

干旱和复水对入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片 叶绿素荧光特性的影响

宋莉英¹, 孙兰兰¹, 舒 展^{1,2}, 曾 伟¹, 李伟华¹, 彭长连^{1,*}

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 广州 510631;

2. 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200032)

摘要:选取入侵植物三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)及其本地近缘种蟛蜞菊(*W. chinensis*)为实验材料,比较干旱和复水后二者叶片的叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性等生理指标的变化规律,探讨入侵种三裂叶蟛蜞菊对干旱的响应和生态适应性。结果发现,在自然干旱处理过程中,入侵种三裂叶蟛蜞菊与本地种蟛蜞菊相比土壤含水量下降较快,对它们叶片气孔形态的比较发现,干旱胁迫 11d 后三裂叶蟛蜞菊叶片气孔开度明显大于蟛蜞菊,这可能是导致其失水较快的原因之一。干旱胁迫 11d 后三裂叶蟛蜞菊的 PS II 最大光能转化效率(F_v/F_m)降低了 43.8%,而蟛蜞菊只降低了 3.7%;同时,与蟛蜞菊相比,三裂叶蟛蜞菊的 PS II 实际光化学量子产量(Yield)、表观光合电子传递速率(ETR)和光化学猝灭系数(qP)也表现出较大幅度的降低,说明三裂叶蟛蜞菊对干旱胁迫较敏感;但复水后,三裂叶蟛蜞菊能够较快地恢复到正常水平,且与本地种不存在显著差异。这主要是由于入侵种在遭受干旱胁迫时提高了对其过量激发能的热耗散能力以及超氧化物歧化酶(SOD)和抗坏血酸还原酶(APX)的活性,保护光合机构少受不可逆的损伤,使其在干旱胁迫解除后光合功能得以迅速恢复。研究结果初步表明三裂叶蟛蜞菊容易受到水分条件的限制,它向干旱地区扩散的可能性较小。

关键词:入侵种;三裂叶蟛蜞菊;干旱和复水;叶绿素荧光;气孔

文章编号:1000-0933(2009)07-3713-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of invasive *Wedelia trilobata*

SONG Li-Ying¹, SUN Lan-Lan¹, SHU Zhan^{1,2}, ZENG Wei¹, LI Wei-Hua¹, PENG Chang-Lian^{1,*}

1 Key Laboratory of Ecology and Environmental Science in Guangdong Higher Education, College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

2 Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3713 ~ 3721.

Abstract: *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc., a creeping herb that originated from Central and South America, is listed as one of the world's 100 worst invasive alien species. After its introduction to south China, it has become a common invasive plant in cropland, plantations and natural forests. *Wedelia chinensis* is the native congener of *W. trilobata* in China, but has not been found harmful to native plants or habitats. The aims of this study were to investigate the effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence, antioxidative activity and some other ecophysiological parameters in leaves of the alien invasive *W. trilobata* and its native congener *W. chinensis*, and explore the response and ecological adaptability of this invasive species to drought stress.

Soil water content during the course of natural drought treatment of *W. trilobata* plants decreased faster than in the case

基金项目:国家科学自然基金资助项目(30870385);广东省自然科学基金资助项目(8451063101000535);中国博士后基金资助项目(200804407-66);广东省科技计划项目(2008A030203006)

收稿日期:2008-12-18; 修订日期:2009-04-07

致谢:中国科学院华南植物园林植芳研究员和澳大利亚国立大学曹华顺教授对本文给予指导,特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: pengchl@scib.ac.cn

of *W. chinensis* plants. A comparison of stomatal morphology revealed that the opening of stomata was remarkably greater in leaves of *W. trilobata* than that of *W. chinensis* after 11d of drought stress, which may partly explain the faster water loss in *W. trilobata*. After 11d of drought stress, *W. trilobata* showed a significant decrease of 43.8% in maximum quantum efficiency of photosystem II photochemistry (F_v/F_m), compared with a much smaller decrease of 3.7% in *W. chinensis*. In comparison with *W. chinensis*, greater decreases of the effective PS II quantum yield (Yield), apparent electron transport rate (*ETR*) and coefficient of photochemical quenching (*qP*) were also found in *W. trilobata* by the end of drought treatment. These observations indicate that this invasive species is susceptible to drought stress. However, the alterations in *W. trilobata* could rapidly recover after rehydration. Increased heat dissipation of excess excitation energy and enhanced the activities of superoxide dismutase (SOD) and ascorbate peroxidase (APX) for scavenging oxygen radicals alleviated irreversible damage of the photosynthetic apparatus during drought stress and promoted recovery when the drought stress was released. In conclusion, *W. trilobata* is susceptible to drought stress and its spread to arid regions is likely to be limited.

Key Words: invasive species; *Wedelia trilobata*; drought stress and rehydration; chlorophyll fluorescence; stomata

入侵种的扩散严重威胁着当地生物多样性、生态系统的结构和功能^[1,2],给社会经济带来巨大的损失^[3]。随着全球气温升高,降水格局发生变化,干旱等极端气候事件频繁发生^[4~6]。由此引起的水分变化对植物的生长和分布的影响越来越突出^[7]。然而,以往研究的对象主要集中在乡土植物,较少涉及到土壤水分变化对外来入侵植物的影响^[8,9]。Castillo 等的研究发现,入侵种 *Lantana camara* 与本地种 *L. peduncularis* 相比,根系能够深入地下,在干旱的条件下仍能够保持光合系统 II 的大部分功能,维持较高的光合速率,因此能够成功地入侵干旱和半干旱地区^[10]。但也有研究表明,一些入侵种如三裂叶豚草和豚草对水湿环境的依赖性较强,当群落中可利用水分受限时,这两种植物难以入侵^[11]。因此,探讨干旱胁迫对入侵植物的影响,对于预测其今后的扩散趋势及有效控制其危害具有重要意义。

三裂叶蟛蜞菊 [*Wedelia trilobata* (L.) Hitchc.] 为菊科 (Compositae) 多年生草本,原产南美洲及中美洲地区,又称南美蟛蜞菊。20 世纪 70 年代作为地被植物引入我国,很快逃逸为野生。目前已经成为华南地区最常见的杂草,所到之处,能够排挤本地植物,形成单优群落,严重威胁着当地的物种多样性^[12],已被列为“世界最有害的 100 种外来入侵种”之一^[13]。蟛蜞菊 [*Wedelia chinensis* (Osbeck.) Merr.] 与三裂叶蟛蜞菊同属,原产我国,在东、南部省区有分布^[14]。二者具有相同的生活史特征,但蟛蜞菊生长较慢,对自然生态系统未造成危害。目前的研究认为,三裂叶蟛蜞菊之所以能够入侵成功主要归功于其快速的繁殖能力^[15,16]、较高的光合速率^[17~19]以及化感作用^[20~22]。有关三裂叶蟛蜞菊对环境变化的适应性,尤其是对于干旱胁迫的响应还少有报道。

光合作用是植物生长最重要的生理过程,对于干旱胁迫非常敏感。严重的干旱胁迫可以导致叶绿体光合机构的破坏,光合作用效率的降低^[23]。利用叶绿素荧光技术可快速检测完整植株在干旱胁迫下光合作用的真实行为,与“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点^[24]。本研究通过比较入侵植物三裂叶蟛蜞菊及其本地近缘种蟛蜞菊在干旱胁迫处理下,叶绿素荧光以及抗氧化酶活性等生理指标的变化特征,探讨三裂叶蟛蜞菊对于干旱胁迫的响应和生态适应性,为三裂叶蟛蜞菊的防治和管理提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料和干旱处理

本实验所用的三裂叶蟛蜞菊 (*W. trilobata*) 和蟛蜞菊 (*W. chinensis*) 分别采自广州市华南植物园和广州市南沙区凫洲岛。分别剪取 5 cm 带芽茎段,进行扦插繁殖。经 2~4 周预培养后,选取生长健壮、长势一致的再生小苗移栽到一次性塑料杯中(直径 10 cm,高 5 cm,容积 250 ml),每杯 1 株。基质采用营养土、河沙和塘泥

(1:1:1)的混合物。植物生长在光照培养箱内(RXZ 智能型,宁波江南仪器厂),光照周期 12 h(7:00 ~ 19:00),光照强度 $100 \sim 120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,培养温度 $28/25^\circ\text{C}$,相对湿度 65%。

实验设置 2 个处理,1 组作为正常对照,1 组进行干旱处理,每个处理各物种选取 20 株。土壤含水量采用称重法进行控制,每天傍晚补水,正常对照组土壤含水量始终保持在 50% 左右;干旱处理组采用停止浇水自然干旱的方法,每天傍晚称重,计算土壤含水量(土壤含水量 = 土壤中水分的重量/干土的重量),干旱持续 11d。从第 12 天起,每个物种各选 6 株进行复水处理,使土壤含水量恢复到 50% 左右,持续到第 14 天。处理组土壤含水量的变化见图 1。

1.2 实验方法

1.2.1 叶绿素荧光参数的测定

利用 Imaging-PAM M-series 调制叶绿素荧光成像系统(德国 WALZ 公司)进行整株测定。活体全叶叶片检测时先用测量光($0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)测定初始荧光 F_0 ,饱和光脉冲 $2700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (脉冲时间 0.8 s)诱导 F_m ,光化光强度为 $186 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。测量前将活体植株置于暗箱内适应 10min,选取完全展开的第 2 对叶片,选定 5 ~ 10 个圆形测试目标区域(AOI, area of interest),在软件的 Kinetics 窗口检测各叶绿素荧光参数的动力学变化曲线,相应数据可直接从 Report 窗口导出。

相关的叶绿素荧光参数分别表示为: F_0 ,初始荧光强度; F_v/F_m ,PS II 最大原初光能转换效率;Yield,PS II 实际量子产量; qP ,光化学淬灭系数; NPQ ,非光化学淬灭系数,为保证其变幅在 0 ~ 1 之间,数值用($NPQ/4$)表示。以上参数的计算根据 Gray^[25]和 Schreiber^[26]的方法。PS II 非循环光合电子流速率 ETR 由系统通过公式: $ETR = \text{Yield} \times PAR \times 0.5 \times Abs.$ 计算^[27],其中,PAR(photosynthetically active radiation)指光化光强度;Abs.,叶片的吸光系数,可以通过仪器自带的叶片吸收光测量功能推算每个 AOI 的吸收值;0.5,分配给 PS II 光能的比例^[28]。干旱处理后每 2d 测定 1 次,复水后每天测定 1 次,测定时间为 8:00 ~ 12:00。

1.2.2 抗氧化酶等其他生理指标的测定

干旱处理结束及复水后,分别取对照组和处理组供试材料的叶片进行生理指标的测定。相对含水率的测定,采用饱和称重法^[29];细胞膜渗漏率的测定,采用李锦树的方法^[30],用相对电导率表示。超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定根据李合生的方法^[31],以抑制 NBT(氯化硝基四氮唑蓝)光化还原 50% 作为 1 个酶活单位,结果用 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein}$ 表示。抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性的测定根据陈建勋的方法^[29],以每分钟内酶活性降低 0.01 为 1 个酶活单位,结果表示为 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{protein} \cdot \text{min}^{-1}$ 。蛋白含量的测定参考 Bradford 的方法^[32],用牛血清蛋白(BSA)作为标准蛋白。

1.2.3 气孔形态的观察

干旱胁迫处理结束后,分别选取对照组和处理组供试材料的 3 ~ 5 个叶片,参照陈佰鸿等^[33]的方法对叶片上表皮气孔开度进行观察。

1.3 统计分析

实验数据采用 5 个重复的平均值 $\pm$ 标准误差(mean $\pm$ SE),用 SPSS. 11.5 进行 One-Way ANOVA 分析,并对差异显著指标采用 LSD 法进行多重比较。

2 结果和分析

2.1 土壤水分含量变化对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶绿素荧光特性的影响

初始荧光 F_0 是 PS II 反应中心全部开放即原初电子受体 Q_A 全部氧化时的荧光水平,PS II 天线色素的热耗

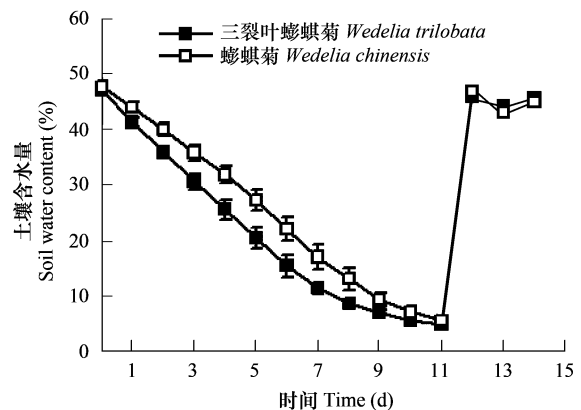


图 1 干旱和复水过程中土壤含水量的变化

Fig. 1 The changes of soil water content in the course of drought stress and rehydration

散常导致 F_o 降低, 而 PS II 反应中心的破坏或可逆失活则可引起 F_o 的增加^[28,34]。由图 2 可以看出, 本地种蟛蜞菊在干旱初期 F_o 表现出略微的下降, 从第 5 天起有增加的趋势; 而三裂叶蟛蜞菊在干旱初期表现出波动, 处理 7d 后表现出增加的趋势, 这表明随着干旱加剧, 三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊 PS II 反应中心部分受到损伤导致 F_o 升高。与正常供水组相比, 干旱胁迫使三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的初始荧光 F_o 显著增加, 但复水后均恢复到正常的水平, 且二者之间不存在显著差异 (图 3)。

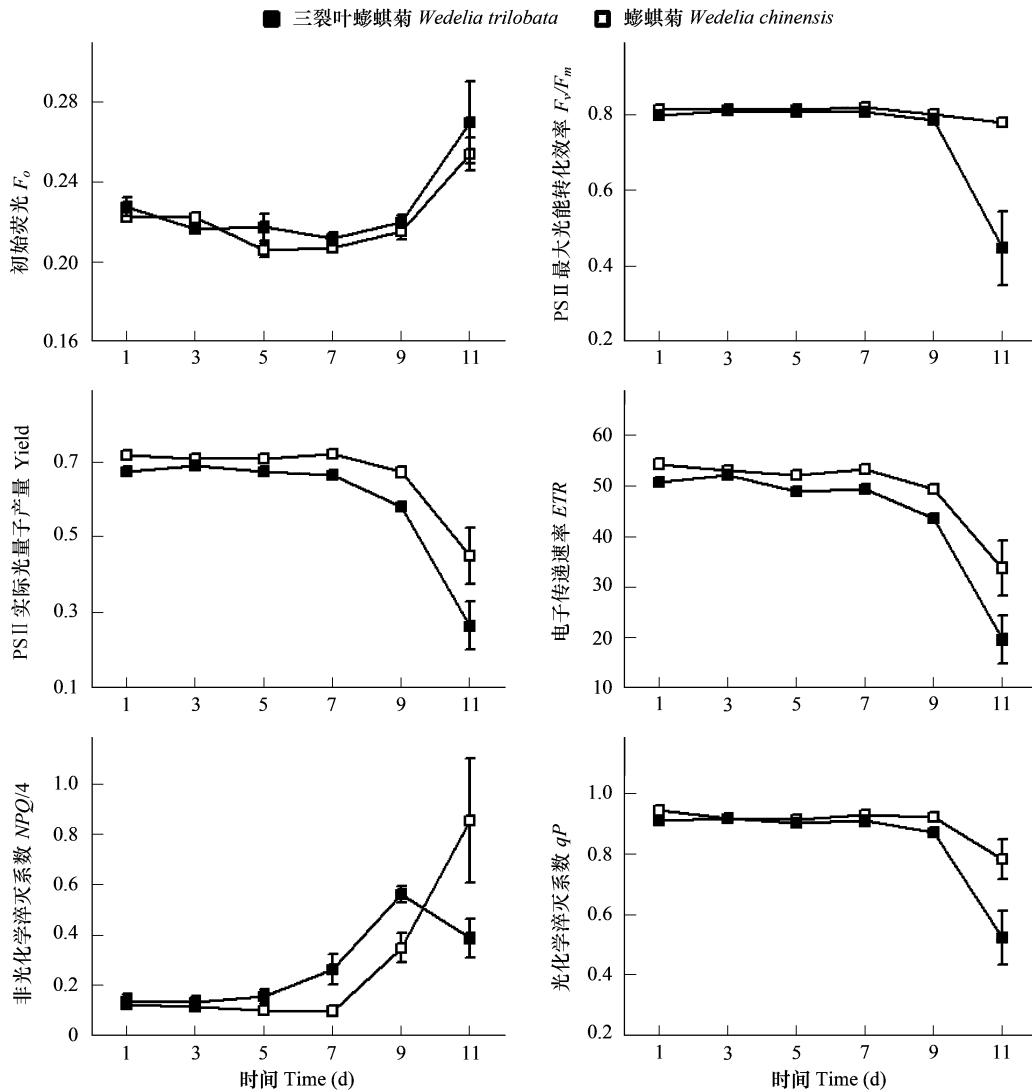


图 2 干旱过程中三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶片叶绿素荧光参数的变化

Fig. 2 The changes of chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis* under drought stress

F_v/F_m 反映的是 PS II 原初光能转化效率及 PS II 潜在活性, 当植物处于非逆境条件下时, 该参数一般为 0.75 ~ 0.85^[23,35], 但在逆境或受伤害时会明显降低^[36]。干旱处理初期, 三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的 F_v/F_m 缓慢下降 (图 2)。干旱胁迫持续 11d 后, 与对照组相比, 三裂叶蟛蜞菊表现出显著的降低, F_v/F_m 由初始的 0.80 降低至 0.45, 而蟛蜞菊的 F_v/F_m 下降不明显, 从 0.81 降至 0.78 (图 3)。同时, 结合干旱引起 F_o 上升的实验结果, 表明干旱胁迫使两种蟛蜞菊的光合作用原初反应过程受到部分破坏, 而三裂叶蟛蜞菊的光合功能受到的破坏作用明显大于蟛蜞菊。经复水后, 二者均有所恢复, 且三裂叶蟛蜞菊还出现了超补偿现象, F_v/F_m 略高于正常对照组 (图 3)。

Yield 表示的是 PS II 的实际光能转化效率, 与 PS II 的活性呈正相关^[27]。ETR 表示叶片的表观光合电子

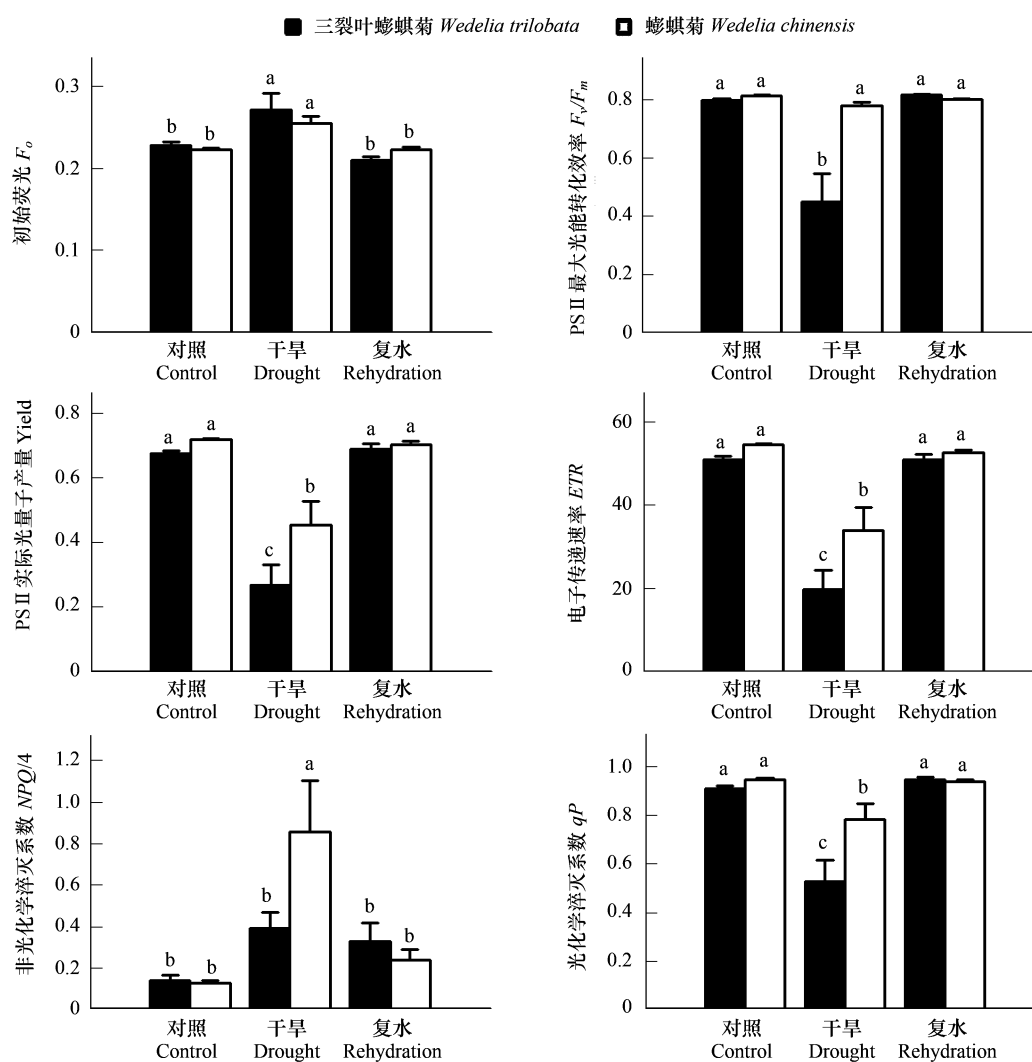


图3 干旱处理及复水后三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶绿素荧光参数的比较

Fig. 3 The comparison of chlorophyll fluorescence parameters between *W. trilobata* and *W. chinensis* after drought stress and rehydration

干旱: 停水处理11d; 复水: 恢复正常供水后3d. 相同字母表示在0.05水平上经LSD检验差异不显著. Drought: cut off the water supply after 11 days; Rehydration: recover water supply after 3 days. For each parameter, means labeled with the same letters are not significantly different according to LSD post hoc analysis at $P = 0.05$ level

传递速率,也反映了PS II的活性,与植物的光合速率有很强的线性关系^[37]。随干旱时间延长,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的Yield和ETR均表现出下降趋势(图2)。与对照组相比,处理11d后,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的Yield分别下降了152.8%和58.9%,ETR分别下降了157.9%和61.0%(图3)。三裂叶蟛蜞菊的Yield和ETR在干旱处理11d后降幅较大,且显著低于蟛蜞菊。复水后3d,二者均恢复到正常的状态,且不存在显著差异(图3)。

光化学淬灭系数 qP 表示PS II天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额,一定程度上反映了PS II反应中心的开放程度;非光化学淬灭系数 NPQ 反映的是PS II天线色素吸收的光能以热的形式耗散掉的部分,热耗散是植物保护PS II的重要机制^[38]。干旱处理过程中, qP 的大小随着干旱处理时间的延长而降低(图2),表明干旱胁迫下PS II开放的反应中心的数目减少,导致光合电子传递明显降低。在整个干旱处理过程中,蟛蜞菊的 qP 水平始终高于三裂叶蟛蜞菊(图2),干旱处理结束后蟛蜞菊的 $qP(0.78)$ 显著高于三裂叶本地蟛蜞菊(0.53)(图3)。而 $NPQ/4$ 的变化趋势则相反(图2),随着干旱程度的加剧, $NPQ/4$ 表现出上升的趋势(图

2),显示了植物启动热耗散来消耗过量的激发能,减轻干旱胁迫下过量光能对光合机构的损伤。干旱处理 11d 后,蟛蜞菊的 $NPQ/4$ 高于三裂叶蟛蜞菊(图 3)。复水后, qP 和 $NPQ/4$ 都有所恢复,与对照组不存在显著差异(图 3)。

2.2 土壤水分含量变化对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊抗氧化酶活性的影响

在干旱处理过程中,三裂叶蟛蜞菊的土壤含水量较蟛蜞菊下降较快(图 1),因此,在干旱处理结束后,三裂叶蟛蜞菊叶片的相对含水量也显著低于蟛蜞菊,同时干旱胁迫显著增加了细胞膜渗透性,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的相对电导率分别增加了 228.2% 和 79.5%(表 1)。复水后,二者的相对含水量和电导率均恢复到正常的水平,两者间没有显著差异(表 1)。植物受到逆境胁迫时,会导致体内活性氧的产生和积累,而 SOD 和 APX 是叶绿体中清除活性氧的关键酶。在本实验中,干旱诱导入侵种体内抗氧化酶活性的显著增加,而本地种的增加不明显(表 1)。复水后,入侵种 SOD 酶活性显著降低,而本地种 2 种抗氧化酶活性仍然维持在干旱处理后的水平(表 1),说明入侵种在干旱胁迫解除后有迅速恢复的能力。

表 1 干旱胁迫和复水对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶片生理特性的影响

Table 1 Effects of drought stress and rehydration on the physiological properties in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis*

项目 Items	三裂叶蟛蜞菊 <i>Wedelia trilobata</i>			蟛蜞菊 <i>Wedelia chinensis</i>		
	对照 Control	干旱 Drought	复水 Rehydration	对照 Control	干旱 Drought	复水 Rehydration
相对含水量 (%) Relative water content	96.04 ± 0.84a	35.95 ± 0.28c	95.26 ± 0.54a	95.20 ± 0.17a	73.25 ± 1.00b	94.88 ± 0.36a
相对电导率 (%) Relative electrical conductivity	8.58 ± 0.32bc	28.16 ± 3.15a	9.33 ± 0.58bc	6.77 ± 0.22c	12.15 ± 1.55b	7.56 ± 0.35c
SOD 活性 (U·mg ⁻¹ protein) SOD activity	5.74 ± 0.11c	19.70 ± 0.13a	8.40 ± 2.36bc	6.61 ± 0.83bc	8.02 ± 0.50bc	8.96 ± 0.46b
APX 活性 (U·mg ⁻¹ protein·min ⁻¹) APX activity	1.92 ± 0.05c	4.86 ± 0.06a	5.56 ± 0.33a	2.50 ± 0.20bc	3.21 ± 0.49b	3.14 ± 0.03b

数据为平均值 ± 标准偏差,重复数为 3,表中同行数据后的相同字母表示在 0.05 水平上经 LSD 检验差异不显著 Data are mean ± SE, $n =$

3. For each variable, means labeled with the same letter are not significantly different according to LSD post hoc analysis at $P = 0.05$ level

2.3 土壤水分含量变化对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶片气孔形态的影响

干旱处理结束后,对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶片上表皮气孔的形态进行了观察比较。由图 4 可以看出,干旱处理并没有使二者的气孔开度发生明显变化。在干旱处理之后,蟛蜞菊的气孔呈椭圆形,孔隙狭长;而三裂叶蟛蜞菊的气孔近似圆形,孔隙内径较宽,气孔开度明显大于蟛蜞菊。

3 讨论

土壤含水量的高低会影响植物的入侵生存^[39]。本研究模拟了自然干旱的情况,采用停水处理对入侵种三裂叶蟛蜞菊进行干旱胁迫。从图 1 可以看出,停水处理初期入侵种三裂叶蟛蜞菊较本地蟛蜞菊土壤含水量下降较快。这一方面可能是由于三裂叶蟛蜞菊的比叶面积高于蟛蜞菊^①,即在相同叶片质量的情况下,入侵种的叶面积更大,增加了水分的蒸腾面积;另一方面,三裂叶蟛蜞菊叶片表皮气孔对环境变化不敏感,在遭受干旱胁迫后气孔仍然维持较大的开度(图 4),这与以前在研究 CO_2 浓度升高时三裂叶蟛蜞菊的气孔变化不明显的结果相类似^[40]。停水处理 11d 后三裂叶蟛蜞菊叶片的相对含水量明显低于蟛蜞菊(表 1)。此时,三裂叶蟛蜞菊的叶片已经表现出完全的萎蔫,而蟛蜞菊的叶片仍具有一定的伸展性。这一结果说明,三裂叶蟛蜞菊在生长过程中对水分的需求量较大,在停水处理过程中三裂叶蟛蜞菊遭受了相对更为严重的生理性缺水。在水分充足的条件下,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊二者的叶绿素荧光特性并不存在显著的差异;经干旱处理 11d 后,三裂叶蟛蜞菊的最大光能转化效率(F_v/F_m)降低了 43.8%,而蟛蜞菊仅降低了 3.7%,同时三裂叶蟛蜞菊

① 引自中国科学院华南植物园朱建玲硕士论文《南美蟛蜞菊适应不同生态因子的生理生态特性》

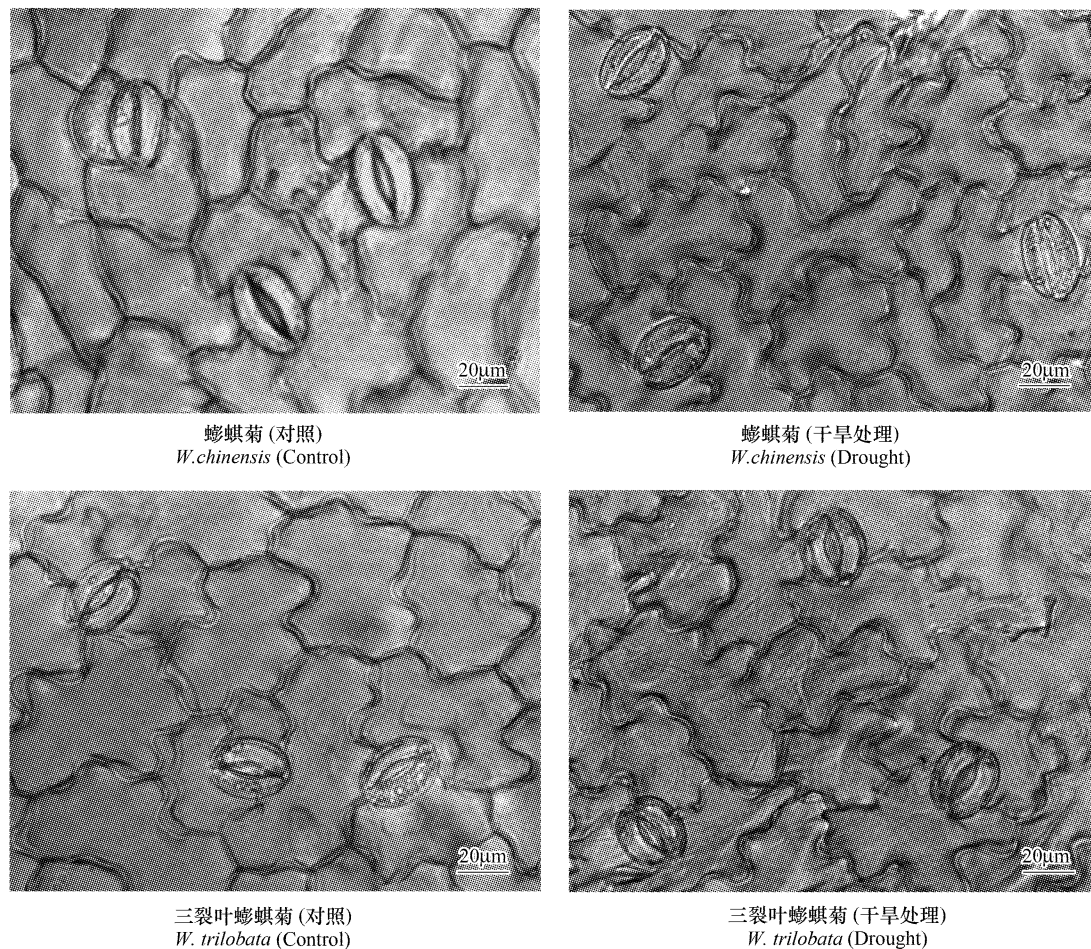


图4 干旱处理11d后三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊叶片气孔形态

Fig. 4 Stomatal morphology in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis* after 11d of drought stress

的 $Yield$ 、 ETR 、 qP 也都表现出较大幅度的降低,表明三裂叶蟛蜞菊更易受到水分条件的限制。因此,在那些水分缺乏的干旱地区,三裂叶蟛蜞菊的光合作用容易受到限制,它向这些地区扩散的可能性较小。

与本地种相比,虽然干旱胁迫对入侵种三裂叶蟛蜞菊的叶绿素荧光影响较大。但是,复水后三裂叶蟛蜞菊仍能很快恢复到正常水平,这主要是与它在遭受干旱胁迫时的自身保护机制有关。增加热耗散是植物应对光抑制的保护机制之一。在本研究中,随着干旱程度的加剧,两物种的非光化学淬灭($NPQ/4$)逐渐增加,表明植物启动了热耗散来消耗过量的激发能;三裂叶蟛蜞菊的热耗散高于蟛蜞菊,直至第11天,三裂叶蟛蜞菊的 $NPQ/4$ 降低,表明在干旱后期入侵种的热耗散机制可能受到破坏。与此同时,干旱胁迫导致三裂叶蟛蜞菊体内抗氧化酶(SOD和APX)活性显著增加。依赖于抗氧化系统的活性氧解毒过程是植物防止光合机构破坏的另外一条重要途径。三裂叶蟛蜞菊在干旱胁迫后期,在热耗散机制受破坏的条件下可能通过提高抗氧化酶活性来清除活性氧。这些结果说明,当两个物种受到干旱引发的光合功能受损时,本地种蟛蜞菊主要通过非光化学淬灭途径来耗散过量光能,以减轻对光合机构的伤害,而三裂叶蟛蜞菊除了增加热耗散之外,还能提高体内抗氧化酶活性来减弱胞内的氧化胁迫程度。本文中,经干旱处理的三裂叶蟛蜞菊的PS II功能、叶片含水量和细胞膜渗漏率在复水后得以迅速恢复表明其仍具有较强的损伤修复能力。

一般认为,具有较高的环境耐受性是促进外来种入侵性形成的动力基础,即使处于逆境,入侵种也能通过调节内在的生理机制来适应环境胁迫^[41]。例如,外来入侵种马缨丹(*Lantana camara*)的根系发达能够深入地下,在水分受到限制时仍能维持较高的光合速率,因而促进了它向干旱和半干旱地区的入侵;入侵种金钟藤(*Merremia boissiana*)在受到干旱胁迫时,能提高抗氧化酶活性来抵御逆境^[42]。但并不是所有的入侵种都具有

这样的特征,目前也有一些研究发现入侵种对某些环境因子造成的胁迫并不具有耐受性^[43]。例如飞机草^[9]、三裂叶豚草^[11]等,它们的生长和扩散都受到了水分条件的限制。本研究的结果表明,入侵种三裂叶蟛蜞菊的光合作用对水分胁迫较敏感。因此,水分有可能是影响三裂叶蟛蜞菊生长和扩散的限制因素之一。然而,植物在应对干旱胁迫时存在多种适应性机制。有关三裂叶蟛蜞菊受到干旱胁迫时,植株形态、叶片特性等其他方面是否存在适应性机制,这些特征是否能帮助它抵御和适应干旱胁迫还有待进一步的研究。利用入侵种三裂叶蟛蜞菊的光合作用对水分胁迫较敏感这一特性,建议在旱季采取刈割、除草剂等防除措施,并及时清除残留的地下茎,能够达到更好的防治效果。

References:

- [1] Enserink M. Predicting invasions: Biological invaders sweep in. *Science*, 1999, 285: 1834—1836.
- [2] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, *et al.* Biotic invasions: causes, epidemiology global consequences and control. *Ecological Applications*, 2000, 10 (3): 689—710.
- [3] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, *et al.* Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *Bioscience*, 2000, 50: 53—65.
- [4] Xu Z Z, Zhou G S, Wang Y H. Water threshold of plant and global change. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2003, 17(3): 155—158.
- [5] Trenberth K. Atmospheric moisture residence times and cycling: implications for rainfall rates and climate change. *Climatic Change*, 1998, 39: 667—694.
- [6] IPCC. Radiative forcing of climate change. In: Ramaswamy V ed. *Climate Change 2001*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, New York, USA, 2001.
- [7] Li X B, Chen Y H, Zhang Y X, *et al.* Impact of climate change on desert steppe in northern China. *Advance in Earth Sciences*, 2002, 17(2): 254—261.
- [8] Peters R L. Conservation of biological diversity in the face of climate change. In: Peters R L, Lovejoy T E eds. *Global Warming and Biological Diversity*. New Haven: Yale University Press, 1992. 15—30.
- [9] Wu J R, Zhao H B, Pan H Y, *et al.* Effects of soil water regimes on the growth of the exotic invasive plant: *Chromolaena odorata*. *Ecology and Environment*, 2007, 16(3): 935—938.
- [10] Castillo J M, Pablo L D, Jorge C T, *et al.* Contrasting strategies to cope with drought by invasive and endemic species of *Lantana* in Galapagos. *Biodiversity Conservation*, 2007, 16: 2123—2136.
- [11] Xu R M, Ye W H. *Biological Invasions: Theory and Practice*. Beijing: Science Press, 2003.
- [12] Wu Y Q, Hu Y J, Liao F L. *Wedelia trilobata*-a species from introduced to potential invasive. *Guihaia*, 2005, 25(5): 413—418.
- [13] IUCN. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. Invasive Species Specialist Group, Auckland, 2001.
- [14] Committee of Flora of China. *Flora of China* (Vol. 75). Beijing: Science Press, 1979.
- [15] Wu Y Q, Hu Y J, Chen J N. Reproductive characteristics of alien plant *Wedelia trilobata*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2005, 44(6): 93—96.
- [16] Li X J, Qi P, Xie C Z. Study on the propagation of *Wedelia trilobata* Hitchc. *Journal of Shaoguan University*, 2006, 27(9): 99—101.
- [17] Wu Y Q, Hu Y J. Researches on photosynthetic characteristics of exotic plants *Wedelia trilobata*, *Pharbitis nil* and *Ipomoea cairica*. *Acta Ecology Sinica*, 2004, 24(10): 2334—2339.
- [18] Liu J X, Li Z F. Effects of CO₂ concentrations increasing on photosynthetic physiological characteristics of *Wedelia trilobata*. *Guihaia*, 2005, 25(5): 477—480.
- [19] Liu J X, Mo S Q. Response of photosynthetic physiological characteristics of *Wedelia trilobata* to the increasing photosynthetic active radiation. *Grassland and Turf*, 2005, 2: 27—31.
- [20] Vieira H S, Takahashi J A, Boaventura M A D. Constituents from aerial pars of *Wedelia paludosa*. *Fitoterapia*, 2001, 72: 854—856.
- [21] Nie C R, Zeng R S, Luo S M, *et al.* Allelopathic potentials of *Wedelia trilobata* L. on rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30: 942—946.
- [22] Jiang G B, Zeng R S. Allelopathic potentials of volatiles from *Wedelia trilobata* L. *Ecology and Environment*, 2007, 16(3): 950—953.
- [23] He Y H, Guo L S, Tian Y L. Photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence of *Nitraria tangutorum* at different leaf water potentials. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(11): 2226—2233.
- [24] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444—448.
- [25] Gray G R, Chauvin L P, Sarhan F, *et al.* Cold acclimation and freezing tolerance: A complex interaction of light and temperature. *Plant Physiology*, 1997, 114: 464—474.
- [26] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new

- type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 1996, 10: 51—62.
- [27] Krall J P, Edwards G E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86: 180—187.
- [28] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, 170: 489—504.
- [29] Chen J X, Wang X F. Director of Plant Physiological Experiment. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2002.
- [30] Li J S, Wang H C, Wang W Y, *et al.* Effect of drought on the permeability and membrane lipid composition from maize leaves. *Acta Photophysiological Sinica*, 1983, 9(3): 223—228.
- [31] Li H S. Principles and Techniques for Plant Physiology and Biochemistry Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [32] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, 72: 248—254.
- [33] Chen B H, Li X S, Cao Z Y, *et al.* A method for observing stoma by transparent gummed tape to tear epidermis from leaf. *Plant Physiology Communications*, 2004, 40(2): 215—218.
- [34] Demmig B, Winter K, Krüger A, *et al.* Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves—a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiology*, 1987, 84: 218—224.
- [35] Zsol T, Csntalan, Michael C F, *et al.* Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst, *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. Tayl and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Annals of Botany*, 1999, 84: 235—244.
- [36] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4): 237—243.
- [37] Michal K. On the relation between the non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and photosystem I light harvesting efficiency—a repetitive flash fluorescence induction study. *Photosynthesis Research*, 2001, 68: 571—576.
- [38] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 659—668.
- [39] McDonald D J, Cowling R M. Towards a profile on an endemic mountain fynbos flora: implications for conservation. *Biological Conservation*, 1995, 72(1): 1—12.
- [40] Song L Y, Wu J R, Li C H, *et al.* Different responses of invasive and native species to elevated CO₂ concentration. *Acta Oecologia*, 2009, 35: 128—135.
- [41] Byers J E. Physical habitat attribute mediates biotic resistance to non-indigenous species invasion. *Oecologia*, 2002, 130: 146—156.
- [42] Li L, Xu Z F, Wei X, *et al.* Physiological compare *Merremia boissiana* with *Pueraria lobata* under drought stress and rewatering conditions. *Guihaia*, 2008, 28(6): 806—810.
- [43] Daehler C C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants; implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2003, 34: 183—211.

参考文献:

- [4] 许振柱,周广胜,王玉辉.植物的水分阈值与全球变化. *水土保持学报*, 2003, 17(3): 155—158.
- [7] 李晓兵,陈云浩,张云霞,等.气候变化对中国北方荒漠草原植被的影响. *地球科学进展*, 2002, 17(2): 254—261.
- [9] 吴锦容,赵厚本,潘浣钰,等.土壤水分变化对外来入侵植物飞机草生长的影响. *生态环境*, 2007, 16(3): 935—938.
- [11] 徐汝梅,叶万辉.生物入侵:理论与实践.北京:科学出版社,2003.
- [12] 吴彦琼,胡玉佳,廖富林.从引进到潜在入侵的植物——南美蟛蜞菊. *广西植物*, 2005, 25(5): 413—418.
- [14] 中国植物志编辑委员会.中国植物志(第75卷).北京:科学出版社,1979.
- [15] 吴彦琼,胡玉佳,陈江宁.外来植物南美蟛蜞菊的繁殖特性. *中山大学学报(自然科学版)*, 2005, 44(6): 93—96.
- [16] 李希娟,漆萍,谢春择.南美蟛蜞菊的繁殖研究. *韶关学院学报*, 2006, 27(9): 99—101.
- [17] 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.
- [18] 刘金祥,李志芳. CO₂ 浓度增高对三裂叶蟛蜞菊光合生理特性的影响. *广西植物*, 2005, 25(5): 477—480.
- [19] 刘金祥,莫穗秋.三裂叶蟛蜞菊光合生理特性对光合有效辐射增强的响应. *草原与草坪*, 2005, 2: 27—31.
- [21] 聂呈荣,曾任森,骆世明,等.三裂叶蟛蜞菊对水稻化感作用的初步研究. *作物学报*, 2004, 30: 942—946.
- [22] 江贵波,曾任森.入侵物种三裂叶蟛蜞菊挥发物的化感作用研究. *生态环境*, 2007, 16(3): 950—953.
- [23] 何炎红,郭连生,田有亮.白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究. *西北植物学报*, 2005, 25(11): 2226—2233.
- [24] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444—448.
- [29] 陈建勋,王晓峰.植物生理学实验指导.广州:华南理工大学出版社,2002.
- [30] 李锦树,王洪春,王文英,等.干旱对玉米细胞透性及膜脂的影响. *植物生理学报*, 1983, 9(3): 223—228.
- [31] 李合生.植物生理生化实验原理和技术.北京:高等教育出版社,2000.
- [33] 陈佰鸿,李新生,曹孜义,等.一种用透明胶带粘取叶片表皮观察气孔的方法. *植物生理学通讯*, 2004, 40(2): 215—218.
- [36] 许大全,张玉忠,张荣锐.植物光合作用的光抑制. *植物生理学通讯*, 1992, 28(4): 237—243.
- [42] 李玲,徐志防,韦霄,等.金钟藤和葛藤在干旱与复水条件下的生理比较. *广西植物*, 2008, 28(6): 806—810.