

入侵植物马缨丹 (*Lantana camara*) 及其 伴生种的光合特性

朱 慧, 马瑞君*

(韩山师范学院生物系, 广东潮州 521041)

摘要: 马缨丹 (*Lantana camara* L.) 是粤东地区的入侵植物之一。采用 LI-6400 光合作用仪对马缨丹及其常见主要伴生种鬼针草 (*Bidens pilosa* L.)、肖梵天花 (*Urena lobata* L.)、土牛膝 (*Achyranthes aspera* L.) 在不同有效光合辐射 (PAR) 和不同 CO₂ 浓度下的光合生理指标进行测定, 结果表明: (1) 马缨丹的光饱和点 (LSP) 与光补偿点 (LCP) 分别为 1225、13.58 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 均低于伴生种, 且和伴生种差异达到显著水平, 光饱和点时的最大净光合速率 (P_{max}) 为 13.89 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表观量子效率 (AQY) 为 0.0503 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与土牛膝相当, 而显著高于肖梵天花; (2) 马缨丹的 CO₂ 饱和点 (CSP) 与 CO₂ 补偿点 (CCP) 分别为 1350、61.78 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, CO₂ 饱和点时马缨丹的最大净光合速率 (P_{max}) 为 20.08 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 显著高于土牛膝, 马缨丹的表观羧化效率 (CE) 与鬼针草相当, 为 0.0424 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$; (3) 有效光合辐射与 CO₂ 浓度的增加, 对马缨丹气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 影响不明显, 但大大提高了其水分利用率 (WUE), 提示马缨丹对于环境中光强和 CO₂ 的变化具有良好的适应能力。这些信息对马缨丹生理生态学特性的认识是一个补充, 并能为马缨丹入侵机制的研究提供一些有价值的参考。

关键词: 马缨丹 (*Lantana camara* L.); 光合生理特性; 净光合速率; 表观量子效率; 表观羧化效率

文章编号: 1000-0933 (2009) 05-2701-09 中图分类号: Q142, Q945.11 文献标识码: A

Photosynthetic characteristics comparison between an invasive plant, *Lantana camara* L., and associated species

ZHU Hui, MA Rui-Jun*

Department of Biology, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2701 ~ 2708.

Abstract: Ecophysiological properties, such as photosynthetic characteristics, contribute significantly to the success of many invasive plant species. Using a field photosynthesis measurement system (LI-6400), we determined and compared the photosynthetic characteristics of a common invasive plant in eastern Guangdong Province, China, *Lantana camara* L. and three species often associated with it, *Bidens pilosa* L., *Urena lobata* L. and *Achyranthes aspera* L.. Our results showed that: (1) Light saturation point and light compensation point of *L. camara* were 1225 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and 13.58 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, which were significantly lower than those of all three associated species ($p < 0.05$), AQY of *L. camara* was equivalent to *A. aspera* and higher than *U. lobat*. (2) CO₂ saturation point and CO₂ compensation point (CCP) of *L. camara* were also lower than that of *A. aspera*, but higher than those of the other two species. However, P_{max} (20.08 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) of *L. camara* at CSP was much higher than *A. aspera* under study, and CE of *L. camara* was equivalent to *B. pilosa* and higher than *A. aspera*. (3) Increased photosynthetically active radiation and CO₂ concentration did not significantly affect either stomatal conductance or transpiration rates, but greatly improved the water use efficiency (WUE) of *L. camara*. These data indicate that the ecophysiological advantages of *L. camara* could contribute to its success

基金项目: 广东省科技厅计划资助项目 (2005B33302002); 广东省自然科学基金资助项目 (2007009850)

收稿日期: 2008-01-14; 修订日期: 2008-08-12

致谢: 美国迈阿密大学植物学系 David L. Gorchov 教授和 Qingshun Quinn Li 教授帮助润色英文摘要, 谨此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ruijunma2003@yahoo.com.cn

as an invasive species.

Key Words: *Lantana camara* L.; photosynthetic characteristics; net photosynthetic rate (P_n); apparent quantum yield (AQY); carboxylation efficiency (CE)

生物入侵 (biological invasion) 的途径之一是有意引种 (intentional introduction), 如将外来植物作为观赏植物、药用植物、改善环境植物、食物资源等引进, 其中有部分逸为野生, 成为对自然生态系统形成严重危害的入侵植物。马缨丹 (*Lantana camara* L.), 马鞭草科 (Verbenaceae) 马缨丹属植物, 别名五色梅, 原产热带美洲, 直立或蔓生灌木, 以种子繁殖为主, 曾被作为园林花卉引进中国, 在广东、海南、福建、台湾、广西等地区广泛栽培, 其生态适应性强, 目前已经逸为野生^[1], 且蔓延迅速, 危及本地物种的生存, 成为南方广大地区危害严重的入侵植物之一。

外来生物入侵, 除了被入侵的生境具有可利用的资源条件、缺乏自然控制机制及人类进入的频率高等特点外, 外来生物本身的强生态适应能力是其重要入侵机制^[2~4]。植物叶片光合性能通常与其生产能力呈正相关, 部分入侵植物往往通过迅速的生长侵占入侵生境, 其生物量的迅速积累与其光合特性是密切相关的, 如入侵植物薇甘菊 (*Mikania micrantha* L.)、三裂蟛蜞菊 (*Wedelia trilobata* L.)、五爪金龙 (*Ipomoea cairica* (L.) Sweet) 即具有高的光合能力和较宽的光合生态位^[5,6]。马缨丹作为入侵植物, 早已引起了国外学者的关注^[7,8], 但目前国内外对马缨丹的研究主要集中在其化学成分的提取及其生理、化感作用等方面^[9~12], 而有关马缨丹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, 对于马缨丹及其伴生植物光合特性的专门研究未见报道。

经过笔者实地考察, 在福建南部和广东东部的广大地区, 马缨丹入侵尤为严重, 且野生植株高大, 长势旺盛, 极易在入侵地群落中形成优势种, 马缨丹这种入侵性是否与马缨丹本身的光合特性有关? 马缨丹与本地植物在光合特性上存在哪些差异? 因此, 本实验选择粤东潮州市周边地区为研究样地 (sample plot), 以马缨丹及其常见主要本地伴生植物 (associated species) 菊科 (Compositae) 的鬼针草 (*Bidens pilosa* L.)、锦葵科 (Malvaceae) 的肖梵天花 (*Urena lobata* L.) 和苋科 (Amaranthaceae) 的土牛膝 (*Achyranthes aspera* L.) 等为研究对象, 采用 LI-6400 便携式光合仪对马缨丹及其伴生植物进行光合生理指标的测定, 通过比较深入了解马缨丹的光合生理指标与其主要伴生种之间的差异, 旨在补充对马缨丹生理生态学特性的认识, 并为马缨丹入侵机制的探讨提供有价值的参考。

1 实验材料与方法

1.1 实验材料

在生态学外业调查的基础上, 选择潮州市周边地区的野生的马缨丹及其常见主要伴生种鬼针草、肖梵天花和土牛膝等植株为实验样株, 样株生长地潮州位于粤东, 韩江中下游, 介于东经 $116^{\circ}22' \sim 117^{\circ}11'$ 、北纬 $23^{\circ}26' \sim 24^{\circ}14'$ 之间, 地处低纬度, 濒临南海, 属东南海洋性季风气候, 亚热带常绿阔叶林生态系统类型, 日照充足, 雨量充沛, 气候温和, 年平均气温 21.4°C , 年均降雨量 1685.8 mm 。其中, 马缨丹样株树龄约为 3a, 平均株高 $(2.5 \pm 0.2)\text{ m}$, 肖梵天花、鬼针草和土牛膝均为马缨丹的伴生植物, 肖梵天花为多年生亚灌木状草本, 鬼针草与土牛膝为 1 年生草本, 三者样株平均株高分别为 $(1.0 \pm 0.2)\text{ m}$ 、 $(0.9 \pm 0.1)\text{ m}$ 、 $(0.5 \pm 0.1)\text{ m}$, 被选择的样株生长良好, 健康无病虫害, 其生境位于东丽湖边受过人为干扰的撂荒地, 土壤湿润, 样株不受其他植物及建筑物的遮挡, 全日光照。

1.2 实验方法

实验于 2007 年 6 月进行, 选择全天晴朗无云的天气, 采用 LI-6400 便携式光合作用测定系统对实验样株的光合生理指标进行测定。选择样株外围阳性叶片 (基本不受其他叶片遮挡), 分别对马缨丹及其 3 种主要伴生植物的光合-光响应曲线 (light curve)、光合- CO_2 响应曲线 (ACI curve)、蒸腾速率 (transpiration rate, 缩写

Tr)、气孔导度(stomatal conductance, 缩写 G_s)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, 缩写 C_i)等主要生理指标多次平行测量,即各选择样株 5 株,从每样株中部随机选择共 6 个健康成熟、无病虫害的叶片进行测量^[13]。

1.2.1 光合-光响应曲线的测定

光合-光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度的变化而变化的规律^[14]。以小钢瓶内液态 CO_2 为气源,设定自然 CO_2 浓度条件下(约 $350 \mu mol \cdot mol^{-1}$)进行光合-光响应曲线的测定。在预实验的基础上,利用 LI-6400 内部温度调节器控制叶室温度为室温 $20^\circ C$,红蓝光源设置叶室有效光合辐射(photosynthetic active radiation, 缩写 PAR)梯度为 1800, 1500, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 150, 100, 10, 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,测定净光合速率(net photosynthetic rate, 缩写 P_n)、气孔导度、胞间 CO_2 含量、蒸腾速率等参数。响应方程用 Farquhar 模型拟合^[15],求出所测植物的光补偿点(light saturation point, 缩写 LSP)和光饱和点(light compensation point, 缩写 LCP)。选择有效光合辐射范围为 $0 \sim 150 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 的测量数据,通过线性回归求出光响应曲线直线方程的斜率,即表观量子效率(apparent quantum yield, 缩写 AQY)^[5]。

1.2.2 光合- CO_2 曲线的测定

光合- CO_2 曲线反映了植物光合速率随 CO_2 浓度的变化而变化的规律。利用 LI-6400 系统的红蓝光源设定叶室中光合有效辐射强度为 $1700 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,此辐射强度处于一般阳性植物的光饱和点范围($1500 \sim 2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)^[16],以小钢瓶内液态二氧化碳(CO_2)为气源,设置 CO_2 浓度梯度为 1500、1200、1000、800、500、300、150、100、50、5 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 。有效光合辐射为 $1700 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时净光合速率对 CO_2 的响应方程用 Farquhar 模型拟合^[15],并求出 CO_2 饱和点(CO_2 saturation point, 缩写 CSP)和 CO_2 补偿点(CO_2 compensation point, 缩写 CCP)。选取 CO_2 浓度梯度为 $0 \sim 150 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 范围的测量数据,通过线性回归方程算出 ACI 曲线最初直线方程的斜率,即为表观羧化效率(carboxylation efficiency, 缩写 CE)。

1.2.3 水分利用率

植物为了吸收 CO_2 就必须以蒸腾作用损失一定量的水分为代价。水分利用率(water use efficiency, 缩写 WUE)由净光合速率(P_n)与蒸腾速率(Tr)之比决定,其计算公式为: $WUE = P_n/Tr$,单位为 $mmolH_2O/\mu mol CO_2$,其生理生态意义为每单位水分所制造的有机物的量,即植物每损失 1 $mmolH_2O$ 所固定的 $CO_2 \mu mol$ 数^[16]。

1.2.4 数据处理

将测定数据导入仪器控制台电脑,在 Microsoft Excel 程序中读取资料,采用 Farquhar 模型进行拟合,并通过 SPSS 11.5 进行 Duncan 多重差异性检验。

2 结果与分析

2.1 植物光合作用对有效光合辐射的响应

2.1.1 光合-光响应曲线的特征

对马缨丹及其伴生植物叶片净光合速率-有效光合辐射结果作散点图并拟合,实测值和拟合值见图 1。可以看出,随有效光合辐射的增大即光照强度在光补偿点以上增加时,马缨丹及伴生种的净光合速率 P_n 均呈比例地增加,当达到一定的有效光合辐射强度,净光合速率达到最大值,即光饱和点。不同植物种之间的差别主要在于这些曲线中所包含的相关参数值大小不一^[17]。由 Farquhar 模型计算出马缨丹及其伴生植物各光合响应参数,如表 1 所示:4 种植物中,光饱和点(LSP)均高于 $1200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,其大小顺序为:鬼针草 > 肖梵天花 > 土牛膝 > 马缨丹,马缨丹最低,为 $1225 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,鬼针草最高,为 $1560 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,马缨丹与其他伴生种的光饱和点差异均达到显著水平($P < 0.05$),其中鬼针草与肖梵天花的光饱和点与典型的阳生植物相当^[16];马缨丹与 3 种伴生植物的光补偿点(LCP)的大小顺序为:土牛膝 > 肖梵天花 > 鬼针草 > 马缨丹,经检验,马缨丹与肖梵天花、鬼针草的光补偿点无显著差异,与土牛膝的差异达到显著水平。

表 1 马缨丹及其伴生植物光合响应参数

Table 1 Photosynthetic parameters from Pn-PAR curves of *L. camara* and its associated plants

种名 Species name	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{\max}$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
马缨丹 <i>L. camara</i>	1225 ± 19d	13.58 ± 0.51b	13.89 ± 0.51c	0.0503 ± 0.0010b
鬼针草 <i>B. pilosa</i>	1560 ± 18a	13.95 ± 0.62b	26.22 ± 0.44a	0.0603 ± 0.0021a
肖梵天花 <i>U. lobata</i>	1490 ± 22b	14.40 ± 0.34b	23.58 ± 0.36b	0.0432 ± 0.0012c
土牛膝 <i>A. aspera</i>	1270 ± 15c	15.86 ± 0.44a	9.84 ± 0.55d	0.0523 ± 0.0014b

表中值为平均数 ± 标准差, 同列不同字母表示差异达显著水平 ($P < 0.05$); 下同 Data are mean ± SD in the table above, the different lowercase letters mean the difference significant at $P < 0.05$, the same below

2.1.2 气孔导度对有效光合辐射的响应

植物在光下进行光合作用, 经由气孔吸收 CO_2 , 气孔开放。随着有效光合辐射的增强, 4 种植物消耗 CO_2 量随之增大, 胞间 CO_2 浓度减少, 植物通过增大气孔的开张度来获取更多的 CO_2 , 4 种植物的气孔导度都呈不同程度的上升趋势(图 2), 但是, 气孔的开闭不仅与光合作用有关, 而且与呼吸作用、蒸腾作用也有着密切的关系, 通过气孔扩散的有 O_2 、 CO_2 和水蒸汽等气体, 因此, 在同一光强下, 气孔根据环境条件的变化来调节自己开度的大小而使植物在损失水分较少的条件下获取最多的 CO_2 , 肖梵天花和土牛膝气孔导度的上升趋势明显大于马缨丹和鬼针草, 蒸腾速率也会随之增大, 而马缨丹的气孔导度上升趋势不明显, 几乎处于稳定状态, 可以有效的保持体内的水分。

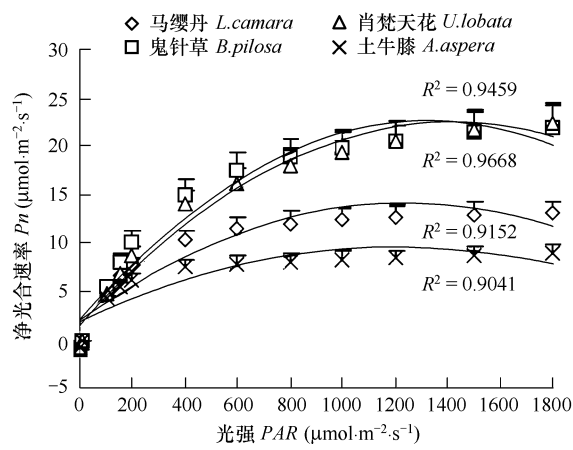


图 1 马缨丹及其伴生种光响应曲线
Fig. 1 Light curves of *L. camara* and its companion plants

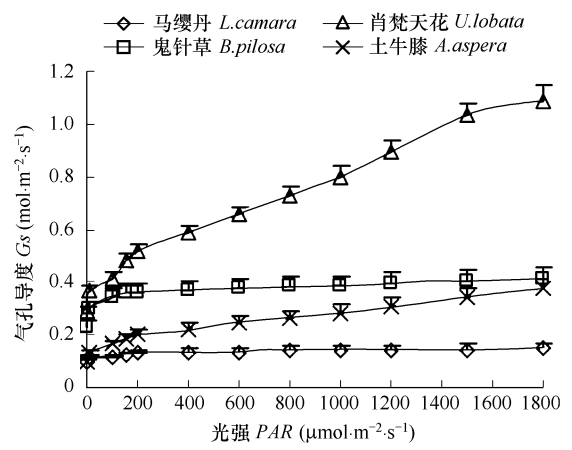


图 2 马缨丹及其伴生种气孔导度对不同光强的响应
Fig. 2 Effect of different light intensities on G_s of *L. camara* and its companion plants

2.1.3 蒸腾速率与水分利用率对有效光合辐射的响应

光照和叶外空气湿度是影响蒸腾速率 (T_r) 的主要外界条件^[18]。马缨丹及其伴生植物叶片蒸腾速率 T_r 随光照强度的增强, 呈逐渐上升趋势(图 3), 其趋势与气孔导度的变化类似, 肖梵天花上升最快, 而马缨丹上升趋势相对平缓; 在低有效光合辐射(小于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 条件下, 4 种植物的蒸腾速率上升幅度相差不大; 当有效光合辐射大于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 马缨丹和鬼针草蒸腾速率上升趋势较为平稳, 而肖梵天花和土牛膝蒸腾速率上升幅度较大, 即在相同的有效光合辐射下, 马缨丹和鬼针草因蒸腾作用而丧失的水分少于其他两种植物。

马缨丹及其伴生植物叶片水分利用率随有效光合辐射的增强呈抛物线状变化(图 4), 与光合-光响应曲线(图 1)变化趋势类似。有效光合辐射在 $0 \sim 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, 4 种植物的 WUE 均呈近直线上升; 随光强继续增强, WUE 变化逐渐平缓; 当光强达到一定值时, WUE 趋于恒定; 但在相同的有效光合辐射下, 鬼针

草的水分利用率最大,其次是肖梵天花,再者是马缨丹,最小是土牛膝,由于水分利用率(WUE)是反映植物耐旱性的一个重要指标之一^[19],因此4种植物的耐旱性大小为:鬼针草>肖梵天花>马缨丹>土牛膝。

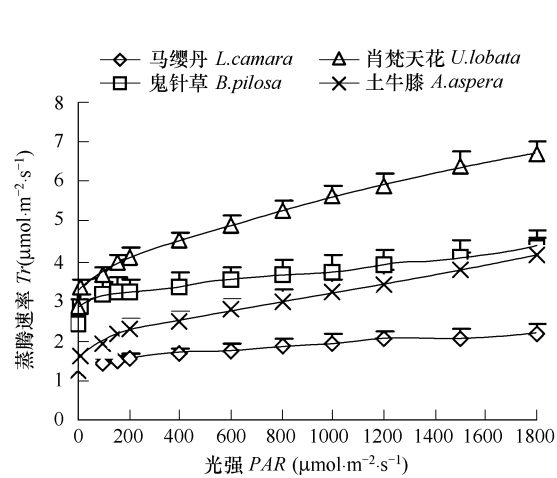


图3 马缨丹及其伴生种蒸腾速率对不同光强的响应
Fig.3 Effect of different light intensities on *Tr* of *L. camara* and its companion plants

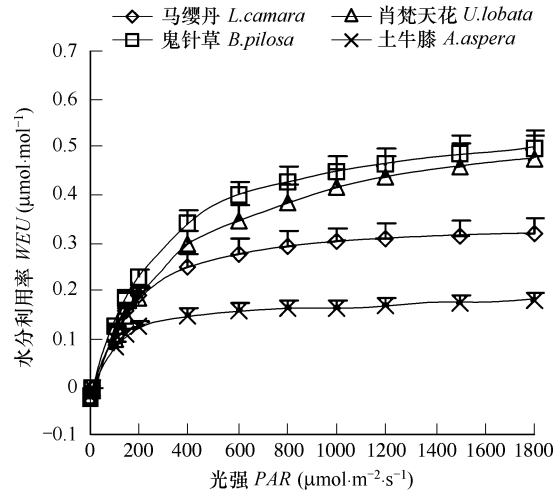


图4 马缨丹及其伴生种水分利用率对不同光强的响应
Fig.4 Effect of different light intensities on *WUE* of *L. camara* and its companion plants

2.2 植物光合作用对 CO₂ 浓度的响应

2.2.1 光合- CO₂ 响应曲线的特征

叶室内有效光合辐射设定为 1600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 分别测定马缨丹及其伴生植物叶片在不同 CO₂ 浓度条件下的光合速率。将不同 CO₂ 浓度和相对应的净光合速率作散点图并拟合得到4种植物的 ACI 曲线(图5)。可以看出,4种植物的光合速率均随 CO₂ 浓度的增加而增大。在低 CO₂ 浓度(小于 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)下,其 *P_n* 值几乎呈直线上升,CO₂ 浓度在 500 ~ 1100 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 范围内,*P_n* 上升趋势逐渐减缓,CO₂ 浓度到达 1100 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右,*P_n* 变化趋于平稳,光合速率逐渐达到最大,即达到 CO₂ 饱和点(CSP)。当 CO₂ 含量继续上升,*P_n* 值反而呈现小幅度下降的趋势。由 Farquhar 模型及线性回归计算出马缨丹及其伴生植物各 CO₂ 响应参数(表2):4种植物的 CO₂ 浓度响应特征参数值随 CO₂ 浓度的增加而增大,但其参数数值存在差异,4种植物的 CSP 大小顺序为土牛膝>马缨丹>鬼针草>肖梵天花,其 CCP 的数值大小顺序为土牛膝>马缨丹>鬼针草>肖梵天花,马缨丹的 CSP 与 CCP 与其他3种植物的差异均达到显著水平;最大净光合速率值表现为鬼针草>肖梵天花>马缨丹>土牛膝,马缨丹与伴生种差异均达到显著水平;对于表观羧化效率(CE)而言,肖梵天花最高,土牛膝最低,鬼针草与马缨丹居中。

表2 马缨丹及其伴生植物 CO₂ 响应参数

Table 2 Photosynthetic parameters from <i>P_n</i> -CO ₂ curves of <i>L. camara</i> and its associated plants				
种名 Speices name	CO ₂ 饱和点(CSP) ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点(CCP) ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	最大净光合速率(<i>P_{max}</i>) ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	表观羧化效率(CE) ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
马缨丹 <i>L. camara</i>	1350 ± 11b	61.78 ± 1.35b	20.08 ± 0.55 c	0.0424 ± 0.0020b
鬼针草 <i>B. pilosa</i>	1147 ± 13c	58.22 ± 1.11c	28.07 ± 0.48a	0.0452 ± 0.0012b
肖梵天花 <i>U. lobata</i>	1052 ± 10d	58.14 ± 1.25c	25.88 ± 0.38 b	0.0503 ± 0.0013a
土牛膝 <i>A. aspera</i>	1423 ± 14a	66.31 ± 0.98a	16.52 ± 0.54d	0.0299 ± 0.0016c

2.2.2 气孔导度对 CO₂ 浓度的响应

在 CO₂ 浓度为 0 ~ 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 范围内,随着 CO₂ 浓度的增加,4种植物的气孔导度都表现为明显的降低,但随着 CO₂ 浓度的继续增加,鬼针草和马缨丹的气孔导度不再继续降低而保持近恒定状态,而肖梵天花和

土牛膝的气孔导度随着 CO_2 浓度的增加呈上升趋势,其中以肖梵天花上升幅度最大,呈明显的 U 型曲线(图 6);而且,气孔导度的变化与胞间二氧化碳浓度的变化具有一致性。

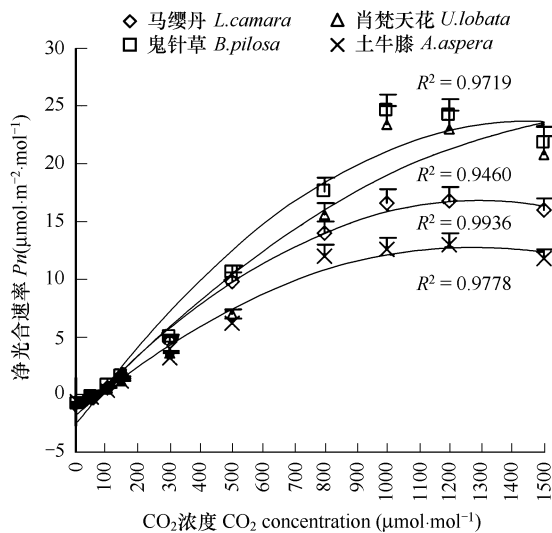


图 5 马缨丹及其伴生种净光合速率对 CO_2 浓度的响应

Fig. 5 Effect of different CO_2 concentration on WUE of *L. camara* and its companion plants

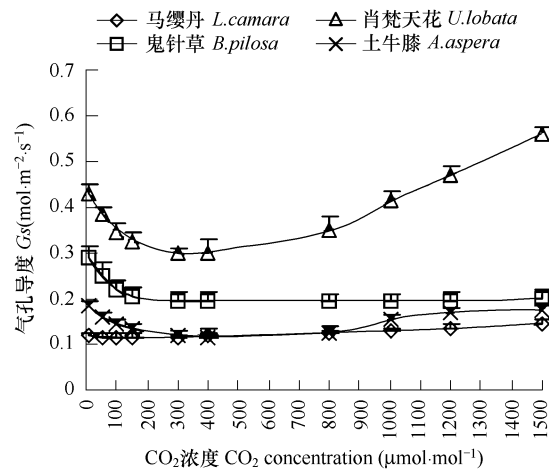


图 6 马缨丹及其伴生种气孔导度对不同 CO_2 浓度的响应

Fig. 6 Effect of different CO_2 concentration on cond of *L. camara* and its companion plants

2.2.3 蒸腾速率与水分利用率对 CO_2 浓度的响应

4 种植物的蒸腾速率对 CO_2 浓度的响应曲线与其气孔导度对 CO_2 浓度的响应曲线呈明显的正相关(图 6、图 7),即蒸腾速率的高低与气孔的开闭息息相关,比较 4 种植物, CO_2 浓度的升高,对马缨丹的气孔导度与蒸腾速率影响最小即响应最弱,对肖梵天花的影响最大即响应最强。

随着 CO_2 浓度的增加,4 种植物的 WUE 逐渐增加(图 8)。其中,在相同的 CO_2 浓度下,4 种植物的 WUE 表现为马缨丹 > 鬼针草 > 土牛膝 > 肖梵天花,即随着 CO_2 浓度的增加,马缨丹水分利用率的提高最为明显。

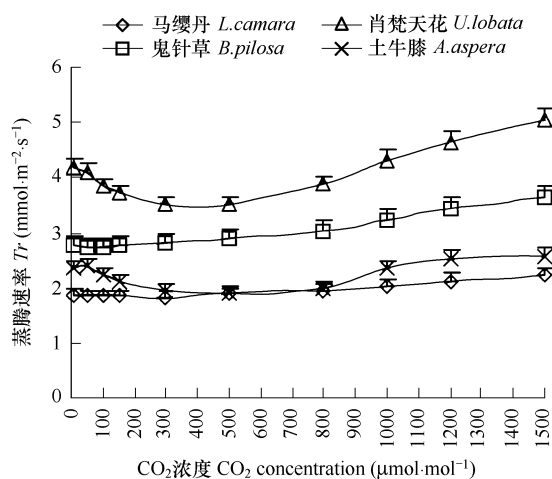


图 7 马缨丹及其伴生种植物蒸腾速率对 CO_2 浓度的响应

Fig. 7 Effect of different CO_2 concentration on Trmmol of *L. camara* and its companion plants

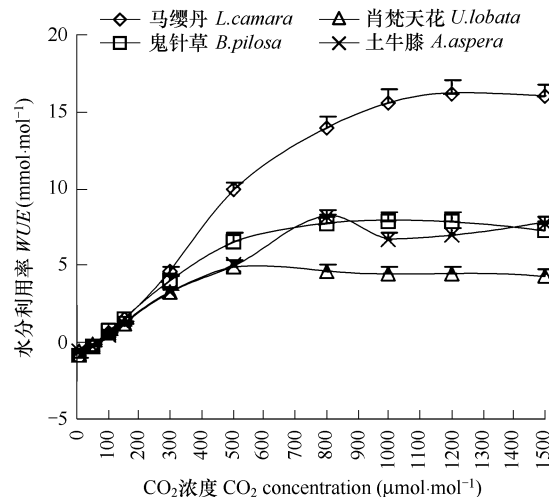


图 8 马缨丹及其伴生种水分利用率对 CO_2 浓度的响应

Fig. 8 Effect of different CO_2 concentration on WUE of *L. camara* and its companion plants

3 讨论

太阳辐射是植物进行光合作用的能源,也是对光合作用最重要、影响最大的环境因子,与光合作用过程的各项生理特性密切相关^[20]。光合作用的某些参数,如最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、表观量子效率等,已成为植物速生丰产的科学依据。多数阳性植物的 LSP 为 $1500 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, LCP 为 $50 \sim 100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 阴性植物的 LSP 一般低于阳性植物, LCP 小于 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[16]。马缨丹及其 3 种主要伴生植物的 LSP 均在 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,大大高于阴性植物光合指标, LCP 均大于 $58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 因此,四种植物均具备阳性植物的光合特性。其中马缨丹的 LSP 为 $1225 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, LCP 为 $13.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 均低于伴生植物,而且低于粤东地区入侵植物五爪金龙和三裂蟛蜞菊^[5], 表明马缨丹达到最大光合效率的有效光合辐射较低,而在弱光下仍可为机体固定一定的 CO_2 , 对遮荫环境具有一定的耐受能力; 表观量子效率(AQY)体现了电子传递和光合磷酸化效率,反映了植物对弱光的利用能力^[21], 马缨丹的 AQY 仅次于鬼针草,表明马缨丹对光能的利用能力相对较强,弱光强下马缨丹仍具有较高的光量子利用率,适应庇荫环境生长的能力较强; 同时在强的有效光合辐射下,马缨丹的水分利用率(WUE)高于其他三者,尤其随着 CO_2 浓度的升高, WUE 值维持在比较高的水平,说明其耐旱性比较强。

植物光合作用所需要的碳源主要是空气中的 CO_2 , 因此 CO_2 浓度大小对植物光合作用影响也很大,它不仅是植物光合作用的底物,也对植物的气孔导度、蒸腾速率和水分利用率产生一定的影响^[22]。本实验由模型回归计算出马缨丹及其伴生植物各 CO_2 浓度响应参数,4 种植物的 CO_2 浓度响应特征参数值随着 CO_2 浓度的增加而增大。其中马缨丹的 CO_2 饱和点与补偿点分别为 $1350.61.78 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 均低于土牛膝,而马缨丹的最大净光合速率达到 $20.08 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 高于土牛膝,因此,与伴生植物相比,马缨丹具有低的 CSP 、 CCP 和较高的 $P_{\max}$, 有利于马缨丹植株物质的快速积累,可以认为是其速生的因素之一,但是,马缨丹、土牛膝的叶片表面密被毛,尤其是马缨丹被糙毛,能散射一部分入射光而避免被光照高温伤害,决定了他们二者的光合能力不会太高,因此,马缨丹的 CO_2 饱和点时的最大净光合速率低于鬼针草和肖梵天花; 表观羧化效率(CE)体现了 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPCase)活性的高低,反映了植物对 CO_2 的利用能力^[21], 马缨丹的 CE 远高于土牛膝,而低于肖梵天花,与鬼针草相当,说明其利用 CO_2 的能力较强,即在较低的 CO_2 浓度下仍有较高的光合速率,这有助于从光合特性方面解释马缨丹生长迅速、生产力高的入侵特性。

此外,有效光合辐射和 CO_2 浓度的变化对马缨丹的气孔导度、蒸腾速率影响较小,却能大大提高其水分利用率,体现了马缨丹对环境因子变化的适应能力较强。

综上所述,与 3 种本地伴生植物相比,马缨丹具有较强的 CO_2 固定能力、光能利用能力与水分利用能力,以及各光合生理过程对有效光合辐射、 CO_2 浓度等环境生态因子变化的良好的适应能力,即具有较宽的光合生态幅(ecological amplitude),这些光合生理特性可以认为是马缨丹具有入侵潜力的一个重要生理基础。同时需要指出,鬼针草、土牛膝与肖梵天花作为入侵植物马缨丹的主要常见伴生种,彼此在同一生境中共存,它们一定占据了不同的生态位,对资源(光、水分、营养等)有不同的利用策略,既竞争又易化(正相互作用),鬼针草为 1 年生草本,生长迅速,结实量大,营养生长和生殖生长均旺盛,因此需要借助较强的光合能力在短时间内完成生活史,土牛膝为一年或多年生草本,结实量少,肖梵天花为多年生亚灌状草本,以上 3 个伴生种均为草本,虽非外来入侵植物,但是广泛分布于华南地区,对华南地区的环境适应性强,而马缨丹为多年生直立或蔓性灌木,生命周期长,因此,马缨丹与其他 3 种伴生植物相比,在光合特性方面优势并不明显,比较它们的光合特性差异,只能说明它们彼此之间在利用光照、 CO_2 及水分上的不同对策。较强的光合能力只是外来植物成功入侵的策略之一,而且,有研究表明,植物的光合作用不仅存在于叶片上,而且茎中的光合作用也是不容忽视的,如入侵植物薇甘菊茎中叶绿体光化学效率和电子传递的效率明显高于叶中叶绿体^[6],此外,强大的繁殖特性和竞争力、入侵地适宜的气候和环境条件、人类活动干扰、天敌的缺失以及化感作用等都是外来植物入侵的重要机制^[23,24],因此,要全面了解马缨丹的生态学、生物学特性及入侵机制,必须针对以上内容进行系统的研究。

References:

- [1] Li Z Y, Xie Y. Human activity and alien invasive species. In: Invasive Alien Species in China. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 12—22.
- [2] Zeng B W. Invasive mechanism of biology. In: Biological Invasion. Beijing: Chemical Industry Press, 2004. 4—6.
- [3] 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 Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 781—786.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] Zu Y G, Zhang Z H, Wang W J, *et al.* Different characteristics of photosynthesis in stems and leaves of *Mikania micranth.* *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(6): 998—1004.
- [7] Palmer W A, Willson B W, Pullen K R. Introduction, rearing, and host range of *Aerenicopsis championi* bates (coleoptera: cerambycidae) for the biological control of *Lantana camara* L. in Australia. *Biological Control*, 2000, 17(3): 227—233.
- [8] Kohli R K, Batish D R, Singh H P, *et al.* Status, invasiveness and environmental threats of three tropical American invasive weeds (*Parthenium hysterophorus* L., *Ageratum conyzoides* L., *Lantana camara* L.) in India. *Biological invasions*, 2006, 18(7): 1501—1510.
- [9] Dong Y Z, Zhang M X, Ling Bing. Antifeeding effects of crude lantadene from *Lantana camara* on *Plutella xylostella* and *Spodoptera litura* larvae. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12): 2361—2364.
- [10] Chaudhary B L, Bhansali E. Allelopathic effects of *Lantana camara* L. extract on spore germination of *Physcomitrium japonicum* (Hedw.) Mitt. *Allelopathy Journal*, 2006, 17(2): 265—272.
- [11] Yi Z, Zhang M X, Ling B, *et al.* Inhibitory effects of *Lantana camara* and its contained phenolic compounds on *Eichhornia crassipes* growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(9): 1637—1640.
- [12] Oudhia P. Allelopathic effects of *Lantana camara* L. *Acta Botanica Indica*, 1999, 27(1): 103—105.
- [13] Wen Z D, Ye W H, Feng H L, *et al.* Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, 8(2): 139—146.
- [14] Wang M L, Wei X, Jiang Y S, *et al.* Responses of net photosynthetic rate to light intensity and CO₂ concentration in leaves of wild and cultivar *Artemisia annua*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2007, 15(1): 45—49.
- [15] Farquhar G D, von Caemmerer S. Modelling of photo synthetic response to environmental conditions. In: Lange, O. L., Nobel, P. S., Osmond, C. B., *et al.* eds. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series: Physiological Plant Ecology II*, vol 12B. Springer Verlag, Berlin, 1982. 549—587.
- [16] Jiang G M, Chang J, Gao Y B, *et al.* The main affected environment factors of photosynthesis. In: *Plant Ecophysiology*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 65—67.
- [17] Gan D X, Wang M Q, Long Y L, *et al.* Photosynthetic characteristics of three kinds of colorful plants. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2006, 32(6): 607—610.
- [18] Long S P, Hum P S, Falkow P G. Photo-inhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, 45: 633—662.
- [19] Yin C Y, Li C Y. Advance in research on drought resistance of populus. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2003, 9(6): 662—668.
- [20] Wei J Q, Jiang Y Y, Tang H, *et al.* Photosynthetic and transpiration characteristics of *Corydalis saxicola* and its response to light intensity and concentration of CO₂. *Guizhou*, 2006, 26(3): 317—320.
- [21] Liu F H, Liang X N, Liu X L, *et al.* Comparison of the photosynthetic characteristics in four wild primula species. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 31(4): 482—486.
- [22] King A W, Emanuel W R, Post W M. Projecting future concentrations of atmospheric CO₂ with global carbon cycle models: the importance of simulating historical changes. *Journal of Environment Management*, 1992, 16: 91—108.
- [23] Ma Y, Shen Z Y. Exotic plant invasion and its ecological risk assessment. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(8): 983—988.
- [24] Wan F H, Guo J Y, Wang D H. Alien invasive species in china; their damages and management strategies. *Chinese Biodiversity*, 2002, 10(1): 119—125.

参考文献:

- [1] 李振宇,解焱.人类活动和外来入侵种.见:李振宇,解焱主编.中国外来入侵种.北京:中国林业出版社,2002.12~22.
- [2] 曾北危.生物入侵的机制.见:曾北危主编.生物入侵.北京:化学工业出版社,2004.4~6.
- [3] 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.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 祖元刚,张衷华,王文杰,等.薇甘菊叶和茎的光合特性.植物生态学报,2006,30(6):998~1004.
- [7] 董易之,张茂新,凌冰.马缨丹总岩茨烯对小菜蛾和斜纹夜蛾幼虫的拒食作用.应用生态学报,2005,16(12):2361~2364.
- [9] 易振,张茂新,凌冰,等.马缨丹及其酚类化合物对水葫芦生长的抑制作用.应用生态学报,2006,17(9):1637~1640.
- [13] 温志达,叶万辉,冯惠玲,等.外来入侵杂草薇甘菊及其伴生种基本光合特性的比较.热带亚热带植物学报,2000,8(2):139~146.
- [14] 王满莲,韦霄,蒋运生,等.野生与栽培黄花蒿净光合速率对光强和CO₂浓度的响应.热带亚热带植物学报,2007,15(1):45~49.
- [16] 蒋高明,常杰,高玉葆,等.影响光合作用的主要环境因子.见:蒋高明,常杰,高玉葆,等主编.植物生理生态学.北京:高等教育出版社,2004.65~67.
- [17] 甘德欣,王明群,龙岳林,等.3种彩叶植物的光合特性研究.湖南农业大学学报(自然科学版).2006,32(6):607~610.
- [19] 尹春英,李春阳.杨树抗旱性研究进展.应用与环境生物学报,2003,9(6):662~668.
- [20] 韦记青,蒋永元,唐辉,等.岩黄连光合与蒸腾特性及其对光照强度和CO₂浓度的响应.广西植物,2006,26(3):317~320.
- [21] 刘飞虎,梁雪妮,刘小莉.4种野生报春花光合作用特性的比较.园艺学报,2004,31(4):482~486.
- [23] 马晔,沈珍瑶.外来植物的入侵机制及其生态风险评价.生态学杂志,2006,25(8):983~988.
- [24] 万方浩,郭建英,王德辉.中国外来入侵生物的危害与管理对策.生物多样性,2002,10(1):119~125.