

紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应

王满莲^{1,2} 冯玉龙^{1*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 比较研究了紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)和飞机草(*Chromolaena odorata*)的形态、生物量分配、生长和光合特性对氮营养的可塑性反应,探讨其与入侵性的关系。结果表明:1)两种入侵植物对氮营养变化表现出很高的可塑性。随供氮量的增加,两种植物的根冠比、根生物量比降低,叶生物量比(LMR)、叶面积比和叶根比升高。低氮时,增加吸收器官的生物量分配,有利于养分吸收;高氮时,更多的生物量投入同化器官,有利于碳积累。相比之下紫茎泽兰对氮素的适应性更强。2)两种入侵植物偏好较高的氮营养环境,土壤氮含量升高利于紫茎泽兰和飞机草的入侵。在较大的氮范围内,其相对生长速率(RGR)、总生物量、株高、分枝数、叶面积指数、最大净光合速率和光合色素含量都随供氮量的增加而显著增加,过量氮素对上述参数的抑制不显著。在本地种基本停止生长的干季,紫茎泽兰和飞机草仍维持较高的RGR,这与它们的入侵性密切相关。3)在决定RGR对氮营养的响应过程中,平均叶面积比和净同化速率同等重要。LMR对两种植物的RGR有重要的影响,是决定处理间和种间RGR差异的重要因素。随氮素的增加,紫茎泽兰的比叶面积(SLA)降低,飞机草的SLA升高,但在所有氮水平下,前者的SLA都高于后者,紫茎泽兰SLA的变化规律更利于植物适应氮环境。

关键词 形态 生物量分配 相对生长速率 光合特性 氮响应 入侵性 紫茎泽兰 飞机草

EFFECTS OF SOIL NITROGEN LEVELS ON MORPHOLOGY, BIOMASS ALLOCATION AND PHOTOSYNTHESIS IN *AGERATINA ADENOPHORA* AND *CHROMOLEANA ODORATA*

WANG Man-Lian^{1,2} and FENG Yu-Long^{1*}

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China)

(2 Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Nitrogen availability is a major determinant of successional patterns in many ecosystems. Increased levels of soil nitrogen, caused by atmospheric nitrogen deposition, continuously fertilize a large (and growing) portion of the terrestrial biosphere. Increased nitrogen deposition onto natural ecosystems is disadvantageous to slow-growing native plants that have adapted to nutrient-poor habitats by creating environments favorable for faster-growing plants, such as grasses. In this paper, two invasive plant species, *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*, were studied. Both of them were planted under five soil nitrogen levels for more than four months. By investigating their traits related to morphology, biomass allocation, growth and photosynthesis, we compared their phenotypic responses to nitrogen. Our main objectives were to 1) explore how the two species acclimate to soil nitrogen availability, 2) evaluate which plant traits were associated with the invasiveness of the two species, and 3) determine whether the increased levels of soil nitrogen could facilitate their invasion.

The two species were very plastic in their response to nitrogen availability. They exhibited considerable (nitrogen-acclimation abilities. With an increase in nitrogen levels, their root mass ratio and root mass/crown mass decreased, but their leaf mass ratio (LMR), leaf area ratio and leaf area to root mass ratio increased. At lower nitrogen levels, more biomass was invested into the root system, a nutrient absorbing organ, which could enhance nutrient-capture ability. At higher nitrogen levels, more biomass was invested into the leaves, an assimilative organ, which could increase their carbon accumulation and improve their competitive abilities. *A. adenophorum* could acclimate better to nitrogen environments than *C. odorata*.

The two invasive plant species could benefit from high nitrogen levels, which were usually excessive and/

or harmful for most native species. Under a wide range of nitrogen levels, relative growth rates (*RGR*), total biomass, branch numbers, leaf area index, maximum net photosynthetic rate, chlorophyll and carotenoid content increased significantly with increasing nitrogen levels, and did not decrease significantly at over-optimal nitrogen levels. The two species could maintain relatively higher *RGR* in the dry season when native plant species almost stopped growing. Having the ability to use resources at times when native plants could not, their competitive abilities and invasiveness were promoted.

Mean leaf area ratio (equal to LMR/SLA (specific leaf area)) and net assimilation rate were coequally important in determining the response of *RGR* to nitrogen levels in *A. adenophora* and *C. odorata*. *LMR* was a very important determinant of *RGR*, which played the most important role in determining differences in *RGR* among nitrogen treatments and between species. With an increase in nitrogen levels, the *SLA* decreased in *A. adenophora* whereas it increased in *C. odorata*. But under all nitrogen levels, *SLA* was higher in *A. adenophora* than in *C. odorata*. The higher *SLA* of *A. adenophora* compensated this species for its lower *LMR* and was favorable to its growth. The response trend of *SLA* to nitrogen levels in *A. adenophora* was more profitable than in *C. odorata*.

In conclusion, our results indicated that the two invasive plant species were able to acclimate to a wide range of nitrogen environments and could grow better in higher nitrogen environments, suggesting that enhanced soil nitrogen levels might promote their invasion.

Key words Morphology, Biomass allocation, Relative growth rate, Photosynthesis, Response to nitrogen, Invasiveness, *Ageratina adenophora* Spreng., *Chromolaena odorata* L.

生物入侵是全球瞩目的环境问题之一,研究哪些环境因子和植物特征促成入侵种的成功入侵对控制该物种的入侵十分重要(Alpert *et al.*, 2000)。研究表明植物的形态、生长和光合特性可能与入侵性有关(Pattison *et al.*, 1998)。与土著种相比,外来入侵种一般表现较高的相对生长速率、比叶面积、叶面积比和最大净光合速率(Williamson & Fitter, 1996; Williams *et al.*, 1995)。表型可塑性也是影响入侵种能否成功入侵的重要因素之一(Pattison *et al.*, 1998),与本地种或外来非入侵种相比,入侵种对环境因子如营养供给(Durand & Goldstein, 2001)、水(Baruch & Fernández, 1993)和光(Luken *et al.*, 1995)等反应的可塑性更高。氮是植物所需的最重要的环境资源之一,影响着植物的生长和生物量分配,在一定范围内,随氮素的增加,相对生长速率、最大净光合速率、叶面积比和叶生物量比升高,根冠比降低(Meziane & Shipley, 1999)。化石燃料燃烧、农业施肥和其它人类活动释放大量的氮到环境中,使大量陆地生态系统氮含量升高(Brooks, 2003)。自然生态系统氮含量的升高,对外来物种的影响值得研究。

紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)和飞机草(*Chromolaena odorata*)亲缘关系较近,都属菊科,原产中美洲,是世界很多热带和亚热带地区的著名入侵种。夜香牛(*Vernonia cinerea*)为菊科一到多年生草本植物,原产热带亚洲。紫茎泽兰和飞机草可以在4%~100%光下生长,但在低光强下生长缓慢,入侵性不强,当光强增加到一定程度后,它们生长加

快,产生许多分枝和叶片,通过荫蔽作用排挤本地种,表现很强的入侵性(王俊峰等,2004;王俊峰和冯玉龙,2004)。紫茎泽兰和飞机草对土壤要求不严格,但喜肥沃的生境(刘轮辉等,1989;曹洪麟等,2004),还未见有关土壤养分与两种植物入侵性关系的定量研究,它们能否耐受低养分环境,高养分时能否通过增加株高、分枝数和叶片数等荫蔽本地种还不清楚。本文以紫茎泽兰、飞机草和本地种夜香牛为材料,研究植株形态、生物量分配、生长和光合特性对氮营养的可塑性响应,探讨与其入侵性有关的特征,以及生境氮素的增加是否会促进其入侵。

1 材料和方法

试验在中国科学院西双版纳热带植物园进行,该园自然环境概况见冯玉龙等(2001)。2003年10月20日分别将采自西双版纳的大小一致的紫茎泽兰、飞机草和夜香牛的当年实生苗(株高为10 cm左右)移栽到容积为10 L的花盆中,每盆1株,栽培基质由林内去表面枯落物的25 cm以上表土(砖红壤)与河沙等体积混匀而成,每盆装土10 kg。施肥前基质养分含量为(西双版纳热带植物园生物地球化学实验室测定):pH为5.25,有机质为9.38 g·kg⁻¹,全N为0.58 g·kg⁻¹,总P为0.367 g·kg⁻¹,总K为11.6 g·kg⁻¹,有效N为48.53 mg·kg⁻¹,有效P为4.30 mg·kg⁻¹,有效K为30.32 mg·kg⁻¹。按土壤肥力的评价标准(孙波等,1995;张世熔等,2003),此基质的有机质和总N、P、K含量较高,有效N、P、K含量严重

不足。全部幼苗在 30% 相对光强的荫棚中恢复生长两周后, 移到全光下再适应一段时间, 于 11 月 20 日开始用尿素(含有效 N 46%)进行氮素处理。设 5 个供氮水平, 分别为 CK ($0 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N1 ($0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N2 ($0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N3 ($0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土)、N4 ($0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土), 每组 25 盆。施肥处理方法是先定量称取肥料, 用水稀释后分 3 次施入, 每次间隔为 10 d。为排除其它营养元素的影响, 各处理均施 P_2O_5 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土、 K_2O $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土, 微量元素 B、Mn、Zn、Fe、Cu、Mo 各 $0.005 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 土, 所选磷肥为一级钙镁磷肥(含 P_2O_5 12%), 所选钾肥为 K_2SO_4 (含 K_2O 50%)。试验期间每天傍晚浇足水, 随时防治病虫害。试验期间夜香牛全部枯死, 没有数据。

分别于 2003 年 12 月 31 日和 2004 年 3 月 31 日测定了两种植物的形态、生物量分配和生长参数。第一次测定参数为: 株高、总叶面积(Total leaf area, *TLA*)、叶干重、支持结构干重和根干重, 在此基础上第二次增测了分枝数和冠宽。紫茎泽兰和飞机草均呈亚灌木状生长, 基部多分枝, 形成丛状, 本文的分枝指长 10 cm 以上, 具有 3 对以上叶片的基部分枝和分株上的分枝。每次测定选取不同处理下的两种植株各 8 株。用直尺(精确度 1 mm)测定株高和冠宽, 其中冠宽取两个垂直方向测定值的平均数。用 Li-3000 型叶面积仪测叶面积。称重部分在 $80 \text{ }^\circ\text{C}$ 烘 48 h, 电子天平(精确度 0.0001 g)称量。计算如下参数: 叶生物量比(Leaf mass ratio, *LMR*, 叶重/植株总重)、根生物量比(Root mass ratio, *RMR*, 根重/植株总重)、支持结构生物量比(Supporting organs biomass ratio, *SBR*, 支持结构生物量/植株总重)、根冠比(Root mass/crown mass, *R/C*, 根生物量/地上部分生物量)、叶根比(Leaf area to root mass ratio, *LARMR*, 总叶面积/总根重)、叶面积比(Leaf area ratio, *LAR*, 总叶面积/植株总重)、比叶面积(Specific leaf area, *SLA*, 总叶面积/总叶重)、冠面积(Crown area, $0.25\pi \times \text{冠宽}^2$)和叶面积指数(Leaf area index, *LAI*, 总叶面积/冠面积)。采用 Poorter (1999) 的方法计算平均相对生长速率(Relative growth rate, *RGR*)、净同化速率(Net assimilation rate, *NAR*)和平均叶面积比(Mean leaf area ratio, *LAR_m*):

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln \bar{W}_1}{\Delta t}$$

$$NAR = \frac{W_2 - \bar{W}_1}{L_2 - L_1} \times \frac{\ln L_2 - \ln \bar{L}_1}{\Delta t}$$

$$LAR_m = \frac{\ln W_2 - \ln \bar{W}_1}{W_2 - \bar{W}_1} \times \frac{L_2 - \bar{L}_1}{\ln L_2 - \ln L_1}$$

其中 \bar{W}_1 、 \bar{L}_1 分别表示第一次测定时某种植物总生物量(g)和叶面积(cm^2)8 个重复的算术平均值, W_2 、 L_2 分别表示第二次测定时某种植物单个重复的总生物量(g)和叶面积(cm^2)。 Δt 表示两次测定的时间间隔(d)。根据 Valladares 等(2000)的方法计算每一参数的可塑性指数, 即 5 种供氮水平下某变量的最大值减去其最小值再除以最大值。

第二次测定生物量前先测定植株成熟叶片(从上而下第三或第四片叶, 每个处理 4 个重复)的最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate, P_{\max})和光合色素含量。按 Lichtenthaler 和 Wellburn (1983) 的方法测定叶绿素和类胡萝卜素含量。用 LI-6400 光合仪(LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)测定叶片饱和光下的最大净光合速率, 测定前叶片在 $1900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的饱和光强(预试验结果)下诱导 30 min, 叶片与光源间有 10 cm 厚的流动水层, 以减少叶片升温, 使用开放气路, 空气流速为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

用一元方差(One-Way ANOVA)分析紫茎泽兰和飞机草在不同供氮水平下各参数的差异, 用独立样本 *t*-Test 分析相同供氮水平下的种间差异, 所用软件为 SPSS11.5 (SPSS Inc., USA)。为避免自变量间交互作用对方差分析的干扰, 所有变量在分析前都进行自然对数转换(Poorter, 1999)。用 SigmaPlot 8.02 (SPSS Inc., USA)绘图。

2 结果

2.1 两种植物形态特征对 N 水平的响应

供氮量在 $0 \sim 0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 两种植物的株高、分枝数、*LAI* 和 *TLA* 都随供氮量的增加而显著增加, 供氮量超过 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之后, 飞机草上述参数(*LAI* 除外)开始下降, 而紫茎泽兰各参数(株高除外)到供氮量超过 $0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时才下降(图 1A ~ D)。随氮素的增加, 紫茎泽兰的 *SLA* 降低, 飞机草的 *SLA* 升高, 但在所有氮水平下, 前者的 *SLA* 都高于后者(图 1E)。任何供氮水平下, 飞机草的株高($0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 除外)均显著高于紫茎泽兰; 紫茎泽兰的分枝数、*TLA* (CK 除外)和 *SLA* (0.4 和 $0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 除外)显著高于飞机草。除对照外, 两种植物的 *LAI* 差异不显著。

2.2 两种植物生物量和生物量分配对 N 水平的响应

供氮量在 $0 \sim 0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 两种植物的总生

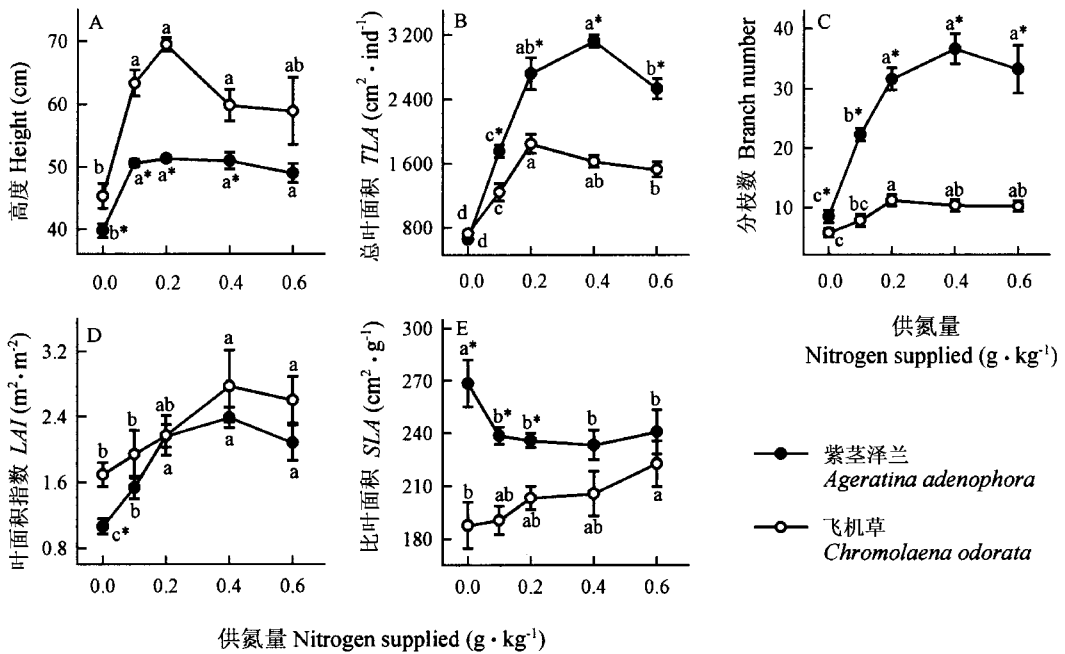


图1 不同氮水平下紫茎泽兰和飞机草的形态特征

Fig.1 Morphological traits of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* grown under different nitrogen levels

图中数据为8次测定的平均值 \pm 一个标准误差 The data were the mean \pm SE of 8 separate measurements * : 表示同一氮水平下不同种之间差异显著, 不同小写字母表示同种不同氮水平下差异显著 Indicates significantly inter-specific difference under the same nitrogen level, and different small letters indicate significantly intra-specific differences under different nitrogen levels

物量随供氮量增加而显著增加, 氮素再增加飞机草总生物量开始下降, 而紫茎泽兰一直到供氮量超过 $0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时才下降(图 2A)。在 $0 \sim 0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间, 紫茎泽兰的 RMR 和 R/C 显著降低, $0.4 \sim 0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间保持不变; 随供氮量的增加飞机草的 RMR 和 R/C 降低不多(图 2B、E)。随供氮量的增加, 两种植物的 SBR (飞机草呈下降趋势)、 LMR 、 $LARMR$ 和 LAR 呈上升趋势(图 2 C、D、F、G)。与对照相比, 在供氮量为 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 虽然每株紫茎泽兰的总生物量(图 2A)、 TLA (图 1B) 和叶生物量(等于总叶面积乘以 SLA 的倒数, 结果未列出)显著升高, 但 LMR 并未升高(图 2D), 这可能与此时植株把较多的生物量分配到根和支持结构中有关(图 2C)。两种植物相比较, 紫茎泽兰的总生物量(CK 除外)显著高于飞机草; 低氮时紫茎泽兰的 R/C 和 RMR 显著高于飞机草, 高氮时两者差异不显著; 飞机草的 LMR 、 $LARMR$ 和 LAR ($0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 除外)高于紫茎泽兰, 但高氮时差异不显著; 低氮时, 飞机草 SBR 显著高于紫茎泽兰, 高氮时, 显著低于紫茎泽兰。

2.3 两种植物生长特征对 N 水平的响应

随供氮量的增加两种植物的 RGR 显著升高, 紫茎泽兰和飞机草的峰值分别出现在供氮量为 0.4 和 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 之后开始下降, 但不显著(图 3A)。随

供氮量的增加, 紫茎泽兰的 NAR 先升后降, 峰值出现在供氮量为 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时, 但飞机草的 NAR 变化不显著(图 3B)。两种植物的 LAR_m 随供氮量的增加总体呈上升趋势, 但飞机草处理间差异不显著(图 3C)。 LAR_m 是由 SLA 和 LMR 共同决定的, 在供氮量为 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时紫茎泽兰 LMR (图 2D)略低于、 SLA (图 1E)显著低于对照, 导致此时紫茎泽兰的 LAR_m 低于对照。紫茎泽兰的 NAR (除 CK 和 $0.6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 外)显著高于、 LAR_m 显著低于飞机草, 两种植物的 RGR (除 CK 外) 差异不显著。

2.4 两种植物 P_{max} 和光合色素对 N 水平的响应

紫茎泽兰和飞机草的 P_{max} 均随供 N 量的增加而显著升高, 分别在供 N 量为 0.4 和 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时达最高值, 之后开始下降但不显著(图 4A)。随 N 含量的增加, 两种植物单位面积叶绿素含量(Chl_A)和类胡萝卜素含量(Car_A)均呈上升趋势, 但飞机草处理间差异不显著。两种植物相比较, 紫茎泽兰的 P_{max} 、 Chl_A 和 Car_A ($0 \sim 0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 除外)显著高于飞机草。

2.5 两种植物的形态、生物量分配、生长和光合特性对 N 水平响应的表型可塑性指数

除株高、 SLA 、 LAR_m 和光合参数外, 紫茎泽兰各

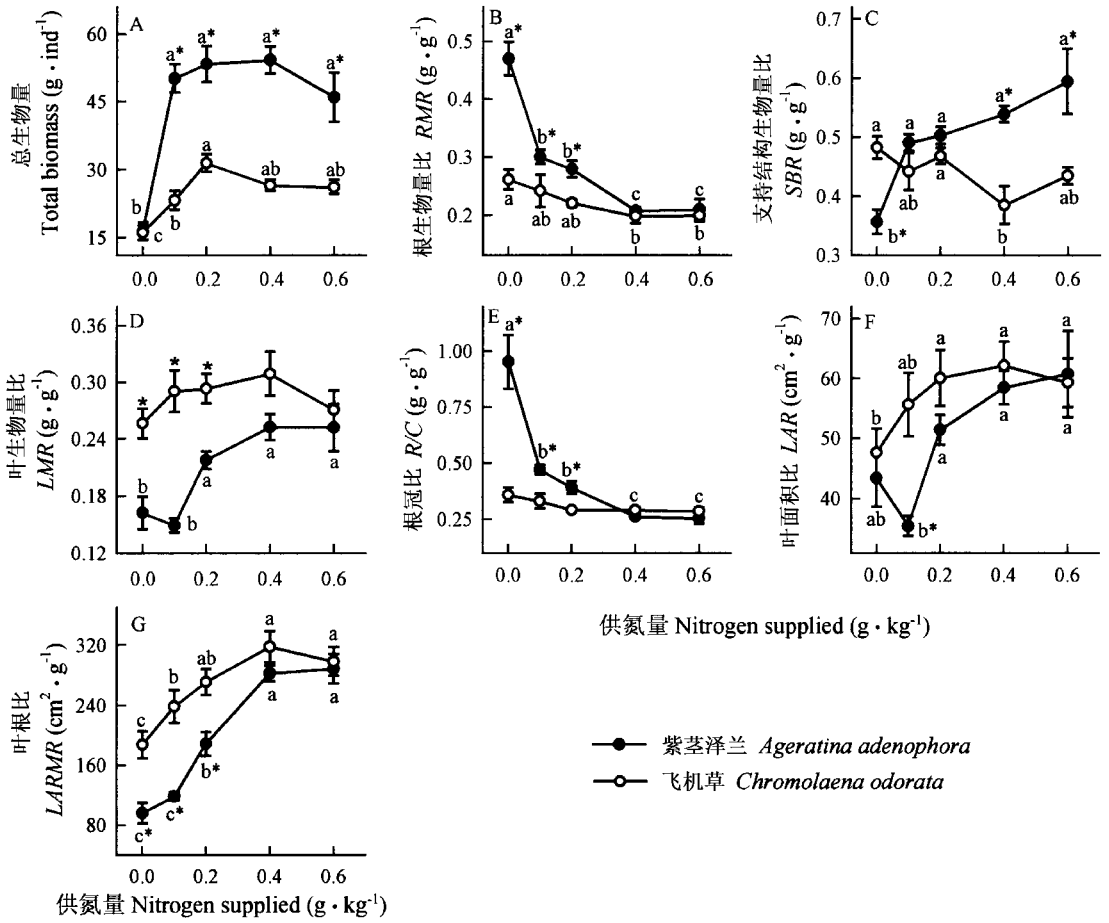


图 2 不同氮水平下紫茎泽兰和飞机草的生物量和生物量分配特征

Fig.2 Biomass and biomass allocation of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* grown under different nitrogen levels
图注同图 1 Note is same as Fig.1

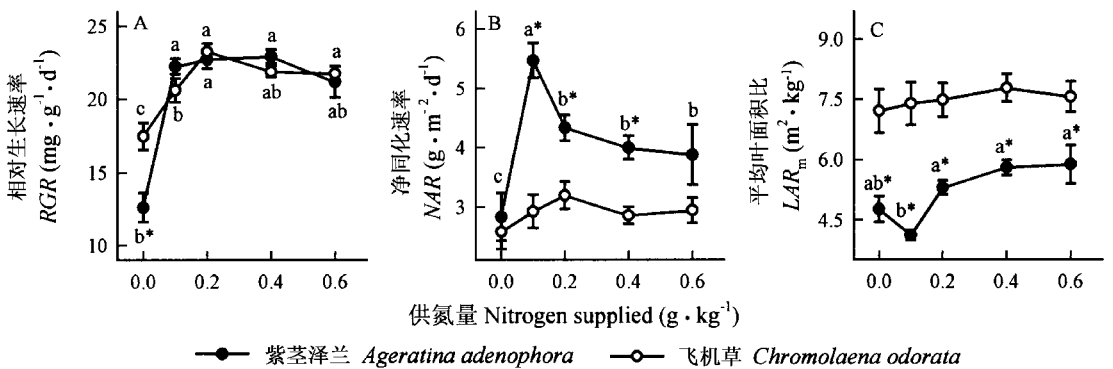


图 3 不同氮水平下紫茎泽兰和飞机草的生长特征

Fig.3 Growth traits of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* grown under different nitrogen levels
图注同图 1 Note is same as Fig.1

参数的可塑性指数均较高；飞机草的株高、分枝数、总生物量、TLA、LAI 和 LARMR 的可塑性指数较高(表 1)。除株高和 SLA 外，紫茎泽兰各参数的表型可塑性指数都大于飞机草，表明紫茎泽兰对氮营养

的适应能力更强。4 类参数相比较，形态和生物量分配特征的可塑性指数较高，生长和光合特征的可塑性指数较低。表明两种植物主要通过调节形态和生物量分配来适应氮环境的变化(表 1)。

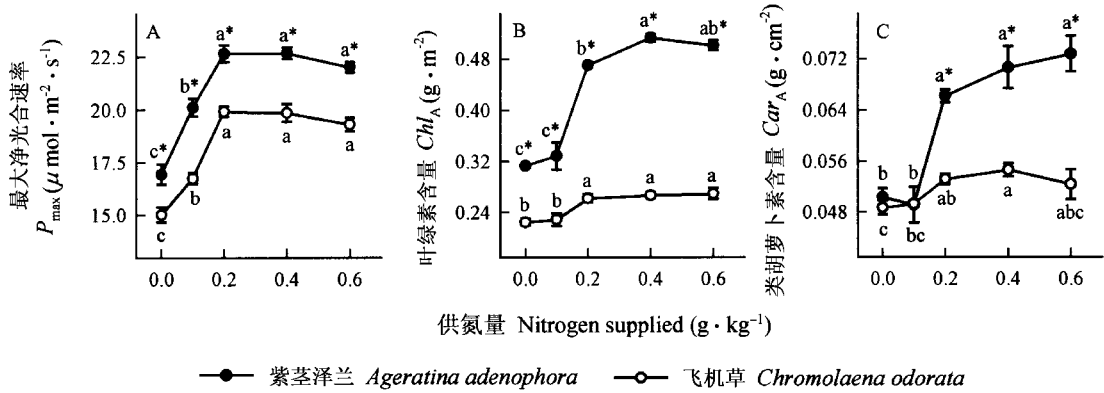


图 4 不同氮水平下紫茎泽兰和飞机草的单位面积的最大净光合速率、叶绿素含量和类胡萝卜素含量
 Fig.4 Maximum net photosynthetic rate, Chlorophyll and carotenoid content per unit area for *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* grown under different nitrogen levels

图注同图 1 Note is same as Fig. 1

表 1 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配、生长和光合特性的可塑性指数

Table 1 Phenotypic plasticity index for traits related to the morphology, biomass allocation, growth and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* grown under different nitrogen levels

植物特征 Plant traits	紫茎泽兰 <i>Ageratina adenophora</i>		飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>	
	可塑性指数 Plasticity index		可塑性指数 Plasticity index	
形态特征 Morphological traits				
株高 Height	0.23		0.35	
分枝数 Branch numbers	0.77		0.49	
叶面积指数 Leaf area index, LAI	0.55		0.39	
总叶面积 Total leaf area, TLA	0.79		0.61	
比叶面积 Specific leaf area, SLA	0.13		0.16	
生物量分配特征 Allocation traits				
总生物量 Total biomass	0.70		0.49	
根生物量比 Root mass ratio, RMR	0.56		0.24	
支持结构生物量比 Supporting organs biomass ratio, SBR	0.40		0.20	
叶生物量比 Leaf mass ratio, LMR	0.41		0.17	
根冠比 Root mass/crown mass, R/C	0.73		0.20	
叶面积比 Leaf area ratio, LAR	0.42		0.23	
叶根比 Leaf area to root mass ratio, LARMR	0.67		0.47	
生长特征 Growth traits				
相对生长速率 Relative growth rate, RGR	0.45		0.25	
净同化速率 Net assimilation rate, NAR	0.48		0.19	
平均叶面积比 Mean leaf area ratio, LMR _m	0.19		0.07	
光合特征 Photosynthetic traits				
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate, P _{max}	0.26		0.25	
叶绿素含量 Chlorophyll content, Chl _A	0.39		0.19	
类胡萝卜素含量 Carotenoid content, Car _A	0.29		0.11	

3 讨论

氮是植物生长过程中最重要的养分限制因子,分析物种对氮资源响应的可塑性,可了解物种对养分环境的适应机制和生态分布规律(Elberse *et al.*, 2003)。不同处理间紫茎泽兰和飞机草的多数参数差异显著,可塑性指数高(表 1),表明它们对氮营养

变化的适应性较强。低氮水平下,两种植物分配更多的生物量到养分吸收器官,增大 RMR 和 R/C(图 2B、E),扩大吸收表面积,增加对氮素的吸收,减少氮素对生长的限制;高氮水平下,氮素不再是植物生长的限制因子,更多的生物量投入到碳同化器官,增大 LAR 和 LARMR(图 2F、G),使 RGR 和 NAR 升高(图 3A、B),提高了植株的竞争能力。低氮水平下紫

茎泽兰的 RMR 和 R/C 显著高于飞机草, R/C 、 RMR 、 LMR 、 NAR 和 $LARMR$ 的可塑性指数也高于飞机草, 表明紫茎泽兰对氮资源的适应性更强。

随氮含量的增加两种植物成熟叶片的 P_{max} 、 Chl_A 和 Car_A 增大(图 4A ~ C), 并明显高于其它研究中的入侵种和非入侵种(Turnbull, 1991; Thompson *et al.*, 1992), 高氮促进了两种植物光合能力的提高, 利于碳积累。相对而言, 紫茎泽兰上述 3 个参数显著高于飞机草, 这与两种植物总生物量的变化趋势一致。类胡萝卜素是活性氧的有效猝灭剂(Bungard *et al.*, 1999), 其中的叶黄素组分又与热耗散能力直接相关, 表明高氮时两种植物抵御光破坏的能力增强。强的光合和抵御光破坏的能力为它们的旺盛生长和表现强的入侵性创造了条件。

RGR 是影响群落结构和动态的主要因子之一, RGR 对环境的适应性具有重要的生态学意义(Lambers & Poorter, 1992)。高生长速率可增加物种的竞争力和适宜条件下的建群速度。紫茎泽兰和飞机草生长快, 速生期为 5 ~ 9 月(雨季)(刘伦辉等, 1989; 凌冰等, 2003)。本试验结果表明, 干季(11 月 ~ 翌年 4 月)全光下, 较高的氮水平下紫茎泽兰和飞机草的生长速率仍很高(图 3A)。而在野外, 此时大部分本地植物叶片枯落或停止生长, 生境光和养分资源增多, 利于两种入侵植物光合潜能的发挥。在时间上紫茎泽兰和飞机草可以利用本地种不能利用的资源, 这可能与它们的入侵性密切相关。

RGR 受生理学参数 NAR 和形态学参数 LAR_m 的共同影响, $LAR_m = SLA \times LMR$ (Lambers & Poorter, 1992)。在一定范围内, 添加氮素增大了两种植物的 LAR_m 和 NAR , 使 RGR 显著升高(图 3A ~ C)。随 N 水平的提高, 飞机草 LAR_m 、 LMR 和 SLA 均升高, 紫茎泽兰 LAR_m 和 LMR 升高、 SLA 降低(图 3C, 图 2D, 图 1E), 说明飞机草 LAR_m 随氮素的变化是由 LMR 和 SLA 共同决定, 而紫茎泽兰的 LAR_m 主要由 LMR 决定, 但 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 氮水平下, LAR_m 由 SLA 决定。飞机草的 LAR_m 和 LMR 高于紫茎泽兰、 SLA 低于紫茎泽兰, 说明 LAR_m 的种间差异主要是由 LMR 决定的。表明 LMR 对两种植物的 RGR 有重要的影响, 是决定处理间和种间 RGR 差异的重要因素。随氮素的增加, 紫茎泽兰的 SLA 降低, 飞机草的 SLA 升高。高 SLA 常能促成高生长速率, 无论在低光还是饱和光强下, 高 SLA 物种的光合氮利用效率($PNUE$)都高于低 SLA 物种(Poorter & Evans, 1998)。低氮时叶片光合速率低, SLA 升高不仅可提高

$PNUE$, 还可减少单位面积叶片呼吸消耗, 提高 LAR , 利于光合产物制造和积累; 相反, SLA 降低不利于光合产物制造和积累(Lambers & Poorter, 1992)。高氮时叶片光合速率高, 虽然 SLA 升高同样能提高 $PNUE$, 减少单位面积叶片呼吸消耗, 提高 LAR , 但此时这种变化趋势并不一定对植物有利, 因为此时氮不是限制因子, 减少呼吸的同时会使光合下降更多, 植物可以通过增加 LMR 来提高 LAR (Meziane & Shipley, 1999)。相反, 虽然 SLA 降低能增加单位面积叶片呼吸消耗, 但此时光合增加更多(张亚杰和冯玉龙, 2004), 对植物有利。随氮水平的提高紫茎泽兰 SLA 降低, 但始终高于飞机草, 尤其是在低氮水平下(图 1E), 表明紫茎泽兰能更好地适应氮环境的变化。但也有学者认为低氮时 SLA 低(细胞壁增厚)有利于减少叶片消耗、提高耐性, SLA 低有利于植物的生长(van Arendonk *et al.*, 1997)。

氮资源在决定群落的可入侵性过程中具有重要的作用, 人类活动造成的氮资源增加改变了物种的竞争关系, 促进了高生长速率外来种的入侵(Maron & Connors, 1996)。对夏威夷 5 种外来入侵种和 4 种本地种的研究发现入侵种的 RGR 高于本地种, 平均分别为 35.7 和 $12.9 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ (Pattison *et al.*, 1998)。Milberg 等(1999)研究了不同养分水平下澳大利亚西部 5 种入侵杂草和 5 种紫菀科一年生本地种发芽后 58 d 内生长状况, 发现入侵种的总生物量是本地种的 3 倍, 入侵种的最佳氮水平为 0.040 或 $0.081 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, 本地种为 $0.020 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 。干季紫茎泽兰和飞机草的 RGR 高于夏威夷本地种, 最适氮水平(分别为 0.4 和 $0.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 高于澳大利亚外来种和本地种(图 3A)。一般土壤有效氮含量超过 $0.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时即为高养分土壤(张世熔等, 2003), 能满足一般植物的生长, 表明两种植物对氮素的需求很大。野外调查发现, 紫茎泽兰在肥沃的生境中入侵严重。我们研究发现云南省澜沧县竹塘乡紫茎泽兰入侵严重的撂荒地土壤养分含量: pH 为 4.67, 有机质为 $94.37 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 全 N 为 $4.07 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 总 P 为 $1.41 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 总 K 为 $12.23 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效 N 为 $358.7 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效 P 为 $5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效 K 为 $105.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

有研究表明高养分水平下外来种的生物量高于本地种, 但在低养分水平下, 两者没有差别(Burns, 2004)。低氮对所有植物的生长都有一定的抑制, 此时, 对于植物来说, 来自非生物环境的适应压力比其它物种的竞争压力更大(Maron & Connors, 1996)。

高氮促进植物的生长,但由于本地种适应了长期的低氮环境其生长速率较低,氮素增加对其生长的促进效应没有对高生长速率的入侵种大,在竞争中往往被排挤出局(Fichtner & Schulze, 1992)。低氮时,紫茎泽兰和飞机草的生长速率低,植株矮小,分枝少,叶面积指数低,很难表现其竞争优势。高氮时,紫茎泽兰和飞机草的生长速率、株高、分枝数和叶面积指数增长加快,待其长到群落上层后可以通过遮荫排挤本地物种。我们对撂荒一年的农用地进行施肥试验,发现9个月后施肥样方内紫茎泽兰株高、分枝数和盖度显著高于未施肥样方(待发表数据),促进了紫茎泽兰的入侵。阳性植物紫茎泽兰和飞机草不仅养分适应能力很强,其光适应能力也很强,小苗可以在4%的光强下存活、生长,并保持较高的光合能力(王峻峰等,2003;2004),高光下也是通过荫蔽作用排挤本地种。除养分和光强(王峻峰和冯玉龙,2004)外,我们推测改善其它环境因子也能增加紫茎泽兰和飞机草的入侵性,且也主要是通过荫蔽作用排挤本地种。

参 考 文 献

- Alpert P, Bone E, Holzappel C (2000). Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in preventing the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52 – 66.
- Baruch Z, Fernández D (1993). Water relations of native and introduced C₄ grasses in a neo-tropical savanna. *Oecologia*, 96, 179 – 185.
- Brooks ML (2003). Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert. *Journal of Applied Ecology*, 40, 344 – 353.
- Bungard RA, Ruban AV, Hibberd JM, Press MC, Horton P, Scholes JD (1999). Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophyll cycle in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 1135 – 1139.
- Burns JH (2004). A comparison of invasive and noninvasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients. *Diversity and Distributions*, 10, 387 – 397.
- Cao HL(曹洪麟), Ge XJ(葛学军), Ye WH(叶万辉) (2004). The distribution and damage of *Eupatorium odoratum* in Guangdong. *Guangdong Forestry Science and Technology* (广东林业科技), 20, 57 – 59. (in Chinese with English abstract)
- Durand LZ, Goldstein G (2001). Photosynthesis, photo-inhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia*, 126, 345 – 354.
- Elberse IAM, van Damme JMM, van Tienderen PH (2003). Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology*, 91, 371 – 382.
- Feng YL(冯玉龙), Feng ZL(冯志立), Cao KF(曹坤芳) (2001). The protection against photodamage in *Amonum villosum* Lour. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 27, 483 – 488. (in Chinese with English abstract)
- Fichtner K, Schulze ED (1992). The effect of nitrogen nutrition on growth and biomass partitioning of annual plants originating from habitats of different nitrogen availability. *Oecologia*, 92, 236 – 241.
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 188 – 261.
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983). Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions* (London), 603, 591 – 592.
- Ling B(凌冰), Zhang MX(张茂新), Pang XF(庞雄飞) (2003). Biological activities of the volatile oil from *Chromolaena odorata* on fungi and insects and its chemical constituent. *Natural Product Research and Development* (天然产物研究与开发), 15, 183 – 187. (in English)
- Liu LH(刘伦辉), Liu WY(刘文耀), Zheng Z(郑征), Jing GF(荆桂芬) (1989). The characteristic research of autecology of pamakani (*Eupatorium adenophorum*). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 9, 66 – 70. (in Chinese with English abstract)
- Luken JO, Tholemeier TC, Kuddes LM, Kunkel BA (1995). Performance, plasticity and acclimation of the non-indigenous shrub *Lonicera maackii* (Caprifoliaceae) in contrasting light environments. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1953 – 1961.
- Maron JL, Connors PG (1996). A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia*, 105, 302 – 312.
- Meziane D, Shipley B (1999). Interacting components of inter-specific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, 13, 611 – 622.
- Milberg P, Lamont BB, Pérez-Fernández MA (1999). Survival and growth of native and exotic composites in response to a nutrient gradient. *Plant Ecology*, 145, 125 – 132.
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A (1998). Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia*, 117, 449 – 459.
- Poorter H, Evans JR (1998). Photosynthetic nitrogen use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116, 26 – 37.
- Poorter L (1999). Growth response of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13, 396 – 410.
- Sun B(孙波), Zhang TL(张桃林), Zhao QG(赵其国) (1995). Comprehensive evaluation of soil fertility in the hilly and mountainous region of Southeastern China. *Acta Pedologica Sinica*

- (土壤学报), 32, 362 – 369. (in Chinese with English abstract)
- Thompson WA, Huang LK, Kriedemann PE (1992). Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19, 19 – 42.
- Turnbull MH (1991). The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. *Oecologia*, 87, 110 – 117.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81, 1925 – 1936.
- van Arendonk JJCM, Niemann GJ, Boon JJ, Lambers H (1997). Effects of nitrogen supply on the anatomy and chemical composition of leaves of four grass species belonging to the genus *Poa*, as determined by image-processing analysis and pyrolysis-mass spectrometry. *Plant, Cell and Environment*, 20, 881 – 897.
- Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙) (2004). The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 781 – 786. (in Chinese with English abstract)
- Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙), Liang HZ (梁红柱) (2004). Acclimation of photosynthetic characteristics to growth light intensity in *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 1373 – 1377. (in Chinese with English abstract)
- Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙), Li Z (李志) (2003). Acclimation of photosynthesis to growth light intensity in *Chromolaena odorata* (L.) and *Gynura* sp. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报), 29, 542 – 548. (in Chinese with English abstract)
- Williams DG, Mack RN, Black RA (1995). Ecophysiology and growth of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, 76, 1569 – 1580.
- Williamson M, Fitter A (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, 77, 1661 – 1666.
- Zhang SR (张世熔), Huang YF (黄元仿), Li BG (李保国), Zhang FR (张凤荣), Hu KL (胡克林) (2003). Temporal-spatial variability of soil nitrogen nutrients in Quzhou County, Hebei Province. *Acta Pedologica Sinica* (土壤学报), 40, 475 – 479. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YJ (张亚杰), Feng YL (冯玉龙) (2004). The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报), 30, 269 – 276. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 刘丽娟