

DOI: 10.5846/stxb202004080828

方海富,冯为迅,罗来聪,高宇,王佰慧,Shad Nasir,魏启轩,邹瑜,苏思思,张令.氮沉降背景下土壤微生物对入侵植物乌桕叶绿素荧光特征的影响.生态学报,2021,41(23):9377-9387.

Fang H F, Feng W X, Luo L C, Gao Y, Wang B H, Shad Nasir, Wei Q X, Zou Y, Su S S, Zhang L. Effects of soil microorganisms on chlorophyll fluorescence characteristics of invasive *Triadica sebifera* with nitrogen deposition. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(23): 9377-9387.

# 氮沉降背景下土壤微生物对入侵植物乌桕叶绿素荧光特征的影响

方海富,冯为迅,罗来聪,高宇,王佰慧,Shad Nasir,魏启轩,邹瑜,苏思思,张令\*

江西农业大学林学院,江西省森林培育重点实验室,江西特色林木资源培育与利用 2011 协同创新中心,南昌 330045

**摘要:**植物入侵会造成入侵地生态系统功能和稳定性的破坏。与原产地种源相比,入侵种源植物在生理学特性方面有所不同,使其在资源利用和抵抗环境胁迫具有较强的竞争优势。叶绿素荧光特性与植物光合作用效率密切相关,对植物生长具有重要作用。氮沉降加剧是全球变化的一个重要因子,土壤微生物对植物吸收利用土壤养分至关重要。通过施用细菌抑制剂(链霉素)和真菌抑制剂(扑海因)选择性抑制的土壤微生物活性,开展乌桕盆栽实验,在模拟氮沉降背景下,研究不同微生物群落如何影响入侵乌桕叶绿素荧光特性,有助于理解入侵植物的进化特征和入侵机制,为有效防控入侵植物并降低其对生态系统危害提供理论依据。以原产地地和入侵地两个种源乌桕(*Triadica sebifera*)为研究对象,在氮沉降条件下,通过调控土壤细菌和真菌,探讨两个种源乌桕叶绿素荧光参数差异。结果显示:氮沉降显著增加乌桕相对叶绿素含量(SPAD)、光系统 II 的最大量子产率( $F_v/F_m$ )、非光化学猝灭(NPQ)和半饱和光强( $I_k$ )。入侵种源乌桕比原产地具有较低 SPAD。氮沉降与细菌抑制剂共同作用显著增强了  $F_v/F_m$ 、NPQ 和  $I_k$ ,显著减弱了光能利用率( $\alpha$ )和 SPAD。细菌抑制剂减缓了本地种源乌桕  $\alpha$ ,真菌抑制剂促进本地种源乌桕  $I_k$ ,抑制入侵种源乌桕  $I_k$ ,细菌和真菌抑制剂可显著降低原产地乌桕  $\alpha$ 。氮沉降与生物抑制剂可显著作用于乌桕叶片 SPAD。氮沉降、土壤微生物和不同乌桕种源可共同作用于光系统 II 实际光合量子产率  $Y(II)$ ,  $\alpha$  和潜在最大相对电子传递速率( $ETR_{max}$ )。因此,氮沉降与生物抑制剂对乌桕叶绿素荧光特性具有协同作用,入侵种源乌桕对土壤微生物控制的响应不明显,在微生物控制条件下依然具有较强的适应能力,因而具有较强的入侵能力。

**关键词:**叶绿素荧光参数;氮沉降;细菌;真菌;植物入侵

## Effects of soil microorganisms on chlorophyll fluorescence characteristics of invasive *Triadica sebifera* with nitrogen deposition

FANG Haifu, FENG Weixun, LUO Laicong, GAO Yu, WANG Baihui, SHAD Nasir, WEI Qixuan, ZOU Yu, SU Sisi, ZHANG Ling\*

Jiangxi Provincial Key Laboratory of Silviculture, College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, 2011 Collaborative Innovation Center of Jiangxi Typical Trees Cultivation and Utilization, Nanchang 330045, China

**Abstract:** Plant invasions cause damage to both function and stability of invaded ecosystems. Compared with plants from the native origin, the invasive origin plants are different in physiological characteristics, which make them stronger in competitive ability in resource utilization and environmental stress resistance. The chlorophyll fluorescence characteristics are closely related to photosynthetic efficiency and play important roles in plant growth and expansion. Additionally,

**基金项目:**江西特色林木资源培育与利用 2011 协同创新中心;江西农业大学博士科研项目基金(9232305172);江西省“双千计划”科技创新高端人才项目(jxsq2019201078)

收稿日期:2020-04-08; 网络出版日期:2021-07-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lingzhang09@126.com

increased nitrogen deposition is an important factor of global change, while soil microorganisms are crucial for plants to absorb and utilize soil nutrients. By application of soil microbial inhibitors to control the activities of bacterial communities (by streptomycin) or fungi communities (by iprodione), study on invasive plant *Triadica sebifera* was carried out using pot experiment to understand how different microbial communities affect the chlorophyll fluorescence characteristics of *T. sebifera* from both the native and invasive origins under the background of simulated nitrogen deposition. The study will be helpful in understanding the evolutionary characteristics and invasion mechanism of invasive plants, and provide a theoretical basis for effectively preventing and controlling invasive plants, reducing their damage to the invaded ecosystems. The study was performed using a nested design, *Triadica sebifera* was used as the research object with two origins, including native and invasive origins. Under the condition of nitrogen deposition, the difference in the chlorophyll fluorescence parameters of the two origins of *T. sebifera* were investigated by regulating soil bacteria and fungus. Results showed that, nitrogen deposition significantly increased the relative chlorophyll content (SPAD), the maximum quantum yield of photosystem II ( $F_v/F_m$ ), non-photochemical quenching (NPQ), half-saturation and light intensity ( $I_k$ ) of *T. sebifera*. The invasive origin of *T. sebifera* had lower SPAD than the native origin. The combination of nitrogen deposition and bacterial inhibitor significantly enhanced  $F_v/F_m$ , NPQ and  $I_k$ , and significantly reduced light energy utilization ( $\alpha$ ) and the SPAD. The bacterial inhibitors decreased the native *T. sebifera*  $\alpha$ . Fungi inhibitors promoted  $I_k$  of the native *T. sebifera* and inhibited  $I_k$  of the invasive *T. sebifera*. Nitrogen deposition, biological inhibitor and *T. sebifera* origin can act together on the PSII actual photosynthetic quantum yield  $Y(II)$ ,  $\alpha$  and potential maximum relative electron transfer rate ( $ETR_{max}$ ). Therefore, nitrogen deposition and fungi inhibitors had a synergistic effect on the chlorophyll fluorescence characteristics of *T. sebifera*. The invasive origin of *T. sebifera* had no obvious response to the control of soil microorganisms, so it still had a strong adaptability under the control of microorganisms, and thereby had strong invasion ability.

**Key Words:** chlorophyll fluorescence parameters; nitrogen deposition; bacteria; fungus; plant invasion

生物入侵是一个全球性的问题,不仅对入侵地农林牧副渔生产造成经济损失和人类的健康造成伤害,而且也对生态系统的过程也造成一定的影响<sup>[1-4]</sup>。在全球变化的背景下,当外来植物入侵到新的环境,可能会因为一些环境因子的改变,导致外来植物对环境的响应及适应机制发生变化,具有较强的入侵潜力。因而,生物入侵已经成为许多专家和学者关注的热点问题<sup>[5-6]</sup>。

光合作用对植物的生长和繁殖至关重要,直接影响入侵植物的建群、扩散和成功入侵等过程<sup>[7]</sup>。叶绿素荧光特性与植物的光合作用密切相关,能够准确迅速地反映光合作用的能量转化过程。植物的叶绿素荧光参数可通过分析技术测得,能反映环境变化对光合作用的影响规律<sup>[8-9]</sup>,是决定产量和质量的重要因素,因而被视为揭示植物光合作用与环境关系的内在探针,成为研究作物光合生理的有力工具。几乎所有光合作用过程的变化都可通过叶绿素荧光反映出来,因此在国际上得到了广泛的应用。土壤微生物是影响植物入侵潜力和植物性能的重要因素<sup>[10-11]</sup>。土壤共生菌(如根瘤菌,丛枝菌根真菌等)和拮抗菌(如病原菌)对植物的入侵性能有不同程度的影响<sup>[12]</sup>。入侵植物相比于本地植物具有较高的菌根结合力,这可能会影响土壤的理化性质<sup>[13]</sup>。入侵植物可能会逃脱土壤束缚的物种特有的敌人,在其自然范围内产生负面影响。因此,土壤杀菌处理可能会对入侵植物在其自然生长范围内的表现产生积极的影响<sup>[6]</sup>。近几年,有关植物荧光特性与其抗性生理<sup>[14-15]</sup>及不同品种间和施肥调控对叶绿素荧光特征<sup>[16]</sup>比较的研究较多,但对入侵植物叶绿素荧光特征与土壤微生物调控的关系等方面的研究鲜有报道。

氮素是最为重要的环境养分之一,其含量的高低对植物的生长发育和新陈代谢具有重要作用;由于动植物繁衍和人类活动都会导致大气氮沉降加剧<sup>[17]</sup>,对土壤氮素的水平显著提高。有相关研究表明部分入侵植物相比本地植物具有较强的氮吸收速率<sup>[18]</sup>,因此氮沉降加剧可能会促进外来植物的入侵<sup>[19]</sup>。氮沉降对植物光合生理作用有很大的变化。孙群等<sup>[20]</sup>研究发现在水分胁迫下随着施氮的增加叶绿素含量增加。氮沉降加

剧能够促进入侵植物薇甘菊的光合效率<sup>[21]</sup>。净光合速率随施氮量的增加而增大<sup>[22]</sup>。氮沉降会显著增大入侵植物叶绿素含量,对植物光合作用<sup>[23]</sup>和叶绿素参数<sup>[9]</sup>具有显著变化。因此开展氮沉降加剧和土壤微生物变化对入侵植物叶绿素荧光的影响的研究,对揭示全球气候变化背景下入侵植物响应和适应机制具有重要意义。

乌柏(*Triadica sebifera*)是大戟科乌柏属落叶乔木,原产于中国,是一种重要的工业油料树种,已有 1400 多年的栽培历史。18 世纪末,为了发展蜡烛和肥皂产业及作为观赏树种,首次将乌柏引入美国,如今在美国东南部迅速蔓延并呈现出严重地生物入侵现象<sup>[24-27]</sup>。乌柏入侵种群会使得更多的资源分配到地上部分,入侵乌柏相对于原产地乌柏种群在株高、叶面积、叶生物量和氮吸收能力及实际光能转化速率具有较强的优势<sup>[9,13,18,26,28-30]</sup>。从而乌柏能入侵成功可能与生物和非生物因素有关,一些国内外学者通过原产地和入侵乌柏对氮沉降与微生物交互作用<sup>[26]</sup>,UV 辐射增强<sup>[31]</sup>,氮沉降与 UV 辐射和土壤灭菌交互作用<sup>[28]</sup>,施肥,盐度与土壤微生物交互作用<sup>[13]</sup>,入侵植物防御策略演化对生物防治效果<sup>[27,32-33]</sup>等相关研究。通过了解入侵种群和原产地种群乌柏在生物和非生物条件下形态学特征和生理学特征的变化,逐步探索出乌柏能成功入侵的主要原因,而生物抑制剂是否会影响植物胁迫生理叶绿素荧光参数的比较有待研究。

本研究采用盆栽模拟实验,通过模拟全球变化因子氮沉降加剧和土壤微生物(细菌和真菌抑制剂),观察原产地(中国)和入侵地(美国)乌柏种群叶绿素荧光参数的差异,拟解决以下 3 个科学问题:(1)探讨细菌和真菌抑制剂对乌柏叶绿素荧光变化的相对影响;(2)是否氮沉降加剧和土壤微生物相互作用于乌柏的叶绿素荧光变化;(3)不同处理组合对原产地和入侵地乌柏种群叶绿素荧光影响有何差异。

## 1 材料与方法

### 1.1 盆栽土壤采集

盆栽土壤采集乌柏非根际土壤,过筛移除石块和其他杂物备用。对土壤进行基本理化分析,有机碳含量为 $(4.41 \pm 2.19)$  g/kg,全氮含量为 $(1.33 \pm 0.19)$  g/kg,铵态氮( $\text{NH}_4^+\text{-N}$ )含量为 $(1.12 \pm 0.18)$  mg/kg,硝态氮( $\text{NO}_3^-\text{-N}$ )含量为 $(1.24 \pm 0.42)$  mg/kg,全磷含量为 $(0.32 \pm 0.03)$  g/kg,pH  $5.26 \pm 0.01$ 。

### 1.2 乌柏种子采集和育苗

2018 年,在中国(原产地)和美国(入侵地)分别采集 4 个种群的乌柏种子,共 8 个种群(表 1),每个种群的种子分别采集于 5—6 棵树。2019 年 4 月份进行乌柏种源分类,育苗期间通过喷施蒸馏水使土壤保持湿润,等到六月底对乌柏幼苗进行移栽(40 d 左右)。选择株高相近的乌柏幼苗,将乌柏幼苗移栽与对应的花盆(体积 2 L,装填土壤质量:1.5 kg)中。

### 1.3 实验设计

实验采用嵌套设计,包含氮沉降(对照 VS.硝态氮),细菌处理(对照 VS.细菌抑制剂),真菌处理(对照 VS.真菌抑制剂),种源(原产地 VS.入侵地),种群为种源嵌套因子,重复 4 次,共  $2 \times 2 \times 2 \times 6 \times 4 = 192$  盆幼苗,施用  $\text{KNO}_3$  溶液模拟 8 g N/m<sup>2</sup> 氮沉降,分两次施入,每次加入 5 mL (相当于 0.03 g N/kg 土壤);细菌抑制剂使用浓度为 3 g/kg 链霉素处理<sup>[34]</sup>,分两次施入,每次施入 5 mL 液体;真菌抑制剂使用浓度为 1g/kg 扑海因处理<sup>[34]</sup>,分两次施入,每次施入 5 mL 液体。

表 1 不同乌柏种源地理分布信息

Table 1 locations of native and invasive *Triadica sebifera* populations used in the study

种群 Population	经度 Longitude	纬度 Latitude	种群 Population	经度 Longitude	纬度 Latitude
中国 China	江西	117.12°E	美国 USA	Georgia	81.01°W
	江苏	118.37°E		Texas	95.03°W
	浙江	118.20°E		Louisiana	93.15°W
	广西	110.45°E		Florida	82.22°W

## 1.4 实验方法

土壤有机质碳测定使用重铬酸钾容量法-外加热法( $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ )测定,土壤全氮、 $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 和全磷使用全自动智能化学分析仪测定,其中  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NH}_4^+$ -N 浸提液为 2 mol/L KCl;pH 值采用电极法(土:水质量比为 1:2.5)(METTER TOLER TOLEDO,上海)。

采用 SPAD-502 Plus 叶绿素测定仪(KONICA MINOLTA, Japan)进行相对叶绿素含量(SPAD)测定,测定时选择每株植物中部完全展开的 5—6 个叶片,然后取平均值。采用 PM2500 调制叶绿素荧光仪(WALZ, Germany)测定叶绿素荧光参数。测定时,选择每株植物顶端第 3—5 片完全展开的叶片中的其中 2 片<sup>[35]</sup>,具体指标测定操作如下:① 光系统 II(PSII)的最大量子产率  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ :通过暗适应叶夹使样品经过充分的暗适应(至少 30 min)后,累计在质体醌(PQ)处的所有电子都被传走,PSII 的所有反应中心都处于开放状态,然后打开测量光(Measuring Light, ML),记录暗适应后的最小荧光  $F_0$ 。测量光一般很弱(小于  $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),只激发色素的本底荧光但不足以引起任何的光合作用;紧接着打开一个持续时间仅为 0.2—1.5 秒的饱和脉冲(Saturation Pulse, SP),此时 PSII 处释放的电子迅速将 PQ 全部还原(电子门全部关闭),光化学反应被打断,全部转化为叶绿素荧光和热量,荧光迅速达到最大值  $F_m$ ,记录暗适应后的最大荧光  $F_m$ ;② PSII 实际光合量子产率  $Y(\text{II}) = \Phi_{\text{PSII}} = \Delta F/F_m' = (F_m' - F)/F_m'$ :在光照条件下进行光合诱导,在 PQ 处会累积电子,只有部分电子门处于开放态。此时给出一个饱和脉冲,本来处于开放态的电子门将本该用于光合作用的能量转化为了叶绿素荧光和热,此时得到的叶绿素荧光峰值为  $F_m'$ ,而打开饱和脉冲之前记录的荧光值为  $F$ 。在光化光照射下,只有部分电子门处于关闭态,因此实时荧光  $F$  比  $F_m$  要低,就会发生了荧光淬灭(quenching)。叶绿素荧光产量的下降(淬灭)可以由光合作用的增加引起,也可以由热耗散的增加引起。由光合作用的引起的荧光淬灭称之为光化学淬灭(photochemical quenching,  $qP$  或  $qL$ ),由热耗散引起的荧光淬灭称之为非光化学淬灭(non-photochemical quenching,  $qN$  或 NPQ)。③ 快速光响应曲线的测定:样品经过充分的暗适应后,依次开启光强度分别为 1、7、41、141、277、510、873、1377、1963  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  的光化光,每个强度的光化光照射时间为 10s,使用 PamWin-3 软件,采用 Eilers 和 Peeters (1988) 的公式进行快速光响应曲线的拟合,拟合公式如下:

$$\alpha = \frac{1}{c}$$

$$\text{ETR} = \frac{\text{PAR}}{a \times \text{PAR}^2 + b \times \text{PAR} + c}$$

相对电子传递速率(ETR)单位: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;光合有效辐射(PAR),单位: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;快速光曲线的初始斜率( $\alpha$ )潜在最大相对电子传递速率( $\text{ETR}_{\text{max}}$ ),单位: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;半饱和光强( $I_k$ ),单位: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

## 1.5 数据处理

使用 JMP 9.0(SAS Institute, Cary, NC, USA) 软件进行四因子嵌套方差分析,将氮沉降、细菌和真菌抑制剂、种源作为固定因素,种群作为种源嵌套因子。多重比较采用 Tukey 法进行,采用 Origin 2018 绘图。

## 2 结果

### 2.1 相对叶绿素含量 SPAD

与对照相比,氮沉降对 SPAD 具有极显著正效应(+7.04%)。在氮沉降条件下,与对照相比,细菌、真菌抑制剂以及它们之间的交互作用对 SPAD 均具有显著负效应(-10.78%, -7.35%, -1.69%);细菌和真菌抑制剂的交互作用与真菌抑制剂相比有显著正效应(+6.10%),与细菌抑制剂相比有正效应(+10.19%)。在细菌抑制剂条件下,氮沉降和真菌抑制剂的交互作用下与氮沉降相比具有显著负效应(-10.19%),与真菌抑制剂相比具有显著正效应(+6.10%)。在真菌抑制剂条件下,氮沉降对 SPAD 具有显著正效应(+1.73%),氮沉降和细菌抑制剂的交互作用下与氮沉降相比具有显著负效应(-6.10%),与细菌抑制剂相比具有显著正效应



(+10.19%)。原产地乌柏相比入侵乌柏具有较高的 SPAD(+15.88%)(图 1,表 2)。

表 2 氮沉降、细菌和真菌抑制剂对不同种群(种源)乌柏叶绿素荧光参数( $F_v/F_m$ 、 $Y(II)$ 、NPQ、 $\alpha$ 、 $I_k$ 、 $ETR_{max}$ )和相对叶绿素含量(SPAD)的影响方差分析

Table 2 The dependence of chlorophyll fluorescence parameters ( $F_v/F_m$ ,  $Y(II)$ , NPQ,  $\alpha$ ,  $I_k$ ,  $ETR_{max}$ ) and SPAD on *Triadica sebifera* population (origin), nitrogen deposition (N), bacteria inhibitors, fungus inhibitors and their interactions in ANOVAs

处理 Treatment	自由度 <i>df</i>	PSII 最大量子产率 PSII maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ )	PSII 实际光 合量子产率 PSII actual photosynthetic quantum yield $Y(II)$	非光化学淬灭 Non-chemical quenching (NPQ)	光能利用率 Light energy utilization ( $\alpha$ )	潜在最大相对 电子传递速率 Potential maximum relative electron transfer rate ( $ETR_{max}$ )	半饱和光强 Half-saturated light intensity ( $I_k$ )	相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content (SPAD)
O	1,240	0.01	1.59	2.08	0.85	1.65	2.87	49.04 **
P[O]	4,240	4.90 **	8.12 **	5.34 **	19.63 **	9.55 **	8.52 **	8.85 **
N	1,240	0.25	2.68	6.72 *	4.58 *	1.31	4.68 *	10.49 **
B	1,240	0.05	0.80	2.96	1.40	2.92	11.37 **	0.56
F	1,240	1.62	0.17	0.50	0.18	0.12	0.25	0.42
O * N	1,240	0.20	2.37	4.17 *	0.70	0.60	2.08	3.30
O * B	1,240	1.36	4.38 *	6.57 *	9.61 **	2.61	1.59	2.65
O * F	1,240	0.77	0.01	0.25	0.01	0.59	2.67	0.01
N * B	1,240	4.79 *	3.30	4.67 *	6.31 *	3.60	0.00	0.33
N * F	1,240	0.95	0.93	2.86	3.41	0.01	2.14	0.04
B * F	1,240	0.24	0.10	0.01	7.04 *	0.99	2.71	2.12
O * N * B	1,240	2.48	0.11	0.13	0.61	0.04	1.37	1.35
O * N * F	1,240	0.01	0.01	0.43	0.23	3.11	6.25 *	0.66
O * B * F	1,240	1.48	0.01	0.67	0.23	1.92	1.61	1.29
N * B * F	1,240	0.02	2.5808	2.65	1.919	5.88 *	0.89	7.85 **
O * N * B * F	1,240	0.10	5.49 *	2.92	7.14 **	9.07 **	0.65	0.04

O:种源 Origin;P:种群 Population;N: 氮沉降 Nitrogen deposition;B:细菌抑制剂 Bacteria inhibitors;F:真菌抑制剂 Fungus inhibitors; \*,  $0.01 < P < 0.05$ , \*\*,  $P < 0.01$

## 2.2 $F_v/F_m$ 、 $Y(II)$ 和 NPQ

在  $F_v/F_m$  方面,与对照相比,氮沉降、细菌抑制剂以及它们之间的交互作用都具有显著正效应(+1.67%, 1.41%, 0.76%)。在 NPQ 方面,无论氮沉降还是细菌抑制剂对 NPQ 差异都不显著,但是氮沉降与细菌抑制剂的交互作用与对照、细菌抑制剂和氮沉降相比,都具有显著的正效应(+74.55%, +85.84%, +60.91%)。氮沉降对入侵乌柏 NPQ 差异不显著,而对本地乌柏 NPQ 存在显著正效应(+83.49%)。与对照相比,入侵乌柏与本地乌柏差异不显著,但是在氮沉降条件下,原产地乌柏与入侵乌柏相比存在显著正效应(+51.37%)(图 2,表 2)。

在  $Y(II)$  方面,主要受不同乌柏种群,细菌抑制剂和种源的交互作用,氮沉降、细菌和真菌抑制剂和种源的交互作用的影响(图 3,表 2)。细菌和真菌抑制剂对原产地乌柏具有显著正效应,细菌抑制剂和氮沉降的交互作用对原产地乌柏具有显著负效应。

## 2.3 快速光响应曲线( $\alpha$ 、 $I_k$ 和 $ETR_{max}$ )

与对照相比,氮沉降、细菌抑制剂及它们交互作用对  $I_k$  均具有显著正效应(+9.85%, +15.52%, +25.95%)。在氮沉降条件下,细菌抑制剂对  $I_k$  具有显著正效应(+14.65%);在细菌抑制剂条件下,氮沉降处理对  $I_k$  具有显著正效应(+6.02%)(图 4,表 2)。与对照相比,入侵乌柏相比本地乌柏对  $I_k$  具有显著正效应(+4.06%);原产地和入侵乌柏在氮沉降作用下对  $I_k$  均具有显著正效应(+21.92%, +11.85%);原产地乌柏在真菌抑制剂作用下对  $I_k$  具有显著正效应(+27.81%),但入侵乌柏在真菌抑制剂作用下对  $I_k$  具有显著负效应(-9.28%);原产地和入侵乌柏在氮沉降与真菌抑制剂的交互作用下对  $I_k$  均具有显著正效应(+12.79%, +11.21%)。在氮沉降条

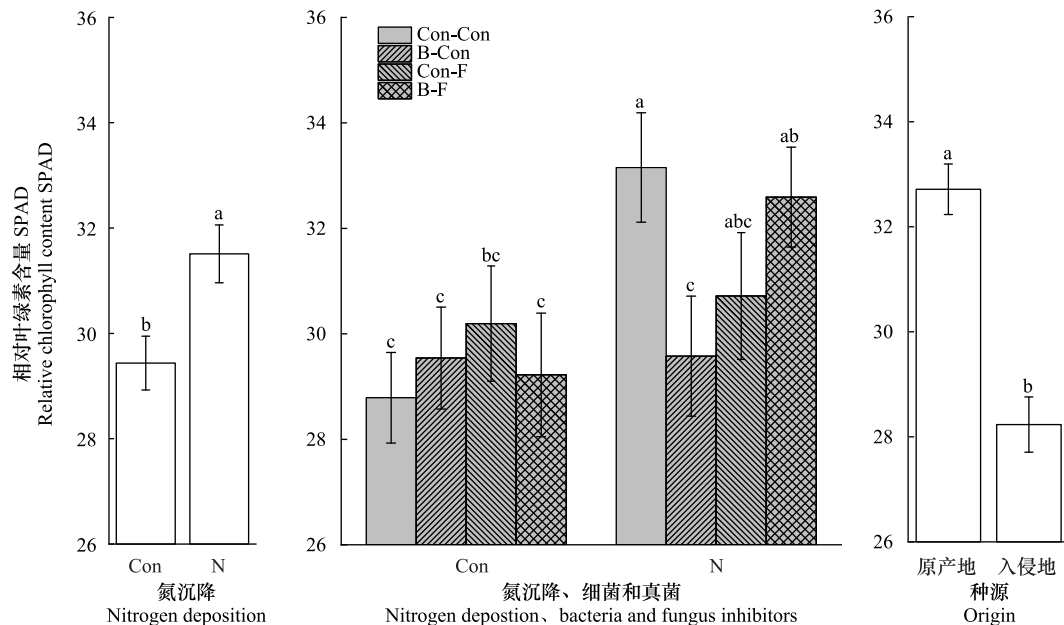


图1 氮沉降、氮沉降、细菌和真菌抑制剂、种源对乌桕相对叶绿素含量 (SPAD) 的影响 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.1 The dependence of relative chlorophyll content (SPAD) (mean $\pm$ se) on nitrogen deposition, nitrogen, bacteria and fungus, *Triadaca sebifera* origin (mean $\pm$ se)

Con; 对照 Control; N; 氮沉降 Nitrogen deposition; B; 细菌抑制剂 Bacteria inhibitors; F; 真菌抑制剂 Fungus inhibitors; Native, 原产地; Invasive, 入侵地; 相同小写字母表示没有显著差异 ( $P>0.05$ )

件下, 原产地与入侵乌桕相比对  $I_k$  具有显著正效应 (+4.75%)。在真菌抑制剂条件下, 入侵乌桕相比原产地乌桕对  $I_k$  具有显著负效应 (-26.14%); 在氮沉降与真菌抑制剂的交互作用下, 原产地与入侵乌桕相比  $I_k$  没有显著差异 (图 4, 表 2)。

在  $\alpha$  方面, 主要受不同乌桕种群, 氮沉降, 细菌抑制剂和种源的交互作用, 氮沉降与细菌抑制剂的交互作用, 细菌和真菌抑制剂的交互作用, 氮沉降、细菌和真菌抑制剂和种源交互作用的影响 (图 5, 表 2)。细菌和真菌抑制剂的交互作用对原产地乌桕具有显著负效应。氮沉降与细菌抑制剂的交互作用对原产地乌桕具有显著负效应。细菌抑制剂对入侵乌桕具有显著正效应。

在  $ETR_{max}$  方面, 主要受不同乌桕种群, 氮沉降、细菌和真菌抑制剂的交互作用, 种源、氮沉降和细菌与真菌抑制剂交互作用的影响 (图 6, 表 2)。氮沉降对原产地乌桕具有显著正效应。真菌抑制剂对入侵地乌桕具有显著负效应。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 氮沉降对乌桕叶绿素荧光特征的影响

氮沉降对乌桕叶片 NPQ、 $I_k$ 、 $\alpha$ 、 $ETR_{max}$  和 SPAD 都具有显著正效应 (表 2)。赵犇等<sup>[36]</sup>通过人为施氮可增加小麦叶片 SPAD, 张盼盼等<sup>[37]</sup>通过施氮可增加糜子叶片 SPAD, 郑翔等<sup>[9]</sup>通过施氮也增加乌桕叶片 SPAD, 均与本实验结果一致, 这说明随着氮源的不断输入, 促进叶片叶绿素含量上升, 使得乌桕叶片 SPAD 值不断升高。氮沉降可以显著增加乌桕叶片 NPQ、 $I_k$ 、 $\alpha$  和  $ETR_{max}$ , 这可能是氮源的输入, 为植物叶器官合成抗胁迫物质提供了大量的氮元素有关, 增强对光的保护力, 强光的耐受力, 促进光能转化率和潜在最大相对电子传递速率。氮沉降对乌桕  $Y(II)$  没有显著差异, 鲍海泳等<sup>[21]</sup>对入侵植物薇甘菊的研究表明, 氮沉降对  $Y(II)$  无显著差异, 与本实验结果相吻合。但是张绪成等<sup>[38]</sup>通过开顶式气室盆栽培养小麦实验发现施加氮肥能显著增加小麦叶片  $Y(II)$ 。因此, 氮沉降对植物  $Y(II)$  的影响可能与供试植物的归化程度和土壤氮水平的共同作用有关。

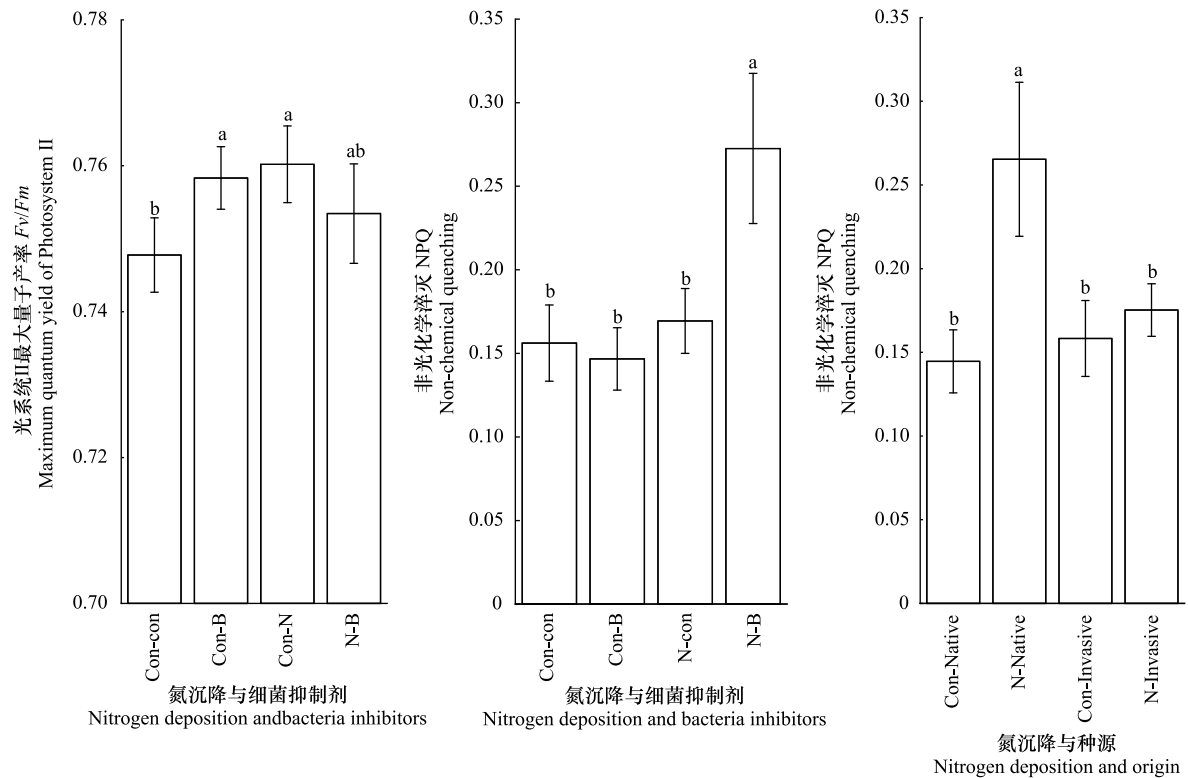


图2 不同处理对乌柏光系统 II 最大量子产率 ( $F_v/F_m$ ), 和非光化学淬灭 NPQ 的影响 (平均值±标准误)

Fig.2 Effect of different treatments on  $F_v/F_m$  and NPQ of *Triadica sebifera* (mean±se)

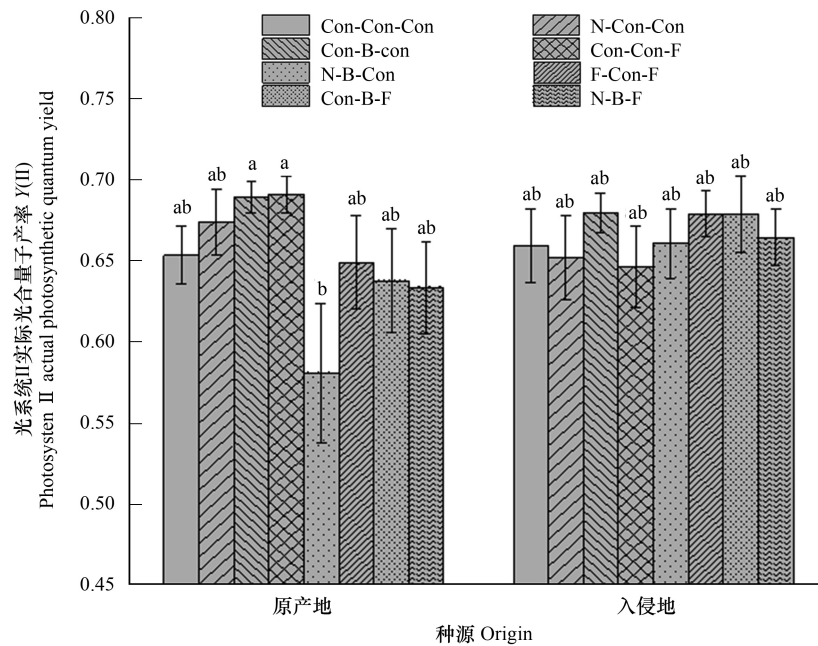


图3 不同处理对乌柏光系统 II 实际光合量子产率  $Y(II)$  的影响 (平均值±标准误)

Fig.3 Effect of different treatments on  $Y(II)$  of *Triadica sebifera* (mean±se)

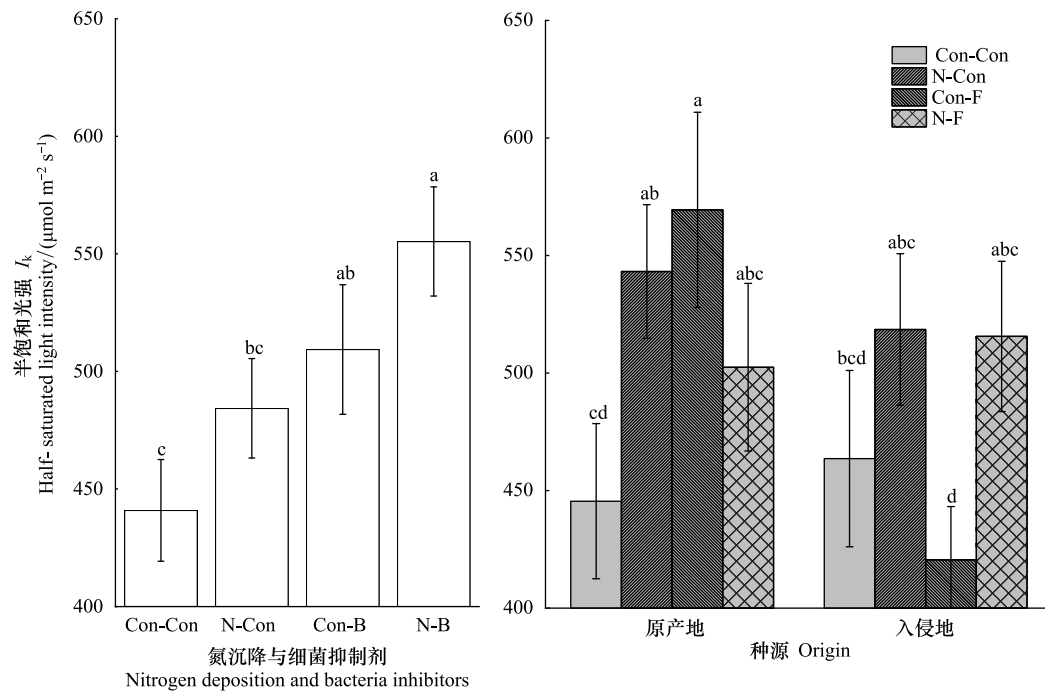


图4 不同处理对乌桕强光耐受力 ( $I_k$ ) 的影响 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.4 Effect of different treatments on  $I_k$  of *Triadica sebifera* (mean $\pm$ se)

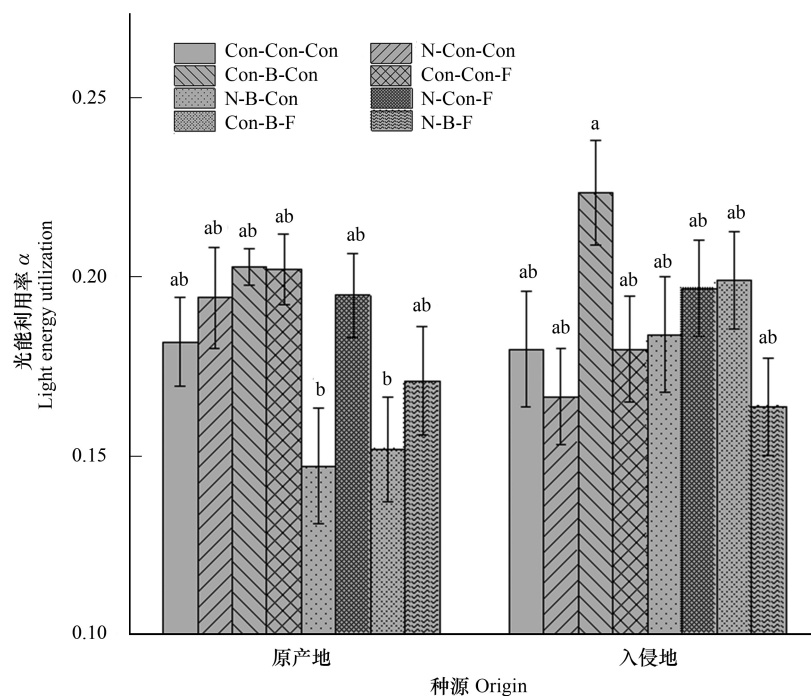


图5 不同处理对乌桕光能利用率 ( $\alpha$ ) 的影响 (平均值 $\pm$ 标准误)

Fig.5 Effect of different treatments on ( $\alpha$ ) of *Triadica sebifera* (mean $\pm$ se)

### 3.2 氮沉降与细菌抑制剂之间具有显著交互作用

与氮沉降相比,氮沉降与细菌抑制共同条件下,对 NPQ 和  $I_k$  都具有正效应,对  $\alpha$ 、SPAD 具有负效应。



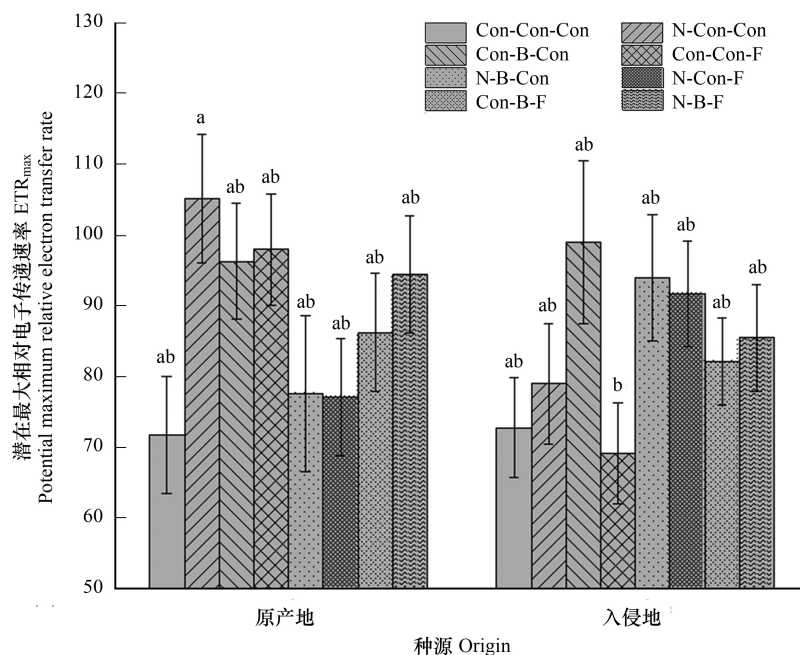


图6 不同处理对乌柏潜在最大相对电子传递速率  $ETR_{max}$  的影响 (平均值 $\pm$ 标准误差)

Fig.6 Effect of different treatments on  $ETR_{max}$  of *Triadica sebifera* (mean $\pm$ se)

Yang 等<sup>[13]</sup>通过盆栽乌柏实验研究表明,施肥处理和土壤灭菌处理在总生物量、生长速率和根茎比方面存在显著的交互作用,说明氮沉降和土壤灭菌处理之间存在一定的显著交互作用,这可能是随着氮源的输入,土壤中氨氧化细菌和氨氧化古菌的丰度发生了改变,引起土壤微生物群落结构发生改变<sup>[39-42]</sup>。在本实验中,细菌抑制剂链霉素具有内部保护、外部治疗和快速补充营养的功效,可抑制病菌细胞膜的形成,减缓氮源在植株中的活动,快速杀菌、快速补充营养、可在植株表面形成均匀细致的保护膜、治疗膜和营养膜,故对植株起一定的保护作用。因此在 NPQ 和  $I_k$  方面,氮沉降与细菌抑制剂会产生协同效应,促进对光的保护力和对强光的耐受能力。在  $\alpha$  和 SPAD 方面,细菌抑制剂缓解氮沉降对光能的利用率和乌柏叶片相对叶绿素含量的影响。

### 3.3 不同乌柏种源与细菌抑制剂之间的具有显著交互作用

细菌抑制剂与不同乌柏种源在  $Y(II)$  方面具有显著交互作用。郑翔等<sup>[9]</sup>和 Deng 等<sup>[24]</sup>研究入侵乌柏相比于原产地具有较高的  $Y(II)$ 。细菌抑制剂对入侵乌柏光能利用率( $\alpha$ )具有显著正效应。有相关研究结果表明入侵乌柏种群具有“地上优先”的分配策略和高耐性、低抗性的进化选择<sup>[28,31,43]</sup>,与原产地乌柏种群相比具有较高的比叶面积、氮吸收速率和相对生长速率等特征<sup>[18,26]</sup>。邓邦良等<sup>[28]</sup>通过盆栽乌柏实验表明原产地乌柏相比于入侵乌柏更加依赖于原产地土壤有益微生物,入侵乌柏在一定程度上却摆脱了对原产地土壤有益微生物的依赖。因而,这可能是入侵地乌柏和细菌抑制剂具有协同作用,弱化了入侵地乌柏在  $Y(II)$  和  $\alpha$  方面对原产地土壤微生物的依赖性。这表明在细菌抑制剂作用下,由于入侵乌柏相比原产地乌柏具有较好的生长优势,植株叶片能接收更多的光能、热能和具有更好的选择土壤有益微生物的协同互惠能力,增强入侵潜力,增强入侵乌柏叶片实际光能转化率和光能利用率。细菌抑制剂对原产地的功效弱于对入侵乌柏叶片的功效。研究结果与生物抗性假说一致,细菌抑制剂能缓解原产地乌柏光能利用率和光能转化率,这可能与相关基因诱导有关<sup>[44]</sup>。

### 3.4 氮沉降和真菌抑制剂与种源之间的交互作用

郑翔等<sup>[9]</sup>通过盆栽乌柏实验研究入侵乌柏相比与原产地乌柏具有较低的 SPAD,与本实验结果相吻合,这可能与乌柏不同种源自身基因诱导有关。氮沉降与原产地乌柏种源和入侵地乌柏种源相比,在 NPQ 方面

具有显著正效应,这可能与不同乌柏种源抵御氮元素的能力有关,从而氮沉降能增强原产地乌柏对光的保护能力。真菌抑制剂对原产地乌柏强光的耐受力具有显著正效应,对入侵乌柏强光耐受力具有显著负效应。真菌抑制剂对原产地乌柏  $I_k$  具有促进作用,入侵乌柏相比原产地更加会依赖于土壤有益微生物。增强了入侵乌柏在  $I_k$  方面对原产地土壤微生物的依赖性。入侵乌柏在入侵地会有选择性的增强和弱化与某些有益微生物的协同互惠能力,因此具有较强的入侵能力<sup>[28]</sup>。真菌抑制剂使原产地乌柏具有较强的耐受能力,可能与不同乌柏种源对真菌抑制剂的抵御和修复能力各异有关,也可能与乌柏不同种源自身基因诱导有关,真菌抑制剂能缓解入侵乌柏对强光的耐受力<sup>[44-45]</sup>。

**致谢:**美国莱斯大学 Evan Siemann 教授、河南大学丁建清教授、田宝良博士提供不同种群乌柏种子,特此致谢。

#### 参考文献 (References):

- [1] 陈宝明, 彭少麟, 吴秀平, 王鹏龙, 马建霞. 近 20 年外来生物入侵危害与风险评估文献计量分析. 生态学报, 2016, 36(20): 6677-6685.
- [2] 类延宝, 肖海峰, 冯玉龙. 外来植物入侵对生物多样性的影响及本地生物的进化响应. 生物多样性, 2010, 18(6): 622-630.
- [3] 刘建, 李钧敏, 余华, 何维明, 于飞海, 桑卫国, 刘国方, 董鸣. 植物功能性状与外来植物入侵. 生物多样性, 2010, 18(6): 569-576.
- [4] 王敏, 上官铁梁. 生物入侵对遗传多样性的影响. 农业环境科学学报, 2006, 25(S2): 839-843.
- [5] 袁琳, 张利权, 古志钦. 入侵植物互花米草 (*Spartina alterniflora*) 叶绿素荧光对淹水胁迫的响应. 环境科学学报, 2010, 30(4): 882-889.
- [6] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(4): 164-170.
- [7] 王俊峰, 冯玉龙, 李志. 飞机草和兰花菊三七光合作用对生长光强的适应. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(6): 542-548.
- [8] 徐晓迪, 陈永滨, 罗梅秀, 刘丹, 陈世品, 冯丽贞. 闽楠不同季节光合特性日进程变化研究. 江西农业大学学报, 2017, 39(5): 913-920.
- [9] 郑翔, 江亮波, 邓邦良, 刘倩, 刘喜帅, 郑利亚, 郭晓敏, 刘苑秋, 张令. UV-B 辐射增强和氮沉降对不同种源地乌柏叶绿素荧光参数的影响. 浙江农业学报, 2018, 30(2): 248-254.
- [10] 付伟, 王宁, 庞芳, 黄玉龙, 吴俊, 祁珊珊, 戴志聪, 杜道林. 土壤微生物与植物入侵: 研究现状与展望. 生物多样性, 2017, 25(12): 1295-1302.
- [11] Reinhart K O, Callaway R M. Soil biota and invasive plants. New Phytologist, 2006, 170(3): 445-457.
- [12] van der Putten W H, Klironomos J N, Wardle D A. Microbial ecology of biological invasions. The ISME Journal, 2007, 1(1): 28-37.
- [13] Yang Q, Li B, Siemann E. The effects of fertilization on plant-soil interactions and salinity tolerance of invasive *Triadica sebifera*. Plant and Soil, 2015, 394(1/2): 99-107.
- [14] 钟敏, 张文标, 邹梁峰, 黄清, 陈璐, 黄春辉, 陶俊杰, 徐小彪. 高温下猕猴桃光合作用和叶绿素荧光特性的日变化. 江西农业大学学报, 2018, 40(3): 472-478.
- [15] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用. 浙江农业学报, 2006, 18(1): 51-55.
- [16] 温婷, 陈周琴, 张露, 易敏, 李燕山, 杨亮. 叶绿素荧光特性对龙脑樟配方肥的响应. 江西农业大学学报, 2018, 40(5): 1012-1020.
- [17] Kanakidou M, Myriokefalitakis S, Daskalakis N, Fanourgakis G, Nenes A, Baker A R, Tsigaridis K, Mihalopoulos N. Past, present, and future atmospheric nitrogen deposition. Journal of the Atmospheric Sciences, 2016, 73(5): 2039-2047.
- [18] Zou J W, Rogers W E, Siemann E. Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. Functional Ecology, 2007, 21(4): 721-730.
- [19] 陈彤, 刘文莉, 张崇邦, 王江. 加拿大一枝黄花入侵对本土植物群落动态的影响及其机制. 植物生态学报, 2012, 36(3): 253-261.
- [20] 孙群, 梁宗锁, 王渭玲, 李学俊, 张福锁. 氮对水分亏缺下玉米幼苗膜脂过氧化及光合速率的影响. 西北农业学报, 2001, 10(1): 7-10.
- [21] 鲍海泳, 肖辉林, 陈红跃, 曾晓舵, 黄美艳, 冯乙晴, 钟泳林. 模拟氮沉降对入侵植物薇甘菊叶绿素荧光参数的影响. 生态环境学报, 2013, 22(12): 1867-1871.
- [22] 薛青武, 陈培元. 土壤干旱条件下氮素营养对小麦水分状况和光合作用的影响. 植物生理学报, 1990, 16(1): 49-56.
- [23] 黄长兵, 房伟民, 杨勇, 陈峰, 徐瑶. 不同水平和形态氮素供应对盆栽小菊外观品质和光合特性的影响. 浙江农业学报, 2010, 22(1): 45-50.
- [24] Deng B L, Liu X S, Zheng L Y, Liu Q, Guo X M, Zhang L. Effects of nitrogen deposition and UV-B radiation on seedling performance of Chinese tallow tree (*Triadica sebifera*): a photosynthesis perspective. Forest Ecology and Management, 2019, 433: 453-458.
- [25] Zhang L, Zou J W, Siemann E. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition accelerate litter decomposition cycles of invasive tree

- (*Triadica sebifera*). Forest Ecology and Management, 2017, 385: 189-197.
- [26] Zhang L, Zhang Y J, Wang H, Zou J W, Siemann E. Chinese tallow trees (*Triadica sebifera*) from the invasive range outperform those from the native range with an active soil community or phosphorus fertilization. PLoS One, 2013, 8(9): e74233.
- [27] Huang W, Carrillo J, Ding J Q, Siemann E. Interactive effects of herbivory and competition intensity determine invasive plant performance. Oecologia, 2012, 170(2): 373-382.
- [28] 邓邦良, 刘倩, 刘喜帅, 郑利亚, 江亮波, 郭晓敏, 刘苑秋, 张令. UV-B 辐射增强和氮沉降对入侵植物乌柏生长的影响. 植物生态学报, 2017, 41(4): 471-479.
- [29] 吴昊, 丁建清. 入侵生态学最新研究动态. 科学通报, 2014, 59(6): 438-448.
- [30] 张令, 王泓, 陈楠楠, 邹建文. 土壤微生物对不同种源乌柏生长的影响. 生物安全学报, 2012, 21(1): 41-45.
- [31] Wang H, Ma X C, Zhang L, Siemann E, Zou J W. UV-B has larger negative impacts on invasive populations of *Triadica sebifera* but ozone impacts do not vary. Journal of Plant Ecology, 2016, 9(1): 61-68.
- [32] 黄莹, 李雅颖, 姚槐应. 强酸性茶园土壤中添加不同肥料氮后  $N_2O$  释放量变化. 植物营养与肥料学报, 2013, 19(6): 1533-1538.
- [33] Wang Y, Huang W, Siemann E, Zou J W, Wheeler G S, Carrillo J, Ding J Q. Lower resistance and higher tolerance of invasive host plants: biocontrol agents reach high densities but exert weak control. Ecological Applications, 2011, 21(3): 729-738.
- [34] Nijjer S, Rogers W E, Lee C T A, Siemann E. The effects of soil biota and fertilization on the success of *Sapium sebiferum*. Applied Soil Ecology, 2008, 38(1): 1-11.
- [35] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity. Aquatic Botany, 2005, 82(3): 222-237.
- [36] 赵犇, 姚霞, 田永超, 刘小军, 曹卫星, 朱艳. 基于上部叶片 SPAD 值估算小麦氮营养指数. 生态学报, 2013, 33(3): 916-924.
- [37] 张盼盼, 周瑜, 宋慧, 乔治军, 王海岗, 郑殿峰, 冯佰利. 不同肥力水平下糜子生长状况及农田小气候特征比较. 应用生态学报, 2015, 26(2): 473-480.
- [38] 张绪成, 于显枫, 马一凡. 施氮和大气  $CO_2$  浓度升高对小麦旗叶光合电子传递和分配的影响. 应用生态学报, 2011, 22(3): 673-680.
- [39] 吕玉, 周龙, 龙光强, 汤利. 不同氮水平下间作对玉米土壤硝化势和氨氧化微生物数量的影响. 环境科学, 2016, 37(8): 3229-3236.
- [40] 李晶, 刘玉荣, 贺纪正, 郑袁明. 土壤微生物对环境胁迫的响应机制. 环境科学学报, 2013, 33(4): 959-967.
- [41] 祁小旭, 张思宇, 林峰, 张玲玲, 杨殿林, 皇甫超河, 王慧. 黄顶菊对不同入侵地植物群落及土壤微生物群落的影响. 生态学报, 2019, 39(22): 8472-8482.
- [42] 祁小旭, 王红岩, 林峰, 张思宇, 王慧, 皇甫超河, 杨殿林. 黄顶菊对入侵地群落动态及植物生长生理特征的影响. 生态学报, 2019, 39(12): 4463-4477.
- [43] Zou J W, Siemann E, Rogers W E, DeWalt S J. Decreased resistance and increased tolerance to native herbivores of the invasive plant *Sapium sebiferum*. Ecography, 2008, 31(5): 663-671.
- [44] Beaury E M, Finn J T, Corbin J D, Barr V, Bradley B A. Biotic resistance to invasion is ubiquitous across ecosystems of the United States. Ecology Letters, 2020, 23(3): 476-482.
- [45] Blackburn T M, Pyšek P, Bacher S, Carlton J T, Duncan R P, Jarošík V, Wilson J R U, Richardson D M. A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(7): 333-339.