

外来植物与本地植物光合作用特征比较研究

何澍然¹, 罗文², 赵平¹, 周平², 陈军文^{2*}

(1. 云南农业大学资源与环境学院, 云南昆明 650201; 2. 云南农业大学农业与生物技术学院, 云南昆明 650201)

摘要:以外来植物紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* Spreng)、空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides* L.)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)和本地土著植物滇苦菜(*Picris divaricata* Vaniot.)、皱叶狗尾草[*Setaria plicata* (Lam.) T. Cooke]、马鞭草(*Verbena officinalis* L.)为实验材料,比较研究外来入侵植物和本地土著植物光合作用基本特征以及资源捕获效率和利用能力的差异。结果表明,3种外来植物紫茎泽兰、空心莲子草、三叶鬼针草与本地植物滇苦菜($P > 0.05$)和皱叶狗尾草($P < 0.05$)相比具有较高的表观量子效率。外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的暗呼吸速率显著低于3种本地植物的暗呼吸速率($P < 0.05$)。本地植物滇苦菜和皱叶狗尾草的光补偿点(LCP)显著高于3种外来植物的LCP($P < 0.05$)。3种外来植物最大光合速率显著高于3种本地植物($P < 0.05$)。外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的最大气孔导度($G_{s,max}$)显著低于其它4种植物($P < 0.05$)。外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的水分利用效率(WUE)显著高于滇苦菜和皱叶狗尾草的WUE($P < 0.05$)。3种外来植物的光资源利用效率显著高于3种本地植物的RE($P < 0.05$)。这些研究暗示资源捕获能力和利用效率以及对光资源缺乏的耐受性能部分体现外来植物的竞争优势。

关键词:外来植物;本地植物;光合作用;资源捕获;资源利用效率

中图分类号:S181

文献标识码:A

Photosynthetic Traits of Exotic Invasive Weed Plants and Co-existing Native Weed Plants

HE Shu-ran¹, LUO Wen², ZHAO Ping¹, ZHOU Ping², CHEN Jun-wen^{2*}

(1. College of Resources and Environmental Science, Yunnan Agricultural University, Yunnan Kunming 650201, China; 2. College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Yunnan Kunming 650201, China)

Abstract: To examine the difference in photosynthetic traits and resource capture and use efficiency between three exotic plants (*Eupatorium adenophorum* Spreng, *Alternanthera philoxeroides* L. and *Bidens pilosa* L.) and three native plants (*Picris divaricata* Vaniot., *Setaria plicata* (Lam.) T. Cooke and *Verbena officinalis* L.), three exotic plants significantly possessed higher apparent quantum yield as compared with the two natives ($P < 0.05$), *P. divaricata* and *S. plicata*. The two exotics, *E. adenophorum* and *A. philoxeroides*, significantly showed lower dark respiration rate compared to the three natives ($P < 0.05$). The higher light compensation point was recorded in the two natives, *P. divaricata* and *S. plicata* ($P < 0.05$). The three exotics significantly displayed higher maximum photosynthetic rate than that of the three natives ($P < 0.05$). The two exotics, *E. adenophorum* and *A. philoxeroides*, significantly exhibited lower stomatal conductance as compared to the other plants. Higher instantaneous water use efficiency was observed in the two exotics (*E. adenophorum* and *A. philoxeroides*.) compared with the two natives (*P. divaricata* and *S. plicata*). In addition, three exotics significantly had higher light resource use efficiency than that of the three natives. These results suggested the competitive advantage of the exotics over the natives at least in part from the resource capture and use efficiency and the tolerance to resource stress.

Key words: Exotic plant; Native plant; Photosynthesis; Resource capture; Resource use efficiency

外来植物入侵是全球变化的重要内容之一,并且与土地利用变化、气候变化等协同作用,以前所未

有速度加剧人类生存环境恶化^[1~5]。入侵植物可以通过优越的资源竞争能力或化感物质的毒害作用来取代本地植物^[6~7]。因而植物入侵受到了人类前所未有的关注,入侵生态学也成了生态学研究热点之一。尽管如此,目前人类对入侵植物的控制力度还非常有限,主要原因是现有生物入侵理论或假说还不足以指导人类的控制实践,甚至还不能完全说

收稿日期:2013-12-12

基金项目:国家自然科学基金(31060094)

作者简介:何澍然(1988-),男,云南弥勒人,在读博士研究生,研究方向为植物营养生理生态, E-mail: cjw31412@hotmail.com, *为通讯作者。

明外来入侵植物为什么具有如此强大的入侵能力^[3,8],与其相关的比较植物生理生态学研究还相对较少^[9]。对外来植物入侵机理进行研究不仅具有重要的理论意义,实际上了解入侵机理也有助于对外来物种的风险评估^[10],早期预测和防治,以其生态系统的科学地管理。

光是影响植物生长、发育和进化的最重要的因素之一^[11-15]。植物捕获和利用光的能力是决定植物生长潜力和适合度的重要因素^[16]。植物对光照的竞争主要体现在植物的光源截获能力、光能转化效率以及植物耐阴特性等方面^[17]。植物对光适应和利用策略对其种群的扩大和繁衍起着非常重要的作用。因此,光资源捕获和利用效率对植物的生存、生长和繁殖能力有重要的影响,尤其是在时空变化的环境条件下提高光资源捕获效率和利用能力可能是入侵植物获得成功的关键因素^[18-19]。

在野外环境下,外来植物紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* Spreng)、空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides* L.)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)和本地植物滇苦菜(*Picris divaricata* Vaniot.)、皱叶狗尾草[*Setaria plicata* (Lam.) T. Cooke]、马鞭草(*Verbena officinalis* L.)等植物虽能共生一段时间,但最终通过竞争往往被外来植物特别是紫茎泽兰所替代。紫茎泽兰是西南地区危害最严重的外来入侵农田杂草;空心莲子草几乎在全国各地都有分布,也是危害较严重的一种外来入侵农田杂草;三叶鬼针草相对前2种外来杂草危害较轻。在农业生产上,引入本项目研究的3种外来入侵植物和3种本地土著植物都被视为农田杂草植物而加以防除。以此为实验材料,比较外来入侵和本地植物光合作用基本特征以及光资源捕获效率和利用能力的差异。本研究的基本科学假说是外来植物可能具有较高的光能捕获能力和资源利用效率,以利于其竞争排斥本地土著植物。

1 材料与方法

1.1 实验地点

实验地点在云南农业大学后山农场,位于昆明市北郊,海拔1966 m,东经102°45',北纬25°08',年平均温度15.1℃,年降雨量1000 mm,干湿季节明显,5-10月为雨季,11月至次年的4月为干季,属亚热带季风气候。

1.2 实验材料

选择共生有紫茎泽兰、空心莲子草、三叶鬼针草、滇苦菜、皱叶狗尾草、马鞭草的实验样地,选择的样地受到的人为干扰较少。对目标植物进行挂牌确

认,每种植物至少选择5株作为实验材料。其中紫茎泽兰、空心莲子草、三叶鬼针草为来源于中南美洲的外来入侵杂草植物;滇苦菜、皱叶狗尾草、马鞭草被视为本地土著杂草植物。

1.3 实验方法

用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Nebraska, USA)于晴天上午9:00-11:30测定6种植物叶片光响应曲线。测定时光强梯度由强到弱,依次设定光量子通量密度(photon flux density, PFD)为1500、1200、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20和0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,每种光梯度下平衡3~5 min后测定净光合速率。每个植物种测定5棵植株,每株至少测定1个叶片,选择完全展开健康叶且叶龄相同。依据光响应曲线的直线部分,计算表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(light compensation point, LCP)。饱和光照下的光合速率和气孔导度记为最大光合速率(A_{max})和气孔导度($G_{\text{s-max}}$),一般来说, A_{max} 值的大小可以度量植物捕获光的能力。最大光合速率与蒸腾速率的比值定义为植物的瞬时水分利用效率(WUE);最大光合速率与暗呼吸速率的比值定义为植物的呼吸效率(RE),即光资源利用效率。

1.4 数据分析与统计

采用单因素方差分析(One-way ANOVA),即以植物种为因素分析比较6种植物光合生理特征值的差异,差异显著水平检验的 P 值为0.05。数据是平均数 \pm 标准差($n=5$)。

2 结果与分析

如图1所示,3种外来植物与3种本地植物具有相同的光-光合作用曲线响应特征,即随着光照强度的增加起初植物的净光合速率逐渐地增加,当光照强度超过一定的范围(光饱和点)之后,植物的净光合速率增加缓慢,最后净光合速率不再随光照强度增加而增加。但3种外来入侵植物和3种本地土著植物相比,光合作用相关的特征值具有明显差异。

如表1所示,3种外来植物紫茎泽兰、空心莲子草、三叶鬼针草与本地植物滇苦菜($P > 0.05$)和皱叶狗尾草($P < 0.05$)相比具有较高的表观量子效率AQY,但本地植物马鞭草的AQY显著高于其它5种植物($P < 0.05$)。外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的暗呼吸速率显著低于3种本地植物的暗呼吸速率 R_d ($P < 0.05$),但外来植物三叶鬼针草的 R_d 与本地植物相比并没有显著的差异。本地植物滇苦菜和皱叶狗尾草的光补偿点LCP显著高于3种外来植物的LCP($P < 0.05$),但本地植物马鞭草的LCP与3

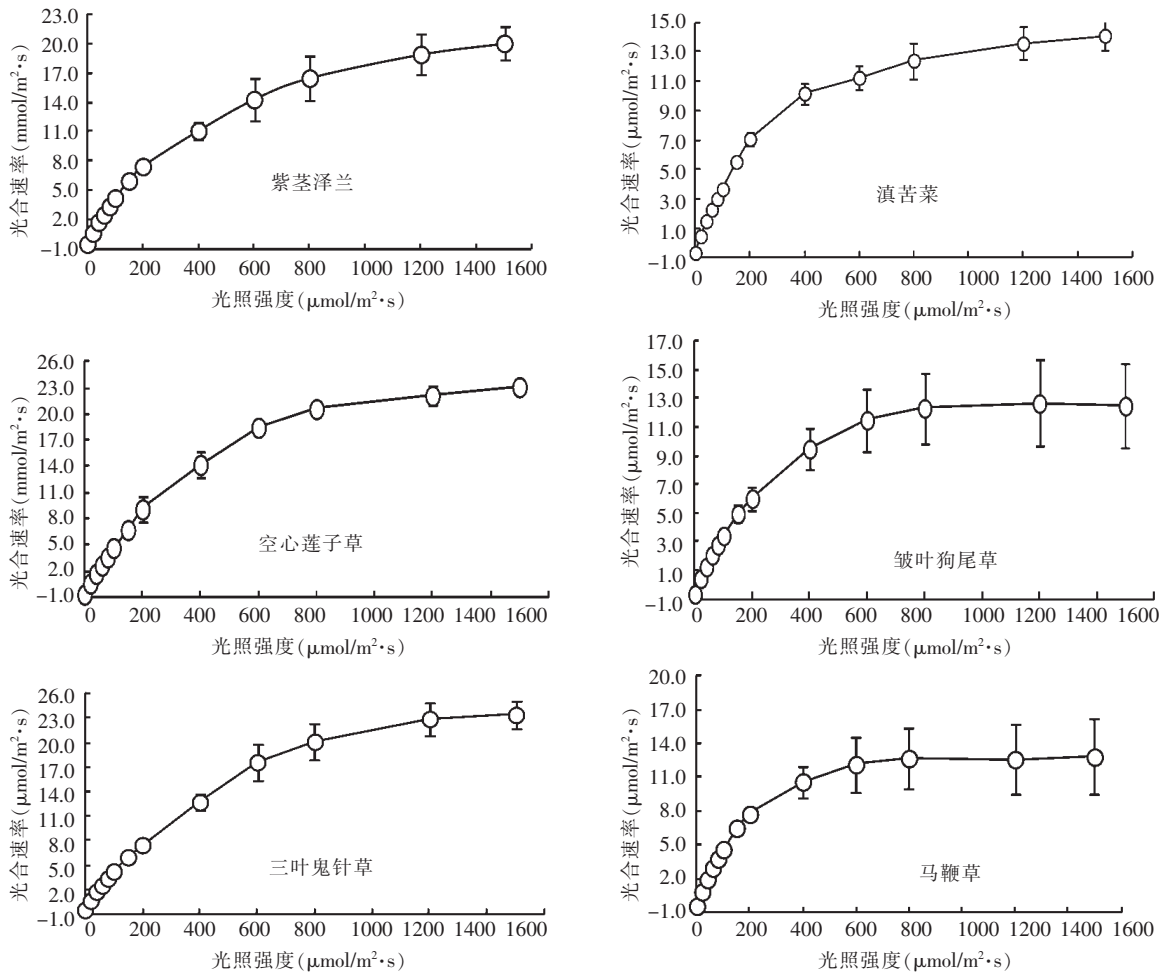


图1 外来植物和本地植物光合作用的光响应曲线 ($n = 5$)

Fig. 1 Net photosynthetic light-response curves for exotic plants and native plants ($n = 5$)

种外来植物相比并没有显著差异。

3种外来植物最大光合速率 A_{\max} 显著高于3种本地植物 ($P < 0.05$), 3种本地植物之间的 A_{\max} 没有显著差异, 而在3种外来植物中空心莲子草和三叶

鬼针草的 A_{\max} 显著高于紫茎泽兰 ($P < 0.05$)。外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的 $G_{s-\max}$ 显著低于其它4种植物 ($P < 0.05$), 而本地植物马鞭草的 $G_{s-\max}$ 显著高于其它5种植物 ($P < 0.05$)。

表1 外来植物和本地植物的光合生理特征

Table 1 Photosynthetic characteristics of invasive and native plants

项目 Item	紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i> Spreng	空心莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i> L.	三叶鬼针草 <i>Bidens pilosa</i> L.	滇苦菜 <i>Picris divaricata</i> Vaniot.	皱叶狗尾草 <i>Setaria plicata</i> (Lam.) T. Cooke	马鞭草 <i>Verbena officinalis</i> L.
AQY (mol CO ₂ /Photons mol)	0.050 ± 0.001ab	0.052 ± 0.001a	0.052 ± 0.002a	0.046 ± 0.006ab	0.043 ± 0.008b	0.062 ± 0.006c
Rd (μmol CO ₂ /m ² ·s)	-0.423 ± 0.010a	-0.485 ± 0.068ac	-0.561 ± 0.072bc	-0.600 ± 0.052b	-0.582 ± 0.075bc	-0.651 ± 0.044b
LCP (μmol Photons/m ² ·s)	8.4 ± 0.3a	9.3 ± 1.2ab	10.7 ± 1.2b	13.2 ± 1.9c	13.8 ± 0.9c	10.6 ± 1.5ab
A_{\max} (μmol CO ₂ /m ² ·s)	20.0 ± 1.8a	23.1 ± 1.0b	23.3 ± 1.8b	14.0 ± 1.0c	12.5 ± 0.6c	12.8 ± 1.0c
$G_{s-\max}$ (mmol H ₂ O/m ² ·s)	0.21 ± 0.02a	0.14 ± 0.05a	0.42 ± 0.03bc	0.47 ± 0.17bc	0.38 ± 0.09b	0.54 ± 0.01c
WUE (μmol CO ₂ /H ₂ O mmol)	9.25 ± 2.26ab	10.31 ± 1.59a	5.74 ± 0.38cd	5.80 ± 1.10cd	3.90 ± 0.98d	7.03 ± 2.78bc
RE (mol/mol)	47.5 ± 5.0ab	48.3 ± 5.7a	41.8 ± 2.3b	23.5 ± 2.8c	21.6 ± 2.2c	19.7 ± 0.45c

注: 数据为平均值 ± 标准差 ($n = 5$), 数据后的不同字母表示不同植物之间光合生理特征值达 ($P < 0.05$) 差异显著。AQY: 表观量子效率; Rd: 暗呼吸速率; LCP: 光补偿点; A_{\max} : 最大光合速率; $G_{s-\max}$: 最大气孔导度; WUE: 水分利用效率; RE: 呼吸效率。

Notes: The variables were given as mean ± SD ($n = 5$). Different letters in the same row indicated significant differences among species ($P < 0.05$). AQY: Apparent quantum yield; Rd: Dark respiration rate; LCP: Light compensation point; A_{\max} : Maximum photosynthetic assimilation rate; $G_{s-\max}$: Maximum stomatal conductance; WUE: Water use efficiency; RE: Respiration efficiency.

外来植物紫茎泽兰和空心莲子草的水分利用效率 WUE 显著高于滇苦菜和皱叶狗尾草的 WUE ($P < 0.05$), 但外来植物三叶鬼针草的 WUE 与 3 种本地植物相比并没有显著的差异。3 种外来植物的光资源利用效率 RE 显著高于 3 种本地植物的 RE ($P < 0.05$)。

3 讨论

光是植物光合作用的重要资源, 它影响植物形态和生理功能, 对植物的生长、发育和演化具有极其重要的作用^[20-21]。据 Funk & Vitousek (2007) 报道^[22], 外来植物与本地植物相比具有较高的最大净光合速率 A_{max} 。这意味着外来植物具有较强的光能捕获能力, 在光照充足的条件下, 外来植物比本地植物能固定更多的 CO_2 , 有可能增加外来植物的竞争优势。在野外的环境条件下, 外来植物更多地被发现生存在空旷路边及弃荒地, 一个可能的原因是这些地方光照资源充足, 有利于外来植物充分地进行光合作用。本研究的 3 种外来入侵植物的 A_{max} 显著高于 3 种本地植物 (表 1), 从对光资源捕获能力的角度来看, 外来植物具有竞争优势。这种光资源捕获优势可能有助于外来入侵植物最终竞争替代本地土著植物。3 种外来植物中紫茎泽兰的 A_{max} 最低, 但往往是紫茎泽兰能竞争排斥所有共生的植物形成单一群落。这也同时说明植物光资源捕获能力并不是衡量其竞争优势的唯一因素。

植物的资源利用效率是衡量植物竞争优势的另一重要因素^[23]。有研究证实, 外来入侵植物与本地土著植物相比具有较高的资源利用能力^[22,24]。从本项目实验的 6 种植物来看, 外来入侵植物利用低光的能力 (用 AQY 来衡量) 并不总是比本地土著植物高, 土著植物马鞭草对低光的利用能力还显著高于 3 种外来植物 (表 1), 这说明低光的利用能力并不能体现外来植物的竞争优势。外来植物竞争优势可能体现在光资源的利用效率 (用 RE 来衡量) 上, 因为 3 种外来植物的 RE 显著高于 3 种本地植物的 RE (表 1)。这说明在固定相同数量碳的情况下外来植物用来暗呼吸消耗损失碳的数量相对较少, 用来生长等其它途径的碳的数量可能相对较多。3 种外来植物与 3 种本地植物相比水分利用效率 WUE 并没有表现出一致的明显优势。说明资源捕获能力和资源利用能力对外来植物与本地植物并不能都表现出竞争优势。

除了资源捕获能力和利用效率外, 植物对资源缺乏的耐受性是衡量植物竞争能力的另一重要因素^[25]。在自然环境条件下, 植物并不能总是接受到

充足的光照, 有可能在大部分的时间里接受到的光照相对较低。这样植物对低光的耐受性就显得特别重要。很显然, 如果植物具有较低的光补偿点 LCP, 那么就能比具有较高光补偿点的植物耐受更低的光照水平。本研究发现, 3 种外来植物具有相对较低的光补偿点 (表 1), 这有利于在低光环境下生存, 等待光照环境条件的改善。而本地土著植物具有较高的光补偿点, 其耐受低光照水平的能力较差, 其结果很可能是在光照资源改善之前本地植物已经死亡。

4 结论

从研究的 3 种外来植物和 3 种本地植物的光合生理特征来看, 光资源捕获能力和利用效率以及对光资源缺乏的耐受性能体现外来植物的部分竞争优势。构成外来入侵植物竞争优势的因素可能是多方面的, 例如繁殖策略、化感作用、形态可塑性、天敌逃避、遗传变异、环境适应性等。

参考文献:

- [1] 朱 丽, 马克平. 洲际入侵植物生态位稳定性研究进展[J]. 生物多样性, 2010, 18: 547-558.
- [2] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders[J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 135-139.
- [3] Williamson M. Invasions[J]. Ecography, 1999, 22:5-12.
- [4] 张丽慧, 赵 艳, 刘金平. 修剪对丝茅草入侵冬草坪生物量结构及景观价值的影响[J]. 西南农业学报, 2015, 28(1):371-375.
- [5] Eschtruth A K, Battles J J. Assessing the relative importance of disturbance, herbivory, species diversity, and propagule pressure in exotic plant invasion [J]. Ecological Monographs, 2009, 79:265-280.
- [6] Vila M, Weiner J. Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments [J]. Oikos, 2004, 105: 229-238.
- [7] Lankau R, Nuzzo V, Spyreas G, et al. Evolutionary limits ameliorate the negative impact of an invasive plant [J]. PNAS, 2009, 106: 15362-15367.
- [8] 李爱芳, 高贤明, 党伟光, 等. 不同生境条件下紫茎泽兰幼苗生长动态[J]. 生物多样性, 2007, 15: 479-485.
- [9] Niinemets U, Valladares F, Ceulemans R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites [J]. Plant Cell Environ. 2003, 26:941-956.
- [10] 马 晔, 沈珍瑶. 外来植物的入侵机制及其生态风险评价[J]. 生物学杂志, 2006, 25:983-988.
- [11] 胡 阳, 江 莎, 李 洁, 等. 光强和光质对植物生长发育的影响[J]. 内蒙古农业大学学报, 2009, 30: 296-303.
- [12] 匡双便, 徐祥增, 杨生超, 等. 不同光质和透光率对三七种苗生长的影响[J]. 南方农业学报, 2014, 45(11):1935-1942.
- [13] Bondada B R, Syvertsen J P. Leaf chlorophyll, net gas exchange and chloroplast ultrastructure in citrus leaves of different nitrogen sta-

- tus [J]. *Tree Physiology*, 2003, 23:553 – 559.
- [14] Rozendaal D M A, Hurtado V H, Poorter L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature [J]. *Functional Ecology*, 2006, 20: 207 – 216.
- [15] Keller P, Lüttge U. Photosynthetic light-use by three bromeliads originating from shaded sites (*Ananas ananassoides*, *Ananas comosus* cv. Panare) and exposed sites (*Pitcairnia pruinosa*) in the medium Orinoco basin, Venezuela [J]. *Biologia Plantarum*, 2005, 49: 73 – 79.
- [16] Feng Yulong, Wang Junfeng, Sang Weiguo. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels [J]. *Acta Oecologica*, 2007, 31: 40 – 47.
- [17] 樊江, 文钟, 华平, 等. 草地植物竞争的研究[J]. *草业学报*, 2004, 13:1 – 8.
- [18] 王俊峰, 冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响[J]. *植物生态学报*, 2004, 28: 781 – 786.
- [19] Pattison R R, Goldstein G, Ares A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rain-forest species [J]. *Oecologia*, 1998, 117: 449 – 459.
- [20] 王俊峰, 冯玉龙. 人工群落中苗期紫茎泽兰的化感作用和对光环境的适应[J]. *生态学报*, 2006, 26: 1809 – 1817.
- [21] 覃军, 陈奕龙, 张丹雁, 等. 不同光照条件对南大青叶(马蓝叶)中靛玉红含量的影响[J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(1): 59 – 60, 62.
- [22] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems [J]. *Nature*, 2007, 446:1079 – 1081.
- [23] Tilman D. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation [J]. *The American Naturalist*, 1980, 116: 362 – 393.
- [24] 朱碧华, 朱大庆. 南昌市园林绿地外来入侵植物调查及防除与利用对策[J]. *南方农业学报*, 2014, 44(4): 598 – 601.
- [25] 张亚杰, 冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30: 269 – 276.

(责任编辑 王家银)