

氮肥和种植密度对紫茎泽兰生长和竞争的影响^{*}

田耀华^{1,2,3*} 冯玉龙¹ 刘 潮⁴

(¹中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; ²云南省热带作物科学研究所, 云南景洪 666100;

³中国科学院研究生院, 北京 100039; ⁴曲靖师范学院, 云南曲靖 655000)

摘 要 紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora*) 是我国西南热带亚热带地区危害最严重的外来入侵植物之一。本研究在野外设置不同氮肥供给水平和种植密度下的紫茎泽兰、拔毒散 (*Sida szechuensis*)、伏生臂形草 (*Brachiaria decumbens*) 和非洲狗尾草 (*Setaria anceps*) 的单种和紫茎泽兰与其他 3 种植物混种的人工群落, 从植被-土壤相互作用的角度分析紫茎泽兰的入侵机制。结果表明: 单种时 4 种受试植物均表现了对氮营养的响应, 随氮肥水平的升高, 根冠比降低, 比叶面积升高; 通过比较总生物量增幅, 氮响应能力非洲狗尾草 > 伏生臂形草 > 紫茎泽兰 > 拔毒散。混种时受试植物与紫茎泽兰的生物量比和株高也表明非洲狗尾草的竞争能力 > 伏生臂形草 > 紫茎泽兰 > 拔毒散; 与拔毒散混种的紫茎泽兰以及紫茎泽兰混种的伏生臂形草和非洲狗尾草的种内竞争随种植密度的增大而增大, 导致种间竞争能力下降, 在高种植密度下对混种物种的抑制作用减弱。紫茎泽兰在氮响应能力、竞争能力和表型可塑性方面均强于本地种, 可能与其入侵机制有关; 牧草的氮响应能力和竞争能力强于紫茎泽兰, 其中非洲狗尾草又强于伏生臂形草, 可能更适宜于入侵地的替代控制。

关键词 紫茎泽兰; 生物入侵; 土壤肥力; 替代控制

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)04-0577-12

Effects of nitrogen fertilization and planting density on *Ageratina adenophora* growth and its competitive traits TIAN Yao-hua^{1,2,3}, FENG Yu-long¹, LIU Chao⁴ (¹Kunming Division,

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100 Yunnan, China; ³Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ⁴Qujing Normal College, Qujing 655000 Yunnan, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(4): 577-588

Abstract *Ageratina adenophora*, a noxious perennial forb, has invaded a large area of open habitats and grasslands in tropical and subtropical areas of southwestern China. To study the invasion mechanism of *A. adenophora* from the viewpoint of vegetation-soil interaction, a field experiment was conducted with the monocultures of *A. adenophora*, *Sida szechuensis*, *Brachiaria decumbens* and *Setaria anceps* and the mixed cultures (50%/50%) of *A. adenophora* and other three species under three levels of nitrogen fertilization and planting density. The results showed that the monocultures of four test species exhibited considerable nitrogen-acclimation ability. With the increase of nitrogen fertilization level, their root/crown ratio decreased, while specific leaf area increased. The increment of biomass growth with nitrogen fertilization level was *S. anceps* > *B. decumbens* > *A. adenophora* > *S. szechuensis*. In mixed cultures, the same trends existed. Under medium planting density, *A. adenophora* had the greatest adverse effects on *S. szechuensis*, while under low planting density and high nitrogen fertilization level, *S. anceps* and *B. decumbens* suppressed *A. adenophora*. These results revealed that the intraspecific competition of the dominant species in mixed cultures increased with planting density, resulting in the decrease of interspecific competition and the decreased inhibitory effects of *A. adenophora* on the mixed species under high planting density. In summary, *A. adenophora* inhibited the growth of

* 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KSCX2-SW-13-0X-0X)。

** 通讯作者 E-mail: yhyh@126.com

收稿日期: 2008-07-08 接受日期: 2008-11-25

other species via increasing soil fertility to promote itself. The positive feedback between *A. adenophora* and soil environment was related to its invasiveness, ensuring its competitive dominance in community. In addition, *S. anceps* could be more suitable to replacement control.

Key words *Ageratina adenophora*; biological invasion; soil fertility; replacement control

生物入侵改变了原有的生物地理分布和自然生态系统的结构与功能,被认为是全球三个最棘手的环境问题之一,对生态环境产生了多方面的影响 (Pimentel *et al.*, 2000; 陈兵和康乐, 2003)。中国幅员辽阔,南北跨越 5 个气候带,来自世界各地的大多数外来种都可以找到适宜的栖息地,很容易遭受外来物种的侵害 (范继辉等, 2005)。国家环保总局 2003 年公布了对我国造成严重影响的 16 种外来入侵种 (包括紫茎泽兰),这些主要的外来植物和昆虫造成的损失估计每年达 144.8 亿美元,约为我国国内生产总值的 1.36%。对潜在的入侵生物进行风险评估和加强防范措施,对已入侵的生物进行深入研究,为生态控制与修复的实践提供坚实的理论基础和依据,这是广大生态学研究面临的迫切任务。

紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora* (Sprengl) R. King & H. Robinson 或 *Eupatorium adenophorum* Sprengel) 为菊科胜红蓟属多年生草本植物,原产于中美洲,19 世纪作为观赏植物相继被引入英国、夏威夷和澳大利亚,现已广泛分布在 37°N—35°S 的热带和亚热带 30 多个国家和地区,成为一种世界性的恶性杂草。20 世纪 40 年代由中缅、中越边境传入我国的云南省,现已在云南、贵州、四川、广西、西藏等省区广泛分布,并以每年 10~30 km 的速度,由西南向东北蔓延 (赵国晶和马云萍, 1989; 强胜, 1998)。目前紫茎泽兰已成为我国西南地区的主要入侵植物,它侵占农田、林地,与农作物和苗木争肥、水、阳光、空间,造成粮食作物、经济作物、经济林木减产减收,对当地自然和农业生态系统造成严重的危害 (于兴军等, 2004)。

多数研究表明,高养分条件下,入侵种的竞争力高于本地种,从而导致入侵加剧 (Brooks 2003; Tomassen, 2004)。在草地中,氮富积能够改变物种组成,物种对氮的竞争使群落多样性降低,一旦有了外来种繁殖体,就会发生入侵,而氮富积引起的物种组成变化增加了生态系统对氮的保持能力,即使停止输入氮素,也很难使生态系统恢复到原来的物种组成 (Huenneke 1990; Bakker & Berendse 1999; Chia-

mucci *et al.*, 1999)。研究表明,紫茎泽兰入侵多年后土壤肥力水平提高 (于兴军等, 2005; 刘潮等, 2007)。土壤的这种变化可能会影响到紫茎泽兰和其他植物的竞争关系,创造有利于紫茎泽兰自身生长,而不利于其他植物生长的土壤环境,促进紫茎泽兰的入侵,也可能会阻碍入侵地的生态恢复。因此,本研究通过比较氮肥和种植密度对紫茎泽兰、本地植物和牧草的生长和竞争的影响,从“地上植被—土壤肥力”相互作用的角度分析紫茎泽兰的入侵机制,为紫茎泽兰入侵地的生态恢复提供基础性的科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 样地概况

研究地点位于云南省西南部的普洱市澜沧拉祜族自治县,地处澜沧江西,横断山区南段,毗邻缅甸。田间试验样地设在该县竹塘乡的迷古玛草场 (99°44'E—99°46'E, 22°45'N—22°46'N),属喀斯特 (石灰岩)地貌类型。海拔 1788~2028 m,属亚热带山地季风气候,年平均气温 14.5 °C,最冷月 (1 月) 6.7 °C,最热月 (7 月) 19.1 °C; 年降雨量 2000 mm,主要集中在雨季 (5—10 月); 土壤类型为山地红壤。原生植被为偏干性的季风常绿阔叶林。由于一年中干季明显,加以森林破坏后水土流失所引起的土壤干旱,致使出现暖热性稀树灌木草丛。迷古玛草场原为天然放牧草场,由于受干扰大部分被紫茎泽兰入侵,并形成紫茎泽兰的单优群落,失去放牧价值,其中部分被开垦为农田并于 2001 年撂荒,只在未被干扰或干扰较小的局部保留有天然草地。

1.2 材料

本研究选择外来入侵植物紫茎泽兰,本地植物拔毒散 (*Sida zechuensis*), 以及 2 种牧草伏生臂形草 (*Brachiaria decumbens*) 和非洲狗尾草 (*Setaria anceps*) 作为研究材料。拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草均为多年生草本,与紫茎泽兰的生长期相似,在本研究的野外样地中与紫茎泽兰接触的机会较大,生长早期不易被竞争排斥,可能与紫茎泽兰存在长期的竞争关系。其中拔毒散是本地草场的优势物

种, 伏生臂形草和非洲狗尾草已广泛应用于紫茎泽兰入侵地的替代种植, 以重建草场, 发展畜牧业。

1.3 试验设计

2004年4月在迷古玛草场选取了一块向北坡地(25°), 试验开始前将所有植物包括地下根均进行人工清除, 建立边长为2m的方形小区共117个, 小区间隔0.5m。本试验采用3因素随机区组设计, 处理1为氮肥(以含有效氮46%的尿素形式添加), 包括低氮(N1)不加氮肥、中氮(N2) 17.5 g·m⁻²土和高氮(N3) 3.5 g·m⁻²土; 处理2为种植密度, 包括低密度12株·m⁻²、中密度25株·m⁻²和高密度49株·m⁻²; 处理3为受试植物, 包括4种植物单种(只有每小区100株的种植密度), 及紫茎泽兰分别与其他3种植物的混种, 共有39个处理组合, 各3次重复。2004年5月将苗床中萌发好的植物幼苗(株高15cm左右, 长势一致)移栽入小区中。试验地用篱笆围起以避免牲畜破坏。试验处理前土壤pH值为5.67, 有机质为94.37 g·kg⁻¹、全氮为4.07 g·kg⁻¹、全磷为1.41 g·kg⁻¹、全钾为12.23 g·kg⁻¹、水解氮为358.7 mg·kg⁻¹、有效磷为0.5 mg·kg⁻¹、有效钾为105.2 mg·kg⁻¹。试验开始后, 为保证试验因素唯一, 每年添加足量的其他营养元素如下: P₂O₅, 20 g·m⁻², K₂O, 20 g·m⁻², CaCO₃, 40 g·m⁻², MgSO₄, 30 g·m⁻², CuSO₄, 18 μg·m⁻², CdCO₂, 15.3 μg·m⁻², MnCl₂, 322 μg·m⁻², NaMnO₄, 15.1 μg·m⁻²。

1.4 测定方法

每年11月是受试植物营养生长旺盛期, 每小区分别于2004年11月和2005年11月选5株测定并计算4种植物的各项参数。选择的植株位于小区中心, 以避免边际效应。2004年11月选5株进行破坏性采样后在试验地附近移栽大小类似的同种植株

填补空地并标记以保证每个小区环境基本保持不变。

用直尺(精确度1mm)测定株高(植物从地面到生长点的垂直距离)。本研究中的分枝数指长10cm以上的基部分枝和分株上的分枝或禾本科牧草的分蘖。叶面积用Li3000A型叶面积仪测定(LiCor Lincoln, USA)。收获的植物叶片、支持结构和根在80℃烘箱内经48h烘干后, 用电子天平(精确度0.0001g)称量。求出如下参数: 单株总生物量(叶+茎+根生物量), 叶面积指数(总叶面积/冠面积), 根冠比(根生物量/地上部生物量), 叶面积比(总叶面积/总生物量)。

受试植物的最大净光合速率每个小区测定3株, 每株测定1片成熟叶片(从上而下第3或第4片叶), 用Li6400P光合仪(LiCor Lincoln, USA)测定饱和光下叶片的最大净光合速率, 测定前控制叶室条件为CO₂浓度400 μmol·mol⁻¹, 叶温25℃, 相对湿度50%, 光合测定选择晴天的早晨8:30—11:30进行以保证叶片充分的光诱导, 叶室中的叶片经过1500 μmol·m⁻²·s⁻¹的LED光源照射3min后自动记录光合数值。

根据deWit(1960)的方法计算相对产量, 即混种时总生物量与单种时总生物量的比值, 用来表示植物的相对竞争能力。为了明晰种间竞争效应, 同时计算混种时紫茎泽兰与混种物种的生物量比。根据Valladares等(2000)的方法计算出每一个参数的可塑性指数, 即不同处理下某一变量的最大值减去其最小值再除以其最大值。

1.5 数据处理

物种、氮肥和密度对各测定参数的效应用三元方差分析, 相同密度下单种同一氮水平不同物种间或相同密度下混种不同氮水平同一物种间的差异用

表 1 氮肥和种植密度试验植物各测定参数的三元方差分析结果
Tab 1 Results of a three-way ANOVA with nitrogen levels (n = 3 , planting density (n = 3 and species (n = 4 as fixed factors

变量	氮肥	密度	物种	氮肥 × 密度
总生物量	5613.400**	36557.167**	53282.644**	200.652**
株高	1648.793**	769.867**	26362.238**	12.491**
分枝	2780.916**	6841.250**	15848.055**	325.220**
叶面积指数	349.917**	567.006**	2026.317**	14.926**
根冠比	88155.436**	1721.648**	12951.177**	1001.534**
叶面积比	4834.107**	2048.463**	51633.459**	17.632**
最大净光合速率	4289.996**	10215.055**	11565.699**	13.523**

* P < 0.05 ** P < 0.01 *** P < 0.001
©1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

一元方差分析, 多重比较采用 Duncan 法, 相同密度下混种同一氮水平不同物种间的差异用独立样本 *t* 测验分析。所有统计分析均用 SPSS 12.0 (SPSS Inc Chicago Illinois USA) 完成, 所有图形均用 SigmaPlot 8.0 (SPSS Inc Chicago Illinois USA) 绘制。

2 结果与分析

2.1 氮肥和种植密度对受试植物总生物量的影响

单种时, 拔毒散、伏生臂形草、非洲狗尾草和紫茎泽兰的总生物量均随着氮肥水平的升高而升高 (图 1A)。2004 年低、中氮肥水平下紫茎泽兰的总生物量与拔毒散无显著差异, 2004 年高氮肥水平下和 2005 年 3 个氮肥水平下紫茎泽兰的总生物量均显著高于拔毒散。2004 年低、中氮肥水平下非洲狗尾草的总生物量显著低于伏生臂形草, 2004 年高氮肥水平下和 2005 年 3 个氮肥水平下非洲狗尾草的总生物量显著高于伏生臂形草。4 种受试植物中,

非洲狗尾草和伏生臂形草的总生物量均显著高于紫茎泽兰和拔毒散。

混种时, 随着氮肥水平的升高, 与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的总生物量显著减少, 其他受试植物的总生物量均随着氮肥水平的升高而增加 (图 1B、1C 和 1D)。随着种植密度的加大, 与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的总生物量随之增加, 其他受试植物的总生物量均随之减少。两两混种中, 非洲狗尾草和伏生臂形草的总生物量显著高于紫茎泽兰, 而紫茎泽兰的总生物量显著高于拔毒散。

2.2 受试植物的相对产量

中密度紫茎泽兰与拔毒散的混种中, $RY(紫) > 1$, $RY(拔) < 1$ (图 2), 与 2004 年相比, 2005 年紫茎泽兰的相对产量明显减小, 拔毒散的相对产量基本不变; 紫茎泽兰与伏生臂形草的混种中, $RY(紫) < 1$, $RY(臂) > 1$, 与 2004 年相比, 紫茎泽兰的相对产量明显增多, 而伏生臂形草的相对产量减小; 紫茎泽

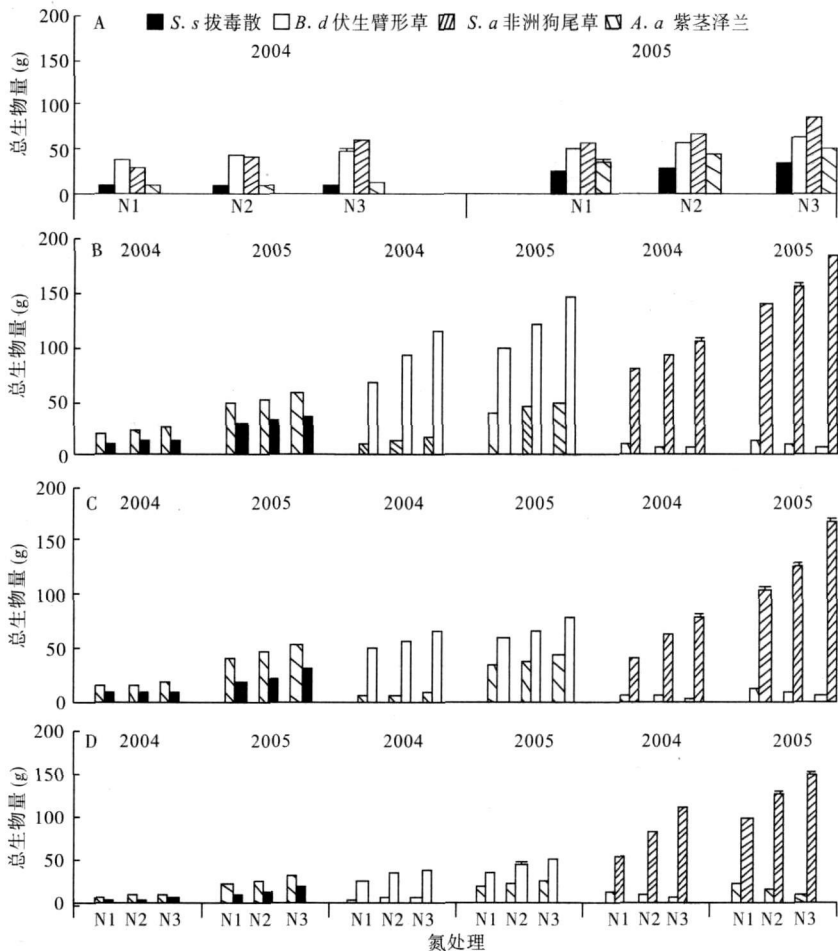


图 1 氮肥和种植密度对受试植物生物量的影响
Fig 1 Effects of nitrogen levels and planting densities on total biomass of test plants
平均值 $\pm$ 标准误 ($n=3$), 图 A 为中密度下的单种, 图 B、C 和 D 分别为低、中和高密度下的混种。

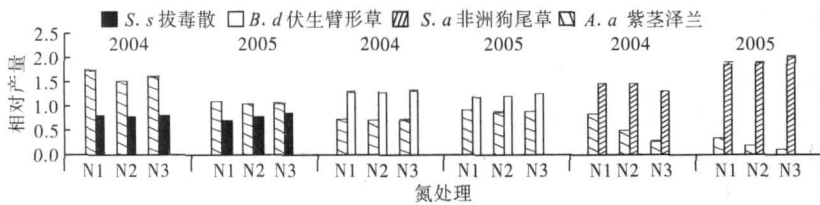


图 2 中密度下紫茎泽兰、拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草的相对产量

Fig 2 Relative yield of *Ageratina adenophora*, *Sida szechuensis*, *Brachiaria decumbens* and *Setaria anceps* at intermediate planting density at different nitrogen levels

兰与非洲狗尾草的混种中, $RY(\text{紫}) < 1$, $RY(\text{狗}) > 1$ 与 2004 年相比, 紫茎泽兰的相对产量明显减小, 而非洲狗尾草的相对产量增多。

2.3 紫茎泽兰与混种物种的生物量比

不同种植密度下, 紫茎泽兰与拔毒散的相对生物量均 > 1 (图 3), 中密度下紫茎泽兰对拔毒散的抑制作用最强; 紫茎泽兰与伏生臂形草和非洲狗尾草的相对生物量均 < 1 低密度高氮肥水平下伏生臂形草和非洲狗尾草对紫茎泽兰的抑制作用最强。

2.4 氮肥和密度对受试植物株高的影响

单种时, 4 种受试植物的株高均随着氮肥水平的升高而升高 (图 4A)。2004 年 3 种氮肥水平下紫

茎泽兰的株高与拔毒散均无显著差异, 2005 年则显著高于拔毒散。4 种受试植物中, 非洲狗尾草的株高最高, 伏生臂形草次之, 但均高于紫茎泽兰和拔毒散。

混种时, 所有受试植物的株高均随着氮肥水平的升高而增高 (图 4B、4C 和 4D)。所有受试植物的株高也均随着种植密度的加大而增高。两两混种中, 低密度低氮肥水平下紫茎泽兰的株高显著低于拔毒散, 但随着氮肥水平的升高紫茎泽兰的株高逐渐高于拔毒散。中密度下, 2004 年紫茎泽兰的株高与拔毒散无显著差异, 2005 年显著高于拔毒散; 2004 年伏生臂形草的株高显著高于紫茎泽兰, 2005 年与紫茎泽兰无显著差异。高密度下, 2004 年紫茎泽兰的株高在低氮肥水平显著低于拔毒散, 中、高氮水平与拔毒散无显著差异, 2005 年显著高于拔毒散; 2004 年伏生臂形草的株高显著高于紫茎泽兰, 2005 年与紫茎泽兰无显著差异。各个种植密度下, 非洲狗尾草的株高均显著高于与之混种的紫茎泽兰。

2.5 氮肥和密度对受试植物分枝数的影响

单种时, 4 种受试植物的分枝数均随着氮肥水平的升高而增多 (图 5A)。4 种受试植物中, 伏生臂形草分枝数最多, 非洲狗尾草次之, 拔毒散再次之, 紫茎泽兰最少。混种时, 除了与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的分枝数随着氮肥水平的升高而减少, 其他受试植物的分枝数均随着氮肥水平的升高而增多 (图 5B、5C 和 5D)。随着种植密度的加大, 所有受试植物的分枝数均随之减少。两两混种中, 仍然是伏生臂形草分枝数最多, 非洲狗尾草次之, 拔毒散再次之, 紫茎泽兰的分枝数最少。

2.6 氮肥和密度对受试植物叶面积指数的影响

单种时, 随着氮肥水平的升高, 拔毒散和伏生臂形草的叶面积指数随之减小, 而非洲狗尾草和紫茎泽兰的叶面积指数则随之增大 (图 6A)。2004 年低

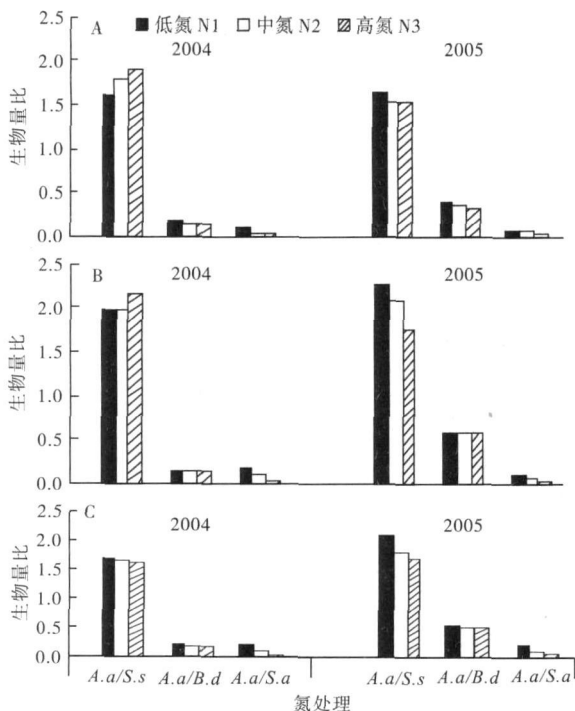


图 3 氮肥和种植密度对混种中紫茎泽兰与拔毒散、伏生臂形草、非洲狗尾草的生物量比的影响

Fig 3 Effects of nitrogen levels and plant densities on biomass ratio of *Ageratina adenophora*, *Sida szechuensis*, *Brachiaria decumbens* and *Setaria anceps*, respectively

A、B 和 C 分别为低、中和高密度下的混种。

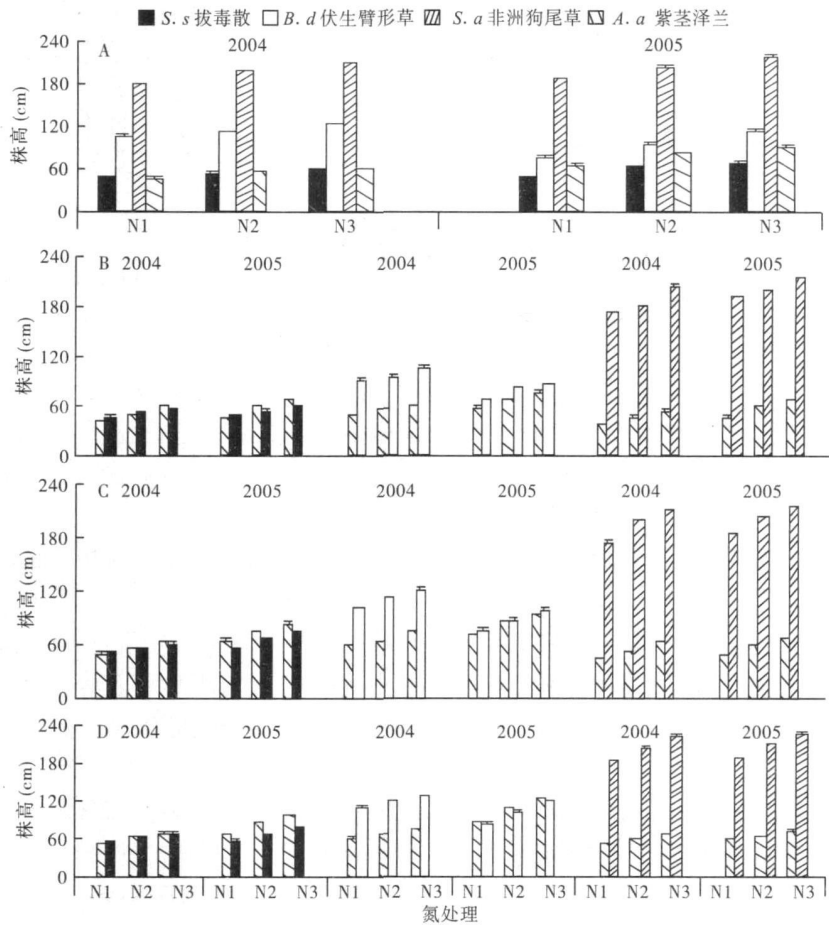


图 4 氮肥和种植密度对受试植物株高的影响
Fig 4 Effects of nitrogen levels and planting densities on height of test plants
平均值 $\pm$ 标准误 ($n = 3$), A 为中密度下的单种, B C 和 D 分别为低、中和高密度下的混种。

氮肥水平下伏生臂形草的叶面积指数与非洲狗尾草无显著差异,并且显著高于紫茎泽兰,但在高氮肥水平下非洲狗尾草和紫茎泽兰的叶面积指数显著高于伏生臂形草。2005 年紫茎泽兰的叶面积指数在高氮肥水平下甚至显著高于非洲狗尾草。4 种受试植物中,拔毒散的叶面积指数最小。

混种时,拔毒散、非洲狗尾草、与拔毒散和伏生臂形草混种中的紫茎泽兰的叶面积指数均随着氮肥水平的升高而增加,中密度下伏生臂形草和低密度下与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的叶面积指数也随之增加;低、高密度下伏生臂形草和中、高密度下与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的叶面积指数随着氮肥水平的升高而减少(图 6B、6C 和 6D)。两两混种中,紫茎泽兰的叶面积指数显著高于拔毒散;伏生臂形草和非洲狗尾草的叶面积指数均高于紫茎泽兰,但在低密度下随着氮肥水平的升高紫茎泽兰的叶面积指数有超过伏生臂形草的趋势。

2.7 氮肥和密度对受试植物根冠比的影响

单种时,4 种受试植物的根冠比均随着氮肥水平的升高而降低(图 7A)。在 2004 年,低、中氮肥水平下紫茎泽兰的根冠比显著低于拔毒散,在高氮肥水平下与拔毒散无显著差异,并显著高于非洲狗尾草和伏生臂形草,非洲狗尾草的根冠比最低。在 2005 年,非洲狗尾草的根冠比在低、中氮肥水平下显著高于其他 3 种植物,在高氮肥水平下与拔毒散、紫茎泽兰无显著差异,并显著低于伏生臂形草。

混种时,随着氮肥水平的升高,与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的根冠比升高,其他受试植物的根冠比均降低(图 7B、7C 和 7D)。两两混种中,拔毒散的根冠比显著高于紫茎泽兰;2004 年紫茎泽兰的根冠比高于伏生臂形草,2005 年伏生臂形草的根冠比显著高于紫茎泽兰;除了中、高密度下 2005 年的低氮肥水平,非洲狗尾草的根冠比显著高于紫茎泽兰。

2.8 氮肥和密度对受试植物最大净光合速率的影响

单种时,4 种受试植物的最大净光合速率均随

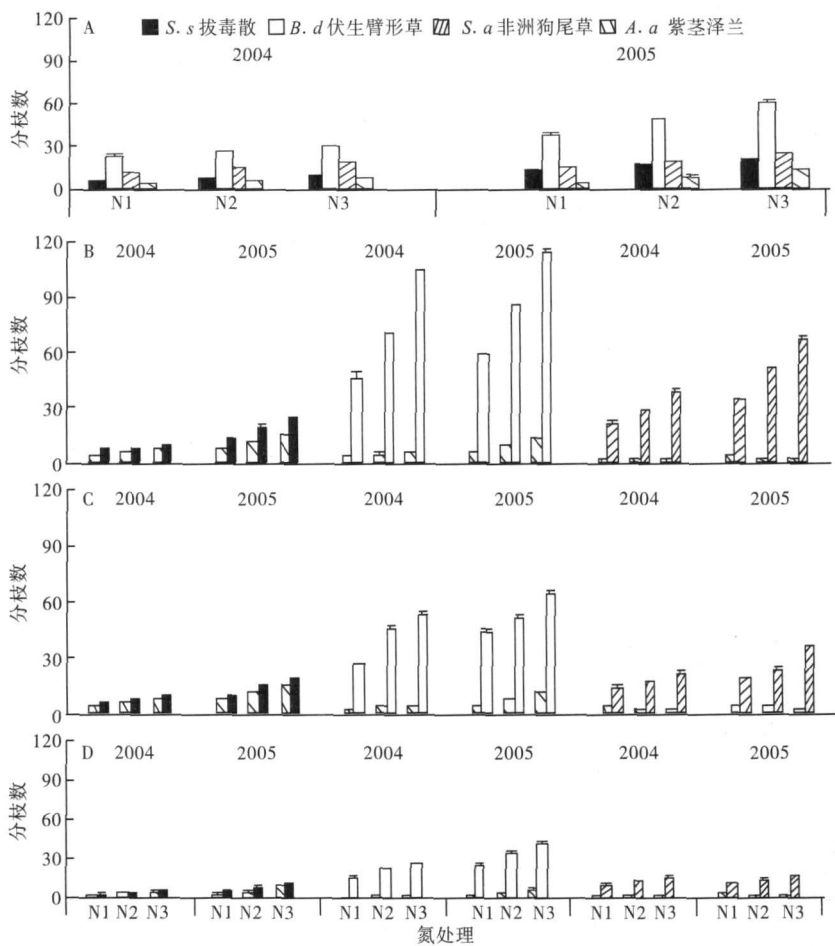


图 5 氮肥和种植密度对受试植物分枝数的影响
Fig 5 Effects of nitrogen levels and planting densities on branch number of test plants
平均值 $\pm$ 标准误 ($n=3$), A 为中密度下的单种, B C 和 D 分别为低、中和高密度下的混种。

着氮肥水平的升高而增大 (图 9A)。紫茎泽兰和拔毒散的最大净光合速率无显著差异, 但显著低于伏生臂形草和非洲狗尾草。在 2004 年低、中氮肥水平下非洲狗尾草的最大净光合速率显著低于伏生臂形草, 但在高氮肥水平下显著高于伏生臂形草, 在 2005 年拔毒散、伏生臂形草和紫茎泽兰的最大净光合速率在 3 个氮肥水平下均无显著差异, 但显著低于非洲狗尾草。

混种时, 随着氮肥水平的升高, 与非洲狗尾草混种的紫茎泽兰的最大净光合速率减小, 其他受试植物的最大净光合速率均增大 (图 9B、9C、9D)。两两混种中, 紫茎泽兰的最大净光合速率高于拔毒散; 伏生臂形草和非洲狗尾草的最大净光合速率显著高于紫茎泽兰。

2.9 受试植物的表型可塑性指数

3 种密度下混种时, 4 种受试植物中紫茎泽兰的总生物量、株高、分枝数、叶面积比和最大净光合速

率的表型可塑性指数均为最大 (表 2); 拔毒散的分枝、叶面积和冠面积的表型可塑性指数均为最小; 伏

表 2 紫茎泽兰、拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草各参数在混种时的可塑性指数
Tab 2 Phenotypic plasticity index for traits related to the morphology biomass allocation, growth and photosynthesis in *Ageratina adenophora*, *Sida szechuensis*, *Brachiaria decumbens* and *Setaria anceps* grown together with *Ageratina adenophora*, respectively

变量	混种			
	紫茎泽兰 <i>Ageratina adenophora</i>	拔毒散 <i>Sida szechuensis</i>	伏生臂形草 <i>Brachiaria decumbens</i>	非洲狗尾草 <i>Setaria anceps</i>
总生物量	0.958	0.856	0.824	0.887
株高	0.706	0.500	0.480	0.251
分枝	0.933	0.849	0.851	0.863
叶面积指数	0.453	0.411	0.255	0.526
根冠比	0.882	0.903	0.858	0.973
叶面积比	0.801	0.700	0.673	0.546
最大净光合速率	0.756	0.744	0.720	0.618

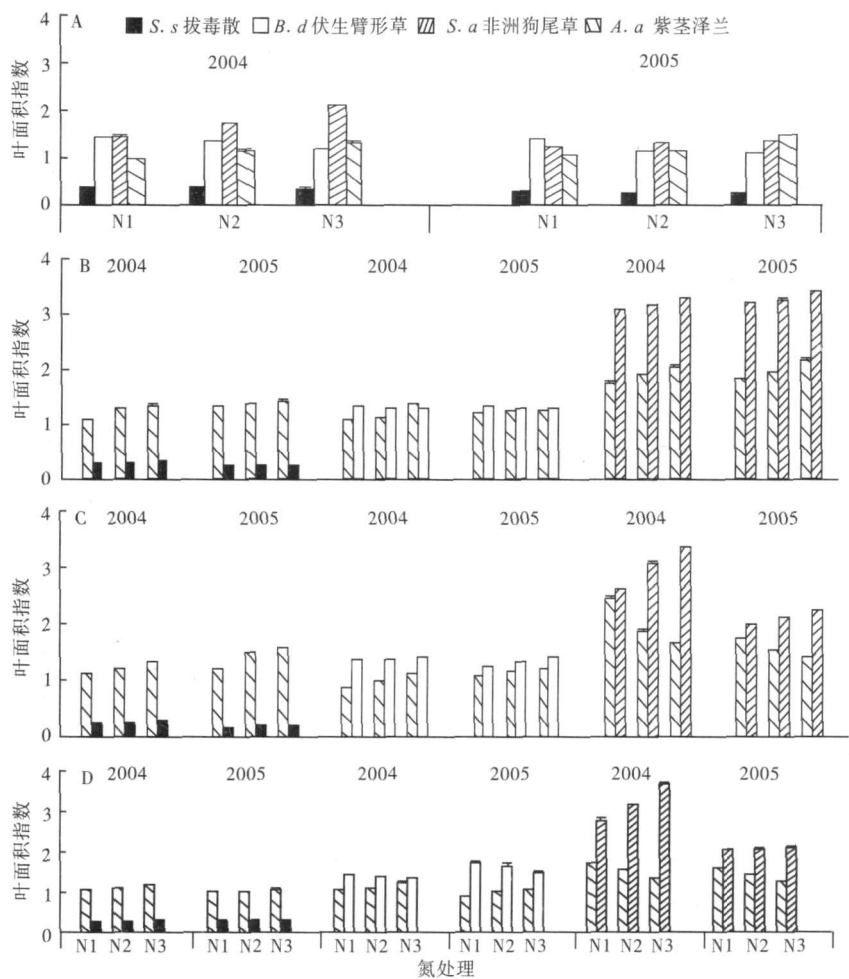


图 6 氮肥和种植密度对紫茎泽兰、拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草单种以及紫茎泽兰分别和其他 3 种植物混种时的叶面积指数的影响

Fig 6 Leaf area index for *Ageratina adenophora*, *Sida szechuensis*, *Brachiaria decumbens* and *Setaria anceps* grown in monoculture and in mixture with *Ageratina adenophora*, respectively, in plots at different nitrogen levels and planting densities

生臂形草的总生物量、叶面积指数、根冠比和比叶面积的表型可塑性指数均为最小;非洲狗尾草的叶面积指数和根冠比的表型可塑性指数均为最大,株高、叶面积比和最大净光合速率的表型可塑性指数均为最小。

3 讨论

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,一般植物的叶面积比在一定范围内随氮素有效性的增加而升高 (Meziane & Shipley 1999),而根冠比却随氮素有效性的增加而降低 (Elberse et al., 2003)。单种时,紫茎泽兰、拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草均表现了对氮营养的响应。低氮水平下,4种受试植物均表现出分配更多的生物量到养分吸收器官,增大根冠比(图

7A),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,增大叶面积比(图 8A),使总生物量升高(图 1A),有助于提高植株的竞争能力。

随着氮肥水平的升高,紫茎泽兰的总生物量和叶面积指数的增幅比拔毒散更大(图 1A 和 6A),表明紫茎泽兰对氮肥的响应高于本地种,可能是由于其对氮肥的利用效率较高(王满莲和冯玉龙, 2005)。但伏生臂形草和非洲狗尾草在总生物量上的增幅却大于紫茎泽兰,其中非洲狗尾草总生物量、叶面积指数、叶面积比和最大净光合速率的增幅比伏生臂形草更大(图 1A、6A、8A 和 9A),表明这 2 种牧草对氮肥的响应要高于紫茎泽兰,而非洲狗尾草对氮肥的响应要高于伏生臂形草。

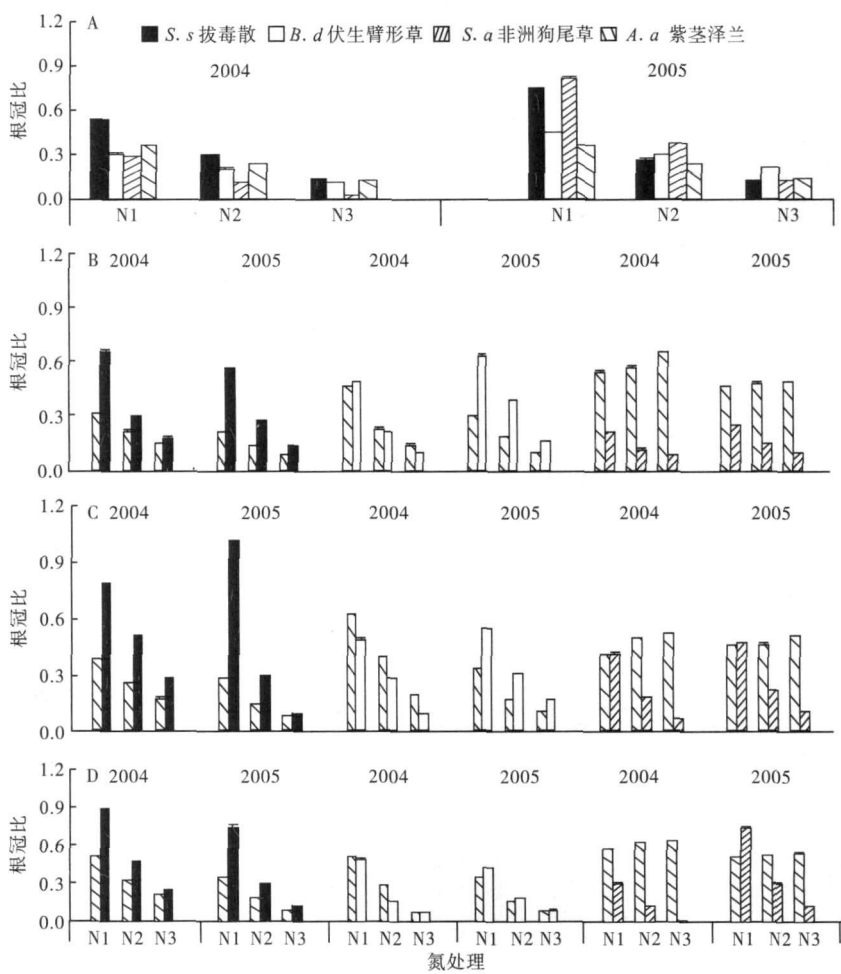


图 7 氮肥和种植密度对受试植物根冠比的影响
Fig 7 Effects of nitrogen levels and planting densities on root/crown ratio of test plants
平均值 $\pm$ 标准误 ($n = 3$), A 为中密度下的单种, B C 和 D 分别为低、中和高密度下的混种。

植物的形态和生长特性可能与入侵性有关,与本地种相比,入侵种一般表现较高的相对生长速率、比叶面积和叶面积比 (Williamson & Fitter, 1996),有些研究表明高养分水平下入侵种的生物量高于本地种,但在低养分水平下,二者没有差别 (Burns, 2004)。低养分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他物种的竞争压力更大 (Maun & Connors, 1996)。高养分促进植物的生长,但由于本地种适应了长期的低养分环境,其生长速率较低,养分增加对其生长的促进效应没有对高生长速率的入侵种大,在竞争中往往处于劣势 (Fichtner & Schulze, 1992; Brooks, 2003)。紫茎泽兰的总生物量在 2004 年低、中氮肥水平下与拔毒散无显著差异,但在高氮肥水平下和 2005 年 3 个氮肥水平下均显著高于拔毒散 (图 1A),其株高、叶面积和叶面积比也比拔毒散更大 (图 4A, 5A 和 8A),表明紫茎泽兰比本地种

更容易获得光照,光合作用面积增大,从而积累更多的生物量,有利于其对本地的竞争能力的提高 (Wedin & Tilman, 1990; Kolb et al., 2002),可能是紫茎泽兰具有较强入侵性的原因之一。但是,伏生臂形草和非洲狗尾草的总生物量、株高和分枝数又显著高于紫茎泽兰,表明牧草的竞争能力可能强于紫茎泽兰。

混种处理中,紫茎泽兰与拔毒散混种时, $RY(\text{紫}) > 1$, $RY(\text{拔}) < 1$ (图 2); 与伏生臂形草混种时, $RY(\text{紫}) < 1$, $RY(\text{臂}) > 1$; 与非洲狗尾草混种时, $RY(\text{紫}) < 1$, $RY(\text{狗}) > 1$ 。表明紫茎泽兰的竞争力大于拔毒散,但小于伏生臂形草和非洲狗尾草,而伏生臂形草的竞争力可能小于非洲狗尾草;另一方面, $RY > 1$, 表明与拔毒散混种的紫茎泽兰以及与紫茎泽兰混种的伏生臂形草和非洲狗尾草,在中密度处理下其种内竞争大于种间竞争,由此还可以推断高密度处理下 3 种植物的种内竞争更为激烈。

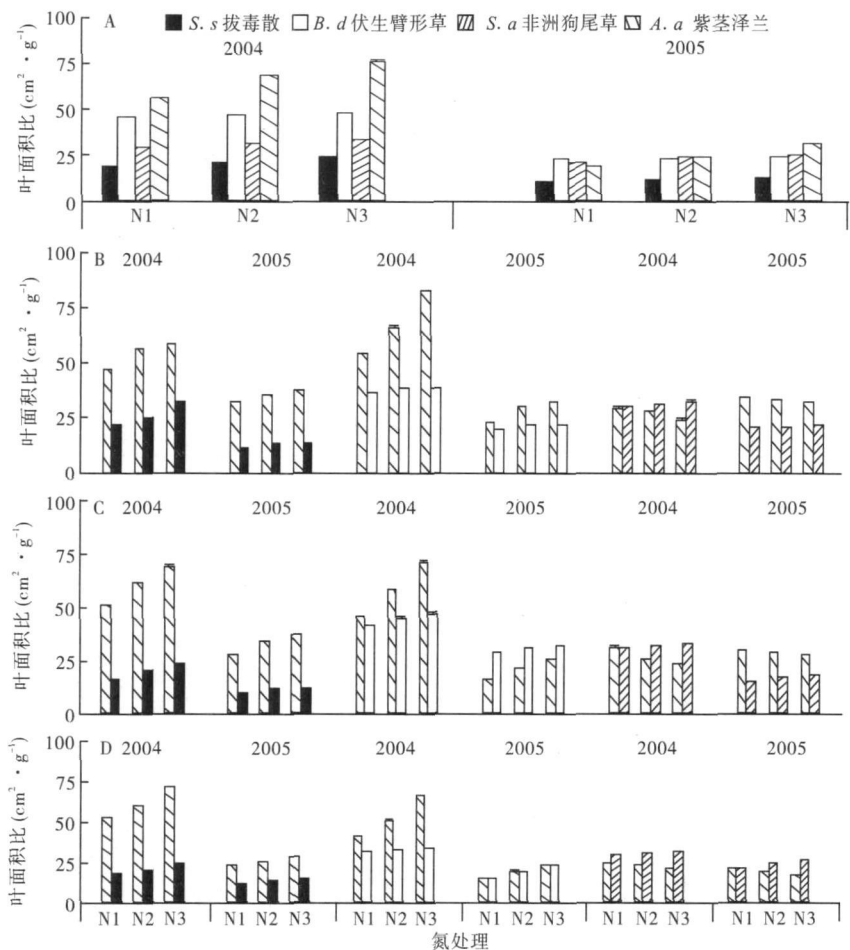


图 8 氮肥和种植密度对受试植物叶面积比的影响
Fig 8 Effects of nitrogen levels and planting densities on leaf area ratio of test plants
平均值 $\pm$ 标准误 ($n = 3$), A 为中密度下的单种, B C 和 D 分别为低、中和高密度下的混种。

混种生物量比的结果: 中密度下紫茎泽兰对拔毒散的抑制作用最强, 低密度高氮肥水平下伏生臂形草和非洲狗尾草对紫茎泽兰的抑制作用最强(图 3), 表明低密度处理下, 紫茎泽兰对本地种的抑制作用较弱, 密度增大, 抑制作用增强, 高密度下由于种内竞争也在增大, 导致其种间竞争能力有所下降, 抑制作用有所减弱, 所以中密度下紫茎泽兰对拔毒散的抑制作用最强; 密度处理可能对伏生臂形草和非洲狗尾草的种内竞争影响更大, 在中密度下可能其种内竞争已经较大, 导致其种间竞争能力下降, 抑制作用减弱, 高密度下种内竞争更大, 抑制作用进一步减弱, 所以低密度下伏生臂形草和非洲狗尾草对紫茎泽兰的抑制作用最强。在 2004 年, 低、中密度下紫茎泽兰对拔毒散的抑制强度随氮肥水平的升高而增大, 但到 2005 年所有 3 种密度下紫茎泽兰对拔毒散的抑制强度随氮肥水平的升高而减小, 表明随着入侵时间的延长, 紫茎泽兰植株增大, 氮肥水平的

升高使其种内竞争增强, 导致其种间竞争能力下降, 对本地种的抑制作用减弱。伏生臂形草和非洲狗尾草对紫茎泽兰的抑制强度随氮肥水平的升高而增大, 即使入侵时间延长, 也没有表现出其竞争能力的下降, 说明牧草对氮肥的响应更强。另外, 值得注意的是, 竞争往往伴随着排斥, 但在本试验中, 即使伏生臂形草和非洲狗尾草在低密度下已经出现对紫茎泽兰较强的抑制作用, 但样地中并没有观察到排斥现象的出现, 这与王俊峰和冯玉龙 (2006) 的研究结果一致, 即在紫茎泽兰入侵初期, 入侵植物并没有表现出很强的竞争能力, 可能是通过对低光环境的适应能力, 使其即使在伏生臂形草和非洲狗尾草遮光的条件下也能固定较多的碳, 以维持其生长。这同样是紫茎泽兰具有较强入侵性的原因之一。

植物的光合特性与入侵性也有关系, 研究表明入侵种的光合速率一般比本地种高 (Bauch & Gollstein, 1999), 但也有试验表明二者没有明显差异

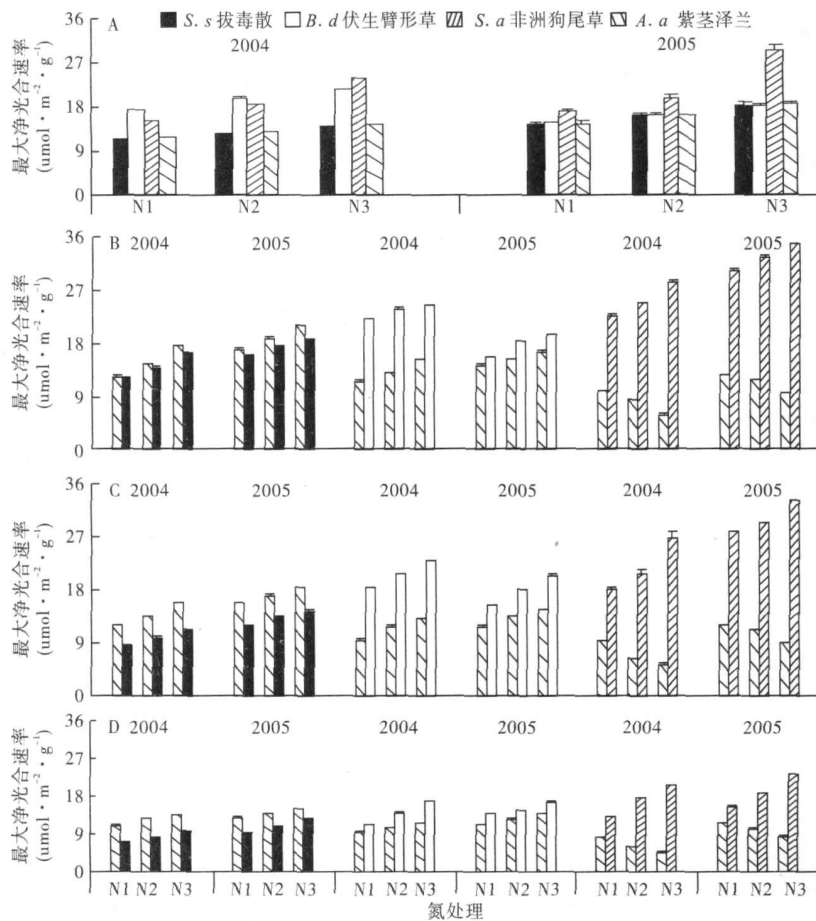


图 9 氮肥和种植密度对受试植物最大净光合速率的影响

Fig 9 Effects of nitrogen levels and planting densities on P_{max} of test plants

平均值 $\pm$ 标准误 ($n=3$), A 为中密度下的单种, B 和 C 分别为低、中和高密度下的混种。

(Ewe & Stenberg 2003)。单种时紫茎泽兰的最大净光合速率与拔毒散相比没有显著的差异, 混种时紫茎泽兰的最大净光合速率显著高于拔毒散 (图 9A)。另外, 紫茎泽兰保持叶片功能的时间明显比本地种和牧草长, 11 月初本地种就开始衰老, 而牧草 12 月初开始衰老, 到 1 月份二者的大多数叶片枯黄甚至脱落, 直到来年 4 月新叶长出, 在此期间紫茎泽兰整个冬季仍在缓慢的生长 (王俊峰和冯玉龙, 2004; 王满莲和冯玉龙, 2005)。与本地种相比, 成功的入侵种能在本地种不能利用时继续利用限制性资源 (Pattison *et al.*, 1998; Smith & Knapp 2001; McDowell 2002)。

表型可塑性是同一基因型由于环境条件的改变在表型上作出相应变化的能力, 是生物适应环境的一种方式, 表型上的饰变保护生物个体免受不利环境的影响 (Burns & Winn 2006)。当群落受到干扰或环境发生变化时, 与本地种相比, 入侵种对环境变化的适应性更强, 也就是其表型可塑性更高 (Davis

et al., 2000; Yamashita *et al.*, 2002)。本研究中, 除了根冠比, 紫茎泽兰其余 6 个测定参数的表型可塑性指数均大于拔毒散 (表 2), 即使与 2 种牧草相比, 紫茎泽兰的多数测定参数的表型可塑性指数也是最大, 表明紫茎泽兰可能在与本地种和牧草的竞争中更能适应环境变化, 维持自身生长, 可能也是其入侵性较强的原因之一。紫茎泽兰入侵已经成为我国西南地区保护生物多样性、发展畜牧业的主要限制因素。多年来的实践表明, 植物的替代控制是紫茎泽兰入侵地治理的有效方法之一 (强胜, 1998; 鲁萍等, 2005; 赵林等, 2007)。入侵地的生态恢复和外来种入侵的调控机制本质上是相似的, 因为无论是入侵种还是本地种, 为了在生境中存活, 必须依靠现有的资源水平 (Seabloom *et al.*, 2003)。本研究中的拔毒散、伏生臂形草和非洲狗尾草均表现了对氮素营养的响应, 但拔毒散无论响应能力还是竞争能力均低于紫茎泽兰, 而 2 种牧草的竞争能力要显著高于紫茎泽兰, 其中非洲狗尾草的氮响应能力和多数的

植物性状优于伏生臂形草, 并且对紫茎泽兰化感物质不敏感 (Tian *et al.*, 2007), 用其替代紫茎泽兰, 不仅可以降低替代时紫茎泽兰残留化感物质的不利影响, 还可以与替代成功后再入侵的紫茎泽兰进行有力竞争, 减缓或阻止紫茎泽兰的再入侵过程。但从保护本地生物多样性资源和减少外来种扩散风险的角度出发, 进一步筛选乡土物种替代控制紫茎泽兰是摆在研究者面前的迫切任务。紫茎泽兰是顽固性的入侵杂草, 由于其传播速度快、入侵范围广, 任何单一的治理措施可能都难以彻底根治, 只有各种控制手段整合, 通过综合管理才能全面有效的控制紫茎泽兰的危害蔓延。

参考文献

- 陈兵, 康乐. 2003 生物入侵及其与全球变化的关系. 生态学杂志, **22**(1): 31-34
- 范继辉, 蒋莉, 程根伟. 2005 我国南方生物入侵的问题和对策. 应用生态学报, **16**(7): 568-572
- 刘潮, 冯玉龙, 田耀华. 2007 紫茎泽兰入侵对土壤酶活性和理化因子的影响. 植物研究, **27**(6): 729-735
- 鲁萍, 桑卫国, 马克平. 2005 外来入侵种紫茎泽兰研究进展与展望. 植物生态学报, **29**(6): 1029-1037
- 强胜. 1998 世界性恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状. 武汉植物学研究, **16**(4): 366-372
- 王俊峰, 冯玉龙. 2004 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. 植物生态学报, **28**(10): 781-786
- 王俊峰, 冯玉龙. 2006 人工群落中苗期紫茎泽兰的化感作用和对光环境的适应. 生态学报, **26**(6): 1809-1824
- 王满莲, 冯玉龙. 2005 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. 植物生态学报, **29**(10): 697-705
- 于兴军, 于丹, 卢志军, 等. 2005 一个可能的植物入侵机制: 入侵种通过改变入侵地土壤微生物群落影响本地种的生长. 科学通报, **50**(9): 896-903
- 于兴军, 于丹, 马克平. 2004 不同生境条件下紫茎泽兰化感作用的变化与入侵力关系的研究. 植物生态学报, **28**(6): 773-780
- 赵国晶, 马云萍. 1989 云南省紫茎泽兰的分布与危害的调查. 杂草学报, **3**(2): 37-40
- 赵林, 孟玲, 李保平. 2007 施肥对苗期紫茎泽兰和黑麦草相对竞争力的影响. 生态学杂志, **26**(11): 1743-1747
- Bakker JP, Berendse F. 1999 Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 63-68
- Bauch Z, Goldstein G. 1999 Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, **121**: 183-192
- 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
- Bums JH, Winn AA. 2006 A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasion*, **8**: 797-807
- Bums JH. 2004 A comparison of invasive and noninvasive day-flowers (Comelinaceae) across experimental nutrient and water gradient. *Diversity and Distributions*, **10**: 387-397
- Chianucci A, Maccherin S, Bonini I *et al.* 1999 Effects of nutrient addition on community productivity and structure of serpentine vegetation. *Plant Biology*, **1**: 121-126
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000 Fluctuating re-

- sources in plant communities: A general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**: 528-534
- de Wit CT. 1960 On competition. *Versl Landbouwk. Onderz.*, **66**: 1-82
- Eberse AM, van Damme MM, van Tienderen PH. 2003 Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology*, **91**: 371-382
- Ewe SML, Stenberg LSL. 2003 Seasonal exchange characteristics of *Schinus terebinthifolius* in a native and disturbed upland community in Everglade National Park, Florida. *Forest Ecology and Management*, **179**: 27-36
- Fichtner K, Schulte 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
- Huenneke LF, Hamburg S, Koide R, *et al.* 1990 Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, **71**: 478-491
- Kob A, Albert P, Enters D *et al.* 2002 Patterns of invasion within a grassland community. *Journal of Ecology*, **90**: 871-881
- Maron JL, Connors PG. 1996 A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia*, **105**: 302-312
- McDowell SCL. 2002 Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, **89**: 1431-1438
- Meziane D, Shipley B. 1999 Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology*, **13**: 611-622
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A. 1998 Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rain-forest species. *Oecologia*, **117**: 449-459
- Pimentel ID, Lach L, Zuniga R, *et al.* 2000 Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, **50**: 53-65
- Seabloom EW, Harpole WS, Reidman OJ *et al.* 2003 Invasion, competition dominance and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**: 13384-13389
- Smith MD, Knapp AK. 2001 Physiological and morphological traits of exotic, invasive, native and native species in tall grass prairie. *International Journal of Plant Sciences*, **162**: 785-792
- Tian YH, Feng YL, Liu C. 2007 Addition of activated charcoal to soil after clearing *Ageratina adenophora* stimulates growth of forbs and grasses in China. *Tropical Grasslands*, **41**: 285-291
- Tomassen HBM, Smolders AJP, Limpens J *et al.* 2004 Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: Desiccation or high N deposition? *Journal of Applied Ecology*, **41**: 139-150
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, *et al.* 2000 Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, **81**: 1925-1936
- Wedin DA, Tilman D. 1990 Competition among grasses along a nitrogen gradient: Initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, **63**: 199-229
- Williamson M, Fitter A. 1996 The varying success of invaders. *Ecology*, **77**: 1666-1670
- Yamashita N, Koike N, Ishida A. 2002 Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 1341-1356

作者简介 田耀华, 男, 1977年生, 博士, 助理研究员, 主要从事热带亚热带植物生理生态研究. E-mail: tyhyh@126.com
责任编辑 王伟