

DOI: 10.5846/stxb201805111040

周晓慧, 彭培好, 李景吉. 模拟气候变暖和氮沉降对两种来源加拿大一枝黄花叶性状和性状谱的影响. 生态学报, 2019, 39(5): - .

Zhou X H, Peng P H, Li J J. Simulated climate warming and nitrogen deposition influence leaf traits and leaf trait spectrum in *Solidago canadensis* from China and North America. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(5): - .

模拟气候变暖和氮沉降对两种来源加拿大一枝黄花叶性状和性状谱的影响

周晓慧¹, 彭培好¹, 李景吉^{1,2,3,4,*}

1 成都理工大学生态资源与景观研究所, 成都 610059

2 地质灾害防治与地质环境保护国家重点实验室(成都理工大学), 成都 610059

3 国家环境保护水土污染协同控制与联合修复重点实验室, 成都 610059

4 成都理工大学环境学院, 成都 610059

摘要: 温度是影响植物生长的关键因子, 氮是限制植物生长和光合作用的重要资源, 两者对入侵植物的功能性状可能产生重要影响。为预测气候变暖和大气氮沉降背景下入侵植物的入侵性, 以中国来源和北美来源的加拿大一枝黄花为入侵种, 设置 2℃ 增温和氮添加处理, 研究了来源、增温和加氮对加拿大一枝黄花叶性状(叶绿素含量、叶面积和叶干物质含量)和性状谱的影响。结果表明: 加拿大一枝黄花其中国来源比北美来源具有更低的叶干物质含量; 2℃ 增温显著增大叶面积; 加氮显著提高叶绿素含量; 来源与增温的交互作用对叶面积影响显著。中国来源的加拿大一枝黄花叶面积与叶干物质含量呈显著负相关关系, 增温使叶面积与叶绿素含量呈显著正相关关系, 加氮使叶面积与叶绿素含量、叶面积与叶干物质含量分别呈显著正相关和显著负相关关系。由此推知, 增温和加氮有可能增强加拿大一枝黄花叶片获取资源的能力, 气候变暖和大气氮沉降可能提高加拿大一枝黄花的入侵性。

关键词: 气候变暖; 叶性状; 性状谱; 氮沉降; 加拿大一枝黄花

Simulated climate warming and nitrogen deposition influence leaf traits and leaf trait spectrum in *Solidago canadensis* from China and North America

ZHOU Xiaohui¹, PENG Peihao¹, LI Jinji^{1,2,3,4,*}

1 Chengdu University of Technology, Ecological Resources and Landscape Architecture Institute, Chengdu 610059, China

2 State Key Laboratory of Geohazard Prevention and Geoenvironment Protection, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

3 State Environmental Protection Key Laboratory of Synergetic Control and Joint Remediation for Soil & Water Pollution, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

4 Chengdu University of Technology, College of Environment and Ecology, Chengdu 610059, China

Abstract: Temperature is a key factor that affects plant growth, and nitrogen (N) is an important resource for plant growth and photosynthesis. Changes in temperature and N may strongly influence the functional traits of invasive plants. The aim of this study was to predict the potential invasiveness of invasive plants in response to climate warming and atmospheric N deposition. We conducted a simulated warming and N deposition experiment at Chengdu. In this experiment, we selected *Solidago canadensis* from China and North America as the focal invader and set up four experimental treatments: (1) ambient, (2) warming (2℃ above the ambient), (3) N addition (4 g N m⁻² a⁻¹ in the form of NH₄NO₃), and (4) warming plus N addition. We determined three leaf traits, leaf chlorophyll content, leaf area, and leaf dry matter content,

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(41501060)

收稿日期: 2018-05-11; **网络出版日期:** 2018-12-14

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

as well as three relationships among the traits. Our results showed that *Solidago canadensis* from China had a lower leaf dry matter content than that from North America. Warming increased the leaf area of *Solidago canadensis*, and N addition increased its chlorophyll content. Sources and warming had significant effects on leaf area. The leaf area of *S. canadensis* from China decreased significantly with increasing leaf dry matter content. In the warming treatment, the leaf area of *S. canadensis* was significantly positively correlated with chlorophyll content; in the N addition treatment, the leaf area was significantly positively correlated with chlorophyll content and significantly negatively correlated with leaf dry matter content. These findings suggest that warming and N addition could enhance the ability of *S. canadensis* leaves to obtain resources. In addition, our results imply that climate warming and atmospheric N deposition may increase the invasion risk of *Solidago canadensis*.

Key Words: climate warming; leaf traits; leaf trait spectrum; N addition; *Solidago canadensis*

生物入侵、气候变暖和大气氮沉降已成为关注全球变化的三个热点话题^[1-2]。随着经济、国际贸易和交通的加速发展,外来入侵植物产生的危险性日益增加^[3]。化石燃料的燃烧、森林的砍伐和人口的急剧增加等使二氧化碳等温室气体释放加剧,导致地球大气温度升高^[4]。据预测,在未来 100 年内,全球平均气温将上升 1.1—6.4℃^[5]。大气氮沉降主要起源于化石燃料的燃烧和人工肥料的使用^[2]。随着人类活动的增强,全球大气氮沉降速率在未来数十年内还将逐步加快^[6-7],中国的大气氮沉降也呈现同样的发展趋势^[8]。

温度是影响植物生长的关键因子,微小的温度升高都可能给入侵植物带来极强的竞争优势^[9-10]。如,增温通过增强紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)的生长能力和耐受性来提高其入侵能力^[11]。氮是限制植物生长和光合作用的重要资源^[12]。部分入侵植物具有嗜氮性或氮利用效率较高的特征,其氮含量的分配为光合作用多于防御功能,常表现为较快的生长速度和较强的竞争能力^[13-14]。如,氮添加能增强矢车菊属(*Centaurea stoebe*)植物种群的竞争能力^[15]。入侵植物应对环境变化的生理生态耐受性或形态可塑性较宽,其生长和形态属性会产生明显差异^[14,16-17]。因此,气候变暖和大气氮沉降很有可能为入侵种的入侵提供优势条件。

入侵植物的入侵性可以体现在叶片获取资源的能力上^[14]。植物叶的功能性状是植物与环境长期相互作用的结果,反映了植物对资源的适应、利用和竞争能力^[18-19]。有研究表明,叶经济谱对研究外来植物入侵性具有重要意义^[20]。叶经济性状谱是一条相互联系、协同变化的叶性状组合的带谱,数量化地表示叶性状之间的资源权衡配置策略^[21-22],为植物应对环境变化做出适应对策提供了理论依据。

加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.),菊科(Asteraceae),一枝黄花属(*Solidago*),多年生草本,原产于北美,现已成为一种世界型的入侵杂草^[23-24]。20 世纪 30 年代,加拿大一枝黄花被引入我国上海、南京等地,现常见于东南沿海的大部分地区,并且正以惊人的速度向我国西部、南部等地区蔓延^[24-25]。在氮沉降和气候变暖的全球变化背景下,加拿大一枝黄花功能性状会如何响应,是否有利于其入侵?鉴于此,本研究以中国和北美两种来源的加拿大一枝黄花为入侵种,设置增温和氮添加处理,获取植物叶性状指标,探讨以下两个问题:(1)来源、增温和加氮如何影响加拿大一枝黄花的叶性状?(2)来源、增温和加氮如何影响加拿大一枝黄花的叶性状谱?

1 材料和方法

1.1 实验地点

实验地点为四川省成都市(30.68°N, 104.14°E, 海拔 512 m)。实验区属亚热带湿润季风气候,年平均气温 16.2℃,年降水量 918.2 mm。

1.2 实验材料

实验入侵物种为加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)。为了探讨不同来源的加拿大一枝黄花叶功能性

状差异,实验选择了入侵地(中国)和原产地(北美)两种来源。实验研究对象为中国来源的加拿大一枝黄花(*S. canadensis from China*, SCN)和北美来源的加拿大一枝黄花(*S. canadensis from North America*, SNA)。

实验基质为 1:1 的细沙和黄壤土。细沙为河沙,黄壤土为成都理工大学附近荒坡的表层土,河沙和黄壤土分别过孔径为 1 cm 的筛子,之后 1:1 均匀混合装入实验容器。实验容器为长 30 cm,宽 30 cm 和高 20 cm 的铁皮制实验盆。为防止盆内土壤元素流失,盆内底部垫有 5 cm 厚的喷胶棉;为防止盆内积水,盆底部留有 16 个直径为 1 cm 的小孔。

实验加热设备为 MSR-2420 红外线辐射增温器(Kalglo Electronics, Bethlehem, PA, USA)。增温处理具体操作如下:加热器悬挂于铁架上,实验盆放置于铁架下方,对需要加热的实验盆进行全天增温处理;对照组实验盆上方悬挂一个“虚拟加热器”(同加热器形状相同,但不具加热功能)。加热器悬挂高度约 1.5 m,使下部实验盆土壤表面增温约 2°C ^[26]。实验采用人工施加硝酸铵(NH_4NO_3)的方法进行加氮处理,根据中国和北美大气氮沉降水平约为 $4\text{ g N m}^{-2}\text{ a}^{-1}$,实验盆横截面积为 0.09 m^2 ,所以每个实验盆施加氮 0.36 g, NH_4NO_3 中的 N 的质量分数为 35%,推算出每个实验盆要施加 1.03 g NH_4NO_3 。

1.3 实验设计

我们设计了一个三因素两水平的因子实验。3 个因素为来源、增温和加氮;两水平为两种来源(SCN 和 SNA),不增温(T0)和增温(T1),不加氮(N0)和加氮(N1)。本实验共有 2 种来源,4 种处理,每种处理重复 16 次,共 128 个实验盆。

实验时间为 2012 年 6 月至今。实验过程如下:2012 年 6 月 1 日进行播种,在每个盆中播撒加拿大一枝黄花种子 12—20 粒,待种子萌发以及种苗生长到一定高度后进行疏苗处理,最后每个实验盆中保留 4 株幼苗。2012 年 8 月初,用加热器对需要增温的植株进行全天加热处理。2012 年 8 月中旬进行加氮处理,对需加氮的每个实验盆一次性施加 $4\text{ g N m}^{-2}\text{ a}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$ (纯度 99.5%);从 2013 年起,每年 3—6 月每月添加一次 NH_4NO_3 ,每年共添加 4 次,每次每个需加氮的实验盆添加 $1\text{ g N m}^{-2}\text{ a}^{-1}\text{ NH}_4\text{NO}_3$ 。实验为期 6 年,本项研究是长期实验的一部分。

1.4 叶性状数据采集

叶性状测定包括:叶绿素含量(Chlorophyll SPAD 值, ch)、叶面积(Leaf area, LA)和叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)共 3 个指标。叶片采集具体方法如下:2016 年 8 月(即生长高峰期)采集叶片,每个实验盆选取 5 株植株,每株采集 3 片叶子,每个实验盆共采集 15 片叶子。实验取样的重复数为 240,取样本量为 1920。叶性状指标测定方法如下:叶绿素含量使用 SPAD-502 便携式叶绿素仪(Konica Minolta, Japan)测定。叶面积用叶面积分析仪(Win FOLIA, Regent Instruments Inc)扫描获得。将扫描后的叶片常温下迅速用水浸泡 24 h,之后迅速擦干叶片表面水分,称重得叶片饱和鲜重,最后 85°C 烘干至恒重,称重得叶干重。 $\text{LDMC} = \text{叶片干重} / \text{叶饱和鲜重}$ 。

1.5 数据处理

实验数据采用三因素方差分析检验各因素及其交互作用对叶性状影响的显著性,采用 II 型线性回归分析探究不同因素下叶性状间的关系,所有检验均在 $P=0.05$ 的水平上进行($n=128$)。实验数据采用 Microsoft Office Excel 2007、SPSS 19.0 进行统计分析,图形采用 SigmaPlot 12.0 软件绘制。

2 结果

2.1 来源、增温和加氮对加拿大一枝黄花叶性状的影响

实验处理相互独立地影响加拿大一枝黄花叶绿素含量;来源和加氮对加拿大一枝黄花叶绿素含量影响显著,增温则表现为不显著(表 1),中国来源的加拿大一枝黄花叶绿素含量比北美来源的加拿大一枝黄花叶绿素含量显著降低 6.12%(图 1),加氮处理使加拿大一枝黄花叶绿素含量显著提高 5.60%(图 1)。三因素间交互作用对加拿大一枝黄花叶绿素含量的影响不显著(表 1)。

增温对加拿大一枝黄花叶面积影响显著(表 1, $P<0.05$), 增温处理使加拿大一枝黄花叶面积显著增大 11.24%(图 2)。重要的是, 这种增温效应强烈依赖于加拿大一枝黄花来源(表 1, $P<0.01$; 图 2)。不增温条件下, 中国来源的加拿大一枝黄花叶片大于北美来源的加拿大一枝黄花叶片; 增温条件下, 两种来源的加拿大一枝黄花具有相似的叶片面积(图 2)。此外, 来源、加氮及其相互作用对加拿大一枝黄花叶面积的影响不显著(表 1)。

来源对加拿大一枝黄花叶干物质含量影响极显著, 而增温和加氮则表现为不显著(表 1), 中国来源的加拿大一枝黄花叶干物质含量比北美来源的加拿大一枝黄花叶干物质含量显著降低 7.10%(图 3)。三因素间交互作用对加拿大一枝黄花叶干物质的影响均不显著(表 1)。

表 1 来源、增温、加氮及其交互作用对加拿大一枝黄花三个叶功能性状的影响

Table 1 Effects of source (S), warming (W), N addition (N) and their interactions on three leaf functional traits of <i>Solidago canadensis</i>						
因素 Factor	叶绿素含量 ch		叶面积 LA		叶干物质含量 LDMC	
	F	P	F	P	F	P
S	6.255	0.014 *	1.941	0.167	11.483	0.001 **
N	5.307	0.023 *	0.196	0.659	2.469	0.120
W	0.012	0.912	5.858	0.017 *	0.872	0.353
S×N	0.793	0.375	0.813	0.370	0.064	0.801
S×W	0.023	0.879	10.174	0.002 **	0.353	0.554
W×N	0.563	0.455	0.178	0.674	0.001	1.609
S×W×N	1.895	0.172	0.057	0.811	0.138	0.711

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ch: 叶绿素含量 Chlorophyll; LA: 叶面积 Leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; S: 来源 Source; N: 氮添加 Nitrogen addition; W: 增温 Warming

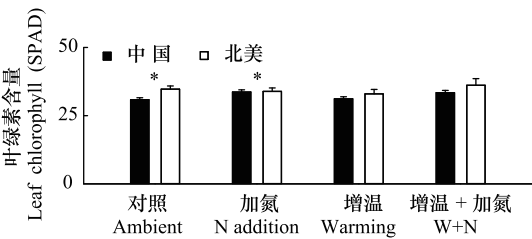


图 1 来源、增温和加氮处理对加拿大一枝黄花叶绿素含量的影响
Fig.1 Effects of source, warming and N addition treatments on the chlorophyll content of *Solidago canadensis*

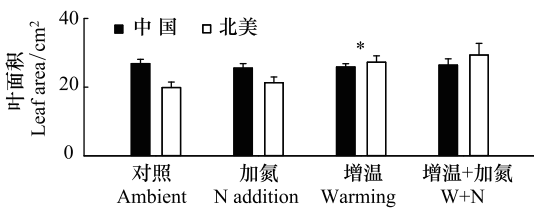


图 2 来源、增温和加氮处理对加拿大一枝黄花叶面积的影响
Fig.2 Effects of source, warming and N addition treatments on the leaf area of *Solidago canadensis*

2.2 来源、增温和加氮对加拿大一枝黄花叶性状谱的影响

中国来源的加拿大一枝黄花, 叶面积与叶干物质含量呈显著负相关(表 2, $P<0.001$; 图 4), 叶面积与叶绿素含量、叶干物质含量与叶绿素含量均无显著相关性(表 2, 图 4)。北美来源的加拿大一枝黄花叶性状间无显著相关性(表 2)。可见, 来源改变两种性状间关系(表 2)。

不增温处理下, 加拿大一枝黄花叶面积与叶干物质含量呈显著负相关(表 2, $P<0.001$; 图 5), 叶面积与叶绿素含量、叶干物质含量与叶绿素含量均无显著相关性

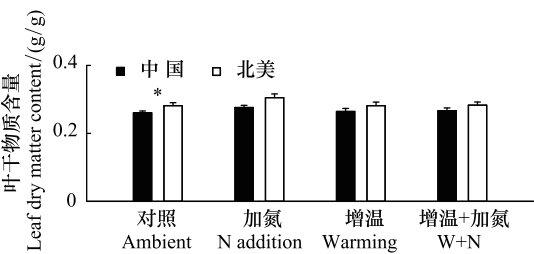


图 3 来源、增温和加氮处理对加拿大一枝黄花叶干物质含量的影响
Fig.3 Effects of source, warming and N addition treatments on the leaf dry content matter of *Solidago canadensis*

(表 2,图 5)。增温处理下,加拿大一枝黄花叶面积与叶绿素含量呈显著正相关(表 2, $P<0.05$;图 5),叶干物质含量与叶绿素含量、叶面积与叶干物质含量均无显著相关性(表 2,图 5)。可见,增温改变两种性状间关系(表 2)。

不加氮处理下,加拿大一枝黄花叶性状间无显著相关性(表 2)。加氮处理下,加拿大一枝黄花叶面积与叶绿素含量呈显著正相关,而与叶干物质含量呈显著负相关(表 2, $P<0.05$;图 6),叶干物质含量与叶绿素含量无显著相关性(表 2,图 6)。可见,加氮改变两种性状间关系(表 2)。

表 2 不同处理下加拿大一枝黄花三个叶片功能性状间关系的拟合直线方程
Table 2 The line regression equations of the relationships among the three leaf functional traits of *Solidogo canadensis*.

公式 Formula	SCN				SNA				差异显著性 P (S1 vs S2)
	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	
ch~LA	0.356	14.638	0.049	0.098	0.451	8.775	0.089	0.074	0.034
ch~LDMC	-0.001	0.286	0.0047	0.612	0.001	0.243	0.046	0.204	0.352
LDMC~LA	-85.841	49.070	0.212	<0.001	-21.763	30.572	0.008	0.609	0.013

公式 Formula	T0				T1				差异显著性 P (T0 vs T1)
	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	
ch~LA	0.073	21.546	0.002	0.754	0.483	10.957	0.121	0.019	0.004
ch~LDMC	0.001	0.248	0.011	0.467	0.001	0.228	0.041	0.183	0.210
LDMC~LA	-97.751	49.467	0.233	<0.001	-22.313	33.073	0.011	0.492	0.001

公式 Formula	N0				N1				差异显著性 P (N0 vs N1)
	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	斜率 Slope	截距 Elevation	拟合度 R^2	显著性 P	
ch~LA	0.125	21.107	0.008	0.563	0.484	9.191	0.087	0.042	0.105
ch~LDMC	0.001	0.225	0.033	0.231	0.001	0.260	0.007	0.577	0.074
LDMC~LA	-44.084	37.040	0.057	0.111	-80.833	48.323	0.126	0.013	0.289

SCN,S1:中国来源加拿大一枝黄花 *S. canadensis* from China;SNA,S2:北美来源加拿大一枝黄花 *S. canadensis* from North America;T0:不增温 No warming;T1:增温 Warming;N0:不加氮 No nitrogen addition;N1:加氮 Nitrogen addition;ch:叶绿素含量 Chlorophyll;LA:叶面积 Leaf area;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content

3 讨论

3.1 影响加拿大一枝黄花叶片获取资源能力的处理

叶片是植物获取能量的主要组织,对环境变化响应敏感,其功能性状能反映植物对环境的响应与适应策略^[27-28]。目前关于叶性状的研究有叶绿素含量、叶面积和叶干物质含量^[29-32]。叶绿素含量的多少体现了植物光合能力的强弱,叶绿素含量越高,光合潜力越强,植物抵抗生物和非生物环境压力的能力也越强^[14,29]。叶面积的大小影响植物捕获光资源和获取碳能力的强弱,叶面积大的植物,其呼吸和蒸腾作用的成本高;叶面积小的植物,其对炎热和干旱环境耐受力强^[30-31]。叶干物质含量是反映植物获取和利用资源有效性的稳定指标^[32],叶干物质含量高的植物,代表其叶片含水量低,适应干旱环境的能力强。

本研究发现,中国来源的加拿大一枝黄花比北美来源的加拿大一枝黄花具有更低的叶干物质含量。最近研究表明,资源丰富时,植物拥有较低的叶干物质含量,可将更多的资源分配到生长;反之,可将更多的资源分配到抵御不良环境^[32-33]。由此可知,中国来源的加拿大一枝黄花将更多的资源投入到生长,对于干旱环境的抵抗能力减弱。有研究表明,中国比北美年均温高、年降水量大、空气湿度高^[14]。可推测两个种源的加拿大一枝黄花叶干物质含量差异可能是由于气候条件不同所导致的,中国来源的加拿大一枝黄花为了适应湿热的气候以更大的叶片含水量来响应。本研究还发现,中国来源的加拿大一枝黄花比北美来源的加拿大一枝黄花具

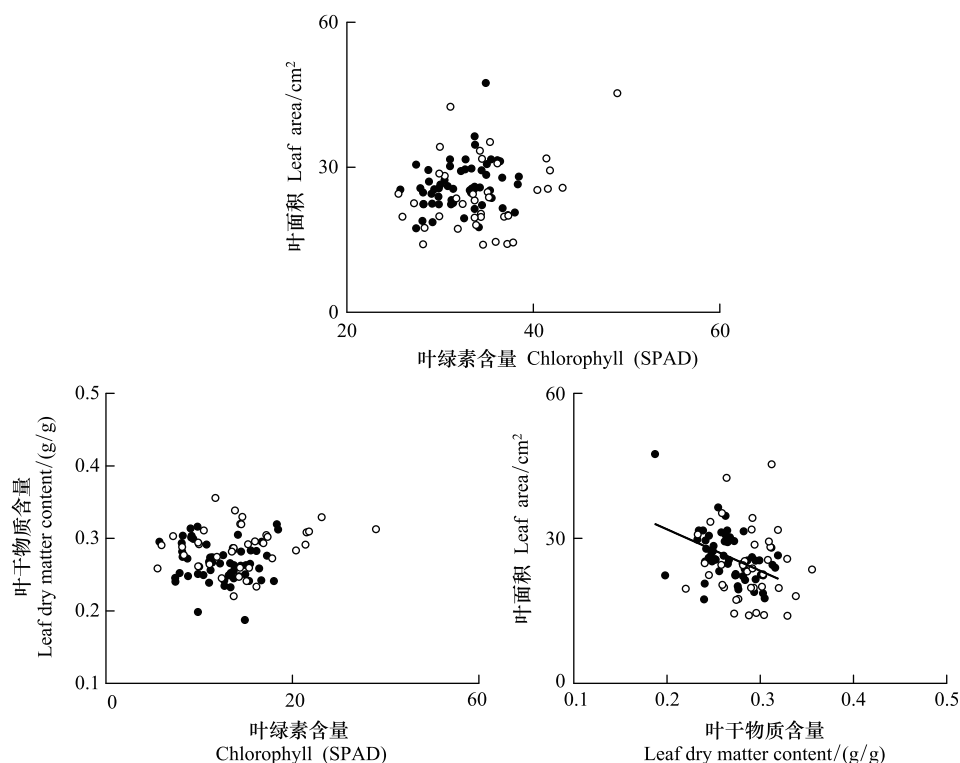


图4 来源对加拿大一枝黄花叶片性状谱的影响

Fig.4 Effects of sources on the leaf trait spectra of *Solidago canadensis*

黑色实心点和黑色实线代表中国来源加拿大一枝黄花,黑色空心点代表北美来源加拿大一枝黄花

较低的叶绿素含量,但两种来源的加拿大一枝黄花叶面积却无显著差异。有研究表明,叶片可通过诱导色素组成(胡萝卜素和叶黄素)发生变化来适应光照环境^[34-35]。可推测叶绿素含量的差异可能是由于叶片内色素对光照强度的不同响应所引起的。

本研究发现,2℃增温使加拿大一枝黄花具有较大的叶面积。最近研究表明,叶片大小随年均温的升高而增大^[30],增温增大了不同植物的叶片面积,如北美车前(*Plantago virginica* L.)^[36]、矮柳树(*Salix eriostachya* Wall.)^[37]和针叶树种^[38]。也有研究发现,叶片面积的增大,有利于增强植物光合和蒸腾作用,缓解地表空气温度的升高^[39]。本研究结果证实了以上结论,表明了加拿大一枝黄花通过增大叶片面积来提高叶片呼吸和蒸腾作用的代谢,进而适应环境温度的变化。

本研究发现,加拿大一枝黄花叶性状对氮添加的响应,主要是体现为叶绿素含量的显著增加。最近研究表明,氮沉降可以增强土壤氮的可利用性,提高植物的生产力^[40],也可以显著提高植物的光合效率^[41]。由此可知,叶绿素含量的显著增加是加拿大一枝黄花叶片光合潜力增强以及对土壤氮可利用性提高的体现。但也有研究表明,氮添加对植物叶绿素和叶黄素等指标没有影响^[42];氮添加也会降低植物叶片光合利用效率,威胁植物的生长^[43]。本研究结果与上述结论不一致,可能是不同的植物对氮沉降的响应倾向不一致。有研究揭示出,植物对氮沉降的反应倾向于将氮储存在树木和土壤中,若土壤氮浓度升高,会导致其径流养分损失增加,不利于植物生长^[44]。

本研究发现,来源与增温的交互作用对加拿大一枝黄花叶面积有显著影响。最近研究表明,增温对不同地区的多斑矢车菊(*Centaurea maculosa*)叶面积具有显著影响^[16];有研究还表明,不同种源地间植物的最大净光合速率和呼吸速率有显著差异^[45-46]。本研究结果与上述结论一致,表明了不同来源的加拿大一枝黄花叶片生理作用对温度变化的适应存在差异。本研究还发现,增温后北美来源的加拿大一枝黄花叶面积显著增加,中国来源的加拿大一枝黄花叶面积波动不明显;增温使得两种来源的加拿大一枝黄花叶面积差距减小。

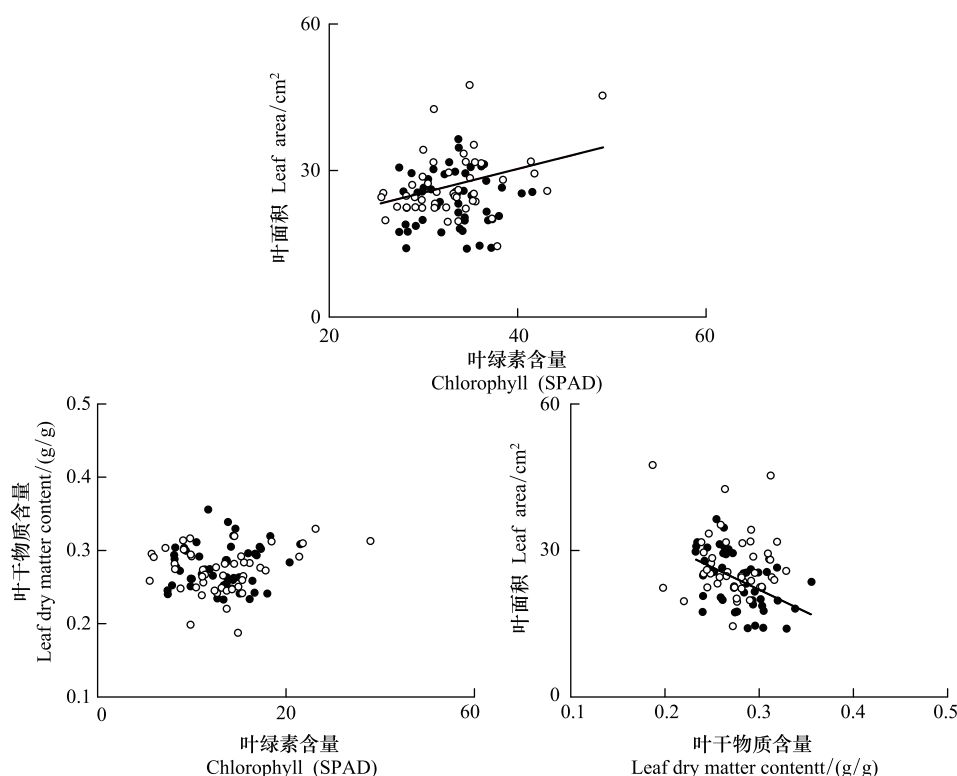


图 5 增温处理对加拿大一枝黄花叶片性状谱的影响

Fig.5 Effects of warming treatment on the leaf trait spectra of *Solidago canadensis*

黑色实心点和黑色实线代表不增温处理,黑色空心点和红色虚线代表增温处理

最近研究表明,在广泛分布的物种内部,来自寒冷气候地区的植物与来自温暖气候地区的植物在共同栖息地生长时,冷源类群表现出高的呼吸作用,能从气候变暖中收益^[47-48]。本研究结果与上述结论一致,反映了植物植物新陈代谢的适应性,表明了叶片性状对增温的适应受来源的影响。

3.2 影响加拿大一枝黄花叶片资源权衡策略的处理

叶经济谱分为“快速投资—收益”型、“缓慢投资—收益”型和过度类型^[49]。“快速投资—收益”型的物种具有叶氮含量高、净光合速率高、呼吸速率快、比叶面积大和寿命短的特点;而“缓慢投资—收益”物种具有叶氮含量低、比叶面积小、代谢率慢和叶寿命长的特点^[50-51]。叶经济谱理论表明了植物可利用的资源通常是有限的,当植物投入较多的资源用于某一功能性状时,必然会限制对其他性状的资源投入^[24]。这种资源的权衡关系也存在于叶器官水平上^[52]。

来源实验通常反映植物对不同生态环境的遗传响应^[53]。本研究发现,当减少相同的叶干物质含量时,中国来源的加拿大一枝黄花叶面积比北美来源的加拿大一枝黄花叶面积增加更多。最近研究表明,欧洲来源的加拿大一枝黄花比原产地的加拿大一枝黄花具有更大的叶片、更矮的株高和更低的营养后代^[54]。本研究结果与上述结论相似,表明了来源使叶性状间关系发生改变,使其表现为较强的获取资源的能力。表型可塑性是植物对异质环境的适应策略,其通过增强植物的耐受力 and 生态幅,进而使植物适应多样化的生境^[55]。由此可知,中国来源的加拿大一枝黄花对入侵地的环境已产生适应性状,向着叶经济谱的“快速投资—收益”端移动。

本研究发现,增温处理下的加拿大一枝黄花叶面积与叶绿素含量呈显著正相关关系。有研究结果表明,气候变化条件下,植物功能性状具有更高的表型可塑性^[17],如:气候变暖,植物具有更大的叶片、更高的植株^[56];温度升高,叶片净光合速率和蒸腾速率会加快^[57]。本研究结果与上述结论一致,表明了增温后加拿大一枝黄花叶性状间关系发生改变,使其表现为更强的呼吸、蒸腾和光合速率。本研究还发现,与不增温处理相

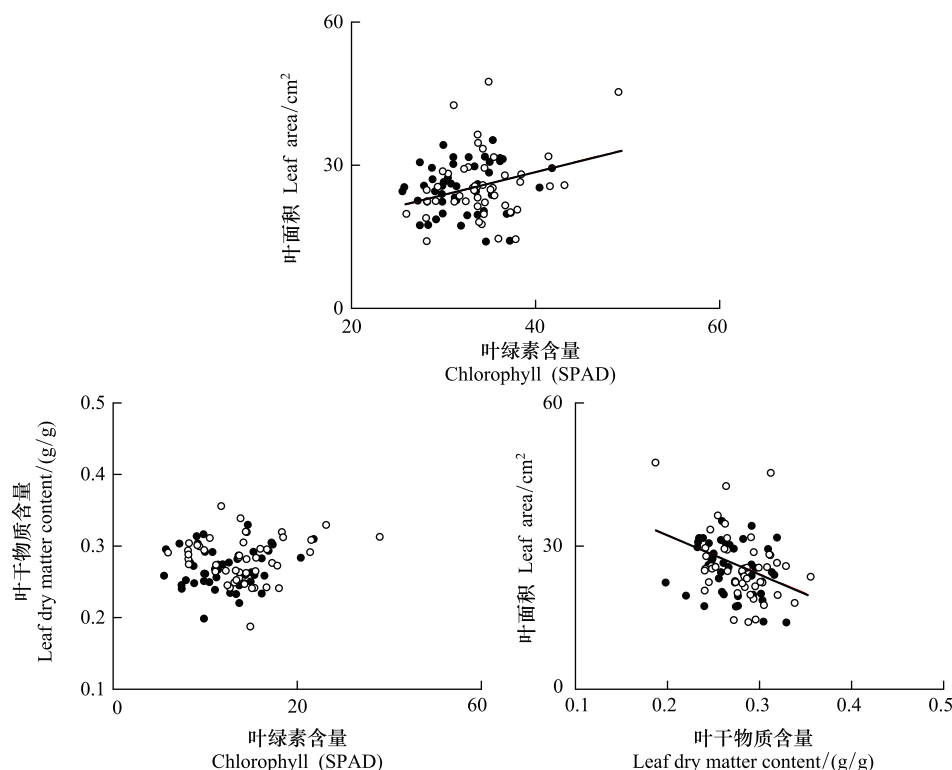


图 6 加氮处理对加拿大一枝黄花叶片性状谱的影响

Fig.6 Effects of N addition the treatment on leaf trait spectra of *Solidago canadensis*

黑色实心点代表不加氮处理,黑色空心点和红色虚线代表加氮处理

比,增温处理使加拿大一枝黄花叶面积与叶干物质含量无显著相关关系。Sastry 和 Barua^[58] 研究发现,植物耐热性与叶面积不相关,但与单位叶面积干重呈负相关。本研究结果与上述结论相似,揭示出增温使加拿大一枝黄花抗旱性降低。总之,增温提高了加拿大一枝黄花获取资源的潜力,降低了其耐旱能力,使其叶经济谱处于“快速投资—收益”的一端。

本研究发现,加氮处理下的加拿大一枝黄花叶面积与叶绿素含量呈显著正相关关系。最近研究表明,氮添加条件下,植物叶面积指数、叶氮含量、净光合速率均提高^[59]。有研究发现,叶片中的氮可能固定在光合酶和色素中,叶氮含量的增加会导致叶片的生长加快^[60]。植物会通过提高光合作用来增强对氮素的利用效率^[61]。本研究结果证实了以上结论,表明了加氮使加拿大一枝黄花叶性状间关系发生改变,使其表现为较强的资源利用率和光合效率。本研究还发现,加氮处理使加拿大一枝黄花叶面积与叶干物质含量呈显著负相关关系。已有研究表明,比叶面积随叶干物质含量的增大而减小^[52],施氮增加了植物的叶面积指数^[59-60]和比叶面积^[62]。本研究结果与以上结论一致,表明了若加拿大一枝黄花将资源投入到抵抗环境的构件成本,加氮处理会其牺牲更多的投入到生长的资源,揭示出加氮有利于提高植物的生长。总之,氮添加提高了加拿大一枝黄花对资源的可利用性,促进了植物生长,使其叶经济谱向着“快速投资—收益”的方向移动。

4 结论

本实验主要结论如下:(1)加拿大一枝黄花其中国来源比北美来源具有更低的叶干物质含量;2℃增温显著增大叶面积;加氮显著提高叶绿素含量;来源与增温的交互作用对叶面积影响显著。(2)中国来源的加拿大一枝黄花叶面积与叶干物质含量呈显著负相关关系,增温使叶面积与叶绿素含量呈显著正相关关系,加氮使叶面积与叶绿素含量、叶面积与叶干物质含量分别呈显著正相关和显著负相关关系。由此推知,增温和加氮有可能增强加拿大一枝黄花叶片获取资源的能力,气候变暖和大气氮沉降可能提高加拿大一枝黄花的入

侵性。

参考文献 (References):

- [1] Ward N L, Masters G J. Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology*, 2007, 13 (8): 1605-1615.
- [2] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, Subke J A, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman A J, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao S L, Schulze E D, Tang J, Law B E. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (5): 315-322.
- [3] 闫小玲, 寿海洋, 马金双. 中国外来入侵植物研究现状及存在的问题. *植物分类与资源学报*, 2012, 34(3): 287-313.
- [4] Peters R L, Darling J D S. The greenhouse effect and nature reserves: global warming would diminish biological diversity by causing extinctions among reserve species. *BioScience*, 1985, 35(11): 707-717.
- [5] IPCC. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change//Solomon S, Qin D H, Manning M, Chen Z L, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [6] Phoenix G K, Hicks W K, Cinderby S, Kuylenstierna J C I, Stock W D, Dentener F J, Giller K E, Austin A T, Lefroy R D B, Gimeno B S, Ashmore M R, Ineson P. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 470-476.
- [7] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [8] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C E, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in china: an overview. *Environmental Pollution*, 2011, 159(10): 2251-2264.
- [9] Borjigidai A, Hikosaka K, Hirose T. Carbon balance in a monospecific stand of an annual herb *Chenopodium album* at an elevated CO₂ concentration. *Plant Ecology*, 2009, 203(1): 33-44.
- [10] Alpert P, Bone E, Holzapfel C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(1): 52-66.
- [11] He W M, Li J J, Peng P H. A congeneric comparison shows that experimental warming enhances the growth of invasive *Eupatorium adenophorum*. *PLoS One*, 2012, 7(4): e35681.
- [12] Feng Y L, Lei Y B, Wang R F, Callaway R M, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li Y P, Zheng Y L. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106 (6): 1853-1856.
- [13] Wang G L, Liu F. Carbon allocation of Chinese pine seedlings along a nitrogen addition gradient. *Forest Ecology and Management*, 2014, 334: 114-121.
- [14] 彭扬. 升温加氮下加拿大一枝黄花生生长发育特征比较[D]. 成都: 成都理工大学, 2017: 11-21.
- [15] 彭扬, 彭培好, 李景吉. 模拟氮沉降对矢车菊属植物 *Centaurea stoebe* 种群生长和竞争能力的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 679-685.
- [16] 刘勤, 赖星竹, 李景吉, 彭培好. 模拟气候变暖对不同地区多斑矢车菊形态属性的影响. *西北植物学报*, 2011, 31(10): 2078-2083.
- [17] Molina-Montenegro M A, Galleguillos C, Oses R, Acuña-Rodríguez I S, Lavín P, Gallardo-Cerda J, Torres-Díaz C, Diez B, Pizarro G E, Atala C. Adaptive phenotypic plasticity and competitive ability deployed under a climate change scenario may promote the invasion of *Poa annua* in Antarctica. *Biological Invasions*, 2016, 18(3): 603-618.
- [18] 蒋高明, 何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用 and 水分利用效率种间及生境间差异. *植物学报*, 1999, 41(10): 1114-1124.
- [19] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [20] Ordóñez A, Olff H. Do alien plant species profit more from high resource supply than natives? A trait-based analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(6): 648-658.
- [21] Reich P B, Cornelissen H. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [22] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135-1153.
- [23] 沈国辉, 钱振官, 柴晓玲, 陈建生, 管丽琴, 张毓敏. 加拿大一枝黄花的形态特征. *杂草科学*, 2004, (4): 50-51.
- [24] 董梅, 陆建忠, 张文驹, 陈家宽, 李博. 加拿大一枝黄花——一种正在迅速扩张的外来入侵植物. *植物分类学报*, 2006, 44(1): 72-85.
- [25] 郭水良, 方芳. 入侵植物加拿大一枝黄花对环境的生理适应性研究. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 47-52.

- [26] Wan S Q, Xia J Y, Liu W X, Niu S L. Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, 2009, 90(10): 2700-2710.
- [27] 任青吉, 李宏林, 卜海燕. 玛曲高寒沼泽化草甸 51 种植物光合生理和叶片形态特征的比较. *植物生态学报*, 2015, 39(6): 593-603.
- [28] 王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 206-216.
- [29] He W M, Sun Z K. Convergent production and tolerance among 107 woody species and divergent production between shrubs and trees. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20485.
- [30] Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 91-104.
- [31] Milla R., & Reich P B. The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 274(1622): 2109-2115.
- [32] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [33] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [34] García-Plazaola J I, Becerril J M. Photoprotection mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from diverse climatic origins. *Trees*, 2000, 14(6): 339-343.
- [35] Gamon J A, Surfus J S. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 105-117.
- [36] 张万灵, 肖宜安, 闫小红, 张斯斯, 黄海裙, 刘保兵. 模拟增温对入侵植物北美车前生长及繁殖投资的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(11): 2959-2965.
- [37] Xian J R, Chen G P, Liu Y Z, Xu X X, Yang Z B, Yang W Q. Positive adaptation of *Salix eriostachya* to warming in the treeline ecotone, East Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, 2017, 14(2): 346-355.
- [38] Wang J C, Duan B L, Zhang Y B. Effects of experimental warming on growth, biomass allocation, and needle chemistry of *Abies faxoniana* in even-aged monospecific stands. *Plant Ecology*, 2012, 213(1): 47-55.
- [39] Levis S, Bonan G B. Simulating springtime temperature patterns in the community atmosphere model coupled to the community land model using prognostic leaf area. *Journal of Climate*, 2004, 17(23): 4531-4540.
- [40] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [41] 张云海, 何念鹏, 张光明, 黄建辉, 韩兴国. 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响. *生态学报*, 2013, 33(21): 6786-6794.
- [42] Ochoa-Hueso R, Manrique E. Effects of nitrogen deposition on growth and physiology of *Pleurochaete squarrosa* (Brid.) Lindb., a Terricolous moss from Mediterranean ecosystems. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2013, 224(4): 1492-1492.
- [43] Mao Q G, Lu X K, Mo H, Gundersen P, Mo J M. Effects of simulated N deposition on foliar nutrient status, N metabolism and photosynthetic capacity of three dominant understory plant species in a mature tropical forest. *Science of the Total Environment*, 2018, 610-611: 555-562.
- [44] Sardans J, Alonso R, Janssens I A, Carnicer J, Vereseglou S, Rillig M C, Fernández-Martínez M, Sanders T G M, Peñuelas J. Foliar and soil concentrations and stoichiometry of nitrogen and phosphorus across European *Pinus sylvestris* forests: relationships with climate, N deposition and tree growth. *Functional Ecology*, 2016, 30(5): 676-689.
- [45] Quan X K, Wang C K. Acclimation and adaptation of leaf photosynthesis, respiration and phenology to climate change: a 30-year *Larix gmelinii* common-garden experiment. *Forest Ecology and Management*, 2018, 411: 166-175.
- [46] Lee T D, Reich P B, Bolstad P V. Acclimation of leaf respiration to temperature is rapid and related to specific leaf area, soluble sugars and leaf nitrogen across three temperate deciduous tree species. *Functional Ecology*, 2005, 19(4): 640-647.
- [47] Drake J E, Aspinwall M J, Pfautsch S, Rymer P D, Reich P B, Smith R A, Crous K Y, Tissue D T, Ghannoum O, Tjoelker M G. The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 459-472.
- [48] Reich P B, Oleksyn J, Tjoelker M G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots Pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field-grown trees. *Functional Ecology*, 1996, 10(6): 768-776.
- [49] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.

- [50] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [51] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, Vose J M, Gresham C, Volin J C, Bowman W D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80(6): 1955-1969.
- [52] Shipley B, Vu T T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 2002, 153(2): 359-364.
- [53] Schmidting R C. Use of provenance tests to predict response to climate change: loblolly pine and Norway spruce. *Tree Physiology*, 1994, 14(7/9): 805-817.
- [54] van Kleunen M, Schmid B. No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, 2003, 84(11): 2816-2823.
- [55] 冯玉龙, 廖志勇, 张茹, 郑玉龙, 李扬苹, 类延宝. 外来入侵植物对环境梯度和天敌逃逸的适应进化. *生物多样性*, 2009, 17(4): 340-352.
- [56] Hudson J M G, Henry G H R, Cornwell W K. Taller and larger: shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1013-1021.
- [57] 高聚林, 赵涛, 王志刚, 郭改玲, 范磊. 高丹草水分利用效率与叶片生理特性的关系. *作物学报*, 2007, 33(3): 455-460.
- [58] Sastry A, Barua D. Leaf thermotolerance in tropical trees from a seasonally dry climate varies along the slow-fast resource acquisition spectrum. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 11246-11246.
- [59] 王萌, 徐冰, 张大勇, 朱璧如. 内蒙古克氏针茅草地主要植物叶片功能性状对氮素添加的响应. *北京师范大学学报: 自然科学版*, 2016, 52(1): 32-38.
- [60] Zhang H X, Li W B, Adams H D, Wang A Z, Wu J B, Jin C J, Guan D X, Yuan F H. Responses of woody plant functional traits to nitrogen addition: a meta-analysis of leaf economics, gas exchange, and hydraulic traits. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 683-683.
- [61] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 周莉, 周旺明, 齐光, 齐麟, 叶雨静. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. *应用生态学报*, 2010, 21(12): 3255-3265.
- [62] Liu H Y, Li Y, Ren F, Lin L, Zhu W Y, He J S, Niu K C. Trait-abundance relation in response to nutrient addition in a Tibetan alpine meadow: the importance of species trade-off in resource conservation and acquisition. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(24): 10575-10581.