

DOI: 10.5846/stxb201504290889

陈新微, 李慧燕, 刘红梅, 杨殿林, 皇甫超河. 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较. 生态学报, 2016, 36(18): - .

Chen X W, Li H Y, Liu H M, Yang D L, Huangfu C H. Comparison of gas exchange characteristics between invasive *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* and co-occurring native *Cirsium setosum* (Asteraceae). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(18): - .

入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较

陈新微¹, 李慧燕², 刘红梅², 杨殿林², 皇甫超河^{1,2,*}

¹ 沈阳农业大学植物保护学院, 沈阳 110866

² 农业部环境保护科研监测所, 天津 300191

摘要:以菊科入侵植物银胶菊 (*Parthenium hysterophorus*) 和三叶鬼针草 (*Bidens pilosa*) 以及与其共生的菊科本地植物小蓟 (*Cirsium setosum*) 为对象, 比较了三种植物气体交换参数和叶片特性的差异。结果表明, 银胶菊和三叶鬼针草的净光合速率 (net photosynthetic rate, P_n)、叶绿素含量、比叶面积 (specific leaf area, SLA)、叶片单位质量 P 含量 (leaf P content per unit mass, P_{mass})、光合能量利用效率 (photosynthetic energy use efficiency, PEUE) 和光合氮利用效率 (photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE) 均显著高于小蓟。植物叶片 P_n 与水分利用效率 (water use efficiency, WUE)、叶片 P_{mass} 、SLA 呈极显著正相关, 植物叶片单位质量 N 含量 (leaf P content per unit mass, N_{mass}) 与叶片 SLA、单位质量建成成本 (leaf construction cost per unit mass, CC_{mass})、叶绿素含量呈极显著正相关。与本地植物相比, 较高的气体交换参数和叶片生化指标有可能是银胶菊和三叶鬼针草成功入侵的原因之一。

关键词: 入侵植物; 银胶菊; 三叶鬼针草; 净光合速率; 水分利用效率; 叶片特性

Comparison of gas exchange characteristics between invasive *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* and co-occurring native *Cirsium setosum* (Asteraceae)

CHEN Xinwei¹, LI Huiyan², LIU Hongmei², YANG Dianlin², HUANGFU Chaohe^{1,2,*}

¹ College of Plant Protection, Shenyang Agriculture University, Shenyang 110866, China

² Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China

Abstract: The severe damage caused by some invasive species on natural ecosystems is prompting increasing global concern. Many studies have focused on exotic invasive species. Generally, exotic invasive plants have higher resource capture abilities and utilization capacities, and lower leaf construction costs (CC) compared with native plants. However, the physiological mechanisms that determine their invasiveness are poorly understood. Both *Parthenium hysterophorus* and *Bidens pilosa* are annual herbs originating from tropical and Central America. These have been introduced into China unintentionally through agriculture, or intentionally for ornamental purposes, and have become an extremely serious agricultural and rangeland weed, threatening native fauna, and are a physical nuisance. We hypothesized that exotic invaders may have higher resource capture abilities and utilization efficiencies compared with native species. To test this hypothesis, ecophysiological traits including net photosynthetic rate (P_n), water use efficiency (WUE), photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), photosynthetic energy use efficiency (PEUE), specific leaf area (SLA), leaf P content

基金项目: 天津市自然科学基金 (12JCQNJC09800); 公益性行业 (农业) 科研专项经费项目 (201103027, 200803022)

收稿日期: 2015-04-29; **网络出版日期:** 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huangfu24@163.com

per unit mass (P_{mass}), leaf N content per unit mass (N_{mass}), chlorophyll content, and mass-based and area-based leaf construction cost (CC_{mass} and CC_{area}) were measured. We compared the above traits between *P. hysterophorus*, *B. pilosa*, and the co-occurring native (*Cirsium setosum*) populations in Shandong, China. The results showed that the P_n , chlorophyll content, leaf SLA, leaf P_{mass} , PEUE, and PNUE of *P. hysterophorus* and *B. pilosa* were significantly higher than those of *C. setosum* ($P < 0.05$). Stomatal conductance (G_s), transpiration rate (Tr), leaf N_{mass} , and leaf CC_{mass} of *P. hysterophorus* were significantly higher than those of *C. setosum*, only ($P < 0.05$). *B. pilosa* was significantly higher than *C. setosum* in WUE, only ($P < 0.05$). Correlation analysis demonstrated that leaf WUE, P_{mass} , and SLA were significantly positively correlated with P_n ($P < 0.01$). Leaf CC_{mass} did not increase significantly with increasing P_n . Leaf SLA, CC_{mass} , and chlorophyll content were significantly positively correlated with N_{mass} ($P < 0.01$). Compared with native plants, higher gas exchange characteristics and leaf biochemical indicators may contribute to the successful invasion of *P. hysterophorus* and *B. pilosa*. The results indicated that these two invasive species had a higher resource capture ability and resource utilization efficiency than native species, suggesting that these traits may be a common biological foundation underlying successful invasion by both exotic species.

Key Words: invasive plants; *Parthenium hysterophorus*; *Bidens pilosa*; net photosynthetic rate; water use efficiency; leaf traits

在全球变化日益加速的背景下,外来生物入侵被认为是当今世界最棘手的三大环境难题之一,对全球经济和环境产生严峻影响,尤其威胁生态系统和生物多样性^[1-2]。而我国是遭受生物入侵危害最重的国家之一^[3],其中外来植物入侵危害占有很大的比例。菊科不仅是双子叶植物中最大和引种最成功的科之一,而且也是入侵种类最多的类群之一^[4-5]。对国内植物入侵种数量的统计表明,每4个入侵植物中就有1个属于菊科^[6-7]。因而对于菊科入侵植物入侵机制及生理生态等方面的研究显得尤为重要,且研究结果也对于其他入侵植物的研究也更具有借鉴意义。

银胶菊(*Parthenium hysterophorus*),属菊科银胶菊属,是一种原产于中美洲的外来有害杂草,该杂草已经在东南亚地区对人类健康、生态环境和农业生产造成危害,1926年首次在我国云南采到标本,目前在我国云南(南部)、贵州(西南部)、广西、广东、山东、海南、香港、福建和台湾等地均有分布^[5],其中山东首次报道是在2004年的莒南县^[8]。它的入侵降低了原生植被的物种多样性,尽管在中国境内出现的时间不长,但分布范围较广,对其他植物有化感作用,引起了很大的危害,包括破坏道路环境、减少放牧地产草量、引起农作物减产等,还可引起人和家畜的过敏性皮炎、鼻炎及哮喘,危害人类健康^[9-10]。目前,银胶菊作为一种外来入侵杂草已对发生地生态环境造成巨大影响,越来越受到人们的关注和重视。三叶鬼针草(*Bidens pilosa*),为一年生或多年生菊科鬼针草属草本植物,原产于热带美洲,是入侵性较强的外来入侵种,由于其瘦果冠毛芒状且具倒刺,可能通过附着于人、畜和货物传入我国^[11]。1857年在香港首次被报道,至今已广泛入侵到我国的华东、中南、西南以及河北等地^[12]。因其抗逆境能力强、生命周期短、繁殖迅速,具有较强的争光、争水和争肥能力且生态适应性强,在入侵地能够短时间内形成大面积密集成丛的单优植物群落,对生物多样性、生态系统安全和区域经济发展等均造成不同程度的危害^[11]。随着全球环境问题日益严重,三叶鬼针草在我国的蔓延速度加快,危害也越来越大。

目前,关于入侵植物的入侵机制存在许多假说,包括“天敌逃逸假说”(enemy release hypothesis)、“增强竞争力进化假说”(evolution of increased competitive ability hypothesis)、“新武器假说”(new weapon hypothesis)、“氮分配的进化假说”(hypothesis of the evolution of nitrogen allocation)等^[13-16],它们分别是从来种本身生物特性、入侵种与本地种相互作用、新栖息地环境的可侵入性等三个方面来阐述的^[17]。光是植物进行光合作用的能源,外来植物能够成功入侵的一个重要因素就是对光具有较强的适应性和较高的利用效率^[18]。而Feng等的“氮分配的进化假说”将入侵植物入侵机制与植物光合作用相关联,认为植物入侵后氮的

分配部位发生改变,倾向于从细胞壁转移到叶绿体,从而将较多的氮素分配到光合作用中^[16]。根据这一假说,许多学者开展关于包括紫茎泽兰、飞机草、薇甘菊以及小飞蓬等在内的菊科入侵植物光合特性的研究^[19-22],但是对于银胶菊和三叶鬼针草气体交换特性方面研究的却很少。基于“氮分配的进化假说”,我们假定两种菊科入侵植物相对于本地种有着较高的气体交换参数,并且能够更有效率的捕获和利用环境资源,为验证这一假设,本研究选取银胶菊(*P. hysterophorus*)和三叶鬼针草(*B. pilosa*)典型共同发生区,以共生近缘本土植物小蓟(*Cirsium setosum*)作为对照,比较分析菊科入侵与非入侵植物光合特性及叶片比叶面积(specific leaf area, SLA)、单位质量建成成本(leaf construction cost per unit mass, CC_{mass})、单位质量 N 含量(leaf N content per unit mass, N_{mass})、单位质量 P 含量(leaf P content per unit mass, P_{mass})、叶绿素含量等的差异,并综合分析三种植物光合特性和叶片特性之间的相关性,从植物生理生态学的角度阐述银胶菊及三叶鬼针草入侵成灾机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

采样区位于山东省莒南县路旁荒地(35°09' 618"N, 118°50' 627"E, 海拔 123 m),为银胶菊和三叶鬼针草重发生区。该区属于暖温带季风区半湿润大陆性气候,四季分明,光照充足,无霜期长。年平均气温为 11.8℃,年平均降水量为 836.0 毫米,年均日照时数为 2463.6h。土壤类型为潮棕壤,土壤基础理化性质为:土壤 pH 值 7.20,有机质 6.02 g/kg,全 N 0.64 g/kg,全 P 0.68 g/kg。

1.2 样品采集与测定

于 2014 年 9 月 21 日开展实验测定和采集样品。此时入侵植物银胶菊、三叶鬼针草和小蓟已经完成叶片形态建成,生育时期为营养生长盛期至初花期,小蓟为伴生优势本地植物,伴生杂草还有苦苣菜等。以每种植物设置一个实验区组,面积为 10×10m,重复 3 次,共 9 个区组。每区组内随机设置 1 m×1 m 样方 5 个,每个小样方内随机选取生长相对一致的具有代表性的各植株 10 株,从中随机采取 30 片对应位置健康完整的成熟叶片,5 个小样方样品为 5 次重复。采用 Li-3100A 叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)测定叶面积,随后放入自封袋低温保存用于测定叶绿素等理化指标。同时用土壤采样器取各植物材料根围 0—10 cm 土壤,样品均带回实验室供理化分析。

气体交换参数的测定:于上午 9:00—11:00 每样方中选取银胶菊、三叶鬼针草和小蓟 3 种植物处于营养生长期的植株。采用 LI-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)对 3 种植株功能叶的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)等指标进行测定^[18]。叶室温度设为 25℃, CO_2 浓度控制在 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)设定为 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。选取完全展开的成熟叶片进行测定,测定时保持叶片自然生长角度不变,每片叶测 3 次,每区组重复测定 15 次。

叶绿素含量的测定:把采集的三种植物鲜叶用去离子水清洗干净,擦干后用打孔器切取叶片 1 cm^2 左右(避开比较粗大的叶脉),切成长约 5 mm、宽约 1 mm 的细丝,然后用 80% 的丙酮浸提细丝至其完全变为白色为止(过夜即可),于 663 nm 和 645 nm 处读光密度(OD),按照以下公式计算单位面积的叶绿素含量(CA, mg/dm^2):

$$\text{Chl a} = 12.7 \text{ OD}_{663} - 2.69 \text{ OD}_{645};$$

$$\text{Chl b} = 22.9 \text{ OD}_{645} - 4.68 \text{ OD}_{663};$$

$$\text{提取液的叶绿素质量浓度(CV, } \mu\text{g/mL}) = \text{Chl a} + \text{Chl b}^{[23]}。$$

土壤和叶片元素的测定:土壤样品自然风干后,去除根、石头等杂物,研磨,分别过 100 目和 20 目筛并保存。植物样品 105℃ 杀青 30 min,然后 65℃ 烘干至恒重,叶片粉碎过 100 目筛,混匀后保存在塑封袋中以备分析。土壤有机 C 测定采用水合热重铬酸钾氧化-比色法,土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量浓度采用流动注射分

析仪(QC8000, Lachat, USA)测定,植物和土壤全 N 用开氏消煮法,全 P 用钼锑抗比色法测定^[24-26]。

叶片灰分浓度(Ash)的测定:在马弗炉中 500℃ 灼烧 6 h,剩余残渣称重。干重热值采用氧弹式热量计(HWR-15E, 上海上立检测仪器厂)测定:取 0.5 g 左右植物样品粉末,经压片,完全燃烧测定热值,每个样品分别测定 3 个重复,取平均值作为干重热值,测定前用苯甲酸标定^[27]。

比叶面积(specific leaf area, SLA, m²/kg)=叶片单位面积/叶片干重。

灰分浓度(ash content, A_{sh}, %)=残渣重量/样品干重;

去灰分热值(ash-free heat of combustion, H_c, kJ/g)=干重热值/(1-A_{sh});

叶片单位质量建成成本(CC_{mass}, gglucose/g)=[(0.06968H_c-0.065)(1-A_{sh})+7.5(kN/14.0067)]/E_G^[27-28];

以上公式中,H_c:去灰分热值;A_{sh}:灰分浓度;N:有机氮浓度;E_G:生长效率;k:N 的氧化态形式(若为 NO₃⁻, k=5;若为 NH₄⁺, k=-3)。不同物种的生长效率为 0.87^[29],对于每个样品,先以 NH₄⁺ 和 NO₃⁻ 作为 N 的氧化态形式分别计算,再按照土壤中 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 的比例,求加权平均值作为叶片 CC_{mass}。

叶片单位面积氮含量(leaf N content per unit area, N_{area}, g/m²)=N_{mass}/SLA;叶片单位面积建成成本(leaf construction cost per unit area, CC_{area}, gglucose/m²)=CC_{mass}/SLA;

光合能量利用效率(photosynthetic energy use efficiency, PEUE, μmol CO₂gglucose⁻¹s⁻¹)=P_n/CC_{area}^[30];

光合氮利用效率(photosynthetic nitrogen use efficiency, PNUE, μmol CO₂g⁻¹s⁻¹)=P_n/N_{area}^[31]。

1.3 数据分析

应用 SPSS 16.0 对测定数据进行统计分析,应用 Excel 2007 对分析结果进行作图。各统计数据以平均值及标准误差表示,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差数法(LSD 法)进行不同物种间均值的方差分析和差异显著性比较(P=0.05)。植物 P_n与 WUE、叶片 SLA、CC_{mass}、N、P 浓度以及叶片 N_{mass}与叶绿素含量、SLA、CC_{mass}之间的关系采用 Pearson 相关分析,并进行双尾显著性检验。

2 结果与分析

2.1 三种植物气体交换参数的比较

在有效光合辐射强度为 1000 μmol m⁻² s⁻¹时,银胶菊、三叶鬼针草和小薊的气体交换参数测定结果列于表 1。

表 1 三种植物气体交换参数的比较

Table 1 Comparison of Gas Exchange Characteristics of Three Plant Species

物种 species	净光合速率 Net photosynthetic rate/ (μmol m ⁻² s ⁻¹)	气孔导度 Stomatal conductance/ (mol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	蒸腾速率 Transpiration rate/ (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	水分利用效率 Water use efficiency/ (μmol/mmol)
银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i>	9.269±0.511a	4.325±0.707a	16.140±0.802a	1.580±0.023b
三叶鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	10.399±0.654a	1.046±0.110b	11.264±0.569 b	1.976±0.086a
小薊 <i>Cirsium setosum</i>	5.309±0.078b	0.846±0.005b	11.000±0.017b	1.483±0.007 b

表中值为平均数±标准误,同列不同字母表示差异显著(P<0.05)

由表 1 可以看出入侵植物银胶菊和三叶鬼针草的 P_n 分别显著高出本地种小薊 74.6%和 95.9%,说明与伴生植物相比,银胶菊和三叶鬼针草对光能的利用率高,在相同的有效光合辐射下,其进行光合同化的能力更强;银胶菊的叶片 G_s要显著高于其他两种植物,而三叶鬼针草 G_s均值大于小薊但差异不显著。从表中仍可看出银胶菊的 T_r要显著高于三叶鬼针草和小薊,后者差异不显著,而三叶鬼针草的 WUE 要显著高于银胶菊和小薊。

2.2 三种植物叶片特性的比较

由表 2 可以看出银胶菊和三叶鬼针草的叶绿素含量显著高于小薊,从高到低依次为银胶菊>三叶鬼针草

>小蓟,而叶绿素是植物光合作用中不可或缺的物质,其含量大小与植物光合能力强弱有着很大关系。叶片 SLA 是表征植物调节和控制碳同化、分配等功能的最重要的植物特性^[32],银胶菊和三叶鬼针草的 SLA 显著高于本地共生植物。银胶菊的叶片 N_{mass} 显著高于其他两种植物,三叶鬼针草 N_{mass} 高于小蓟但差异不显著,而银胶菊和三叶鬼针草的叶片 P_{mass} 也显著高于小蓟。叶片 CC 是衡量植物叶片建成所需能量的重要指标,反映了植物叶片的能量利用策略^[28]。银胶菊的叶片 CC_{mass} 显著高于小蓟,而三叶鬼针草与小蓟之间差异不显著,两种入侵植物叶片的 A_{sh} 均显著高于本地种,从高到低依次为银胶菊>三叶鬼针草>小蓟,而三种植物叶片 H_c 之间并没有显著差异。两种入侵植物的 PEUE 和 PNUE 也显著高于本地植物小蓟。

表 2 三种植物叶片特性的比较

Table 2 Comparison of Leaf Traits of Three Plant Species

叶片特性 leaf traits	银胶菊 <i>Parthenium hysterophorus</i>	三叶鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	小蓟 <i>Cirsium setosum</i>
叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg/g)	0.152±0.016a	0.146±0.019a	0.086±0.008b
比叶面积 Specific leaf area/(m ² /kg)	35.487±1.092a	34.474±1.525a	30.359±0.923b
叶片单位质量氮含量 Leaf N content per unit mass/(mg/g)	45.636±5.331a	33.579±0.905b	31.772±1.638b
叶片单位质量磷含量 Leaf P content per unit mass/(mg/g)	3.437±0.129a	3.703±0.169a	2.348±0.164b
叶片单位质量建成成本 Leaf construction cost per unit mass/(gglucose/g)	2.141±0.134a	1.913±0.048ab	1.795±0.029b
灰分浓度 Ash content/%	15.237±0.558b	9.769±0.208c	19.309±0.562a
去灰分热值 Ash-free heat of combustion/(kJ/g)	15.663±0.220a	15.795±0.353a	16.431±0.707a
光合能量利用效率 Photosynthetic energy use efficiency/(μmol CO ₂ gglucose ⁻¹ s ⁻¹)	0.152±0.067a	0.190±0.022a	0.084±0.005b
光合氮利用效率 Photosynthetic nitrogen use efficiency/(μmol CO ₂ g ⁻¹ s ⁻¹)	7.287±0.344b	10.815±1.214a	4.790±0.159c

表中值为平均数±标准误,同行不同字母表示差异显著($P<0.05$)

2.3 P_n 与叶片 WUE、SLA、 P_{mass} 、 CC_{mass} 之间的相关性

图 1 相关分析表明,植物 P_n 与 WUE、叶片 SLA、叶片 P_{mass} 呈极显著正相关(图 1A,图 1B,图 1C),随着净光合速率的增大,叶片 CC_{mass} 也有增大的趋势,但并无显著相关(图 1D)。

2.4 叶片 N_{mass} 与叶片 P_n 、SLA、 CC_{mass} 、叶绿素含量之间的相关性

图 2 相关分析表明,叶片 N_{mass} 与植物 P_n 呈显著正相关(图 1A),与叶片 SLA、 CC_{mass} 叶片叶绿素含量呈极显著正相关(图 2B,图 2C,图 2D)。

3 结论与讨论

植物入侵造成的生态影响是相当严重的,入侵种可以改变自然群落生态系统基本的生物学特征^[33-34]。对入侵植物而言,成功入侵的因素是多方面的,而其自身的生理特性对于其种群入侵、生存和扩展至关重要,有些外来物种具有比本地种更强的光能利用率、光合响应机制以及生理生态特性,从而使它们具有很强的入侵潜力^[35]。

光合作用过程中最重要的指标是 P_n , P_n 的大小决定着物质积累能力的高低,在一定程度上也决定着植物生长的快慢,而植物生长的快慢是其在群落中占领空间取得优势的重要条件^[8]。在相同的有效光合辐射下,菊科入侵植物银胶菊和三叶鬼针草的 P_n 均显著高于菊科本地植物小蓟(表 1),说明银胶菊和三叶鬼针草能够更加有效地利用光能,积累更多的有机物来促进生长,增强竞争力。气孔不但是 CO₂ 进出的门户,也是 O₂ 和水蒸汽的扩散通道,因此植物的气孔开闭不但与光合作用有关,还与呼吸作用和蒸腾作用有密切关系^[36]。植物进行光合作用同化 CO₂, 同时也会进行蒸腾作用,而气孔可以根据环境条件的变化使植物在损失水分较少的情况下固定更多的 CO₂。由表 1 可知,两种入侵植物相对于本地植物有着较高的 G_s 、 T_r 和 WUE,这与王晓红和纪明山、Feng 等研究结果一致^[22,37]。

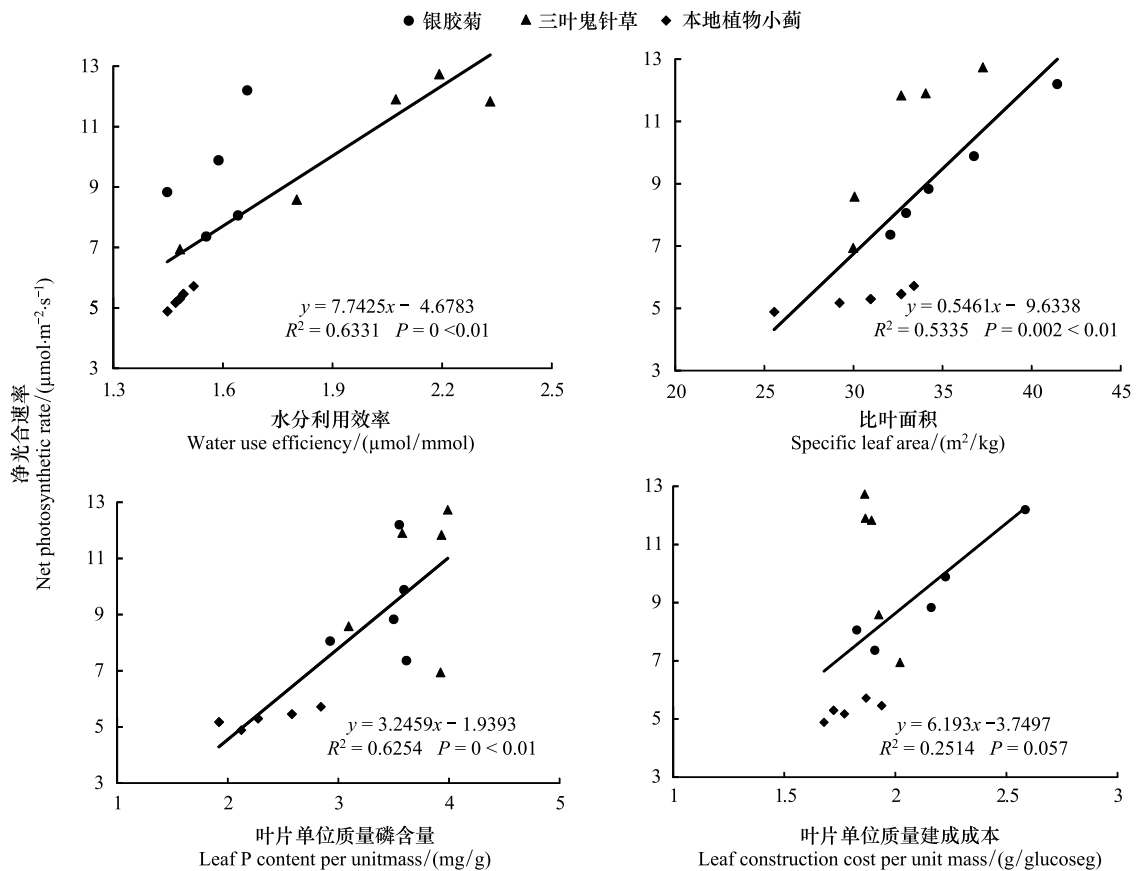


图1 净光合速率与水分利用效率(A)、叶片比叶面积(B)、磷浓度(C)、单位质量建成成本(D)的相关性

Fig.1 Correlations between net photosynthetic rate and water use efficiency, leaf specific leaf area, P_{mass} , CC_{mass}

在比较入侵植物与本地种叶片性状时,以质量为单位的数值要比以面积为单位的数值更有意义,这可能是因为决定前者的因素仅是叶片化学特性,而决定后者的因素为化学和结构两个方面^[37],因此表2中主要比较的是三种植物以质量为单位的叶片特性指标。植物吸收光能主要是由叶绿素完成的,所以其含量的多少直接影响植物光合作用的强弱^[38]。银胶菊和三叶鬼针草的叶绿素含量均显著高于小蓟(表2),分别高出76.7%和69.8%。较高的SLA有利于植物同化面积的增大,可以很好地适应群落下层的弱光水平,保持较高的相对生长速率,而N素是植物体内重要的营养元素,参与了植物体内多种物质的合成代谢^[39]。王满莲和冯玉龙研究表明高氮促进了紫茎泽兰和飞机草光合能力的提高,利于碳积累^[20]。磷素又可促进植物开花结实,在细胞膜结构、物质代谢、酶活性调节以及信号传导等方面都起着极为重要的作用,在植物的光合作用中同样起着极其重要的作用^[40]。两种入侵植物的叶片SLA、 P_{mass} 、 N_{mass} 均高于本地植物小蓟(表2),与Feng等、Shen等研究结果一致^[37,41],较高的叶片氮磷含量不仅可以促进植物生长,而且还能增强植物光合能力^[42]。

WUE是植物水分生理的一个重要指标,WUE越高,植物体对水资源利用就越充分,消耗较少的水分产生较多的干物质,高WUE对处在干旱环境中的植物非常重要^[43]。由图1可知,随着植物WUE的增加,植物 P_n 呈极显著增加趋势。同时,叶片 P_{mass} 的增加也极显著的增强了植物 P_n (图1C),张岁岐和山仑研究表明叶肉光合活性的增加是叶片施磷提高光合的主要原因,即叶片 P_{mass} 的提高增加了叶肉细胞的 CO_2 消耗力,进而增强光合作用^[44]。而较高的植物 P_n 并没有导致较低的叶片 CC_{mass} (图1D),与Penning等、Feng等的研究一致^[29,37],这可能是因为银胶菊和三叶鬼针草的PEUE和PNUE显著高于小蓟,而PEUE和PNUE是表征植物叶片能量利用效率的重要指标^[36],因此会导致入侵植物较高的 CC_{mass} ,这与Geng等的研究也一致^[45]。

氮是植物生长过程中最重要的养分限制因子^[46],较高的叶片 N_{mass} 可以显著增加植物 P_n (图2A),相关研

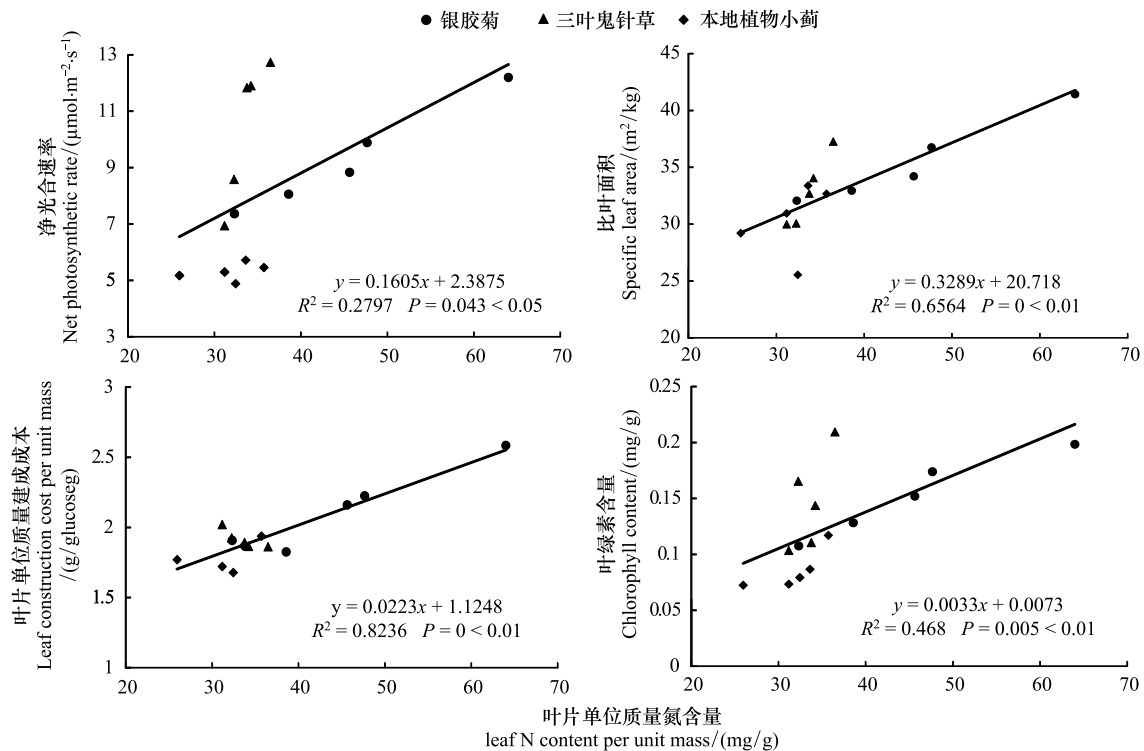


图2 叶片 N 浓度与净光合速率 (A)、叶片比叶面积 (B)、单位质量建成成本 (C)、叶绿素含量 (D) 的相关性

Fig.2 Correlations between leaf N_{mass} and net photosynthetic rate, leaf specific leaf area, CC_{mass} , chlorophyll content

究表明入侵植物可以利用自身较高的叶片 SLA 和 N_{mass} 来提高最大净光合速率,进而提高光能利用效率和缩短偿还时间,这可能是因为外来种入侵到新的地区时,自然天敌相对于原始产地减少,入侵种就会将较少的 N 素分配到植物细胞壁中(合成防御物质),进而将较多的 N 素分配到光合作用中(促进植物生长),从而增强自身的竞争力^[37,42]。随着叶片 N_{mass} 的增加,叶片 SLA、 CC_{mass} 和叶绿素含量均呈极显著趋势(图 2B,图 2C,图 2D),氮素是叶片叶绿素的主要组分,同时又是细胞壁中主要化学物质的组成元素,而合成这些物质也需要消耗叶片能量,因此会增加叶片 CC_{mass} 。高 SLA 会极显著增强植物 P_n (图 1B),同时也会极显著增加叶片 N_{mass} (图 2B),Poorter 和 Evans 研究表明高 SLA 能够促进植物生长速率,提高植物光合氮利用效率^[47],这与 Feng 等的研究也一致^[37]。

叶片建成成本(construction cost, CC)是衡量植物叶片建成所需能量的重要指标,反映了植物叶片的能量利用策略,较低的叶片建成成本可能会增加入侵植物的竞争优势^[28]。由表 2 可知,两种入侵植物的叶片 CC_{mass} 分别高出本地种小蓟的 19.3%和 6.6%,且银胶菊显著高于小蓟。相对于本地植物,银胶菊和三叶鬼针草并不具备较低的叶片 CC_{mass} ,三种植物的叶片 CC_{mass} 与 P_n 不存在显著相关(图 1D),这与 McDowell 等、Baruch 和 Goldstein 的研究并不一致^[48-49],可能是因为叶片 CC_{mass} 受物种因素或环境资源有效性的影响显著^[50-51],而三种植物的 CC_{mass} 与 N_{mass} 之间存在极显著正相关(图 2C),与 Nagel 和 Griffin 的研究结果一致^[52],可能是因为叶片氮浓度的增加增强了叶片的呼吸作用,进而提高了叶片 CC_{mass} ^[53]。

综合以上分析,入侵植物银胶菊和三叶鬼针草较本地植物小蓟有着更高的气体交换参数、叶片叶绿素含量以及叶片 N、P 浓度,能够更有效地捕获和利用环境资源,这可能是两种菊科入侵植物成功入侵的原因之一。

参考文献 (References):

- [1] Ding J Q, Mack R N, Lu P, Ren M X, Huang H W. China's booming economy is sparking and accelerating biological invasions. BioScience,

- 2008, 58(4): 317-324.
- [2] Westphal M I, Browne M, MacKinnon K, Noble I. The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biological Invasions*, 2008, 10(4): 391-398.
- [3] 鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博. 近十年中国生物入侵研究进展. *生物多样性*, 2012, 20(5): 581-611.
- [4] Wu S H, Wang H H. Potential asteraceae invaders in Taiwan: insights from the flora and herbarium records of casual and naturalized alien species. *Taiwania*, 2005, 50(1): 62-70.
- [5] 朱世新, 覃海宁, 陈艺林. 中国菊科植物外来种概述. *广西植物*, 2005, 25(1): 69-76.
- [6] 徐海根, 强胜. 中国外来入侵物种编目. 北京: 中国环境科学出版社, 2004.
- [7] 万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 北京: 科学出版社, 2005: 774-774.
- [8] 王康满, 侯元同. 山东归化植物一新记录属—银胶菊属. *曲阜师范大学学报: 自然科学版*, 2004, 30(1): 83-84.
- [9] 吴海荣, 胡学难, 钟国强, 王定国, 左然玲. 外来杂草银胶菊. *杂草科学*, 2009, (2): 66-67.
- [10] Chippendale J F, Panetta F D. The cost of parthenium weed to the Queensland cattle industry. *Plant Protection Quarterly*, 1994, 9(2): 73-76.
- [11] 郝建华, 刘倩倩, 强胜. 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系. *植物学报*, 2009, 44(6): 656-665.
- [12] 李振宇, 解焱. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [13] Torchin M E, Mitchell C E. Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(4): 183-190.
- [14] Blossey B, Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 1995, 83(5): 887-889.
- [15] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(8): 436-443.
- [16] Feng Y L, Auge H, Ebeling, Susan K. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, 2007, 153(3): 501-510.
- [17] 王明娜, 戴志聪, 祁珊珊, 王晓莹, 杜道林. 外来植物入侵机制主要假说及其研究进展. *江苏农业科学*, 2014, 42(12): 378-382.
- [18] 吴彦琼, 胡玉佳. 外来植物南美螞蜥菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性. *生态学报*, 2004, 24(10): 2334-2339.
- [19] 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.
- [20] 王满莲, 冯玉龙. 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(5): 697-705.
- [21] 王文杰, 祖元刚, 陈华峰, 张袁华, 杨逢建, 赵则海, 曹建国. 林业有害植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)的气体交换特性. *生态学报*, 2008, 28(9): 4088-4098.
- [22] 王晓红, 纪明山. 入侵植物小飞蓬及其伴生植物的光合特性. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 71-77.
- [23] 舒展, 张晓素, 陈娟, 陈根云, 许大全. 叶绿素含量测定的简化. *植物生理学通讯*, 2010, 46(4): 399-402.
- [24] 顾大彤, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1219-1225.
- [25] Sparks D L, Page A L, Helmke P A, Loeppert R H, Soltanpour P N, Tabatabai M A, Johnston C T, Sumner M E. *Methods of Soil Analysis, Part 3: Chemical Methods*. Madison: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy, 1996.
- [26] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [27] Williams K, Percival F, Merino J, Mooney H A. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell & Environment*, 1987, 10(9): 725-734.
- [28] 屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 高尚宾, 杨殿林. 入侵植物黄顶菊与5种共生植物叶片建成成本的比较. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2985-2991.
- [29] Penning de Vries F W T, Brunsting A H M, Van Laar H H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, 1974, 45(2): 339-377.
- [30] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 2007, 446(7139): 1079-1081.
- [31] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants // Givnish T J, ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
- [32] Meziane D, Shipley B. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany*, 2001, 88(5): 915-927.
- [33] Jäger H, Alencastro M J, Kaupenjohann M, Kowarik I. Ecosystem changes in Galápagos highlands by the invasive tree *Cinchona pubescens*. *Plant and Soil*, 2013, 371(1/2): 629-640.
- [34] Evans R D, Rimer R, Sperry L, Belnap J. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 11(5): 1301-1310.

- [35] Poorter L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 2001, 15(1): 113-123.
- [36] 阎秀峰, 孙国荣, 李敬兰, 李景信. 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.
- [37] Feng Y L, Li Y P, Wang R F, Callaway R M, Valiente-Banuet A, Inderjit. A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: a potential mechanism for the evolution of increased competitive ability. *Journal of Ecology*, 2011, 99(5): 1116-1123.
- [38] 叶子飘, 赵则海. 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 19-22.
- [39] 王睿芳, 冯玉龙. 叶物候、构建消耗和偿还时间对入侵植物碳积累的影响. *生态学报*, 2009, 29(5): 2568-2577.
- [40] 李志刚, 谢甫绶, 张玉铃, 钟鹏, 孙杰. 磷胁迫对大豆不同磷素基因型光合作用的影响. *内蒙古民族大学学报: 自然科学版*, 2004, 19(3): 297-299.
- [41] Shen X Y, Peng S L, Chen B M, Pang J X, Chen L Y, Xu H M, Hou Y P. Do higher resource capture ability and utilization efficiency facilitate the successful invasion of native plants? *Biological Invasions*, 2011, 13(4): 869-881.
- [42] Feng Y L. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(2): 318-326.
- [43] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. *生态学报*, 2009, 29(11): 6025-6034.
- [44] 张岁岐, 山仑. 土壤干旱条件下磷素营养对春小麦水分状况和光合作用的影响. *西北植物学报*, 1997, 17(1): 20-27.
- [45] Geng X Y, Jiang S, Li B, Pan X Y. Do higher resource capture ability and utilization efficiency facilitate the successful invasion of exotic plant? A case study of *Alternanthera philoxeroides*. *American Journal of Plant Sciences*, 2013, 4(9): 1839-1845.
- [46] Elberse I A M, van Damme J M M, van Tienderen P H. Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology*, 2003, 91(3): 371-382.
- [47] Poorter H, Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 1998, 116(1/2): 26-37.
- [48] McDowell S C L. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2002, 89(9): 1431-1438.
- [49] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 1999, 121(2): 183-192.
- [50] 宋莉英, 彭长连, 彭少麟. 华南地区 3 种入侵植物与本地植物叶片建成成本的比较. *生物多样性*, 2009, 17(4): 378-384.
- [51] Poorter H, Pepin S, Rijkers T, de Jong Y, Evans J R, Körner C. Construction costs, chemical composition and payback time of high- and low-irradiance leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(2): 355-371.
- [52] Nagel J M, Griffin K L. Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *American Journal of Botany*, 2001, 88(12): 2252-2258.
- [53] Zha T S, Wang K Y, Ryppö A, Kellomäki S. Needle dark respiration in relation to within-crown position in Scots pine trees grown in long-term elevation of CO₂ concentration and temperature. *New Phytologist*, 2002, 156(1): 33-41.