

# 紫茎泽兰的 CO<sub>2</sub> 交换特性

王文杰, 祖元刚\*, 孟庆焕, 杨逢建, 赵则海, 曹建国

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

**摘要:**紫茎泽兰是一种外来入侵有害植物,从 CO<sub>2</sub> 交换特性角度研究其入侵特性的报道较少。对其生殖器官(花和果)和营养器官(茎杆和根系和不同生长条件下的叶片)气体交换特性进行了测定,并与 8 种本地种和已报到的世界主要草本和木本植物的光合速率、呼吸速率进行了对比。在结果中观察到,不同叶片的净光合能力和呼吸速率差异较大,同一茎杆不同叶片、不同年龄株丛和同一株丛不同年龄分株上叶片、不同生境内嫩叶、成叶和老叶、不同长度节间上生长叶片以及基生叶和顶生叶光合能力都受到气孔限制和非气孔限制(羧化能力)的影响,但不同叶片所受的限制程度不同。综合来看,最大叶片净光合速率为 17.6  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,分布最集中的区域为 11~15  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 占有观测值的 50%,而叶片暗呼吸速率 70% 以上的观测结果在 1~3  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间,分布最集中的区域在 1.5~2.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 占有测定值的 40%。生殖器官具有较高的代谢机能,其中幼嫩花蕾的呼吸速率高达 37  $\mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ ,其呼吸速率平均比茎杆和根系高出 4 倍。而且,花蕾、成花和幼果都具有较高的光合能力(毛光合速率分别约为 40, 16  $\mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$  和 11  $\mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ , 是对应呼吸速率的 110%, 68% 和 74%), 对照同一时期(早春: 旱季生殖生长季)的叶片光合能力仅为营养生长季节(夏季)的 1/3, 生殖器官这种光合作用是对叶片光合能力不足的一种补充。茎杆和根系呼吸速率与直径的关系相似,即直径越小,呼吸速率越高。直径小于 0.5mm 的根系和茎杆的呼吸速率都在 11  $\mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$  以上。与其他植物比较,在温度和根系大小相当的情况下,紫茎泽兰与其它根系呼吸比较并没有明显区别。与已报道的草本植物和木本植物光合呼吸范围来看,紫茎泽兰叶片光合速率介于草本植物系统的中等偏下,位于木本植物系统的中等偏上,而其呼吸速率和草本植物相当但明显高于木本植物。与本地其他伴生植物比较,紫茎泽兰光合能力与本地常绿阔叶树种、落叶阔叶树种相当,而明显高于常绿针叶树种,但与同一时期的草本植物光合能力相当甚至偏低。其呼吸速率与本地草本和木本植物相差不明显。因此,不同生境下和不同生长状态的紫茎泽兰的光合和呼吸速率都具有较强的可塑性,这种可塑性可能有利于其定居不同的生境,即在适宜生境保持最高的光合能力和呼吸代谢水平,利于快速入侵,而在胁迫生境下以避免消亡为主,待机爆发。但是,仅通过比较紫茎泽兰与其它植物的叶片光合速率和呼吸速率不容易判断这一植物的强入侵能力。

**关键词:**紫茎泽兰; 光合作用; 呼吸作用; 营养器官; 生殖器官; 种间比较

文章编号: 1000-0933(2005)08-1898-10 中图分类号: S718.43 文献标识码: A

## CO<sub>2</sub> exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum* Spreng

WANG Wen-Jie, ZU Yuan-Gang, MENG Qing-Huan, YANG Feng-Jian, ZHAO Ze-Hai, CAO Jian-Guo  
(Key Laboratory of Forest Plant Ecology of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1898~1907.

**Abstract:** *Eupatorium adenophorum* is a famous invasive and alien species and few studies have clarified its invasive ability via study on the gas exchanges characteristics. The gas exchange characteristics of reproductive organs (flower and fruit) and

基金项目: 教育部重点资助项目(No. 104191); 国家林业局《中国野生植物保护行动计划》资助项目; 林业有害植物专项调查资助项目

收稿日期: 2004-11-15; 修订日期: 2005-01-10

作者简介: 王文杰(1974~), 男, 河北易县人, 博士, 主要从事植物生理生态学与全球变化研究。E-mail: wwj225@mail.hl.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-zygorl@public.hr.hl.cn

致谢: Dr. Günter Schwarz 润色英文摘要, 特此致谢。

**Foundation item:** Key project from Ministry of Education (No. 104191), (Wild Plant Protection Action Plan of China) and forest harmful plant investation fund from State Forestry Administration

**Received date:** 2004-11-15; **Accepted date:** 2005-01-10

**Biography:** WANG Wen-Jie, Ph. D., mainly engaged in plant ecophysiology and global changes. E-mail: wwj225@mail.hl.cn

**Acknowledgement:** Thanks owe to Dr. Günter Schwarz for his revision on English abstract

vegetative organs (stem, root, and leaf) of *E. adenophorum* Spreng. were discussed in this study in comparison with 8 local species and reported herbaceous and woody plant groups around the world. A wide range of photosynthetic and respiration rates was observed in leaves of this weed grown in different habitats and with different growth status. Even in leaves from the same stem, a 6-fold difference in photosynthesis was observed. Difference in stomatal conductance ( $g_s$ ) and carboxylation efficiency ( $CE$ ) were responsible for most of these differences, but this responsibility was different for different leaves. The net photosynthetic capacity ( $P_n$ ) of this weed was peak around  $17.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , and the peak of distribution of  $P_n$  was  $11 \sim 15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  accounting for 50% of total data. Most leaf respiration data (>70%) were within the range of  $1 \sim 3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , with 40% within the range of  $1.5 \sim 2.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Reproductive organs of this weed had a rather high respiration rate, i. e. flower bud could respire up to  $37 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ , which was 4 times higher than those of stem and root respiration. The gross photosynthetic capacity of flower bud, flower and young fruit was up to 40, 16 and  $11 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$  (110%, 68% and 74% of their respiration rate), respectively. Since leaf  $P_n$  in the same period of reproductive season was only one third of that in vegetative season of summer (which means that leaf can supply relative limit photosynthates for seed production in this period of time), this high photosynthetic capacity in reproductive organs (flowers and fruits) contribute to the formation of seeds. The same decreasing tendency of stem and root respiration with diameter size was found. The root and stem respiration was over  $11 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$  for those with a diameter smaller than 0.5 mm. No remarkable differences were found between root respiration rates of this weed and three reported other species at similar temperature with similar root size. Moreover, respiration of leaves was similar to other species in the same region and the reviewed data of herbaceous species around the world, but higher than the reviewed data of woody plants. Leaf  $P_n$  of this weed was slightly lower than to some herbaceous species but rather similar to deciduous and evergreen broadleaved trees in the local region. Comparing with plant groups around the world, leaf  $P_n$  of this weed was respectively around lower-middle level and upper-middle level in the reported  $P_n$  of herbaceous species and woody species. *E. adenophorum* had a large variability in photosynthesis and respiration when grown in different habitats and at different stages of growth, which might be beneficial for its flourish at suitable sites and survival at stressed sites. However, it is still difficult to find the underlying reason for the strong invasive potential by inter-specific comparison of the  $P_n$  and respiration rate alone.

**Key words:** *Eupatorium adenophorum*; photosynthesis; respiration; vegetative organs; reproductive organs; inter-specific comparison

紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)是我国重要的有害入侵植物,目前已经分布到我国的云南、四川等省份,对当地的农业、牧业和林业的生产造成了严重的影响(入侵农业用地、毒害牲畜和影响牧地质量和森林恢复)。其大面积扩散 and 危害生态系统安全等问题已经成为科学家研究的难点<sup>[1]</sup>。在气体交换特性研究方面,现有文献并不很多<sup>[2~4]</sup>。刘文耀等研究发现其叶片光合能力达到  $14.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,并能够在一年的较长时间内保持这样较高的水平,而水分胁迫能够显著降低其光合能力,这可能是限制其仅分布于湿润地域的原因<sup>[2,3]</sup>。祖元刚等通过对比湿润和干旱微生境对光合作用的影响发现,与其它 20 种植物比较,紫茎泽兰兼具在“费水植物”和“节水植物”双重特性,这对其在适宜生长的湿润条件下迅速蔓延、在干旱胁迫条件下定居生存有重要意义<sup>[4]</sup>。针对营养器官(茎、根系和叶片)和生殖器官(花和果)光合呼吸速率未见报道,而且对于不同微生境条件、不同生长状态对叶片光合作用的影响也没有系统报道,这些指标是了解植物生命活动旺盛与否的重要指标。为了丰富和充实我们对紫茎泽兰气体交换特性的了解,本文对分布于我国紫茎泽兰危害的重灾区——四川省凉山彝族自治州德昌县境内该种植物以及对照本地植物进行了研究。

## 1 研究地点、实验材料和研究方法

### 1.1 研究地点

研究地点位于四川省凉山州德昌西市西约 10km 处(27°28′36″N,102°12′28″E),属于中亚热带高原季风气候区,具有低纬高原冬暖夏凉、四季如春的气候特征。年平均气温 17℃,年平均降水量 1121mm。根据降水量分布特点,可分为干季、雨季和过渡季节,12 月至翌年 3 月份为干季,6 月至 9 月份为雨季,4 月至 5 月份和 10 月至 11 月份为过渡季节。样地设置于南向山坡坡脚,海拔高度 1487m,缓坡坡度为 2~5°,选择位于林下、疏林内、林间空地、林缘、弃耕地、路边、河漫滩、河岸和河(小溪)中生长状况良好的紫茎泽兰进行测定。这类生境的环境条件属于典型适于紫茎泽兰生长的环境<sup>[5]</sup>。

### 1.2 实验材料

实验材料为野生 3~6 年生紫茎泽兰健康植株,在 2003 年 8 月~9 月营养生长期和 2004 年 4~5 月生殖生长期对其进行

测定。鉴于紫茎泽兰是半灌木型多年生草本植物的特点,选择 8 种 4 类本地对照植物于 2004 年 4~5 月生殖生长期进行对比研究。对照种包括草本植物(异药花,*Fordiophyton* sp.; 青蒿,*Artemisia* sp. 和短葶苈蓬,*Erigeron breviscapus*)、常绿阔叶树(樟树,*Eucalyptus robusta*; 矮山栎,*Quercus monimotricha*)、常绿针叶树(粗榧,*Cephalotaxus sinensis*)、落叶阔叶树(君迁子,*Diospyros kaki* 和柿子,*D. lotus*)。

### 1.3 研究方法

测定项目包括叶片光合、呼吸速率、气孔导度和羧化效率,生殖器官光合、呼吸能力,茎杆呼吸速率和根系呼吸速率。为了探讨不同生境和生长状态对叶片光合作用和呼吸作用的影响,对同一茎杆不同叶片、不同节间长度处着生的叶片、不同年龄株丛/同一年龄株丛不同年龄分株上着生叶片、基生枝与顶生枝叶片、不同微生境内老叶、成叶和幼叶等的气体交换特性差异进行了分析;在生殖器官光合呼吸能力分析中,对花蕾、成花和嫩果进行了比较;在茎杆呼吸分析中,对直径大小和着生部位(基生和顶生)对呼吸的影响进行了分析;在根系呼吸测定中,对根茎大小对呼吸的影响进行了分析。其中株丛年龄和不同年龄分株的判断主要依据是茎杆上的芽鳞痕迹来,通常在茎杆上可以明显看到每一年的这种痕迹。

光合和呼吸都使用 LI-6400 便携式光合测定系统测定(LiCor, USA)。叶片光合呼吸、茎杆和生殖器官呼吸的测定采用活体测定的方法<sup>[6~9]</sup>。以叶室处于黑暗中的气体交换速率为呼吸速率,净光合速率是指在饱和光强下( $PAR>1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )叶片的光合速率,而毛光合速率是指净光合速率与呼吸速率之和。气孔导度在测定光合同时由 LI-6400 测定。羧化效率(Carboxylation efficiency, CE)是在饱和光强下,叶片净光合速率与胞间  $\text{CO}_2$  浓度(小于外界  $\text{CO}_2$  浓度条件下的胞间  $\text{CO}_2$  浓度)的线性相关直线的斜率。至少测定 3 个点(外界  $\text{CO}_2$  浓度,  $180\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $0\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )保证测定准确。叶室内  $\text{CO}_2$  浓度通过手工调节 LI-6400 的  $\text{CO}_2$  吸收剂调节阀来实现。对照种光合呼吸测定方法与紫茎泽兰相同。

测定茎杆和生殖器官呼吸时,把 1 个或多个茎杆或者花、果小心地放入测定室,避免碰伤。夹紧叶室,避免漏气。保持叶室黑暗测定暗呼吸,调节叶室内部光照测定生殖器官光合速率。测定完毕后,采集测定部分  $80^\circ\text{C}$  烘干 24h 后称重,供计算单位干重的呼吸速率时使用。根系呼吸用离体法测定,首先把植物根系挖出,轻轻去除根系表面土壤,尽量避免碰伤根系,然后把根系放入测定室内测定。采集测定根样同上烘干,供计算单位干重的呼吸速率时使用。因为土壤内部的  $\text{CO}_2$  浓度远高于外界  $\text{CO}_2$  浓度,当脱离这种环境对根系进行呼吸测定时,能够显著高估根系呼吸速率<sup>[6]</sup>; Clinton & Vose 发现采用上述方法测定东部白松(*Pinus strobus*)根系呼吸时较实地活体测定结果高 2.5 倍,因此建议估计根系土壤中实际呼吸应该除以这个系数<sup>[8]</sup>。本研究所报告的根系呼吸未对这个因素做校正,可能高于土壤中的实际根系呼吸测定值。

## 2 结果与分析

### 2.1 同一茎杆上不同叶片气体交换特性的差异

同一茎杆上通常生长 8 片左右的叶片,其中上数第一片叶片的光合速率往往较低而呼吸速率较高,而第 3 片到第 6 片叶片光合能力差异不大,从第 7 片开始光合能力显著下降。呼吸速率则除第一片嫩叶显著较高外,其他叶片没有明显差异(图 1)。

### 2.2 不同长度节间上叶片气体交换特性的差异

节间长度的差异性很大,最短小于 1 cm,最长可以长达 14 cm 或者更长,其呼吸速率在  $1.6\sim2.8\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  之间,而净光合速率在  $11.2\sim14.0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  之间(图 2)。呼吸速率、气孔导度与节间长度相关性较弱,而光合速率、羧化效率与节间长度呈显著负相关( $R^2>0.65$ )(图 2)。气孔导度与光合速率没有相关关系,而羧化效率与净光合速率显著相关( $R^2=0.94$ )(图 3)。野外观察发现,紫茎泽兰节间长度与着生高度有关,着生高度越低(趋于基部)节间长度越长,这影响叶片的受光程度。已有研究表明光照条件决定了氮元素的分布,进而决定了叶片光合速率,如表 7 所示,阴生叶片净光合速率显著低于阳生。羧化效率与净光合速率的显著相关性(图 3)说明这种光照的差异改变了叶片的羧化相关酶的活性或总量。因此,不同节间长度上着生叶片的光合能力差异可能主要由于光照条件差异造成的,需要更多的研究加以证明。

### 2.3 株丛或分株年龄对成熟叶片气体交换特性的影响

株丛和分株年龄对叶片气体交换特性的影响也未表现出明显的固定模式。对于不同年龄株丛,叶片气体交换有随年龄下降的趋势,而在同一个株丛内不同年龄却表现的不统一。与此相类似,呼吸速率也没有固定的模式(表 1)。对光合能力与气孔导度

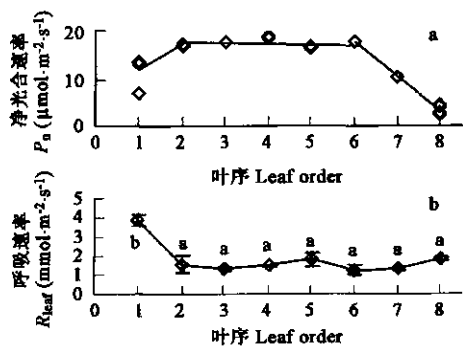


图 1 同一茎杆上不同叶片光合(a)与呼吸(b)的差异(叶序是指从上往下数)

Fig.1 Photosynthetic (a) and respiratory (b) difference of leaves on one stem (leaf order is counted from upper to lower)

关系分析发现,二者紧密相关( $R^2=0.68$ )。说明气孔导度相关的水分供应差异可能是导致光合能力差异的重要原因。

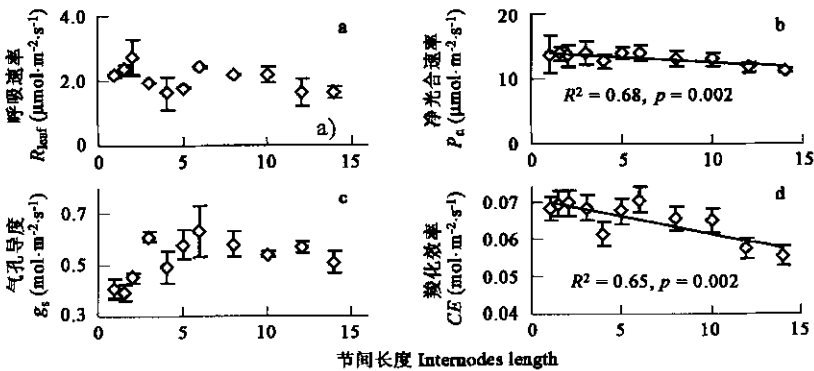


图2 节间长度与叶片呼吸速率(a)、光合速率(b)、气孔导度(c)和羧化效率(d)的相关关系

Fig. 2 Relations between internodes length and respiration rate (a), net photosynthetic rate (b), stomatal conductance (c) and carboxylation efficiency (d)

2.4 基生枝与顶生枝叶片气体交换特性的差异

基生叶与顶生叶的气体交换特性存在一定的差异。在营养生长期的夏季湿润季节,基生叶的光合速率、羧化效率和气孔导度往往较顶生叶高,这一差异在生殖生长期的春季(干旱季节)有相类似的表现,但这种差异性较营养生长期不很明显。光合能力在生殖生长期明显低于营养生长期,这可以归因于生殖生长期温度较低、水分供应紧张而导致羧化效率降低和气孔限制增强(表2)。此外,基生枝都是当年生枝,输导组织为当年生,输水效率高,有利于光合作用,而顶生枝生于多年生木质化了的茎秆上面,这可能导致其导水效率较基生枝差,进而影响光合能力。

2.5 不同生境、不同叶龄对气体交换的影响

对于所有嫩叶、成叶和老叶,在不同生境下叶片光合能力表现出明显的差异(表3~表5)。总体来看,嫩叶的呼吸速率>成叶>老叶;而净光合速率成叶>嫩叶>老叶,相类似的趋势也在气孔导度和羧化效率上观察到(表3~表5)。从气孔限制和非气孔限制两个方面来看,不同生境和不同年龄气体交换特性中,气孔导度和羧化效率都与光合速率呈现显著正相关(图4)。可以看出,气孔导度和羧化效率共同影响不同生境下、不同叶龄叶片光合速率。

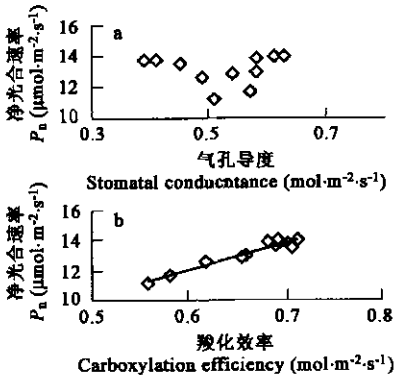


图3 气孔导度(a)、羧化效率(b)对不同长度节间上生长叶片的净光合速率的影响

Fig. 3 Influences of stomatal conductance (a), carboxylation efficiency (b) on the net photosynthetic capacity of leaves on internodes with different lengths

表1 年龄对成熟叶片的气体交换特性的影响(括号内数字为标准差)

不同年龄株丛				同一丛中不同年龄分株			
From tufts with different age				Individual with different age from the same tuft			
年龄	呼吸速率	净光合速率 Net	气孔导度	年龄	呼吸速率	净光合速率 Net	气孔导度
Age(a)	Respiration rate	photosynthetic capacity	Stomatal conductance	Age(a)	Respiration rate	photosynthetic capacity	Stomatal conductance
	( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )		( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
1	3.00(1.07)	16.3(0.6)	0.58(0.03)	1	1.34(0.27)	9.68(3.8)	0.26(0.16)
2	2.04(0.05)	14.4(0.6)	0.45(0.01)	2	1.55(0.12)	13.3(2.4)	0.35(0.04)
3	1.99(0.33)	15.2(0.84)	0.50(0.05)	3	1.85(0.23)	13.0(3.9)	0.27(0.13)
4	1.68(0.47)	12.1(0.2)	0.26(0.01)	4	2.54(0.59)	12.8(1.3)	0.21(0.01)
5	1.79(0.56)	11.5(1.2)	0.29(0.02)	5	3.69(1.66)	5.87(1.9)	0.10(0.03)
6	1.33(0.23)	12.6(1.4)	0.32(0.02)	6	1.96(0.52)	14.9(1.9)	0.25(0.02)

2.6 叶片净光合速率和呼吸速率的频率分布

综合以上所有关于最大光合速率和呼吸速率进行频率分析发现,尽管紫茎泽兰对不同生境有较大的可塑性(即对应于不同生境下,光合和呼吸速率不同),但其呼吸速率的分布中心(40%)在  $1.5\sim 2.0\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  之间,而净光合速率分布中心在  $11\sim 15\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  之间,占有观测结果的 50%。很小或者很大的光合速率和呼吸速率均占很小的比例( $<5\%$ )(图 5)。

表 2 基生枝与顶生枝叶片在营养生长期和生殖生长期的气体交换差异

Table 2 Gas exchange characteristics of leaves grown at stem apex and stem base in vegetative growth phase (summer) and reproductive growth phase (spring)

着生部位 Growth position	营养生长期 Vegetative growth phase				生殖生长期 Reproductive growth phase			
	呼吸速率	净光合速率 Net	气孔导度	羧化效率	呼吸速率	净光合速率 Net	气孔导度	羧化效率
	Respiration rate	photosynthetic capacity	Stomatal conductance		Respiration rate	photosynthetic capacity	Stomatal conductance	
	( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )		( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	
顶生 Grow from stem apex	1.12(0.06)	11.4(0.6)	0.16(0.02)	0.057	1.88(1.0)	3.30(0.46)	0.04(0.01)	0.029
基生 Sprout from stem base	1.08(0.2)	12.8(0.8)	0.20(0.01)	0.069	1.95(0.9)	4.62(1.35)	0.05(0.01)	0.032

括号内数字为标准差 Number in parenthesis is standard deviation

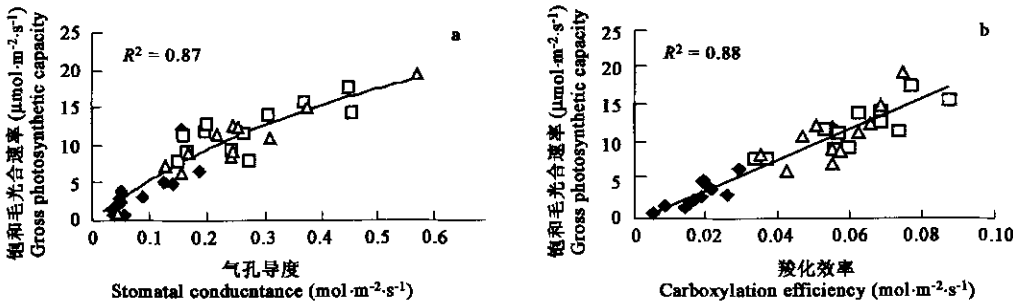


图 4 气孔导度(a)和羧化效率(b)与嫩叶、成叶和老叶毛光合速率的关系

Fig. 4 Dependency of the gross photosynthetic capacity on stomatal conductance (a) and carboxylation efficiency (b) of young, adult and old leaves

◆:老叶 old leaves; □:成叶 adult leaves; △:嫩叶 young leaves

表 3 不同样地内嫩叶气体交换特性的差异

Table 3 Differences in gas exchange between young leaves of plants growing in different plots

样地 Plot	呼吸速率 Respiration rate ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	净光合速率 Net photosynthetic capacity ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	气孔导度 Stomatal conductance ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	羧化效率 Carboxylation efficiency
林下 In forest	1.55(0.61)	8.5(0.4)	0.24(0.02)	0.035
疏林内 In woodland	3.77(0.20)	10.9(0.2)	0.31(0.05)	0.047
林间空地 Forest gap	3.33(0.01)	9.0(4.3)	0.17(0.08)	0.058
林缘 Forest edge	2.80(0.06)	6.3(4.6)	0.16(0.06)	0.043
弃荒地 Abandoned farm land	3.86(0.03)	9.2(0.8)	0.25(0.01)	0.055
路边 Roadside	3.19(0.01)	11.3(1.0)	0.22(0.01)	0.063
河漫滩 Alluvial flat	3.03(0.01)	15.0(1.9)	0.38(0.02)	0.069
河岸 Riverbank	3.88(0.01)	12.7(0.9)	0.25(0.02)	0.066
河中 In river	5.62(0.06)	7.3(1.3)	0.13(0.04)	0.056
平均值 Mean value	3.45(1.09)	10.02(2.7)	0.23(0.08)	0.05(0.01)

括号内数字为标准差 Number in parenthesis is standard deviation

2.7 生殖器官的气体交换特性

对生殖器官花和幼果的研究表明它们的呼吸代谢都相当旺盛,其中花蕾的暗呼吸速率最高,能够达到 $37\mu\text{mol}\cdot\text{kg}^{-1}\text{DW}\text{s}^{-1}$ ,成花的呼吸代谢为其 65%,而幼果期最低为其 40%。随着光照强度的增强,呼吸速率都明显降低(图 6)。暗呼吸与饱和光照条件下

呼吸的差是由于生殖器官光合作用造成的,把它看作生殖器官的毛光合速率。结果发现,花蕾光合作用最高,为 40 μmol · kg<sup>-1</sup> DW s<sup>-1</sup>,高于其呼吸速率,说明有碳净吸收的发生。成花的毛光合速率次之而幼果最弱(11 μmol · kg<sup>-1</sup> DW s<sup>-1</sup>)(图 6)。

表 4 不同样地内成叶气体交换特性的差异

Table 4 Differences in gas exchange between adult leaves of plants growing in different plots

样地 Plot	呼吸速率 Respiration rate (μmol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	净光合速率 Net photosynthetic capacity (μmol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	气孔导度 Stomatal conductance (mol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	羧化效率 Carboxylation efficiency
林下 In forest	0.85(0.01)	8.1(0.3)	0.27(0.01)	0.034
疏林内 In woodland	1.55(0.01)	8.1(0.4)	0.15(0.02)	0.037
林间空地 Forest gap	3.31(0.01)	11.6(1.2)	0.27(0.04)	0.073
林缘 Forest edge	1.44(0.04)	14.0(0.7)	0.31(0.04)	0.062
林缘(中午) Forest edge(noon)	2.65(0.01)	9.4(0.7)	0.24(0.03)	0.060
弃荒地 Abandoned farm land	1.79(0.03)	14.2(0.6)	0.45(0.03)	0.068
路边 Roadside	2.12(0.21)	9.3(0.8)	0.16(0.01)	0.056
河漫滩 Alluvial flat	1.12(0.06)	11.4(0.6)	0.16(0.02)	0.057
河岸 Riverbank	1.30(0.13)	17.6(0.1)	0.45(0.01)	0.077
河中 In river	3.11(0.44)	15.8(1.0)	0.37(0.04)	0.087
平均值 Mean	1.92(0.85)	11.95(3.33)	0.28(0.11)	0.06(0.02)

括号内数字为标准差 Number in parenthesis is standard deviation

表 5 不同样地内老叶气体交换特性的差异

Table 5 Differences in gas exchange between old leaves of plants growing in different plots

样地 Plot	呼吸速率 Respiration rate (μmol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	净光合速率 Net photosynthetic capacity (μmol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	气孔导度 Stomatal conductance (mol · m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	羧化效率 Carboxylation efficiency
林下 In forest	0.45(0.09)	1.6(0.2)	0.038(0.003)	0.009
疏林内 In woodland	2.00(0.03)	6.4(0.3)	0.186(0.025)	0.029
林间空地 Forest gap	0.81(0.14)	3.9(0.2)	0.051(0.005)	0.022
林缘 Forest edge	0.66(0.12)	4.8(0.1)	0.139(0.011)	0.020
林缘(中午) Forest edge(noon)	1.78(0.12)	3.1(0.1)	0.088(0.002)	0.026
弃荒地 Abandoned farm land	1.82(0.39)	5.0(0.3)	0.124(0.008)	0.019
路边 Roadside	1.81(0.01)	0.6(0.1)	0.038(0.003)	0.006
河漫滩 Alluvial flat	0.39(0.03)	3.0(0.5)	0.047(0.004)	0.019
河岸 Riverbank	1.83(0.08)	2.4(0.6)	0.049(0.006)	0.017
河中 In river	2.87(0.01)	1.6(0.3)	0.034(0.007)	0.015
平均值 Mean	1.44(0.82)	3.24(1.80)	0.08(0.05)	0.02(0.01)

括号内数字为标准差 Number in parenthesis is standard deviation

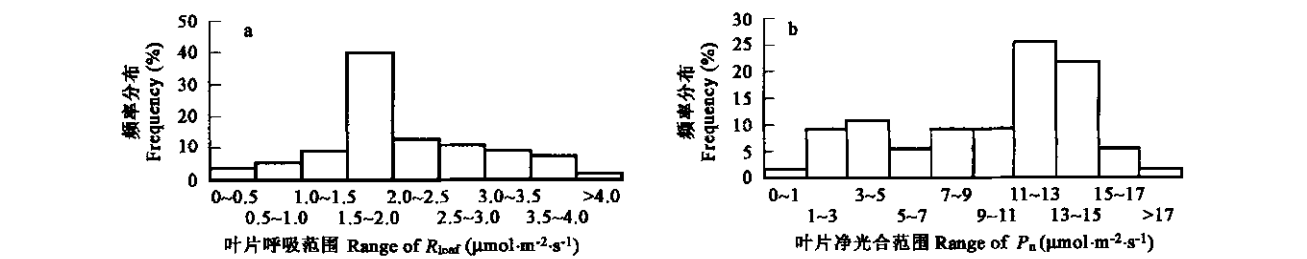


图 5 叶片呼吸速率(a)和叶片净光合速率(b)的频率分布(所有以上测定数据)

Fig. 5 Frequency distribution of leaf respiration, R<sub>leaf</sub> (a) and net photosynthetic capacity, P<sub>n</sub> (b) (data pooled from all above measurements)

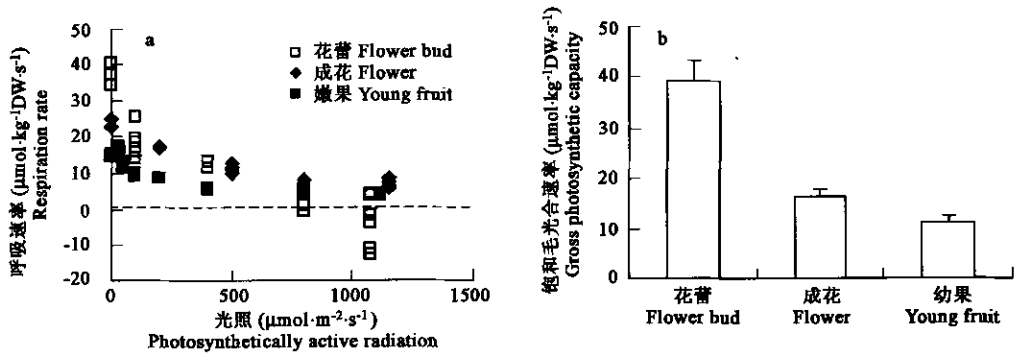


图 6 生殖器官不同时期的呼吸-*PAR* 曲线(a)和最大毛光合速率(b)

Fig. 6 Reproduction light response curves of reproductive organs at different development phases (a) and their gross photosynthetic capacity (b)

图 a 中虚线示呼吸为 0 Dashed line in fig. a shows the respiration rate at 0

2.8 茎杆的气体交换特性

茎杆呼吸速率与茎杆的直径呈显著相关,花果序总柄等较细的部分的呼吸能够达到  $11 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ ,而主茎等较粗部分的呼吸只有前者的 10%左右(图 7)。直径相同的顶生与基生枝之间呼吸速率的差异并不明显,没有达到显著水平( $p > 0.1$ )(图 7)。

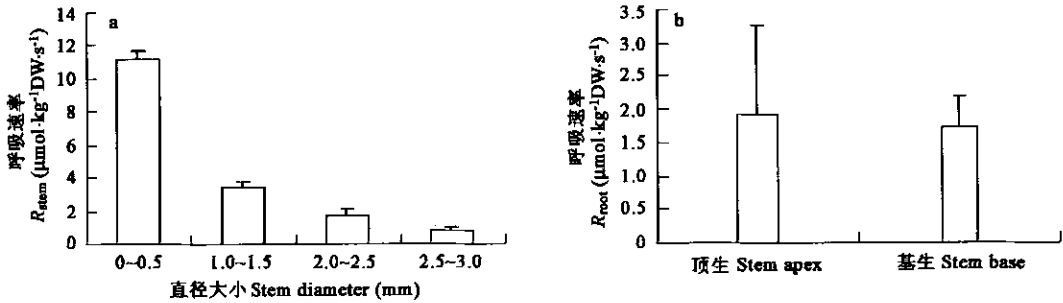


图 7 茎杆气体交换与直径大小(a)和着生位置(b)的关系

Fig. 7 Relations between stem respiration rate,  $R_{\text{stem}}$  and stem size (a) and influence of growth position on  $R_{\text{stem}}$  (b)

2.9 根系的气体交换特性

随着根系直径的增长,根系呼吸速率明显降低,根毛等细根的呼吸速率可以高达  $11 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,而主根的呼吸仅仅  $2 \mu\text{mol} \cdot \text{kg}^{-1} \text{DW} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右(图 8)。

3 讨论与结论

3.1 光合速率与呼吸速率的环境可塑性

叶片光合能力受两个方面因素的影响,一是气孔限制,另外一个与酶系统相关的非气孔限制。紫茎泽兰同一茎杆上不同叶片光合速率的差异应该归因于叶龄差异,而不同生境下老叶、成叶和幼叶的光合能力差异的原因既包括气孔限制也有羧化能力的原因。

生长在不同节间长度上叶片光合能力的差异应该主要归因于羧化能力的差异,但气孔限制对其影响较小。不同年龄株丛以及同一株丛不同年龄分株上面成熟叶片光合能力差异主要是气孔限制因素的差异。因此,紫茎泽兰光合能力差异存在的原因包括气孔限制和羧化效率,但是不同情况下,主要限制性因子有可能不同。刘文耀等研究认为,紫茎泽兰光合能力  $14.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,能够在一年之内保持较长时间的旺盛光合能力<sup>[2]</sup>,这与我们的研究一致。在营养生长期,不同类型紫茎泽兰叶片的最大净光合速率在  $0.6 \sim 17.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,多数集中在  $11 \sim 15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,而生殖生长期是一年中最早的春季,净光合速率为  $2.7 \sim 10.1$ 之间。平均净光合速率可以达到夏季的 1/3(表 2)。

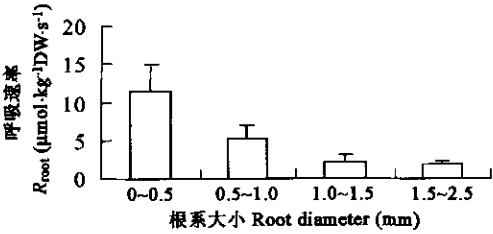


图 8 根系呼吸速率与根系直径的关系

Fig. 8 Relation between root diameter and root respiration rate,  $R_{\text{root}}$

结果可以看出的另外一个特点是紫茎泽兰的光合和呼吸均具有较大的可塑性,能够在不同的生境、发育时期、着生部位对其光合能力和呼吸水平进行调节,使其最优化形成植物生长和抵抗环境胁迫所需要的碳水化合物。祖元刚等通过比较紫茎泽兰和其他植物的水分利用效率发现,通过气孔调节光合速率和水分蒸腾散失,能够保证紫茎泽兰在水分充足时,最大化光合速率,甚至降低水分利用效率,这保证了在水分充足的地方,紫茎泽兰往往大面积入侵形成单优势。而在干旱条件下,紫茎泽兰以提高水分利用效率为目的,保证植物能够最大限度的存活,避免由于干旱而死亡<sup>[4]</sup>。这与本研究中发现的光合速率和呼吸速率的可塑性相一致。

但是,需要注意的一点是,光合作用和呼吸作用的环境可塑性并不是紫茎泽兰特有的。由表7可以看出,多种草本植物和木本植物,特别是当植物个体或者同一个体不同叶片处于不同光照环境下时,光合速率和呼吸速率相差都很大,尽管这种差异比紫茎泽兰小一些。

3.2 生殖器官光合作用对生殖过程的贡献

紫茎泽兰生殖器官具有较强的生理代谢能力,表现在呼吸速率上面。其呼吸速率普遍较根系和茎秆高出4倍以上(图6~8)。种子在形成过程中不仅需要淀粉的积累,而且需要大量的氨基酸和脂类化合物,他们的形成是以呼吸代谢过程的中间产物为基础。因此,这种较强的代谢能力有利于种子的形成。

生殖器官的光合能力也相当强。其中花蕾的毛光合速率是呼吸速率的1.1倍,表明有净碳吸收发生。尽管成花和幼果没有碳净吸收,但是毛光合速率分别相当于呼吸速率的68%和74%,说明大部分呼吸产生的CO<sub>2</sub>都被光合作用重新固定了。这一方面在其他的植物上面也有报道。Wang等观察到日本落叶松球果形成发育过程中的球果光合作用可能对球果形成起到一定作用<sup>[10]</sup>。Kenzo等对多种树木的种翅光合能力研究发现,这部分光合作用可能对于大量种子形成的年份的种子形成有一定作用<sup>[11]</sup>。Aschan和Pfan<sup>z</sup>综述他人研究结果认为非同化器官的光合作用是对叶片光合作用的一个重要补充,通常可以重新固定10%~85%的呼吸产生CO<sub>2</sub><sup>[12]</sup>。紫茎泽兰生殖季节处于干旱而空气温度较低的早春季节,叶片光合能力较为低下(表2)而且需要大量光合产物以便生产大量种子<sup>[1]</sup>。因此,紫茎泽兰花、幼果初期的强光合能力可能部分提供所其发育所需光合产物,这与其他多种已经报到的植物相似。

3.3 紫茎泽兰光合呼吸与其他植物的比较

植物非同化器官研究较少。紫茎泽兰的茎秆生理代谢能力旺盛,花序和果序柄等细小的茎秆呼吸能力与同等直径的根系的代谢能力相当(图7、图8)。尽管随着茎秆直径增大呼吸代谢有所下降,但是仍高于或者近似等于同等直径的根系的呼吸速率。紫茎泽兰根系属于典型的浅根种,大部分根系都集中在0~15cm的土壤内,细根部分的呼吸能力与幼果相当,但是较花蕾和成花低(图6,图8)。比较来看,紫茎泽兰根系呼吸速率较东部白松呼吸高,而与美洲糖槭和美国温带多种林木根系的测定结果在相同的范围,特别是在相同的温度和根系大小条件下,前人使用类似方法测定根系的结果与本文测定的结果相当(表6)。此外,随着直径的增大,根系呼吸和茎秆呼吸都显著下降,这与方精云的报道相同<sup>[13]</sup>。随着茎秆直径的增大,木质化部分所占比例增大,而木质部的呼吸远低于形成层区域和韧皮部等活组织<sup>[14]</sup>,这是直径增大呼吸变小的原因。因此,紫茎泽兰的非同化器官部分的代谢能力都比较旺盛,但并不比其他植物代谢明显更强,如根系呼吸作用。

表6 紫茎泽兰根系呼吸与其它植物根系呼吸的比较  
Table 6 Comparison of root respiration between *E. adenophorum* and other species

种名 Plant species	根系直径 Root diameter (mm)	呼吸大小 Range of root respiration (μmol · kg <sup>-1</sup> · s <sup>-1</sup> )	测定温度 Temperature(℃)	参考文献 Reference
东部白松 <i>Pinus strobes</i> *	<2	2~4	15	[15]
	>2	0.5~3.75	15	[15]
美洲糖槭 <i>Acer saccharum</i>	<1	8~12	24	[6]
温带不同树木根系 Different trees <sup>†</sup>	<1	2~14	24	[7]
roots in temperate forests <sup>#</sup>	<1	2~7	18	[7]
	<1	0.3~2	6	[7]
紫茎泽兰 <i>E. adenophorum</i>	<2.5	2~12	21	This study

\* 原文为计算在实际土壤内根系呼吸速率,在此结果上除以系数2.5 For estimating the *in situ* root respiration, a factor of 2.5 was divided in original paper; # :以耗氧量为基准,这一单位与CO<sub>2</sub>释放量相当 Unit in the original paper was the rate of oxygen consumption, which was the same to the unit as the rate of CO<sub>2</sub> efflux

鉴于紫茎泽兰属于半木质化灌木型多年生草本植物的特性,主要收集世界各地不同草本植物和木本植物种与紫茎泽兰进行叶片光合和呼吸能力的比较(表7)。与草本植物比较,紫茎泽兰叶片光合能力明显低于C<sub>4</sub>植物、C<sub>3</sub>农作物、阳生中生生境植



物和海岸沙丘植物,但与非禾本科和禾本科植物及莎草、早春植物、旱生植物极地植物相当,比阴生植物和半寄生植物高。与木本植物比较,紫茎泽兰的光合能力与热带雨林树种及热带先锋树种及落叶树种相当,但是比常绿阔叶树种和针叶树种高。紫茎泽兰呼吸速率与草本植物相当,但是较木本植物高。因此,紫茎泽兰叶片的光合、呼吸能力并不明显区别于先前报道的范围,其光合能力居 C3 草本植物中间,与较常绿阔叶和针叶木本植物高,但与其他木本植物相当。

对于入侵植物的入侵能力的评估往往需要对照本地种<sup>[4]</sup>。测定了与 8 种 4 类植物(表 7)。紫茎泽兰光合能力与本地的常绿阔叶树种落叶阔叶树种相当,而明显高于常绿针叶树种,但较同一时期的草本植物光合能力低。其呼吸速率与本地草本和木本植物相差不明显。因此,与其他植物比较,除紫茎泽兰具有更宽的光合速率范围外,并没有表现出特别的光合和呼吸能力。仅仅通过比较光合速率和呼吸速率的差异不容易判断其入侵能力。

表 7 紫茎泽兰叶片净光合速率、呼吸速率与其它植物的比较

Table 7 Comparison of leaf net photosynthetic rate, respiration rate between *E. adenophorum* and other species around world and in the same regions

植物(组)明 Plant (group) name	净光合速率 Net photosynthetic rate ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	呼吸速率 Respiration rate ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
草本植物 Herbaceous plants <sup>[16]</sup>		
C4 植物 C4 plants	30~60(70)	2~6
C3 农作物 C3 Crops	20~40	2~6
阳生中生生境植物 Mesophytes of sunny habitats	20~30(40)	n. a
海岸沙丘植物 Plants of dunes and seashores	20~30	n. a
早春地下芽植物 Spring geophytes	15~20	n. a
高大非禾本科植物 Tall forbs	10~20	n. a
阴生植物 Shade plants	(2)5~10	n. a
旱生植物 Plants of dry habitats	15~30	n. a
极地植物 Arctic plants	8~20	n. a
禾本科植物及莎草 grasses and sedges	5~15(20)	n. a
半寄生植物 Hemiparasites	(1)2~8	3~5(8)
草本野生花卉 Herbaceous wild flower		3~5 (阳生种 sun species) 1~3 (阴生种 shade species)
木本植物 Woody plants <sup>[16]</sup>		
热带林木(雨林) Tropical forest trees (rain forest)	10~16 5~7	0.3~0.5(2) (阳生叶 sun leaf) 0.05~0.2 (阴生叶 shade leaf)
热带先锋树种 Pioneer species in tropical region	12~20(25)	n. a
落叶树种 Deciduous trees	10~15(25)	1~2 (阳生叶 sun leaf)
常绿阔叶树 Broadleaved evergreens of subtropics and temperate regions	3~6	0.2~0.5 (阴生叶 shade leaf)
	6~12(20)	0.8~1.4 (阳生叶 sun leaf)
	2~4	0.2~0.5 (阴生叶 shade leaf)
针叶树 Coniferous trees	8~10 3~6(15)	0.6~1.5(落叶 Deciduous) (0.3)0.5~0.7(1)(常绿 Evergreen)
紫茎泽兰及同分布区内对照种 <i>E. adenophorum</i> and control species in the same regions		
紫茎泽兰 <i>E. adenophorum</i>	0.6~17.6(14.5 <sup>[2]</sup> )	0.4~5.6(夏 Summer)
	2.7~10.1	0.7~4.5(春 Spring)
常绿阔叶树 Evergreen broadleaved trees *	1.1~15.5	1.3~2.6(春 Spring)
	Mean=7.3	Mean=1.9
常绿针叶树 Evergreen conifers #	0.2~0.5	0.5~4.4(春 Spring)
	Mean=0.4	Mean=1.8
落叶阔叶树 Deciduous broadleaved tree +	2.9~7.1	1.9~4.0(春 Spring)
	Mean=4.7	Mean=2.8
草本植物 Herbaceous plants §	1.4~20.8	1.4~5.2(春 Spring)
	Mean=10.3	Mean=2.8

\* 桉树和矮山栎树 *Eucalyptus robusta*- and *Quercus monimotricha*; # 粗榧 *Cephalotaxus sinensis*; + 君迁子和栲子树 *Diospyros kaki* and *D. lotus*; § 异药花、青蒿和短葶飞蓬 *Fordiophyton* sp. , *Artemisia* sp. and *Erigeron breviscapus*;n. a. 没有数据 not availoble

References :

[ 1 ] Qiang S. The history and status of the study on crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) a worst worldwide weed. *J. Wuhan Bot. Res.* ,

1998, **16**:366~372.

[ 2 ] Liu W Y, Liu L H, Zheng Z. Photosynthetic characteristics of *Eupatorium adenophorum* and its ecological significance. *Acta Bot. Yunnanica*, 1988, **10**(2):175~181.

[ 3 ] Liu L H, Liu W Y, Zheng Z. Study on the biological and ecological features of *Eupatorium adenophorum* individuals. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, **9**(1):66~70.

[ 4 ] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, *et al.* Stomatal regulation on the gas exchanges of *Eupatorium adenophorum*: Implication on its invasive ability. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, **41**(3): 25~35.

[ 5 ] Zhou S, Xie Y L. The investigation report on the poisonous and injurious plant——*Eupatorium adenophorum* Spreng. in Sichuan Province. *J. Sichuan Grassland*, 1999, **2**:39~42.

[ 6 ] Burton A J, Zogg G P, Pregitzer K S, *et al.* Effect of measurement CO<sub>2</sub> concentration on sugar maple root respiration. *Tree Physiology*, 1997, **17**:421~427.

[ 7 ] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, *et al.* Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, **131**:559~568.

[ 8 ] Clinton B D, Vose J M. Fine root respiration in mature eastern white pine (*Pinus strobus*) *in situ*: the importance of CO<sub>2</sub> in controlled environments. *Tree Physiology*, 1999, **19**:475~479.

[ 9 ] Wang W J. Method for the determination of CO<sub>2</sub> flux from non-photosynthetic organs of trees and their influences on the results. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(9):2056~2067.

[10] Wang W J, Kitaoka S, Koike T, *et al.* Respiration of non-photosynthetic organs and forest soil of Japanese larch plantation and its contribution to CO<sub>2</sub> flux estimation. *Proceed. Asia Flux Net*, 2001, **1**:119~123.

[11] Kenzo T, Ichie T, Ninomiya I, *et al.* Photosynthetic activity in seed wings of Dipterocarpaceae in a masting year: does wing photosynthesis contribute to reproduction. *Photosynthetica*, 2003, **41**(4): 551~557.

[12] Aschan G, Pfan H. Non-foliar photosynthesis –a strategy of additional carbon acquisition. *Flora*, 2003, **198**:81~97.

[13] Fang J Y, Wang X K, Liu G H, *et al.* Measurement of respiration amount of trees in *Quercus liaotungensis* community. *Acta Ecologica Sinica*, **15**(3):235~244.

[14] Kozlowski T T, Pallardy S G. *The Physiological Ecology of Woody Plants*. 2nd edition. San Diego: Academic Press, 1997. 411.

[15] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N content, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, **8**:182~193.

[16] Nobel P S. *Physiochemical and Environmental Plant Physiology*. San Diego: Academic Press, 1991. 635.

参考文献:

[ 1 ] 强胜. 世界性恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状. 武汉植物研究, 1998, **16**:366~372.

[ 2 ] 刘文耀, 刘伦辉, 郑征. 紫茎泽兰的光合作用特征及其生态学意义. 云南植物研究, 1988, **10**(2):175~181.

[ 3 ] 刘伦辉, 刘文耀, 郑征. 紫茎泽兰个体生物及生态学特性研究. 生态学报, 1989, **9**(1):66~70.

[ 4 ] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 等. 紫茎泽兰叶片气体交换的气孔调节特性: 对其入侵能力的意义. 林业科学, 2005, **41**(3):25~35.

[ 5 ] 周俗, 谢永良. 四川省毒害植物——紫茎泽兰调查报告. 四川草地, 1999, **2**:39~42.

[ 9 ] 王文杰. 林木非同化器官 CO<sub>2</sub> 通量的测定方法及其对结果的影响. 生态学报, 2004, **24**(9):2056~2067.

[13] 方精云, 王效科, 刘国华, 等. 北京地区辽东栎呼吸量的测定. 生态学报, 1995, **15**(3): 235~244.