

DOI: 10.20103/j.stxb.202403180557

彭正东, 甘玉婷, 甘婉怡, 杨健雄, 江燕东, 黄柳菁, 许婷, 王秋雪. 白花鬼针草在入侵过程中的叶功能性状变化特点及其与环境因子的关系. 生态学报, 2024, 44(21): 9862-9873.

Peng Z D, Gan Y T, Gan W Y, Yang J X, Jiang Y D, Huang L J, Xu T, Wang Q X. Changes of leaf functional traits and their relationship with environmental factors during the invasion of *Bidens alba*. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(21): 9862-9873.

白花鬼针草在入侵过程中的叶功能性状变化特点及其与环境因子的关系

彭正东¹, 甘玉婷², 甘婉怡¹, 杨健雄¹, 江燕东¹, 黄柳菁^{1,*}, 许婷¹, 王秋雪¹

¹ 福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002

² 福建生态工程职业技术学校, 福州 350008

摘要: 叶片是植物获取资源的重要器官, 探究叶功能性状之间相关性的变化规律以及对环境因子的响应, 有利于理解生物的入侵机制。以城市植物群落中 3 种入侵程度(轻度入侵、中度入侵、重度入侵)的白花鬼针草(*Bidens alba*)为研究对象, 测定了其 14 个叶功能性状与 5 个环境因子(光强、大气湿度、土壤理化性质)。运用单因素方差分析、相关性分析、冗余分析等方法分析其在入侵过程中资源分配格局、吸收利用策略。结果表明: (1) 随着入侵程度加重, 其叶片宽度、叶面积、叶干重、叶干物质含量、叶全磷含量显著升高; 比叶面积、叶全氮含量在中度入侵下最高; 叶厚度、叶体积、叶鲜重在中度入侵下最低。(2) 叶性状之间联系密切。轻度入侵下, 叶长与叶宽、叶面积之间, 叶鲜重与叶干重存在显著相关性。中度入侵下, 叶全氮含量与叶全磷含量存在显著相关性。重度入侵下, 比叶面积与叶干重、叶干物质含量、叶组织密度存在显著相关性。(3) 冗余分析表明光照、土壤湿度是影响白花鬼针草入侵的主要因素。在其逐渐入侵的过程中, 光照增强、土壤湿度减少促使其叶干物质含量、叶厚度、叶组织密度、叶全碳含量增加, 比叶面积降低。白花鬼针草的适应策略从入侵早期的资源获取型转变成入侵后期的资源保守型。综上, 在外界条件压力逐渐增加的情况下, 白花鬼针草在轻度入侵-中度入侵过程中倾向于采取获取型策略(低投入-高收益)。在中度入侵-重度入侵过程中, 其策略会转向资源保守型策略(高投入-低收益)。

关键词: 入侵植物; 功能性状; 入侵程度; 适应策略; 资源分配

Changes of leaf functional traits and their relationship with environmental factors during the invasion of *Bidens alba*

PENG Zhengdong¹, GAN Yuting², GAN Wanyi¹, YANG Jianxiong¹, JIANG Yandong¹, HUANG Liujing^{1,*}, XU Ting¹, WANG Qiuxue¹

¹ College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

² Fujian Ecological Engineering Vocational School, Fuzhou 350008, China

Abstract: For plants, their leaf is an important organ to obtain resources. It is conducive to understanding the biological invasion mechanism by exploring the relationship among leaf functional traits and responses to environmental factors. In this study, we focused on *Bidens alba*, a species with three levels of invasion (mild, moderate, and severe) in urban plant communities and measured its 14 leaf functional traits and 5 environmental factors (light intensity, atmospheric humidity, and soil physical and chemical properties). Additionally, we analyzed the resource allocation pattern, absorption and utilization strategy in the process of invasion by one-way ANOVA, correlation analysis, redundancy analysis and other

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32071578); 福建省自然科学基金面上项目(2021J01133)

收稿日期: 2024-03-18; **网络出版日期:** 2024-08-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huanglj@fafu.edu.cn

methods. The results showed that: (1) As the degree of invasion increased, several leaf traits also changed significantly. Specifically, leaf width, leaf area, leaf dry weight, leaf dry matter content and leaf total phosphorus content increased significantly with the increase of invasion degree. There were the highest specific leaf area and leaf total nitrogen content under moderate invasion. There were the lowest leaf thickness, leaf volume and fresh weight under moderate invasion. (2) There was close relationship among leaf functional traits. In mild invasion degree, the leaf length was observably correlated with leaf width and leaf area. Leaf fresh weight was observably correlated with leaf dry weight. There was significant correlation between leaf total nitrogen content and leaf total phosphorus content under moderate invasion. The specific leaf area was significantly correlated with leaf dry weight, leaf dry matter content, and leaf tissue density under severe invasion. (3) Redundancy analysis showed that light intensity and soil humidity were the main factors affecting the invasion of *Bidens alba*. In the process of invasion, the increase of light intensity and the decrease of soil humidity caused the increase of leaf dry matter content, leaf thickness, leaf tissue density and leaf total carbon, and the decrease of leaf area. These changes suggested a shift in the adaptation strategy of *Bidens alba* from resource acquisition in the early stages of invasion to resource conservation in the later stages. To sum up, under the increasing pressure of external conditions, *Bidens alba* tended to adopt different strategies at various stages of invasion. In the process of mild invasions to moderate invasions, *Bidens alba* tended to adopt acquisition strategy (low input-high return). But as the invasion progressed from moderate to severe, its strategy shifted to resource conservation (high input-low return).

Key Words: invasive plant; functional traits; invasion degree; adaptation strategy; resource allocation

外来物种在被引入新环境后会迅速繁殖并建立自己的种群,并且凭借其强大的适应能力和化感作用^[1]迅速在竞争中获得优势地位,导致严重的生态灾难,损害原有生物多样性,影响生态系统的平衡。入侵植物因其自身的入侵特性以及不同的入侵环境而表现出不同入侵情况,因此,研究入侵植物的资源利用方式及对环境的适应策略有助于理解植物的入侵机制。

不同入侵植物在入侵过程中的具体表现不一致。如,小蓬草(*Conyza canadensis*)株高会随入侵程度增加而增加,并在与本地物种的竞争中逐渐占据优势地位^[2-3];紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)与飞机草(*Chromolaena odorata*)在共同入侵本地植物群落时,叶片氮磷含量均随入侵程度增大而升高^[3];鬼针草(*Bidens pilosa*)和南美蟛蜞菊(*Sphagneticola trilobata*)二者不同程度的单独入侵及共同入侵会显著提高了群落加权平均株高^[4]。入侵植物的以上表现能从一定程度上解释其适应策略。研究入侵植物在入侵过程中功能性状及其对环境的适应策略可以为外来入侵种的早期预测、及时防治与潜在危害的风险评估提供依据。植物功能性状是植物体生命周期中获取、利用和保留资源等一系列活动的关键属性,它可以通过单独或者协同作用使植物生长策略对环境变化做出响应,还可以反映生态系统功能和过程的变化^[5]。在植物功能性状中,叶片是植物地上部分获取资源的主要器官^[6],在陆地生态系统中起着至关重要的作用^[7]。相关研究表明,入侵植物可以通过多种途径来实现入侵,如向环境释放出特定的代谢产物,干扰或者杀死群落中的其他植物(化感作用)、在进入新环境时,入侵植物会通过调节其功能性状而快速定殖(表型可塑性)等,其中,增强表型可塑性是植物入侵最重要的方法之一^[8]。Kavita等^[9]研究发现,紫茎泽兰在没有经历适应性进化的情况下能通过改变其叶片性状和繁殖性状成功地跨越海拔梯度定殖;Zhang等^[10]发现喜旱莲子草的资源配置的表型可塑性可能有利于其入侵异质生境。

白花鬼针草(*Bidens alba*),菊科鬼针草属一年生直立草本植物,是一种极具侵略性的入侵植物,具有极强的生态适应性和表型可塑性,并且能够改变土壤微生物群落的活动、生物量和结构^[11]。目前,国内外学者对白花鬼针草的研究主要集中于基因组学^[12]、对细菌群落的影响^[13-14]、化感作用^[15-16]等方面,然而,植物功能性状与植物入侵密切相关,是植物与环境之间重要的联系纽带,但目前对白花鬼针草在入侵过程中的功能性状变化规律的研究是亟需解决的关键科学问题。本研究以福州市市区白花鬼针草群落为研究地,通过测定

3 种入侵程度的鬼针草的叶功能性状进而揭示(1)从轻度入侵到重度入侵的过程中,白花鬼针草功能性状之间相关性的变化情况(2)白花鬼针草在入侵的过程中,叶功能性状如何体现植物资源获取策略或环境适应策略。旨在发掘随入侵程度增加,白花鬼针草入侵过程中对环境的适应策略以及资源的分配格局,以期为福州市白花鬼针草的入侵防治提供思路。

1 研究方法

1.1 研究区选取

福州地处我国东南沿海闽江入海口(118°24′—120°30′ E,25°16′—26°39′ N),冬短夏长,属于亚热带海洋性季风气候,雨量充沛,四季常青,冬短夏长。全市常年均温 20.5℃,年均降雨量 1442.1 mm,夏季常出现极端高温与降雨^[17]。土壤类型多为红壤土和水稻土,偏酸性,较高山地分布有松软肥沃的山地草甸土^[18]。福州市自然植被类型丰富,针叶林显著多于阔叶林,针叶林以马尾松和杉木为主,阔叶林以壳斗科为主。

在对福州市城区半自然群落中白花鬼针草入侵地的大量踏查的基础上,运用空间代替时间的方法^[19]。选择起源、物种组成、立地条件相似,靠自发定植生长以及能自行演替的白花鬼针草群落为研究区域,于 2021 年 4—6 月进行群落调查及室内测定。参考关于入侵程度划分的研究(表 1),并结合朱金方^[20]、Wang^[21]用入侵植物盖度代替入侵程度的方法和实际调查情况,选取白花鬼针草盖度≤40%、40%—70%、≥70%的区域分别作为白花鬼针草轻度(Ⅰ)、中度(Ⅱ)和重度(Ⅲ)入侵地。在每种入侵程度中设置 2 个 10 m×10 m 样地,在每个样地中设置 3 个 1 m×1 m 的样方,每个样方距离 2 m 以上,共 18 个样方。样地详细区位信息见图 1,表 2 所示。

表 1 关于入侵程度划分的研究
Table 1 Part of the study on the invasion level

研究对象 Study object	划分依据 Evidence of division	参考文献 References
飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>	轻度入侵:10%≤盖度<30%; 中度入侵:30%≤盖度<50%; 重度入侵:盖度≥50%	[20]
加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	轻度入侵:盖度<35%; 中度入侵:35%≤盖度≤75%; 重度入侵:盖度≥75%	[21]
南美蟛蜞菊 <i>Sphagneticola trilobata</i>	轻度入侵:盖度≤25%; 中度入侵:26%≤盖度<50%; 过度入侵:51%≤盖度≤75%; 重度入侵:76%≤盖度<100%	[22]
小蓬草 <i>Conyza canadensis</i> 加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	轻度入侵:盖度<35%; 中度入侵:35%≤盖度≤75%; 重度入侵:盖度≥75%	[23]

1.2 样品采集和分析

参照方精云^[24]等的植物群落清查的方法和技术规范开展群落调查工作。在前期勘探的基础上使用便携式全球定位系统(GPS)设备计录每个样地的地理位置,并记录草本的种类、数量、高度、盖度。样品采集时间为 2021 年 4 月 2 日—2021 年 4 月 28 日,每个草本样方内分别选择 5 株生长良好、株高相近的成熟植株,并采集其生长均匀、完全展开、无病虫害和损伤的 15—20 片成熟叶。将采集的样品放入自封袋内分别进行编号后,喷洒自来水,并放入装有冰袋的保温箱中带回实验室测定各项指标。

1.3 样品测定与相关指标计算

本研究测定入侵过程中白花鬼针草的 14 个功能性状指标(表 3)。采用 EPSON 叶面积扫描仪扫描叶片,并使用 Imagej 图像分析软件进行形态特征分析得出叶长、叶宽、叶面积指标,并计算叶长宽比;利用 0.01 mm

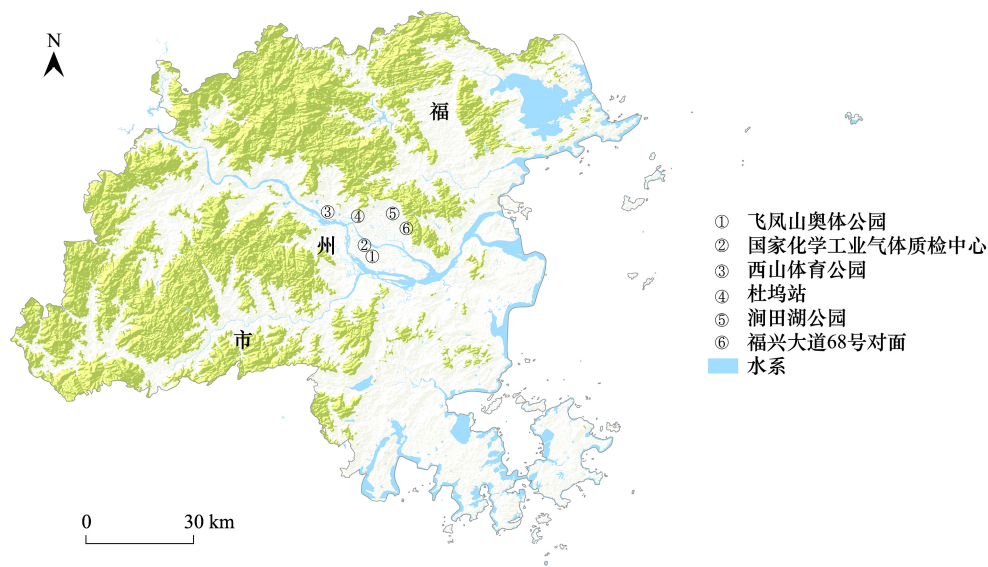


图 1 研究区图
Fig.1 Sketch map of study area

表 2 样地概况表
Table 2 General situation table of sample site

编号 Number	地点 Site	地理位置 Geographical location	入侵程度 Invasive degree	入侵种单种盖度 Coverage of invasive species/%	生境内主要物种 Main species in habitat	样地具体情况 The specific situation of the sample site
1	飞凤山奥体公园	119°16'59"E、 26°01'27"N	轻度	36.66	藿香蓿 <i>Ageratum conyzoides</i> 、酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i> 、狗尾草 <i>Setaria viridis</i> 、芦苇 <i>Phragmites australis</i> 、一点红 <i>Emilia sonchifolia</i> 、乌荑莓 <i>Causonis japonica</i>	海拔 20m, 位于河流西侧和道路北侧, 有一定的人为干扰。
2	国家化学工业气体质检中心	119°15'49"E、 26°03'10"N	轻度	16.66	莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i> 、通奶草 <i>Euphorbia hypericifolia</i> 、少花龙葵 <i>Solanum americanum</i> 、小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i> 、狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	海拔 7.3m, 位于城市绿地中, 四周均是道路。样地内部无人为干扰。
3	西山体育公园	119°10'40"E、 26°08'14"N	中度	66.00	牛膝菊 <i>Galinsoga parviflora</i> 、莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i> 、藿香蓿 <i>Ageratum conyzoides</i> 、酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	海拔 9.7m, 位于山体下部, 距山体公路近, 有轻微的人为干扰。
4	杜坞站	119°14'50"E、 26°07'29"N	中度	57.60	鸭跖草 <i>Commelina communis</i> 、小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i> 、牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	海拔 18.1m, 位于山体下部, 距离山体公路近, 有一定的人为干扰。
5	涧田湖公园	119°20'05"E、 26°07'54"N	重度	85.32	通奶草 <i>Euphorbia hypericifolia</i> 、狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	海拔 14.9m, 四周均是建筑, 距离公路近。有较重的人为干扰。
6	福兴大道 68 号对面	119°22'08"E、 26°05'40"N	重度	72.00	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	海拔 3.6m, 周边环境良好, 距离公路近。有轻微的人为干扰。

精度的游标卡尺,避开叶脉,测量上、中、下 3 个位置的叶厚度取平均值,计算叶体积;使用精度为 0.0001 g 的电子天平称量叶片鲜重;将叶片放入 80℃烘箱内烘 48 h 至恒重后称重得到叶片干重,计算比叶面积、叶干物质含量、叶组织密度。经烘干后的植物叶片再研磨、过筛(0.149 mm),置于自封袋中密封保存,进行化学计量的测定,具体方法如下,叶全碳含量、叶全氮含量的测定:采用碳氮元素分析仪测定(德国 elementar vario Macro cube 元素分析仪);叶全磷含量的测定:采用钼锑抗比色法测定^[25]。

1.4 环境因子的测定

在 2021 年 4 月的晴朗天气中,选取三个时间段进行数据测量,分别为 9:00—10:00、13:00—14:00 和 16:00—17:00,这些测量操作在每个样方中心独立进行 3 次。具体的测量方法如下。

1.4.1 光照强度测定

在每一个样方中心 1.5 m 高处,均匀选取 3 个点进行测量。用照度计(台湾泰仕 TES-1335)测定每个点的光照强度,取平均值。

1.4.2 群落温湿度测定

(1) 大气温湿度测定

使用空气温湿度计(CEM 华盛昌 DT-8892)测定每个点的大气温度和湿度,取平均值。

(2) 土壤温湿度测定

在每一个样方中心均匀选取 3 个测定点,用土壤温湿度计(科顺达 TR-6D)插入土壤 20 cm 深处,测定土内的温度和湿度。测量时注意探头外加护套,防止土壤堵住护套影响检测结果的准确性。

1.4.3 土壤全碳、全氮、全磷含量测定

在每个样方内去除土壤表层的腐殖质,使用土钻在每个样方内随机选取 5 个直径为 5 cm,深度为 20 cm 的土样,将 5 个点的土壤均匀混合,装入带编号的自封袋内带回实验室。土样自然风干后除去杂质,再用研钵粉碎并过筛(0.149 mm),后进行化学性质测定。具体方法如下,土壤全碳含量、全氮含量的测定:采用碳氮元素分析仪测定(德国 elementar vario Macro cube 元素分析仪);土壤全磷含量的测定:采用钼锑抗比色法测定^[25]。

1.5 数据处理与分析

运用 Excel 2019 软件进行数据的初步整理,并用 SPSS 25 软件对数据进行方差齐性检验,发现三组数据显著性均 >0.05 ,认为三组方差相同,满足双尾检验的单因素方差分析(one-way ANOVA)的前提条件,并采用 Duncan 法进行多重比较,比较分析 3 种入侵程度的叶功能性状差异和变异程度。运用 Origin 2021 分析叶功能性状之间的相关性。使用 Canoco 5 对叶功能性状进行去趋势对应分析(DCA),结果表明,第一排序轴为 $0.29<3$,故选择冗余分析(RDA)分析叶功能性状与环境因子的关系。

2 结果分析

2.1 入侵过程中白花鬼针草叶功能性状特征

从表 3 可知,白花鬼针草叶体积与叶鲜重随入侵程度的增加先减小后增加,叶干重与叶干物质含量随入侵程度的增加而增加,但显著差异存在于重度入侵与轻度入侵($P<0.05$)、中度入侵($P<0.05$)之间。叶宽与叶面积随入侵程度增加而增加,但显著差异只存在于轻度入侵与重度入侵之间($P<0.05$)。比叶面积与叶全氮含量随入侵程度增加呈现出先增加后减少的趋势。重度入侵下的比叶面积分别与轻度入侵($P<0.05$)、中度入侵($P<0.05$)下的比叶面积存在显著差异,但叶全氮含量的显著差异只存在于中度入侵与重度入侵之间($P<0.05$)。随入侵程度增加,叶厚先减小后增加,显著差异分别存在于重度入侵与轻度($P<0.05$)、中度($P<0.05$)之间。此外,叶全磷含量随入侵程度增加逐渐降低,显著差异只存在于轻度与重度之间($P<0.05$)。

2.2 白花鬼针草叶功能性状间的相关性分析

为探究每种入侵程度白花鬼针草的适应策略以及变化情况,本研究对每个入侵程度的白花鬼针草叶功能性状进行了相关性分析。图 2—4 结果显示,轻度入侵的白花鬼针草叶面积与叶宽、叶鲜重、叶干重、叶体积,叶体积与叶鲜重、叶干重之间,叶鲜重与叶干重之间,比叶面积与叶全碳之间存在极显著正相关性。叶长与面积、叶宽之间,叶宽与叶干重、叶体积之间存在显著正相关性。中度入侵的白花鬼针草叶鲜重与叶长、叶面积之间存在极显著正相关性。叶鲜重与叶干物质含量之间,叶体积与叶组织密度之间存在极显著负相关性。叶体积与叶长、叶宽之间,叶长宽比与叶组织密度之间,叶全氮与叶全磷之间存在显著正相关性。叶干物质含量

表 3 3 种入侵程度叶功能性状特征
Table 3 Leaf functional traits with 3 invasion degrees

序号 Serial number	叶功能性状 Leaf functional traits	入侵程度 Invasive degree		
		轻度入侵 Mild invasion	中度入侵 Moderate invasion	重度入侵 Severe invasion
1	叶长 LL/cm	6.67 ±1.65 a (0.247)	7.58 ±0.89 a (0.117)	8.14 ±0.93 a (0.114)
2	叶宽 LW/cm	5.82 ±1.39 b (0.238)	6.62 ±1.22 ab (0.184)	7.50 ±1.02 a (0.137)
3	叶长宽比 LL/LW	1.22 ±0.19 a (0.156)	1.21 ±0.21 a (0.177)	1.11 ±0.08 a (0.070)
4	叶面积 LA/cm ²	18.93 ±6.78 b (0.358)	24.06 ±4.77 ab (0.198)	28.47 ±7.02 a (0.247)
5	比叶面积 SLA/(g/cm ²)	358.86 ±34.26 a (0.095)	432.93 ±68.72 a (0.159)	257.19 ±100.24 b (0.390)
6	叶厚 LT/cm	0.15 ±0.02 a (0.130)	0.10 ±0.03 b (0.267)	0.14 ±0.02 a (0.153)
7	叶体积 LV/cm ³	2.81 ±1.06 b (0.375)	2.48 ±0.69 b (0.280)	4.04 ±0.87 a (0.216)
8	叶鲜重 LFW/g	0.37 ±0.14 b (0.393)	0.35 ±0.09 b (0.248)	0.52 ±0.13 a (0.248)
9	叶干重 LDW/g	0.05 ±0.02 b (0.392)	0.06 ±0.01 b (0.129)	0.14 ±0.09 a (0.645)
10	叶干物质含量 LDMC	0.15 ±0.01 b (0.078)	0.17 ±0.04 b (0.227)	0.25 ±0.11 a (0.444)
11	叶组织密度 LTD/(g/cm ³)	0.02 ±0.00 a (0.182)	0.03 ±0.01 a (0.252)	0.04 ±0.02 a (0.485)
12	叶全碳 LTC/%	42.91 ±2.88 a (0.067)	41.62 ±3.71 a (0.089)	44.83 ±1.74 a (0.039)
13	叶全氮 LTN/%	3.04 ±0.85 ab (0.280)	3.96 ±1.02 a (0.257)	2.47 ±0.62 b (0.251)
14	叶全磷 LTP/(mg/g)	7.22 ±2.32 a (0.321)	5.04 ±2.14 ab (0.426)	3.12 ±1.22 b (0.391)

LL:叶长 Leaf length; LW:叶宽 Leaf width; LA:叶面积 Leaf area; LL/LW:叶长宽比 The ratio of leaf length and leaf width; LT:叶厚 Leaf thickness; LFW:叶鲜重 Leaf fresh weight; LDW:叶干重 Leaf dry weight; LV:叶体积 Leaf volume; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; LTC:叶全碳含量 Leaf total carbon; LTN:叶全氮含量 Leaf total nitrogen; LTP:叶全磷含量 Leaf total phosphorus; LTD:叶组织密度 Leaf tissue density; 数据为均值±标准差 (Mean±SD) 括号内为变异系数 (CV%), 同行不同的小写字母表示不同入侵程度的叶性状具有显著差异 ($P<0.05$)

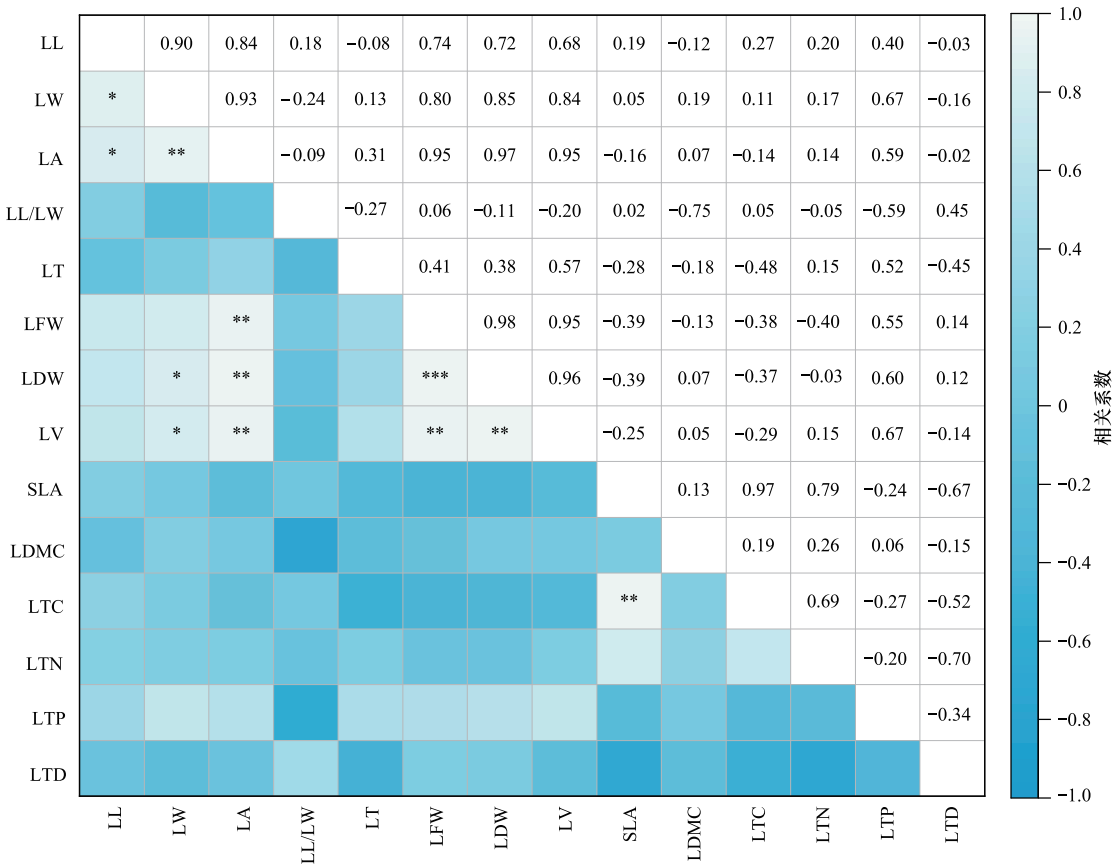


图 2 轻度入侵的白花鬼针草叶功能性状相关性热图

Fig.2 Correlation heat map of leaf functional traits of *Bidens alba* in mild invasion

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$; LL:叶长; LW:叶宽; LA:叶面积; LL/LW:叶长宽比; LT:叶厚; LFW:叶鲜重; LDW:叶干重; LV:叶体积; SLA:比叶面积; LDMC:叶干物质含量; LTC:叶全碳含量; LTN:叶全氮含量; LTP:叶全磷含量; LTD:叶组织密度

与叶长、叶面积、比叶面积之间,叶厚度与叶组织密度之间存在显著负相关性。重度入侵的白花鬼针草叶体积与叶鲜重、叶干重、叶干物质含量、叶组织密度之间,叶干重与叶干物质含量、叶组织密度之间,叶干物质含量与叶组织密度之间存在极显著正相关性。比叶面积与叶干重、叶体积、叶干物质含量、叶组织密度之间存在极显著负相关性。叶面积与叶鲜重、叶体积、叶长、叶宽之间,叶鲜重与叶干重之间,叶长与叶宽之间存在显著正相关。叶鲜重与比叶面积之间存在显著负相关性。

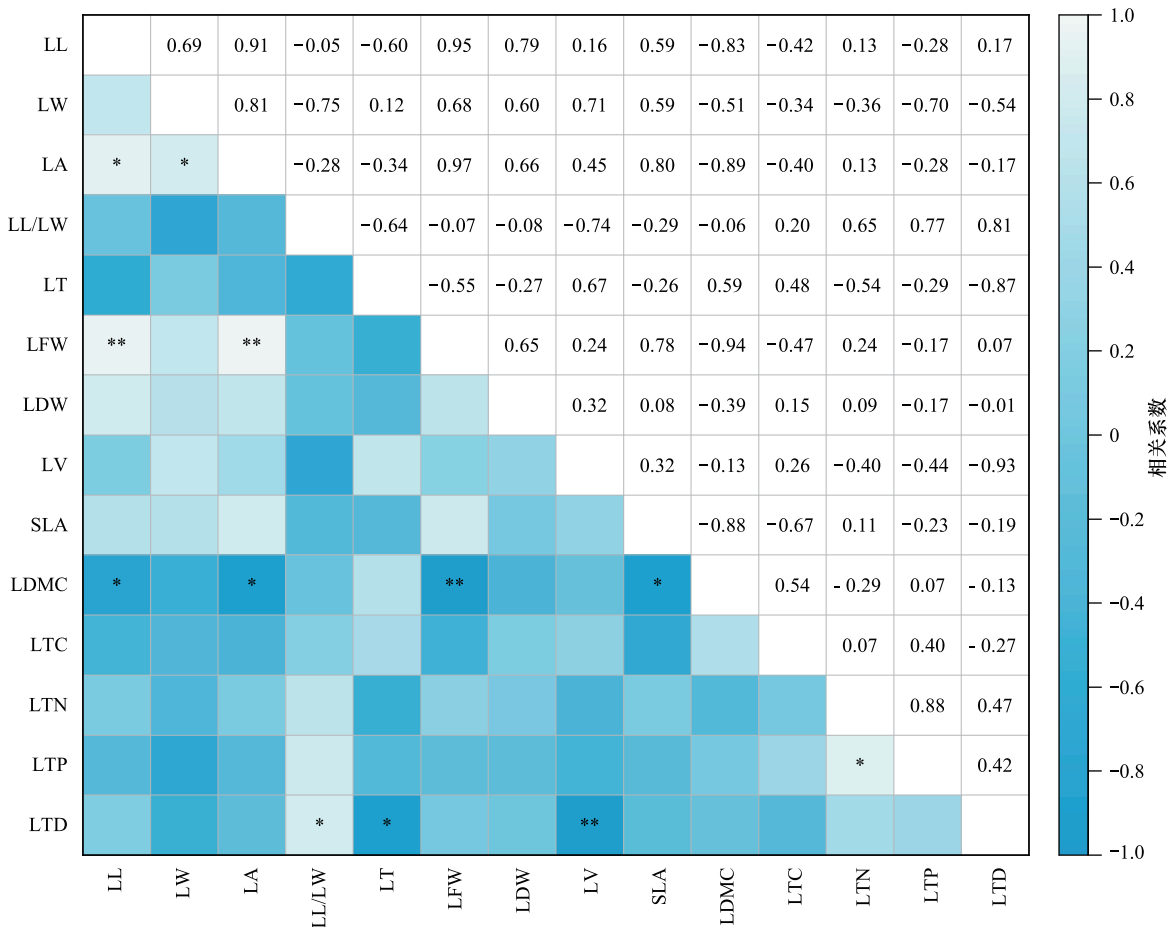


图3 中度入侵的白花鬼针草叶功能性状相关性热图

Fig.3 Correlation heat map of leaf functional traits of *Bidens alba* in moderate invasion

2.3 白花鬼针草叶功能性状与环境因子的关系

为了进一步探索植物叶功能性状与环境因子的关系,对其进行冗余分析(RDA)。如图5所示,前两轴的
解释信息分别为72.97%和0.17%,累计解释量为73.14%。表4对土壤湿度、光照强度、大气湿度、土壤全磷含
量、土壤全碳含量进行排序,其中土壤湿度解释率最大,为56.4%,其次是光强解释率,为11.5%。此外,土壤
因子之间、湿度之间存在显著的聚集效应。第一轴主要体现了光强、土表湿度、土壤湿度、大气湿度对叶植物
功能性状的影响,第二轴主要体现土壤全碳、全磷对叶功能性状的影响。沿着贡献率大的RDA-1轴,光强与
叶干物质含量、叶干重、叶组织密度、叶体积、叶鲜重、叶宽、叶面积、叶长、叶厚、叶全碳含量夹角小于90°,表
明这些功能性状随着光强的增加而增加;其次,土壤湿度与叶长、比叶面积、叶全氮、叶长宽比、叶全磷的夹角
小于90°,表明这些功能性状随着土壤湿度的增加而增加;而土壤湿度与叶面积、叶宽、叶鲜重、叶体积、叶组
织密度、叶干重、叶干物质含量、叶全碳含量、叶厚度夹角均大于90°,说明这些性状与土壤湿度存在显著负相
关关系。以上,冗余分析表明土壤湿度与光照是影响白花鬼针草入侵的重要因素。

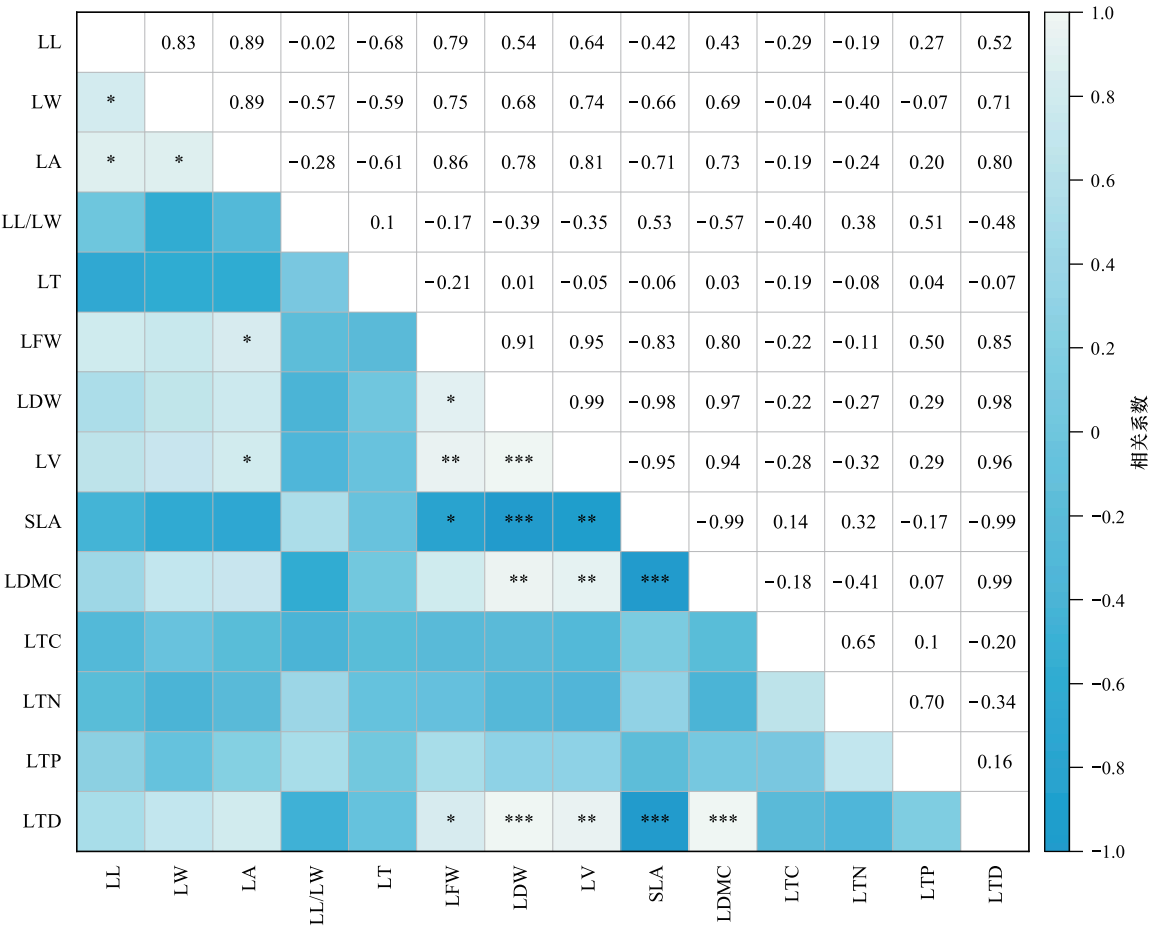


图 4 重度入侵的白花鬼针草叶功能性状相关性热图
Fig.4 Correlation heat map of leaf functional traits of *Bidens alba* in severe invasion

表 4 不同环境因子对叶功能性状的解释率和显著性检验

Table 4 Interpretation rate and significance test of different environmental factors on leaf functional traits

环境因子 Environmental factors	解释率/% Explanatory rate	对总解释率的贡献率/% Contribution to the total explanation rate	F	P
SH	56.4	77.1	20.7	0.002 **
LI	11.5	15.8	5.4	0.028 *
AH	2.6	3.5	1.2	0.31
STP	1.5	2.1	0.7	0.428
STC	1.1	1.6	0.5	0.518

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$; SH:土壤湿度 Soil humidity;LI:光照强度 Light intensity;AH:大气湿度 Air humidity;STP:土壤全磷含量 Soil total phosphorus;STC:土壤全碳含量 Soil total carbon

3 讨论

3.1 入侵过程中白花鬼针草叶功能性状差异

叶功能性状变化能反映出植物所处生态系统的功能特征,以及对所处生态系统的适应能力^[26]。本研究发现,白花鬼针草在逐渐入侵的过程中比叶面积和叶片全氮含量会呈现先上升后下降的趋势,叶厚、叶体积、叶鲜重则呈先下降后上升的趋势。根据波动资源假说可知,在资源可用性高的条件下,入侵物种的相对竞争能力会增加^[27—28],因此,在入侵新环境初期,由于环境资源充足,种内种间竞争较小,白花鬼针草表现出较强

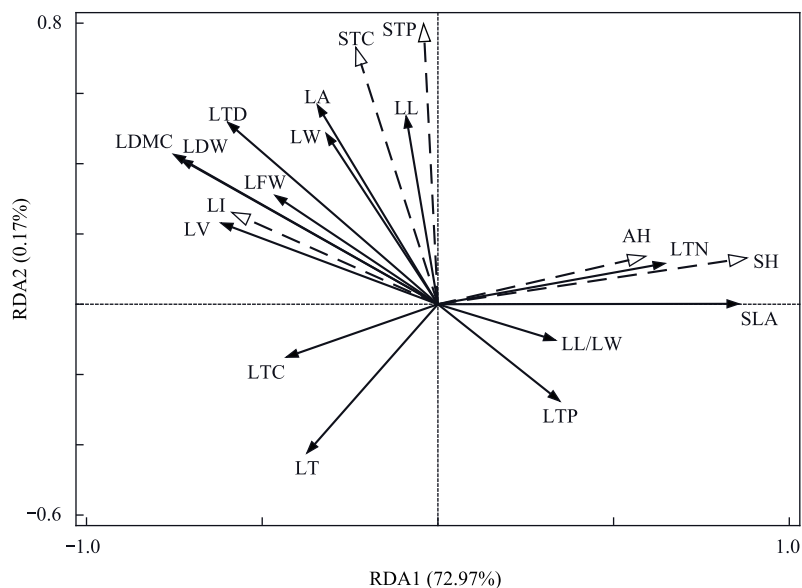


图5 叶功能性状与环境因子的冗余分析排序

Fig.5 Redundancy analysis between leaf functional traits and environmental factors

LL: 叶长 Leaf length; LW: 叶宽 Leaf width; LA: 叶面积 Leaf area; LL/LW: 叶长宽比 The ratio of leaf length and leaf width; LT: 叶厚 Leaf thickness; LFW: 叶鲜重 Leaf fresh weight; LDW: 叶干重 Leaf dry weight; LV: 叶体积 Leaf volume; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LTC: 叶全碳含量 Leaf total carbon; LTN: 叶全氮含量 Leaf total nitrogen; LTP: 叶全磷含量 Leaf total phosphorus; LTD: 叶组织密度 Leaf tissue density; SH: 土壤湿度 Soil humidity; LI: 光照强度 Light intensity; AH: 大气湿度 Air humidity; STP: 土壤全磷含量 Soil total phosphorus; STC: 土壤全碳含量 Soil total carbon. 虚线表示环境因子; 实线表示叶功能性状

的竞争能力。白花鬼针草将叶片吸收的氮元素储存在叶绿体的卡尔文循环可溶性蛋白质中,以增强其光合作用能力^[29],并将积累的营养物质用于细胞建成、修复以及有机物的合成等生命活动。因此,白花鬼针草倾向于高比叶面积、高叶片全氮含量,以及低叶厚、低叶体积和低叶鲜重的资源获取型策略。随着入侵程度的增加,群落趋于饱和,资源逐渐匮乏,白花鬼针草逐渐取代本地原生植物,造成物种多样性下降,群落稳定性降低。竞争优势机制对此有较好的解释,即在多个物种争夺共同资源时,获取该资源能力较差的物种(即在竞争等级中较低的物种)容易被入侵的优势竞争者取代^[30]。进一步研究发现,在群落稳定性逐渐丧失时,白花鬼针草会通过增加叶厚,叶体积、叶鲜重,降低其比叶面积和叶片全氮含量来防止水分流失和减少资源消耗并增加繁殖性状的资源投入,这意味着白花鬼针草开始倾向于资源保守型策略。此外,研究过程中还发现白花鬼针草叶宽、叶面积、叶干重、叶干物质含量随入侵程度增加而上升。这一现象的原因是白花鬼针草具有较多的须根。在入侵早期阶段,白花鬼针草通过根系的横向生长来扩大其生存空间。随着入侵程度的加剧,白花鬼针草生存空间受到压缩,横向生长受到限制,且纵向生长能力相对较弱。因此,白花鬼针草会主动将资源投入到叶宽度和叶面积中,通过积极吸收光照、水分、空气等资源,以维持植物的正常生长。同时,部分资源将会被用来增加叶干重和叶干物质含量以应对外界恶劣的环境条件。

3.2 入侵过程中白花鬼针草叶功能性状权衡关系的变化特征

植物在长期对环境的适应中,各性状会呈现一定的相关性,最终会形成一系列适应特定环境的最佳功能性状组合^[31]。叶长、叶宽、叶面积反映了植物在外部环境长期影响下的资源获取能力^[32]。与大多数结论^[33–35]一致的是,轻度入侵的白花鬼针草叶功能性状相关性热图显示,叶长与叶宽、叶面积呈显著正相关。这可能是由于轻度入侵的白花鬼针草群落种间与种内竞争压力相对较小,白花鬼针草能通过叶长、叶宽、叶面积的协同作用来提高对光资源的获取能力^[36]。氮和磷是植物生长发育所需的主要元素,它们构成了生物有机体的组成基础。两种元素相互作用,共同调节植物的生长发育^[37]。从研究结果可以看出,随着入侵程度的

加剧,叶片全氮含量与叶片全磷含量之间表现出显著正相关关系。这是因为与其它两种状态下的白花鬼针草相比,中度入侵的白花鬼针草因为资源充足,竞争适中,且获取能力最强,能最大程度地从环境中汲取氮元素和磷元素并分配给其他植物器官用于营养物质的合成,形成最稳定的内部平衡。研究表明,在群落演替的后期,植物表现出较高的比叶面积和较低的叶组织密度、叶干物质含量等特征^[34,38-40]。重度入侵的白花鬼针草叶功能性状相关性热图显示,当白花鬼针草入侵程度达到最大化时,比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度表现出极显著负相关性。这是因为比叶面积低的物种往往营养成分低,叶子寿命长^[41]。此外,在白花鬼针草重度入侵的条件下,由于群落中水、光照等资源相对较少,白花鬼针草需采用低比叶面积、高叶片干物质含量、高组织密度的策略增强抵抗力与耐受力以便利用有限资源维持生存^[42]。“收益递减”假说表示,叶面积会随着叶片重量(叶鲜重、叶干重)的增加减小^[43-44],这是因为叶子需要复杂而有效的叶脉模式来支持水分和养分的运输^[45]。如果叶子过大,水分蒸发可能会成为问题,从而可能导致植物因脱水而死亡^[46]。在白花鬼针草入侵初期,白花鬼针草通过叶面积、叶宽的协同作用逐渐提高对光资源的利用能力,导致叶片的鲜重、干重逐渐增加,并在竞争中逐渐占据优势地位。此外,当白花鬼针草因为环境中水资源、光资源等资源的减少则会采取一种保守策略,增加组织密度以减少水分的散失,这也导致叶片干重相应增加。白花鬼针草通过叶面积、叶鲜重、叶干重的协同作用来提高其在不同入侵程度的环境中生存能力,这是因为在白花鬼针草不断投入生物量到叶片的过程中,它需要增加叶面积以拦截更多光线,这会导致光合效率的提高,并使其获得更多光资源用于自身的形态建成^[47]。

3.3 入侵过程中白花鬼针草对生境的适应策略

植物叶功能性状的变化除了受自身遗传、生长等特性影响外,还与外界环境关系密切^[48]。冗余分析结果表明,白花鬼针草的叶功能性状对土壤湿度和光照的变化最为敏感。当土壤湿度和光照发生变化,该植物的叶片往往会率先做出相应的调整。相关研究指出,比叶面积会随土壤水分可用性的增加而增加^[6,49]。本研究表明,在入侵早期,由于水分、光照等资源充足,白花鬼针草能够快速利用这些资源促进生长。由于白花鬼针草的须根主要集中于土表层,随着入侵程度的增加,会导致其长期吸收土壤表层的水分,逐渐出现缺水的现象。在这种情况下,鬼针草会采取一种资源保守型策略:增加组织密度、增大叶厚度、提高叶干物质含量^[50]以及降低比叶面积。这些适应性特征有助于减少水分蒸发和损失^[51],并在缺水环境中依旧处于竞争优势地位。本研究也发现,光照增强会引起植物采取高叶厚、高组织密度、高叶碳含量、低比叶面积、高干物质含量的资源保守型策略。叶厚度增加,叶片与大气之间的热交换频率越低,水蒸气和二氧化碳进入和离开叶片的速率也越低。白花鬼针草比叶面积减小会增加水从叶内部到叶表面的距离或阻力,减少了植物内部水分的损失。此外,叶组织密度越大,植物生长越缓慢,白花鬼针草会主动将资源分配到叶防御结构中,并储存碳来抵御外界不良环境^[52]。

4 结论

为了探究白花鬼针草在入侵过程中的叶功能性状变化特点及适应策略,本研究以福州市市区白花鬼针草为研究对象,分析比较3种入侵程度白花鬼针草的叶功能性状特征及其对环境因子的关系。结果表明,(1)轻度入侵—中度入侵过程中的鬼针草表现出资源获取型的生长策略。在中度入侵—重度入侵的过程中的白花鬼针草表现出资源保守型的适应策略。(2)光照、土壤湿度是白花鬼针草入侵的主要限制因子。城市中光照强度的增加、土壤湿度的降低加剧了蒸腾失水和干旱胁迫,这导致白花鬼针草的生存策略从资源获取型转变成资源保守型。综上所述,白花鬼针草在城市植物群落中通过调节自身适应策略而逐渐入侵成功。该研究结果揭示了白花鬼针草叶功能性状在入侵过程中的特性,对于进一步理解白花鬼针草的入侵机制及其防控具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] Xu Z Y, Xu J J, Chen P B, Zhong S S, Xu Z L, Yu Y L, Wang C Y, Du D L. Heavy metal pollution is more conducive to the independent

- invasion of *Solidago canadensis* L. than the co-invasion of two Asteraceae invasive plants. *Acta Oecologica*, 2023, 120: 103934.
- [2] Wang C Y, Cheng H Y, Wu B D, Jiang K, Wang S, Wei M, Du D L. The functional diversity of native ecosystems increases during the major invasion by the invasive alien species, *Conyza canadensis*. *Ecological Engineering*, 2021, 159: 106093.
- [3] Wu B D, Zhang H S, Jiang K, Zhou J W, Wang C Y. *Erigeron canadensis* affects the taxonomic and functional diversity of plant communities in two climate zones in the North of China. *Ecological Research*, 2019, 34(4): 535-547.
- [4] 李建, 卢世君, 邱礼杉, 庄春晓, 杨芳芳, 赵娟娟. 深圳市建成区入侵植物对草本植物种类及功能多样性的影响. *生态学报*, 2023, 43(18): 7507-7522.
- [5] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [6] Ian J. Wright, Peter B. Reich, Mark Westoby, David D. Ackerly, Zdravko Baruch, Frans Bongers. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [7] Leishman M R, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *The New Phytologist*, 2007, 176(3): 635-643.
- [8] Ren M X, Zhang Q G. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research*, 2009, 49(5): 449-460.
- [9] Khatri K, Negi B, Bargali K, Bargali S S. Effects of elevation and habitat on leaf and reproductive traits of *Ageratina adenophora* (Sprengel) King & Robinson. *South African Journal of Botany*, 2022, 147: 859-870.
- [10] Zhang J L, Huang W, Ding J Q. Phenotypic plasticity in resource allocation to sexual trait of alligatorweed in wetland and terrestrial habitats. *The Science of the Total Environment*, 2021, 757: 143819.
- [11] Kama R, Javed Q, Bo Y W, Imran M A, Filimban F Z, Li Z Y, Nong X H, Diatta S, Ren G Q, Eldin S M, Iqbal R, Ali I, Iqbal J, Sun J F. Identity and diversity of invasive plant affecting the growth of native *Lactuca indica*. *ACS Omega*, 2023, 8(20): 17983-17991.
- [12] Zhang D C, Tu J J, Ding X X, Guan W, Gong L, Qiu X H, Huang Z H, Su H. Analysis of the chloroplast genome and phylogenetic evolution of *Bidens pilosa*. *BMC Genomics*, 2023, 24(1): 113.
- [13] Cheng J K, Yue M F, Yang H R, Chen B M, Xin G R. Do arbuscular mycorrhizal fungi help the native species *Bidens biternata* resist the invasion of *Bidens alba*?. *Plant and Soil*, 2019, 444(1): 443-455.
- [14] Wang Y, Lian J Y, Shen H, Ni Y L, Zhang R Y, Guo Y, Ye W H. The effects of *Bidens alba* invasion on soil bacterial communities across different coastal ecosystem land-use types in Southern China. *PLoS One*, 2020, 15(10): e0238478.
- [15] 张泰劼, 田兴山, 张纯, 吴丹丹. 阔叶丰花草与 2 种菊科植物之间的化感作用. *应用生态学报*, 2020, 31(7): 2211-2218.
- [16] Cheng J K, Cao M Y, Yang H R, Yue M F, Xin G R, Chen B M. Interactive effects of allelopathy and arbuscular mycorrhizal fungi on the competition between the invasive species *Bidens alba* and its native congener *Bidens biternata*. *Weed Research*, 2022, 62(4): 268-276.
- [17] 郑玉萍, 高路, 张江燕, 朱芸. 福州市极端气候变化趋势研究. *福建师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 33(2): 96-104, 116.
- [18] 倪榕蔚, 甘玉婷, 杨桂梅, 黄柳菁, 刘兴诏, 闫淑君. 热岛效应下亚热带城市植被叶气孔权衡特征及其与叶功能性状的关系. *生态学报*, 2023, 43(13): 5336-5346.
- [19] 张增可, 郑心炫, 林华贞, 林欣, 黄柳菁. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律. *生态学报*, 2019, 39(10): 3749-3758.
- [20] 朱金方, 柳晓燕, 李俊生, 李飞飞, 赵彩云. 不同入侵程度下飞机草对喀斯特地区土壤理化性质的影响. *生态学报*, 2021, 41(24): 9630-9636.
- [21] Wang C Y, Jiang K, Zhou J W, Liu J. Allelopathic suppression by *Conyza canadensis* depends on the interaction between latitude and the degree of the plant's invasion. *Acta Botanica Brasiliica*, 2017, 31(2): 212-219.
- [22] Qi S S, Dai Z C, Zhai D L, Chen S C, Si C C, Huang P, Wang R P, Zhong Q X, Du D L. Curvilinear effects of invasive plants on plant diversity: plant community invaded by *Sphagnetocola trilobata*. *PLoS One*, 2014, 9(11): e113964.
- [23] Wang C Y, Zhou J W, Liu J, Wang L, Xiao H G. Reproductive allocation strategy of TwoHerbaceous invasive plants AcrossDifferent cover classes. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2017, 26: 355-364.
- [24] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *The New Phytologist*, 2016, 211(2): 489-501.

- [27] Uddin M N, Robinson R W. Can nutrient enrichment influence the invasion of *Phragmites australis*? The Science of the Total Environment, 2018, 613/614: 1449-1459.
- [28] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology, 2000, 88 (3): 528-534.
- [29] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. Oecologia, 1989, 78(1): 9-19.
- [30] Carboni M, Livingstone S W, Isaac M E, Cadotte M W. Invasion drives plant diversity loss through competition and ecosystem modification. Journal of Ecology, 2021, 109(10): 3587-3601.
- [31] 隆庆之, 杜虎, 苏樑, 曾馥平, 连子文, 彭晚霞, 刘坤平, 谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. 生态学报, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [32] Xue L, Zhang R, Ruchun X, Shuhong G, Yang Z, Liu B, Wei R. Seasonal change of leaf morphological traits of six broadleaf seedlings in South China. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(1): 124-134.
- [33] Song L L, Tian Q, Li G, Li Z X, Liu X Y, Juan G, Li Y C, Cui Q, Zhao Y. Variation in characteristics of leaf functional traits of alpine vegetation in the Three-River Headwaters Region, China. Ecological Indicators, 2022, 145(3): 109557.
- [34] Huang R, Tian Q, Zhang Y, Wu Y H, Li Z Z, Tang Z T, Zhou A Y. Response of leaf functional traits of landscape plants to urban green space environment in Lanzhou, China. Forests, 2022, 13(5): 682.
- [35] Chang Y, Xu C, Yang H, Zhou J, Hua W, Zhang S, Zhong Q, Li B. Leaf structural traits vary with plant size in even-aged stands of *Sapindus mukorossi*. Front Plant Sci, 2021, 12: 692484.
- [36] Wang C, Jiang K, Liu J, Zhou J W, Wu B D. Moderate and heavy *Solidago canadensis* L. invasion are associated with decreased taxonomic diversity but increased functional diversity of plant communities in East China. Ecological Engineering, 2018, 112: 55-64.
- [37] Duan X G. Stoichiometric characteristics of woody plant leaves and responses to climate and soil factors in China. PLoS One, 2023, 18 (9): e0291957.
- [38] Liu L B, Xia H J, Quan X H, Wang Y Q. Plant trait-based life strategies of overlapping species vary in different succession stages of subtropical forests, Eastern China. Frontiers in Ecology and Evolution, 2023, 10: 1103937.
- [39] de Jesus Araujo da Costa H, Gurgel E S, Amaral D D, Vasconcelos L, Rebelo L G B, Teodoro G. CSR ecological strategies, functional traits and trade-offs of woody species in Amazon sandplain forest. Flora, 2020, 273: 151710.
- [40] Xu R, Wang L Y, Zhang J, Zhou J, Cheng S Y, Tigabu M, Ma X Q, Wu P F, Li M. Growth rate and leaf functional traits of four broad-leaved species underplanted in Chinese fir plantations with different tree density levels. Forests, 2022, 13(02): 308.
- [41] 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.
- [42] Qi J, Ma K M, Zhang Y X. Leaf-trait relationships of *Quercus liaotungensis* along an altitudinal gradient in Dongling Mountain, Beijing. Ecological Research, 2009, 24(6): 1243-1250.
- [43] Karl J. Niklas, Edward D. Cobble Niinemets, Peter B. Reich, Arne Sellin, Bill Shipley, Ian J. Wright. "Diminishing returns" in the scaling of functional leaf traits across and within species groups. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007, 104(21): 8891-8896.
- [44] Sun J, Fan R R, Niklas K J, Zhong Q L, Yang F C, Li M, Chen X P, Sun M K, Cheng D L. "Diminishing returns" in the scaling of leaf area vs. dry mass in Wuyi Mountain bamboos, Southeast China. American Journal of Botany, 2017, 104(7): 993-998.
- [45] Adam Runions, Martin Fuhrer, Brendan Lane, Pavol Federl, Anne-Galle Rolland-Lagan, Przemyslaw Prusinkiewicz. Modeling and visualization of leaf venation patterns. Acm Transactions on Graphics (tog), New York, Ny, Usa: Acm, 2005, 24(03): 702-711.
- [46] Huang W W, Ratkowsky D, Hui C, Wang P, Su J L, Shi P J. Leaf fresh weight versus dry weight: which is better for describing the scaling relationship between leaf biomass and leaf area for broad-leaved plants? Forests, 2019, 10(3): 256.
- [47] Smith W K, Vogelmann T C, DeLucia E H, Bell D T, Shepherd K A. Leaf form and photosynthesis. BioScience, 1997, 47(11): 785-793.
- [48] 张秀芳, 穆振北, 林美娇, 江森华, 巩嘉欣, 游巍斌. 琅岐岛 4 种优势植物叶功能性状及其影响因素. 应用与环境生物学报, 2020, 26 (3): 667-673.
- [49] da Silva E Teodoro É D M, da Silva A P A, da Silva Brito N D, Rodal M J N, Shinozaki-Mendes R A, de Lima A L A. Functional traits determine the vegetative phenology of woody species in riparian forest in semi-arid Brazil. Plant Ecology, 2022, 223(9): 1137-1153.
- [50] Asefa M, Worthy S J, Cao M, Song X Y, Lozano Y M, Yang J. Above- and below-ground plant traits are not consistent in response to drought and competition treatments. Annals of Botany, 2022, 130(7): 939-950.
- [51] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [52] Yu J B, Li Q Y, Wu X Y, Zhu C L, Huang S Q, Yang F, Hou X L. Adaptational responses of leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* to environmental factors in different vegetational restoration stages. Global Ecology and Conservation, 2023, 44: e02484.