

入侵植物凤眼莲研究现状及存在的问题

高雷 李博*

(复旦大学生物多样性科学研究所,生物多样性与生态工程教育部重点实验室,上海 200433)

摘要 凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)原产南美洲,被列为世界十大恶性杂草之一,现已入侵了非洲、亚洲、北美洲、大洋洲、甚至欧洲等5个大洲,至少62个国家和地区都受到了凤眼莲入侵的危害。凤眼莲的入侵已经引起了一系列的生态、经济、社会问题:首先,它改变了当地水体生态系统的物理、化学环境,进而影响水体生态系统的生物多样性,破坏食物链、物质循环等生态过程的正常运行;其次,凤眼莲造成当地经济的重大损失,航运、渔业、水利等都受到了危害;再次,凤眼莲的入侵爆发也对当地居民饮水、健康等造成威胁。目前,对于凤眼莲的控制及其治理主要有物理的、化学的、以及生物的等3种方法。利用天敌、病菌、以及化感作用等的生物控制被许多专家和学者推崇,同时,利用生物控制凤眼莲入侵也日益成为研究的热点。但是,综合目前对于凤眼莲的认识和研究,仍然具有片面性,需要从生物特性、种群生态、生态系统等方面深入研究凤眼莲入侵机制。而利用生物控制凤眼莲的研究和技术尚不完善,需要进行种间竞争、捕食及遗传变异等方面的探讨和研究。通过总结控制凤眼莲各种方法的长处和不足,最后指出利用生物的方法,并结合污水治理、水系宏观调控及监测等方法,综合治理凤眼莲,是十分必要的,而且也是最具有前景的。

关键词 凤眼莲 入侵 生物控制 生态后果 综合治理

THE STUDY OF A SPECIOUS INVASIVE PLANT, WATER HYACINTH (*EICHHORNIA CRASSIPES*): ACHIEVEMENTS AND CHALLENGES

GAO Lei and LI Bo*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China)

Abstract Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) originated in the state of Amazonas, Brazil, spread to other regions of South America, and was carried by humans throughout the tropics and sub-tropics. It is now widespread and recognized as one of the top ten weeds in the world. Water hyacinth has invaded Africa, Asia, North America and Oceania, occurs in at least 62 countries and causes extremely serious ecological, economic and social problems in regions between 40°N and 45°S. Water hyacinth forms dense monocultures and can threaten local native communities, reduce native species diversity, and change the physical and chemical aquatic environment, thus altering ecosystem structure and function by disrupting food chains and nutrient cycling. Water hyacinth has had a great impact on local economic development. The large, dense monoculture formed by this species covers lakes and rivers, thus blocking waterways and interfering with the water transport of agriculture products, tourism activities, water power and irrigation of agricultural fields. Dense mats of water hyacinth can lower dissolved oxygen levels in water bodies and reduce aquatic production, including fish production, thereby reducing fish catches. Annual global costs associated with water hyacinth have increased greatly in recent years. Also, the lifestyles of local people who use and depend on water bodies invaded by water hyacinth have been affected greatly. Water hyacinth is very efficient at taking up calcium, magnesium, sulfur, iron, manganese, aluminum, boron, copper, molybdenum zinc, nitrogen, phosphorus and potassium favoring its growth over other species. When water hyacinth dies, sinks and decomposes, the water becomes more eutrophic due to the large release of nutrients. Water quality can deteriorate, threaten clean drinking water and impact human health.

At present, solutions for controlling the spread of water hyacinth are divided into three general categories: physical, chemical and biological control. Biological control has been promoted as the best means for controlling water hyacinth and currently is an important area of research. Biological control includes the utilization of natural enemies, pathogens and allelopaths; however, our knowledge and understanding of the biology and ecology of water hyacinth is limited. To effectively control water hyacinth through biological means, it will be

necessary to study more thoroughly the physiology, population and community dynamics, and ecosystem ecology of this species as well as interspecific competition, predation and its evolution. In this paper, we review the costs and benefits associated with the different control methods. We suggest that water hyacinth populations can be reduced and controlled by using an integrated management approach that combines biological control with a watershed management strategy that minimizes pollution and promotes a long term sustainable approach for effective water management in a region.

Key words Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), Invasive species, Biological control, Integrated management

凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)属雨久花科、凤眼莲属,俗名水葫芦,为漂浮生恶性杂草,主要分布于热带、亚热带以及部分温带地区的大小河流、湖泊,它主要以克隆生长的方式迅速在水体中繁衍、滋生。凤眼莲的爆发严重影响了当地生态系统的生物多样性并对社区居民的生产、生活、健康造成威胁(Kathiresan, 2000)。对于凤眼莲的研究已涉及生态学、植物学、生物学、经济学、环境科学等多个学科,如何治理和控制凤眼莲已经成为世界很多国家普遍关注的问题。但是,目前对于凤眼莲的了解和认识仍缺乏一个统一的观点,一些国家和地区为控制和治理凤眼莲伤透脑筋,而有些国家和研究机构还不断引进和利用凤眼莲作为改善水质的一种方式,进而导致凤眼莲入侵不断加剧,带来更多的生态问题;并且对于如何治理和控制凤眼莲的入侵,世界各个国家和地区的观点和治理措施也多种多样,存在很大的盲目性,缺乏一个综合的、全面的评价。研究和控制凤眼莲需要了解其入侵分布的历史、历程、繁殖扩张机制,同时,需要综合目前治理和控制凤眼莲的各种措施和方法,综合评价它们的利与弊,以期有一个统一的认识,并能有所创新。鉴于此,本文试图从凤眼莲散布的历史、机制、分布、及其危害等方面剖析凤眼莲的入侵,试图统一对凤眼莲入侵的认识,并综合当前控制凤眼莲的控制和治理方法,提出更为有效可行的控制治理模式。

1 现有分布及其成因

1.1 现有分布

凤眼莲起源于巴西亚马逊河流域,在南美其它地区广泛扩散,后人为引种到其它热带和亚热带地区。凤眼莲早期的引种主要由于其具有观赏价值,或可以用作动物饲料,后来,还被人们用来改善水质,通常都是人为因素。到目前为止,凤眼莲已至少分布在 62 个国家,主要在 40°N ~ 45°S 之间(Howard & Harley, 1998)。其中,凤眼莲分布最广泛的地区主要有马拉维的 Shire 河(Terry, 1991)、非洲

的贝宁湾(van Thielen *et al.*, 1994)、非洲的维多利亚湖(Twongo, 1991)、巴布亚新几内亚的 Sepik 河(Harley, 1990)、尼罗河及其支流(Beshir & Bennett, 1985)。由于其广泛入侵及由此而产生的各种后果,凤眼莲被认为是世界上危害最为严重的十大恶性杂草之一(Holms *et al.*, 1977)。

1.2 爆发成灾机理

凤眼莲作为一种外来种,为何在短短 100 多年的时间里,可以遍布世界 5 大洲,并且在各大洲的众多国家和地区造成严重危害?入侵种能否入侵成功主要决定于两个因素:植物的入侵力和环境的可入侵性(Alpert *et al.*, 2000; 李博等, 2002)。而对于凤眼莲来说,它的成功入侵应当包括以下 3 个方面。

1.2.1 自身生物学特性

凤眼莲是雨久花属唯一可以自由漂浮的植物(Wright & Purcell, 1995),它可以随水流漂到很远的地方。凤眼莲被认为是世界上生长最快的植物之一(Abbasi & Nipaney, 1986; Abbasi, 1998)。在南美洲,凤眼莲是多年生草本植物,它可以通过匍匐茎或种子进行繁殖;叶子具有可漂浮的球状叶柄,花大而美丽,曾一度作为观赏植物,被人为引种栽培;根为须根系,在水下最长可达 1 m(Howard & Harley, 1998)。凤眼莲具有广泛的环境适应性,最适生长温度为 25 ~ 30 °C,只有当植物的茎叶全部受到霜害才能导致植株死亡;它还具有广泛的 pH 值和养分耐受范围,只有当盐度高于 0.06% 时,才可导致凤眼莲死亡。当水体中养分充足时,凤眼莲生长可高达水面 1.5 m(Howard & Harley, 1998)。

相对于陆生植物,Santamaría(2002)认为除了气候因素限制水生植物的分布外,还由于水生植物本身 1)具有广泛的耐受范围;2)具有克隆生长的特性;3)能通过有性繁殖进行长距离传播、通过无性繁殖实现领域扩散;4)在克隆生长方面表现出广泛的表型可塑性;高的局部扩散能力,小尺度内空间异质性,以及暂时的可变性。大多学者认为入侵植物往往具有很高的表型可塑性(Bazzaz, 1986; Gray,

1986; Williams *et al.*, 1995; Schweitzer & Larson, 1999)。统计表明,相对于陆生植物,水生维管植物种间通常具有较为类似的分类性状(Hutchinson, 1975; Les, 1988; Cook, 1990),它们通常具有简化的形态特征和高的种内变异(Crawford & Landolt, 1995),在形态、生活史以及繁殖策略方面,水生植物种内的变异都较陆生维管植物大。在水生环境中,无性繁殖具有很多优势(Grace, 1993),它具有低的繁殖代价,常年的无性繁殖可以减少有性繁殖的产生,从而降低远系杂交所造成的低繁殖成功率的风险。在环境适宜时,凤眼莲无性繁殖的速度极快,凤眼莲的植株数量在 5 d 内可以通过匍匐茎产生一代新植株。计算发现,只要条件允许,单株凤眼莲一年内可以产生 1.4 亿棵分株,可以铺满 140 hm² 的水面,鲜重可达 28 000 t (Ogutu-Ohwayo *et al.*, 1997)。

虽然凤眼莲的爆发主要是靠无性繁殖,但它也可以进行有性繁殖。凤眼莲的根接触到河底淤泥时,凤眼莲常可以进行有性繁殖。它的花期长,在整个生长季节都可以开花,平均每朵花可产生 300 粒种子,种子较小,可以随水漂流到很远的地方,沉入淤泥,即便是河水干涸,种子存活力仍可以保持 15~20 年 (Forno & Wright, 1981),当环境适宜时,种子就萌发形成新植株。

1.2.2 环境特征

从环境的角度来分析,凤眼莲能够分布很广,还由于水生环境较陆生环境均一(Cook, 1985; Les, 1988; Barrett *et al.*, 1993),在光照、温度、无机碳、盐分、季节性洪水、水文、营养、沉积缺氧等方面,都表现出水生环境均一的特性(Santamaría, 2002),这样凤眼莲具有了更广阔的适宜环境(Barrett *et al.*, 1993)。同时,由于凤眼莲的养分耐受范围广,在气候适宜的地带内,一般水体中,凤眼莲都可以生长繁殖。同时,工农业污水、垃圾的排放,水体污染加重,为凤眼莲提供了更多的养分,更促进了凤眼莲的入侵、爆发。

凤眼莲爆发初期首先从岸边向河流中心扩散,因此岸边的不整齐性和大型挺水植物丛生往往为凤眼莲最初的定居生长提供了条件。以上海市为例,凤眼莲的爆发和大型漂浮植物喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)以及挺水植物:芦荻(*Phragmites australis*)、野茭白(*Zizania latifolia*)、千金子(*Lepidochloa chinensis*)等密切相关(图 1)。当凤眼莲大规模漂移时,这些挺水植物又可以阻挡、拦截凤眼莲,提供新的定居地点。

1.2.3 人为引种及干扰

早在 19 世纪 60 年代,美国路易斯安那州新奥尔良的园艺人员就已从南美引种凤眼莲,当时只是园林池塘中的观赏植物(Tabita & Woods, 1962)。1884 年,在美国路易斯安那州的新奥尔良召开世界工业——棉花百年纪念博览会,凤眼莲作为观赏植物被展览,一个参观者把几株凤眼莲带到 Palatka 北部几公里的自己的农场,凤眼莲被种植在圣约翰斯河(St. Johns River)岸边有泉水的草地上,但是,由于凤眼莲繁殖迅速,它很快就扩散到圣约翰斯河(Tabita & Woods, 1962)。很多农场主认为凤眼莲是牲畜很好的饲料,开始广泛引种凤眼莲,1896 年,凤眼莲已经遍布很多流域(Joyce, 1993)。但是,自 1893 年,由于凤眼莲的快速繁殖,已经严重阻碍了圣约翰斯河的航运(Baker, 1982),到 1898 年,凤眼莲已经严重阻碍了很多河流和港口的正常航运(Joyce, 1993)。凤眼莲引种到佛罗里达州带来了巨大的经济和生态灾难,1959 年,调查显示凤眼莲已经占据了佛罗里达州 51 030 hm² 的水域(Joyce, 1993)。由此看来,凤眼莲的引种是由于其具有观赏价值,或可以用作动物饲料,是人为因素使凤眼莲变为入侵种,而产生巨大危害则往往是由于自身的广泛适应性。

造成凤眼莲泛滥成灾的最主要因素还是人为因素。可能是由于凤眼莲可用作观赏、饲料、肥料等的原因,所以往往被园艺师、农学家、植物学家、旅行者等引入。最初的引入往往是个人行为,因此,通常很难清楚当初引进的时间(Harley, 1990)。当入侵植物已经明显发生危害时,往往才引起人们的重视。凤眼莲被引入中国已经有 100 年的历史了,但是,对于凤眼莲入侵的关注,也只是近几年的事情。

凤眼莲在中国的散布起始于 1901 年,作为观赏植物从东南亚引入中国台湾,20 世纪 30 年代,凤眼莲由台湾引入中国大陆(刁正俗,1989),其后,在中国南方各省作为动物饲料被推广种植,到 80 年代,凤眼莲在中国南方一些省份开始出现危害,90 年代,由于水体富营养化加剧,凤眼莲在大小河流爆发,并对当地水体生态系统造成明显的危害,同时,人们对凤眼莲的利用逐渐减少。截至 20 世纪末,已广泛分布于华北、华东、华中和华南的 17 个省市,多于 10 个省市受到凤眼莲的危害,5 省 1 市受到严重危害:云南、广东、福建、台湾、浙江(丁建清等,1995)上海。

凤眼莲在流域内的扩散和泛滥与流域管理有



图 1 凤眼莲与河流内其它水生植物相伴生长(2002年9月27日摄于上海市郊区河流)

Fig.1 Water hyacinth grows with other plants in the river (Photostaken on Sept.27, 2002 in Shanghai suburb)

A 喜旱莲子草 *Alternanthera philoxeroides* B 野茭白 *Zizania latifolia* C: 千金子 *Leptochloa chinensis* D 芦苇 *Phragmites australis*

关。附近居民以及渔民生活垃圾的排放、大量船只在河道内长期的停靠、河网密布等都使得凤眼莲在河道内滞留,并快速繁殖生长,形成更大面积的垫状单优势种群落。

此外,凤眼莲在一个国家或地区内被广泛引种还主要是由于它可以吸收水体中有害金属离子(Cornwell *et al.*, 1977; Imaoka & Teranishi, 1988; Mahujchariyawong & Ikeda, 2001; 周岳溪等, 1996; 庞金华等, 1997; 许航等, 1999; 徐在宽, 2000; 余远松等, 2000)。在高浓度的重金属离子环境中,许多植物可以吸收并积累重金属离子而避免伤害(Gupta & Goldsbrough, 1991; Ernst *et al.*, 1992; van Steveninck *et al.*, 1992; Fernando *et al.*, 1994; Neumann *et al.*, 1994)。Mazen 和 Maghraby(1997)用 X 射线对凤眼莲体内的草酸钙结晶进行了显微分析,发现 Cd、Pb 重金属离子被聚集在草酸钙结晶里,认为草酸钙结晶是凤眼莲避免重金属伤害的重要特性。因此,凤眼莲可以吸收水体中有害金属离子的特性被广泛应用,成为导致凤眼莲不断被人为引入,并入侵爆发的主要原因之一。

2 凤眼莲入侵带来的影响

凤眼莲的入侵对当地的生态系统造成了严重的危害,同时,也带来了经济、社会等诸多方面的问题。

2.1 对生态系统的影响

2.1.1 生物多样性

在受到污染的水体中,凤眼莲迅速繁殖,形成单一、致密的草垫,使得水体的透射光明显下降,从而使水体中的浮游植物、沉水植物以及藻类光合作用受到限制(Schlettwein & Bethune, 1992),水生植物的多样性可能会受到影响。同时,水体中的动植物消耗大量 O_2 ,使得 CO_2 含量增加。凤眼莲的生长繁殖,使得水体中腐殖质增加,pH 值下降(Denny, 1985a; Howard-Williams & Gaudet, 1985),水体颜色也会发生改变(Mitchell, 1978)。由于凤眼莲生物量的增加,致密的草垫使得水流速度下降,河底没有降解的植物碎屑增加(Denny, 1985b),逐渐在水体中淤积,导致河床抬升。水体理化因子的改变,特别是水体中含氧量的下降,水下植物以及动物繁殖场所的减少,会导致水体动物多样性的下降。但是,

Masifwa 等(2001)通过对乌干达维多利亚湖凤眼莲群落与靠近岸边的莎草群落的比较发现,水生无脊椎动物多样性从靠近凤眼莲群落的开阔水面到靠近岸边的莎草群落不断下降,认为凤眼莲增加了开阔水面水生无脊椎动物的多样性,他还建立了岸边凤眼莲种群生长的最适宽度模型,试图增加水生动物的多样性。Bailey 和 Litterick(1993)认为,当凤眼莲密度较低的时候,可能增加水生动物多样性,但是当凤眼莲密度增加的时候,水生动植物的多样性就会下降。

凤眼莲在水体中的密集生长,水体透光量严重不足,常使得沉水水生植物减少,但由于其多年大量沉积,河床淤泥加深,挺水水生植物如芦苇、野茭白等大量增加。同时,这些挺水植物又可以阻挡凤眼莲的飘移,使得凤眼莲大量定居,并迅速繁殖生长,两者相得益彰,大大影响了河流景观,堵塞了河道(李博等,2004)。

由于凤眼莲的入侵,改变了当地河流生态系统的固有食物链结构,影响了鱼类的正常生长和繁殖。在非洲的一些河流、湖泊中,靠河岸植被和开阔的水面有充足的氧气和丰富的食物,是许多鱼类繁殖、生长、以及庇护的场所(Howard-Williams & Thompson, 1985),但是由于凤眼莲的入侵,常常阻挡鱼类的洄游,进而影响了鱼类的繁殖、取食、以及幼鱼的生长。

2.1.2 对生态系统功能的影响

凤眼莲入侵引起的另一个严重生态后果,便是它改变了原有生态系统的矿化循环,打破了原有的生态平衡。凤眼莲可以吸收水体中的营养元素如 N、P、K,以及其它元素 S、Fe、Mn、B、Cu、Mg、Ca、Al、Zn,并随水流漂移到其它地方,或沉积在水底,缓慢释放,从而改变化学元素的正常循环,使矿质元素富集,也影响了其它生物的正常生长(Terry, 1991)。而对于那些有害的重金属离子,往往对水生生态系统造成不可估量的影响。Chua(1998)研究发现,由于工业的发展,大量稀土元素(REE)排放入水体中,凤眼莲可以富集稀土元素,进而通过牲畜牧食进入食物链,威胁人类健康。Guimarães 等(2000)也验证了甲基化汞在凤眼莲中的聚集作用,并且,通过食物链,研究者发现在鱼类和人的头发中也具有高汞含量特性(Malm *et al.*, 1990; 1997; Akagi *et al.*, 1995; Kehrig *et al.*, 1998)。

同时,由于凤眼莲可以在水系中漂移,往往在下游沉积,导致下游植物群落金属离子分布增加(Mehra *et al.*, 2000)。凤眼莲往往可以作为一个地

区重金属污染的指示植物(Ajmal *et al.*, 1985; Pfeifer *et al.*, 1986),但是不同金属离子在凤眼莲不同构件的含量是不同的,根中铜、铅含量的变化与水体中铜、铅浓度的变化成显著正相关(Vesk & Allaway, 1997)。

水生植物的分解对淡水生态系统的营养动态有重要影响(Rich & Wetzel, 1978; Brinson *et al.*, 1981; Webster & Benfield, 1986; Baldy *et al.*, 1995)。凤眼莲入侵后,影响水生植物的正常光合作用(Schlettwein & Bethune, 1992),同时,也使得水生大型无脊椎动物多样性增加(Masifwa *et al.*, 2001),也在一定程度上对静水区细菌群落有重要的影响(Battle & Mihuc, 2000)。因此,凤眼莲在一定程度上改变了淡水生态系统的物质循环和能量流动(Battle & Mihuc, 2000)。

另外,河流中水分的蒸发损失同水生植物也有很大关系。研究表明,凤眼莲的水分蒸发量是开阔水面蒸发水量的 2.5 倍(Gopal & Sharma, 1981),Hamdoun 和 Tigani(1977)估计每年尼罗河上由凤眼莲蒸发损失的水量为 70 亿 km^3 ,相当于尼罗河水量的 1/10(Howard *et al.*, 1998),在一定程度上影响了旱季河流的供水能力,破坏了流域内水的平衡(Ogutu-Ohwayo *et al.*, 1997)。凤眼莲爆发严重时,它的蒸发可导致水库水量减少(Howard & Harley, 1998),造成水库淤积。由于水量的下降,水质污染加重,更促进了凤眼莲的爆发和扩展,并且导致土著鱼类产量下降,食物链受到破坏(Lind & Davalos-Lind, 2002)。

2.2 对经济、社会、生活的影响

凤眼莲的疯狂生长,对许多国家和地区带来了重大经济损失。在苏丹,凤眼莲入侵了长达 1 700 km 的尼罗河河段,连同支流以及沟渠,有 3 000 km 的河段受到凤眼莲的入侵(Irving & Beshir, 1982; Beshir & Bennett, 1985),为此,苏丹农业部动用了 42 艘船只和 3 架飞机,用除草剂来控制凤眼莲(Beshir & Bennett, 1985),每年仅化学控制凤眼莲的费用就超过了 1 百万苏丹磅,而用于维修船只的费用每年也将近 50 万苏丹磅(Hamdoun & Tigani, 1977)。据上海市河道管理办公室统计,上海地区 2002 年用于凤眼莲打捞的费用就有 1 900 万元,而总的治理费用达 8 000 万元。1998 年,世界银行出资 831 万美元用于凤眼莲的控制(Howard & Harley, 1998)。在赞比亚,喀辅埃河(Kafue River)被大量的凤眼莲充塞,而赞比亚 80% 的国际贸易都要经过该河进行,同

时,该河的水力发电量占赞比亚总发电量的60%(Sinkala *et al.*, 2002),凤眼莲的入侵严重影响了水力发电的正常运行。

凤眼莲在河面的大量滋生,往往造成河面的严重堵塞,给航运带来很大不便。在凤眼莲完全覆盖的水面,水流速度会减缓60%~80%(Mitchell, 1985)。在许多国家和地区的人民生活跟河流密切相关,甚至在一些地方,河流运输是唯一的交通方式。当凤眼莲在这些地区泛滥成灾,铺满整个水面,严重妨碍水上交通航运,往往给当地居民生活带来很大不便。诸如当地居民饮水、学生上学、购物、食品供应、旅游、捕鱼、收获庄稼都会受到影响(Howard & Harley, 1998)。在美国,被凤眼莲覆盖10%~25%的水面,导致罗非鱼(*Tilapia aurea*)产量下降50%(McVea & Boyd, 1975; Terry, 1991)。在尼日利亚,有500 km²的礁湖沿岸被凤眼莲入侵,24 000渔民的渔业受到影响(Howard & Harley, 1998)。而由于凤眼莲的致密生长,给渔民捕鱼带来了巨大困难,并常毁坏渔具,捕鱼成本大大增加(Terry, 1991; Twongo, 1991)。凤眼莲常常是带菌动物的繁殖场所,而这些动物可以为人类、畜带来疾病。例如摇蚊是疟原虫的寄主之一,田螺通常是血吸虫的寄主之一(Ogutu-Ohwayo *et al.*, 1997),这些动物常常由于凤眼莲的生长而大量出现,并可以随着凤眼莲漂移。在凤眼莲的根部,曾发现有大量霍乱菌存在(Spira *et al.*, 1981),这些病菌往往通过饮用水、或者食物链,危害人们健康(Howard & Harley, 1998)。

3 凤眼莲的控制

对凤眼莲的入侵很多国家和地区都采取了一些相应的治理和控制措施,方法多种多样,一定程度上也起到了控制效果,但是单一的控制方法一般达不到斩草除根的目的。归纳起来主要有以下几种防治方法:

3.1 物理控制

物理控制主要包括人工或机械打捞,以及在河流内设置栅栏防止凤眼莲漂移(Goodland, 1995)等方法。控制凤眼莲最直接的方法仍然是物理打捞,虽然有很多方法试图替代物理打捞,但是由于可操作性、收效性、风险性等问题,其它一些控制方法没有得到大规模推广应用。虽然凤眼莲含水量大,人工打捞十分困难,但在一些小池塘或小河流仍然不失为一种有效的控制方法。利用机械打捞较人工打

捞有效得多,因此在许多国家和地区广泛使用,但也只限于在凤眼莲爆发严重的大河流或湖泊内。

目前,仍广泛应用机械打捞凤眼莲的其它原因还是由于普遍认为凤眼莲可以改善水质,吸收水体中有毒金属离子(Lakshman, 1987; Tchobanoglous *et al.*, 1989; Zhu & Zhu, 1998; Tchobanoglous & Burto, 1999)。但是它的缺点也是显而易见的,因为凤眼莲克隆生长迅速,单株植物体可以在短时间内呈指数式扩展,以至铺满整个江面。机械打捞远跟不上凤眼莲的生长速度。根据2002年上海市青浦、松江、金山凤眼莲的打捞量来看,全年的打捞量(1 040 Gg)只相当于凤眼莲分布最多月份(9~10月)的河流现存量(1 080 Gg)(图2)(李博等, 2004)。同时,由于凤眼莲产生的大量有机质,沉积水底,造成水体的富营养化和水体淤塞,也影响了整个水体物质循环的平衡。

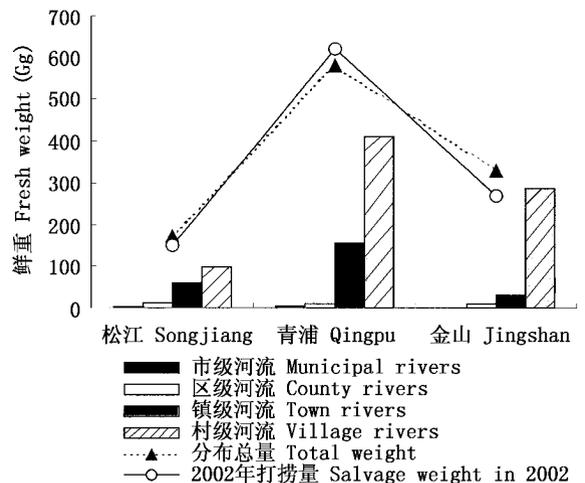


图2 上海市松江区、青浦区、金山区2002年9~10月凤眼莲生物量(鲜重)在各级河流内的分配,及2002年全年凤眼莲人工打捞量
Fig.2 The distribution of water hyacinth biomass (fresh weight) in rivers of Songjiang, Qingpu and Jinshan, of Shanghai (Sept. to Oct. 2002) and salvaged weight in 2002

对于机械打捞的应用,目前最多的还是结合凤眼莲打捞后的转化利用,这样可以尽量弥补打捞所造成的经济损失,凤眼莲可以作肥料、造纸、生产沼气(Boyd, 1969; Ramachandran *et al.*, 1971; Rodriguez *et al.*, 1973; Mishra *et al.*, 1988; Abbasi & Ramasamy, 1996),其中,利用凤眼莲进行堆肥在发展中国家研究尚多(Gajalakshmi *et al.*, 2001a; 2001b; Gajalakshmi & Abbasi, 2002),并且在一定程度上也不会对其它作物造成危害(Gajalakshmi & Abbasi, 2002)。但是,凤眼莲的这些利用方式的效益往往很

低,因为它的含水量很高,干物质含量太少(Sahu *et al.*, 2002)。况且,这种补偿对于凤眼莲所带来的危害以及经济损失往往是微不足道的(Howard & Harley, 1998)。

3.2 化学控制

利用化学方法控制凤眼莲,是见效最快的一种方法。很多除草剂对去除凤眼莲都具有一定效果,其中敌草快(Diquat)和2,4-D是两种广泛使用的除草剂,并且对河流内鱼类相对较安全(Joyce, 1993)。但是,Lugo等(1998)研究了这两种除草剂应用于凤眼莲后对水生群落的影响,发现施用除草剂后直接导致了浮游植物的死亡,由于溶解氧和食物链的破坏,浮游动物的死亡率增加,种群密度下降。另外还有一些研究认为,施用除草剂也会对其它非靶标生物带来危害(Couch & Nelson, 1982; Scott *et al.*, 1984; Draxl *et al.*, 1991; Fleckner, 1991; Melendez *et al.*, 1993; Peterson *et al.*, 1997)。丁建清等(1998a; 1998b)研究发现用草甘膦喷洒凤眼莲综合效果较其它几种除草剂好,并且不会对其天敌水葫芦象甲(*Neochetina eichhorniae*)造成危害。尽管化学控制的效果明显,但凤眼莲种群往往恢复迅速,并且除掉凤眼莲后,常常滋生大量浮游植物(Joyce, 1993)。

3.3 生物控制

利用生物间的相互作用控制凤眼莲,是目前研究的热点。早在1961年美国农业部(United States Department of Agriculture, USDA)首次采用生物控制的方法来抑制凤眼莲的生长。随后,澳大利亚联邦科学与工业研究组织(Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, CSIRO)国际生物控制研究所(International Institute of Biological Control, IIBC)植物保护研究所(Plant Protection of Research Institute, PPRI)和美国农业部调查了南美洲凤眼莲的土著天敌,并发现了一些具有潜在控制能力的昆虫和病菌(Howard & Harley, 1998)。到目前为止,仍不断有新的生物控制方法被发现,并且在一定程度上,也起到了控制凤眼莲的效果。归纳起来,生物控制主要利用了以下几种物种间关系。

3.3.1 利用牧食关系

利用天敌控制凤眼莲,一直被许多国家和地区采用。利用凤眼莲自然天敌(象甲、水葫芦螟蛾、叶螨)已经在美国、澳大利亚、泰国以及非洲等30多个国家开展,并取得了一定效果(表1)。其中,应用最广泛的是水葫芦象甲和水葫芦叶甲(*N. bruchi*)

以及一种螨类(*Sameodes albiguttalis*) (Harley, 1990; Julien, 1992)。澳大利亚联邦科学与工业研究组织分别在1981年和1982年首次释放了一种象甲(*Cyrtobagous salviniae*)和另外一种昆虫(*Neohydronomus affinis*)并被传播到世界各地(Julien, 1992)。在南非,从1974年至1996年间,先后共引进了5种昆虫:水葫芦象甲(Cilliers, 1991)、水葫芦叶甲、叶蛾(*Niphograptus albiguttalis*)、蟠象(*Eccritotarsus catarinensis*) (Hill & Cilliers, 1999)、螨类(*Orthogalumna terebrantis*) (Cilliers, 1991),都起到了一定的控制效果。de Groot等(2003)问卷调查了非洲贝宁湾南部24个村庄的192户住户,发现由于水葫芦的爆发减少了当地20万人每年8400万美元的收入,但从南美原产地引入凤眼莲天敌——水葫芦象甲和水葫芦叶甲(van Thielen *et al.*, 1994)以后,每年可挽回3050万美元的损失,而用于凤眼莲控制的费用总共只有209万美元。de Groot等(2003)研究表明,利用象甲控制凤眼莲的收益比可达到124:1。

引进天敌控制凤眼莲在很多地方取得了成功,但它也面临一些困难和风险。对于昆虫,主要是面临越冬、定居(Kathiresan, 2000)、病害等问题。一种白僵菌(*Beauveria bassiana*)是导致水葫芦象甲和水葫芦叶甲严重致死的天敌(Chikwenhere *et al.*, 2001)。另外,从本地生物中也能挖掘一些可以用来控制凤眼莲的方法,虽然目前的研究都处于小规模实验阶段,但它相对于从其它地方引进天敌来说,风险要小。北美一种土著夜蛾(*Bellura densa*)其幼虫取食凤眼莲(Vogel *et al.*, 1969a; 1969b),但是这种昆虫控制凤眼莲是有限的,因为它的种群常受到寄生菌的制约(Vogel *et al.*, 1969b; Baer & Quimby, 1982),并且,它本身具有密度制约因子(Julien *et al.*, 1996)。相对于化学控制,利用天敌控制凤眼莲,对环境来说是安全的,但是它的收效慢,引进的昆虫往往需要3至5年的时间才能建立种群,才能对控制凤眼莲起到作用(Howard & Harley, 1998)。

另外,引进天敌还需要进行专一性寄主的观察、评测潜在的控制能力、以及进行天敌的管理等的研究(Howard & Harley, 1998)。刘嘉麒等(1996)通过实验发现,水葫芦象甲具有很强的单食性,不会对其它作物造成危害。但是,另外的例子却不得不引起我们的重视,由于田螺的美味以及可以取食凤眼莲的功能,被引入东南亚和夏威夷等地,但由于田螺食性偏好的变化,对本地作物产生了严重危害(Lach, 2000)。Lach还警告说人为的引进天敌可能导致另

表 1 已释放天敌用于控制凤眼莲的国家和地区及天敌首次释放时间(Julien & Griffiths 1998)
Table 1 The countries and areas that have released insects for biocontrol water hyacinth , and the time of releases

	水葫芦叶甲 <i>Neochetina bruchi</i>	水葫芦象甲 <i>Neochetina eichhorniae</i>	水葫芦叶螨 <i>Niphograpta albiguallis</i>	水葫芦椿象 <i>Eccritotarsus catarinensis</i>	水葫芦蛴螬 <i>Orthogalumna terebrantis</i>	水葫芦螟蛾 <i>Xubida infusellus</i>
澳大利亚 Australia	1990	1975	1977			1981, 1996 ⁶⁾
贝宁 Benin	1992	1991	1993			1999 ⁸⁾
中国 China	1996	1996		2000 ¹⁾		
刚果 Congo	1999 ⁸⁾	1999 ⁸⁾				
古巴 Cuba	1995					
埃及 Egypt	2000 ²⁾	2000 ²⁾				
斐济 Fiji		1977				
加纳 Ghana	1994	1994	1996			
洪都拉斯 Honduras	1989	1990				
印度 India	1984	1983			1986	
印度尼西亚 Indonesia	1996	1979				
肯尼亚 Kenya	1995	1993				
马拉维 Malawi	1995	1995	1996	1996		
马来西亚 Malaysia	1992	1983	1996			
墨西哥 Mexico	1995	1972				
莫桑比克 Mozambique	1972	1972				
缅甸 Myanmar		1980				
尼日利亚 Nigeria	1995	1993				
巴拿马 Panama	1977		1977			
菲律宾 Philippines	1992	1992				
新几内亚 PNG	1993	1986	1994			1996
卢旺达 Rwanda	2000 ⁴⁾	2000 ⁴⁾				
所罗门 Solomon Islands		1988				
南非 South Africa	1989	1974	1990	1996		
斯里兰卡 Sri Lanka		1988				
苏丹 Sudan	1979	1978	1980			
台湾 Taiwan	1993	1992				
坦桑尼亚 Tanzania	1995	1995				
泰国 Thailand	1991	1979	1995			1999
乌干达 Uganda	1993	1993				
美国 USA	1974	1972	1977			
越南 Vietnam	1996	1984				
赞比亚 Zambia	1997 ³⁾	1971, 1996	1971, 1997 ⁷⁾	1997 ³⁾	1971	
津巴布韦 Zimbabwe	1996	1971	1994	1999 ⁵⁾		
合计 Totals	30	32	13	6	2	3

1) Ding *et al.* , 2001 2) Fayad *et al.* , 2001 3) Hill & Olckers , 2001 4) Moorhouse *et al.* , 2001 5) Chikwenhere *et al.* , 2001 6) Julien *et al.* , 2001 7) Hill & Olckers , 2001 8) Meikle *et al.* , 2002

外一物种的入侵。

因此,在引进天敌时,需要考虑两个重要的因素:天敌的安全性、天敌作为生物控制的潜力(Center , 2001)。另外,还要考虑当地的气候、水体富营养化程度、人为干扰、水体特征以及管理机制等方面的影响,这些都会制约天敌控制的效果(Hill & Olckers , 2001)。

3.3.2 利用寄生关系

20 世纪 70 年代后期,菌物学家开始在新热带

地区收集水生植物病菌,试图用病菌作为生物控制或除草剂的新手段(Barreto , 2000)。Charudattan (1976)最先在阿根廷和巴西南部的河谷中收集到可以感染凤眼莲并具有潜在控制潜力的病菌(*Cercospora piaropi*)。随后,许多研究者从世界范围内收集或从染病凤眼莲植株上分离了 60 种具有生物控制潜力的病原菌(表 2),而其中 54 种是来源于受到凤眼莲入侵的国家(Barreto *et al.* , 2000)。Evans 和 Reeder (2001)于 1998 至 1999 年间在厄瓜多尔和秘

鲁的亚马逊河流域,收集到了与凤眼莲有关的大量真菌,这些真菌主要分为3类:活体营养型真菌(Biotrophic fungi)(如:*Didymella*、*Mycosphaerella*),生活在凤眼莲叶子上,通常没有明显的症状;坏死营养型真菌(Necrotrophic fungi)(如:*Leptosphaeria*、*Colletotrichum*、*Myrothecium*、*Phaeoseptoria*、*Stagonospora*),可以导致凤眼莲叶子枯死;生长在叶柄上与天敌昆虫协同进化的真菌(如:*Acremonium*、*Cephalosporiospsis*、*Cylindrocarpon*、*Cylindrocladium*、*Stauronema*)。

1984年,埃及科学家从染病的凤眼莲中分离出了200种真菌,并对它们逐一研究分类,找到一种专性寄生的真菌(*Alternaria eichhorniae*),并把这种真菌制成一种乳油,用来控制凤眼莲,效果比较明显。但这需要大规模地对当地水体中的菌种进行筛选、驯化、培养(Shabana, 2001)。当然,凤眼莲或其天敌的引入也会带入病菌,南非1987年无意间引进了一种病原菌(*Cerospora piaropi*),发现对凤眼莲也有明显的控制作用(Cilliers, 1991)。能够抑制凤眼莲生长的病菌很多,但是能够起到明显的效果的并不很多,并且在气候波动情况下,病菌的毒性容易受到影响,作用时间不长,在大多情况下,用病菌传染凤眼莲的技术不完备(Kathiresan, 2000)。

3.3.3 利用化感作用

利用生物的化感作用来控制凤眼莲是生物控制的新思路。Charudattan和Lin(1974)发现酢浆草酸(Oxalic acid)可以导致凤眼莲轻微枯黄,并使其根部受损。Indra和Krishnamurthy(1984)人把水鳖科一种龙舌草植物(*Ottelia alismoides*)放入湖中,3周后导致湖中包括凤眼莲在内的5种水生植物死亡。Santiago(1990)报道黑藻(*Hydrilla verticillata*)可以抑制凤眼莲的生长。Pandey等(1993)用菊科银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)的叶和花的干粉喷洒凤眼莲,1个月后,凤眼莲开始死亡,进一步发现,银胶菊的叶和花中含有较高的石炭酸。另外,研究发现银胶菊体内倍半萜内脂对水生植物具有很强的毒性,当浓度达到 $50 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 时,对大(浮萍(*Lemna perpusilla*))具有毒性, $100 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ 时可以抑制凤眼莲生长,导致根机能不良、细胞脱水,根部脱氢酶活性和叶绿素含量降低(Pandey, 1996)。Kauraw和Bhar(1994)用樟科无根藤属植物(*Cassytha* sp.)的干粉喷洒凤眼莲,15 d内凤眼莲的生物量明显下降。Kathiresan(2000)用野薄荷(*Coleus amboinicus*)粉末悬浮液($40 \text{g} \cdot \text{L}^{-1}$)喷洒凤眼莲,24 h内使得80.72%鲜重的凤眼莲死亡,1周内干重下降

了75.63%,显示出很好的生物控制潜力。

利用植物的化感作用控制凤眼莲看来有很好的发展前景。但是它也有自身的局限性,主要是对它的推广性产生怀疑。因此,Kathiresan(2000)认为,利用野薄荷控制凤眼莲适合在小面积的水体中,而在水流较急的大河中效果不好,并且不易操作。

4 尚待解决的问题

凤眼莲不断被人为引进,又不断野化为入侵种,进而带来严重的生态、社会问题,因此它受到了生态学家和环境保护工作者等的广泛关注。凤眼莲入侵越来越受到人们的普遍关注,对于治理和控制凤眼莲的理论、技术与方法的研究也不断增加。但是这些研究仍然缺乏系统性和深度,往往只是停留在对表面的现象研究,或只是针对某一方面的具体问题而进行的研究。综合凤眼莲的研究现状,并结合现阶段生物学、生态学等学科的进展,今后应当优先加强以下几方面的研究:

4.1 生物学特征

凤眼莲能成为世界广泛分布的入侵种,其自身的生物学特性往往是最为重要的原因。有研究发现,凤眼莲在不同的水质条件下,有很强的表型可塑性,当供给凤眼莲不同的磷水平时,凤眼莲的侧根在磷浓度较低的实验或野外条件下,其长度明显增加,根部生物量也明显增加,大量侧根的生长可以很好地满足植株生长对磷的需求(Xie & Yu, 2003)。另外,凤眼莲具有很强的环境胁迫耐受性,它能够吸收水体中重金属离子,却不受毒害。但是,有关凤眼莲广泛适应环境的生理机制往往缺乏从遗传变异的、进化的角度加以研究。凤眼莲是一种具有克隆繁殖的植物,因此,研究植物克隆繁殖和有性繁殖之间的权衡(Trade off)机制(Eriksson, 2000),可以进一步从进化的角度认识凤眼莲入侵、扩散的机理,应当能有较大的突破。

水生植物通常具有共同的表型特征(Crawford & Landolt, 1995),但是,对于每个水生植物物种来说,种内变异却比陆生维管植物大。因此,进一步研究水生植物间的趋同进化(Convergent evolution)和趋异进化(Divergent evolution),进而探索水生植物入侵的一般规律,在对外来水生植物引种和对入侵种的管理与控制中,也具有指导意义。对于凤眼莲来说,研究其种内在空间尺度上的遗传变异,进而可以探讨凤眼莲入侵的分布格局、分布动态及其适应环境的变异规律。

表 2 世界范围内与凤眼莲有关的病菌(Barreto *et al.*, 2000)
Table 2 Mycobiota recorded on *Eichhornia crassipes*, worldwide

真菌 Fungi	分布 Distribution
子囊菌亚门 Ascomycotina 和半知菌亚门 Deuteromycotina	
扁状支顶孢霉 <i>Acremonium crotocigenum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 288071) ¹⁾
联合支顶孢霉 <i>Acremonium implicatum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 271067)
硬化支顶孢霉 <i>Acremonium sclerotigenum</i>	苏丹 Sudan(IMI 284343)
点支顶孢霉 <i>Acremonium strictum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 288318 , 288319)
带状支顶孢霉 <i>Acremonium zonatum</i>	澳大利亚 Australia、印度 India、巴基斯坦 Pakistan、巴拿马 Panama、美国 USA、苏丹 Sudan
萝卜链格孢霉 <i>Alternaria alternata</i>	埃及 Egypt
凤眼莲链格孢霉 <i>Alternaria eichhorniae</i>	埃及 Egypt、印度 India、泰国 Thailand、美国 USA、肯尼亚 Kenya、加纳 Ghana、南非 South Africa、津巴布韦 Zimbabwe
纤细链格孢霉 <i>Alternaria tenuissima</i>	中国香港 Hong Kong
尾状二极孢菌 <i>Bipolaris urochloae</i>	埃及 Egypt(IMI 324728)
二极孢菌属一种 <i>Bipolaris</i> sp.	美国 USA、巴西 Brazil
三孢布拉霉 <i>Blakeslea trispora</i>	泰国 Thailand
黑束菌属一种 <i>Cephalotrichum</i> sp.	美国 USA
皮罗皮尾孢 <i>Cercospora piaropi</i>	印度 India、斯里兰卡 Sri Lanka、美国 USA
罗德曼尼尾孢 <i>Cercospora rodmanii</i>	美国-印度 USA-India(IMI 329783)、尼日利亚 Nigeria(IMI329211)
毛壳菌属一种 <i>Chaetomella</i> sp.	马来西亚 Malaysia
尖芽枝孢 <i>Cladosporium oxysporum</i>	香港-尼日利亚 Hong Kong-Nigeria(IMI 333543)
双色孢腔菌 <i>Cochliobolus bicolor</i>	印度 India(IMI 138935)
新月孢腔菌 <i>Cochliobolus lunatus</i>	埃及 Egypt(IMI 318639)、印度 India(IMI 162522 , 242961)、斯里兰卡 Sri Lanka(IMI 264391)、苏丹 Sudan(IMI263783)
鞘茎点霉属一种 <i>Coleophoma</i> sp.	苏丹 Sudan(IMI 284336)
近缘弯孢 <i>Curvularia affinis</i>	美国 USA
棒状弯孢 <i>Curvularia clavata</i>	印度 India(IMI 148984)
狗尾弯孢 <i>Curvularia penniseti</i>	美国 USA
帚梗柱孢霉(变种) <i>Cylindrocladium scoparium</i> var. <i>brasiliense</i>	印度 India
无性茎点霉 <i>Didymella exigua</i>	特立尼达岛 Trinidad、美国 USA
穗状德氏霉 <i>Drechslera spicifera</i>	苏丹 Sudan
长球突脐孢 <i>Exserohilum prolatum</i>	美国 USA
尖细镰刀菌 <i>Fusarium acuminatus</i>	澳大利亚 Australia(IMI 266133)
木贼镰刀菌 <i>Fusarium equiseti</i>	印度-苏丹 India-Sudan(IMI 284344)
禾谷镰刀菌 <i>Fusarium graminearum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 266133)
串珠镰刀菌 <i>Fusarium moniliforme</i>	苏丹 Sudan(IMI 284342)
尖孢镰刀菌 <i>Fusarium oxysporum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 288317)
茄属镰刀菌 <i>Fusarium solani</i>	澳大利亚 Australia(IMI 270062)
硫色镰刀菌 <i>Fusarium sulphureum</i>	印度 India(IMI 297053)
镰刀菌属一种 <i>Fusidium</i> sp.	南非 South Africa(IMI 318345)
粉红链孢粘帚霉 <i>Gliocladium roseum</i>	澳大利亚 Australia(IMI 278745)
苹果炭疽病菌 <i>Glomerella cingulata</i>	斯里兰卡 Sri Lanka(IMI 264392)
长孺孢菌属一种 <i>Helminthosporium</i> sp.	马来西亚 Malaysia
凤眼莲小球腔菌 <i>Leptosphaeria eichhorniae</i>	多米尼加共和国 Dominican Rep.、巴拿马 Panama
小球腔菌属一种 <i>Leptosphaerulina</i> sp.	美国 USA
单一乌霉 <i>Memnoniella subsimplex</i>	美国 USA
凤眼莲顶孢哈氏霉 <i>Monosporium eichhorniae</i>	中国台湾 Taiwan
塔森球腔菌 <i>Mycosphaerella tassiana</i>	美国 USA
露湿漆斑菌 <i>Myrothecium roridum</i>	印度 India、菲律宾 Philippines、泰国-缅甸 Thailand-Myanma(IMI9771)、马来西亚 Malaysia(IMI 277583)
烟色盘多毛孢菌 <i>Pestalotiopsis adusta</i>	台湾-香港 Taiwan-Hong Kong(IMI 119544)
棕榈拟盘多毛孢菌 <i>Pestalotiopsis palmarum</i>	印度 India(IMI 148983)
高粱茎点霉 <i>Phoma sorghina</i>	苏丹-澳大利亚 Sudan-Australia(IMI 288313 , 288311 , 288312 , 288315 , 333325)
大茎点霉属一种 <i>Phoma</i> sp.	美国 USA
叶点霉属一种 <i>Phyllosticta</i> sp.	尼日利亚 Nigeria(IMI 327627 , 327628)
四胞斯氏霉 <i>Spegazzinia tessarthra</i>	苏丹 Sudan(IMI 284335)
膨胀匐柄霉 <i>Stemphylium vesicarium</i>	美国 USA
担子菌亚门 Basidiomycotina	
凤眼莲黑粉霉 <i>Doassansia eichhorniae</i>	多米尼加共和国 Dominican Rep.
无节微皮伞 <i>Marasmiellus inoderma</i>	印度 India
凤眼莲孢霉 <i>Mycleptodiscus terrestris</i>	美国 USA
褐色丝核菌 <i>Rhizoctonia oryzae-sativae</i>	澳大利亚 Australia(IMI 289087)
立枯丝核菌 <i>Rhizoctonia solani</i>	印度 India、巴拿马 Panama、泰国 Thailand、美国 USA
丝核菌属一种 <i>Rhizoctonia</i> sp.	印度 India、美国 USA
木伏革菌 <i>Thanatephorus cucumeris</i>	中国大陆 China、中国台北-印度 Taiwan-India(IMI 3075)
灰梨胶膜菌 <i>Tulasnella grisea</i>	印度尼西亚 Indonesia(爪哇 Java)
凤眼莲锈病菌 <i>Uredo eichhorniae</i>	阿根廷 Argentina、巴西 Brazil、多米尼加共和国 Dominican Rep.
假菌界 Chromista	
腐霉属一种 <i>Pythium</i> sp.	美国 USA

1) 国际真菌研究所分离的参考菌株编号 International Mycological Institute isolate reference number

4.2 种群生态学

凤眼莲的入侵、爆发、以及对凤眼莲的治理和控制归根结底都是在种群水平上发生的。纵观凤眼莲在各地引种的历史,总要经过一系列的动态变化过程。一般看来,凤眼莲在各大洲间被引种已有100年左右的历史,凤眼莲入侵到每个国家的历史大概都有50年以上,入侵一个小的地区,小的流域,大概需要10~20年的时间。而每一次入侵都包括引入、定居、扩散、爆发等生态过程,这其中的影响因素主要包括:1)气候因素:气候波动的年际变化、大的气象灾难事件,以及洪涝、河流干涸等;2)人为因素:人们对凤眼莲种群的干扰、工农业生产对河流水质的干扰、以及人类生活对水域环境的干扰等;3)观念因素:人们对凤眼莲认识观念往往是随着凤眼莲种群规模的不断扩大而不断转变的,从初期的观赏、随意引进,到充分利用,大力推广,再到目前的入侵控制。因此,从纵向的历史角度和横向的地理尺度来探讨分析凤眼莲种群的入侵动态,可以探索凤眼莲入侵的一般规律。

基于小环境的尺度来研究凤眼莲种群动态的文章并不多见,因此,从影响凤眼莲种群的具体生态因子出发,可以进一步研究凤眼莲种群爆发的生态机制。生态系统中的生物因子,也是值得考虑的,对于凤眼莲,尚需要研究凤眼莲种群进入新的生境后与初级消费者,或其它植物物种间种群动态变化关系。有研究表明(Elliot *et al.*, 2000),外来植物入侵并得以爆发与入侵地缺乏天敌有关,由于缺乏天敌,入侵植物不需要耗费能量制造防御物质,所有能量可以用来营养生长和繁殖。

从宏观尺度上,可以研究凤眼莲种群的动态及分布格局,并可进一步建立预警模型。Verma等(2003)利用卫星遥感系统研究了印度班加罗尔城北部6条河流中凤眼莲种群覆被的变化,通过卫星遥感数据的年际(1988~2001)变化,发现凤眼莲种群在逐年扩展。进一步的研究调查发现凤眼莲种群的增加和工农业污水的排放直接相关。通过遥感监测,可以预测凤眼莲最先成功入侵的生态地区(Verma *et al.*, 2003)。另外,通过研究气候变化对凤眼莲种群动态的影响,可以建立基于气候变化的预警模型。

从全球气候变化的角度分析,大气CO₂浓度的增加、全球变暖,湿地退化等都会影响凤眼莲种群的波动。凤眼莲是C₃植物,全球CO₂增加,会增加C₃植物的光合作用(Polley *et al.*, 1997)。因此,研究

大气成份的变化对凤眼莲的影响,以及凤眼莲大量生长对大气成份的影响,是探讨凤眼莲入侵的另一个新的思路。另外,全球变暖,无疑拓展了适宜于热带亚热带的凤眼莲的分布区,因此,入侵植物的动态分布格局在很大程度上可以对气候的变化作出反应。此外,气候的变化还可能改变凤眼莲的繁殖模式,尤其是气候变化所导致的水位变化可能使凤眼莲的有性繁殖变得更为普遍,这只是一种预测,仍需实验研究。

4.3 生态系统的影响及其机制

虽然一些学者研究了凤眼莲对水生生物多样性的影响(Sen *et al.*, 1990; Bailey & Litterick, 1993; Bechara, 1996; deNeiff & Carigana, 1997; Thomaz *et al.*, 1999; de Marco *et al.*, 2001; Masifwa *et al.*, 2001; Aloo, 2003; Arora & Mehra, 2003; Toft *et al.*, 2003),但往往也只限于表面现象,很少从物质循环和能量流动的角度研究生物多样性发生改变的机制。另外,从生态系统的干扰和生态位理论可以研究凤眼莲入侵成功的机理。凤眼莲的入侵始终都有人类活动的参与,Gadgil和Vartak(1976)认为适应于干扰生境重新群集的植物趋向于快速生长,短期存活,这些植物的种子很小,并且可以传播很远,能够在广大的范围内重新存活,特别对于具有无性繁殖的凤眼莲,它正适宜于受到人为污染的河流生境中,并且,增加人类干扰,会使生长率和周转率增大(Lovelock, 1990)。

4.4 控制方法

目前虽然有关控制凤眼莲的技术和方法多种多样,但是相对于凤眼莲的不断扩散和入侵仍显得力不从心。而对于如何控制凤眼莲,各国学者的观点也莫衷一是。综合目前机械的、化学的、生物的控制方法,利用生物技术对凤眼莲进行控制应当是值得推崇的。但是单纯的生物技术控制仍然面临科学性、可行性等方面的问题,也尚待解决。

利用水葫芦象甲、叶蛾等天敌控制凤眼莲在很多地方取得了成功,虽然在一些地方尚缺乏水葫芦象甲的释放技术,但它仍然被认为具有低投入、低风险、高收效、可持续等优点,从很大程度上弥补了机械打捞高成本、低收效的不足,也避免了使用化学除草剂控制凤眼莲对环境的负面影响。但是,利用天敌是不能够彻底根除凤眼莲的。理论上,凤眼莲种群的动态变化与天敌种群的动态变化应当符合捕食模型(Lotka-Volterra 捕食者-猎物模型)的双峰波动规律,当凤眼莲种群爆发时,随后会导致天敌昆虫数

量的大量增加,进而使得凤眼莲种群数量下降,但是,天敌昆虫由于食物缺乏也会大量死亡。在进化过程中,捕食者不会对被捕食者过捕(Slobodkin, 1968),并且,自然界中,凤眼莲与天敌间的种群动态关系还受到其它许多因素的影响,包括气候、环境、以及其它生物等。在有天敌、病菌等生物控制技术的压力下,凤眼莲种群会呈现波动规律,但是,凤眼莲种群在多大程度上波动,都受到外界环境条件和可获取资源的影响。捕食者或寄生者是否能够调节植物种群的大小,并在多大程度上调节种群大小,都是值得研究的。有研究表明,有些捕食者只是利用了超出环境所能支持的部分植物个体(Mackenzie *et al.*, 1998),而植物种群剩余部分的限制因子可能是水生环境资源、可生长空间、以及气候等其它因素,但有关凤眼莲种群在天敌释放条件下的动态变化的研究,很少涉及捕食规律、模型的探讨。另外,研究凤眼莲种群在生物控制条件下是如何调控能量分配的也具有理论意义,因为一方面它要维持自身种群的发展,另一方面要耗费能量于天敌或制造防御物质,并且在有性繁殖和无性繁殖间,以及生活史等方面都存在权衡的变化。这些研究很大程度上可以用来衡量生物控制技术的成功与否,并可提供理论指导。

当然,利用天敌控制凤眼莲也存在潜在的生态风险。在受到凤眼莲入侵的国家,一般都没有凤眼莲的天敌,很多都是从南美原产地引入。天敌的食性是否专一,在长期的适应过程中,食性是否会发生改变,这都值得探讨。因此,在进行生物控制时,尚需要考虑引入新天敌或致病菌所具有的潜在生态风险,需要进行小规模实践,并要考虑它的控制效果及其成本,盲目地引进天敌是不可取的。当然,由于凤眼莲的大量爆发,可能会影响当地害虫的种群动态、生活史,进而破坏了当地生态系统的平衡,也是值得研究和关注的。

单纯依靠生物控制是不能够根除凤眼莲的,它还需要结合其它的控制方法和策略。普遍的观点认为,凤眼莲是由于河流、水体受到人为污染以后才导致入侵爆发的,也有很多关于凤眼莲生长与河流富营养化关系的研究(Reddy *et al.*, 1989; 1991; Moorhead *et al.*, 1990; Carignan & Neif, 1994; Xie & Yu, 2003)。然而,河流污染的日趋严重并不是凤眼莲爆发的唯一关键因素,凤眼莲作为一种世界恶性杂草,仍有着它自身强大的入侵力,它的生态适应范围很广,在很少受到人为干扰的清澈河流里,它仍然可以

生长,并覆盖水面,形成单一优势群落。因此,控制凤眼莲不但要考虑外界环境的可入侵性,还要考虑凤眼莲本身所具有的入侵力。治理水质污染和生物控制凤眼莲生长相结合才能综合控制凤眼莲。

4.5 综合治理

当凤眼莲建立种群以后,彻底根除凤眼莲往往是不现实的。单方面施用物理的、化学的、或生物的控制方法看起来也是不可持续的(Sinkala *et al.*, 2002),一方面凤眼莲具有很强的恢复能力,它的种子在5~20年后仍然具有萌发力(Sinkala *et al.*, 2002)。在乌干达,1995年利用水葫芦象甲成功消灭了凤眼莲,但是在2000年由于种子的萌发又导致凤眼莲的大规模爆发(IOBC/IMPECCA, 2001)。因此, Sinkala等(2002)认为减少凤眼莲的分蘖繁殖比根除更有效。

如何控制凤眼莲,仅仅从表面上根除往往达不到预期效果。凤眼莲的爆发与工、农业的污染排放以及生活污水的排放有关(Sinkala *et al.*, 2002)。因此,控制河流的点源、面源污染是控制凤眼莲爆发的根本(Howard & Harley, 1998)。首先要控制工业及养殖场等点源污染的排放,对污水进行净化处理(Sinkala *et al.*, 2002)。一方面需要进一步完善污水排放政策,加强政府监督力度;另一方面也要通过经济杠杆的调控,以经济的方式奖励或调动企业对所排放污水净化的积极性(李博等, 2004);另外,需要加强公民的环保意识的教育,真正认识到凤眼莲入侵的危害。对于面源污染(Zulu *et al.*, 2000),主要是农田化肥、农药的大量施用,减少化工产品的施用,建立可持续的生态型农业应当是当前农业发展的方向。其次,控制凤眼莲需要对整个流域系统进行宏观调控(Sinkala *et al.*, 2002)强化流域管理,即协调上游和下游之间的河流管理,注重源头控制,尽量避免凤眼莲漂移。另外,河网密布、网箱养鱼、河道堵塞都是造成凤眼莲定居爆发的重要原因,保持主干河流和航运河流的通畅可以很好地降低凤眼莲的定居,对于村镇小河流、农田沟渠定期清理河床,减少水体大型挺水植物是很有必要的。除多方面采取控制凤眼莲的措施外,还要积极开展凤眼莲的转化利用研究(见3.1节),尽量弥补凤眼莲造成的经济损失(Sinkala *et al.*, 2002)。

5 结论

凤眼莲的危害在非洲、亚洲、北美洲、大洋洲、甚至包括原产地南美洲,以及欧洲的部分地区都变得

日趋明显。62 个国家和地区都面临着或正在进行着与凤眼莲的斗争。这期间不断有新的方法、新的治理措施出现,一定程度上对凤眼莲起到控制作用。凤眼莲一直是一个具有争议的植物(Dhillon, 2000),一方面,认为凤眼莲可以净化水质,不断盲目引进凤眼莲,另一方面,认为凤眼莲是一种严重的入侵杂草。而普通社区居民则在利用其养猪、喂鸭的同时,也深受凤眼莲堵塞河道带来捕鱼、航运等多方面的不便影响。

在当今各国寻求可持续发展道路的同时,控制凤眼莲也需要一个兼顾生态、经济、社会等多方面的可持续发展的方法。综合目前治理、控制凤眼莲的成功经验和方法,生物控制确实具有良好的应用前景,被视为一种可持续的控制方法(Howard & Harley, 1998)。如果利用得当,生物控制是相对安全的,不会对当地环境造成第二次灾难。在控制凤眼莲的同时,还需要从凤眼莲入侵爆发的机理出发,减少河流污染的排放,从宏观尺度上对河流水系进行流域管理,突破行政区划界限,建立地理尺度上的凤眼莲宏观控制体系。

参 考 文 献

- Abbasi, S. A. & E. V. Ramasamy. 1996. Utilization of biowaste solids by extracting volatile fatty acids with subsequent conversion to methane and manure. In: Proceedings of the twelfth international conference on solid waste technology and management. Philadelphia: Publishers Association USA. Chapter 4: 1 ~ 8.
- Abbasi, S. A. & P. C. Nipanay. 1986. Infestation by aquatic weeds of the fern genus *Salvinia*: its status and control. *Environmental Conservation*, **13**: 235 ~ 241.
- Abbasi, S. A. 1998. Weeds of despair and hope. In: Abbasi, S. A. ed. *Wetlands of India*. Vol. III. New Delhi: Discovery Publishing House. 12 ~ 21.
- Ajmal, M., M. A. Khan & A. A. Nomani. 1985. Distribution of heavy metals in plants and fish of the Yamuna River (India). *Environmental Monitoring and Assessment*, **5**: 361.
- Akagi, H., O. Malm & Y. Kinjo. 1995. Methylmercury pollution in the Amazon, Brazil. *The Science of the Total Environment*, **75**: 85 ~ 95.
- Aloo, P. A. 2003. Biological diversity of the Yala Swamp lakes, with special emphasis on fish species composition, in relation to changes in the Lake Victoria Basin (Kenya): threats and conservation measures. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 905 ~ 920.
- Alpert, P., E. Bone & C. Holzafel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Urban & Fischer Verlag*, **3**: 52 ~ 66.
- Arora, J. & N. K. Mehra. 2003. Species diversity of planktonic and epiphytic rotifers in the backwaters of the Delhi segment of the Yamuna River, with remarks on new records from India. *Zoological Studies*, **42**: 239 ~ 247.
- Baer, R. G. & P. C. Quimby Jr. 1982. Some natural enemies of the native moth *Arzana densa* Walker on water hyacinth. *Journal of the Georgia Entomological Society*, **17**: 321 ~ 327.
- Bailey, R. G. & M. R. Litterick. 1993. The macroinvertebrate fauna of water hyacinth fringes in the Sudd swamps (River Nile, southern Sudan). *Hydrobiologia*, **250**: 97 ~ 103.
- Baldy, V., M. O. Gessner & E. Chauvet. 1995. Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos*, **74**: 93 ~ 102.
- Barreto, R., R. Charudattan, A. Pomella & R. Hanada. 2000. Biological control of neotropical aquatic weeds with fungi. *Crop Protection*, **19**: 697 ~ 703.
- Barrett, S. C. H., C. G. Echert & B. C. Husband. 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. *Aquatic Botany*, **44**: 105 ~ 145.
- Battle, J. M. & T. B. Mihuc. 2000. Decomposition dynamics of aquatic macrophytes in the lower Atchafalaya, a large floodplain river. *Hydrobiologia*, **418**: 123 ~ 136.
- Bazzaz, F. A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: Mooney, H. A. & J. A. Drake eds. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. New York: Springer. 96 ~ 110.
- Bechara, J. A. 1996. The relative importance of water quality, sediment composition and floating vegetation in explaining the macrobenthic community structure of floodplain lakes (Parana River, Argentina). *Hydrobiologia*, **333**: 95 ~ 109.
- Beshir, M. O. & F. D. Bennett. 1985. Biological control of water hyacinth on the White Nile, Sudan. In: Delfosse, E. S. ed. *Proceedings of the VI international symposium on biological control of weeds*. Ottawa: Agriculture Canada. 491 ~ 496.
- Boyd, C. E. 1969. The nutritive value of three species of water weeds. *Economic Botany*, **23**: 123 ~ 127.
- Brinson, M. M., A. E. Lugo & S. Brown. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**: 123 ~ 161.
- Buker, G. E. 1982. Engineers vs. Florida's green menace. *The Florida Historical Quarterly*. 413 ~ 427.
- Carignan, R. & J. J. Neif. 1994. Limitation of water hyacinth by nitrogen in subtropical lakes of the parana floodplain (Argentina). *Limnology and Oceanography*, **39**: 439 ~ 443.
- van Center, T. D., T. K. & M. P. Hill. 2001. Can competition experiments be used to evaluate the potential efficacy of new water hyacinth biological control agents? In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. *Biological and integrated control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes**. Canberra: ACIAR Press. 77 ~ 81.
- Charudattan, R. & Y. Lin. 1974. Isolates of *Penicillium*, *Aspergillus* and *Trichoderma* toxic to aquatic plants. *Hyacinth Control Journal*, **12**: 70 ~ 73.

- Charudattan, R., D. E. McKinney, H. A. Cordo & A. Silveira-Guido. 1976. *Uredo eichhorniae*, a potential biocontrol agent for water-hyacinth. In: Freeman, T. E. ed. Proceedings of the IV international symposium on biological control of weeds. University of Florida: Gainesville. 210 ~ 213.
- Chikwenhere, G. P. & S. Vestergaard. 2001. Potential effects of *Beauveria bassiana* (Balsmo) Vuillemin on *Neochetina bruchi* Hustache (Coleoptera: Curculionidae), a biological control agent of water hyacinth. *Biological Control*, **21**: 105 ~ 110.
- Chikwenhere, G. P. 2001. Current strategies for the management of water hyacinth on the Manyame river system in Zimbabwe. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. Biological and integrated control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 105 ~ 108.
- Chua, H. 1998. Bio-accumulation of environmental residues of rare earth elements in aquatic flora *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. in Guangdong Province of China. *The Science of the Total Environment*, **214**: 79 ~ 85.
- Cilliers, C. J. 1991. Biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **37**: 207 ~ 217.
- Cook, C. D. K. 1985. Range extensions of aquatic vascular plant species. *Journal of Aquatic Plant Management*, **23**: 1 ~ 6.
- Cook, C. D. K. 1990. *Aquatic plant book*. Amsterdam: SPB Academic Publishing. 1 ~ 7.
- Cornwell, D. A., J. Zoltek Jr., C. D. Patrinely, T. D. Furman & J. L. Kim. 1977. Nutrient removal by water hyacinths. *Journal of the Water Pollution Control Federation*, **49**: 57 ~ 65.
- Couch, R. W. & E. N. Nelson. 1982. Effects of 2,4-D on non-target species in Kerr Reservoir. *Journal of Aquatic Plant Management*, **20**: 8 ~ 11.
- Crawford, D. J. & E. Landolt. 1995. Allozyme diversity among species of Lemnaceae *Wolffia*. *Plant Systematics and Evolution*, **197**: 59 ~ 69.
- de Groote, H., O. Ajuonu, S. Attignon, R. Djessou & P. Neuenschwander. 2003. Economic impact of biological control of water hyacinth in Southern Benin. *Ecological Economics*, **45**: 105 ~ 117.
- de Marco, P., M. A. R. Araujo, M. K. Barcelos & M. B. L. dos Santos. 2001. Aquatic invertebrates associated with the water-hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in an eutrophic reservoir in tropical Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **36**: 73 ~ 80.
- de Neiff, A. P. & R. Carignan. 1997. Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Parana River floodplain. *Hydrobiologia*, **345**: 185 ~ 196.
- Denny, P. 1985a. Wetland vegetation and associated plant life-forms. In: Denny, P. ed. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. 1 ~ 18.
- Denny, P. 1985b. Submerged and floating-leaved aquatic macrophytes (euhydrophytes). In: Denny, P. ed. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. 19 ~ 42.
- Dhillon, G. S. 2000. Water hyacinth: a paradoxical plant. *Agriculture Tribune*, Chandigarh, India. From: <http://www.tribuneindia.com/2000/20001120/agro.htm>.
- Diao, Z. S. (刁正俗). 1989. *Aquatic weeds in China*. Chongqing: Chongqing Press. (in Chinese)
- Ding, J. Q. (丁建清), R. Wang (王韧), N. Y. Wang (王念英), W. D. Fu (付卫东) & Z. Q. Chen (陈志群). 1998a. Effects of 3 herbicides on mortality of eggs, larvae, pupae and adults of water hyacinth weevil, *Neochetina eichhornia* Warner (Col.: Curculionidae). *Chinese Journal of Biological Control (中国生物防治)*, **14**: 7 ~ 10.
- Ding, J. Q. (丁建清), R. Wang (王韧) & W. D. Fu (付卫东). 1998b. Control effect of herbicides on the growth of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Acta Phytophylacica Sinica (植物保护学报)*, **25**: 373 ~ 374. (in Chinese with English abstract)
- Ding, J. Q. (丁建清). 1995. Biological control: important agent of weeds integrated control. *Journal of Weed Science (杂草学报)*, **9**: 60 ~ 64. (in Chinese)
- Ding, J. Q., R. Wang, W. D. Fu & G. L. Zhang. 2001. Water hyacinth in China: its distribution, problems and control status. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. *Biological and integrated control of water hyacinth, Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 29 ~ 32.
- Draxl, R., K. E. Neugebauer, F. J. Zieris & W. Huber. 1991. Comparison of the ecological effects of diquat on laboratory multi-species and outdoor freshwater systems. *Verhandlungen International Vereinigung of Limnologie*, **24**: 2269 ~ 2271.
- Elliot, S. L., M. W. Sabelis, A. Janssen, Leo P. S. van der Gest, Ellen A. M. Beerling, & J. Franssen. 2000. Can plants use entomopathogens as bodyguards? *Ecology Letters*, **3**: 228 ~ 235.
- Eriksson, O. 2000. Seed dispersal and colonization ability of plants-assessment and implications for conservation. *Folia Geobotanica*, **35**: 115 ~ 123.
- Ernst, W. H. O., J. A. C. Verkleij & H. Schat. 1992. Metal tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica*, **41**: 229 ~ 248.
- Evans, H. C. & R. H. Reeder. 2001. Fungi associated with *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) in the upper Amazon basin and prospects for their use in biological control. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. *Biological and integrated control of water hyacinth, Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 62 ~ 70.
- Fayad, Y. H., A. A. Ibrahim, A. A. El-Zoghby & F. F. Shalaby. 2001. Ongoing activities in the biological control of water hyacinth in Egypt. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. *Biological and integrated control of water hyacinth, Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 43 ~ 46.
- Fernando, C. L. & S. H. Fernando. 1994. Subcellular localization

- of copper and partial isolation of copper proteins in roots from rice plants exposed to excess copper. *Australian Journal of Plant Physiology*, **21**: 427 ~ 436.
- Fleckner, W. 1991. Effects of herbicides on target and non-target organisms in aquatic systems. *Verhandlungen International Vereinigung of Limnologie*, **24**: 22 ~ 76.
- Forno, I. W. & A. D. Wright. 1981. The biology of Australian weeds: 5. *Eichhornia crassipes*. *Journal of the Australia Institute of Agricultural Sciences*, **47**: 21 ~ 28.
- Gadgil, M. & V. D. Vartak. 1976. The sacred groves of western Ghats in India. *Economic Botany*, **30**: 152 ~ 160.
- Gajalakshmi, S. & S. A. Abbasi. 2002. Effect of the application of water hyacinth compost/vermicompost on the growth and flowering of *Crossandra undulataefolia*, and on several vegetables. *Biore-source Technology*, **85**: 197 ~ 199.
- Gajalakshmi, S., E. V. Ramasamy & S. A. Abbasi. 2001a. Potential of two epigeic and two anecic earthworm species in vermicomposting water hyacinth. *Bioresource Technology*, **76**: 177 ~ 181.
- Gajalakshmi, S., E. V. Ramasamy & S. A. Abbasi. 2001b. Assessment of sustainable vermiconversion of water hyacinth at different reactor efficiencies employing *Eudrilus eugeniae*. *Biore-source Technology*, **80**: 131 ~ 135.
- Goodland, R. 1995. Uganda: owen falls hydroproject: an environmental reconnaissance of the water hyacinth problem. Washington: World Bank Publisher. 23.
- Gopal, B. & K. P. Sharma. 1981. Water-hyacinth (*Eichhornia crassipes*) the most troublesome weed in the world. Delhi: Hindasi Publisher. 128.
- Grace, J. B. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, **44**: 159 ~ 180.
- Gray, A. J. 1986. Do invading species have definable genetic characteristics? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **314**: 655 ~ 672.
- Guimarães, J. R. D., M. Meili, L. D. Hylander, E. de Castro Silva, M. Roulet, J. B. N. Mauro & R. A. de Lemos. 2000. Mercury net methylation in five tropical flood plain regions of Brazil: high in the root zone of floating macrophyte mats but low in surface sediments and flooded soils. *The Science of the Total Environment*, **261**: 99 ~ 107.
- Gupta, S. C. & P. B. Goldsbrough. 1991. Phytochelatin accumulation and cadmium tolerance in selected tomato cell lines. *Plant Physiology*, **97**: 306 ~ 312.
- Hamdoun, A. M. & K. B. El Tigani. 1977. Weed problems in the Sudan. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **23**: 190 ~ 194.
- Harley, K. L. S. 1990. The role of biological control in management of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. *Biocontrol News and Information*, **11**: 11 ~ 22.
- Hill, M. P. & C. J. Cilliers. 1999. A review of the arthropod natural enemies, and factors that influence their efficacy, in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach (Pontederiaceae), in South Africa. *African Entomology*, **1**: 103 ~ 112.
- Hill, M. P. & T. Olckers. 2001. Biological control initiatives against water hyacinth in South Africa: constraining factors, success and new courses of action. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. *Biological and integrated control of water hyacinth, Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 33 ~ 38.
- Holms, L. G., D. L. Plucknett, J. V. Pancho & J. P. Herbig. 1977. The world's worst weeds: distribution and biology. 18th edn. Honolulu: Hawaii University Press. 609.
- Howard, G. W. & K. L. S. Harley. 1998. How do floating aquatic weeds affect wetland conservation and development? How can these effects be minimised? *Wetlands Ecology and Management*, **5**: 215 ~ 225.
- Howard-Williams, C. & J. J. Gaudet. 1985. The structure and functioning of African swamps. In: Denny, P. ed. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. 153 ~ 175.
- Howard-Williams, C. & K. Thompson. 1985. The conservation and management of African wetlands. In: Denny, P. ed. *The ecology and management of African wetland vegetation*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. 203 ~ 230.
- Hutchinson, G. E. 1975. A treatise on limnology. Vol. III. In: Edmonson, Y. H. ed. *Limnological botany*. New York: John Wiley & Sons Incorporated. 231.
- Imaoka, T. & S. Teranishi. 1988. Rates of nutrient uptake and growth of the water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Mart. Solms.). *Water Resource*, **22**: 943 ~ 951.
- Indra, R. & K. V. Krishnamurthy. 1984. Allelopathic control of water hyacinth. In: Thiagarajan, G. ed. *Proceedings of the international conference on water hyacinth*. Hyderabad, India: United Nations Environment Programme. 936 ~ 943.
- International Organization for Biological Control / International Mycoherbicide Programme for *Eichhornia crassipes* Control in Africa (IOBC/IMPECCA). 2001. Newsletter. Montpellier: IOBC Publisher. 22 ~ 25.
- Irving, N. S. & M. O. Beshir. 1982. Introduction of some natural enemies of water hyacinth to the White Nile, Sudan. *Tropical Pest Management*, **28**: 20 ~ 26.
- Joyce, J. C. 1993. Chemical control. *Lake Line*, **13**: 44 ~ 47.
- Julien, M. H. & M. W. Griffiths. 1998. *Biological control of weeds: a world catalogue of agents and their target weeds* (Fourth Edition). Wallingford: CAB International Publishing. 223.
- Julien, M. H. 1992. *Biological control of weeds, a world catalogue of agents and their target weeds*. Wallingford: CABI Publishing. 186.
- Julien, M. H., K. L. S. Harley, A. D. Wright, C. J. Cilliers, M. P. Hill, T. D. Center, H. A. Cordo & A. F. Cofrancesco. 1996. International cooperation and linkages in the management

- of water hyacinth with emphasis on biological control. In: Moran, V.C. & J.H. Hoffmann eds. Proceedings of the IX international symposium on biological control of weeds, 19 – 26 January 1996, Stellenbosch, South Africa. Cape Town: University Publishing. 273 ~ 282.
- Julien, M.H., M.W. Griffiths & J.N. Stanley. 2001. Biological control of water hyacinth 2. The moths *Niphograpta albiguttalis* and *Xubida infusellus*: biologies, host ranges, and rearing, releasing and monitoring techniques for biological control of *Eichhornia crassipes*. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research Press. 60 ~ 91.
- Kathiresan, R.M. 2000. Allelopathic potential of native plants against water hyacinth. *Crop Protection*, **19**: 705 ~ 708.
- Kauraw, L.P. & V.M. Bhan. 1994. Efficacy of cassytha powder to water hyacinth and marigold to *Parthenium* population. *Weed News*, **1**(2): 3 ~ 6.
- Kehrig, H., O. Malm, H. Akagi, J.R.D. Guimaraes & J.P.M. Torres. 1998. Methylmercury in fish and hair samples from the Balbina Reservoir, Brazilian Amazon. *Environmental Research*, **77**: 84 ~ 90.
- Lach, L., D.K. Britton, R.J. Rundell & R.H. Cowie. 2000. Food preference and reproductive plasticity in an invasive freshwater snail. *Biological Invasions*, **2**: 279 ~ 288.
- Lakshman, G. 1987. Ecotechnological opportunities for aquatic plants a survey of utilization options. In: Reddy, K.R. & W. H. Smith eds. Aquatic plants for water treatment and resource recovery. Orlando, Florida: Magnolia Publishing Incorporated. 49 ~ 68.
- Les, D.H. 1988. Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **75**: 819 ~ 835.
- Li, B. (李博) & J.K. Chen (陈家宽). 2002. Ecology of biological invasions: achievements and challenges. *World Science-Technology Research & Development (世界科技研究与发展)*, **24**(2): 26 ~ 36. (in Chinese with English abstract)
- Li, B. (李博), C.Z. Liao, L. Gao, Y.Q. Luo & Z.J. Ma. 2004. Strategic management of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), an invasive alien plant. *Journal of Fudan University (复旦大学学报)*, **43**: 267 ~ 274. (in Chinese with English abstract)
- Lind, O.T. & L.O. Davalos-Lind. 2002. Interaction of water quantity with water quality: the Lake Chapala example. *Hydrobiologia*, **467**: 159 ~ 167.
- Liu, J.Q. (刘嘉麒), J.Z. Deng (邓加忠) & H. Wang (王红). 1996. Controlling water hyacinth wild-growing research with natural enemy. *Yunnan Environmental Science (云南环境科学)*, **15**: 11 ~ 14. (in Chinese with English abstract)
- Lovelock, J.E. 1990. Hands up for Gaia hypothesis. *Nature*, **344**: 100 ~ 102.
- Lugo, A., L.A. Bravo-Inclán, J. Alcocer, M.L. Gaytán, Ma. G. Oliva, Ma. del R. Sánchez, M. Chávez & G. Vilaclara. 1998. Effect on the planktonic community of the chemical program used to control water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Guadalupe Dam, Mexico. *Aquatic Ecosystems Health and Management*, **1**: 333 ~ 343.
- Mackenzie, A., A.S. Ball & S.R. Virdee. 1998. Instant notes in ecology. Oxford: BIOS Scientific Publishers Limited. 111 ~ 116.
- Mahujchariyawong, J. & S. Ikeda. 2001. Modelling of environmental phytoremediation in eutrophic river — the case of water hyacinth harvest in Tha-chin River, Thailand. *Ecological Modelling*, **142**: 121 ~ 134.
- Malm, O., J.R.D. Guimaraes, M.B. Castro, W.R. Bastos, J. P. Viana & W.C. Pfeiffer. 1997. Follow-up of mercury levels in fish, human hair and urine in the Madeira and Tapajós basins, Amazon, Brazil. *Water Air Soil Pollution*, **97**: 45 ~ 51.
- Malm, O., W.C. Pfeiffer, C.M.M. Souza & R. Reuther. 1990. Mercury pollution due to gold mining in the Madeira river basin, Brazil. *Ambio*, **19**: 11 ~ 15.
- Masifwa, W.F., T. Twongo & P. Denny. 2001. The impact of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms on the abundance and diversity of aquatic macroinvertebrates along the shores of northern Lake Victoria, Uganda. *Hydrobiologia*, **452**: 79 ~ 88.
- Mazen, A.M.A. & O.M.O. El. Maghraby. 1997. Accumulation of cadmium, lead and strontium and a role of calcium oxalate in water hyacinth tolerance. *Biologia Plantarum*, **40**: 411 ~ 417.
- McVea, C. & C.E. Boyd. 1975. Effects of water hyacinth cover on water chemistry, phytoplankton and fish in ponds. *Journal of Environmental Quality*, **4**: 375 ~ 378.
- Mehra, A., M.E. Farago & D.K. Banerjee. 2000. A study of *Eichhornia crassipes* growing in the overbank and floodplain soils of the river Yamuna in Delhi, India. *Environmental Monitoring and Assessment*, **60**: 25 ~ 45.
- Meikle, W.G., R.H. Markham, C. Nansen, N. Holst, P. Degbey, K. Azoma & S. Korie. 2002. Pest management in traditional maize stores in West Africa: a farmer's perspective. *Journal of Economic Entomology*, **95**: 1079 ~ 1088.
- Melendez, A.L., R.L. Kepner Jr., J.M. Balczon & J.R. Pratt. 1993. Effects of diquat on freshwater microbial communities. *Archives and Environmental Contamination and Toxicology*, **25**: 95 ~ 101.
- Mishra, B.K., A.K. Sahu & K.C. Pani. 1988. Recycling of aquatic weed, water hyacinth and animal wastes in the rearing of Indian major carps. *Aquaculture*, **68**: 59 ~ 64.
- Mitchell, D.S. 1978. Aquatic weeds in Australian inland waters. Canberra: Australian Government Publishing Service. 189.
- Mitchell, D.S. 1985. African aquatic weeds and their management. In: Denny, P. ed. The ecology and management of African wetland vegetation. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers. 177 ~ 202.
- Moorhead, K.K., D.A. Graetz & K.R. Reddy. 1990. Water hyacinth growth in anaerobic digester effluents. *Biological Wastes*, **34**: 91 ~ 99.

- Moorhouse, T. M., P. Agaba & T. J. McNabb. 2001. Recent efforts in biological control of water hyacinth in the Kagera river headwaters of Rwanda. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. Biological and integrated control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research Press. 39 ~ 42.
- Neumann, D., O. Lichtenberger, D. Gunther, K. Tschiersch & L. Nover. 1994. Heat-shock proteins induce heavy-metal tolerance in higher plants. *Planta*, **194**: 360 ~ 367.
- Ogutu-Ohwayo, R., R. E. Hecky, A. S. Cohen & L. Kaufman. 1997. Human impacts on the African Great Lakes. *Environmental Biology of Fishes*, **50**: 117 ~ 131.
- Pandey, D. K. 1996. Phytotoxicity of sesquiterpene lactone parthenin on aquatic weeds. *Journal of Chemical Ecology*, **22**: 151 ~ 160.
- Pandey, D. K., L. P. Kaurav & V. M. Bhan. 1993. Inhibitory effect of *Parthenium* (*Parthenium hysterophorus* L.) residue on growth of water hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.]. *Journal of Chemical Ecology*, **19**: 2663 ~ 2670.
- Pang, J. H. (庞金华), R. Z. Shen (沈瑞芝) & P. H. Cheng (程平宏). 1997. The tolerant limit of three hydrophytes to COD and their purification abilities. *Agro-Environmental Protection (农业环境保护)*, **16**: 209 ~ 213. (in Chinese with English abstract)
- Peterson, H. G., C. Boutin, K. E. Freemark & P. A. Martin. 1997. Toxicity of hexazinone and diquat to green algae, diatoms, cyanobacteria and duckweed. *Aquatic Toxicology*, **39**: 111 ~ 134.
- Pfeiffer, W. C., M. Fiszman, O. Malm & J. M. Azcue. 1986. Heavy metal pollution in the Paraibo do Sul River, Brazil. *The Science of the Total Environment*, **58**: 73 ~ 79.
- Polley, H. W., H. S. Mayeux, H. B. Johnson & C. R. Tischler. 1997. Viewpoint: atmospheric CO₂ soil water and shrub/grass ratios on rangelands. *Journal of Range Management*, **50**: 278 ~ 284.
- Ramachandran, V., T. Ramaprabhu & P. V. G. K. Reddy. 1971. Intradication and utilization of water hyacinth. *Current Science (Bangalore)*, **40**: 367 ~ 368.
- Reddy, K. R., M. Agami & J. C. Tucker. 1989. Influence of nitrogen supply rates on growth and nutrient storage by water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) plants. *Aquatic Botany*, **36**: 33 ~ 43.
- Reddy, K. R., M. Agami, E. M. Dangelo & J. C. Tucker. 1991. Influence of potassium supply on growth and nutrient storage by water hyacinth. *Bioresource Technology*, **37**: 79 ~ 84.
- Rich, P. H. & R. G. Wetzel. 1978. Detritus in the lake ecosystem. *American Naturalist*, **112**: 57 ~ 71.
- Rodriguez, S. J., C. Rivera-Lopez & A. Santiago. 1973. Performance of *Asparagus sprengeri* and *Dracaena sanderiana* in different potting and rooting medium. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, **36**: 314 ~ 319.
- Sahu, A. K., S. K. Sahu & S. S. Giri. 2002. Efficacy of water hyacinth compost in nursery ponds for larval rearing of Indian major carp, *Labeo rohita*. *Bioresource Technology*, **85**: 309 ~ 311.
- Santamaría, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, **23**: 137 ~ 154.
- Santiago, C. M. 1990. Competition of water hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.] with *Hydrilla verticillata* Royle and *Pistia stratiotes* Linn. Philipp. *Journal of Science*, **4**: 323 ~ 327.
- Schlettwein, C. H. G. & S. Bethune. 1992. Aquatic weeds and their management in southern Africa: biological control of *Salvinia molesta* in the Eastern Caprivi. In: Matiza, T. & H. N. Chabwela eds. Wetland conservation conference for Southern Africa. Gland, Switzerland: IUCN. 173 ~ 187.
- Schweitzer, J. A. & K. C. Larson. 1999. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **126**: 15 ~ 23.
- Scott, B. F., M. D. Dickmann & P. Hayes. 1984. Effects of 2,4-D on natural phytoplankton systems in association with *Myriophyllum spicatum*. *Verhandlungen International Vereinigung of Limnologie*, **22**: 2437 ~ 2446.
- Sen, N. S., V. K. Kapoor & G. Gopalkrishna. 1990. Seasonal growth of *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms and its possible impact on the primary productivity and fishery structure in a tropical reservoir. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, **18**: 307 ~ 323.
- Shabana, Y. M., M. A. Elwakil & R. Charudattan. 2001. Biological control of water hyacinth by a mycoherbicide in Egypt. In: Julien, M. H., T. D. Hill & J. Q. Ding eds. Biological and integrated control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*. Canberra: ACIAR Press. 53 ~ 56.
- Sinkala, T., E. T. Mwase & M. Mwala. 2002. Control of aquatic weeds through pollutant reduction and weed utilization: a weed management approach in the lower Kafue River of Zambia. *Physics and Chemistry of the Earth*, **27**: 983 ~ 991.
- Slobodkin, L. B. 1968. How to be a predator. *American Zoology*, **8**: 43 ~ 51.
- Spira, W. M., A. Huq, Q. S. Ahmed & Y. A. Saeed. 1981. Uptake of *Vibrio cholerae* biotype eltor from contaminated water by water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Applied and Environmental Microbiology*, **42**: 550 ~ 553.
- Tabita, A. & J. W. Woods. 1962. History of water hyacinth control in Florida. *Hyacinth Control Journal*, **1**: 19 ~ 23.
- Tchobanoglous, G. & F. L. Burto. 1999. Wastewater engineering treatment, disposal, and reuse. New Delhi: Tata McGraw Hill Publishing Company Limited. 1334.
- Tchobanoglous, G., F. K. Maitzki, K. Thomson & T. H. Chadwick. 1989. Evolution and performance of city of San Diego pilot scale aquatic wastewater treatment system using water hyacinth. *Journal of Water Pollution Control Federation*, **61**: 1625 ~ 1635.
- Terry, P. J. 1991. Water hyacinth in the Lower Shire, Malawi and

- recommendations for its control. Bristol: University of Bristol. 64.
- Thomaz, S.M., L.M. Bini, M.C. de Souza, K.K. Kita & A.F. M. Camargo. 1999. Aquatic macrophytes of Itaipu reservoir, Brazil: survey of species and ecological considerations. Brazilian Archives of Biology and Technology, **42**: 15 ~ 22.
- Toft, J.D., C.A. Simenstad, J.R. Cordell & L.F. Grimaldo. 2003. The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. Estuaries, **26**: 746 ~ 758.
- Twongo, T. 1991. Implications of the water hyacinth infestation in Uganda for fisheries, with particular reference to Lake Kyoga. In: Thompson, K. ed. The water hyacinth in Uganda. 22 ~ 23 October 1991. Rome: FAO Fisheries Department. 19 ~ 23.
- van Steveninck, R.F.M., M.E. van Steveninck & D.R. Fernando. 1992. Heavy metal (Zn, Cd) tolerance in selected clones of duck weed (*Lemna minor*). Plant and Soil, **146**: 271 ~ 280.
- van Thielen, R., O. Ajuonu, V. Schade, P. Neuenschwander, A. Adite & C.J. Lomer. 1994. Importation, releases and establishment of *Neochetina* spp. (Col.: Curculionidae) for biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Lil.: Pontederiaceae), in Benin, West Africa. Entomophaga, **39**: 179 ~ 188.
- Verma, R., S.P. Singh & K. Ganesha Raj. 2003. Assessment of changes in water hyacinth coverage of water bodies in northern part of Bangalore city using temporal remote sensing data. Current Science, **84**: 795 ~ 804.
- Vesk, P.A. & W.G. Allaway. 1997. Spatial variation of copper and lead concentrations of water hyacinth plants in a wetland receiving urban run-off. Aquatic Botany, **59**: 33 ~ 44.
- Vogel, E. & A.D. Oliver Jr. 1969a. Evaluation of *Arzama densa* as an aid in the control of water hyacinth in Louisiana. Journal of Economic Entomology, **62**: 142 ~ 145.
- Vogel, E. & A.D. Oliver Jr. 1969b. Life history and some factors affecting the population of *Arzama densa* in Louisiana. Annals of the Entomological Society of America, **62**: 749 ~ 752.
- Webster, J.R. & E.F. Benfield. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics, **17**: 567 ~ 594.
- Williams, D.G., R.N. Mack & R.A. Black. 1995. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii — the role of phenotypic plasticity. Ecology, **76**: 1569 ~ 1580.
- Wright, A.D. & M.F. Purcell. 1995. *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach. In: Groves, R.H., R.C.H. Shepherd & R.G. Richardson eds. The biology of Australian weeds. Melbourne: Inkata Press. 111 ~ 121.
- Xie, Y. J. & D. Yu. 2003. The significance of lateral roots in phosphorus (P) acquisition of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). Aquatic Botany, **75**: 311 ~ 321.
- Xu, H. (许航), H.Z. Chen(陈焕壮), Q.Q. Xiong(熊启权) & B.Z. Wang(王宝贞). 1999. Studies on the efficiencies and mechanisms of N and P removal in macrophyte ponds. Journal of Harbin University of Civil Engineering and Architecture (哈尔滨建筑大学学报), **32**: 69 ~ 73. (in Chinese with English abstract)
- Xu, Z.K. (徐在宽). 2000. A study on improving water quality by water hyacinth. Journal of Nanjing Forestry University (南京林业大学学报), **24**: 116 ~ 117. (in Chinese with English abstract)
- Yu, Y.S. (余远松) & R.K. Deng(邓润坤). 2000. Application of *Eichhornia crassipes* aquatic plant system for treatment of sewage from large-scale pig farm. Agro-Environmental Protection (农业环境保护), **19**: 301 ~ 303. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, Y.X. (周岳溪), X. Kong (孔欣), Q. Fu(傅强), L.F. Hao (郝丽芳) & W. Y. Gao (高维寅). 1996. Two-Phase anaerobic digestion of water hyacinth pre-treated with dilute sulphuric acid. Environmental Science(环境科学), **17**: 13 ~ 17. (in Chinese with English abstract)
- Zhu, J. & X. Zhu. 1998. Treatment and utilization of wastewater in the Beijing Zoo by an aquatic macrophyte system. Ecological Engineering, **11**: 101 ~ 110.
- Zulu, P., T. Sinkala & A. Mbewe. 2000. UNEP first cleaner roundtable for Africa: the status of cleaner production in Zambia. Nairobi, Kenya: University Publishing. 31.