

芦苇与外来植物互花米草在不同 CO₂ 浓度下的光合特性比较

梁 霞, 张利权*, 赵广琦

(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植物互花米草与本地种芦苇为研究对象,对两者在不同 CO₂ 浓度条件下的光合/呼吸-CO₂ 响应机制,光合作用进程及光合特性指标进行比较研究。结果表明:(1)随 CO₂ 浓度的增加,互花米草与芦苇的净光合速率增加,暗呼吸速率下降;(2)互花米草与芦苇的光合/呼吸-CO₂ 响应机制不同,互花米草表现出更高的表观羧化效率(CE)和暗呼吸速率(R);(3)互花米草的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)及蒸腾速率(T_r)在 400 μmol/mol CO₂ 浓度下均高于芦苇,在 1000 μmol/mol CO₂ 浓度下则显著下降,表现出对设定环境因子和高 CO₂ 浓度胁迫的光合生理响应。本研究通过对入侵植物互花米草与本地种芦苇的在特定时间段内的光合特性比较研究,将有助于揭示互花米草和芦苇的 CO₂-光合适应机制,为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提供实验依据。

关键词:入侵植物;互花米草;芦苇;CO₂ 浓度;光合特性比较;崇明东滩

文章编号:1000-0933(2006)03-0842-07 中图分类号:Q945.11 文献标识码:A

A comparison of photosynthetic characteristics between *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* under different CO₂ concentrations

LIANG Xia, ZHANG Li-Quan*, ZHAO Guang-Qi (State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200062, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 842 ~ 848.

Abstract: The effects of different CO₂ concentrations on the growth and development of invasive plants have been studied intensively, but less scientific interest has been focused on the invasive plant *Spartina alterniflora*, which has spread rapidly in recent years in the coastal ecosystems of China. In this study, the photosynthetic characteristics under different CO₂ concentrations for *Spartina alterniflora* and for an indigenous plant *Phragmites australis* at the saltmarsh of Chongming Dongtan, Shanghai were measured and compared during the 2004 growing season. The photosynthetic indices were determined using a LI-6400 portable photosynthesis and accessories CO₂ control system (Li-cor, Inc. USA). The main experimental results are summarized below: (1) With the increase of control CO₂ concentration, the photosynthetic index of net photosynthetic rate and dark respiration rate in *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* were raising and falling respectively; (2) *Spartina alterniflora* had a different photosynthetic/respiration-CO₂ concentration response mechanism, compared with the indigenous plant *Phragmites australis*, where *Spartina alterniflora* had a significantly higher apparent carboxylation efficiency (CE) and respiration rate (R), which in turn were more sensitive to CO₂ influences; (3) The photosynthetic indexes net photosynthetic rate (P_n), leaf stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of *Spartina alterniflora* had more photosynthetic physiological acclimations than *Phragmites*

基金项目:上海市科委重大资助项目(04DZ12049 和 04DZ19304)

收稿日期:2005-09-25;修订日期:2006-01-23

作者简介:梁霞(1979~),女,内蒙古包头人,博士生,主要从事植物生理生态研究.E-mail: asituya@yahoo.com.cn

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

Foundation item: The project was supported by Key Project of Shanghai Scientific and Technological Committee (No. 04DZ12049 and 04DZ19304)

Received date: 2005-09-25; Accepted date: 2006-01-23

Biography: LIANG Xia, Ph.D. candidate mainly engaged in plant eco-physiology. E-mail: asituya@yahoo.com.cn

australis under the 400 μmol/mol CO₂ concentration; however, *Spartina alterniflora* showed a stress response under the 1000 μmol/mol CO₂ concentration. These results could be helpful in explaining the physiological and ecological mechanisms of *Spartina alterniflora* with respect to its growth rate, productivity and strong competitive ability.

Key words: invasive plant; *Spartina alterniflora*; *Phragmites australis*; CO₂ concentration; photosynthetic characteristics; Chongming Dongtan

互花米草(*Spartina alterniflora*) 隶属禾本科米草属的多年生草本植物,原产美洲大西洋沿岸和墨西哥海湾。由于无意传播和有意引入,互花米草已经在许多河口湾和海湾的潮间带形成了严重的入侵^[1,2],在我国则广泛分布于大部分沿海省市的海岸地区^[3]。在我国长江河口湾的崇明岛、南汇和九段沙等地的潮间带,互花米草已经在当地植物芦苇(*Phragmites australis*)和海三棱藨草(*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^[4]。

外来入侵植物一般都具有对不同环境的较强的忍耐性和适应性^[5]。作为植物重要的生理过程,光合特性和其对侵入生境的适应性是外来入侵植物成功侵入的前提条件。CO₂ 不仅是植物光合作用的重要决定性因子,1,5 二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)的主要底物,而且也是初级代谢过程,如气孔响应、光合同化物分配和生长调节剂等的不可缺少的物质^[6]。CO₂ 浓度增加在短期内能促进植物的光合作用^[7,8]。因植物种类不同,尤其是光合途径不同,不同植物对环境 CO₂ 浓度升高而表现出的光合适应性也存在差异。这就可能会成为外来植物成功入侵的生理优势之一,目前我国有关此类研究不多。因此,本文选择我国典型河口湿地崇明东滩,以入侵植物互花米草与当地的芦苇种群为研究对象,在短期 CO₂ 浓度改变条件下,研究其光合特性的变化和响应机制,从光合生理生态学角度探讨其成功入侵我国长江河口湾潮间带的内在原因。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

本项研究选择在上海崇明东滩鸟类自然保护区滩涂湿地,位于 E121°50' ~ 122°05', N31°25' ~ 31°38' 之间(见图 1)。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/m²,年均气温 15.3 °C,最热月为 7 ~ 8 月份,月平均气温 26.8 ~ 26.9 °C,最冷月为 1 ~ 2 月份,月平均气温在 3.0 ~ 3.9 °C。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%。复旦大学生物多样性科学研究所全球碳通量东滩野外观测站多年监测结果显示,崇明东滩滩涂湿地 CO₂ 浓度变化范围为 222 ~ 417 μmol/mol,平均浓度 361 μmol/mol。

崇明东滩滩涂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),吴淞高程低于 2m,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藨草或藨草(*Scirpus triqueter*)带,吴淞高程位于 2 ~ 2.9 m;高潮滩上半部分为芦苇带,吴淞高程一般在 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藨草带。目前在崇明东滩,互花米草与芦苇和海三棱藨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自然生长的互花米草单种优势群落和芦苇单种优势群落中的植株为试验对象。测试时随机选取 5 ~ 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。

1.2.2 光合作用-CO₂ 浓度响应测定 2004 年 6 月下旬,选择完全晴朗天气,在不同光强和不同 CO₂ 浓度条件下进行光合的 CO₂ 浓度响应的测定。光强由 LI-6400 红蓝 2BLED 光源进行自动控制,参比室 CO₂ 浓度通过 LI-6400 外带 CO₂ 气源(液化 CO₂ 小钢瓶)由系统内的自动程序控制 CO₂ 吸收器(Scrubber)来完成,叶面温度由 LI-6400 温度控制器控制在 33 °C ± 0.5 °C。在不同光合有效辐射通量密度(PPFD, 2000、1500、1000、500、200、

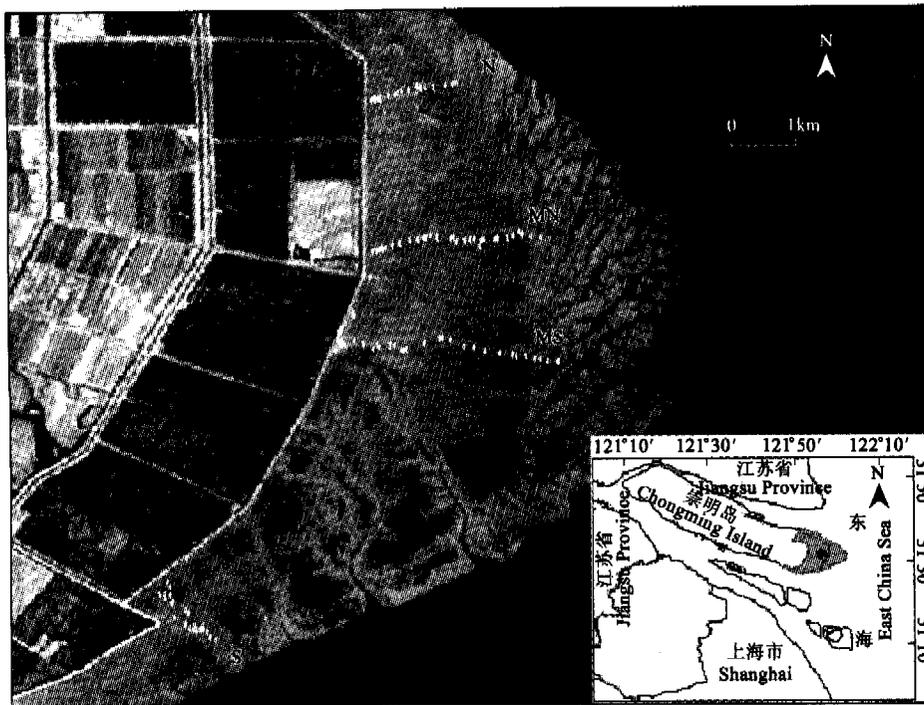


图 1 上海崇明东滩自然保护区位置与 2004 年 7 月 Landsat-TM 卫星影像图

Fig. 1 The location of Chongming Dongtan Nature Reserve, Shanghai, and the Landsat-TM satellite image of July, 2004

图中 N、MN、MS、S 代表 4 条样带, 人类活动干扰程度从 N 样带向 S 样带逐渐增加 N, MN, Ms and S represent the four transects with increasing intensity of human disturbance

100、50、20 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 和不同参比室 CO_2 浓度 (C_r , 50、100、150、200、300、400、600、800、1000、1200、1500 $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 下测定叶片净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。测定时向叶室中逐级通入 CO_2 直至达到设定浓度并保持 30 min, 使植株适应该 CO_2 浓度后再进行测定, 取 5 株测定叶片的平均值作为最终结果, 每一不同光强和 CO_2 浓度设定数据采集时间 5 min。

1.2.3 暗呼吸作用的 CO_2 浓度响应测定 同期选择相近天气情况, 在完全遮光 and 不同参比室 CO_2 浓度条件下, 用 LI-6400 便携式光合作用测定仪 (Li-cor, Inc. USA) 连续对植物的暗呼吸速率 (R , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 进行 3d 重复观测, 样品叶 5 片, 每次测定数据采集 5 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。

1.2.4 光合作用进程测定 互花米草与芦苇光合作用的大幅变化出现在 10:00 ~ 13:00^[9], 为保证两种植物光合作用的稳定性, 本研究选择同期野外晴朗天气条件的 13:00 ~ 16:00, 在设定参比室 CO_2 浓度 (400、1000 $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 条件下测定植株的净光合速率、蒸腾速率 (T , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 和叶片气孔导度 (G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。测定期间光照变化为 200 ~ 1650 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 大气温度 40 ~ 44 $^{\circ}\text{C}$, 大气湿度为 22.34% ~ 26.48%。测试前植株对该设定 CO_2 浓度的适应性调节同前述。样品叶 10 片, 每次测定数据采集 10 min。

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。使用 Excel 和 SPSS 软件进行统计处理分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 净光合速率对 CO_2 浓度的响应

对不同光合有效辐射 (PPFD)、不同 CO_2 浓度条件下, 植物的净光合速率趋势作图 (图 2, 图 3)。由图可知, 不同光合辐射条件下, 互花米草和芦苇的净光合速率 (P_n) 均随着 CO_2 浓度的增加呈增大, 但当 CO_2 浓度值增加到 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, P_n 的上升情况发生了变化: 互花米草从此时开始趋于平缓, 在光照辐射为

1000 μmol/(m²·s) 时, 净光合速率甚至出现了微小下降; 而芦苇仅在光照辐射 500 μmol/(m²·s), CO₂ 浓度大于 400 μmol/mol 时表现出一定的平缓趋势外, 其它条件下均未表现出明显的上述变化。此外, 在 CO₂ 浓度较低的情况下 (C_i ≤ 200 μmol/mol), 互花米草的 P_n 仍可保持在 2.50 ~ 10.00 μmol/(m²·s), 而芦苇此时的 P_n 只有该值的一半左右。

对互花米草与芦苇的实测结果进行分析, 可以发现两种植物光合作用对 CO₂ 浓度的响应符合 Michaelis-Menten 方程^[10]。

$$P_n = \frac{\eta CP_{\max,c}}{\eta C + P_{\max,c}} - R$$

式中, η 是表观羧化效率 (CE), P_{max,c} 是在一定光强下 CO₂ 达到饱和时的表观最大光合作用速率, C 是 CO₂ 浓度, R 是暗呼吸速率。所得的模拟曲线参数值见表 1。

由表 1 可知, 互花米草与芦苇的 CO₂ 浓度响应特征参数值均随光合辐射的增强而增大, 但两者的参数值呈极显著差异。互花米草的表观羧化效率显著高于芦苇, 而表观最大光合作用速率则比芦苇低。

表 1 不同光强下光合作用速率对 CO₂ 浓度响应的特征参数

Table 1 The characteristics parameters for responses of net photosynthetic rate to the CO₂ concentrations under different light intensities

种类 Species	光量子通量密度 PDF (μmol/(m ² ·s))	表观羧化效率 η (μmol/(m ² ·s))	表观最大光合作用速率 P _{max,c} (μmol/(m ² ·s))	暗呼吸速率 R _i (μmol/(m ² ·s))	相关系数 r ² (n = 10)
互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	500	0.112 ± 0.031	15.11 ± 4.77	1.74 ± 0.49	0.981
	600	0.146 ± 0.012	16.08 ± 2.65	2.62 ± 0.28	0.949
	800	0.153 ± 0.056	18.59 ± 8.70	3.11 ± 0.92	0.966
	1000	0.317 ± 0.080	26.68 ± 11.76	7.47 ± 1.20	0.921
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	500	0.068 ± 0.024**	25.89 ± 1.69**	4.59 ± 1.79**	0.975
	600	0.071 ± 0.012**	37.87 ± 1.77**	4.94 ± 1.12**	0.993
	800	0.089 ± 0.018**	51.76 ± 3.20**	6.38 ± 1.74**	0.990

** 表示 p < 0.01 means p < 0.01

2.2 暗呼吸速率对 CO₂ 浓度的响应

在不同 CO₂ 浓度条件下, 比较互花米草与芦苇的暗呼吸速率 (R), 其结果表明 (图 4) 不同 CO₂ 浓度下互花米草的 R 始终高于芦苇, 且两种植物的 R 表现出不同变化规律。当 CO₂ 浓度低于 400 μmol/mol 时, 芦苇与互花米草的 R 分别保持在 1.75 ~ 2.20 μmol/(m²·s) 和 3.21 ~ 3.47 μmol/(m²·s), 当超出这一限值后, R 就开始降低, 但此时互花米草的降幅显著高于芦苇, 直至 CO₂ 浓度达到 1200 μmol/mol 时, 两者的暗呼吸速率仅仅相差 0.14 μmol/(m²·s)。

2.3 互花米草在不同 CO₂ 浓度条件下的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率比较

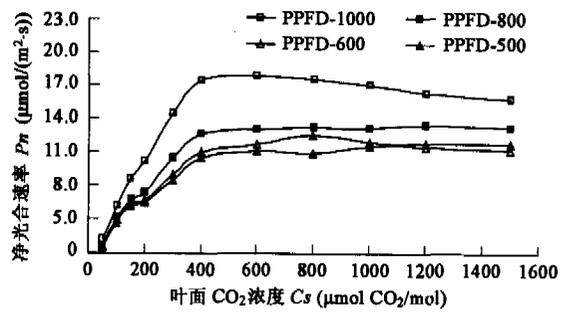


图 2 不同光强下光合速率对互花米草叶面 CO₂ (C_i) 浓度的响应
Fig. 2 Response of photosynthetic rate of *Spartina alterniflora* to CO₂ concentrations under different light intensities

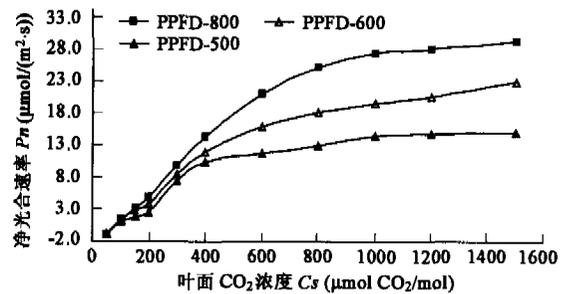


图 3 不同光强下光合速率对芦苇叶面 CO₂ (C_i) 浓度的响应
Fig. 3 Response of photosynthetic rate of *Phragmites australis* to CO₂ concentration under different light intensity

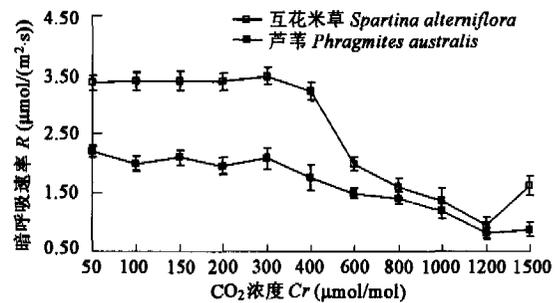


图 4 暗呼吸速率对植株叶面 CO₂ 浓度 (C_i) 的响应
Fig. 4 Response of dark respiration (DR) of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* to CO₂ concentration

2.3.1 净光合速率的比较 在设定 CO₂ 浓度为 400 μmol/mol、光强变化为 200 ~ 865 μmol/(m²·s) 条件下对芦苇的净光合速率进行测定(图 5a)。开始测定的 10min 之内, P_n 有一个较小的峰值(4.88 μmol/(m²·s)) 出现, 随后即迅速下降, 当光强稳定在 663 ~ 865 μmol/(m²·s) 时, P_n 最大值也仅为 0.831 μmol/(m²·s)。相同 CO₂ 浓度、光强为 400 ~ 1624 μmol/(m²·s) 条件下, 互花米草的净光合速率(图 5b) 表现出与光照辐射相一致的变化趋势, 随光照的增强而迅速上升, 当光照辐射为 1522 μmol/(m²·s) 时 P_n 可达 10.48 μmol/(m²·s)。

为了进一步揭示互花米草光合特性对高 CO₂ 浓度的响应机制, 对 1000 μmol/mol CO₂、572 ~ 1165 μmol/(m²·s) 光照条件下的净光合速率进行测定(图 5c)。在该 CO₂ 浓度下互花米草的 P_n 从测试开始就迅速下降, 至测试 15min 后趋于稳定, 保持在 804.67 ~ 1076 μmol/(m²·s)。整个测定过程 P_n 的最大降幅为 71.3%。降低后的 P_n 甚至低于相同条件 400 μmol/mol CO₂ 浓度时的数值。

2.3.2 气孔导度与蒸腾速率的比较 互花米草与芦苇的气孔导度和蒸腾速率在短期 CO₂ 浓度提高条件下表现出不同的规律。图 6a、6b、6c 分别表示了上述 CO₂ 浓度和光照条件下芦苇与互花米草气孔导度(G_s) 与蒸腾速率(T_r) 的变化。由图 6a、6b 可知, 400 μmol /mol CO₂ 浓度下芦苇的 G_s 和 T_r 均表现出显著的线性下降, 降幅可达 73.86% 和 66.01%, 同一 CO₂ 浓度下互花米草的 G_s 和 T_r 则不断上升, 至测定结束时分别增加了 0.019 mol/(m²·s) 和 1.815 mmol/(m²·s)。提高环境 CO₂ 浓度后(1000 μmol/mol) 互花米草 G_s 和 T_r 总体呈现较高水平(图 6c), 其进程表现为先降后升的“U”型曲线, 谷值均出现在测试 10min 后, 分别为最大值 0.035 mol/(m²·s) 和 5.50 mmol/(m²·s) 的 80.0% 和 76.3%。

将叶片气孔导度、蒸腾速率与植物的净光合速率和环境因子间的相关性(P < 0.01) 进行分析, 结果表明: 400 μmol/mol CO₂ 浓度下, 两种植物 G_s 与 T_r 间的相关性均较高, 相关性系数(r²) 分别可达 0.99 和 0.86, 芦苇的光合因子与该 CO₂ 浓度间的相关性较大(r² > 0.70), 而此时的光照更可能会导致互花米草 P_n 的变化。增加 CO₂ 浓度至 1000 μmol/mol 后, 互花米草 G_s、T_r 间的相关性减弱(r² = 0.26), 此时的 CO₂ 浓度已成为影响互花米

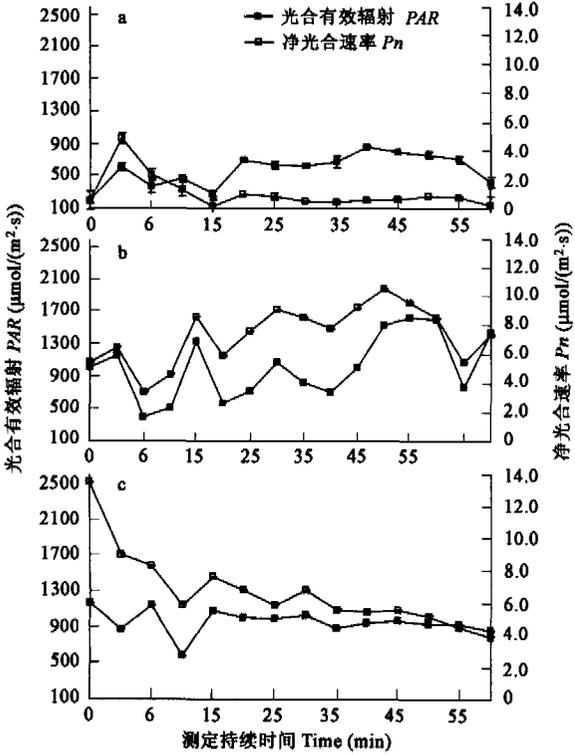


图 5 芦苇(a)和互花米草(b,c)净光合速率变化

Fig.5 Changes in the net photosynthetic rate of *Phragmites australis* (a) and *Spartina alterniflora* (b,c)

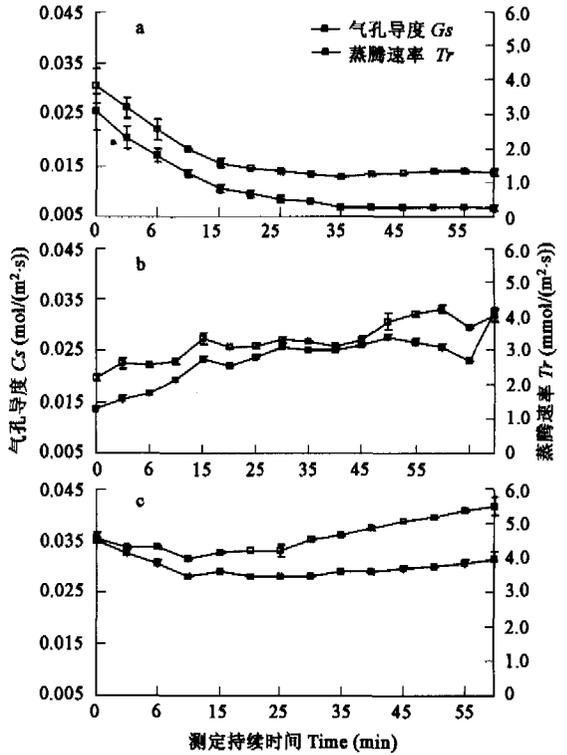


图 6 芦苇(a)和互花米草(b,c)气孔导度与蒸腾速率的变化

Fig.6 Changes in the leaf stomatal conductance(G_s) and transpiration rate (T_r) of *Phragmites australis* (a) and *Spartina alterniflora* (b,c)

草 P_n 和 G_s 的主要因子 ($r^2 > 0.75$)。

3 讨论

不同 CO₂ 浓度条件下植物的光合响应特性研究成为当今世界上相关研究中比较重要和热点的课题,其中有关环境 CO₂ 浓度增加对植物光合-呼吸作用的影响方面还存在争议^[11~13]。在本项研究设定环境条件下,两种植物的净光合速率和暗呼吸速率分别随 CO₂ 浓度的增加而上升和下降。但值得注意的是,不同光照辐射强度对净光合速率的上升幅度有影响,不同 CO₂ 浓度对暗呼吸速率的下降趋势也会产生作用。因此对于互花米草和芦苇而言,较为全面的光合/呼吸-CO₂ 响应机制研究还需结合其它环境因子共同考虑。此外,理论上认为,具有高维持呼吸/单位光合作用的植物对 CO₂ 浓度的相对敏感性更大^[14]。在本研究设定条件下,互花米草所表现出的比芦苇更为敏感的 CO₂ 响应变化和其较高的净光合、暗呼吸速率较好地证明了上述理论。崇明东滩滩涂湿地 CO₂ 浓度的上限值约为 400 μmol/mol 左右,在该浓度下进行光合进程测定比较研究可较真实的反映植物的光合生理生态适应特性。因此该条件下互花米草所表现出的较高的光合指标值也是其优于芦苇的光合生理特性之一。

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较强的适应性和耐性^[15]。这种适应性和耐性可能在短期内表现出来,也可能需要长期的适应过程。因此,研究外来植物,如互花米草,在 CO₂ 适应性方面表现出的入侵优势还需一个长期的和综合的监测过程。本研究仅对互花米草和本地种芦苇在夏季不同 CO₂ 浓度条件下的光合特性进行比较,以期通过特定时间段的比较研究,揭示两种植物在特定环境条件的 CO₂-光合特性,为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提供实验依据。

4 结论

本研究通过特定时间段(2004年6月)和环境因子条件(光照辐射强度、CO₂浓度),对上海崇明东滩本地种芦苇与外来种互花米草在不同 CO₂ 浓度条件下的光合特性进行比较。研究表明:互花米草与芦苇的光合-CO₂ 响应、暗呼吸-CO₂ 响应机制不同,两种植物随 CO₂ 浓度的增加,净光合速率增加,暗呼吸速率下降,但在 400 μmol/mol CO₂ 浓度时两植物表现出较显著的变化差异:当 CO₂ 浓度低于 400 μmol/mol 时,植物净光合速率增长显著,暗呼吸速率基本稳定,且互花米草的 P_n 和 R 均高于芦苇;当超过这一范围时,植物的 P_n 升幅减缓, R 迅速下降,互花米草的降幅更为明显。公式模拟结果显示,互花米草的表观羧化效率在不同 CO₂ 浓度条件下均比芦苇高出近一倍左右,这与不同季节、自然 CO₂ 浓度条件(350 μmol/mol CO₂)下测定的结果相似^[9]。植物光合作用进程测定表明,400 μmol/mol CO₂ 浓度条件下互花米草的光合指标(净光合速率、气孔导度和蒸腾速率)表现出比芦苇更强的适应性,但它在 1000 μmol/mol CO₂ 浓度条件下却表现出对设定环境因子和高 CO₂ 浓度胁迫的光合生理响应。

References:

- [1] Daehler C C, Strong D R. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in Pacific estuaries, USA. *Biol. Conserv.*, 1996, 78:51-58.
- [2] Ayres D, Smith D, Zaremba K, et al. Distribution of exotic cordgrasses (*Spartina* sp.) in the tidal marshes of San Francisco Bay. In: Ecological Society of America Annual Meeting Abstracts. Tucson, AZ, 2002.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] Peng S L, Xiang Y C. The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(4):560-568.
- [6] Yan G Y, Yang W Q, Wang K Y, et al. Woody plants respond to interactions between elevated CO₂ and increased temperature. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(3):304-310.
- [7] Ward J K, Strain B R. Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiol.*, 1999, 19:211-220.

- [8] Sims D A, Cheng W, Luo Y, *et al.* Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in a sunflower canopy. *J. Exp. Bot.*, 1999, 50:645 ~ 653.
- [9] Zhao G Q, Zhang L Q, Liang X. A comparison of photosynthetic characteristics between an invasive plant *Spartina alterniflora* and an indigenous plant *Phragmites australis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7):1604 ~ 1611.
- [10] Thornley J H M. *Mathematical models in plant physiology*. Beijing: Academic Press, 1983.
- [11] Xu D Y. Advances in the research on the impacts of atmospheric CO₂ enrichment and climate change on forests. *World Forestry Research*, 1994, 2:26 ~ 32.
- [12] Ward J K, Strain B R. Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiol.*, 1999, 19:211 ~ 220.
- [13] Cure J D, Acock B. Crop response to carbon dioxide doubling: A literature survey. *Agr. Forest. Meteorol.*, 1986, 38:127 ~ 145
- [14] Loloyd J, Farquhar G D. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO₂: concentrations and their interactions with soil nutrient status, I. General principles and forest ecosystem. *Functional Ecology*, 1996, 10:4 ~ 32.
- [15] 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.

参考文献:

- [3] 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.
- [4] 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 ~ 289.
- [5] 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.
- [6] 杨金艳,杨万勤,王开运等. 木本植物对 CO₂ 浓度和温度升高的相互作用的响应. *植物生态学报*, 2003, 27(3):304 ~ 310.
- [9] 赵广琦,张利权,梁震. 芦苇与入侵植物互花米草的光合特性比较. *生态学报*, 2005, 25(7):1064 ~ 1611.
- [11] 徐德应. 大气 CO₂ 增长和气候变化对森林的影响研究进展. *世界林业研究*, 1994, (2):26 ~ 32.
- [15] 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.