

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2019.03.011

河北地区入侵植物黄顶菊与本地种苍耳 光合特性比较

贾璇¹, 皇甫超河^{1,2*}
¹安徽大学资源与环境工程学院, 安徽 合肥 230031; ²农业部环境保护科研监测所, 天津 300191

摘要:【目的】了解河北3个不同地区(邯郸、衡水和沧州)菊科入侵植物黄顶菊和其本地伴生植物苍耳光合特性的差异,探讨黄顶菊与本地种对环境光强变化产生的响应机制,综合分析入侵植物的光合特性及其与叶片特性之间的相关性。【方法】采用Li-6400便携式光合测定仪测定黄顶菊和苍耳叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度等指标,并比较分析入侵植物与本地种光合特性及叶片特性的差异。【结果】3个地区的2种植物光饱和点均高于1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,且邯郸和衡水地区的黄顶菊光饱和点显著高于本地种苍耳达221.8%、122.9%;3个地区黄顶菊的光补偿点显著低于苍耳,而最大净光合效率则显著高于苍耳,但叶绿素含量差异并不显著;除邯郸地区外,黄顶菊的比叶面积、光合氮利用效率均要显著高于苍耳,各地区黄顶菊的叶片氮含量、叶片磷含量、光合能量利用效率均显著高于本地种。相关分析表明,叶片最大净光合速率与叶片建成成本、叶片氮含量、叶片磷含量、光合能量利用效率以及光合氮利用效率显著正相关($P<0.05$);比叶面积与光合能量利用效率呈显著正相关($P<0.05$),与光合氮利用效率呈极显著正相关($P<0.01$)。【结论】黄顶菊在同一环境条件下比苍耳有着更高的光合速率、光合能量利用效率以及光合氮利用效率,成为其具备高入侵性的生理基础。

关键词: 菊科入侵植物; 叶片特性; 最大净光合速率; 光合特性; 相关分析

Comparison of photosynthetic characteristics between Asteraceae invasive *Flaveria bidentis* and co-occurring native species in Hebei Province

JIA Xuan¹, HUANGFU Chaohe^{1,2*}
¹School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei, Anhui 230031, China;
²Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China

Abstract: 【Aim】 To elucidate photosynthesis-related traits in invasiveness of the invasive plant *Flaveria bidentis*, we compared the difference in these traits between this invader and a co-occurring dominant native plant *Xanthium sibiricum* from three different areas in Hebei Province. 【Method】 Key photosynthesis-related traits, including net photosynthetic rate, transpiration rate and stomatal conductance, were determined in the leaves of *F. bidentis* and *X. sibiricum* under different light intensity under field conditions. 【Result】 The light saturation point (LSP) of the two species from three areas were all higher than 1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and the LSP of *F. bidentis* was significantly higher than that of native species in Handan and Hengshui by 221.8% and 122.9%, respectively. Moreover, *F. bidentis* also had a significant lower light compensation point than *X. sibiricum* in all three areas. As a result, the maximum net photosynthetic (P_{max}) of *F. bidentis* in three areas was significantly higher than that of *X. sibiricum* by 42.8%, 221.8%, and 122.9%, respectively. There was no difference in chlorophyll content between invasive and native plants in three areas, and *F. bidentis* operated lower apparent quantum yield than native species did. The invasive plants generally had higher specific leaf area (SLA), photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE), leaf nitrogen content (N_{mass}), leaf phosphorus content (P_{mass}), photosynthetic energy utilization efficiency (PEUE) than the co-occurring native, and significant differences in these traits were detected in Hengshui and Cangzhou. Correlation analysis indicated that the plants P_{max} was positively correlated with blade construction cost (CC_{mass}), N_{mass} , P_{mass} , PEUE and PNUE; leaf SLA was positively correlated with PEUE and PNUE. 【Conclusion】 Under the same

environmental conditions, *F. bidentis* has higher photosynthetic rate, PEUE and PNUE than native *X. sibiricum*, potentially contributing to its invasion success in these areas.

Key words: Asteraceae invasive plants; leaf traits; maximum net photosynthetic rate; gas exchange characteristics; correlation analysis

生物入侵是目前威胁全球生态环境和经济发展的全球性问题之一。入侵植物自身的生理特性对于其种群的入侵、生存和扩展至关重要(张晓亚等,2015)。入侵植物相对于本地植物通常具有更高的叶片 N 含量(N_{mass}),比叶面积(specific leaf area, SLA)和光饱和速率(P_{max})越高, N_{mass} 就越高,有助于提高入侵植物生物量,从而获得相对于本地植物更高的竞争优势。Feng *et al.* (2007)的“N 分配的进化假说”认为入侵植物的入侵机制与植物的光合作用有很大关系,相对于原产地种群,入侵到中国的入侵种群有着较高的光合氮利用效率(photo-synthetic nitrogen use efficiency, PNUE)、光合能量利用效率(photosynthetic energy use efficiency, PEUE)以及更高的能量利用返还策略(a quicker return energy-use strategy)。另外,入侵植物增加了对光合机制的 N 分配,减少了对细胞壁等防御结构的 N 分配,导致光饱和速率的增加,可能也增加了 PEUE 等(Liu *et al.*, 2017)。在我国现有的入侵植物中菊科植物所占的种数最多,我国已经确定的 230 种入侵植物中有 59 种隶属于菊科(罗雪晶等,2017)。由于具有相同的进化历史和生长策略,开展同科属近缘入侵种和土著种比较研究有助于解释入侵物种快速扩散的生理生态学机制(John & John, 2011)。

黄顶菊 *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze 属菊科黄顶菊属,一年生草本植物,原产于南美洲,分布在西印度群岛、墨西哥和美国的南部,后来又传播到欧洲的英国、法国,澳大利亚,非洲的埃及和南非以及亚洲的日本等地(刘全儒,2005)。黄顶菊于 2001 年在我国天津南开和河北衡水市首次被发现,传入年份及传入途径不清楚(皇甫超河等,2009)。黄顶菊入侵我国后,凭借其旺盛的繁殖能力和广泛的适应性迅速得到传播,并通过与本地物种的竞争或占据本地物种的生态位来排挤本地植物,降低入侵地物种多样性和生态系统的功能(刘宁,2013)。目前,小飞蓬 *Conyza canadensis* (L.) Cronq(王晓红和纪明山,2013)、少花蔊菜 *Cenchrus pauciflorus* Benth(王坤芳等,2016)、马缨丹 *Lantana camara* L.

(朱慧和马瑞君,2009)与其伴生物种的光合特性均有报道,研究认为,入侵种有较高的光合速率和物质积累能力以及较高的生产力。皇甫超河等(2009)初步研究了黄顶菊及其 4 种伴生杂草的光合特性。前人的研究均在人工种植条件下开展,缺乏在自然生境下入侵种与本土近缘物种光合特性的报道,且关于黄顶菊对外部光强环境响应模式尚无研究。基于此,本文推测黄顶菊能够在河北地区成功入侵与其光合特性有重要关系,黄顶菊相对本地种具有较高的气体交换参数、光合能量利用效率等,从而具有对环境资源的利用效率更高、捕获能力与利用能力更高等特点。本研究选取河北邯郸、衡水和沧州地区黄顶菊的典型重发生区,以共生的菊科本地植物苍耳 *Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder 为对照,测定二者相关光合参数,比较分析二者的光合特性及叶片特性之间几种重要指标的差异。苍耳亦为菊科一年生草本植物,在黄顶菊入侵区是具有代表性的土著共生种(屠臣阳等,2013)。因此,探讨二者对光强变化的响应模式和揭示黄顶菊环境适应性的生理生态学机制具有重要参考价值。

1 材料与方法

1.1 材料

分别于 2014 年 9 月 7、8、9 日在河北 3 个地区进行数据测定和样品采集。所选生境均为黄顶菊和苍耳混生,其他伴生植物包括灰绿藜 *Chenopodium glaucum* L.、反枝苋 *Amaranthus retroflexus* L.、狗尾草 *Setaria viridis* (L.) Beauv. 等。

在河北省邯郸市永年县临洺关镇洺河滩(36°47'51"N, 114°28'48"E,海拔 60 m)进行邯郸地区的植物数据测定和采样,此地为黄顶菊重发生区。此区域有比较典型的暖温带半湿润大陆性季风气候,日照充足,四季分明,春季干旱少雨,夏季炎热多雨,秋季温和凉爽,冬季寒冷干燥。年平均温度 13.5 °C,全年无霜期 200 d,年均日照时数 2557 h。土壤理化性质为:土壤 pH 值 7.61,有机质 14.66 g · kg⁻¹,全 N 1.63 g · kg⁻¹,全 P 0.70 g · kg⁻¹,土壤

类型为盐渍土。

在河北省衡水市衡水湖畔(37°33′29″N, 115°34′49″E, 海拔 20 m)进行衡水地区的数据测定和植物采样,此地区为黄顶菊重发生区。此区域冷暖干湿差异较大,属于暖温半干旱型大陆性季风气候。年平均温度 13.0 ℃,年平均降水量 518.9 mm,年平均日照时数 2197 h,四季分明。土壤理化性质为:土壤 pH 值 8.30,有机质 6.92 g · kg⁻¹,全 N 0.78 g · kg⁻¹,全 P 0.60 g · kg⁻¹,土壤类型为潮土。

在河北省沧州市献县陌南村边(38°15′2″N, 115°58′17″E, 海拔 10 m)进行沧州地区的数据测定和植物采样,同样为黄顶菊重发生区。该区气候特点是四季分明,光照充足,属于暖温带大陆季风气候,年平均温度 12.5 ℃,年平均降水 581 mm。年积温 4785 ℃,无霜期 181 d。土壤理化性质为:土壤 pH 值 8.31,有机质 10.42 g · kg⁻¹,全 N 1.10 g · kg⁻¹,全 P 0.58 g · kg⁻¹,土壤类型为盐渍土。

1.2 方法

在邯郸、衡水、沧州 3 个试验区域都以苍耳和黄顶菊分别随机设置一个面积为 10 m×10 m 的试验区组,同一采样时间,在各地设置的区组内设置 5 个 1 m×1 m 的小样方,此 5 个样方必须均匀分布在每个区组内部;同时在这 5 个小样方内随机抽取 10 株生长较好并且大小、长势均高度一致的具有代表性的植株,在此 10 株植株上分别采集 30 片健康完整且大小、颜色相一致的成熟叶片。2 种植物均采用一致的取样方法,并且在各地区各试验区组内的 5 个小样方中 2 种样品的采集都设置 5 次的重复采样。采样的同时将采样植物根围 0~10 cm 的土壤用土壤采样器进行采集,保存好带回实验室之后进行土壤的物理化学性质分析。采用 Li-3100A 叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)测定样品的叶片面积,然后将叶片放在冰盒中进行低温保存,用于测定叶片中的叶绿素含量以及叶片 N、P 含量等理化指标。

光合—光强(Pn-PAR)响应测定:在样方中选取处于营养生长期生长状况良好的植株,选取完全展开、生长成熟的叶片,用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定叶片的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)等指标(吴彦琼和胡玉佳,2004)。由于

河北 3 个地区的年光辐射量在 1630~1860 kw · h · m⁻¹范围内,因此本研究将有效光合辐射梯度分别设置为 2000、1500、1000、800、500、300、100、50 和 0 μmol · m⁻² · s⁻¹,利用自动测量程序分别进行光合—光强响应的测定(朱慧和马瑞君,2009)。测定时室温均设置为 25 ℃,CO₂ 浓度控制在 400 μmol · mol⁻¹,测定时保持叶片自然生长角度不变,重复 3 次,每区组叶片测定重复 5 次,最终结果以测定结果的平均值为准。

叶绿素含量的测定:用去离子水清洗采取的叶片,清洗过后的叶片再用打孔器取片之后切成细长丝状,用 80%的丙酮浸叶片至其完全变为白色后取出,分别在波长为 663、645 nm 处读取光密度(记为 $D_{663\text{ nm}}$ 、 $D_{645\text{ nm}}$)。

叶片元素含量的测定:植物样品于 105 ℃下杀青 30 min,然后在 65 ℃下烘干直到其质量不再发生变化,将烘干后的植物叶片粉碎过筛,混合均匀后保存备用。分别用开氏消煮法和钼锑抗比色法测定植物叶片的全 N 和全 P(顾大形等,2011; 鲁如坤,2000; Sparks *et al.*, 1996)。

叶片灰分含量的测定:将叶片放在马弗炉中,在 500 ℃下灼烧 6 h 后,称量剩余残渣重量并记录。干重热值的测定采用氧弹式热量计(HWR-15E, 上海上立检测仪器厂);取 0.5 g 植物样品粉末,将样品完全燃烧同时测定热值,5 个重复,以其平均值作为最终测定的干重热值(Williams *et al.*, 1987)。

将带回实验室的土壤样品自然风干后,去除土壤之外的杂物后进行研磨,研磨充分后分别过孔径为 0.149 和 0.841 mm 的孔筛,将过筛后保留的土壤采用水合热重铬酸钾氧化—比色法进行有机碳测定;土壤中的 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 采用流动注射分析仪(QC8000, Lachat, USA)测定;土壤中全 N 和全 P 的测定与上述叶片全 N 和全 P 的测定方法相同。

1.3 数据处理

参考魏子上等(2017)的数据处理方法,光合—光强响应曲线采用直角双曲线修正模型进行拟合(叶子飘和于强,2008; Ye, 2007): $P_n = \alpha I(1 - \beta I) / (1 + \gamma I) - R_d$ 。式中: P_n 为净光合速率(μmol · m⁻² · s⁻¹); I 为光合有效辐射(μmol · m⁻² · s⁻¹); α 为表观量子效率; β 和 γ 为系数; R_d 为暗呼吸速率(mg · h⁻¹ · g⁻¹)。

水分利用率(water use efficiency, WUE)(高丽

等, 2009): $P_r = P_n + T_r$, $WUE = P_r / T_r$ 。式中: P_r 为光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); T_r 为蒸腾速率 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

叶绿素含量 (舒展等, 2010): $\rho(\text{Chla}) = 12.7 D_{665 \text{ nm}} - 2.69 D_{645 \text{ nm}}$, $\rho(\text{Chlb}) = 22.9 D_{645 \text{ nm}} - 4.68 D_{663 \text{ nm}}$, $\rho(\text{Chl}) = \rho(\text{Chla}) + \rho(\text{Chlb})$ 。式中: $\rho(\text{Chla})$ 为叶绿素 a 的含量 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); $\rho(\text{Chlb})$ 为叶绿素 b 的含量 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); $\rho(\text{Chl})$ 为叶绿素总含量 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)。

叶片灰分含量: $H_c = CV / (1 - A_{sh})$, $CC_{\text{mass}} = [(0.06968 H_c - 0.065) \times 1 - A_{sh}] + 7.5 (k \times \text{ON} / 14.0067) / E_c$ (屠臣阳等, 2013; Williams *et al.*, 1987)。式中: H_c 为去灰分热值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$); A_{sh} 为灰分含量 (%); CV 为干重热值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$); CC_{mass} 为叶片单位质量建成成本 ($\text{gglucose} \cdot \text{g}^{-1}$); ON 为有机 N 含量 (%); E_c 为生长效率。不同植物的平均叶片生长效率为 0.87 (Penning *et al.*, 1974)。

叶片比叶面积: $\text{SLA} = \text{ULA} / \text{DW}$, $H_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA}$, $CC_{\text{area}} = CC_{\text{mass}} / \text{SLA}$, $\text{PEUE} = P_{\text{nmax}} / CC_{\text{area}}$ (Funk & Vitousek, 2007), $\text{PNUE} = P_{\text{nmax}} / N_{\text{area}}$ (Field & Mooney, 1986)。式中: SLA 为叶片比叶面积 ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); ULA 为单位叶片面积 (cm^2); DW 为叶片干质量 (g); CC_{area} 为叶片单位面积建成成本 ($\text{gglucose} \cdot \text{m}^{-2}$); N_{mass} 为叶片单位质量 N 含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); N_{area} 为叶片单位面积 N 含量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$); PEUE 为光合能量利用效率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{gglucose}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$); PNUE 为光合氮利用效率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)。

以上所有数据采用 SPSS 16.0 和 Excel 2007 进行统计分析, 用 Origin 8.0 进行图形制作。用 Pearson 相关系数分析法进行相关性分析, 并进行双尾显著性检验。叶片特性指标的比较中得到的数据为配对 t 检验的结果。采用单因素方差分析法进行 2 个物种间均值的方差分析, 并且采用最小显著差数法对实验结果进行差异显著性比较 ($P=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 河北 3 个地区黄顶菊与苍耳对有效光合辐射的响应

2.1.1 邯郸地区黄顶菊与苍耳对有效光合辐射的响应 邯郸地区的 2 种植物随着有效光合辐射的增加, 其 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 均呈增加趋势, 且除 T_r 之外, 黄顶菊气体交换参数的最大值显然高于苍

耳, 而苍耳的 T_r 曲线上升趋势要高于黄顶菊; 但在有效光合辐射大于 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 苍耳的 G_s 、 T_r 和 WUE 趋于一个稳定值, 并没有继续随着有效光合辐射的增强而增加; 而黄顶菊的 P_n 、 T_r 和 WUE 在有效光合辐射达到 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时依然有持续增加的现象 (图 1)。

2.1.2 衡水地区黄顶菊与苍耳对有效光合辐射的响应 衡水地区的 2 种菊科植物随着有效光合辐射的增加, 其 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 均表现为增加的趋势, 同时黄顶菊的各项指标在同样的有效光合辐射下均明显大于苍耳, 且 P_n 差异最为显著; 当有效光合辐射到达约 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 除 T_r 之外, 随着有效光辐射的继续增强, 苍耳的 P_n 、 G_s 和 WUE 也呈现了与邯郸地区相同的趋势, 即趋于一个稳定值 (图 2)。

2.1.3 沧州地区黄顶菊与苍耳对有效光合辐射的响应 沧州地区的 2 种植物随着有效光合辐射的增加, 其 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 也均呈增加趋势, 且苍耳的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 曲线趋势和衡水地区相同; 两者的 G_s 差异显著, 黄顶菊有着较高的 G_s 、 T_r 曲线趋势却近似一条直线, 与前 2 个地区不大相同, 说明此时黄顶菊的蒸腾速率较高, 推测可能是因为测定外界温度过高引起的 (图 3)。

如图所示, 3 个地区黄顶菊和苍耳的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 虽然都随着有效光辐射的增加而增高, 但黄顶菊的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 在同一有效光辐射的条件下始终大于苍耳。除邯郸地区的 T_r -PAR 曲线之外, 河北 3 个地区黄顶菊的气体交换参数 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 随有效光合辐射的增加幅度要高于苍耳。由此可见, 黄顶菊的气体交换参数高于苍耳。

2.1.4 3 个地区 2 种植物的光合响应参数 采用直角双曲线修正模型计算出河北 3 个地区中黄顶菊和苍耳的光合响应参数 (表 1)。邯郸和衡水地区的黄顶菊光饱和点 (light saturation point, LSP) 均显著高于苍耳; 这 2 种菊科植物的 LSP 均大于 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。3 个地区黄顶菊的光补偿点 (light compensation point, LCP) 均显著低于苍耳, 除衡水地区外, 其他 2 个地区的黄顶菊的表观量子效率 (apparent quantum yield, AQY) 也均显著低于苍耳; 3 个地区黄顶菊的 P_{nmax} 均显著高于苍耳, 分别高出各自本地种的 42.8%、221.8% 和 122.9%。

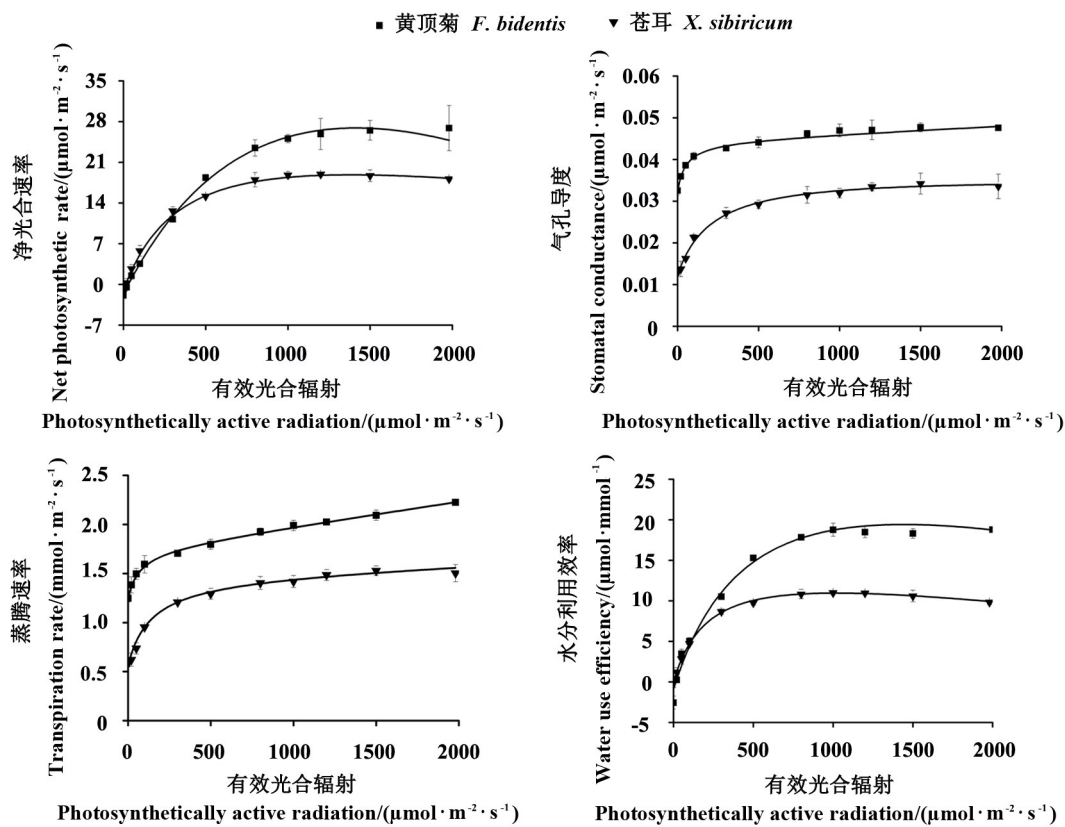


图1 邯郸地区2种植物光合—光响应曲线的比较
Fig.1 Comparison of P_n -PAR curve of *F. bidentis* and *X. sibiricum* in Handan

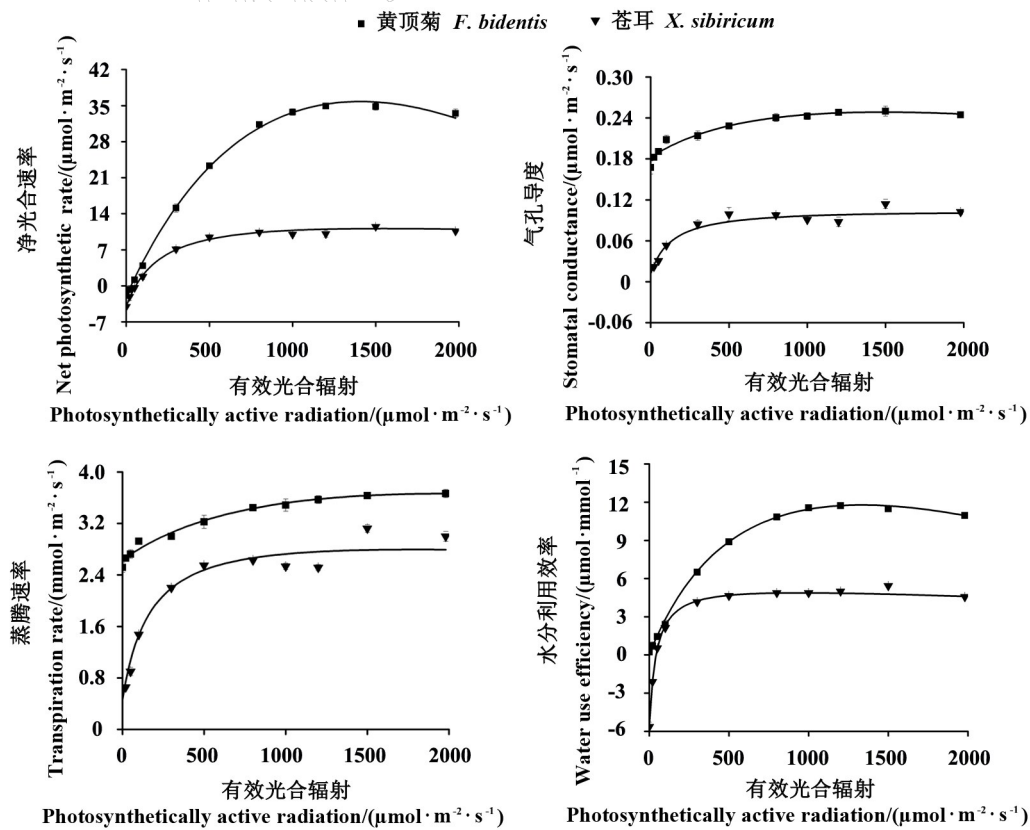


图2 衡水地区2种植物光合—光响应曲线的比较
Fig.2 Comparison of P_n -PAR curve of *F. bidentis* and *X. sibiricum* in Hengshui

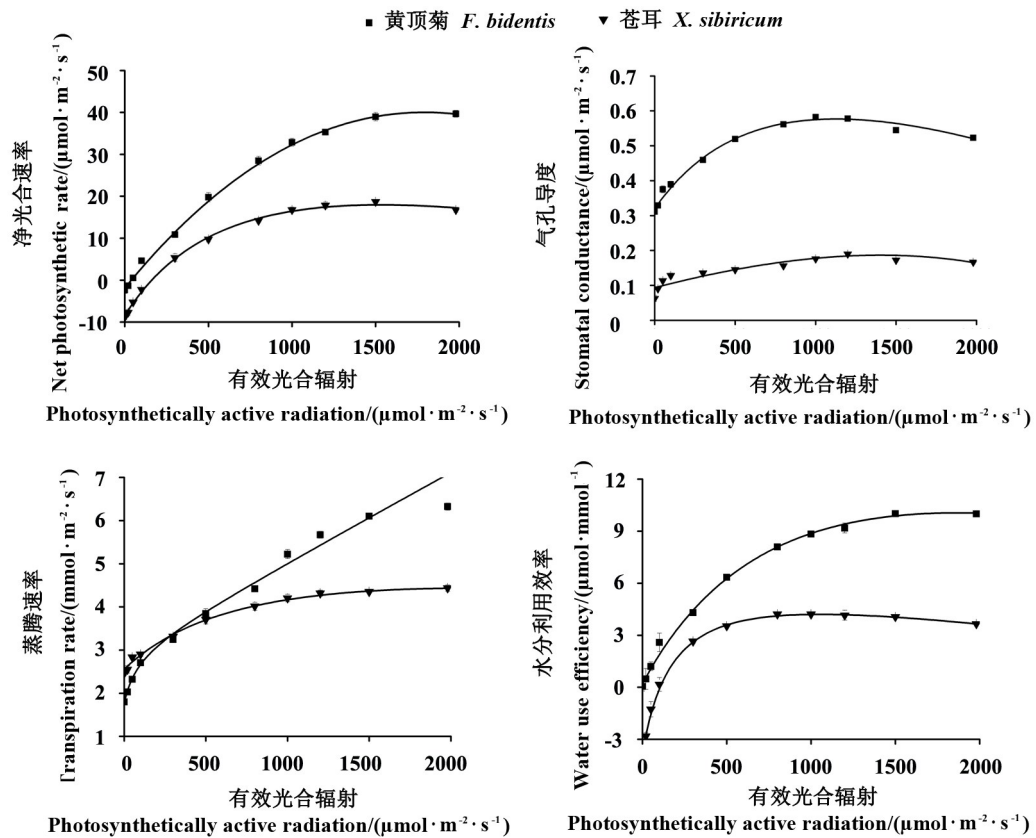


图 3 沧州地区 2 种植物光合—光响应曲线的比较
Fig.3 Comparison of P_n -PAR curve of *F. bidensis* and *X. sibiricum* in Cangzhou

表 1 河北 3 个地区黄顶菊与苍耳的光合响应特征参数

Table 1 Photosynthetic parameters of *F. bidensis* and *X. sibiricum* in three areas in Hebei Province

地点 Location	种 Species	光饱和点 LSP / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY	最大净光合速率 P_{max} / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
邯郸 Handan	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	1422.83±3.39c	31.52±1.11e	0.06±0.04×10 ⁻¹ d	26.91±0.93c
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	1381.67±23.02d	48.24±1.73c	0.08±0.05×10 ⁻¹ b	18.85±1.02d
衡水 Hengshui	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	1405.63±3.53c	28.25±1.65f	0.07±0.03×10 ⁻¹ c	35.79±0.46b
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	1381.67±23.02d	56.36±2.13b	0.09±0.03×10 ⁻¹ a	11.12±1.16e
沧州 Cangzhou	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	1783.75±5.16a	39.28±0.64d	0.05±0.04×10 ⁻¹ e	40.03±0.86a
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	1538.27±13.49b	62.32±1.51a	0.06±0.02d	17.96±0.75d

同列数据 (平均值±标准误)后不同小写字母者表示在 5%水平上差异显著。
The data (means±SD) in the same column with the different letters indicate significant differences at 5% level.

2.2 黄顶菊与苍耳叶片特性指标的比较

对 3 个地区的黄顶菊及其苍耳的叶片特性指标进行测定(表 2),3 个地区的人侵植物黄顶菊和苍耳叶绿素含量差异不显著;除邯郸之外,其他 2 个地区黄顶菊的 SLA、PNUE 均要显著高于苍耳($P<0.05$),且 3 个地区黄顶菊的 N_{mass} 、 P_{mass} 、PEUE 均显著高于苍耳($P<0.05$)。

2.3 黄顶菊与苍耳最大净光合速率与叶片特性指标的相关性分析

对 3 个地区 2 种植物的气体交换参数和叶片特性指标进行相关性分析(表 3),结果表明,植物

P_{nmax} 与叶片 CC_{mass} 呈显著正相关($P<0.05$),与 N_{mass} 、 P_{mass} 、PEUE、PNUE 呈极显著正相关($P<0.01$); N_{mass} 与 SLA、 CC_{mass} 、 P_{mass} 呈极显著正相关($P<0.01$);SLA 与 PEUE 呈显著正相关($P<0.05$),与 PNUE 呈极显著正相关($P<0.01$)。

3 讨论

分析河北 3 个地区的黄顶菊和苍耳对有效光辐射的响应,发现 3 个地区的黄顶菊的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用率均大于苍耳,气孔不但是 CO_2 进出的通道,也控制 O_2 和水蒸汽的扩散。所以,植物气孔的开闭不仅与植物的光合

作用有关,也影响植物的呼吸作用和蒸腾作用(陈新微等,2016)。相对于苍耳,黄顶菊较高的气孔导度表明在相同的日照环境条件下,黄顶菊能够固定更多的CO₂,具有更高的光合利用效率。且随着有效光辐射的增加,黄顶菊的净光合速率、蒸腾速率和水分利用率均增长。而当有效光辐射到达一定

数值后,苍耳的净光合速率、蒸腾速率和水分利用率逐渐趋于平缓,未继续上升。本研究显示,河北3个地区的黄顶菊的LSP均大于苍耳,且 P_{nmax} 也显著高于苍耳。因此,黄顶菊对于高的光照强度具有更强的适应性,这可能是其能够在河北地区成功入侵的原因之一。

表2 河北3个地区2种植物叶片特性的比较
Table 2 Comparison of leaf traits of *F. bidensis* and *X. sibiricum* in three areas in Hebei Province

地点 Locatin	种 Species	叶绿素含量 Chlorophyll content/ (mg · g ⁻¹)	比叶面积 SLA/ (cm ² · g ⁻¹)	叶片 N 含量 N_{mass} / (mg · g ⁻¹)	叶片 P 含量 P_{mass} / (mg · g ⁻¹)	叶片建成成本 CC_{mass} / (gglucose · g ⁻¹)
邯郸 Handan	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	0.22±0.07×10 ⁻¹ a	218.07±7.15ab	37.92±2.41a	3.38±0.13a	1.44±0.03c
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	0.23±0.05a	229.44±5.64a	26.09±3.09bc	2.74±0.30b	2.54±0.43a
衡水 Hengshui	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	0.17±0.018a	214.88±5.26b	29.61±3.79b	2.67±0.47b	1.67±0.06bc
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	0.19±0.03a	164.47±3.81d	25.98±2.24bc	2.01±0.10c	2.06±0.10b
沧州 Cangzhou	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	0.21±0.14a	192.14±6.43c	38.29±1.62a	3.73±0.12a	1.54±0.09c
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	0.19±0.07a	124.39±10.79e	24.01±0.94c	1.59±0.17c	2.06±0.20b

地点 Locatin	种 Species	灰分浓度 Ash content/ %	去灰分热值 H_c / (kJ · g ⁻¹)	光合能量利用效率 PEUE/ (μmol · gglucose ⁻¹ · s ⁻¹)	光合 N 利用效率 PNUE/ (μmol · g ⁻¹ · s ⁻¹)
邯郸 Handan	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	21.22±1.76a	12.61±0.69bc	0.41±0.01b	15.52±1.15c
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	13.82±0.59d	15.03±1.69ab	0.17±0.034c	16.76±2.62bc
衡水 Hengshui	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	17.47±0.08c	13.88±0.27bc	0.45±0.02b	26.28±3.58a
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	6.91±0.17e	16.77±0.82a	0.089±0.01d	7.05±0.63d
沧州 Cangzhou	黄顶菊 <i>F. bidensis</i>	19.65±0.50b	11.93±0.81c	0.50±0.05a	20.09±0.36b
	苍耳 <i>X. sibiricum</i>	19.34±0.21b	14.24±2.52bc	0.11±0.02d	9.33±0.12d

同列数据(平均值±标准误)后不同小写字母者表示在5%水平上差异显著。
The data (means±SD) in the same column with the different letters mean significant differences at 5% level.

表3 2种植物 P_{nmax} 与叶片特性指标之间的相关性
Table 3 Correlation coefficient among P_{nmax} and leaf characteristics of *F. bidensis* and *X. sibiricum*

项目 Item	相关系数 Correlation coefficient						
	最大净 光合速率 P_{nmax}	比叶面积 SLA	叶片建成成本 CC_{mass}	叶片 P 含量 P_{mass}	叶片 N 含量 N_{mass}	光合能量 利用效率 PEUE	光合 N 利用效率 PNUE
光合 N 利用效率 PNUE	0.83 **	0.66 **	0.35	0.52 *	0.81 **	0.79 **	1.00
光合能量利用效率 PEUE	0.96 **	0.54 *	0.69 **	0.82 **	0.34	1.00	
叶片 N 含量 N_{mass}	0.69 **	0.66 **	0.75 **	0.90 **	1.00		
叶片 P 含量 P_{mass}	0.72 **	0.42	0.59 *	1.00			
叶片建成成本 CC_{mass}	0.55 *	0.34	1.00				
比叶面积 SLA	0.41	1.00					
最大净光合速率 P_{nmax}	1.00						

* 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$).
* indicates significant correlation ($P<0.05$), ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$).

N 可以提高植物对 C 的同化效率,提高其光合作用能力。高 N 能够增加植物光合过程中的最大羧化和电子传递速率、增大 P_{nmax} ,从而提高对光合有效辐射的利用和适应能力。N 也是构成蛋白质的主要成分,对茎叶生长、果实发育起重要作用,尤其在结果期,植物对 N 的吸收达到高峰。因此,高

N 能够为自身提供竞争优势。本研究中,除邯郸地区之外,其他2个地区黄顶菊的PNUE显著高于苍耳,3个地区黄顶菊的 N_{mass} 显著高于本地种,表明黄顶菊对于N的利用能力高于苍耳,具有较高的光合N利用效率。 CC_{mass} 是衡量植物叶片建成所需能量的重要指标,入侵植物较低的 CC_{mass} 可能会增加

其竞争优势(屠臣阳等,2013)。本研究中,河北 3 个地区的黄顶菊的 CC_{mass} 均低于苍耳,体现了黄顶菊更高的能量利用策略。而 SLA 较高的植物能将更多的 N 分配到光合作用中,进而影响植株的相对生长速率、 CC_{mass} 和 P_{nmass} 等(Callaway *et al.*, 2004)。研究表明,黄顶菊能够凭借较高的 SLA 和较低的 CC_{mass} ,将 N 更多地分配到光合作用中去,从而提高其光合 N 利用效率,这也是黄顶菊能够成功入侵的重要原因。

综合以上分析,在河北地区,相比本地种苍耳,黄顶菊均有着较高的光合特性和能量利用指标,在同一环境条件下,黄顶菊有着更高的光合速率、PEUE 以及 PUNE,及更高的光捕获能力和利用能力,对高的光照强度具有强的适应性,因而能迅速在河北地区侵占本地物种资源与生境成功入侵。研究表明,土壤中 N 的增加能够提高入侵植物三叶鬼针草 *Bidens pilosa* L. 的相对生长速率(潘玉梅等, 2012)。将来需要进一步开展 N 肥添加实验,探讨黄顶菊高的光合 N 利用效率与土壤中的 N 水平的关系。

参考文献

陈新微,李慧燕,刘红梅,杨殿林,皇甫超河,2016. 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较. 生态学报, 36(18): 5732-5740.

高丽,杨劼,刘瑞香,2009. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 生态学报, 29(11): 6025-6034.

顾大彤,陈双林,黄玉清,2011. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响. 植物生态学报, 35(12): 1219-1225.

皇甫超河,王志勇,杨殿林,2009. 外来入侵种黄顶菊及其伴生植物光合特性初步研究. 西北植物学报, 29(4): 781-788.

刘宁,2013. 黄顶菊入侵对不同生境土壤动物群落的影响. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学.

刘全儒,2005. 中国菊科植物一新归化属——黄菊属. 植物分类学报, 43(2): 178-180.

鲁如坤,2000. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社.

罗雪晶,石青,贾月月,张凤娟,2017. 3 种菊科入侵植物不同生长时期的土壤酶活性和养分变化. 生物安全学报, 26(4): 293-300.

潘玉梅,唐赛春,韦春强,刘明超,2012. 三叶鬼针草生长

特征对土壤氮素水平的响应. 杂草学报, 30(1): 11-16.

舒展,张晓素,陈娟,陈根云,许大全,2010. 叶绿素含量测定的简化. 植物生理学通讯, 46(4): 399-402.

屠臣阳,皇甫超河,姜娜,高尚宾,杨殿林,2013. 入侵植物黄顶菊与 5 种共生植物叶片建成成本的比较. 生态学杂志, 32(11): 2985-2991.

王晓红,纪明山,2013. 入侵植物小飞蓬及其伴生植物的光合特性. 应用生态学报, 24(1): 71-77.

魏子上,陈新微,杨殿林,皇甫超河,2017. 辽宁地区两种菊科入侵植物与本地植物光合特性比较. 中国生态农业学报, 25(7): 975-982.

吴彦琼,胡玉佳,2004. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性. 生态学报, 24(10): 2334-2339.

叶子飘,于强,2008. 光合作用光响应模型的比较. 植物生态学报, 32(6): 1356-1361.

张晓亚,陈凤敏,陈雪,闫静,殷吉林,张凤娟,2015. 施肥与竞争生长对入侵植物黄顶菊和本地植物光合特性的影响. 生物安全学报, 24(3): 219-224.

朱慧,马瑞君,2009. 入侵植物马缨丹(*Lantana camara*)及其伴生种的光合特性. 生态学报, 29(5): 2701-2709.

FENG Y L, AUKE H, SUSAN K E, 2007. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, 153(3): 501-510.

FIELD C, MOONEY H A, 1986. *The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants*. Cambridge: Cambridge University Press.

FUNK J L, VITOUSEK P M, 2007. Resource use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446: 7139: 1079-1081.

JOHN P S, JOHN M D, 2011. Why are some plant genera more invasive than others? *PLoS ONE*, 6: 1-8.

LIU M C, KONG D L, LU X R, HUANG K, WANG S, WANG W B, QU B, FENG Y L, 2017. Higher photosynthesis, nutrient- and energy-use efficiencies contribute to invasiveness of exotic plants in a nutrient poor habitat in northeast China. *Physiologia Plantarum*, 160: 373-382.

SPARKS D L, PAGE A L, HELMKE P A, 1996. *Methods of soil analysis, part 3: chemical methods*. Madison: Soil Science Society of America and American Society of Agronomy.

WILLIAMS K, PERCIVAL F, MERINO J, 1987. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant, Cell & Environment*, 10(9): 725-734.

YE Z P, 2007. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45(4): 637-640.