然根冠比与对照无差别,但茎上组织鲜重和根鲜重均低于对照组,说明赤霉素对凤眼莲生物量的累积起抑制作用,这可能是以下几个原因造成的:一是赤霉素抑制了凤眼莲叶片的发育,造成其叶面积减小和叶绿素含量减少,从而降低了光合作用效率并最终使得生物量累积速度减慢;二是赤霉素抑制了凤眼莲克隆株的产生,由于本研究计算的重量包括了母株和克隆株的重量,因此赤霉素处理的植株的重量远低于对照植株的重量;三是由于赤霉素处理过的凤眼莲植株没有膨大茎,造成植株不能正常浮于水面,而是部分茎叶沉入水中并最终溃烂,因此损失了部分重量。

本研究结果表明,赤霉素处理显著抑制了凤眼莲的克隆株产生,这与 Pieterse *et al.* (1976) 的研究结果一致,但和 Watson *et al.* (1982) 的结论刚好相反。Watson *et al.* (1982) 研究中提到赤霉素对凤眼莲克隆株产生的调控存在浓度依赖性,浓度在 $1.4435 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对凤眼莲克隆株产生的促进作用最强,在其试验的最高浓度 $2.8871 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时促进作用开始减弱,但 Pieterse *et al.* (1976) 的研究中赤霉素浓度同样为低浓度 ($0.2887 \sim 2.8871 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$),而本研究参考了同为单子叶的模式植物水稻中赤霉素常用的外源喷洒浓度 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (De vleesschauwer *et al.*, 2016),约为另外 2 个研究中最高浓度的 17.3 倍。可见,本研究与另外 2 个研究中使用的赤霉素浓度的差异不太可能是造成不同研究中赤霉素对克隆株产生的调控作用不一致的原因,真正的原因可能是植株培养方式和激素施用方法的不同。在 Pieterse *et al.* (1976) 和本研究中,凤眼莲的培养都是模拟自然条件,将植株置于宽阔的塑料盆中用液体营养液培养,由于赤霉素处理使得凤眼莲膨大茎消失,植株无法正常浮于水面,新发的腋芽一直泡在营养液中,也极有可能导致其无法正常发育成成熟的克隆株,而 Watson *et al.* (1982) 是将凤眼莲幼苗置于 1 L 的玻璃瓶中用培养基培养,不存在新发腋芽无法暴露于空气中的问题。另外,二者施用激素的方式也不同, Pieterse *et al.* (1976) 和本研究是将赤霉素喷洒在叶茎表面,而 Watson *et al.* (1982) 是将赤霉素添加在培养基中经由根系吸收,施用方式的不同可能造成吸收部位和效率的不同,进而影响最终的功效。值得注意的是, Watson (1984) 曾提出凤眼莲每个叶片的叶腋处都能产生新的腋芽进而发育成克隆株,可见,腋芽生长对凤眼莲克隆繁殖至关重要。而赤霉素对腋芽生长的影响却有完全相反的报道,如 Ni *et al.* (2016) 发现赤霉素无论浓度高低都能促进桐油树腋芽的生长,其机制牵涉与细胞分裂素协同调控腋芽的细胞分裂 (Ni *et al.*, 2017), 而 Zhang *et al.* (2019) 却报道赤霉素依赖 DELLA-SPL9 蛋白复合体抑制拟南芥腋芽的产生。由此可见,在植物体内赤霉素通过不同的机制分别促进或抑制腋芽的生长,而这些机制之间如何相互作用并形成最终的生理功效却不得而知。因此,今后应继续深入研究赤霉素对凤眼莲腋芽生长的调控机制,进而明确其对凤眼莲克隆繁殖的作用。

凤眼莲是世界上已知生长繁殖速度最快的植物之一,其快速生长繁殖的调控因子和有针对性的防控策略仍有待更多的研究。本研究发现,对模拟自然条件下生长的凤眼莲喷洒赤霉素可改变其植株形态,抑制叶片发育,最终造成生长和无性克隆繁殖速度减缓,这为其未来的防控提供了一定参考。

参考文献

- 丁建清, 王韧, 范中南, 1995. 恶性杂草水葫芦在我国的发生危害及防治. *杂草学报*, 9(2): 49–51.
- 高雷, 李博, 2004. 入侵植物凤眼莲研究现状及存在的问题. *植物生态学报*, 28(6): 735–752.
- 高秀华, 傅向东, 2018. 赤霉素信号转导及其调控植物生长发育的研究进展. *生物技术通报*, 34(7): 1–13.
- 牛佳, 张黎明, 金小萍, 宋靖, 史全良, 2012. 不同氮、磷营养水平下水葫芦体内生长素和细胞分裂素变化及与其分蘖关系的研究. *苏州大学学报(自然科学版)*, 28(1): 76–82.
- 徐寸发, 闻学政, 宋伟, 张迎颖, 刘海琴, 王岩, 秦红杰, 张志勇, 2018. 污染水体生态治理工程中凤眼莲对水质变化的生长响应. *生态环境学报*, 27(9): 1741–1749.
- 张迎颖, 吴富勤, 张志勇, 刘海琴, 王亚雷, 王智, 张君倩, 申仕康, 严少华, 2012. 凤眼莲有性繁殖与种子结构及其活力研究. *南京农业大学学报*, 35(1): 135–138.
- 郑志鑫, 王瑞, 张凤娟, 洗晓青, 万方浩, 2018. 重要外来入侵植物随南水北调工程传入京津冀受水区的风险评估. *生物安全学报*, 27(4): 300–308.
- ABOUL-ENEIN A M, AL-ABD A M, SHALABY E A, ABUL-ELA F, NASR-ALLAH A A, MAHMOUD A M, EL-SHE-MY H A, 2011. *Eichhornia crassipes* (Mart) solms: from water parasite to potential medicinal remedy. *Plant Signal & Behavior*, 6(6): 834–836.
- BRIAN P W, 1959. Effects of gibberellins on plant growth and development. *Biological Reviews*, 34(1): 37–77.
- DE VLEESSCHAUWER D, SEIFI S, FILIPE O, HAECK A, HUU S N, DEMEESTERE K, HÖFTE M, 2016. The DELLA protein SLR1 integrates and amplifies salicylic acid- and jasmonic acid-dependent innate immunity in rice. *Plant Physiology*, 170(3): 1831–1847.
- DE VLEESSCHAUWER D, XU J, HÖFTE M, 2014. Making sense of hormone-mediated defense networking: from rice to Arabidopsis. *Frontiers in Plant Science*, 5: 611.
- GONZALEZ N, VANHAEREN H, INZÈ D, 2012. Leaf size control: complex coordination of cell division and expansion. *Trends in Plant Science*, 17(6): 332–340.
- GRAY R, 1957. Alteration of leaf size and shape and other

- changes caused by gibberellins in plants. *American Journal of Botany*, 44(8): 674–682.
- JONES J L, JENKINS R O, HARIS P I, 2018. Extending the geographic reach of the water hyacinth plant in removal of heavy metals from a temperate Northern Hemisphere river. *Scientific Reports*, 8: 11071.
- KURASHI S, HASHIMOTO T, 1957. Promotion of leaf growth and acceleration of stem elongation by gibberellin. *Shokubut-sugaku Zasshi*, 70(826): 86–92.
- MA Z X, HU X P, CAI W J, HUANG W H, ZHOU X, LUO Q, YANG H Q, WANG J W, HUANG J R, 2014. Arabidopsis miR171-targeted scarecrow-like proteins bind to GT cis-elements and mediate gibberellin-regulated chlorophyll biosynthesis under light conditions. *PLoS Genetics*, 10(8): e1004519.
- NELISSEN H, RYMEY B, JIKUMARU Y, DEMUYNCK K, VAN LIJSEBETTENS M, KAMIYA Y, INZÉ D, BEEMSTER G T S, 2012. A local maximum in gibberellin levels regulates maize leaf growth by spatial control of cell division. *Current Biology*, 22(13): 1183–1187.
- NI J, GAO C C, CHEN M S, PAN B Z, YE K Q, XU Z F, 2016. Gibberellin promotes shoot branching in the perennial woody plant *Jatropha curcas*. *Plant Cell Physiology*, 56(8): 1655–1666.
- NI J, ZHAO M L, CHEN M S, PAN B Z, TAO Y B, XU Z F, 2017. Comparative transcriptome analysis of axillary buds in response to the shoot branching regulators gibberellin A3 and 6-benzyladenine in *Jatropha curcas*. *Scientific Reports*, 7: 11417.
- PENFOUND W T, EARLE T T, 1948. The biology of the water hyacinth. *Ecological Monographs*, 18(4): 447–472.
- PENG J R, CAROL P, RICHARDS D E, KING K E, COWLING R J, MURPHY G P, HARBERD N P, 1997. The Arabidopsis GAI gene defines a signaling pathway that negatively regulates gibberellin responses. *Genes Development*, 11(23): 3194–3205.
- PIETERSE A H, ARIS J J, BUTTER M E, 1976. Inhibition of float formation in water hyacinth of gibberellic acid. *Nature*, 266: 423–424.
- PIETERSE A H, ROORDA F A, 1982. Synergistic effect of gibberellic acid and chlorflurenol 2, 4-D with regard to water hyacinth control. *Aquatic Botany*, 13: 69–72.
- SHARMA A, AGGARWAL N, SAINI A, YADAV A, 2016. Beyond biocontrol: water hyacinth-opportunities and challenges. *Journal Environment Science Technology*, 9(1): 26–48.
- VILLAMAGNA A, MURPHY B R, 2010. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biology*, 55(2): 282–298.
- WATSON M A, 1984. Developmental constraints: effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *The American Naturalist*, 123(3): 411–426.
- WATSON M A, CARRIER J C AND COOK G L, 1982. Effects of exogenously supplied gibberellic acid (GA_3) on patterns of water hyacinth development. *Aquatic Botany*, 13: 57–68.
- WHEELER A, HUMPHRIES E, 1964. Separation of the effects of gibberellic acid on leaf and stem growth of dwarf French bean. *Nature*, 202: 616.
- YAN S H, SONG W, GUO J Y, 2017. Advances in management and utilization of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in aquatic ecosystems. *Critical Review of Biotechnology*, 37(2): 218–228.
- ZHANG Q Q, WANG J G, WANG L Y, WANG J F, WANG Q, YU P, BAI M Y, FAN M, 2019. Gibberellin repression of axillary bud formation in *Arabidopsis* by modulation of DELLA-SPL9 complex activity. *Cell and Developmental Biology*, 62(4): 421–431.
- ZHANG Y Y, ZHANG D Y, BARRETT S C H, 2010. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Molecular Ecology*, 19(9): 1774–1786.

(责任编辑:郑珊珊)