

# 不同光强下入侵植物剑叶金鸡菊 与伴生种生长和光合特征研究

曾建军<sup>1</sup>, 肖宜安<sup>1</sup>, 孙敏<sup>2\*</sup>

(1. 井冈山大学 生命科学学院, 江西 吉安 343009; 2. 西南大学 生命科学学院,  
三峡库区生态环境与生物资源省部共建国家重点实验室, 重庆 400715)

**摘要:** 研究了剑叶金鸡菊及其伴生植物鬼针草、羊蹄幼苗的生物量分配、生长和生理特性在不同强度的光生境中(全光照和31%光照)的响应特征,探讨了这些特征与其入侵性的关系。结果表明:(1)光强是影响剑叶金鸡菊入侵的重要环境因子,高光环境下其幼苗较高的相对生长速率(RGR)和植物单位重量的光合效率(Am)与其入侵性密切相关。遮荫下,剑叶金鸡菊的RGR、Am均降至最低,资源利用能力下降是其不能适应林下荫蔽环境的原因;(2)剑叶金鸡菊在适合生境和逆境下的可塑性反应属于专能型(master-of-some-trades)类型,即只有在全光生境才具有最优种群扩散能力。

**关键词:** 剑叶金鸡菊; 生长; 生物量分配; 光合能力; 入侵性

**中图分类号:** Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)05-0646-05

## Study on growth and photosynthesis traits of the invasive species *Coreopsis lanceolata* and its co-occurring species in contrasting light conditions

ZENG Jian-Jun<sup>1</sup>, XIAO Yi-An<sup>1</sup>, SUN Min<sup>2\*</sup>

(1. School of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China; 2. School of Life Science, Key Laboratory  
of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region(MOE), Southwest University, Chongqing 400715, China)

**Abstract:** To better understand its invasion mechanism and comprehensive control, we compared the morphological and physiological traits of *C. lanceolata* with those of its co-occurring species *Bidens bipinnata* and *Rumex japonicus* under two different irradiance treatments(full irradiance and 31% of the full irradiance), then analyzed the correlation between those traits and invasiveness. It was found that *C. lanceolata* was a light-favoring species, and that the high relative growth rate(RGR) and photosynthetic capacity based on mass basis(Am) contributed to improve its competitiveness under high light environment. In partly shaded conditions, the significant decrease in RGR and Am of *C. lanceolata* reduced its competitiveness. However, other traits related to biomass allocation and resource capture-related traits, such as leaf area ratio(LAR), stem mass ratio(SMR), leaf mass ratio(LMR) and specific leaf area(SLA) were not always higher for *C. lanceolata* than for its co-occurring species even under high light environment. The reaction norm of *C. lanceolata* to light showed a master-of-some-trades pattern, which means that *C. lanceolata* could only in-

收稿日期: 2010-11-01 修回日期: 2011-04-05

基金项目: 江西省教育厅科技项目(GJJ09661); 三峡库区生态环境与生物资源省部共建国家重点实验室开放基金(SKL-2010-04)[Supported by Science and Technology Program of Education Committee of Jiangxi Province(GJJ09661); Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region(MOE) (SKL-2010-04)]

作者简介: 曾建军(1973-), 女, 江西井冈山人, 硕士, 主要从事外来入侵植物、植物生理生态研究, (E-mail)jianjunzeng@139.com.

\* 通讯作者: 孙敏, 教授, 主要从事植物生物学与生物技术研究, (E-mail)jwscsm@swu.edu.cn.

crease population densities under favorable conditions.

**Key words:** *Coreopsis lanceolata*; growth; biomass allocation; photosynthesis capacity; invasiveness

探析促成入侵植物成功入侵的特征对控制该物种的入侵十分重要(Alpert 等, 2000)。光是最重要的生态因子之一, 捕获和利用光资源能力强弱是影响杂草入侵性的首要因素(Standish & Robertson, 2001)。比较研究是生态学上的一种重要的研究方法(Pattison & Goldstein, 1998), 通过比较近缘种、相近生活型物种的生态生理学特性, 可揭示入侵植物的入侵机制和预测其可能的分布范围(Parker 等, 2003; Muth & Pigliucci, 2006)。很多学者比较了不同光环境条件下入侵种与土著种或非入侵种的一些生理生态特征, 表明入侵植物通常表现出较高的相对生长速度(RGR)、叶面积比(LAR)、支持结构生物量比(SMR)、比叶面积(SLA)、叶生物量比(LMR)、最大净光合速率( $P_{max}$ )及较低根生物量比(RMR)。然而也有研究表明入侵物种表现出更低的 LAR、SLA 及更高的 RMR (Wilsey & Polley, 2006; Eva & Rejmánek, 2007; D' Antonio 等, 2001), 因此, 不同的入侵植物有不同的入侵机制(Maskell 等, 2006; Pyšek & Richardson, 2007)。

剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*)为菊科金鸡菊属植物, 原产美洲, 现逃逸为野生杂草, 已在江西, 安徽, 江苏, 浙江及山东等地区扩散, 严重影响了这些地区的物种多样性(万慧林等, 2008), 被列为中国主要外来入侵物种之一(徐海根等, 2004)。鬼针草(*Bidens bipinnata*)和羊蹄(*Rumex japonicus*)为剑叶金鸡菊伴生植物(许媛等, 2009), 自然条件下, 剑叶金鸡菊常常降低这两种伴生种竞争优势而形成单优种群。本文以剑叶金鸡菊与伴生种鬼针草和羊蹄为材料, 比较它们在不同光强下的生长、生物量分配特征和光合特性, 拟解决以下问题: (1) 光资源条件与剑叶金鸡菊入侵性之间的关系, 即何种光资源有利于其入侵; (2) 探析剑叶金鸡菊在生长最适光照条件下, 是否也具有 RGR、LAR、LMR、SLA、SMR、 $Am$  高而 RMR 低于伴生种的特性。在此基础上探析与剑叶金鸡菊入侵性有关的特征, 为剑叶金鸡菊的综合治理提供理论依据。

## 1 研究方法

### 1.1 材料与处理

自然条件下, 剑叶金鸡菊在开阔的受干扰生境

中易形成单优种群, 但其种群扩散到林缘后就无法继续进入森林内。因此, 我们设立全光照和遮荫(光强为全光照 31% 的模拟林缘相对光强)二个光处理, 试验地点设在井冈山大学生态园内(25°58' N, 113°46' E), 全光照为 100% 光照(不遮荫), 遮荫则通过黑色尼龙网遮盖。2008 年 5 月从野外选择大小一致、高度 8~10 cm 三种植物的幼苗移栽到花盆(25 cm×20 cm)中, 每盆 1 株, 栽培土为红壤土: 河沙=5:5, 在相对光强为 31% 的阴棚中适应一周后, 幼苗随机分组分配到全光照和遮荫处理中, 每处理 20 盆。试验期间, 每天 18:00 浇透水一次, 每月施复合肥 1 次, 随时注意防治病虫害。每周移动盆一次以消除位置效应对植物生长造成的影响。

### 1.2 试验方法

1.2.1 生物量分配和生长测定 处理 37d(首次收获)、67d(最终收获)分别测定相关参数。测定参数为: 叶干重、支持结构干重、根干重、株高、总叶面积, 每次测定不同处理下 3 种植物各 5~8 株。用直尺测定株高, CI-202 型面积仪(美国 CID 公司生产)测叶面积。称重部分在 70 °C 烘 48 h, 电子天平(精确 0.0001 g)称重。最终收获后参照 Pooter(1999)的方法计算如下参数: 根生物量比(RMR)、叶生物量比(LMR)、支持结构生物量比(SMR)、叶面积比(LAR)、比叶面积(SLA)和相对生长速率(RGR)。

### 1.2.2 最大净光合速率 $P_{max}$ 和光合能力 $Am$ 的测定

处理 60 d 时用 CIRAS-1(英国 PPSsystems 公司生产)便携式光合仪测定成熟叶片(从上向下数第 3~5 片叶)的光合速率, 测定时每株选一片叶, 每处理各重复所选叶片的着生位置和方位尽量一致。最大净光合速率  $P_{max}$  和  $Am$  的测定 5 次重复, 测定和计算方法参照 McDowell & Susan(2002)和 Javier(2003)。为了避免中午的光抑制现象, 测定时间选在晴天上午 9:00~11:00 进行, 测定前植物浇足水并让叶片在饱和光强  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (预试验结果)下诱导 30 min。测定时光强设定为饱和光强,  $\text{CO}_2$  浓度设定为  $360 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。由于光合速率是在最优条件下测定, 这样得到的值可以认为是最大净光合速率  $P_{max}$ , 反映了植物的最大光合能力,  $Am$  等于  $P_{max}$  与 SLA 的乘积(Javier 等, 2003)。

### 1.3 数据分析

植物各特征对光处理的响应用两因素方差分

析,光和物种为固定因素,生长、生物量分配、光合特征为因变量,生物量为共变量,为使方差齐性,所有变量在数据分析前取平方根转换(Eva & Rejmánek, 2007)。用单因素方差分析不同光强下剑叶金鸡菊、鬼针草和羊蹄叶片光合特征的差异,方差齐性用 Tukey 做多重比较,否则用 Dunnett's T3 多重比较。统计软件使用 SPSS13.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA)。

## 2 结果与分析

不同生长指标受植物种类和光强的影响显著(表 1),根据  $F$  值的大小我们可以比较植物的生长特征受物种或光强影响的相对大小(Poorter, 1999; Feng 等, 2007),光是影响  $SLA$ 、 $LAR$ 、 $Am$  的主要因子,而  $RGR$ 、 $RMR$ 、 $SMR$  主要受不同种类的影响, $LMR$  受光和物种交互作用影响。

随光强增强鬼针草、剑叶金鸡菊的  $LAR$ 、 $SLA$ 、 $SMR$  呈显著下降趋势,而  $RMR$  则增加。与其伴生种鬼针草和羊蹄比较而言,全光照下剑叶金鸡菊的  $LAR$ 、 $LMR$  低于这两种伴生植物。遮荫条件下剑叶金鸡菊和鬼针草的  $RMR$ 、 $LMR$ 、 $SMR$  差异不显著,其  $RMR$  低于羊蹄,而  $LMR$ 、 $SMR$  则高于羊蹄。全光下三种植物的  $SLA$  没有明显差异,但遮荫条件下鬼针草的  $SLA$  高于剑叶金鸡菊和羊蹄。全光照下剑叶金鸡菊的  $RGR$  最高,而遮荫下剑叶金鸡菊的  $RGR$  显著下降,此时鬼针草的  $RGR$  最大(图 1)。

由表 2 可知,全光照下剑叶金鸡菊的  $P_{max}$  显著高于伴生植物鬼针草和羊蹄;遮荫下,剑叶金鸡菊的  $P_{max}$  则显著降低且低于它的两种伴生植物。全光下剑叶金鸡菊的  $Am$  显著高于鬼针草,虽高于羊蹄的  $Am$  但差异未达到显著水平,但遮荫条件下剑叶金鸡菊  $Am$  显著低于两种伴生种。

## 3 讨论

### 3.1 剑叶金鸡菊的生长、生物量分配特征与其入侵性

一些生活史特征如  $RGR$  对外来物种的入侵是非常重要的(Javier 等, 2003)。所研究的三种伴生植物中,全光照下剑叶金鸡菊幼苗的  $RGR$  最大,这与我们在野外观察到剑叶金鸡菊幼苗比鬼针草和羊蹄具有更强的空间占据能力结果一致,幼苗生长前期高  $RGR$  产生的荫蔽作用,可能是剑叶金鸡菊排

斥鬼针草、羊蹄形成单优种群的原因之一。而遮荫条件下,剑叶金鸡菊的  $RGR$  迅速下降并低于其它两种植物,表明光强影响它的生长从而降低了入侵力,这很好地解释了生长于林缘处的剑叶金鸡菊长势较弱这一现象。而与预期结果相反,剑叶金鸡菊在最优全光照生境下,其它生物量分配特征如  $LAR$ 、 $LMR$ 、 $SMR$  并未高于伴生种,本文结果支持生物量分配特征并不一定能反映植物入侵能力的观点(Maskell 等, 2006)。

表 1 光( $n=2$ )和物种( $n=3$ )作为固定因素的两因素方差分析结果(\*表示  $P<0.05$ )

Table 1 Results of a two-way ANCOVA with light(L)( $n=2$ )and species(P)( $n=3$ )as fixed effects, biomass as covariate

Variable	Light		Species		L×P	
	F	P	F	P	F	P
RGR	19.81	*	30.70	*	7.40	*
SLA	161.31	*	9.09	*	60.34	*
LMR	0.05	0.83	1.54	0.25	11.82	*
RMR	5.13	*	28.85	*	24.43	*
SMR	1.07	0.32	40.99	*	3.04	0.89
LAR	354.81	*	48.52	*	36.89	*

Probability values lower than 0.05 are indicated by \*.

### 3.2 植物的资源捕获能力与其入侵性

比叶面积表明叶组织每单元用于光合作用的表面积(McDowell & Susan, 2002),也是衡量植物资源捕获能力的重要指标(Pattison, 1998)。大多数入侵植物的  $SLA$  值较高(Eva & Rejmánek, 2007; 郑丽等, 2004; Graeme & Andrew, 2008),因此,它是反映植物入侵能力的良好指标(Eva & Rejmánek, 2007)。但也有研究显示有些入侵种的  $SLA$  并不高于甚至低于非入侵种(McDowell & Susan, 2002; 郑丽等, 2004)。我们的研究表明,剑叶金鸡菊在最优资源环境下(全光照)与伴生种比较并未表现更高的  $SLA$ 。 $Am$  表示植物单位重量的光合效率,可以用来反映植物光合能力的大小。Javier 等(2003)认为  $SLA$  结合  $Am$  更能反映植物资源捕获能力,通常植物在一定的  $SLA$  下具有较高的  $Am$  将有利于这种植物与其它物种竞争。全光照下,剑叶金鸡菊和鬼针草、羊蹄的  $SLA$  没有明显差异,但剑叶金鸡菊  $Am$  值高于两种伴生植物,即捕获资源的能力更强,因而生长更强。遮荫条件下,剑叶金鸡菊的  $SLA$  和  $Am$  均低于两种伴生植物,资源竞争能力显著下降,这是剑叶金鸡菊的耐荫能力较弱的主要原因。我们

的结果支持 Javier 的观点, 即 SLA 结合  $Am$  更能反应植物的入侵能力 (Javier 等, 2003)。

### 3.3 剑叶金鸡菊的形态、生长可塑性与入侵能力

通过改变形态特征和生长特性是植物适应不同环境和资源水平的重要策略 (Maherali & DeLucia, 2001; Sharma & Esler, 2008; 蒲高忠等, 2010)。剑

叶金鸡菊的生物量分配特征在不同的光照条件下表现出可塑性变化来适应环境的变化, 例如全光照下剑叶金鸡菊的叶片生物量投入减少 ( $LAR$ 、 $LMR$  降低), 而增加地下生物量投入 ( $RMR$  升高), 这可能与减少水分散失维持植物体水分平衡有关, 在遮荫条件下,  $LMR$ 、 $LAR$ 、 $SMR$  的增加有利于剑叶

表 2 剑叶金鸡菊、鬼针草和羊蹄叶片光合能力比较

Table 2 Leaf photosynthesis capacity different between *C. lanceolata*, *B. bipinnata* and *R. japonicus*

物种 Species	$P_{max}$		$Am$	
	全光 Full light	31%光 Shade	全光 Full light	31%光 Shade
鬼针草 <i>B. bipinnata</i>	11.9±2.0 a	9.2±0.2 a	40.6±6.7 a	41.9±0.8 a
剑叶金鸡菊 <i>C. lanceolata</i>	22.3±1.3 b	7.1±1.8 b	62.0±3.6 b	21.7±1.5 b
羊蹄 <i>R. japonicus</i>	19.4±0.1c	12.3±0.8c	55.4±0.2 b	41.4±2.8 a

同一列具有相同字母差异不显著 ( $P=0.05$ ) In each panel, the same letter are not different at  $P=0.05$

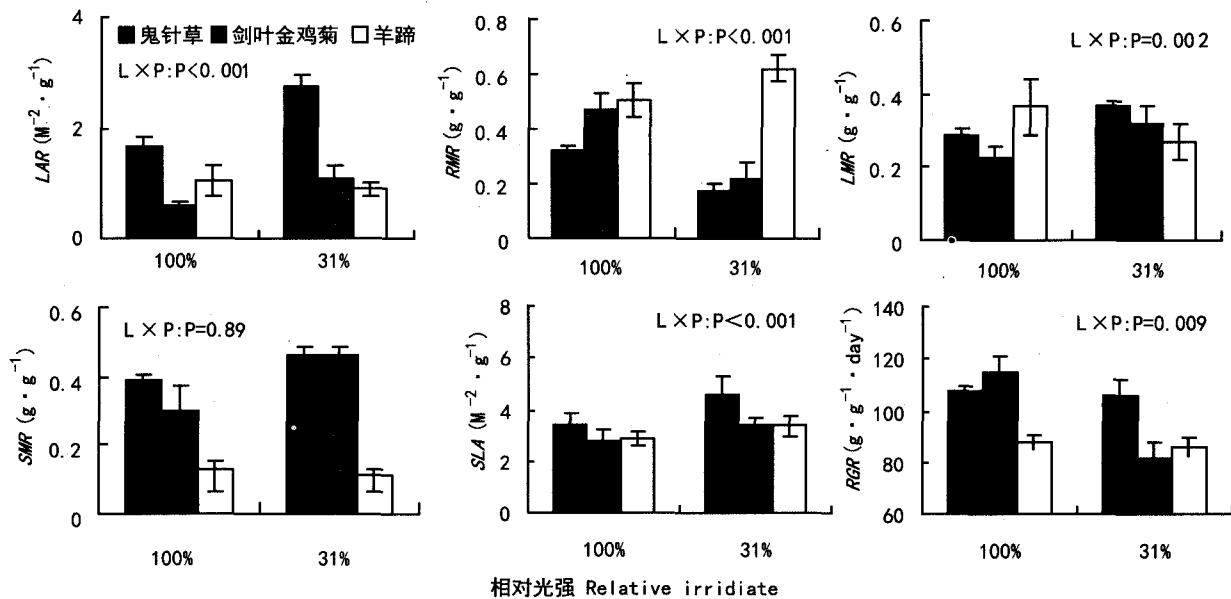


图 1 剑叶金鸡菊、鬼针草和羊蹄的  $LAR$ 、 $RMR$ 、 $LMR$ 、 $SMR$ 、 $SLA$ 、 $RGR$

Fig. 1  $LAR$ 、 $RMR$ 、 $LMR$ 、 $SMR$ 、 $SLA$ 、 $RGR$  reactions of *C. lanceolata*, *B. bipinnata* and *R. japonicus*

叶金鸡菊的捕光能力。物种对环境变化的表型可塑性反应是普遍存在的, 但表型可塑性与植物的入侵能力并非一定成正比, 除非这种可塑性变化可以提高植物的适合度 (Richards 等, 2006; 余香琴等, 2010)。与伴生种相比, 遮荫条件下剑叶金鸡菊形态上的可塑性变化并未提高其适合度。因此, 我们认为表型可塑性变化并不是剑叶金鸡菊入侵的主要机制。Richard 等 (2006) 根据入侵植物在适合生境和逆境下适合度的可塑性反应不同, 将入侵植物分为两种反应类型: 全能型和专能型。前种类型是指入侵植物无论在何种环境下适合度均高于非入侵植物, 生

态位更宽的植物的入侵性强; 而具有后种类型特征的入侵植物只有在适合的生境下才具有更强种群扩散能力。我们的研究表明剑叶金鸡菊属于 master-of-some-trades 类型, 即剑叶金鸡菊在全光生境下适合度比鬼针草和羊蹄更高, 种群扩散能力更强, 荫蔽环境下适合度大大下降, 因此剑叶金鸡菊属于入侵性一般的入侵植物。

## 4 结论

本研究结果表明, 光资源条件显著影响剑叶金

鸡菊入侵能力,光强度下降会降低它的入侵性,只有在高光生境(人为干扰严重的裸地、路旁、废弃地)下剑叶金鸡菊才表现出最优种群扩散能力。因此,通过保护植被、定植高秆植物及减少对环境的干扰等措施能够有效地治理该外来入侵植物。对剑叶金鸡菊而言,生物量分配特征并不能解释其与伴生种比较具更强入侵能力的原因,而高 RGR 及  $Am$  可以部分解释其入侵机制。

### 参 考 文 献:

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in preventing the spread of non-native plants[J]. *Perspect Plant Ecol Evol Sys*, **3**:52-66
- D'Antonio CM, Hughes RF, Vitousek PM. 2001. Factors influencing dynamics of invasive C4 grasses in Hawaiian woodland, role of resource competition and priority effects[J]. *Ecology*, **82**:89-104
- Eva G, Rejmánek M. 2007. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species; phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms[J]. *Am J Bot*, **94**:526-532
- Feng YL, Wang JF, Wei GS. 2007. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels[J]. *Acta Oecol*, **31**:40-47
- Graeme TH, Andrew JD, Gabrielle VS. 2008. Predicting invasiveness in exotic species: Do subtropical native and invasive exotic aquatic plants differ in their growth responses to macronutrients [J] *Divers Distr*, **14**:243-251
- Javier G, Jaume F, Maurici M. 2003. Relationship between maximum leaf photosynthesis, nitrogen content and specific leaf area in Balearic endemic and non-endemic Mediterranean species[J]. *Ann Bot*, **92**:215-222
- Maherali H, DeLucia EH. 2001. Influence of climate driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine[J]. *Oecologia*, **129**:481-489
- Maskell LC, Firbank LG, Thompson K, et al. 2006. Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats[J]. *J Ecol*, **94**:1 052-1 060
- McDowell SCL, Susan CL. 2002. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus*(Rosaceae)[J]. *Am J Bot*, **89**:1 431-1 438
- Muth N, Pigliucci M. 2006. Traits of invasives reconsidered: phenotypic comparisons of introduced invasive and introduced noninvasive plant species within two closely related clades[J]. *Am J Bot*, **93**:188-196
- Parker IM, Rodriguez J, Loik ME. 2003. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions; local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*[J]. *Cons Biol*, **17**:59-72
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A. 1998. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rain-forest species[J]. *Oecologia*, **117**:449-459
- Poorter L. 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits[J]. *Functional Ecology*, **13**:396-410
- Pu GZ(蒲高忠), Tang SC(唐赛春), Pan YM(潘玉梅), et al. 2010. Phenotypic plasticity and modular biomass of invasive *Parthenium hysterophorus* in different habitats in South China (入侵植物橡胶菊在不同生境下表型可塑性和构件生物量)[J]. *Guihaia*(广西植物), **30**(5):641-646
- Pyšek P, Richardson D M. 2007. Trait associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand Biological invasions[J]. *Ecol stud*, **193**:97-126
- Richards AJ, Bossdorf O, Muth NZ, et al. 2006. Jack of all trades, master of some On the role of phenotypic plasticity in plant invasions[J]. *Ecol Lett*, **9**:981-993
- Sharma GP, Esler KJ. 2008. Phenotypic plasticity among *Echium plantagineum* populations in different habitats of Western Cape, South Africa[J]. *South Afr J Bot*, **74**:746-749
- Standish RJ, Robertson AW, Williams PA. 2001. The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration[J]. *J Appl Ecol*, **38**:1 253-1 263
- Wan HL(万慧林), Feng ZW(冯宗炜), Pang HD(庞宏东). 2008. On the exotic in Lushan, Jiangxi Province, China(庐山外来植物物种)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **28**(1):103-110
- Wilsey BJ, Polley HW. 2006. Aboveground productivity and root-shoot allocation differ between native and introduced grass species[J]. *Oecologia*, **150**:300-309
- Xu HG(徐海根), Qiang SH(强胜). 2004. Catalog of Exotic Species in China(中国外来物种编目)[M]. Beijing: China Environmental Science Press(北京:中国环境科学出版社), pp144
- Xu Y(许媛), Sun J(孙进), Wang J(王军)等. 2009. Influences of *Coreopsis lanceolata* on plant community diversity in Qingdao (剑叶金鸡菊对植物群落结构的影响)[J]. *Trans Oceanol Limnol*(海洋湖沼通报), **2**:73-78
- Yu XQ(余香琴), Feng YL(冯玉龙), Li QM(李巧明). 2010. Review of research advances and prospects of invasive *Chromolaena odorata* (外来入侵植物飞机草的研究进展与展望)[J]. *Chin J Plant Ecol*(植物生态学报), **34**(5):591-600
- Zheng L(郑丽), Feng YL(冯玉龙). 2004. The effects of eco-physiological traits on carbon gain in invasive plants(入侵植物的生理生态特性对碳积累的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **15**:1 373-1 377