

吴昊, 王晓冉, 陈彦冰, 等. 环境因子对入侵植物空心莲子草生长-防御生理特性的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(2): 68-77.
WU Hao, WANG Xiaoran, CHEN Yanbing, et al. Impacts of environmental factors on growth-defense physiological traits of invasive plant *Alternanthera philoxeroides* [J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(2): 68-77.

环境因子对入侵植物空心莲子草生长-防御生理特性的影响

吴昊^{1,2}, 王晓冉¹, 陈彦冰¹, 章甜甜¹

(1 信阳师范学院 生命科学学院, 河南 信阳 464000; 2 中国科学院 武汉植物园, 湖北 武汉 430074)

摘要:【目的】探讨大空间尺度上生物及非生物因子对入侵植物空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 生长-防御生理特性的影响, 为全球环境变化下的入侵群落动态预测及入侵防治提供理论依据。【方法】在中国 21°N~37°N 范围内分别设置 72 个面积为 10 m×10 m 的空心莲子草入侵样地 (水、陆生境各 36 个), 测定样地中空心莲子草的氮平衡指数 (Nitrogen balance index, NBI)、叶绿素指数 (Chlorophyll index, Chla)、类黄酮指数 (Flavonoid index, Flav) 和花青素指数 (Anthocyanin index, Anth), 并利用回归分析和典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA) 探讨地理、气候、氮素营养、植物多样性和昆虫发生量等因素对这 4 项生理指标的影响。【结果】回归分析及 CCA 均表明, 水、陆 2 种生境空心莲子草的 Flav 与纬度呈显著正向关系、与降雨量呈显著负向关系。回归分析中, 陆生和水生型空心莲子草的 Chla 分别与经度、硝态氮含量呈显著正向关系; 水生型空心莲子草的 Anth 与纬度呈显著负向关系、与年均气温呈显著正向关系。CCA 中, 水生型空心莲子草的 NBI 与 Pielou 均匀度指数、昆虫丰富度和莲草直胸跳甲数量之间具有强烈负向关系, 与 Patrick 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数具有较大正向关系, 而 Flav 表现出与 NBI 完全相反的分佈格局。【结论】经度、氮素影响空心莲子草的生理生长特性, 纬度、气候和植物多样性影响空心莲子草的化学防御特性, 而植物多样性和昆虫发生量使得水生型空心莲子草的生长与防御之间具有明显权衡关系。

关键词: 生物入侵; 空心莲子草; 生境; 氮平衡指数; 类黄酮; 典范对应分析

中图分类号: S45; Q948.15

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2022)02-0068-10

Impacts of environmental factors on growth-defense physiological traits of invasive plant *Alternanthera philoxeroides*

WU Hao^{1,2}, WANG Xiaoran¹, CHEN Yanbing¹, ZHANG Tiantian¹

(1 College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China; 2 Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

Abstract: 【Objective】 To explore the impacts of biotic and abiotic factors on the growth-defense physiological traits of invasive plant *Alternanthera philoxeroides* at large spatial scales, and provide a theoretical basis for dynamic prediction of invaded communities and bio-control under the global environmental change.

【Method】 We totally set up 72 plots invaded by *A. philoxeroides* with the area of 10 m×10 m per plot across 21°N-37°N in mainland China (36 terrestrial and 36 aquatic), and measured the nitrogen balance index (NBI), chlorophyll index (Chla), flavonoid index (Flav) and anthocyanin index (Anth) of *A. philoxeroides* in each plot.

收稿日期: 2021-02-15 网络首发时间: 2021-04-09 17:00:15

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20210409.1410.002.html>

作者简介: 吴昊, 讲师, 博士, 主要从事外来入侵植物生态学研究, E-mail: wuhao868686@163.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31800460); 信阳师范学院“南湖学者奖励计划”青年项目 (2018B051)

We then used the methods of regression analysis and canonical correspondence analysis (CCA) for examining the impacts of geography, climate, nitrogen nutrition, plant diversity and insect occurrence on these four physiological indexes. 【Result】 Regression analysis and CCA all showed that the Flav had significant positive relationship with latitude and significant negative relationship with rainfall. In regression analysis, the Chla for terrestrial and aquatic *A. philoxeroides* had significant positive relationship with longitude and nitrate nitrogen content, respectively, while the Anth for aquatic *A. philoxeroides* had significant negative relationship with latitude but positive relationship with annual mean air temperature. In CCA, the NBI for aquatic *A. philoxeroides* had strong negative relationships with Pielou evenness index, insect richness and the abundance of *Agasicles hygrophila*, but had strong positive relationships with Patrick richness index and Shannon-Wiener diversity index, while the Flav for aquatic *A. philoxeroides* showed the opposite distribution pattern with NBI in CCA ordination chart. 【Conclusion】 The longitude and nitrogen nutrition mainly affect the physiological growth traits of *A. philoxeroides*, while the latitude, climate and plant diversity mainly affect its chemical defense traits. Plant diversity and insect occurrence promote the ‘growth-defense’ tradeoff of aquatic *A. philoxeroides*.

Key words: Biological invasion; *Alternanthera philoxeroides*; Habitat; Nitrogen balance index; Flavonoid; Canonical correspondence analysis

当前全球环境经历着巨大变化,气候变暖、氮沉降和降雨带北移等显著改变了植物的分布及生理生态特性^[1]。作为全球变化的重要组分,外来生物入侵对生态环境、经济建设及生物多样性造成了严重威胁^[2]。全球环境变化增加了资源波动程度及生境片段化,为外来植物的入侵扩散提供了有利条件^[3]。入侵植物对环境变化响应强烈,其可通过提高长势和形态可塑性等方式维持入侵优势^[4]。升温导致马缨丹 *Lantana camara* 降低了对地下生物量的分配,提高了对叶片等光合器官的投资^[5];氮添加显著增加了瘤突苍耳 *Xanthium strumarium* 的生物量、叶绿素含量及蒸腾速率^[6];增温和施氮的交互效应提升了入侵植物加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* 的叶面积和叶绿素含量,显著增强其叶片获取资源的能力^[7];降雨增加导致的水位波动显著提升了粉绿狐尾藻 *Myriophyllum aquaticum* 的形态可塑性,有助于其对本土水生植物的竞争替代^[8]。

入侵植物通常还具备强大的次生代谢防御能力,如合成单宁、黄酮、多酚和花青素等化学物质;次生代谢是入侵植物在入侵地中与生物、非生物环境相互作用的结果,对于其提高种间竞争力及生态适应性具有重要作用^[9-10]。沈文燕等^[11]发现,外界高硫环境导致互花米草 *Spartina alterniflora* 体内花青素含量明显升高;五爪金龙 *Ipomoea cairica* 体内总黄酮含量与光照强度及本土植物竞争程度呈显著正相关^[12];研究发现,入侵中国的美洲商陆 *Phytolacca americana* 体内皂苷含量和入侵美国的乌柏 *Sapium sebiferum* 体内单宁及类黄酮含量均随

纬度上升而增加,且乌柏在高纬度地区相对减少了用于防御生物压力的单宁的分泌,增加了用于抵抗无机环境胁迫的类黄酮的分泌^[13-14]。Huang等^[15]发现,乌柏入侵地种群用以防御专食性昆虫的单宁含量显著低于原产地种群,且咀嚼式昆虫能够增加入侵地种群的总酚、单宁和黄酮含量。深入探讨入侵植物生理特性与异质生境之间的关系对于阐明生物入侵机制及预测全球变化下的入侵态势具有重要意义。

空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 为苋科莲子草属杂草,原产于南美洲,由于其具有强大的生态可塑性、水陆两栖性及克隆生殖能力,已广泛入侵中国南北方 20 余省,给经济建设和生态系统稳定性造成了巨大危害^[16]。前人研究表明,目前中国境内空心莲子草的分布北界为 37°N,气候变暖和氮沉降显著提升了空心莲子草的可塑性及竞争力,其还可与土壤微生物互作以削弱本土群落的生物抗性^[17-18]。部分学者还发现陆生环境中空心莲子草的单宁和总酚含量显著高于水陆两栖生境的^[19];光氧化胁迫下,空心莲子草叶绿素、总酚和类黄酮含量均高于本土种刺花莲子草 *A. pungens*^[20];南方菟丝子 *Cuscuta australis* 寄生显著增加了空心莲子草的单宁、总酚和皂苷等防御性物质含量^[21]。但关于大空间尺度上空心莲子草生理特性对多重环境的响应鲜见报道。本研究拟在大纬度梯度范围内开展野外调查,详细探讨生物及非生物因素对水、陆两境空心莲子草生长和防御等方面生理特性的影响,以期为其入侵防治提供依据。

1 材料与方法

1.1 野外调查

于 2019、2020 年的 7—8 月植物生长旺季,对中国北纬 21°~37°范围内的空心莲子草入侵植物群落进行野外调查。沿着每 2 个纬度梯度,在空心莲子草种群连续入侵面积 >100 m² 的区域设置样地。共设置 8 条纬度带,每条纬度带选取 4~5 个陆生调

查样地,并在同纬度带生境条件较为一致的区域设置 4~5 个水生调查样地。共计设置 72 个样地(陆生 36 个,水生 36 个),每个样地的面积为 10 m×10 m,间隔 10 km 以上。样地所在研究区涵盖了中国南北方的 10 省 17 市,横跨热带、亚热带和暖温带等 3 大气候区。样地所属的 17 个城市的年均气温、年均降雨量与纬度共变关系如图 1 所示。

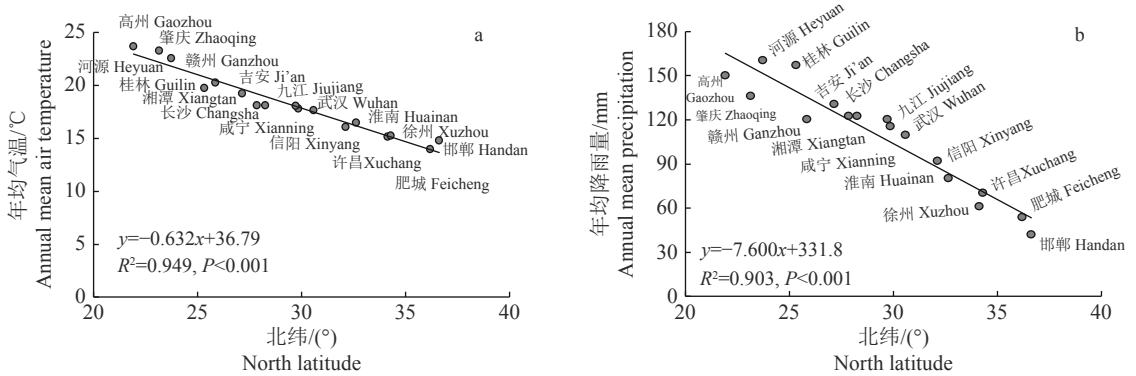


图 1 研究区样地所属城市的纬度-气温和纬度-降雨量拟合关系

Fig. 1 Fitting relationships between the latitude and temperature, precipitation of sampling cities

调查时,在各样地中央均匀布设 3 条 10 m 长的样带,每条样带上再均匀设置 5 个面积为 0.5 m×0.5 m 的样方,按照草本群落调查方法^[16]详细记录每个样方中植物的物种名称、高度、盖度和多度。对于少数水库、河流等水位较深的生境,为方便调查,选取靠近岸边的水生型空心莲子草毯状斑块,沿水平方向连续设置 3 条 10 m 长的样带进行调查。植物调查结束后,随机选择 1 条样带使用可伸缩式捕虫网(直径长 30 cm,网深度 60 cm)横扫 10 网(来回扫 1 次算 1 网),将捕获的昆虫装进昆虫瓶带回实验室后进行物种鉴定。最后,沿各样地的任意 1 条对角线均匀设置 3 个取样点,采集 0~20 cm 土层土壤样品约 250 g,装进自封袋,置于车载冰箱(Mobicool CF-50DC,德国)冷藏保存,及时带回实验室。

1.2 指标测定

每个样地中随机选择 5 个样方,以手持式植物多酚-叶绿素测量仪(Dualox,法国)随机测定每个样方中 5 片空心莲子草叶片的氮平衡指数(Nitrogen balance index, NBI)、叶绿素指数(Chlorophyll index, Chla)、类黄酮指数(Flavonoid index, Flav)和花青素指数(Anthocyanin index, Anth),最后取平均值。

利用手持式 GPS 定位仪(Garmin eTrex20,美国)测量各样地所在生境的经度、纬度和海拔数据。将土壤样品自然晾干磨碎后,过 20 目筛,利用全自

动化学分析仪(Easychem Plus,意大利)测定土壤中铵态氮和硝态氮含量。对于水生样地,利用 YSI 便携式水质分析仪(Professional Plus,美国)测量水体中的铵态氮和硝态氮含量。测量前使用标准液对 YSI 分析仪探头进行校准,然后将连接电缆线的探头置于水面下约 10 cm 处,待主机显示屏上的数据稳定读数。在中央气象台国家气象中心(<http://www.nmc.cn>)在线信息库中获取样地所在城市近 50 年以来的年均气温及年均降雨量等数据。

根据野外采集的昆虫标本统计各样地昆虫丰富度和专食性生防昆虫莲草直胸跳甲数量;根据野外调查的植物指标分别计算植物重要值及各样地的 α -物种多样性指数。

1.3 数据计算

植物重要值=(相对高度+相对盖度+相对多度)/3。

Patrick 丰富度指数(R)、Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Simpson 多样性指数(λ)和 Pielou 均匀度指数(E)的计算公式^[22]如下:

$$R = S,$$

$$H = -\sum P_i \times \ln P_i,$$

$$\lambda = 1 - \sum P_i^2,$$

$$E = H / \ln S,$$

式中, S 为样地内所有植物的物种数, P_i 为第 i 种植物的相对重要值。

1.4 统计分析

使用 SPSS 16.0 软件 (SPSS Inc, 美国) 对各样地的 7 项非生物因子 (经度、纬度、海拔、铵态氮含量、硝态氮含量、年均气温、年均降雨量) 和 6 项生物因子 (昆虫丰富度、莲草直胸跳甲数量、植物群落的 Patrick 指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数) 分别与空心莲子草的 4 项生理指标 (NBI、Chla、Flav 和 Anth) 进行单因素回归分析, 以软件提供的 11 种曲线方程建立模型, 选择回归显著且拟合系数最高者进行讨论。对水、陆两境空心莲子草各自的 4 项生理指标进行独立样本 *t* 检验。

为了探讨多重因子对空心莲子草生理特性的综合效应, 在水、陆两境样地中分别建立 36×7 的非生物因子矩阵、36×6 的生物因子矩阵和 36×4 的植物生理指标矩阵。使用 Canoco 4.5 软件 (Microsoft, 美国) 对 2 种生境中空心莲子草 4 项生理指标沿生物、非生物环境梯度的分布进行典范对应分析 (Canonical correspondence analysis, CCA), 并利用基于 499 次置换的 Monte Carlo 检验判断各环境因子与 CCA 排序轴的显著性。

2 结果与分析

2.1 环境与陆生型空心莲子草生理指标的回归分析

独立样本 *t* 检验结果表明, 水、陆 2 种生境空心莲子草各自的 NBI、Chla、Flav 和 Anth 之间均无显著性差异。陆生型空心莲子草 4 项生理指标与各因

子的回归分析如图 2 所示, Chla 与经度之间具有显著的二项式拟合关系 ($P=0.049$), 其随经度上升而增加。Flav 与纬度 ($P=0.042$) 和经度 ($P=0.003$) 之间均具有显著的生长函数拟合关系, 其随纬度、经度的上升而增加; Flav 与年均降雨量 ($P=0.014$)、Patrick 丰富度指数 ($P=0.037$) 之间分别具有显著的线性和对数函数拟合关系, 其随年均降雨量、Patrick 指数的上升而下降; Flav 与昆虫丰富度之间具有显著的二项式拟合关系 ($P=0.040$), 其随昆虫丰富度增加呈现“先上升-后下降”趋势。陆生型空心莲子草的 NBI、Anth 与所有异质性环境因子之间均无显著性关系。

2.2 环境与水生型空心莲子草生理指标的回归分析

回归分析结果表明 (图 3), 水生型空心莲子草的 Chla 与水体硝态氮之间具有显著的复合函数拟合关系 ($P=0.037$), 其随硝态氮的增加而上升。Flav 与纬度、年均降雨量之间分别具有显著的二项式 ($P=0.039$) 和反函数 ($P=0.028$) 拟合关系, 整体而言, 水生型空心莲子草的 Flav 随纬度上升而增加、随年均降雨量增加而下降, 这与陆生型空心莲子草 Flav 变化趋势基本相一致。Anth 与纬度、年均温之间分别具有显著的 S 型曲线函数 ($P=0.012$) 和生长函数 ($P=0.008$) 拟合关系, 其随纬度上升而下降、随年均温上升而增加; Anth 与 Pielou 均匀度指数之间具有显著的三项式拟合关系 ($P=0.016$), 其随 Pielou 指数的增加呈明显波动趋势。

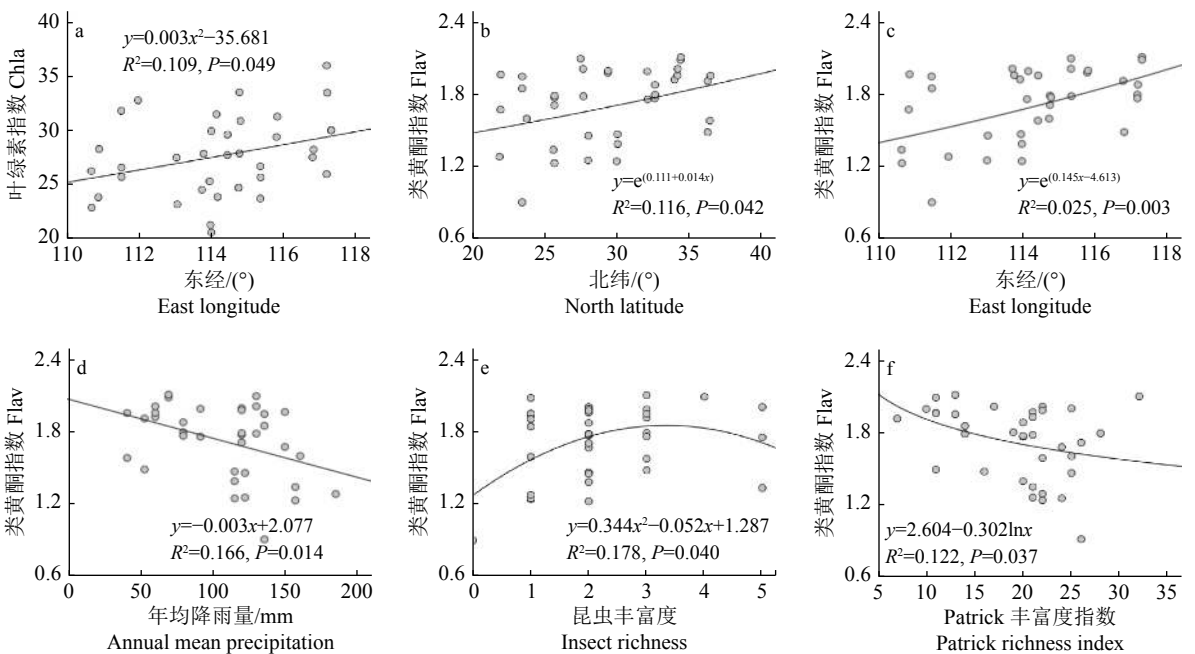


图 2 陆生型空心莲子草生理指标与环境因子的回归拟合

Fig. 2 Regression fittings between physiological indexes of terrestrial *Alternanthera philoxeroides* and environmental factors

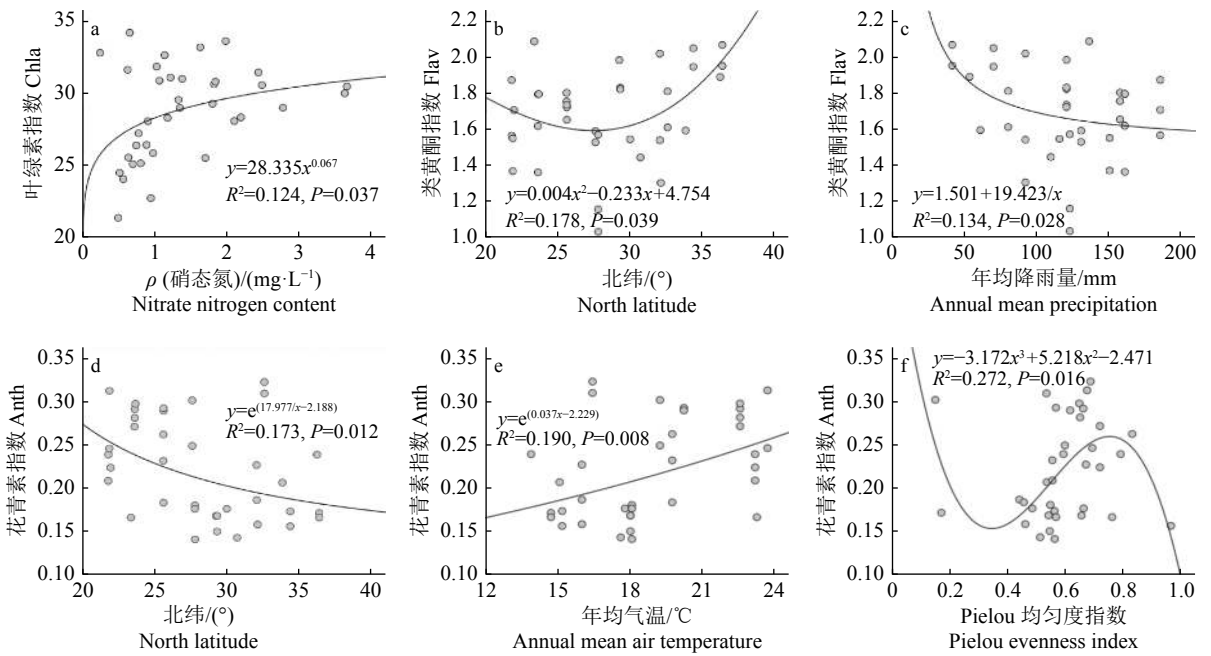


图 3 水生型空心莲子草生理指标与环境因子的回归拟合

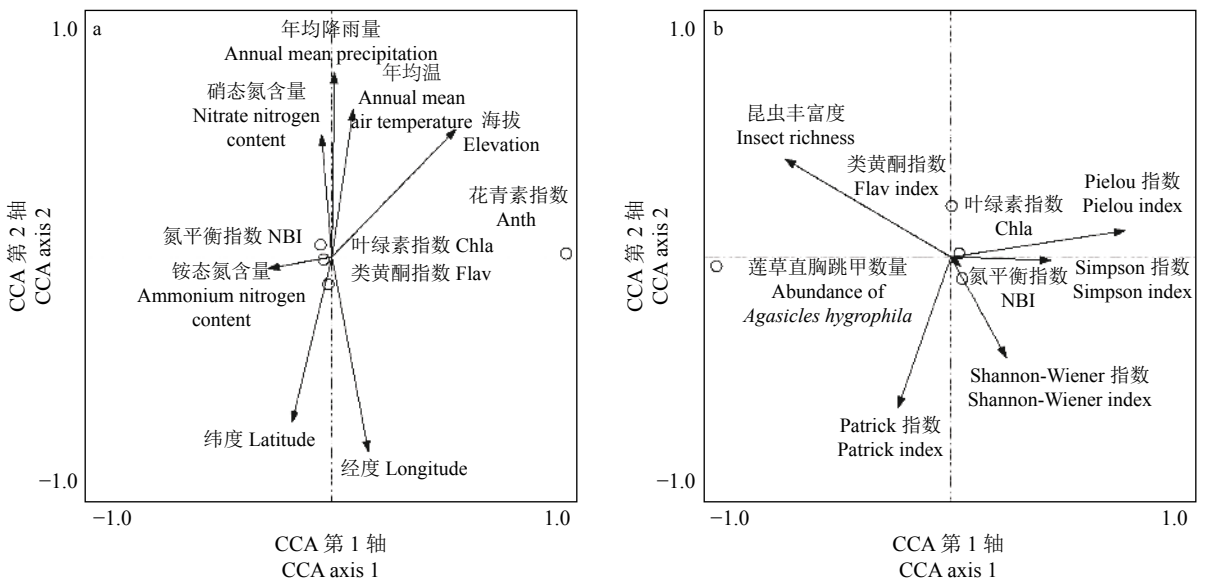
Fig. 3 Regression fittings between physiological indexes of aquatic *Alternanthera philoxeroides* and environmental factors

2.3 陆生型空心莲子草生理指标沿着环境梯度的 CCA 排序

陆生型空心莲子草-非生物因子 CCA 排序结果如图 4a 所示, 前 2 个排序轴累计包含了 99.9% 的生态信息 (第 1 轴 92.8%, 第 2 轴 7.1%), 第 1 轴起到决定性作用。由表 1 和图 4a 可知, 决定第 1 轴的主导性非生物因子为海拔; 除了铵态氮含量之

外, 其余的非生物因子均对 CCA 第 2 轴产生了显著影响。Chla、NBI 和 Flav 均位于排序图中心位置, 表明它们在中等梯度环境条件下具有最大值; Anth 偏离环境矢量连线距离较远, 说明其基本不受非生物因子的影响。

陆生型空心莲子草-生物因子 CCA 排序结果如图 4b 所示, 前 2 个排序轴累计包含 100% 的生态



环境矢量箭头的方向代表其与排序轴的正负相关性; 环境矢量连线越长、与排序轴间的夹角越小, 则说明该环境因子的主导性越强; 表征各生理指标的圆圈与环境矢量连线的垂直距离越短, 表示两者相关性越大

Direction of environment vector arrow represents its positive or negative correlation with CCA axis; The longer the environment vector and the smaller angle between vector and axis, the stronger the dominance of environment factor; The shorter the vertical distance between the circle and vector, the greater the correlation between certain plant physiological index and environment factor

图 4 陆生型空心莲子草生理指标与环境因子的 CCA 排序

Fig. 4 CCA ordination of physiological indexes of terrestrial *Alternanthera philoxeroides* and environmental factors

表 1 陆生环境因子与 CCA 排序轴的相关性分析¹⁾
Table 1 Correlation analysis of terrestrial environmental factors and CCA axis

环境因子 Environmental factor	CCA第1轴 CCA axis 1	CCA第2轴 CCA axis 2
纬度 Latitude	-0.161	-0.667**
经度 Longitude	0.148	-0.787**
海拔 Elevation	0.503**	0.516**
铵态氮含量 Ammonium nitrogen content	-0.255	-0.047
硝态氮含量 Nitrate nitrogen content	-0.041	0.494**
年均气温 Annual mean air temperature	0.087	0.595**
年均降雨量 Annual mean precipitation	0.010	0.745**
莲草直胸跳甲数量 Abundance of <i>Agasicles hygrophila</i>	0.041	-0.037
昆虫丰富度 Insect richness	-0.671**	0.396*
Patrick丰富度指数 Patrick richness index	-0.214	-0.607**
Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	0.225	-0.405*
Simpson多样性指数 Simpson diversity index	0.405*	-0.013
Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	0.705**	0.107

1) “*” “**” 分别表示在0.05, 0.01水平显著相关

1) “*” and “**” represent significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively

信息(第 1 轴 79.2%, 第 2 轴 21.8%), 第 1 轴起到决定性作用。由表 1 和图 4b 可知, 第 1 轴的主导性生物因子依次为 Pielou 均匀度指数、昆虫丰富度和 Simpson 多样性指数, 第 2 轴的主导性生物因子为 Patrick 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和昆虫丰富度。Chla 和 NBI 位于中心位置, 表明它们在中等水平的植物多样性及昆虫丰富度环境中具有最大值。Flav 与昆虫丰富度具有一定正向关系、与 Patrick 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数具有较大负向关系, 这与回归分析的结果基本吻

合。Anth 与 Pielou 均匀度指数和 Simpson 多样性指数具有较大负向关系。

2.4 水生型空心莲子草生理指标沿着环境梯度的 CCA 排序

水生型空心莲子草-非生物因子 CCA 排序结果如图 5a 所示, 前 2 个排序轴累计包含 99.2% 的生态信息(第 1 轴 54.8%, 第 2 轴 44.4%), 第 1 轴的作用较大。由表 2 和图 5a 可知, 决定第 1 轴的主导性非生物因子为海拔, 这与陆生型的 CCA 排序结果相一致; 第 2 轴的主导性非生物因子为纬度、年

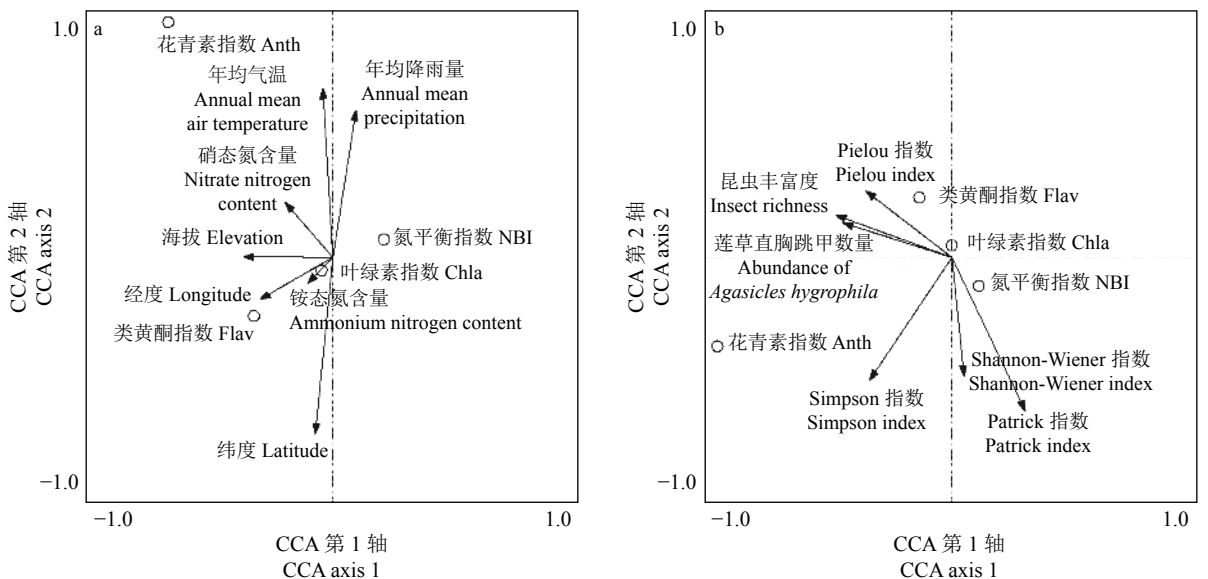


图 5 水生型空心莲子草生理指标与环境因子的 CCA 排序

Fig. 5 CCA ordination of physiological indexes of aquatic *Alternanthera philoxeroides* and environmental factors

表 2 水生环境因子与 CCA 排序轴的相关性分析¹⁾
Table 2 Correlation analysis of aquatic environmental factors and CCA axis

环境因子 Environmental factor	CCA第1轴 CCA axis 1	CCA第2轴 CCA axis 2
纬度 Latitude	-0.071	-0.713**
经度 Longitude	-0.296	-0.170
海拔 Elevation	-0.363*	0.003
铵态氮含量 Ammonium content	-0.102	-0.104
硝态氮含量 Nitrate nitrogen content	-0.193	0.223
年均气温 Annual mean air temperature	-0.040	0.684**
年均降雨量 Annual mean precipitation	0.095	0.595**
莲草直胸跳甲数量 Abundance of <i>Agasicles hygrophila</i>	-0.443**	0.140
昆虫丰富度 Insect richness	-0.471**	0.172
Patrick丰富度指数 Patrick richness index	0.298	-0.618**
Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	0.050	-0.479**
Simpson多样性指数 Simpson diversity index	-0.334*	-0.496**
Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	-0.349*	0.270

1) “*” “**” 分别表示在0.05和0.01水平显著相关

1) “*” and “**” represent significant correlations at 0.05 and 0.01 levels, respectively

均气温和年均降雨量。Flav 与纬度具有较大正向关系、与降雨量具有较大负向关系，这与水、陆两境的回归分析结果均高度一致。NBI 与海拔具有极强的负向关系。Chla 在中等环境梯度下具有最大值，Anth 受非生物因子的影响很弱。

水生型空心莲子草-生物因子 CCA 排序结果如图 5b 所示，前 2 轴累计包含 96.7% 的生态信息（第 1 轴 62.1%，第 2 轴 34.6%），第 1 轴起到决定性作用。由表 2 和图 5b 可知，决定第 1 轴的主导性生物因子依次为昆虫丰富度、莲草直胸跳甲数量、Pielou 均匀度指数和 Simpson 多样性指数；第 2 轴的主导性生物因子为 Patrick 丰富度指数、Simpson 多样性指数和 Shannon-Wiener 多样性指数。Flav 与 Pielou 均匀度指数呈较大正向关系、与 Patrick 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数呈极强负向关系；NBI 与 Pielou 均匀度指数、昆虫丰富度、莲草直胸跳甲数量呈极强负向关系、与 Patrick 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数具有较大正向关系。Chla 在中等环境梯度下具有最大值，Anth 基本不受生物因子的影响。

3 讨论与结论

次生代谢产物是植物迅速适应异质环境的物质基础，入侵植物自身生长与防御功能之间存在此消彼长的权衡关系，二者均与环境密切相关^[23]。类黄酮是一类广泛存在于植物体内的次生代谢产物，具有很强的抗菌、抗虫和清除自由基等作用，可显著提升植物的抗逆性及自我防御能力^[24]。回归分析

及 CCA 均表明，水、陆 2 种生境空心莲子草的 Flav 与纬度呈正向关系、与降雨量呈负向关系，这是由于温度、降雨量等均随纬度升高而降低，空心莲子草在高纬度地区受到多种非生物胁迫导致其 Flav 增加；与本研究类似，前人发现欧洲刺柏 *Juniperus communis*、笃斯越桔 *Vaccinium uliginosum* 和乌桕等植物的类黄酮含量也均随纬度升高而增加^[14, 25-26]。在低降雨量环境中，干旱胁迫诱导植物利用过剩的光合产物（如：NADPH 和磷酸丙糖等）合成类黄酮以减缓生境含水量过低对其生长造成的损伤，而当降雨量逐渐升高时，植物体内类黄酮合成关键酶的活性下降使得其 Flav 降低^[27-28]。

CCA 中，水、陆两境空心莲子草的 Flav 均与 Patrick 指数和 Shannon 指数呈负向关系，是由于植物多样性增加为群落中昆虫提供了更广泛的食物来源，或有助于形成生物防治的“非靶标效应”，降低了昆虫对空心莲子草的取食压力^[18, 29]，使得空心莲子草体内化学防御物质类黄酮含量降低。水生 Flav 还与 Pielou 指数、昆虫丰富度和莲草直胸跳甲数量呈正向关系，是因为群落中植物分布越均匀，则其对外来植物入侵的抗性越大^[30]，且水生型空心莲子草茎秆的髓部薄壁细胞较薄，莲草直胸跳甲的化蛹率更高^[31]，水生型空心莲子草为应对更大强度的种间竞争和昆虫取食压力而增加其 Flav。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素，在光合作用的光吸收中起到核心作用。而氮素是叶绿素的重要组成部分，也是限制植物光合作用的大量营养元素。回归分析表明，陆生和水生型空心莲子草

的 Chla 分别与经度、硝态氮含量具有显著正向关系。一方面,中国植物多样性随经度增加明显上升,入侵植物为了应对更强的种间竞争而将更多氮素分配至光合器官,通过合成大量叶绿素以提高其光合效能^[32];另一方面,中国境内降雨量随经度上升呈增加趋势,生境水分含量上升可使植物体内抗旱性物质(如:游离脯氨酸等)含量降低而叶绿素含量增加^[33],且水分对陆生植物生长的限制性作用大于水生植物,使得陆生空心莲子草的 Chla 随经度上升而显著增加。外源环境中植物可吸收的无机氮主要为硝态氮和铵态氮,其中,硝态氮可显著促进植物生长,特别是增加其地上生物量及叶绿素含量;而较高浓度的铵态氮则会削弱植物对于碱性离子的摄取从而降低阳离子吸附能力,使得线粒体电子传递链与氧化磷酸化解偶联,对植物产生毒害作用^[34]。此外,水体连通性使得水域生态系统中氮素营养的循环与扩散速率高于陆生生境^[35],故水生型空心莲子草的 Chla 随硝态氮含量上升而增加。

花青素是广泛分布于植物体内的水溶性糖苷衍生物,其在植物抵御外源非生物胁迫(如紫外线辐射)和生物胁迫(如病虫害)中起到重要作用^[27]。回归分析中,水生型空心莲子草的 Anth 与纬度呈负向关系、与年均温呈正向关系。纬度是影响植物次生代谢物的重要地理因素之一,低纬度的空心莲子草具有较高花青素含量,可能是由于低纬度地区的紫外辐射强度更大,花青素含量的提高可有效清除细胞内活性氧,缓解紫外胁迫造成的氧化损伤^[36],且低纬度植食性动物较高纬度地区对植物施加了更大压力^[37]。前人研究认为,低温可促进多种蔬菜和花卉的花青素积累,高温则会加速花青素的降解^[38];但入侵种空心莲子草原产于南美洲热带地区,具有较高的嗜热性^[16],故其 Anth 随年均气温上升而增加,这或使得水生型空心莲子草在低纬度的高温地区比本土植物具有更高的化学防御水平。CCA 中,陆生型空心莲子草的 Anth 与 Pielou 指数和 Simpson 指数呈负向关系,可能由于陆生植物多样性的大幅增加显著削弱了空心莲子草的防御能力。

氮平衡指数是重要的胁迫荧光参数,其为叶绿素和类黄酮的比值,反映了植物的长势^[39]。CCA 中,水生空心莲子草 NBI 与 Pielou 指数、昆虫丰富度和莲草直胸跳甲数量呈负向关系、与 Patrick 指数和 Shannon 指数呈正向关系,这与其 Flav 在 CCA 中的排列呈完全相反的格局,表明水生型空心莲子草的生长和防御之间具有明显的权衡关系。当种间竞争作用加剧或昆虫数量增多时,水生型空心莲子

草优先将资源用于合成类黄酮而相应降低其生物量积累。高芳磊等^[19]、郭素民等^[21]也发现模拟昆虫取食和南方菟丝子寄生会诱导空心莲子草的生长-防御权衡策略。此外,CCA 中水生型空心莲子草的 NBI 还与海拔具有较大负向关系,是由于高海拔的低温和紫外线辐射等逆境条件加剧了入侵植物对其化学防御能力的投资而相应降低了长势^[40]。本研究中,Chla 的 CCA 排序与回归分析结果不相一致,可能是由于大空间尺度上生物、非生物因子之间产生了显著的交互作用或共变效应,使得 Chla 在中等水平的多重环境梯度下具有最大值。此外,相较于水生生境,陆生型空心莲子草的“生长-防御”权衡关系受外源环境的影响程度较弱,表明其入侵力可能具有较高的内稳性。

本研究表明,入侵植物空心莲子草的“生长-防御”生理特性在大空间尺度上受到异质性环境因子的显著影响。经度、水体硝态氮含量影响空心莲子草的生理生长特性;纬度、降雨量、年均气温和植物多样性影响空心莲子草的化学防御特性;而植物多样性、昆虫发生量使得水生型空心莲子草的生长与防御之间具有明显权衡关系。关于陆生型空心莲子草“生长-防御”权衡策略的内稳性机制有待进一步研究验证。

参考文献:

- [1] VITT P, HAVENS K, KRAMER A T, et al. Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2012, 143(1): 18-27.
- [2] 吴昊,丁建清. 入侵生态学最新研究动态[J]. *科学通报*, 2014, 59(6): 438-448.
- [3] WINDER M, JASSBY A D, NALLY R M. Synergies between climate anomalies and hydrological modifications facilitate estuarine biotic invasions[J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 749-757.
- [4] SORTE C J B, IBANEZ I, BLUMENTHAL D M. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance[J]. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 261-270.
- [5] 张桥英,彭少麟. 增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(18): 6670-6676.
- [6] 薛晨阳,许玉凤,曲波. 不同氮水平下瘤突苍耳、苍耳及其杂交种形态、光合及生长特征比较[J]. *生物多样性*, 2018, 26(6): 554-563.
- [7] 周晓慧,彭培好,李景吉. 模拟气候变暖和氮沉降对两种来源加拿大一枝黄花叶性状和性状谱的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(5): 1605-1615.
- [8] YOU W H, YU D, LIU C H, et al. Clonal integration facilitates invasiveness of the alien aquatic plant *Myrio-*

- phyllum aquaticum* L. under heterogeneous water availability[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 718(1): 27-39.
- [9] AGATI G, TATTINI M. Multiple functional roles of flavonoids in photo protection[J]. *New Phytologist*, 2010, 186(4): 786-793.
- [10] PAUL-VICTOR C, ZÜST T, REES M, et al. A new methods for measuring relative growth rate can uncover the costs of defensive compounds in *Arabidopsis thaliana*[J]. *New Phytologist*, 2010, 187(4): 1102-1111.
- [11] 沈文燕, 陆长梅, 周长芳. 互花米草和芦苇抗氧化系统在抵御硫胁迫过程中的响应差异[J]. 复旦学报(自然科学版), 2011, 50(5): 653-661.
- [12] 朱慧, 马瑞君, 吴双桃, 等. 自然生境中五爪金龙总黄酮含量的比较[J]. 生态环境, 2008, 17(3): 1193-1197.
- [13] XIAO L, HERVE M R, CARRILLO J, et al. Latitudinal trends in growth, reproduction and defense of an invasive plant[J]. *Biological Invasions*, 2019, 21(1): 189-201.
- [14] XIAO L, DING J Q, ZHANG J L, et al. Chemical responses of an invasive plant to herbivory and abiotic environments reveal a novel invasion mechanism[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 741: 140-452.
- [15] HUANG W, SIEMANN E, XIAO L, et al. Species-specific defence responses facilitate conspecifics and inhibit heterospecifics in above-belowground herbivore interactions[J]. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 4851.
- [16] 吴昊, 张辰, 代文魁. 气候变暖和物种多样性交互效应对空心莲子草入侵的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(3): 38-48.
- [17] WU H, ISMAIL M, DING J Q. Global warming increases the interspecific competitiveness of the invasive plant alligator weed, *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 575: 1415-1422.
- [18] LU X M, HE M Y, DING J Q, et al. Latitudinal variation in soil biota: Testing the biotic interaction hypothesis with an invasive plant and a native congener[J]. *ISME Journal*, 2018, 12: 2811-2822.
- [19] 高芳磊, 郭素民, 闫明, 等. 不同生境下空心莲子草响应模拟昆虫采食的生长和化学防御策略[J]. 生态学报, 2018, 38(7): 2344-2352.
- [20] 张强, 陈雄伟, 陈军文, 等. 两种入侵能力不同的莲子草光合系统稳定性的比较研究[J]. 广西植物, 2014, 34(3): 348-354.
- [21] 郭素民, 李钧敏, 李永慧, 等. 空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长-防御权衡[J]. 生态学报, 2014, 34(17): 4866-4873.
- [22] 吴昊, 杜奎, 李万通, 等. 空心莲子草入侵对豫南草本植物群落多样性及稳定性的影响[J]. 草业科学, 2019, 36(2): 382-393.
- [23] 倪广艳, 朱丽薇, 牛俊峰, 等. 三种菊科入侵植物的生长与化学防御的关系研究[J]. 生态环境学报, 2014, 23(1): 1-6.
- [24] 王开金, 陈列忠, 李宁, 等. 加拿大一枝黄花黄酮类成分及抗氧化与自由基消除活性的研究[J]. 中国药杂志, 2006, 41(7): 493-497.
- [25] MARTZ F, PELTOLA R, FONTANAY S, et al. Effect of latitude and altitude on the terpenoid and soluble phenolic composition of Juniper (*Juniperus communis*) needles and evaluation of their antibacterial activity in the boreal zone[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57(20): 9575-9584.
- [26] LÄTTI A K, JAAKOLA L, RIIHINEN K R, et al. Anthocyanin and flavonol variation in bog bilberries (*Vaccinium uliginosum* L.) in Finland[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 58: 427-433.
- [27] 张诗行, 刘艳红. 东北红豆杉幼苗黄酮类化合物含量变化及其对气候因子的响应[J]. 生态学杂志, 2020, 39(1): 73-81.
- [28] DU Y, LU R L, XIA J Y. Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants[J]. *Functional Ecology*, 2020, 34(8): 1-12.
- [29] 朱慧, 彭媛媛, 王德利. 植物对昆虫多样性的影响[J]. 生态学杂志, 2008b, 27(12): 2215-2221.
- [30] WU H, DING J Q. Abiotic and biotic determinants of plant diversity in aquatic communities invaded by Water Hyacinth [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms][J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 1306.
- [31] 马瑞燕, 王韧. 不同生态型的喜旱莲子草对莲草直胸跳甲化蛹能力的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 24-30.
- [32] FENG Y L, LEI Y B, WANG R F, et al. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis cell walls in an invasion plant[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(6): 1853-1856.
- [33] 胡小京, 刘玉彩, 裴芸, 等. 水分胁迫对野百合幼苗生理特性的影响[J]. 河南农业科学, 2020, 49(1): 111-117.
- [34] VAN DEN BERG L J, PETERS C J, ASHMORE M R, et al. Reduced nitrogen has a greater effect than oxidised nitrogen on dry heathland vegetation[J]. *Environmental Pollution*, 2008, 154(3): 359-369.
- [35] GAO L, LI B, LIU W Y, et al. Inhibition effects of daughter ramets on parent of clonal plant *Eichhornia crassipes*[J]. *Aquatic Botany*, 2013, 107: 47-53.
- [36] 李德文, 李美兰, 于景华, 等. 外源 NO 对 UV-B 胁迫下红豆杉抗氧化系统的影响[J]. 生态学杂志, 2012, 31(9): 2203-2208.
- [37] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 植物防御策略及其环境驱动机制[J]. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3542-3552.
- [38] 胡可, 韩科厅, 戴思兰. 环境因子调控植物花青素苷合成及呈色的机理[J]. 植物学报, 2010, 45(3): 307-317.
- [39] 宋森楠, 宋晓宇, 陈立平, 等. 冬小麦氮平衡指数与籽粒蛋白质含量空间结构及关系[J]. 农业工程学报, 2013, 29(15): 91-97.
- [40] SHARMA R, KAUR R. Elucidating physiological and biochemical alterations in giant duckweed (*Spirodela polyrhiza* L. Schleiden) under diethyl phthalate stress: Insights into antioxidant defence system[J]. *Peer Journal*, 2020, 8(9): e8267. doi: 10.7717/peerj.8267.