

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2022.04.004

涝渍胁迫对入侵植物白花鬼针草及其本地近缘种金盏银盘生长和生理特性的影响

宋 玉^{1,2}, 岳茂峰^{1*}, 尹爱国¹, 辛国荣²
¹广东石油化工学院生物与食品工程学院/岭南现代农业科学与技术广东省实验室茂名分中心, 广东 茂名 525000; ²中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275

摘要:【目的】揭示涝渍胁迫下白花鬼针草与其本地近缘种金盏银盘的生长和生理特性差异。【方法】研究对照和涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘株高、新生不定根数目、净光合速率(P_n)、总生物量、相对生长速率、叶面积等生长和生理指标的变化。【结果】涝渍胁迫后入侵植物白花鬼针草比本地种金盏银盘保持了更高的株高、新生不定根数目和 P_n ($P<0.01$), 更高的总生物量、相对生长速率、根生物量、茎生物量、叶生物量、叶面积 ($P<0.05$)。涝渍胁迫 10 d 内, 白花鬼针草根系活力和光系统 II 最大光量子产量显著高于金盏银盘 ($P<0.05$), 涝渍胁迫 20 d 后 2 物种的 2 个参数趋于一致, 这些结果表明涝渍对白花鬼针草生长的负面影响较小。涝渍胁迫前期更快的不定根生长速度和更高的根系脱氢酶活力可缓解涝渍对白花鬼针草的胁迫, 减少了涝渍对光合系统的破坏, 使其保持更高的 P_n , 从而有助于白花鬼针草保持更高的生长速率, 是白花鬼针草耐受涝渍的生理机制。【结论】与本地近缘种金盏银盘相比, 短期涝渍可使入侵植物白花鬼针草形成生长优势, 华南地区雨季短期集中降水所形成的土壤涝渍有利于白花鬼针草的入侵。全球气候变化造成的降水不平衡性可能会加剧白花鬼针草在华南地区的入侵。

关键词: 涝渍; 白花鬼针草; 生长; 光合特性; 不定根; 入侵能力



开放科学标识码
(OSID 码)

Effects of waterlogging on the growth and physiological characteristics of the invasive plant *Bidens alba* and its native congeneric *B. biternata*

SONG Yu^{1,2}, YUE Maofeng^{1*}, YIN Aiguo¹, XIN Guorong²
¹School of Biological and Food Engineering, Guangdong University of Petrochemical Technology/Maoming Branch, Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture, Maoming, Guangdong 525000, China; ²School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou, Guangdong 510275, China

Abstract: 【Aim】The aim of this study was to reveal the difference of growth and physiological characteristics between *Bidens alba* and its native congeneric *B. biternata* under waterlogging stress. 【Method】The changes of plant height, number of new adventitious roots, net photosynthetic rate (P_n), total biomass, relative growth rate, leaf area and other growth and physiological indicators of *B. alba* and *B. biternata* were studied under control and waterlogging stress. 【Result】*B. alba* maintained a higher plant height, the number of new adventitious roots, and P_n ($P<0.01$), total biomass, relative growth rate, root biomass, stem biomass, leaf biomass and leaf area ($P<0.05$) than the native *B. biternata* during waterlogging stress. The dehydrogenase activity of roots and maximum quantum yield of photosystem II of *B. alba* was significantly higher than that of *B. biternata* ($P<0.05$) within 10 days of waterlogging stress, but those parameters tended to be consistent after 20 days of waterlogging stress, indicating that the negative effects of waterlogging on invasive *B. alba* were less than the native *B. biternata*. The faster growth rate of new adventitious roots and the higher dehydrogenase activity of roots in the early stage of waterlogging stress could alleviate the stress of waterlogging on the invasive *B. alba*, which would reduce the damage of waterlogging to the photosynthetic system, and maintain a higher P_n , thus contributing to a higher growth rate of *B. alba*. These results explained the tolerance mechanism of *B. alba* to waterlogging. 【Conclusion】Compared with the

收稿日期 (Received): 2022-03-28 接受日期 (Accepted): 2022-06-20
基金项目: 广东省自然科学基金(2022A1515011169); 2021 年广东省乡村振兴战略专项资金项目(2021S0063); 广东普通高校重点领域(乡村振兴战略)项目(2019KZDZX2009); 广东省科技创新战略专项(KJ030)
作者简介: 宋玉, 男, 硕士研究生。研究方向: 入侵植物生理生态学。E-mail: 1972568846@qq.com
* 通信作者 (Author for correspondence), 岳茂峰, E-mail: 21376286@qq.com

native *B. biternata*, short-term waterlogging can make the invasive *B. alba* form a growth advantage, and the waterlogging caused by the short-term concentrated precipitation of the rainy season in southern China is conducive to the invasion of *B. alba*. The imbalance of precipitation caused by global climate change might exacerbate the invasion of *B. alba* in southern China.

Key words: waterlogging; *Bidens alba*; growth; photosynthetic characteristics; adventitious roots; invasiveness

生物入侵、动植物栖息地丧失和全球气候变化并称为 21 世纪全球三大环境问题,三者常交织在一起对生态系统造成重大影响(Sala *et al.*, 2000)。在全球气候变化下,极端气候将导致动植物栖息地环境因子发生变化,改变生态系统中各生物的生长发育和竞争效应,进而影响生物入侵的进程(Azzurro *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2021)。因此,极端气候造成的动植物栖息地生境改变如何影响生物入侵是当前生态学需要回答的科学问题之一。

极端降水是全球气候变化造成的极端气候之一。当前,极端降水事件在全球范围内的频率和强度均显著增加,并且这种状况可能继续恶化(Donat *et al.*, 2016)。极端降水所造成的土壤水分变化影响稳定生态系统中不同植物的竞争关系,重塑新的竞争格局,进而影响外来植物的入侵能力(Drake *et al.*, 2016)。涝渍是极端降水引起的常见气象灾害,对陆生植被生长、发育造成严重危害(Le Provost *et al.*, 2016; Niinemets & Valladares, 2006)。虽然已有学者研究了涝渍如何影响旱地作物的生长(Mendiondo *et al.*, 2016; Setter & Waters, 2003),但关于涝渍对入侵植物影响的研究主要集中在湿地和河岸生态系统,且不同入侵植物对涝渍的响应并不一致(Allred & Cary, 2019; Chen *et al.*, 2013; Yue *et al.*, 2019a)。涝渍对外来植物入侵能力的影响仍不明确,我国华南地区降水丰富,雨季降水常持续数日,使得旱地土壤水分频繁处于饱和状态,当前雨季持续性降水所造成的土壤涝渍在华南地区外来植物入侵过程中所扮演的角色仍不清楚(王家宜等, 2017; Sun *et al.*, 2020)。因此,明确入侵植物与本地植物对涝渍胁迫响应的差异,对揭示华南地区外来植物的入侵机制具有重要意义。

白花鬼针草 *Bidens alba* (L.) DC, 有别于传统“白花鬼针草”*Bidens pilosa* var. *radiata* Sch.-Bip., 属于菊科鬼针草属,原产于热带美洲,是一种近年来在我国华南地区新暴发的一年生或多年生入侵植物(田兴山等, 2010),在我国广东、广西、福建等地区作物田、果园、疏林和荒地等生境造成严重危害,已成为我国华南地区危害最严重的入侵植物之

一(岳茂峰等, 2016)。虽然部分学者从白花鬼针草的种子萌发、生长和繁殖特性等研究了白花鬼针草入侵机制(罗娅婷等, 2019; 韦春强等, 2013; 闫小红等, 2019),但上述研究仍无法充分解释其在我国华南地区暴发成灾的机制。研究表明,白花鬼针草在我国的高度适生区主要分布在北回归线两侧附近(岳茂峰等, 2016),华南地区位于北回归线附近,该地区极端降水引起的涝渍是否促进了白花鬼针草的入侵还不明确。

本研究以入侵植物白花鬼针草为例,其本地近缘种金盏银盘 *Bidens biternata* (Lour.) Merr. et Sherff 为对照(金盏银盘与白花鬼针草在华南地区生境相似,但其分布范围更广)(Yue *et al.*, 2017),通过研究二者在涝渍胁迫下的生长和生理特性变化,分析其生长和生理特性对涝渍胁迫响应的差异,明确涝渍对白花鬼针草入侵能力的影响,从而揭示白花鬼针草在华南地区的入侵机制,为白花鬼针草的防控和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料

入侵植物白花鬼针草及其本地近缘种金盏银盘的种子均于 2015 年秋季采自广东省广州市番禺区。

1.2 试验方法

试验于 2016 年 3—4 月在广东省农业科学院植物保护研究所进行。地理位置为 N23°8′46″; E113°20′52.4″,海拔高度 14 m,属于亚热带气候,年平均温度 21.4~21.9 °C,年平均降雨量 1623.6~1899.8 mm。先将白花鬼针草和金盏银盘种子放入盛有滤纸的培养皿在人工气候箱(30/25 °C, 12 h 光照)中育苗。当幼苗生长到 2 叶期,将幼苗移栽到装有砂土(pH6.0、有机碳 9.50 g·kg⁻¹、有效氮 59.63 mg·kg⁻¹、有效磷 40.5 mg·kg⁻¹、有效钾 44.5 mg·kg⁻¹)的塑料盆(直径 14 cm,高 13 cm)中培养,每盆种植 1 株植物。当幼苗生长到 6 叶期(高度 13 cm 左右)开始进行涝渍胁迫试验。试验设置涝渍和对照 2 种处理。其中,涝渍处理是将种植株的花盆浸在水里,土壤表面与水平面齐平;对照

处理的土壤含水量维持在土壤最大持水量的 70%~80%。每种处理 40 个重复,共计 160 盆。分别于处理第 0、5、10、15、20 天取出 8 株植株测定相关参数。涝渍胁迫前选取与试验处理幼苗一致的 2 种植物的幼苗各 8 株进行烘干处理,测定其初始生物量。试验于处理 20 d 后结束。

1.3 生长及生理指标观测

1.3.1 生长指标 试验处理期间,每 5 d 测定一次株高(cm),根、茎、叶生物量(g),叶面积(cm^2),不定根数目,不定根长度(cm),计算总生物量、根冠比、比叶面积(specific leaf area, SLA, $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)及相对生长速率(relative growth rate, RGR, $\text{mg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$)。

1.3.2 生理指标 (1)光合参数。在涝渍处理的第 0、5、10、15、20 天上午 10:00 左右用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定叶片净光合速率(net photosynthetic rate, P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。所测叶片均使用饱和光强 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度保持在 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶面温度设定为 25°C 。所有处理过的样品在测量前暗适应 20 min。光系统 II(photosystem II, PS II)的能量分配利用叶绿素荧光仪(Dual-PAM-100, Heinz Walz, Effeltrich, Germany)通过在饱和脉冲下的慢动力诱导曲线测定(Klughammer & Schreiber, 2008)。通过对慢动力曲线分析获得光系统 II 最大光量子产量(the maximum quantum yield of PS II, F_v/F_m)(Schreiber *et al.*, 1986)、有效光量子产量[the effective quantum yield of PS II, $Y(II)$](Genty *et al.*, 1989)、非调节性能量耗散的量子产量[the quantum yield of non-regulated energy dissipation of PS II, $Y(NO)$](Cailly *et al.*, 1996)和调节性能量耗散的量子产量[the quantum yield of regulated energy dissipation of PS II, $Y(NPQ)$](Kramer *et al.*, 2004)。

(2)根系脱氢酶活力。根系脱氢酶的活力(root dehydrogenase activity, RDA, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)利用 TTC(氯化三苯基四氮唑)法来测定(Liu *et al.*, 2015)。涝渍处理前 5 d 时根系仍以旧根为主,所以原有根系被用于测定涝渍处理第 0 和 5 天后根系脱氢酶的活力。5 d 后原有根系逐渐消失,因此,第 10 天开始新生不定根被用于测定根系脱氢酶的活力。

1.4 数据处理与分析

利用 SPSS 软件进行统计分析。采用二因素方差分析(two-way ANOVA)来评价涝渍处理 10 和 20

d 后物种、涝渍以及它们的交互作用对生长和生理的影响;各处理间生长和生理参数的差异使用单因素方差分析(one-way ANOVA: Tukey's test)进行显著性检验。在涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘生长和生理参数差异利用独立样本 T 检验进行比较分析。采用 SigmaPlot 14.0 绘图。

2 结果

2.1 涝渍胁迫后白花鬼针草和金盏银盘生长参数的变化

在涝渍处理 5、10、15 和 20 d 后,白花鬼针草的株高、新生不定根数量和长度显著高于金盏银盘(图 1A、B、C)。试验处理 10 d 后,涝渍对白花鬼针草和金盏银盘的株高、总生物量、RGR、根生物量、茎生物量、叶生物量、叶面积、SLA 和根冠比产生显著影响,且物种间各参数差异显著(表 1)。与对照相比,白花鬼针草和金盏银盘的株高、总生物量、RGR、根生物量、茎生物量、叶生物量、叶面积和 SLA 均显著降低,且物种间存在显著差异(表 2),其中白花鬼针草的各参数分别下降 17.83%、41.94%、34.81%、23.08%、46.67%、42.86%、61.67%和 34.55%,金盏银盘各参数分别下降 33.62%、62.86%、79.11%、55.56%、65.71%、61.54%、77.79%和 40.64%。与白花鬼针草相比,金盏银盘各参数下降更加明显。与此同时,白花鬼针草和金盏银盘的根冠比均分别显著增加 31.25%和 6.67%。

试验处理 20 d 后,处理和物种对生长参数均有显著影响(表 1)。与对照相比,白花鬼针草和金盏银盘的株高、总生物量、RGR、根生物量、茎生物量、叶生物量、叶面积和 SLA 均显著降低(表 3),其中白花鬼针草的各参数分别下降 27.63%、49.38%、32.63%、8.70%、56.52%、55.88%、64.12%和 17.64%,金盏银盘各参数分别下降 56.44%、72.50%、77.32%、58.33%、75.81%、71.11%、77.06%和 18.34%。与白花鬼针草相比,本地种金盏银盘各参数(SLA 除外)下降更加明显。白花鬼针草和金盏银盘的根冠比则分别显著增加 105.88%和 50.00%。

2.2 涝渍胁迫后白花鬼针草和金盏银盘生理参数的变化

在涝渍处理前期(5 和 10 d 后),白花鬼针草的 P_n 、 F_v/F_m 、 $Y(NPQ)$ 和 RDA 均显著高于金盏银盘($P < 0.01$),后期(20 d)2 物种的 F_v/F_m 、 $Y(NPQ)$ 和 RDA 趋于一致(图 1D、E、H 和 I)。

试验处理 10 d 后,涝渍对白花鬼针草和金盏银盘的 P_n 、 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 RDA 均具有显著影响(表 1)。与对照相比,涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘的 P_n 、 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 均显著下降,白花鬼针草的各参数下降比例小于金盏银盘(表 2),其中:白花鬼针草的各参数分别下降 42.00%、2.41% 和 50.00%;金盏银盘的各参数分别下降 52.74%、4.88% 和 55.00%。白花鬼针草和金盏银盘的 $Y(NO)$ 、 $Y(NPQ)$ 和 RDA 均有所上升,其中,白花鬼针草的各参数分别上升 12.50%、10.53% 和 10.20%,而金盏银盘的各参数分别上升 4.17%、15.79% 和 4.26%。

试验处理 20 d 后,涝渍对 2 物种的 P_n 、 $Y(II)$ 、 $Y(NO)$ 和 RDA 均有显著影响,而对 F_v/F_m 和 $Y(NPQ)$ 的影响不显著(表 1)。与对照相比,涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘的 P_n 、 $Y(II)$ 和 RDA 显著下降(表 3),其中:白花鬼针草的各参数分别下降 49.13%、45.00% 和 28.00%;金盏银盘的各参数分别下降 58.02%、50.00% 和 27.08%。白花鬼针草和金盏银盘的 $Y(NO)$ 分别上升 16.07% 和 14.29%。二者的 F_v/F_m 和 $Y(NPQ)$ 则无明显变化。

3 讨论

本研究结果表明,入侵植物白花鬼针草在短期涝渍胁迫下生物量和相对生长速率下降占比低于本地近缘种金盏银盘,表明涝渍对白花鬼针草的负面影响较小,涝渍有助于入侵植物白花鬼针草形成生长优势。该结果与陆生入侵植物三叶鬼针草 *B. pilosa* L. 的试验结果相似(Yue *et al.*, 2019)。尽管二者分布范围有较大差异,但由于二者均起源美洲热带地区(田兴山等, 2010),该地区雨水充沛,这可能使其形成了较强的涝渍适应能力。

涝渍对植物的影响作用于根系,快速形成不定根以代替因缺氧死亡的初生根,是耐淹植物应对涝渍胁迫的主要适应方式之一(Chen *et al.*, 2016)。新生不定根可在伸长区形成发达的通气组织,使根内部组织孔隙度大幅提高,改善根系氧气摄取和运输能力,从而适应涝渍的低氧环境(Dominickj & Ninal, 2005)。在本研究中,入侵植物白花鬼针草表现出更快的不定根生成和生长能力。这与以往耐水淹的植物常表现出快速不定根生成能力相一致(Vidoz *et al.*, 2016)。涝渍诱导形成的不定根也有利于水位回落后植物在土壤中的固定(Almeida *et al.*, 2003)。因

此,涝渍胁迫下白花鬼针草不定根的快速生长不但有利于其快速的适应水淹低氧环境,而且有助于其在水位回落后恢复生长。植物在淹水的环境下可通过增加乙醇脱氢酶、乳酸脱氢酶等脱氢酶的活性启动无氧呼吸,以应对缺氧环境(Hawrylak-Nowak *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2010)。本研究中入侵植物白花鬼针草的根系脱氢酶的活力在涝渍处理过程中始终高于本土植物金盏银盘。白花鬼针草更高的根系脱氢酶活力有利于其在缺氧状态下进行能量代谢,维持正常生长。可见,在涝渍胁迫下,入侵植物白花鬼针草不但可通过快速生成不定根来获得氧气,更强的脱氢酶活力也缓解了缺氧对根系造成的危害,有利于其在涝渍下生长发育。

光合作用是植物生长的决定性因素之一。本研究表明,在涝渍胁迫过程中白花鬼针草的 P_n 显著高于金盏银盘;与对照处理相比,白花鬼针草的 P_n 下降比例显著低于金盏银盘,这与白花鬼针草在胁迫过程中保持较高的生长速率相一致。植物生理代谢的变化与植物形态结构的改变密切相关(Gas-ecka *et al.*, 2012)。本试验中白花鬼针草能够保持更大的叶面积和 SLA。SLA 在一定程度上反映了叶片截获光的能力和在强光下的自我保护能力,能够反映植物在不同生境下资源获取能力(齐威等, 2012)。涝渍条件下植物的叶片常常变小,以减少光的获得量来适应生理代谢(Fan *et al.*, 2015)。本试验结果表明,白花鬼针草在涝渍下依然可通过更大的叶面积和 SLA 来获取等多的光能来维持生理代谢。此结果与涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘 P_n 的变化一致。可见,在涝渍胁迫下,白花鬼针草表现出更高的光合能力,这有利于白花鬼针草积累更多的碳水化合物来维持快速生长。

白花鬼针草和金盏银盘光能利用效率的改变也可以从其叶绿素荧光参数的变化反映出来。本研究中,白花鬼针草的 F_v/F_m 相对比较稳定,始终维持在 0.80 以上,而金盏银盘的 F_v/F_m 在涝渍处理后的 5、10、15 d 均低于 0.80。一般来讲,植物在正常状态下的 F_v/F_m 为 0.80~0.84。当植物的 F_v/F_m 小于 0.8 时,说明植物的光系统 II 遭到显著破坏(Van Kooten & Snel, 1990)。因此,在涝渍处理过程中白花鬼针草的光系统 II 受到的破坏相对较轻,而金盏银盘的光系统 II 受到明显破坏。

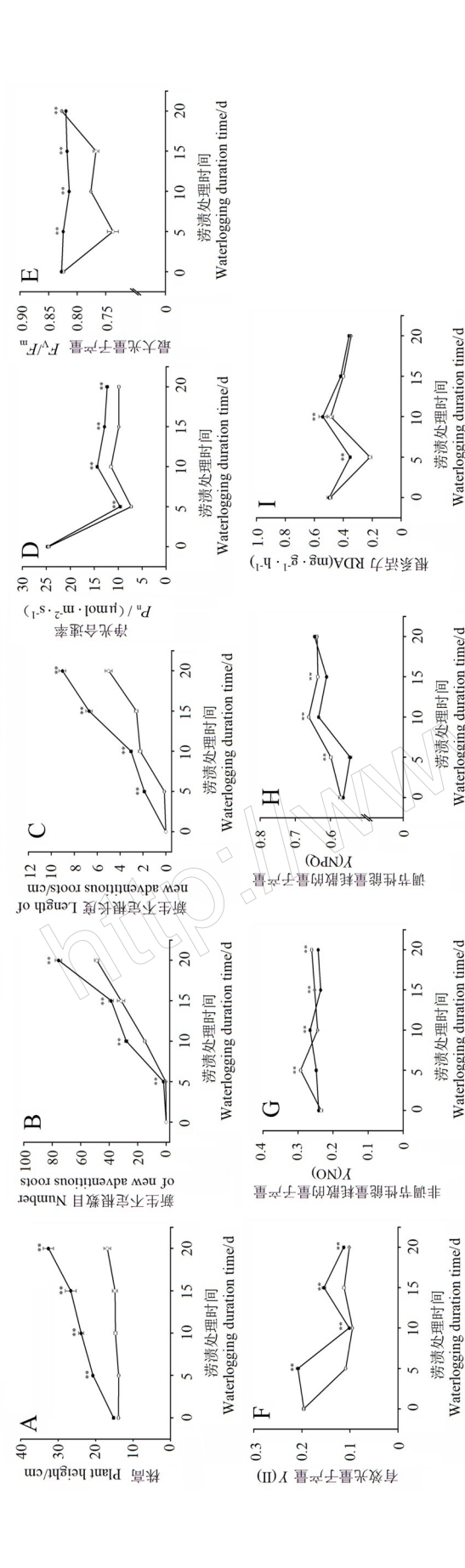


图 1 涝渍胁迫下白花鬼针草和金盏银盘生长和生理参数变化
Fig.1 Changes in the growth and physiological variables of *B. alba* and *B. biernata* under waterlogging treatments (means $\pm$ SE, $n=8$)

** indicates a significant difference at $\alpha=0.01$ level.

表 1 涝渍处理 10 和 20 d 后白花鬼针草和金盏银盘各参数的双因素方差分析 (F 值)
Table 1 Results from two-way ANOVA (F value) for treatment effects on variables of *B. alba* and *B. biernata* after 10- and 20-day waterlogging treatments ($n=8$)

处理		株高	总生物量	相对生长速率	根生物量	茎生物量	叶生物量	叶面积	比叶面积
Treatment		Plant height/cm	Total biomass/g	Relative growth rate	Root biomass/g	Stem biomass/g	Leaf biomass/g	Leaf area/cm ²	Specific leaf area/(cm ² ·g ⁻¹)
涝渍 10 d	物种 Species (S)	81.53	1158.00	1333.00	738.53	317.84	470.77	500.12	25.25
	涝渍 Waterlogging (W)	50.58	2919.00	2921.00	545.03	1229.00	1105.00	2188.00	395.06
	物种×涝渍 S×W	1.63ns	10.98	258.56	23.05	1.63ns	3.48ns	12.17	0.68ns
涝渍 20 d	物种 Species (S)	50.34	457.70	946.02	1799.00	54.47	261.76	248.39	9.36
	涝渍 Waterlogging (W)	142.08	1635.00	1714.00	234.39	867.48	800.10	922.82	152.85
	物种×涝渍 S×W	11.57	3.47ns	160.75	83.62	7.77	5.69	17.65	0.00ns
处理		根冠比	净光合速率	最大光量子产量	有效光量子产量	非调节性能量耗散的量子产量	调节性能量耗散的量子产量	根系脱氢酶活力	Root dehydro-
Treatment		Root/shoot ratio	/μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	F _v /F _m	Y(II)	量子产量 Y(NO)	量子产量 Y(NPQ)	genase activity/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	
涝渍 10 d	物种 Species (S)	48.57	38.18	445.13	3.15ns	28.92	35.81	3.32ns	
	涝渍 Waterlogging (W)	55.13	1793.00	1047.00	6320.00	79.99	1307.00	3.05ns	
	物种×涝渍 S×W	12.18	19.05	405.96	11.92	22.88	40.58	1.06ns	
涝渍 20 d	物种 Species (S)	225.39	50.21	15.15	7.83	17.41	2.60ns	2.46ns	
	涝渍 Waterlogging (W)	303.70	3272.00	2.57ns	3636.00	51.70	1113.00ns	191.61	
	物种×涝渍 S×W	68.88	15.22	7.55	21.75	27.04	1.54ns	0.01ns	

ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

表 2 涝渍处理 10 d 后白花鬼针草和金盏银盘生长和生理参数变化
Table 2 The growth and physiological changes of *B. alba* and *B. biernata* after 10-day un-waterlogging and waterlogging treatments (means±SE, n=8)

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	总生物量 Total biomass /g	相对生长速率 Relative growth rate	根生物量 Root biomass /g	茎生物量 Stem biomass /g	叶生物量 Leaf biomass /g	叶面积 Leaf area /cm ²	比叶面积 Specific leaf area /(cm ² ·g ⁻¹)
白花鬼针草	29.00±1.04a	0.93±0.01a	155.75±0.80a	0.13±0.002a	0.45±0.01a	0.35±0.003a	239.32±2.47a	690.01±5.91a
<i>B. alba</i>	23.83±0.69b	0.54±0.02c	101.53±2.05c	0.10±0.002b	0.24±0.01c	0.20±0.005c	91.72±1.16c	451.60±12.46c
金盏银盘	22.13±1.19b	0.70±0.01b	126.57±0.77b	0.09±0.002b	0.35±0.01b	0.26±0.01b	163.42±5.02b	637.46±13.35b
<i>B. biernata</i>	14.69±0.42c	0.26±0.004d	26.44±1.66d	0.04±0.001c	0.12±0.002d	0.10±0.003d	36.29±1.35d	378.39±16.07d
处理 Treatment	根冠比 Root shoot ratio	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大光 量子产量 F_v/F_m	有效光 量子产量 $Y(\text{II})$	非调节性能量耗散的 量子产量 $Y(\text{NO})$	调节性能量耗散的 量子产量 $Y(\text{NPQ})$	根系脱氢酶活力 Root dehydrogenase activity /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	
白花鬼针草	0.16±0.003bc	24.81±0.23a	0.83±0.001a	0.20±0.001a	0.24±0.002bc	0.57±0.002c	0.49±0.02b	
<i>B. alba</i>	0.21±0.01a	14.39±0.25b	0.81±0.001c	0.10±0.001b	0.27±0.003a	0.63±0.002b	0.54±0.03a	
金盏银盘	0.15±0.003c	24.31±0.31a	0.82±0.001b	0.20±0.001a	0.24±0.002c	0.57±0.002c	0.47±0.01c	
<i>B. biernata</i>	0.16±0.01b	11.49±0.30c	0.78±0.001d	0.09±0.002c	0.25±0.002b	0.66±0.003a	0.49±0.02b	

同列不同小写字母表示不同处理间在 $\alpha=0.05$ 水平存在显著差异。
Means with different letters in the same column are significantly different at $\alpha=0.05$ level.

表 3 涝渍处理 20 d 后白花鬼针草和金盏银盘生长和生理参数变化
Table 3 The growth and physiological changes of *B. alba* and *B. biernata* after 20-day un-waterlogging and waterlogging treatments (means±SE, n=8)

处理 Treatment	株高 Plant height /cm	总生物量 Total biomass /g	相对生长速率 Relative growth rate	根生物量 Root biomass /g	茎生物量 Stem biomass /g	叶生物量 Leaf biomass /g	叶面积 Leaf area /cm ²	比叶面积 Specific leaf area /(cm ² · g ⁻¹)
白花鬼针草 <i>B. alba</i>								
对照 Control	44.99±1.67a	1.60±0.02a	104.75±0.68a	0.23±0.003a	0.69±0.01a	0.68±0.02a	451.19±14.90a	659.77±19.25a
涝渍 Waterlogging	32.56±1.37c	0.81±0.02c	70.57±1.23c	0.21±0.004a	0.30±0.01c	0.30±0.02c	161.89±6.54c	543.40±9.11c
金盏银盘 <i>B. biernata</i>								
对照 Control	39.60±1.73b	1.20±0.03b	83.23±1.08b	0.12±0.002b	0.62±0.02b	0.45±0.01b	284.18±2.49b	630.70±8.27b
涝渍 Waterlogging	17.25±0.93d	0.33±0.01d	18.88±1.59d	0.05±0.003c	0.15±0.01d	0.13±0.01d	65.19±2.99d	515.05±6.23d
处理 Treatment	根冠比 Root shoot ratio	净光合速率 P_n /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大光 量子产量 F_v/F_m	有效光 量子产量 $Y(\text{II})$	非调节性能量耗散的 量子产量 $Y(\text{NO})$	调节性能量耗散的 量子产量 $Y(\text{NPQ})$	根系脱氢酶活力 Root dehydrogenase activity /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	
白花鬼针草 <i>B. alba</i>								
对照 Control	0.17±0.003b	24.20±0.17a	0.82±0.001a	0.20±0.001a	0.24±0.002b	0.56±0.002b	0.50±0.02a	
涝渍 Waterlogging	0.35±0.01a	12.31±0.33b	0.82±0.001a	0.11±0.002b	0.24±0.001b	0.65±0.003a	0.36±0.01b	
金盏银盘 <i>B. biernata</i>								
对照 Control	0.12±0.003c	23.49±0.15a	0.83±0.001a	0.20±0.001a	0.24±0.001b	0.56±0.002b	0.48±0.01a	
涝渍 Waterlogging	0.18±0.01b	9.86±0.20c	0.83±0.001a	0.10±0.001c	0.26±0.003a	0.64±0.003a	0.35±0.01c	

同列不同小写字母表示不同处理间在 $\alpha=0.05$ 水平存在显著差异。
Means with different letters in the column row are significantly different at $\alpha=0.05$ level.

本试验中,除涝渍胁迫后 10 d 外,其他检测时间金盏银盘 $Y(NO)$ 均显著高于白花鬼针草。 $Y(NO)$ 是光损伤的重要指标,若 $Y(NO)$ 较高,则表明光化学能量转换和保护性的调节机制不足以将植物吸收的光能完全消耗掉,植物可能已经受到损伤或者(尽管还未损伤)继续光照的话植物将受到损伤。可见,在涝渍胁迫过程中,本地种金盏银盘的光系统受到的破坏更加严重。与此同时,白花鬼针草 $Y(II)$ 在 20 d 内始终显著高于金盏银盘,说明白花鬼针草可把更加多的光能用于光合作用,以维持生长。

综上所述,白花鬼针草能够在涝渍条件下快速生成不定根缓解涝渍对其影响,并保持更高的净光合速率以维持快速生长,从而形成生长优势。白花鬼针草及其本地近缘种金盏银盘对涝渍的响应表明,我国南方地区雨季集中降水所造成的短期土壤涝渍有利于白花鬼针草的入侵。近期有研究表明,源于热带美洲地区的薇甘菊 *Mikania micrantha* H. B.K. 表现出极强的耐水淹能力,但这种耐水淹能力在其入侵过程中发挥的作用尚不明确(Yue *et al.*, 2019b)。全球气候变化下极端降水对源于美洲热带地区外来植物入侵能力的影响值得进一步关注。

参考文献

罗娅婷,王泽明,崔现亮,赵利坤,王桔红,罗银玲,2019. 白花鬼针草的繁殖特性及入侵性. 生态学杂志, 38(3): 40-47.

齐威,郭淑青,崔现亮,阳敏,张永东,杜国祯,卜海燕,2012. 青藏高原东部 4 种植物种子大小和比叶面积随海拔和生境的变异. 草业学报, 21(6): 42-50.

田兴山,岳茂峰,冯莉,杨彩宏,杨红梅,2010. 外来入侵杂草白花鬼针草的特征特性. 江苏农业科学(5): 174-175.

王家宜,余涵霞,赖玉芳,万方浩,钱万强,彭长连,李伟华,2017. 入侵杂草薇甘菊与本地植物粉葛对水分胁迫的生理响应. 生物多样性, 25(12): 17-25.

韦春强,潘玉梅,唐赛春,林春华,刘明超,2013. 不同光照和温度下白花鬼针草和金盏银盘种子萌发研究. 杂草科学, 31(4): 1-4.

闫小红,曾建军,周兵,王宁,岳冬梅,2019. 干旱胁迫对白花鬼针草异型瘦果萌发与幼苗生长的影响. 生态学杂志, 38(11): 3327-3334.

岳茂峰,冯莉,崔烨,张纯,田兴山,2016. 基于 MaxEnt 模型的入侵植物白花鬼针草的分布预测及适生性分析. 生

物安全学报, 25(3): 222-228.

ALMEIDA A M, VRIEZEN W H, STRAETEN D V D, 2003. Molecular and physiological mechanisms of flooding avoidance and tolerance in rice. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50(6): 743-751.

ALLRED S, GARY G, 2019. Riparian landowner decision-making in the context of flooding: an application of the theory of planned behavior. *Environment Systems & Decisions*, 39: 396-408.

AZZURRO E, SBRAGAGLIA V, CERRI J, BARICHE M, BOLOGNINI L, SOUSSI J B, BUSONI G, COCO S, CHRYSANTHI A, FANELLI E, GHANEM R, GARRABOU J, GIANNI F, GRATI F, KOLITARI J, LETTERIO G, LIPEJ L, MAZZOLDI C, MILONE N, PANNACCI ULLI F, PEŠICA, SAMUEL-RHOADS Y, SAPONARI L, TOMANIC J, TOPÇU N E, GIOVANNI V, MOSCHELLA P, 2019. Climate change, biological invasions, and the shifting distribution of mediterranean fishes: a large scale survey based on local ecological knowledge. *Global Change Biology*, 25(8): 2779-2792.

CAILLY A, RIZZAL F, GENTY B, HARBINSON J, 1996. Fate of excitation at PS II in leaves, the non-photochemical side. *Plant Physiology and Biochemistry*, 34: 86.

CHEN T, YUAN F, SONG J, WANG B, 2016. Nitric oxide participates in waterlogging tolerance through enhanced adventitious root formation in the eulhalophyte *Suaeda salsa*. *Functional Plant Biology*, 43(3): 244-253.

CHEN Y, ZHOU Y, YIN T, LIU C, LUO F, 2013. The invasive wetland plant *Alternanthera philoxeroides* shows a higher tolerance to waterlogging than its native congener *Alternanthera sessilis*. *PLoS ONE*, 8(11): e81456.

DOMINICKJ P, NINAL B, 2005. On the occurrence of adventitious branch roots on root axes of trees. *American Journal of Botany*, 92(5): 802-809.

DONAT M G, LOWRY A L, ALEXANDER L V, OGORMAN P A, MAHER N, 2016. More extreme precipitation in the world's dry and wet regions. *Nature Climate Change*, 6: 508-513.

DRAKE B L, HANSON D T, LOWREY T K, SHARP Z D, 2016. The carbon fertilization effect over a century of anthropogenic CO₂ emissions: higher intracellular CO₂ and more drought resistance among invasive and native grass species contrasts with increased water use efficiency for woody plants in the US South-west. *Global Change Biology*, 23(2): 782-792.

FAN S F, YU H H, LIU C H, YU D, YAN Y Q, WANG L G, 2015. The effects of complete submergence on the morphological and biomass allocation response of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. *Hydrobiologia*, 746(1): 159-169.

- GASECKA M, MLECZEK M, DRZEWICEKA K, MAGDZIAK Z, RISSMANN I, CHADZINIKOLAU T, GOLINSKI P, 2012. Physiological and morphological changes in *Salix viminalis* L. as a result of plant exposure to copper. *Environmental Letters*, 47(4): 548–557.
- GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 990(1): 87–92.
- HAWRYLAK-NOWAK B, MATRASZEK R, POGORZELEC M, 2015. The dual effects of two inorganic selenium forms on the growth, selected physiological parameters and macronutrients accumulation in cucumber plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(2): 37–41.
- KLUGHAMMER C, SCHREIBER U, 2008. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method. *PAM Application Notes*, 1(2): 201–247.
- KRAMER D M, AVENSON T J, KANAZAWA A, CRUZ J A, IVANOV B, EDWARDS G E, 2004. The relationship between photosynthetic electron transfer and its regulation // PAPAGEORGIOU G C, GOVINDJEE. *Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis*. Dordrecht: Springer: 251–278.
- LE PROVOST G, LESUR I, LALANNE C, SILVA C D, LABADIE K, AURY J M, LEPLE J C, PLOMION C, 2016. Implication of the suberin pathway in adaptation to waterlogging and hypertrophied lenticels formation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.). *Tree Physiology*, 36(11): 1330–1342.
- LIU J, WANG W, WANG L, SUN Y, 2015. Exogenous melatonin improves seedling health index and drought tolerance in tomato. *Plant Growth Regulation*, 77(3): 317–326.
- LIU Z, YU H, SUN X, DING J, 2021. Effects of elevated temperature on chemistry of an invasive plant, its native congener and their herbivores. *Journal of Plant Ecology*, rtab013. [2021-01-20]. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtab013>.
- LI C Y, BAI T H, MA F W, HAN M, 2010. Hypoxia tolerance and adaptation of anaerobic respiration to hypoxia stress in two *Malus* species. *Scientia Horticulturae*, 124(2): 274–279.
- MENDIONDO G M, GIBBS D J, SZURMAN-ZUBRZYCKA M, KORN A, MARQUEZ J, SZAREJKO I, MALUSZYNSKI M, KING J, AXCELL B, SMART K, CORBINEAU F, HOLDSWORTH M J, 2016. Enhanced waterlogging tolerance in barley by manipulation of expression of the N-end rule pathway E3 ligase PROTEOLYSIS6. *Plant Biotechnology Journal*, 14(1): 40–50.
- NIINEMETS Ü, VALLADARES F, 2006. Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76(4): 521–547.
- SCHREIBER U, SCHLIWA U, BILGER W, 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 10(1): 51–62.
- SETTER T L, WATERS I, 2003. Review of prospects for germplasm improvement for waterlogging tolerance in wheat, barley and oats. *Plant and Soil*, 253(1): 1–34.
- SALA O E, CHAPIN F S, ARMESTO J J, BERLOW E L, BLOOMFIELD J, DIRZO R, HUBER-SANWALD E, HUENNEKE L F, JACKSON R B, KINZIG A, LEEMANS R, LODGE D M, MOONEY H A, OESTERHELD M, POFF N L, SYKES M T, WALKER B H, WALKER M, WALL D H, 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770–1774.
- SUN J, JAVED Q, AZEEM A, ULLAH I, SAIFULLAH M, KAMAR, DU D, 2020. Fluctuated water depth with high nutrient concentrations promote the invasiveness of *Wedelia trilobata* in Wetland. *Ecology and Evolution*, 10(2): 832–842.
- VIDOZ M L, MIGNOLLI F, AISPURU H T, MROGINSKI L A, 2016. Rapid formation of adventitious roots and partial ethylene sensitivity result in faster adaptation to flooding in the aerial roots (aer) mutant of tomato. *Scientia Horticulturae*, 201: 130–139.
- VAN KOOTEN O, SNEL J F H, 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25(3): 147–150.
- YUE M, FLORY S L, FENG L, YE W H, SHE N H, TIAN X S, WANG Z M, 2017. Effects of extreme temperatures on the growth and photosynthesis of invasive *Bidens alba* and its native congener *B. biternata*. *Nordic Journal of Botany*, 35: 377–384.
- YUE M, SHEN H, LI W, CHEN J, YE W, TIAN X, YIN A, CHENG S, 2019a. Waterlogging tolerance of *Bidens pilosa* translates to increased competitiveness compared to native *Bidens biternata*. *Plant and Soil*, 437(1): 301–311.
- YUE M, YU H, LI W, YIN A, CUI Y, TIAN X, 2019b. Flooding with shallow water promotes the invasiveness of *Mikania micrantha*. *Ecology and Evolution*, 9(16): 9177–9184.