

不同养分条件下密度对空心莲子草生长和光合特性的影响

李珂¹, 陈浩¹, 张海杰², 王彤³, 刘建^{1*}

(1. 山东大学环境研究院, 青岛 266237; 2. 中山大学生命科学学院生物控制国家重点实验室, 广州 510275;

3. 山东大学生命与科学学院, 青岛 266237)

摘要: 为了理解在不同养分水平下密度对入侵植物空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 的影响, 设置了3种养分水平 (低、中、高) 和3种植株密度 (低、中、高) 对空心莲子草进行温室控制试验。结果显示, 养分水平和密度均对空心莲子草的生物量和光合指标具有显著影响。中养分水平处理下的空心莲子草单株生物量和整盆总生物量在3种不同的种植密度下均最高, 但其光合速率以及叶绿素含量在高养分水平处理最高。同一养分水平对比发现, 空心莲子草光合速率均在中等种植密度的处理中达到最大。随着种植密度的增加, 空心莲子草的光合作用和单株生物量会逐渐降低, 但整盆的总生物量升高, 这些特点可能会有助于空心莲子草发展成单优群落。本研究对理解空心莲子草及类似入侵植物的入侵机制具有重要意义。

关键词: 空心莲子草; 生物量; 养分水平; 种植密度; 光合作用

中图分类号: Q948.1; Q948.8

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)04-0706-07

Effects of planting density on the growth and photosynthesis of *Alternanthera philoxeroides* at different nutrient conditions

LI Ke¹, CHEN Hao¹, ZHANG Haijie², WANG Tong³, LIU Jian¹

(1. Institute of Environmental Research, Shandong University, Qingdao 266237;

2. State Key Laboratory of Biocontrol, School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275;

3. School of Life Sciences, Shandong University, Qingdao 266237)

Abstract: In order to reveal the effects of planting density on the performance of invasive plant under different nutrient conditions, a greenhouse experiment was conducted in which *Alternanthera philoxeroides* was planted at three population densities (low, medium and high) under various nutrient levels (low, medium and high). The results showed that both population density and nutrient level had significant effects on the growth of the plant. The biomass of individual plant and all plants in one pot under medium nutrient level were the highest, while the photosynthetic rate and total chlorophyll content were the highest at the high nutrient level. The photosynthetic rate was the highest at medium population density under every nutrient level. The photosynthesis and biomass of single plant decreased with the increase of population density, while the total biomass in the whole pot increased with the increase of density. These characteristics might contribute to the invasion of *A. philoxeroides* to form monodominant community. This study contributes to the understanding of invasion mechanism of *A. philoxeroides* and other similar invasive plants.

Key words: *Alternanthera philoxeroides*; biomass; nutrient level; population density; photosynthesis

生物入侵对入侵地生态功能和生物多样性方面均有很大的影响^[1]。入侵种一旦入侵成功, 易形成优势种群。植物的入侵性并不仅仅由其自身的生理特征或遗传特性所决定, 养分水平和种群密度等因素对其入侵也有很重要的影响^[2-3]。

养分是植物生长重要因素之一, 与资源利用相关植物特征决定着入侵植物的入侵能力^[4]。入侵植物在入侵到养分丰富的生境时, 普遍具有很强的光合能力和生长能力^[5-7]。因此, 研究养分水平在植物入侵过程中的影响对于理解植物入侵有着重要作用。

收稿日期: 2018-12-07

基金项目: 山东省自然科学基金(ZR2017MC013)和国家自然科学基金(31200426)共同资助。

作者简介: 李珂, 硕士研究生。E-mail: 815215665@qq.com

* 通信作者: 刘建, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: ecology@sdu.edu.cn

当入侵植物扩散到一定程度时, 会产生一定程度的种内竞争。为了适应这种变化, 植株往往会改变自身的生理特性, 例如植株高度、枝条生物量和叶片生理特征等^[8-9]。这种表型可塑性允许入侵者分配比本地植物更多的营养物质来增加生物量^[10]。多项研究发现, 高密度入侵植物的生理指标低于低种群密度入侵植物^[8,11]。植物密度决定了水生无性系植物在复杂生境中的竞争力^[12]。因此, 种群密度对入侵植物的影响也成为了目前入侵生态学研究的核心问题之一。

空心莲子草是水生入侵植物之一。它是一种原产于南美洲的无性系杂草, 是一种多年生草本植物^[13-14], 它在水生和陆地生境中进行无性繁殖并迅速扩展^[15]。空心莲子草在中国已有 80 多年的入侵历史, 是危害最大的入侵物种之一^[16]。目前, 关于其生理特性和生物化学防治等方面研究较多^[17-18]。许多研究表明, 如果植物具有较高的光合速率, 它通常生长和繁殖迅速^[19]。此外, 入侵植物的竞争力与光合作用能力密切相关, 它们往往通过增加分枝的光合作用来增强入侵能力^[20]。因此, 研究空心莲子草的光合能力对于了解入侵植物的潜力和制定适当的防治策略至关重要。

之前的研究比较了不同氮磷供给下空心莲子草与本地植物的生长情况, 发现养分是影响空心莲子草竞争力的主要因素, 而不是氮磷比^[3]。因此, 为了了解在不同养分水平下, 种植密度的增加是否会抑制空心莲子草的生长以及养分水平和种植密度如何影响其生长, 本研究采用养分水平与种植密度相结合的温室实验方法, 探讨不同养分条件下, 密度对入侵植物空心莲子草的影响。

1 材料与方法

1.1 供试材料及试验设计

空心莲子草幼苗于 2017 年 7 月从山东省南四湖湿地公园采集。幼苗在山东大学房干实验站(36°26'N, 117°27'E)的温室大棚中培养 1 周。试验采用沙培法, 种植前对所需河沙进行彻底冲洗。选择茎长约 11 cm 的幼苗, 移植入加有 7 kg 河沙的实验盆中(h: 23.5 cm; d: 22 cm)。本试验设定两个因素: 河沙的养分水平和空心莲子草的种植密度。根据添加的养分不同分为低、中、高 3 个层次, 分别标记为 A、B、C; 根据每盆种植的幼苗株数的不同分为低、中、高 3 个梯度。共有 9 个处理组合, 每个处理组合包括 5 个重复。实验中养分水平和种植密度设置见表 1。

表 1 不同养分水平和空心莲子草种植密度的设置

Table 1 Nutrient levels and planting densities of *Alternanthera philoxeroides* at different treatments

养分水平 Nutrient level	TN/g·kg ⁻¹ 河沙 TN sand	施肥量/g·kg ⁻¹ 河沙 Fertilizing amount	种植密度 Planting density	种植株数/株·盆 ⁻¹ Planting number
低养分 (A) Low nutrient	0.5	2.5	低密度 Low density	1
			中密度 Medium density	2
			高密度 High density	4
中养分 (B) Medium nutrient	0.7	3.5	低密度 Low density	1
			中密度 Medium density	2
			高密度 High density	4
高养分 (C) High nutrient	2.1	10.5	低密度 Low density	1
			中密度 Medium density	2
			高密度 High density	4

本试验采用与采集地南四湖具有相近氮磷比的复合肥为养分来源。根据我们之前的研究, 本试验中的中养分梯度最适合空心莲子草的生长, 并且经过初步试验确定了低、高养分水平^[18]。试验过程中, 为了确保空心莲子草的正常生长, 并且不会导致肥料的流失, 每天添加 200 mL 水。在施肥时, 先将肥料碾磨成粉末状, 每次溶解一半在 200 mL 的水中, 分 2 d 进行添加, 防止一次性添加对植物造成破坏。其中, 低养分水平仅在试验开始的第 1 周添加化肥, 之后不再加入; 中、高养分水平在试验期

间每 2 周添加 1 次, 每次分 2 d 添加。试验时间为 2017 年 7 月 24 日至 9 月 20 日。

1.2 光合速率及光响应曲线的测定

试验收获前 2 周, 选取空心莲子草主株的第 3 节成熟叶片, 使用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6800 便携式光合系统测定每组空心莲子草的光合特性。测定条件: CO₂ 浓度为 385 μmol·mol⁻¹, 测定光强为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定每个处理下空心莲子草的光合速率^[21]。

设置光量子通量密度 (PPFD) 分别为 1 600、

1 200、1 000、800、600、400、200、100 和 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定其光响应曲线。光响应曲线的拟合采用非直角双曲线模型, 该模型公式为:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n_{\max}} - \sqrt{(\alpha I + P_{n_{\max}})^2 - 4\theta\alpha I P_{n_{\max}}}}{2\theta} - R_d$$

其中, α 为表观量子率; I 为光量子通量密度; $P_{n_{\max}}$ 为最大光合速率; R_d 为暗呼吸速率; θ 为反映光响应曲线的弯曲程度的曲角参数, 取值 $0 \leq \theta \leq 1$ ^[22]。根据光响应曲线, 计算各处理下空心莲子草的光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)。

1.3 总叶绿素含量的测定

选取每组处理中测定光合的同一叶片, 轻轻擦拭干净后, 用打孔器在每片叶片上取 5 片大小相同的圆形小叶片, 用体积分数 95% 的乙醇溶液置于黑暗环境中浸提叶绿素, 待叶片全部变白后, 用分光光度计测定萃取液的吸光光度值, 测定波长分别 649 nm 和 665 nm。将测定得到的吸光值代入以下公式:

$$Ca = 13.95A_{665} - 6.88A_{649}$$

$$Cb = 24.96A_{649} - 7.32A_{665}$$

$$Cr = Ca + Cb = 18.08A_{649} - 6.63A_{665}$$

式中, Ca 、 Cb 、 Cr 分别代表叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素的浓度, $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$; A_{649} 、 A_{665} 分别代表波长 649 nm 和 665 nm 下的吸光度。

1.4 空心莲子草比叶面积 (SLA) 的测定

收获前, 随机选取各处理 20 片成熟叶片, 擦拭干净, 平放在扫描仪上。利用 Photoshop 软件确定叶面积。叶面积=叶像素/背景像素的百分比 \times 背景纸张面积^[23]。 $SLA = \text{叶面积}/\text{叶干重}$ 。

1.5 空心莲子草生物量指标的测定

试验结束时, 将各处理的植株的根冲洗干净。将各处理下的叶、茎、根分别装入信封袋中, 多株处理的空心莲子草分别装在不同的信封袋中, 编号, 放入 80℃ 的烘箱中烘干至恒重后进行称重, 记录各部分的干重。

1.6 统计分析

采用 SPSS 21.0 软件对生物量、光合速率、SLA 和总叶绿素含量等不同变量的数据进行双因素方差分析(表 2), 所有实验数据的显著性检验均在 $P < 0.05$ 水平进行。使用 Origin 8.5 软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 不同养分水平下, 密度对空心莲子草生物量指数的影响

结果表明, 养分水平与植株密度的交互作用对单株叶生物量、单株生物量、整盆叶片生物量和整盆生物量均有显著影响(表 2)。

表 2 养分水平和种植密度以及其交互作用对空心莲子草实验指标的双因素方差分析

Table 2 Analysis of two-factor variance of nutrient level and planting density and their interaction on experimental indexes of *Alternanthera philoxeroides*

类别 Index	因素 Factor	df	F	P
单株叶生物量 Single leaf biomass	种植密度 Planting density	2	56.564	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	114.140	<0.001
单株生物量 Single plant biomass	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	7.131	<0.001
	种植密度 Planting density	2	201.859	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	97.273	<0.001
整盆叶生物量 Total leaf biomass	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	17.055	<0.001
	种植密度 Planting density	2	25.660	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	108.667	<0.001
整盆生物量 Total biomass	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	5.568	<0.001
	种植密度 Planting density	2	28.790	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	68.308	<0.001
比叶面积 Specific leaf area	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	3.485	0.017
	种植密度 Planting density	2	49.876	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	195.844	<0.001
光合速率 Photosynthetic rate	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	1.751	0.160
	种植密度 Planting density	2	35.230	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	42.370	<0.001
总叶绿素含量 Total chlorophyll content	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	3.346	0.020
	种植密度 Planting density	2	10.451	<0.001
	养分水平 Nutrient level	2	156.668	<0.001
	种植密度 \times 养分水平 Planting density \times Nutrient level	4	0.502	0.735

在每一组养分水平处理下, 单株生物量在 3 种不同的种植密度下均有显著差异(表 3)。3 种养分水平下, 单株叶生物量和单株生物量随着种植密度的

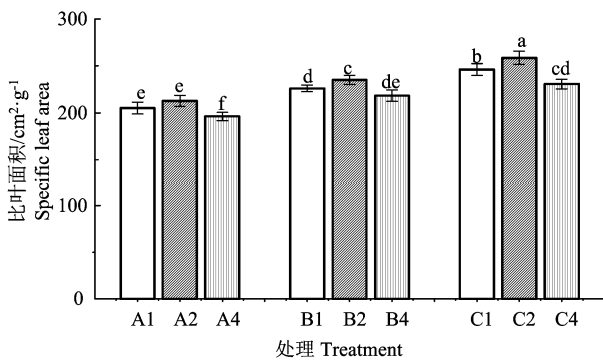
增加显著下降(表 3)。而每盆中的空心莲子草总叶生物量和总生物量随着种植密度的增加均有增加(表 3)。

表 3 不同养分水平和不同密度处理下空心莲子草的生物量指数

Table 3 The biomass indexes of <i>Alternanthera philoxeroides</i> at different nutrient levels and plant densities g				
处理	单株叶生物量	整盆叶生物量	单株生物量	整盆生物量
Treatment	Single leaf biomass	Total leaf biomass	Single plant biomass	Total biomass
A1	2.90±0.56 ^d	2.90±0.56 ^e	22.83±3.35 ^b	22.83±3.35 ^d
A2	1.97±0.43 ^e	3.94±0.88 ^e	19.32±0.91 ^c	38.64±1.83 ^b
A4	1.51±0.33 ^e	5.80±1.30 ^d	9.76±2.06 ^{de}	39.03±8.25 ^b
B1	11.61±1.05 ^a	11.61±1.05 ^{bc}	40.52±3.03 ^a	40.52±3.03 ^b
B2	7.21±2.13 ^{bc}	14.42±4.25 ^b	22.08±3.18 ^b	44.16±6.36 ^b
B4	5.35±0.92 ^c	21.38±3.66 ^a	14.41±2.14 ^{cd}	57.65±8.56 ^a
C1	7.49±1.53 ^b	7.49±1.53 ^{cd}	21.38±2.60 ^b	21.38±2.60 ^d
C2	5.06±0.63 ^c	10.11±1.26 ^c	11.91±2.13 ^d	23.83±4.26 ^d
C4	2.81±0.77 ^{de}	11.25±3.07 ^{bc}	7.83±0.91 ^e	31.30±3.64 ^c

注: *A、B 和 C: 低、中和高养分水平; 1、2 和 4: 每个实验盆中植株的株数。表中数据为平均值±标准差形式。不同字母代表有显著性差异 ($P<0.05$)。

Note: *A, B and C: low, medium and high nutrient level; 1, 2 and 4: the number of plants in each pot. Values are presented as means ±SD. Different letters indicate significant differences ($P<0.05$).



不同字母表示差异显著($P<0.05$)。A、B 和 C: 低、中和高养分水平; 1、2 和 4: 每个实验盆中植株的株数。下同

Different letters indicate significant differences ($P<0.05$). A, B and C: low, medium and high nutrient level; 1, 2 and 4: the number of plants in each pot. The same below

图 1 不同养分水平和不同密度处理下空心莲子草的比叶面积

Figure 1 The SLA of *Alternanthera philoxeroides* at different nutrient levels and planting densities

2.2 不同养分水平下, 密度对空心莲子草比叶面积的影响

根据双因素方差分析, 养分水平与植株密度对空心莲子草比叶面积的影响不存在显著的交互作用(表 2)。

通过对比分析, 可以发现空心莲子草的比叶面积随着养分水平的增加而有不同程度的增加, 并且养分的变化对其比叶面积的影响较为显著; 不同的

种植密度对空心莲子草的比叶面积也具有一定的影响, 在中种植密度下, 其值最大; 高种植密度下, 其值最小, 并且两者之间存在显著性差异(图 1)。

2.3 不同养分水平下, 密度对空心莲子草光合速率和总叶绿素含量的影响

通过双因素方差分析, 养分水平和种植密度对空心莲子草光合速率有明显的交互作用, 而对其总叶绿素含量没有显著作用(表 2)。

空心莲子草的光合速率和总叶绿素含量的分析显示, 两个指标的变化趋势基本相同: 均随着养分水平的增加而增加(图 2-A; 图 2-B)。同一养分水平处理下, 中种植密度下的光合速率最高, 同时高密度下最低且与其余两种密度之间具有显著差异(图 2-A)。中养分和高养分的叶绿素总含量有明显差异(图 2-B)。在高养分水平下, 空心莲子草叶绿素总含量最高; 在种植密度指标下, 种植密度为中等梯度时, 空心莲子草叶绿素总含量最高(图 2-B)。

2.4 不同养分水平下, 密度对空心莲子草光响应曲线的影响

通过 SPSS 统计软件对测得数据进行分析、拟合, 各组处理下的光响应曲线拟合系数 (R^2) 均大于 0.9, 表明曲线拟合度较好, 可以较真实地反映各处理组的光合特性。

通过光响应曲线的参数分析, 可以发现, 随着养分水平的增加, 空心莲子草的 Pn_{max} 均有不同程

度的增加,故在高养分水平处理下的其值最高(表4)。在同一养分条件下,中种植密度下的空心莲子草 Pn_{max} 最大,高种植密度下其值最小(表4)。此外,在3种不同的养分处理中,3种不同的种植密度之间的 Pn_{max} 均有显著差异(表4)。

不同养分处理下空心莲子草的 LCP 和 LSP 均在中等种植密度时最大。在比较同一种种植密度,可以发现, LCP 、 LSP 均随着养分水平的增加均有不同程度的增加。

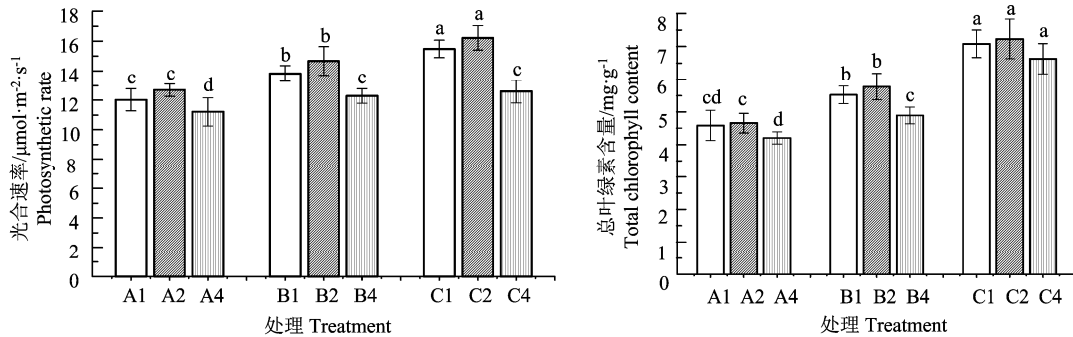


图2 不同养分水平和不同密度处理下空心莲子草光合速率和总叶绿素含量

Figure 2 The photosynthetic rate and total chlorophyll content in *Alternanthera philoxeroides* at different nutrient levels and plant densities

表4 不同养分水平和种植密度处理下空心莲子草光响应曲线参数

Table 4 Light response curve parameters of *Alternanthera philoxeroides* at different nutrient levels and planting densities

处理 Treatment	Pn_{max}	LCP	LSP
A1	4.79±0.30 ^g	51.54±4.60 ^{fg}	250.21±14.90 ^e
A2	6.08±0.28 ^f	56.39±4.46 ^f	283.08±9.79 ^d
A4	3.77±0.25 ^h	40.68±3.92 ^b	205.30±16.82 ^f
B1	7.55±0.34 ^e	65.48±3.67 ^e	307.15±8.56 ^c
B2	8.34±0.50 ^d	72.2±2.95 ^d	341.17±13.12 ^b
B4	6.25±0.18 ^f	45.86±1.42 ^g	238.56±4.46 ^e
C1	11.31±0.43 ^b	91.21±4.79 ^b	377.10±30.20 ^{ab}
C2	13.40±0.56 ^a	117.73±2.47 ^a	392.55±6.47 ^a
C4	10.00±0.82 ^c	84.09±4.33 ^c	355.47±21.62 ^b

3 讨论

在本研究中,养分和种植密度对空心莲子草生物量有显著的交互作用。在相同的种植密度下,增加养分可以促进空心莲子的生物量积累^[24]。空心莲子草整盆生物量在中养分水平处理下最高,说明养分过高可能对空心莲子草的生长初期产生一定的副作用。此外,在同一养分水平下,虽然单株生物量随着种植密度的增加而减少,但每个实验盆中的总生物量却有所增加,这一点可能会提高空心莲子草的生存和生长能力。

此外,根据空心莲子草的叶生物量,分析了植物的比叶面积。比叶面积是植物叶片的重要性状之一,反映了植物获取外界资源的能力,与植物的生长和生存策略密切相关。在本研究中,随着养分水平的增加,空心莲子草的比叶面积均有增加,推测

是因为养分增加的情况下植物生长更好,导致植物对光的竞争更加激烈,因此会增加其叶面积,而低养分条件下,比叶面积低的植物才能够更好地适应比较恶劣的环境条件。同样,种植密度的增加对空心莲子草比叶面积的增加有着不同的影响。研究发现,在中等种植密度下其值最大。并且,虽然在低种植密度和中种植密度下总叶生物量之间没有显著差异,但在中、高养分水平下比叶面积在这两种种植密度之间具有显著差异。一方面,可以总结出中等种植密度可以在养分丰富的条件下显著提高空心莲子草的叶面积以达到更好的生长。另一方面,比叶面积可以反映植物叶片在强光下截光和自我保护的能力^[25]。它与植物的光合作用和呼吸作用密切相关^[26]。因此,推断在中等种植密度下,空心莲子草的净光合速率较高。因此,我们进一步分析了各处理下空心莲子草的光合速率,以验证该推论。

本研究发现,各处理下植株的光合速率随着养分水平的增加而增加,这与先前的研究一致^[27]。

3种植物密度处理中,中密度处理的光合速率最高,与高密度处理的光合速率差异显著。推测可能是由于在高种植密度下叶片密集,植株间相互遮荫从而形成弱光环境不利于光能的利用,因而降低了光合速率。同时有研究表明,种植密度对于光合色素的影响是多方面的,一方面与其形成的光环境有关,更主要的是植株间对养分的竞争,因此低种植密度的光合速率反而小于中种植密度^[28]。此外,空心莲子草总叶绿素含量的变化有相同的趋势,说明在种植密度中等的情况下,植物具有较强的获取和利用光资源以满足其生长的能力^[29]。

为了更好地了解不同养分条件下种植密度对空心莲子草光合特性的影响,研究了空心莲子草的光响应曲线参数。最大光合速率(Pn_{max})、光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)等光合参数是研究植物快速生长的重要科学依据^[30]。光饱和点(LSP)能够反映植物对强光的适应性;光补偿点(LCP)越低,弱光条件下的正常光合作用越好;最大净光合速率(Pn_{max})反映了不同处理下空心莲子草对强光的利用能力。植株光合参数随养分水平的增加而增加,这与之前的研究相似^[31],表明养分的增加将提高空心莲子草对强光的利用能力。说明在高养分水平下,生物可能需要更高的光强来产生更多的生物量,这可能就是为什么高养分水平下空心莲子草的光合速率最高,但生物量低于中养分水平的原因。在低养分水平下,中、低种植密度的 LCP 无明显差异,说明在低养分条件下,空心莲子草主要通过利用低光照来满足其生长需要。此外,在3种养分水平下,种植密度中等的空心莲子草 Pn_{max} 和 LSP 最大,说明在此处理下空心莲子草对强光的利用能力和适应性最强。这也证实了我们的推论:在中等密度下,空心莲子草可以更好地适应和利用光资源,产生更多的生物量。

综上所述,本研究显示,在3种养分水平处理下,中密度空心莲子草的 SLA 、光合速率和总叶绿素含量最高。这个结果说明,在不同的养分条件下,与低密度和高密度相比,中密度条件能更好地提高空心莲子的光合特性以满足其生长需要。此外,在同一养分梯度下,虽然单株生物量、 SLA 、光合速率和总叶绿素含量随着种植密度的增加而降低,但整个实验盆中的生物量均有增加的趋势。这些特性可能会增加空心莲子草的相对密度以增加其竞争优势,有助于空心莲子草种群发展为单优群落。本研究对理解空心莲子草及类似入侵植物的入侵机制有

着重要意义。

参考文献:

- [1] ODUOR A M O, LEIMU R, VAN KLEUNEN M. Invasive plant species are locally adapted just as frequently and at least as strongly as native plant species[J]. *J Ecol*, 2016, 104(4): 957-968.
- [2] SARDANS J, BARTRONS M, MARGALEF O, et al. Plant invasion is associated with higher plant-soil nutrient concentrations in nutrient-poor environments[J]. *Glob Change Biol*, 2017, 23(3): 1282-1291.
- [3] ZHANG H J, CHANG R Y, GUO X, et al. Shifts in growth and competitive dominance of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides* under different nitrogen and phosphorus supply[J]. *Environ Exp Bot*, 2017, 135: 118-125.
- [4] DAEHLER C C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2003, 34(1):183-211.
- [5] GONZÁLEZ A L, KOMINOSKI J S, DANGER M, et al. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions?[J]. *Oikos*, 2010, 119(5): 779-790.
- [6] DAVIS M A, GRIME J P, THOMPSON K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility[J]. *J Ecol*, 2000, 88(3):528-534.
- [7] SCHUMACHER E, KUEFFER C, EDWARDS P J, et al. Influence of light and nutrient conditions on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles[J]. *Biol Invasions*, 2009, 11(8):1941-1954.
- [8] SCHOOLER S, BARON Z, JULIEN M. Effect of simulated and actual herbivory on *Alligator weed*, *Alternanthera philoxeroides*, growth and reproduction[J]. *Biol Control*, 2006, 36(1): 74-79.
- [9] 刘龙茂, 宋慧, 刘惠. 水绵、光照、密度对入侵植物喜旱莲子草生长的影响[J]. *环境保护科学*, 2014, 40(4): 29-35.
- [10] FUNK J L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment[J]. *J Ecol*, 2008, 96(6): 1162-1173.
- [11] 齐淑艳, 昌恩梓, 董晶晶, 等. 入侵植物牛膝菊与白车轴草的竞争效应[J]. *广东农业科学*, 2014, 41(1): 141-145.
- [12] CIPOLLINI D F, BERGELSON J. Plant density and nutrient availability constrain constitutive and wound-induced expression of trypsin inhibitors in *Brassica napus*[J]. *J Chem Ecol*, 2001, 27(3): 593-610.
- [13] WANG B R, LI W G, WANG J B. Genetic diversity of *Alternanthera philoxeroides* in China[J]. *Aquat Bot*, 2005, 81(3): 277-283.
- [14] LI J, YE W H. Genetic diversity of alligator weed ecotypes is not the reason for their different responses to biological control[J]. *Aquat Bot*, 2006, 85(2):155-158.
- [15] KOLAR C S, LODGE D M. Progress in invasion biology: predicting invaders[J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16(4): 199-204.
- [16] 潘晓云, 耿宇鹏, ALEJANDRO S, 等. 入侵植物喜旱莲

- 子草——生物学、生态学及管理[J]. 植物分类学报, 2007, 45(6): 884-900.
- [17] 翁伯琦, 林嵩, 王义祥. 空心莲子草在我国的适应性及入侵机制[J]. 生态学报, 2006, 26(7): 2373-2381.
- [18] CHANG R Y, WANG R Q, ZHANG Y R, et al. Effects of N:P ratio and nutrient level on the competition between invasive *Alternanthera philoxeroides* and native *Oenanthe javanica*[J]. Adv Mater Res, 2012, 534:337-342.
- [19] PENUÉLAS J, SARDANS J, LLUSIÀ J, et al. Faster returns on 'leaf economics' and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species[J]. Glob Chang Biol, 2009, 16(8): 2171-2185.
- [20] LIU J, HE W M, ZHANG S M, et al. Effects of clonal integration on photosynthesis of the invasive clonal plant *Alternanthera philoxeroides*[J]. Photosynthetica, 2008, 46(2): 299-302.
- [21] 朱金文. 高锰胁迫下空心莲子草的生理生化特性和草甘膦耐性研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [22] 梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 等. 短梗大参光合作用光响应曲线及模型拟合[J]. 经济林研究, 2014, 32(4): 38-44.
- [23] 崔世钢, 秦建华. 图像处理法测定油菜叶面积的研究[J]. 湖北农业科学, 2017, 56(14): 2756-2757, 2767.
- [24] BURNS J H. A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (*Commelinaceae*) across experimental nutrient and water gradients[J]. Divers Distrib, 2010, 10(5/6): 387-397.
- [25] BENOMAR L, DESROCHERS A, LAROCQUE G R. Changes in specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency associated with physiological acclimation of two hybrid poplar clones to intraclonal competition[J]. Can J Forest Res, 2011, 41(7):1465-1476.
- [26] VAN KLEUNEN M, WEBER E, FISCHER M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species[J]. Ecol Lett, 2010, 13(2): 235-245.
- [27] FENG Y L, AUGÉ H, EBELING S K. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species[J]. Oecologia, 2007, 153(3): 501-510.
- [28] 李涛. 群体密度对高等植物光合功能的影响及调控机制[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- [29] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration[J]. Plant Physiol, 1984, 75(1): 95-101.
- [30] AWADA T, RADOGLU K, FOTELLI M N, et al. Eco-physiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes[J]. Tree Physiol, 2003, 23(1):33-41.
- [31] 王帅, 韩晓日, 战秀梅, 等. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(6):1403-1412.