

芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较

赵广琦, 张利权*, 梁 霞

(华东师范大学河口海岸国家重点实验室, 上海 200062)

摘要:以上海崇明东滩湿地外来入侵植物互花米草与本地种芦苇为研究对象, 对它们的光合特性进行了比较研究, 结果表明: (1) 与芦苇相比, 互花米草具有更高的表观量子效率(AQY)、CO₂ 羧化效率(CE)和最大净光合速率($P_{\max}$); (2) 生长季节初期, 互花米草午间时段的光合、气孔导度和蒸腾速率均高于芦苇, 各指标与光、温的变化基本一致; (3) 互花米草的净光合速率曲线呈“单峰”型, 测定指标在强光合辐射、高温条件下迅速上升, 芦苇则表现出明显的“午休”现象; (4) 在生长季节初期(5 月份)和活跃期(9 月份), 互花米草的净光合速率显著高于芦苇, 而在生长季节后期(11 月份)则低于芦苇。该项研究有利于解释互花米草生长迅速, 生产力高, 竞争性强的生理生态学特性。

关键词:入侵植物; 互花米草; 芦苇; 光合特性比较; 崇明东滩

文章编号:1000-0933(2005)07-1604-08 **中图分类号:**Q945.11 **文献标识码:**A

A comparison of photosynthetic characteristics between an invasive plant *Spartina alterniflora* and an indigenous plant *Phragmites australis*

ZHAO Guang-Qi, ZHANG Li-Quan*, LIANG Xia (State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1604~1611.

Abstract: As a consequence of rapid globalization, greatly increased emphasis is being placed on research into the ecology of invasive plants. Since *Spartina alterniflora* was introduced into Chongming Dongtan in 1995, it has gradually occupied a large area of the *Phragmites australis* zone, and has become a threat to the intertidal vegetation. In this study, the photosynthetic characteristics of an invasive plant, *Spartina alterniflora*, and an indigenous plant, *Phragmites australis*, were measured during the growing season of 2004 by a Li-6400 Portable Photosynthesis (LI-COR inc, USA.) at Chongming Dongtan Nature Reserve, Shanghai, between 31°25'~31°38'N and 121°50'~122°05'E. The results showed that: (1) Compared with the local plant *Phragmites australis*, the invasive plant *Spartina alterniflora* had a significantly higher apparent quantum yield (AQY) carboxylation efficiency (CE) and maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$); (2) In the early growing season, the curves of net photosynthetic rate (P_n), leaf stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of *Spartina alterniflora* during mid-day displayed a “single-peak” pattern, which was generally consistent with the changes in light intensity and temperature. In contrast, *Phragmites australis* showed a distinct “noon-break” phenomenon after reaching the peak, which was not consistent with the changes in light intensity and temperature; (3) The net photosynthetic rate (P_n), leaf stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of *Spartina alterniflora* were higher than those of *Phragmites australis* during the measurement period. In particular, *Spartina alterniflora* had a stronger photosynthetic capability above PAR 1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; (4) These two plants had their own distinctive photosynthetic characteristics at different stages of the growing season. The average P_n for these two plants reached the maximum value in September, while the average G_s and T_r were the highest in May. In general, the photosynthetic parameters of *Spartina alterniflora* measured in May and September were significantly higher than those of

基金项目:上海市科委重大资助项目(04DZ19304); 中国博士后科学基金资助项目(2003034298); “十五”“211 工程”重点学科建设资助项目

收稿日期:2005-02-10; **修订日期:**2005-05-20

作者简介:赵广琦(1964~), 男, 陕西渭南人, 博士, 主要从事环境植物学与植物生理生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lqzhang@sklec.ecnu.edu.cn

Foundation item: Key Project of Shanghai Scientific and Technological Committee (No. 04DZ19304), Chinese Postdoctoral Scientific Foundation (No. 2003034298) and the State's tenth five-year “211 Project”-supported key academic discipline program of ECNU.

Received date: 2005-02-10; **Accepted date:** 2005-05-20

Biography: ZHAO Guang-Qi, Ph. D., mainly engaged in environmental botany and plant physiological ecology.

Phragmites australis, while *Phragmites australis* exceeded *Spartina alterniflora* later in the growing season (November). The results from this study have important ecological implications in terms of the fast growth rate, high productivity and a strong competitive ability of the invasive plant *Spartina alterniflora*, which could provide a sound basis for formulating effective control measures on this species.

Key words: invasive plant; *Spartina alterniflora*; *Phragmites australis*; photosynthetic characteristics; Chongming Dongtan

植物入侵作为全球变化的重要组成部分,正在受到越来越多的关注^[1~5]。入侵植物通过种间竞争,占据本地物种生态位,使本地物种失去生存空间,从而对原生态系统的结构、功能及生态环境产生严重干扰与破坏^[6],对生物多样性、生态系统稳定性和生态系统服务功能产生严重影响^[4,7]。因而如何防除和有效管理入侵植物成为世界各国近年来研究的焦点之一。

互花米草(*Spartina alterniflora*)隶属禾本科米草属的多年生草本植物,原产美洲大西洋东沿岸和墨西哥海湾。我国于1979年从美国引进互花米草,现已广泛分布于我国大部分沿海省市的沿岸地区,形成了规模较大的互花米草人工盐沼^[8]。在我国长江河口地区的崇明岛、南汇和九段沙等地的潮间带,互花米草已经在土著滩涂植物芦苇(*Phragmites australis*)、海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)群落中定居和扩散,并与这两种植物形成了强烈的生长竞争^[9]。

光是植物进行光合作用的能源,也是对植物光合结构最重要的和影响最大的环境因素^[10]。外来植物能够成功入侵的一个重要因素就是具有对环境因子中光的较强的适应性和耐性^[11~13]。作为全球性的入侵种,互花米草的入侵生理生态学研究已在国际上广泛开展^[14~16]。目前我国关于互花米草的研究主要集中在互花米草的护滩效果及综合开发利用等方面^[8],而有关其能够成功入侵本地群落的生理生态特性方面的研究并不多见。本实验选择我国典型河口湿地崇明东滩,以互花米草与入侵地的芦苇种群为研究对象,在自然状态和人工控制条件下对互花米草和芦苇的光合生理生态特性进行研究,从光合生理生态学角度解释互花米草种群的高适应性和高效入侵的机制,以期为互花米草的有效防治措施提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本研究选择在上海崇明东滩鸟类自然保护区滩涂湿地,位于121°50'~122°05'E, 31°25'~31°38'N之间。崇明东滩属北亚热带海洋性气候,温和湿润,四季分明。年均日照时数2138 h,太阳总辐射量为4300~4600 MJ·m⁻²,年均气温15.3℃,最热月为7~8月份,月平均气温26.8~26.9℃,最冷月为1~2月份,月平均气温在3.0~3.9℃。全年平均无霜期为320 d左右,年平均降雨量1022 mm,相对湿度82%。

崇明东滩滩涂湿地自然植被分布及演替的一般趋势可归纳为:中潮滩下缘和低潮滩的盐渍藻类带(光滩),高程低于2 m,潮水淹没时间长,无高等植物分布;中潮滩的上半部分和高潮滩为海三棱草或藨草(*Scirpus triquet*)带,高程位于2~2.9 m;高潮滩上半部分为芦苇带,高程一般在2.8 m以上。此外还散生着一些白茅(*Imperata cylindrica*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、糙叶苔草(*Carex Scabrifolia*)和灯芯草(*Juncus setchuensis*)等斑块状群落。自1995年人工引种互花米草以来,互花米草逐渐在东滩定居和扩散,主要出现在芦苇带,其分布下限可达到海三棱草带。目前在崇明东滩,互花米草与芦苇和海三棱草形成了强烈的竞争态势。

1.2 试验材料与方法

1.2.1 供试材料 选择上海崇明东滩上单优生长的互花米草群落和芦苇群落中的植株为试验对象。测试时随机选取10株长势良好且生长基本一致的植株,测定植株由顶端向下第1片充分伸长的完整叶片,每隔10 min测1次,连续测定3次,取10株叶片测定的平均值作为该时点对应的生理指标值。

1.2.2 光合光响应测定 在自然CO₂浓度条件下(约350 μmol/mol)进行光合光响应的测定。光强由LI-6400红蓝2BLED光源进行自动控制,叶面温度由LI-6400温度控制器控制在33℃±0.5℃。在不同光合有效辐射通量密度(PPFD, 2000、1500、1000、500、200、100、50、20 μmol/(m²·s))下测定叶片光合速率。为了尽量减少外界光照波动的影响,光合光响应曲线的测定选择在完全晴朗天气下的10:00~11:00时的阳性叶进行。测定持续3 d,取10株叶片测定,每个不同的光强值设定数据采集时间5 min。

1.2.3 光合作用进程测定 在环境条件适宜的情况下,植物光合作用的日变化呈“单峰”曲线。但有些植物在中午前后由于受环境因子的影响而出现“午休”现象,即光合作用日变化呈“双峰”曲线。本文为研究2种植物在生长初期光合峰值及相关指标的特点,选择了野外晴朗天气条件下,互花米草与芦苇光合作用峰值出现的10:00~15:00,用LI-6400便携式光合作用测定仪(Li-cor, Inc. USA)连续对植物净光合速率(P_n , μmol/(m²·s))、蒸腾速率(T_r , mmol/(m²·s))、叶片气孔导度(G_s , mol/(m²·s))、光合有效辐射(PAR , μmol/(m²·s))、气温(T_i , °C)等指标进行3 d重复观测,样叶10片,每次测定数据采集10 min。为了防止仪器及人为对植物的影响,并使测定结果具有普遍意义,每天测定时都选同一样地上相近植株的不同叶片进行

测定。对光合峰值测定时间的确定是经过长期实际观测后得到的。

1.2.4 光合作用季节动态变化测定 2004 年 5、9 和 11 月中旬,选取光照强度和日温相近的晴朗天气,从 9:30~16:30,测定互花米草和芦苇的净光合速率、蒸腾速率、叶片气孔导度等指标,并将不同季节条件下,2 种植物在该时段的以上各指标的平均值和最大值进行比较。

1.2.5 数据分析 将观测到的重复数据进行统计分析,求出方差、平均值及标准误差,并对同一测定项目在 2 种植物间的差异进行方差分析比较。由 Excel 和 SPSS 软件进行统计处理分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 光合作用对光强的光响应

已有很多经验方程可用于描述光合速率对光的依赖关系^[17~20]。通过对互花米草与芦苇的实测结果进行分析,可知光合-光响应曲线符合直角双曲线,模型表达式如下^[21]:

$$P_n = \frac{\alpha \cdot I \cdot P_{\max}}{\alpha \cdot I + P_{\max}} - R_d$$

式中, α 为光合速率的光响应曲线的初始斜率,它反映了表观量子效率(AQY); I 为光合有效辐射通量密度($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); $P_{\max}$ 为一定 CO_2 浓度下光合速率的极大值($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); R_d 为叶片的暗呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。

$$P_{\max} = \frac{\beta \cdot C_0 \cdot P_{\max0}}{\beta \cdot C_0 + P_{\max0}}$$

式中, β 为光合速率对 CO_2 浓度响应的初始斜率,它反映了 CO_2 的羧化效率(CE); C_0 为大气 CO_2 浓度($\mu\text{molCO}_2/\text{mol}$); $P_{\max0}$ 为饱和光强和饱和 CO_2 浓度下的光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)^[22],所得的模拟曲线参数值列于表 1。

从表 1 可以看出,互花米草与芦苇的光响应参数值表现出极显著的差异,互花米草的表观量子效率、羧化效率、最大净光合速率以及处于饱和光强和饱和 CO_2 浓度下的光合速率均高于芦苇。

表 1 光合速率的光响应模拟曲线的参数值
Table 1 The parameters for the simulated curve of P_n and PAR

种类 Species	α	β	$P_{\max}$	$P_{\max0}$	相关系数 r^2
互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	0.108 ± 0.079	20.21 ± 1.29	18.52 ± 1.85	18.57 ± 0.96	0.968
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	$0.078 \pm 0.028^{**}$	$18.36 \pm 1.32^{**}$	$12.22 \pm 1.29^{**}$	$12.26 \pm 0.89^{**}$	0.981

** 表示 $p < 0.01$. means $p < 0.01$.

2.2 净光合速率、气孔导度和蒸腾速率的比较

2.2.1 净光合速率的比较 对互花米草和芦苇在生长初期 5 月的净光合速率进行测定,结果显示,2 种植物的净光合速率表现出不同的变化规律(图 1):从测定开始,互花米草的净光合速率就显著上升,并在 12:30 左右达到“峰值” $18.27 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而此时芦苇的净光合速率则迅速降低,表现出明显的“午休”现象,其净光合速率谷值仅为 $4.74 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,是测定时期最高值(出现在 14:50 左右)的 52.81%。

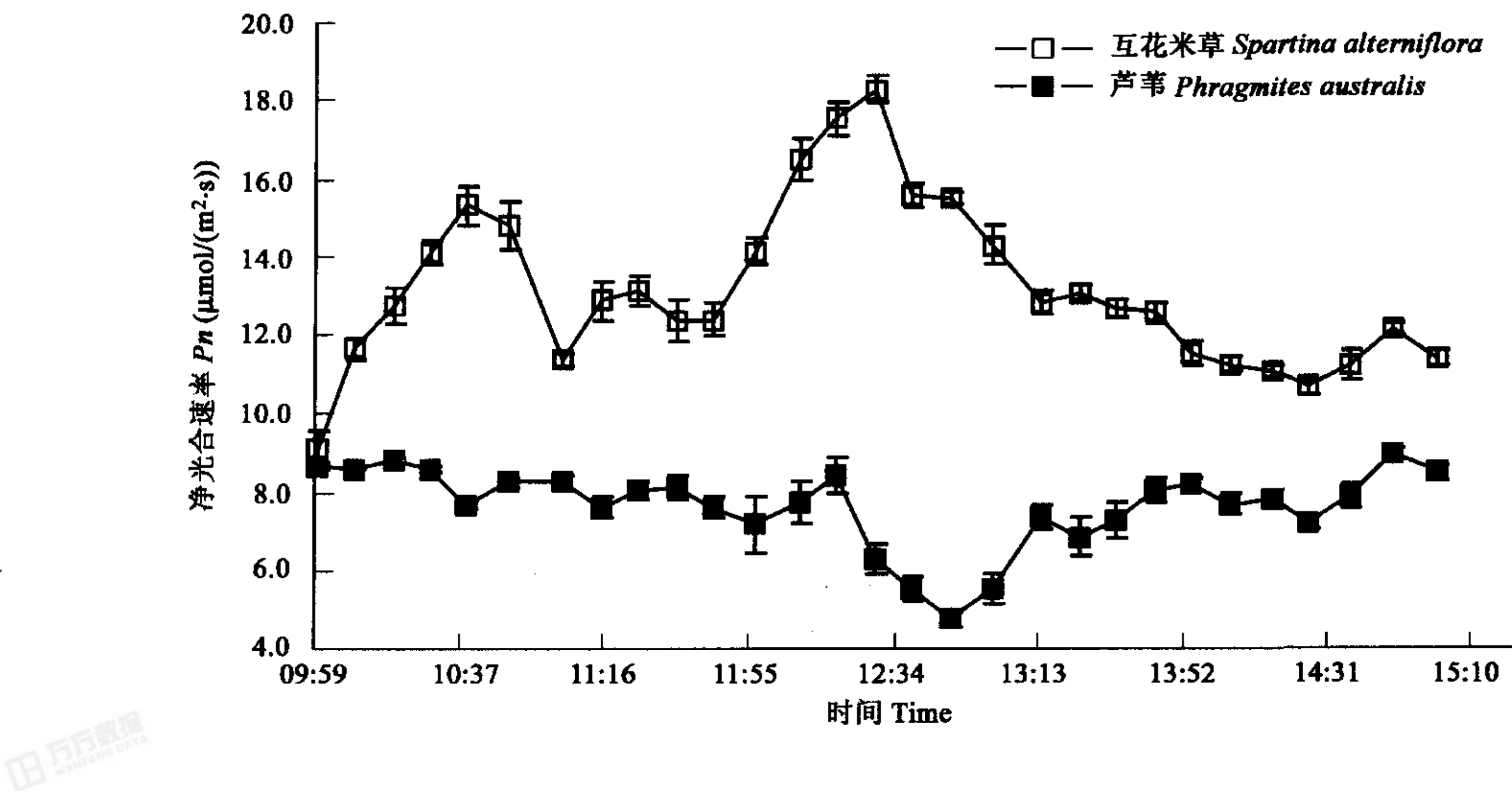


图 1 互花米草与芦苇净光合速率变化
Fig. 1 Changes in the net photosynthetic rate (P_n) of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*

光照和温度是影响植物光合作用的两个重要因子。在测定时段,光合有效辐射与气温表现出了相似的变化规律(图 2):温度随光合辐射的增强而逐渐升高,并于 12:30 左右光合有效辐射最强时达到最高值,随后光照迅速下降;气温则在 13:55 再次出现小幅上升后迅速降低。测定时段最强光合辐射可达 $1604.5 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,最高温度为 35.5°C 。

将 2 种植物的净光合速率与环境因子的变化结合起来分析可知,互花米草的净光合速率与测定时段的光照辐射变化趋势基本相符,即从开始测试起,净光合速率就随光照辐射的增强而迅速上升,并在辐射最强时达到净光合速率峰值;芦苇的净光合速率随光照辐射增强表现出相反趋势,即光合有效辐射的增强使植物的净光合速率迅速下降,待光照辐射降为 $700 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时,才逐渐恢复至正常水平。

光合作用是作物产量形成的基础^[23]。对 2 种植物的净光合速率比较还可发现,在植物生长初期,相同环境条件下,互花米草的净光合速率均高于芦苇,尤其在 12:30~12:50 时段可达芦苇的 2.91~3.27 倍。可见互花米草对光照,尤其是有效辐射达 $1600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的强光照具有很高的利用能力,以此而储存的能量可用于植物的生长和繁殖扩展,是其生长迅速、生产力高及蔓延性强的一个重要生理基础。

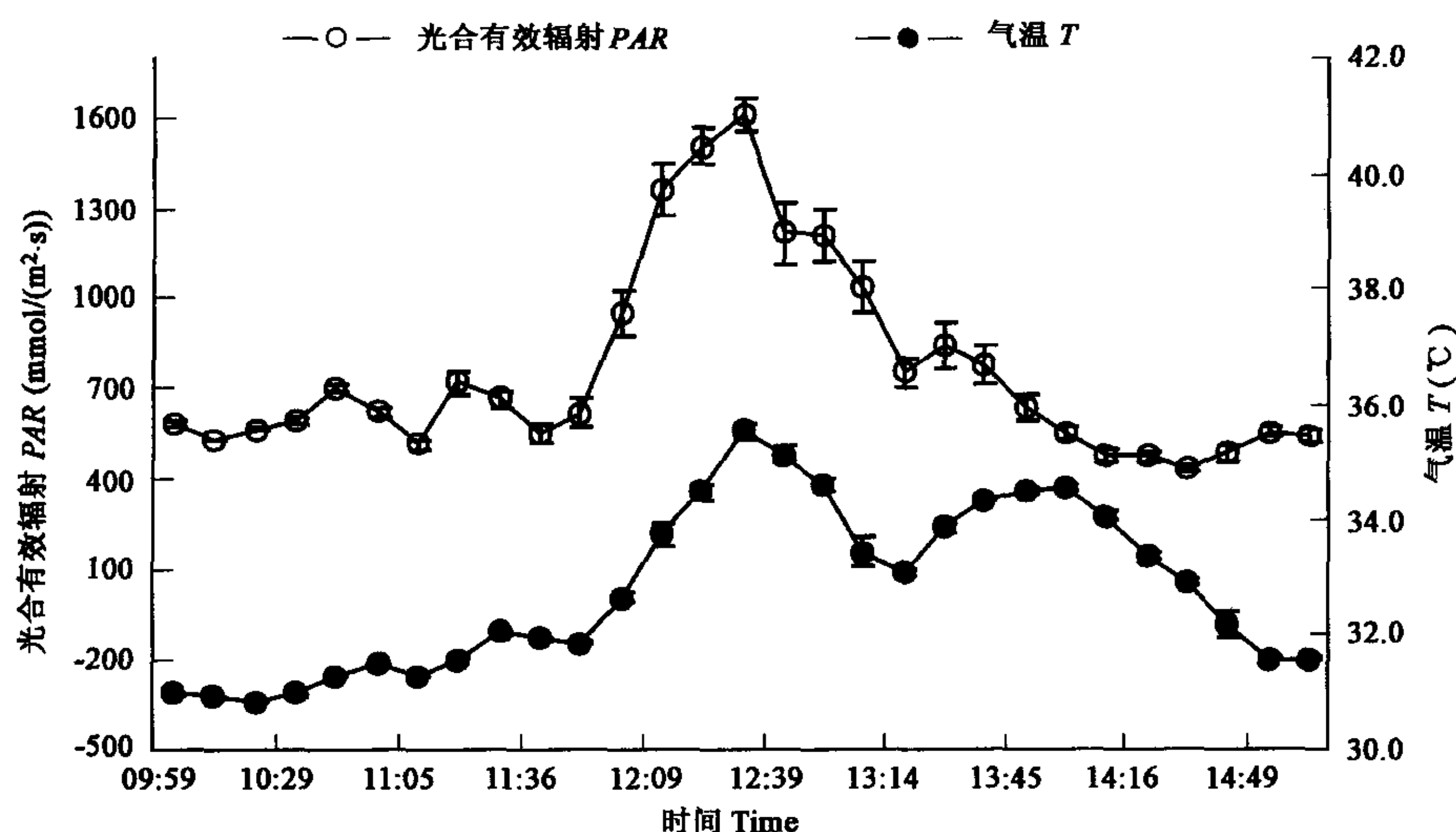


图 2 测定时段光合有效辐射及大气温度变化

Fig. 2 Changes in the PAR and the air temperature during measurement

2.1.2 气孔导度和蒸腾速率的比较 气孔是植物叶片与大气进行气体交换的通道,其闭合程度直接影响光合作用和蒸腾作用^[24]。在测定时段内 2 种植物的气孔导度变化规律不同(图 3):随着光合有效辐射的增强,互花米草的气孔导度迅速上升,并于 12:30 左右达到最高值 $0.28 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,然后随光合辐射的下降而降低;芦苇的气孔导度在光合有效辐射为 $1300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时最高,当辐射持续增加时气孔部分关闭,气孔导度迅速下降为最高值的 27%,当光合辐射继续下降时,芦苇的气孔导度又开始上升,并于 14:00 开始高于互花米草。

2 种植物的蒸腾速率与气孔导度、光合有效辐射等因子的变化规律相似(图 4):互花米草的蒸腾速率最大值($6.19 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)出现在光合辐射最强的 12:30 左右。除中午光照强度最大的 12:00~13:00 时段外,芦苇的蒸腾速率一直保持在 $1.6 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,比互花米草略低,其最大值出现在 12:10 左右,可达 $3.13 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

方差分析表明,2 种植物的气孔导度和蒸腾速率均呈极显著($p < 0.01$)和显著($p < 0.05$)差异,并且在午间的 11:30~13:30,互花米草的气孔导度和蒸腾速率显著高于芦苇。

2.3 互花米草与芦苇在不同季节的净光合速率比较

对 2 种植物在不同季节的光合参数月平均值和最大值进行比较(表 2)。结果显示,互花米草与芦苇在 9 月份的平均净光合速率最高,分别是 5 月份和 11 月份的 1.25、1.87 倍和 2.45、1.80 倍;2 种植物的气孔导度和蒸腾速率均值在 5 月份最高。在 5 月份和 9 月份,互花米草的光合指标平均值比芦苇高 14.97%~237.83%,11 月份则明显低于芦苇,并且方差分析显示两者呈极显著差异。互花米草与芦苇光合指标的月最大值也呈极显著差异,互花米草的最大净光合速率和相应的光合有效辐射在初秋的 9 月最高,11 月下降并低于芦苇;互花米草的气孔导度和蒸腾速率最大值随季节推移而下降,除 5 月份外均比芦苇低。

3 结论与讨论

生物入侵造成的生态或进化后果是相当严重的,入侵种可以改变群落或生态系统基本的生态学特征^[25]。植物外来种的自

身特性对入侵、生存和扩展极为重要,有些物种具有比本地种更强的光能利用力和光合响应机制,从而使它们具有很强的入侵潜力^[8,26]。本文通过对互花米草与芦苇的光合特性进行比较研究,从光合生理生态学角度揭示了互花米草成功入侵上海崇明东滩芦苇群落的重要生理机制。

表 2 互花米草和芦苇在不同季节的光合指标

Table 2 Photosynthetic indexes of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in different seasons

时间 Time	光合指标 Photosynthetic in dexes	互花米草		芦苇	
		<i>Spartina alterniflora</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Spartina alterniflora</i>	<i>Phragmites australis</i>
		平均值 Average value		最大值 Maxine value	
5 月 May	<i>Pn</i>	13.19±0.40**	7.63±0.22	18.28±0.35	8.42±0.42
	<i>Gs</i>	0.13±0.01**	0.09±0.00	0.28±0.01	0.14±0.00
	<i>Tr</i>	2.79±0.26**	1.68±0.02	6.19±0.19	3.13±0.07
	<i>PAR</i>	762.05±60.23		1605±50.61	1504±62.17
9 月 Sept.	<i>Pn</i>	16.43±0.41**	14.29±0.65	30.8±0.30	21.65±0.45
	<i>Gs</i>	0.02±0.00**	0.01±0.00	0.02±0.00	0.04±0.00
	<i>Tr</i>	1.93±0.03**	0.57±0.48	2.85±0.14	4.64±0.42
	<i>PAR</i>	1095±24.43		1819±37.19	1774±75.50
11 月 Dec.	<i>Pn</i>	6.70±0.86**	7.95±0.20	11.40±0.41	12.56±0.36
	<i>Gs</i>	0.03±0.00**	0.02±0.00	0.01±0.00	0.03±0.00
	<i>Tr</i>	1.32±0.12**	1.43±0.02	1.08±0.04	1.38±0.07
	<i>PAR</i>	674±45.50		1241±24.59	604±38.40

表中平均值和标准差为 6 个重复的计算结果 All values in Table 2 are the means and standard deviation based on six replicates;
* * $p<0.001$

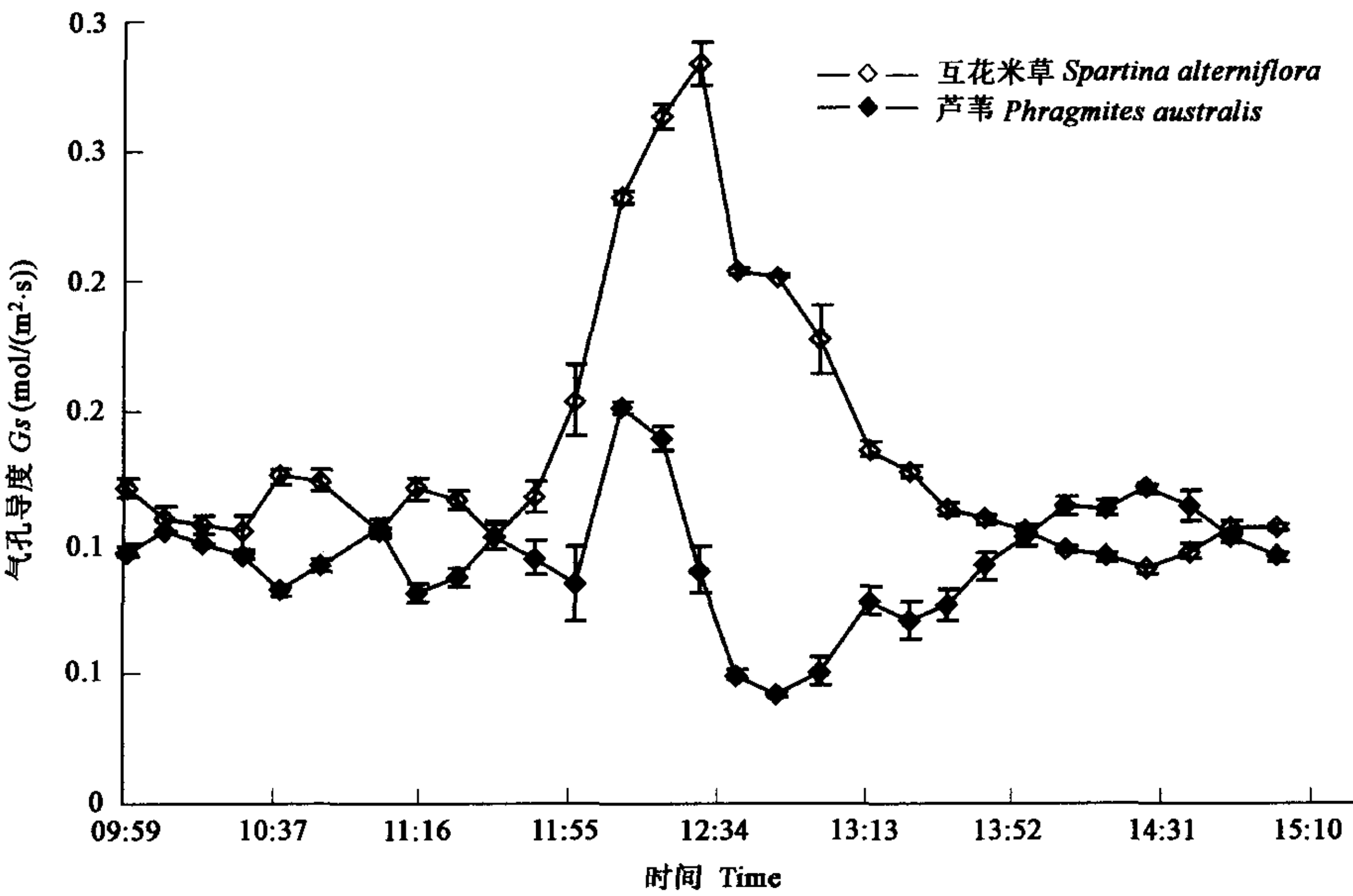


图 3 互花米草与芦苇气孔导度的变化

Fig. 3 Changes in the leaf stomatal conductance(*Gs*) of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*

在影响植物产量的众多因素中,太阳辐射能量通过转化进入到生物圈的效率与可利用的太阳能的量是最重要的^[27]。表观量子效率反映了植物利用弱光进行光合作用的能力,表观量子效率值越大,植物在早晚弱光条件下光能利用能力也强;最大净光合速率可反映植物对光合有效辐射的利用和适应能力; CO_2 的羧化效率反映植物在较低 CO_2 浓度条件下的光合速率, CO_2 的羧化效率大则 Rubisco 的羧化效率高,植物的光合速率也较高。Augustine 等人^[28]还提出羧化效率的差别是植物之间光合效率差异的主要原因。利用直角双曲线模型对 2 种植物的光合-光响应曲线模拟,得到互花米草的表观量子效率、 CO_2 羧化效率、最大净光合速率等光合参数。分析表明互花米草的这几项参数值都显著高于芦苇,说明互花米草能够更加有效地利用光能和 CO_2 , 尤其是弱光和环境 CO_2 浓度较低的情况下。因此,较高的表观量子效率、最大净光合速率和羧化效率不仅是互花米草的

一个重要光合特征,也使该植物表现出对崇明东滩光合有效辐射的更强的适应性,是其成功入侵的重要因素之一。

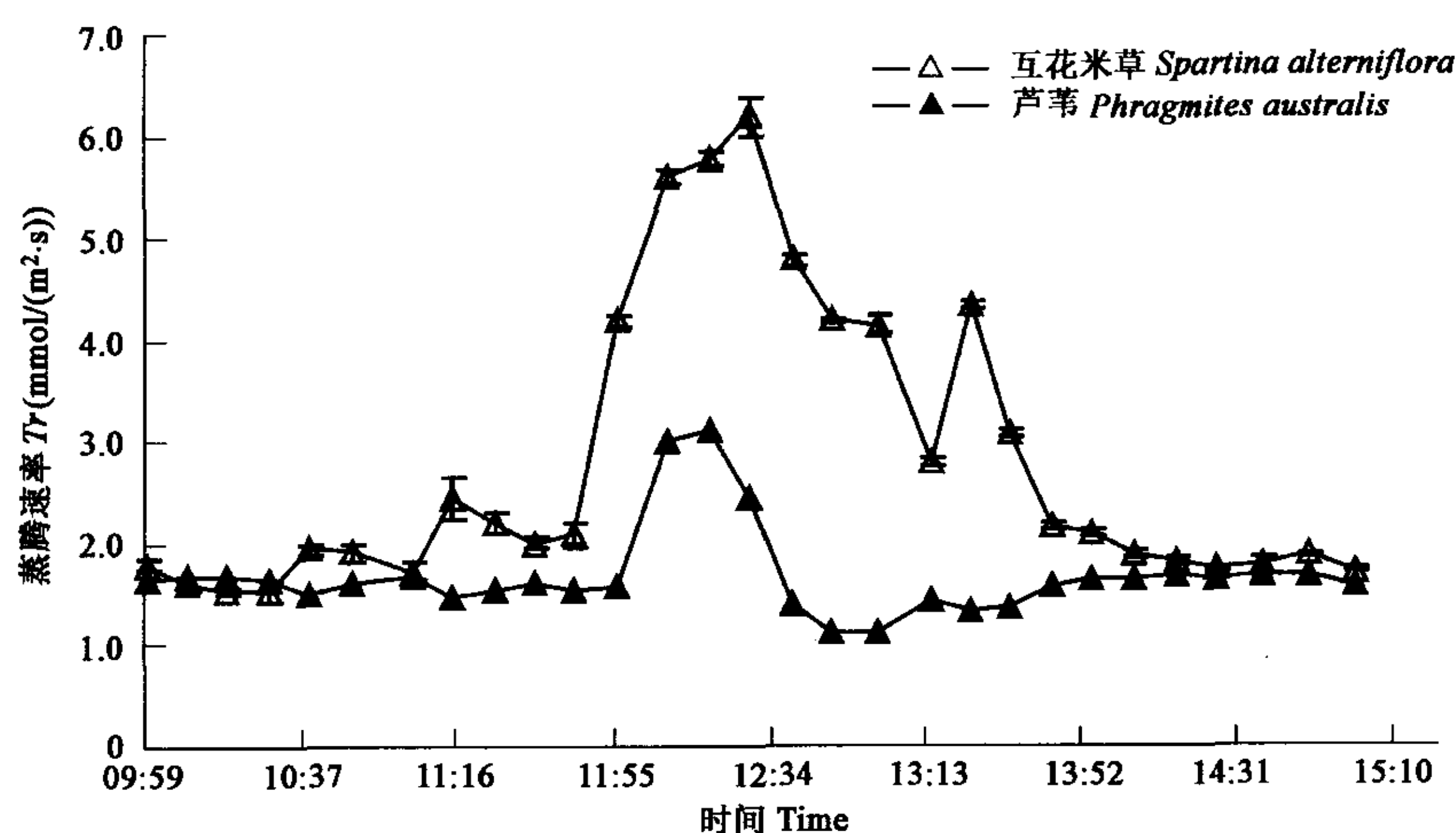


图4 互花米草与芦苇蒸腾速率的变化

Fig. 4 Changes in the transpiration rate (Tr) of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*

植物外来种竞争影响可以通过对群落中的初级生产力的测定来反映^[29],而植物初级生产力与叶片光合速率成正比^[23]。有研究表明,互花米草的生物量在4月就呈线性增加^[30],这与实际观察到的情况一致。本文对2种植物在5月份午间前后(10:00~15:00)的光合指标(净光合速率、气孔导度和蒸腾速率)特性进行研究,结果发现互花米草的各项光合指标均高于芦苇,在中午光合有效辐射明显升高的1h内(12:00~13:00)两者差距可达2~3倍,芦苇还表现出了明显的“午休”现象。植物光合“午休”现象是多种因素综合影响的结果,由光合“午休”造成的损失可达光合生产的30%以上,对作物产量造成不良影响。由此可见,与芦苇相比,互花米草在植物生长初期就具有很高的光能利用能力,能够迅速进行生物量的生产和累积,这也是互花米草种群成功入侵本地种芦苇群落的一个重要原因。

为了进一步揭示互花米草在不同季节的光合适应特性,本文将2种植物在不同季节、相似环境条件下光合指标的月均值与最大值进行比较,发现2种植物的净光合速率月均值随时间推移而增加,至9月份达最高,这与其它相关研究结果相同^[30]。互花米草在生长初期(5月份)和活跃期(9月份)的光合指标均值、最大净光合速率以及相应的光照强度均显著高于芦苇,由此也可解释为互花米草在崇明东滩迅速扩散的生理生态基础。互花米草在其生长初期和生长活跃期就充分利用有利的环境因子和较高的光合能力,迅速进行植株生长和生物量累积,并向有利的生长区域扩散,从而占据大量有利生境。此时,芦苇的光合能力相对较低,在生境的竞争过程中处于劣势。互花米草在初冬季节(11月份)光合能力显著降低,但此时互花米草群落已形成了大型斑块,已成功实现其入侵的目的。此外,众多针对互花米草的管理性研究都只提到不同的防治方法^[8, 9, 31~33],但没有对各种方法实施的最佳时间进行探讨,有鉴于互花米草的高光合作用和阳生植物的特性,可以在该季节实施相应的去除措施,从而高效和有针对性的实现互花米草的防治性管理。

References:

- [1] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, et al. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 1996, **84**: 468~478.
- [2] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, et al. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 1997, **21**: 1~16.
- [3] Walck J L, Baskin J M, Baskin C C. Relative competitive abilities and growth characteristics of a narrowly endemic and a geographically widespread *Solidago* species (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 1999, **86**: 820~828.
- [4] Mack R N, Simberloff D, Bazaz F A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 2000, **10**: 689~710.
- [5] Maria E, Alvarez, Cushman J H. Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. *Ecological Applications*, 2002, **12**(5): 1434~1444.
- [6] Guo C Y, Wang Z S, Fang Y M. Exotic species invasion and ecological safety. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2003, **27**(2): 73~78.

- [7] Wilcove D S, Rothstein D, Dubow J, *et al.* Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 1998, **48**: 607~615.
- [8] Sun S C, Zhu X B, Lu C Q. Function assessment and ecological controls on alien species cordgrass. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, **23**(3): 93~98.
- [9] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Ecological consequences and management of *Spartina* spp. invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science*, 2004, **12**(2): 280~289.
- [10] Shen Y G, Xu D Q. The responding and adaptation of photosynthesis institution to environment. In: Yu S W. *Plant physiology and molecule biology*. Beijing: Science Press, 1992. 225~235.
- [11] Wu Y Q, Hu Y J. Researches on photosynthetic characteristics of exotic plants *Wedelia trilobata*, *Pharbitis nil* and *Ipomoea cairica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(10): 2334~2339.
- [12] Wang J F, Feng Y L. The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2004, **28**(6): 781~786.
- [13] Wang J F, Feng Y L, Liang H Z. Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, **15**(8): 1373~1377.
- [14] Alpert P, Bone E, Holzapfel C. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, **3**: 52~66.
- [15] Grosholz E. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, **17**: 22~27.
- [16] Ayres D R, Smith D L, Zaremba K, *et al.* Spread of exotic cordgrasses and hybrids (*Spartina* sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay. *Biological Invasions*, 2004, **6**: 221~231.
- [17] Thornley J H M. *Mathematical models in plant physiology*. Beijing: Science Press, 1983.
- [18] Wang K Q, Wang B R. The effect of soil moisture upon net photosynthetic rate of the *Goldspur apple* tree, *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(2): 206~214.
- [19] Zhang X Q, Xu D Y. Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown, *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(3): 409~414.
- [20] Sun G C, Zhao P, Zeng X P. Photosynthetic acclimation to growth-irradiance in two tree species of Magnoliaceae, *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(6): 1111~1117.
- [21] Wang T D. Light use efficiency and mathematical model in plant communities. In: Wang T D, ed. *Advances in the research on photosynthesis*. Beijing: Science Press, 1990. 128~211.
- [22] Farquhar G D, Von C S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, *et al.* eds. *Physiological Plant Ecology II: Water Relations and Carbon Assimilation, Encyclopedia of plant physiology, New Series*, Vol. 12B, Berlin: Springer-Verlag, 1982. 549~587.
- [23] Xu D Q. The relationships of the photosynthetic rate, efficiency and the crop yields. *Bulletin of Biology*, 1999, **34**(8): 8~10.
- [24] Yan X F, Sun G R, Li J L, *et al.* A comparative study on photosynthesis and transpiration diurnal variation of *Aneurolepidium chinense* and *Puccinellia tenuiflora*. *Bulletin of Botanical Research*, 1994, **14**(3): 287~291.
- [25] Gao Z X, Ji R, Xu R M, *et al.* Biological invasions: process, mechanism and prediction. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3): 559~570.
- [26] Poorter, L. Light dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest trees species. *Functional Ecology*, 2001, **15**: 113~123.
- [27] Erik H M, Chen Y Z, Hubbart S, *et al.* Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field grown rice. *Plant Physiology*, 1999, **119**: 553~563.
- [28] Augustine J J, Steven M A, Brehdenback R W, *et al.* Genotypic variation in carboxylation of tomatoes. *Plant Physiology*, 1976, **57**(2): 325~333.
- [29] Peng S L, Xiang Y C. The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(4): 560~568.
- [30] Wang C Y, Zhong C X, Qin P. Seasonal changes of photosynthesis rates and its effects on primary production for *Spartina*. *Rural Eco-Environment*, 1994, **10**(3): 14~17.
- [31] Xu Z H, Wang Y P. Disastrous mechanisms and control strategies of alien invasive plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, **23**(3): 124~127.
- [32] Myers J H, Simberloff D, Kuris A M, *et al.* Eradication of exotic species—A reply. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, **15**: 516~517.
- [33] Wu M Y, Hacker S, Ayres D, *et al.* Potential of *Prokelisia* spp. As biological control agents of English cordgrass, *Spartina anglica*.

Biological Control, 1999, **16**: 267~273.

参考文献:

- [6] 郭传友,王中生,方炎明. 外来种入侵与生态安全. 南京林业大学学报,2003,**27**(2):73~78.
- [8] 孙书存,朱旭斌,吕超群. 外来种米草的生态功能评价与控制. 生态学杂志,2004,**23**(3):93~98.
- [9] 陈中义,李博,陈家宽. 米草属植物入侵的生态后果及管理对策. 生物多样性,2004,**12**(2):280~28.
- [10] 沈允钢,许大全. 光合机构对环境的响应与适应. 见:余叔文主编. 植物生理与分子生物学. 北京:科学出版社,1992. 225~235.
- [11] 吴彦琼,胡玉佳. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性. 生态学报,2004,**24**(10):2334~2339.
- [12] 王俊峰,冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. 植物生态学报,2004,**28**(6):781~786.
- [13] 王俊峰,冯玉龙,梁红柱. 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应. 应用生态学报,2004,**15**(8):1373~1377.
- [17] 索恩利. 植物生理的数学模型. 北京:科学出版社,1983.
- [18] 王克勤,王斌瑞. 土壤水分对金矮生苹果光合速率的影响. 生态学报,2002,**22**(2):206~214.
- [19] 张小全,徐德应. 18年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究. 生态学报,2001,**21**(3):409~414.
- [20] 孙谷畴,赵平,曾小平. 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化. 生态学报,2004,**24**(6):1111~1117.
- [21] 王天铎. 植物群落的光利用效率与数学模型. 见:王天铎主编. 光合作用研究进展. 北京:科学出版社,1990. 128~211.
- [23] 许大全. 光合速率、光合效率与作物产量. 生物学通报,1999,**34**(8):8~10.
- [24] 阎秀峰,孙国荣,李敬兰,等. 羊草和星星草光合蒸腾日变化的比较研究. 植物研究,1994,**14**(3):287~291.
- [25] 高增祥,季荣,徐汝梅,等. 外来种入侵的过程、机理和预测. 生态学报,2003,**23**(3):559~570.
- [29] 彭少麟,向言词. 植物外来种入侵及其对生态系统的影响. 生态学报,1999,**19**(4):560~568.
- [30] 王长永,仲崇信,钦佩. 米草光合作用速率季节变化及其对初级生产的影响. 农村生态环境(学报),1994,**10**(3):14~17.
- [31] 徐正浩,王一平. 外来入侵植物成灾的机制及防除对策. 生态学杂志,2004,**23**(3):124~127.