

吴昊, 姜俊慧, 罗莉, 等. 空心莲子草-莲子草碳氮磷生态化学计量特征及对异质环境的响应 [J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(3): 89-98.
WU Hao, JIANG Junhui, LUO Li, et al. Eco-stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Alternanthera philoxeroides*-*A. sessilis* and their responses to heterogeneous environments[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(3): 89-98.

空心莲子草-莲子草碳氮磷生态化学计量特征及 对异质环境的响应

吴昊^{1,2}, 姜俊慧¹, 罗莉¹, 马佳宁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】探讨入侵植物空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 与其共存本土同属种莲子草 *A. sessilis* 的元素化学计量比差异及环境驱动力, 明晰其资源分配格局与营养策略。【方法】在广西、广东、江西和河南等省(区)的野外生境中设置 6 个莲子草-空心莲子草共存群落样地和 7 个莲子草单生群落样地, 分别测定这 2 种植物的 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及其化学计量比($C:N$ 、 $C:P$ 和 $N:P$), 并记录样地环境指标, 利用回归分析和典范对应分析探究空心莲子草、莲子草的营养策略差异及对异质生境的响应。【结果】在莲子草-空心莲子草共存群落中, 这 2 种植物的 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及其化学计量比均无显著性差异。 $w(C)$ 均随气温上升呈“先上升后下降”趋势; 空心莲子草 $w(N)$ 随降雨量上升而下降, 莲子草 $w(N)$ 随降雨量上升呈“先下降后上升”趋势; 莲子草 $w(P)$ 随海拔上升而增加。 $C:N$ 均随海拔上升呈“先下降后上升”趋势, 莲子草 $C:P$ 随海拔上升而下降、 $N:P$ 随土壤 N 上升而下降, 空心莲子草 $C:P$ 和 $N:P$ 与环境因子之间均无显著性关系。在莲子草单生群落中, 其 $w(C)$ 随土壤 $w(NH_4^+-N)$ 上升而降低、随降雨量上升而增加; 其 $w(P)$ 随海拔和土壤 $w(N)$ 上升而降低; 其 $C:N$ 随土壤 $w(NH_4^+-N)$ 、 $w(NO_3^--N)$ 上升而降低; 其 $C:P$ 随土壤 $w(N)$ 上升而增加。【结论】莲子草的 C 、 N 、 P 生态化学计量特征对异质环境的响应程度高于空心莲子草, 莲子草在高海拔区域选择以“生长竞争策略”应对空心莲子草入侵。研究可为预测外来种的入侵力及深入理解物种共存机制提供理论依据。

关键词: 生态化学计量; 生物入侵; 空心莲子草; 莲子草; 生境异质性; 营养策略
中图分类号: S45; Q948.15 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2022)03-0089-10

Eco-stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in *Alternanthera philoxeroides*-*A. sessilis* and their responses to heterogeneous environments

WU Hao^{1,2}, JIANG Junhui¹, LUO Li¹, MA Jianing¹

(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 difference of stoichiometric ratios between the invasive plant *Alternanthera philoxeroides* and the native congeneric species *A. sessilis* as well as the environmental driving forces, and clarify their resource allocation pattern and nutrition strategy. 【Method】We totally set up six *A. sessilis*-*A. philoxeroides* coexistent plots and seven *A. sessilis* single plots in the wild habitats of Guangxi,

Guangdong, Jiangxi and Henan Provinces. We measured $w(C)$, $w(N)$, $w(P)$ and $C:N$, $C:P$, $N:P$ of these two species, and recorded the environmental indicators in each plot. We then used regression analysis and canonical correspondence analysis (CCA) to examine the difference of nutrition strategies between *A. sessilis* and *A. philoxeroides* and their responses to the heterogeneous habitats. 【Result】 In the coexistent communities, there was no significant difference of $w(C)$, $w(N)$, $w(P)$ and their stoichiometric ratios between these two plant species. The $w(C)$ all showed the ‘first rising and then decreasing’ trend with the increase of temperature. The $w(N)$ of *A. philoxeroides* decreased with the increased precipitation, while the $w(N)$ of *A. sessilis* showed the ‘first decreasing and then rising’ trend with the increase of precipitation. The $w(P)$ of *A. sessilis* increased with the increase of elevation. $C:N$ of these two plant species all showed the trend of ‘first descending and then rising’ with the elevation rising. $C:P$ of *A. sessilis* decreased with the increase of elevation, and $N:P$ decreased with the increase of soil $w(N)$. The $C:P$ and $N:P$ of *A. philoxeroides* had no significant relationship with the environmental factors. In the *A. sessilis* single communities, the $w(C)$ of *A. sessilis* decreased with the increase of soil $w(NH_4^+-N)$, and increased with the increased precipitation; $w(P)$ decreased with the increase of elevation and soil $w(N)$; $C:N$ decreased with the increase of soil $w(NH_4^+-N)$ and $w(NO_3^--N)$, and $C:P$ increased with the increase of soil $w(N)$. 【Conclusion】 The eco-stoichiometric characteristics of C, N, P in *A. sessilis* are more responsive to the heterogeneous environments than those of *A. philoxeroides*. *A. sessilis* chooses the ‘growth competition strategy’ for resisting *A. philoxeroides* invasion in higher elevation regions. The finding provides a theoretical basis for predicting the invasiveness of alien species and understanding the species coexistence mechanism in depth.

Key words: Ecological stoichiometry; Biological invasion; *Alternanthera philoxeroides*; *Alternanthera sessilis*; Habitat heterogeneity; Nutrition strategy

全球化背景下，外来生物入侵态势日益加剧。入侵植物通过提高适应性进化、次生代谢防御和天敌逃逸等方式不断增强入侵能力，加速排挤本土种并反馈作用于入侵地生境，对生物多样性及生态系统健康造成严重威胁^[1]。入侵植物的形态、生理等功能性状通常优于本地种^[2]；资源波动假说认为，外来植物入侵成功的主要原因在于其具有比本土植物更强的养分吸收能力^[3]。生态化学计量学是研究生物系统能量和碳 (C)、氮 (N)、磷 (P) 等重要生命元素平衡的科学，能准确评估植物养分利用效率及竞争性吸收状况^[4]。由于入侵植物和本土植物对养分的需求及吸收能力存在差异，因此生态化学计量特征可在一定程度上反映出二者的资源分配与权衡以及本土群落的可入侵性^[5]。

入侵植物对环境扰动的响应通常比本土植物更为强烈，生境异质性也会显著影响二者的营养策略^[6-7]。胡朝臣等^[8]发现，入侵植物飞机草 *Chromolaena odorata*、紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 的叶片 N、P 含量均显著高于本土共存植物，且入侵导致本土植物的 N:P 下降。陈文等^[9]发现，入侵植物红毛草 *Rhynchelytrum repens* 茎 N、P 含量和叶

N 含量均高于其本土伴生种马唐 *Digitaria sanguinalis* 的，而其 C:P 和 N:P 均低于马唐的，表明该入侵种选择以高生长率和繁殖输出实现成功入侵的“生长竞争策略”战胜本土种。蒋利玲等^[10]发现，外来种互花米草 *Spartina alterniflora* 入侵本土植物短叶茳芩 *Cyperus malaccensis* 种群后，互花米草生长由受 N、P 含量共同限制转变为受 P 含量限制，导致短叶茳芩受 N 含量限制，较高的 N:P 化学计量内稳性有助于其入侵。入侵植物的化学计量特征也受到环境的影响。Wang 等^[11]发现，在低 N 含量土壤环境中，入侵种三叶鬼针草 *Bidens pilosa* 叶片 C:P 和 N:P 较低，根系 C:P、N:P 及 C:N 较高，表明其选择了“资源保守策略”，即其能够快速高效吸收和利用营养资源，对限制性资源需求量较少，以战胜对资源需求量大的本土种^[12]；而在高 N 环境中，三叶鬼针草根系的 C:P、N:P 均较低，表明其选择了“生长竞争策略”。黄顶菊 *Flaveria bidentis*、微甘菊 *Mikania micrantha* 等入侵植物随环境 N 含量的增加亦表现出类似的营养策略转换现象^[13-14]。

空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 为原产于南美洲的苋科莲子草属杂草，具有强大的克隆繁

殖能力及生态适应性,可在水、陆两境中生长,目前已广泛入侵中国南北方 20 余省,对生态环境和生物多样性造成极大威胁^[15]。莲子草 *Alternanthera sessilis* 为苋科莲子草属植物,是空心莲子草的近缘本土种,可在陆生环境中与空心莲子草共存^[16-17]。我国学者围绕空心莲子草、莲子草的相关特性已经开展了一些研究,空心莲子草 N:P 随经度和纬度的上升而增加、随海拔和年均气温的上升而降低^[18];在混播试验中,施 N 使得空心莲子草将更多生物量分配到茎,而莲子草将更多生物量分配到根^[19];气候变暖导致空心莲子草的专食性天敌昆虫莲草直胸跳甲 *Agasicles hygrophila* 对莲子草取食强度增大,从而加剧“非靶标效应”^[20];莲子草根系的病原菌及根结线虫侵染率随纬度上升而降低,但空心莲子草无此纬度梯度变化,故在高纬度地区莲子草对空心莲子草入侵的生物抗性可能增加^[21]。但关于野外共存群落中二者的化学计量特征及其主导性环境因子鲜见报道。探讨空心莲子草-莲子草的生态化学计量特征差异及其环境驱动力,对于理解植物入侵的内稳态和入侵群落物种共存机制具有重要意义。本研究拟对野外生境中空心莲子草-莲子草共存群落和莲子草单生群落进行调查取样,对比分析其 C、N、P 含量及化学计量比,探讨地理、气候及土壤等多环境因素对二者营养策略的影响,以期预测空心莲子草入侵群落动态及生物防治提供参考。

1 材料与方法

1.1 野外调查

于 2020 年 7 月,在野外踏查的基础上,对空心莲子草-莲子草共存群落以及莲子草单生群落进行调查。分别选择空心莲子草-莲子草共存面积超过 50 m² 以及莲子草单生面积超过 25 m² 的区域设置调查样地(共存样地 6 个、单生样地 7 个),分布于广西自治区、广东、江西和河南省等地区。每个共存群落样地面积为 10 m × 5 m、单生群落样地面积为 5 m × 5 m。在共存群落样地中央设置 1 条 10 m 长的样带,沿样带均匀布设 5 个面积为 0.5 m × 0.5 m 的样方。在各单生群落样地的 4 个对角及中心位置共布设 5 个 0.5 m × 0.5 m 的样方。以具有 100 分格的样方框测量各样方中空心莲子草及莲子草的盖度。共存群落中,空心莲子草和莲子草的平均盖度分别为 52% 和 27%;单生群落中,莲子草的平均盖度为 63%。对于共存群落样地,从每个样方中随机采取 5 株空心莲子草及 5 株莲子草的地上生物量;对于单生群落样地,从各样方中随机采取 10 株莲

子草的地上生物量。将所有植物样品置于自封袋中并倒入变色硅胶保存。植物调查结束后,沿共存样地的样带及单生样地的任意 1 条对角线均匀设置 3 个土壤取样点,采集 0~20 cm 土层土壤约 250 g,装进自封袋后置于车载冰箱(Mobicool CF-50DC,德国)冷藏保存,及时带回实验室备测。

1.2 指标测定

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,分别过 20 目和 100 目筛,利用全自动化学分析仪(Easychem Plus,意大利)测定 20 目土壤样品中铵态氮和硝态氮含量,利用碳氮分析仪(Elementar,德国)测定 100 目土壤样品中总 C 和总 N 含量,使用溶酸法-钼锑抗比色法^[18]测定 100 目土壤样品中总 P 含量。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数据。各样地 10 项环境因子的实测值如表 1 所示。

将采集的植物样品置于 75℃ 烘箱中烘干至恒质量,充分研磨后过 60 目筛,利用碳氮分析仪和溶酸法-钼锑抗比色法分别测定空心莲子草及莲子草的总 C、总 N 及总 P 含量,并据此计算其化学计量比。

1.3 统计分析

分别计算空心莲子草和莲子草的 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及其化学计量比的平均值、标准差和变异系数。其中,变异系数(Coefficient of variation, CV)=标准差/平均值,可反映各指标的空间变异程度, CV<0.1 为弱变异性, 0.1 ≤ CV ≤ 1.0 为中等变异性, CV>1.0 为强变异性^[18]。使用 SPSS 16.0 软件(SPSS Inc, 美国)分别对共存群落中空心莲子草-莲子草、共存-单生群落中莲子草的各项 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及化学计量比进行独立样本 t 检验。使用 SPSS 16.0 软件对共存、单生群落中 10 项环境因子与 2 种植物的元素含量及化学计量比进行单因素回归分析,以该软件提供的 11 种曲线方程建立模型并检验其显著性,最终选择回归显著且拟合系数最大者进行讨论。

为了探讨多个环境因子对 2 种植物的综合效应,分别建立 6 × 10(共存)和 7 × 10(单生)的环境矩阵,以及 6 × 6(共存)和 7 × 6(单生)的植物矩阵,利用 Canoco 4.5 软件(Microsoft, 美国)对植物 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及其化学计量比沿着环境梯度的分布进行典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA),并使用 Monte-Carlo 检验(499 次置换)判断环境因子与 CCA 排序轴相关系数的显著性。

表 1 野外调查样地的环境概况

Table 1 The environmental survey of sampling plots in the field

群落类型	取样地	北纬/(°)	东经/(°)	海拔/m	w/(mg·kg ⁻¹)		年均温/℃	年均降雨量/cm	w/(g·kg ⁻¹)		
					NH ₄ ⁺ -N	NO ₃ ⁻ -N			C	N	P
Community type	Sampling plot	North latitude	East longitude	Elevation			Mean annual temperature	Mean annual precipitation			
共存	桂林	25.562	110.668	211	8.530	32.540	19.754	157.317	21.604	2.290	0.663
Coexistent	高州	21.912	110.864	45	7.050	18.630	23.679	150.208	30.009	2.545	2.004
	高州	21.919	110.885	43	5.140	49.930	23.679	150.208	30.808	3.084	1.749
	河源	23.724	114.713	39	17.640	34.550	22.546	160.650	10.259	1.139	0.410
	吉安	27.616	115.319	41	12.170	28.290	19.250	130.517	11.872	1.623	0.351
	信阳	32.046	114.146	75	11.197	32.403	16.038	92.183	12.476	1.524	0.291
单生	梧州	23.478	111.383	35	3.480	2.320	21.790	121.075	13.775	0.522	0.403
	九江	29.329	115.765	20	4.850	9.690	18.033	120.500	7.664	1.104	0.305
	阳江	21.670	111.521	36	5.440	12.830	23.167	185.083	16.201	1.882	0.548
	肇庆	23.405	110.500	50	3.730	12.520	23.238	136.083	26.058	1.512	0.634
	肇庆	23.413	111.504	86	3.440	12.540	23.238	136.083	26.934	2.541	0.291
	吉安	27.638	115.329	51	3.610	8.430	19.250	130.517	3.242	0.576	1.031
	信阳	32.046	114.146	75	11.197	32.403	16.038	92.183	12.476	1.524	0.291

2 结果与分析

2.1 不同类型群落中植物 C、N、P 含量及化学计量比

不同类型群落中植物的 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及化学计量比测定结果如表 2 所示。共存群落中莲子草和空心莲子草的 $w(C)$ 表现为弱变异性, 其余指标均表现为中等程度的空间变异性。单生群落中莲子草的 C:N 表现为中等变异性, 其余指标均表现为弱变异性。独立样本 t 检验表明, 共存群落中莲子草-空心莲子草、共存-单生群落中莲子草之间的各项 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 及其化学计量比均

无显著性差异。

2.2 环境对共存群落中莲子草营养元素及化学计量比的影响

回归分析表明, 共存群落中的莲子草 $w(C)$ 与纬度、年均温分别具有显著的二项式 ($P=0.017$) 和三项式 ($P=0.019$) 拟合关系, 其随纬度及年均温的上升均呈“先上升后下降”趋势(图 1A、1C); $w(C)$ 与海拔具有显著的三项式拟合关系 ($P=0.029$), 其随海拔上升呈现“先下降后上升”趋势(图 1B); $w(C)$ 与年均降雨量具有显著的反函数拟合关系 ($P=0.004$), 其随年均降雨量上升而增

表 2 不同类型群落中空心莲子草和莲子草的养分含量及其化学计量比

Table 2 Nutrients and stoichiometry of *Alternanthera philoxeroides* and *A. sessilis* in different types of communities

群落类型	物种	统计参数 ¹⁾	w/(g·kg ⁻¹)			C : N	C : P	N : P
			C	N	P			
Community type	Species	Parameter						
共存	莲子草	$\bar{x}$	380.567	26.473	3.297	18.819	129.759	8.913
Coexistent	<i>A. sessilis</i>	SD	13.563	3.659	1.070	4.362	37.042	2.243
		CV	0.036	0.138	0.325	0.232	0.285	0.252
	空心莲子草	$\bar{x}$	372.234	29.201	2.814	14.945	135.414	10.514
		<i>A.</i>						
		SD	17.587	4.408	0.449	2.939	20.484	2.248
		<i>philoxeroides</i>						
		CV	0.047	0.151	0.160	0.197	0.151	0.214
单生	莲子草	$\bar{x}$	374.152	28.724	2.671	15.539	141.430	10.763
Single	<i>A. sessilis</i>	SD	12.285	1.760	0.185	2.221	11.512	0.863
		CV	0.033	0.061	0.069	0.143	0.081	0.080

1) $\bar{x}$ 、SD、CV 分别表示均值、标准差和变异系数

1) $\bar{x}$: Mean; SD: Standard deviation; CV: Coefficient of variation

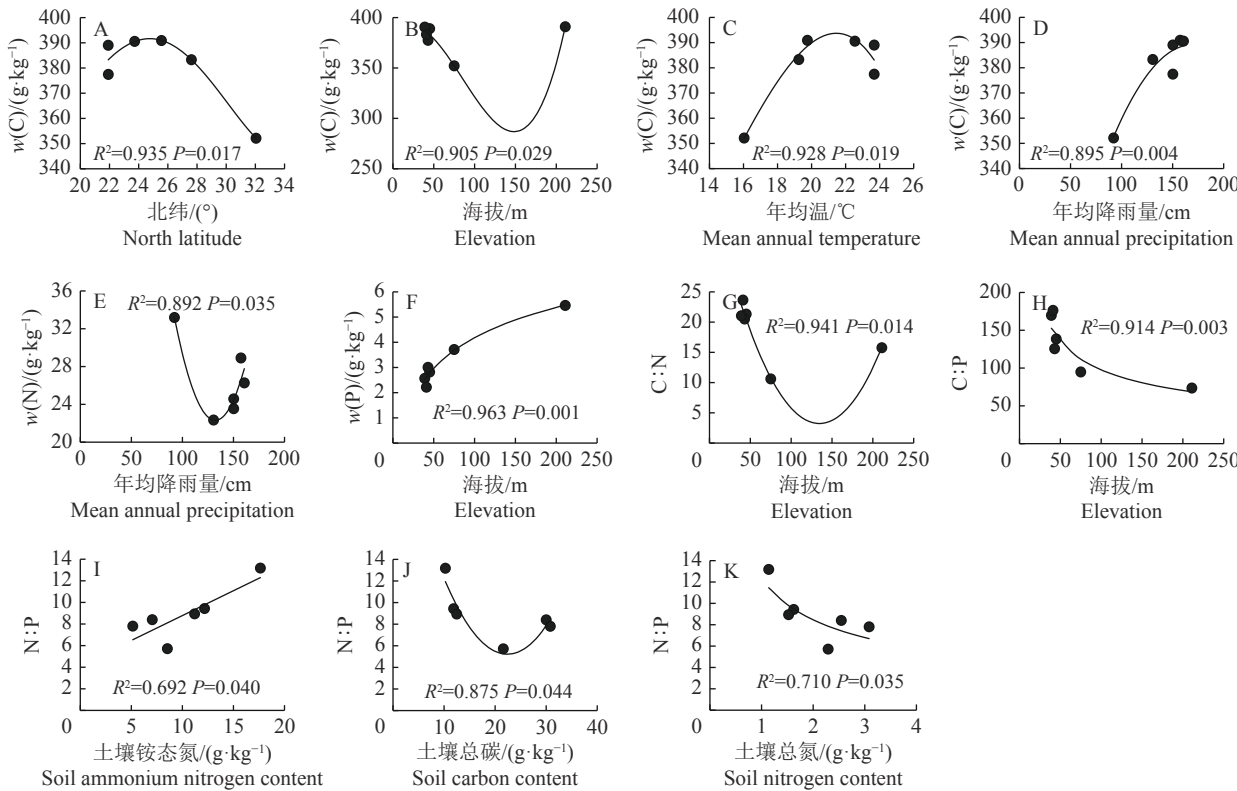


图 1 环境因子与共存群落中莲子草元素含量及化学计量比的回归拟合

Fig. 1 Regressions between environmental factors and element content, stoichiometry of *Alternanthera sessilis* in coexistent communities

加(图 1D)。莲子草 $w(N)$ 与年均降雨量具有显著的二项式拟合关系 ($P=0.035$), 其随降雨量增加呈“先下降后上升”趋势(图 1E)。莲子草 $w(P)$ 与海拔具有显著的对数拟合关系 ($P=0.001$), 其随海拔上升而增加(图 1F)。

对于化学计量比而言, 莲子草 $C:N$ 和 $C:P$ 与海拔分别具有显著的三项式 ($P=0.014$) 和 S 型曲线 ($P=0.003$) 拟合关系, $C:N$ 随海拔增加呈“先下降后上升”趋势、 $C:P$ 随海拔增加而下降(图 1G、1H)。莲子草 $N:P$ 与土壤中 $w(NH_4^+-N)$ 、 $w(N)$ 以及 $w(C)$ 之间分别具有显著的线性 ($P=0.040$)、反函数 ($P=0.035$) 和二项式 ($P=0.044$) 拟合关系, 其随土壤中 $w(NH_4^+-N)$ 上升而增加、随土壤中 $w(N)$ 上升而下降、随土壤中 $w(C)$ 增加呈现“先下降后上升”趋势(图 1I、1K、1J)。

2.3 环境对共存群落中空心莲子草营养元素及化学计量比的影响

回归分析表明, 共存群落中空心莲子草 $w(C)$ 与年均温具有显著的二项式拟合关系 ($P=0.011$), 其随年均温上升呈现“先上升后下降”趋势(图 2A)。空心莲子草 $w(N)$ 与纬度 ($P=0.037$) 及年均温 ($P=0.038$) 具有显著的三项式拟合关系, 其随纬度及年均温增加均呈现“先下降后上升”趋势(图 2B、2C);

空心莲子草 $w(N)$ 与年均降雨量具有显著的反函数拟合关系 ($P=0.013$), 其随降雨量增加而下降(图 2D)。

对于共存群落中空心莲子草化学计量比而言, 仅 $C:N$ 与环境因子间具有显著关系。其中, $C:N$ 与纬度及年均温分别具有显著的三项式 ($P=0.032$) 和二项式 ($P=0.035$) 拟合关系, 其随纬度及年均温上升均呈现“先上升后下降”趋势(图 2E、2G); $C:N$ 与海拔具有显著的三项式拟合关系 ($P=0.037$), 其随海拔上升呈现“先下降后上升”趋势(图 2F); $C:N$ 与年均降雨量具有显著的 S 型曲线拟合关系 ($P=0.011$), 其随降雨量增加而上升(图 2H)。

2.4 环境对单生群落中莲子草营养元素及化学计量比的影响

回归分析表明, 单生群落中莲子草 $w(C)$ 分别与土壤中 $w(NH_4^+-N)$ 及年均降雨量具有显著的生长函数 ($P=0.041$) 和 S 型曲线 ($P=0.036$) 拟合关系, 其随土壤 $w(NH_4^+-N)$ 上升而降低、随降雨量上升而增加(图 3A、3B)。莲子草 $w(P)$ 与海拔及土壤中 $w(N)$ 分别具有显著的生长函数 ($P=0.044$) 和复合函数 ($P=0.015$) 拟合关系, 其随海拔及土壤中 $w(N)$ 增加而下降(图 3C、3D)。

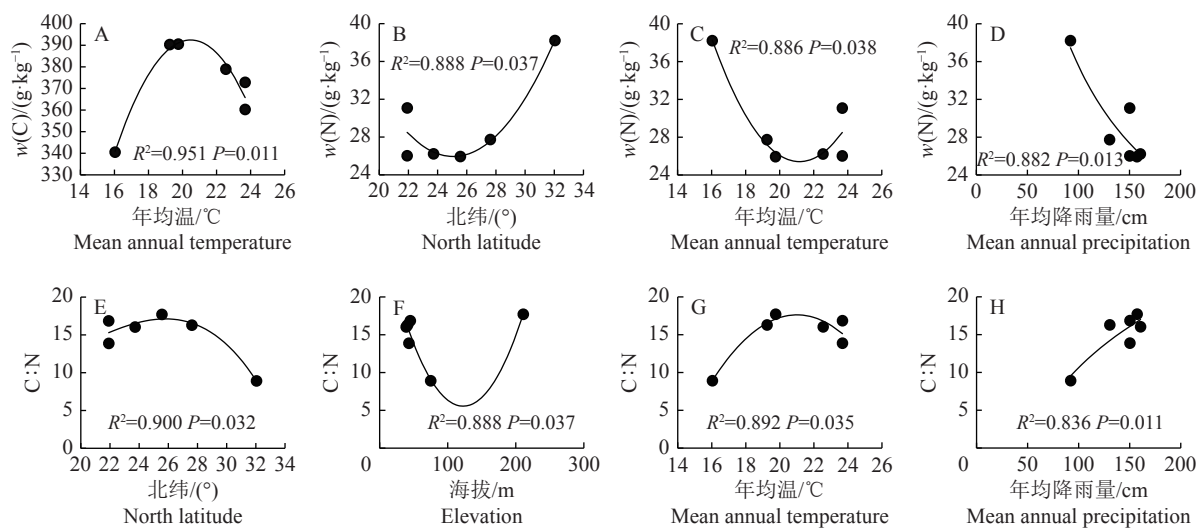


图 2 环境因子与共存群落中空心莲子草元素含量及化学计量比的回归拟合

Fig. 2 Regressions between environmental factors and element content, stoichiometry of *Alternanthera philoxeroides* in coexistent communities

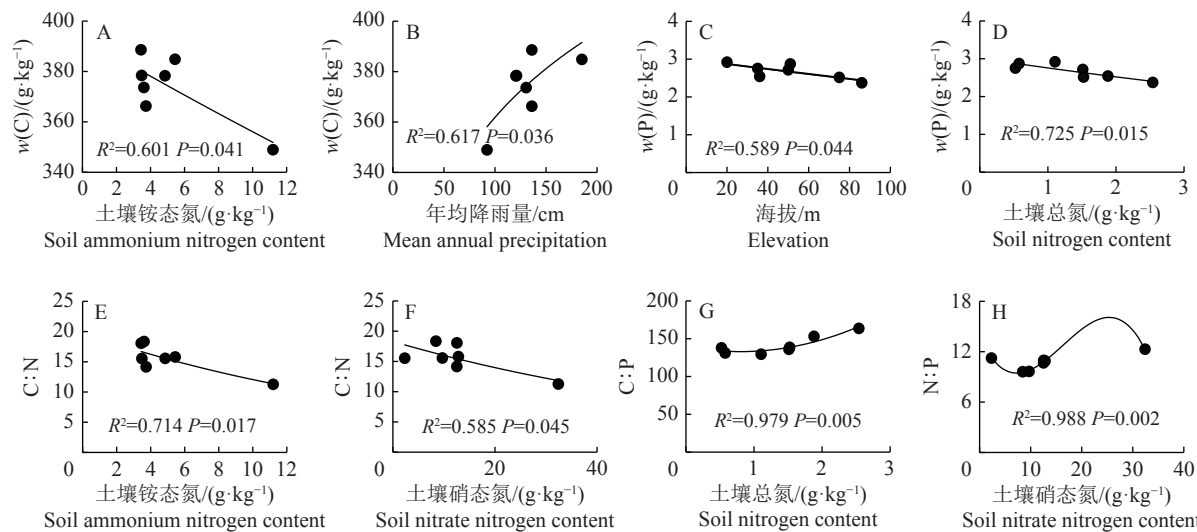


图 3 环境因子与单生群落中莲子草元素含量及化学计量比的回归拟合

Fig. 3 Regressions between environmental factors and element content, stoichiometry of *Alternanthera sessilis* in single communities

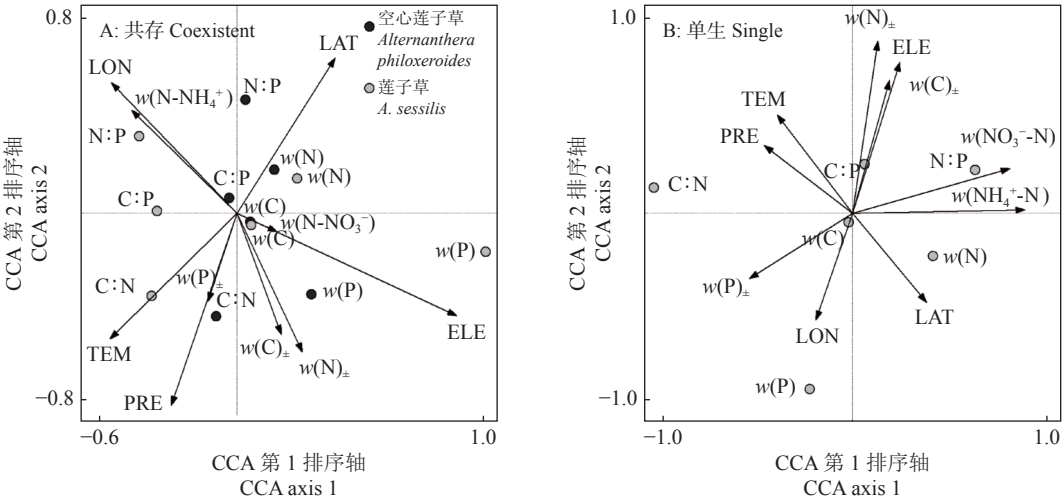
莲子草 C:N 与土壤 $w(\text{NH}_4^+-\text{N})$ ($P=0.017$) 及土壤 $w(\text{NO}_3^--\text{N})$ ($P=0.045$) 均具有显著的生长函数拟合关系, 其随土壤 $w(\text{NH}_4^+-\text{N})$ 及土壤 $w(\text{NO}_3^--\text{N})$ 增加而下降 (图 3E、3F)。莲子草 C:P 与土壤中 $w(\text{N})$ 具有显著的三项式拟合关系 ($P=0.005$), 其随土壤中 $w(\text{N})$ 上升而增加 (图 3G)。莲子草 N:P 与土壤 $w(\text{NO}_3^--\text{N})$ 具有显著的三项式拟合关系 ($P=0.002$), 其随土壤 $w(\text{NO}_3^--\text{N})$ 增加而呈明显波动趋势 (图 3H)。

2.5 植物营养元素及化学计量比沿着环境因子的 CCA 排序

CCA 排序结果如图 4 所示, 图中代表各指标的圆点与环境矢量连线的垂直距离越近, 表示二者相

关性越大; 环境矢量箭头方向代表其与排序轴的正负关系, 环境矢量连线越长、与排序轴间夹角越小, 则表示该环境因子的主导性越强。

对于共存群落而言, 前 2 个排序轴累计包含 88.6% 的生态信息 (第 1 轴 54.8%, 第 2 轴 33.8%), 第 1 轴起到决定性作用。由图 4A 与表 3 可知, 第 1 轴的主导性环境因子为海拔, 所有因子均未对第 2 轴产生显著影响。其中, 莲子草 $w(\text{P})$ 与海拔具有极大的正向关系, 这与回归分析结果高度一致; 莲子草 C:P 处于海拔矢量反向增加处, 即莲子草 C:P 与海拔具有较大负向关系, 这也与回归分析结果相吻合。莲子草 N:P 也与海拔具有极强负向关系。空心莲子草 $w(\text{P})$ 与海拔具有较大正向关系。此外, 空心



$w(C)$ 、 $w(N)$ 和 $w(P)$ 分别代表植物的总碳、总氮和总磷含量, $C:N$ 、 $C:P$ 、 $N:P$ 代表其化学计量比; LON、LAT、ELE、TEM、PRE、 $w(NH_4^+-N)$ 、 $w(NO_3^--N)$ 、 $w(C)_\pm$ 、 $w(N)_\pm$ 和 $w(P)_\pm$ 分别代表纬度、海拔、年均温、年均降雨量、土壤铵态氮含量、土壤硝态氮含量、土壤总碳含量、土壤总氮含量和土壤总磷含量

The $w(C)$, $w(N)$ and $w(P)$ represent the total carbon, total nitrogen and total phosphorus of plant tissues, while the $C:N$, $C:P$ and $N:P$ represent their stoichiometric ratios; The LON, LAT, ELE, TEM, PRE, $w(NH_4^+-N)$, $w(NO_3^--N)$, $w(C)_\pm$, $w(N)_\pm$ and $w(P)_\pm$ represent the longitude, latitude, elevation, temperature, precipitation, soil total ammonium nitrogen content, soil total nitrate nitrogen content, soil total carbon content, soil total nitrogen content and soil total phosphorus content, respectively

图 4 共存和单生群落中植物营养元素含量、化学计量比沿环境因子的 CCA 排序

Fig. 4 CCA ordination of element content and stoichiometry in coexistent and single communities along environmental factors

表 3 环境因子与 CCA 排序轴的相关系数 (r) 及显著性检验¹⁾

环境因子 Environmental factor	共存群落 Coexistent community		单生群落 Single community	
	CCA第1轴	CCA第2轴	CCA第1轴	CCA第2轴
	CCA axis 1	CCA axis 2	CCA axis 1	CCA axis 2
纬度 Latitude	0.375	0.593	0.353	-0.423
经度 Longitude	-0.481	0.499	-0.174	-0.508
海拔 Elevation	0.840*	-0.390	0.226	0.722*
土壤铵态氮含量 Soil ammonia nitrogen content	-0.404	0.394	0.824*	0.018
土壤硝态氮含量 Soil nitrate nitrogen content	0.153	-0.070	0.752*	0.215
年均温 Mean annual temperature	-0.487	-0.479	-0.359	0.470
年均降雨量 Mean annual precipitation	-0.252	-0.733	-0.421	0.324
土壤总碳含量 Soil total carbon content	0.169	-0.461	0.177	0.634
土壤总氮含量 Soil total nitrogen content	0.250	-0.529	0.122	0.823*
土壤总磷含量 Soil total phosphorus	-0.111	-0.336	-0.492	-0.311

1) “*” 表示在0.05水平显著相关(Monte-Carlo检验)

1) “*” represents significant correlation at 0.05 level(Monte-Carlo test)

莲子草和莲子草的 $w(C)$ 均位于排序图的中心位置, 表明这 2 种植物的 $w(C)$ 在中等环境梯度下具有最大值。

对于莲子草单生群落而言, 前 2 个排序轴累计包含 97.9% 的生态信息 (第 1 轴 71.1%, 第 2 轴 26.8%), 第 1 轴起到决定性作用。由图 4B 与表 3 可知, 第 1 轴的主导性因子依次为土壤 $w(NH_4^+-N)$ 和土壤 $w(NO_3^--N)$, 第 2 轴的主导性因子依次为土壤中

$w(N)$ 和海拔。莲子草 $N:P$ 与土壤 $w(NO_3^--N)$ 具有极强的正向关系。莲子草 $C:N$ 与土壤 $w(NH_4^+-N)$ 及土壤 $w(NO_3^--N)$ 均具有极强的负向关系, 这与回归分析的结果高度一致。莲子草 $w(P)$ 与海拔、土壤中 $w(N)$ 均具有极强的负向关系, 这也与回归分析的结果高度一致。莲子草 $w(C)$ 位于 CCA 排序图的中心位置, 表明其在中等环境梯度下具有最大值。

3 讨论与结论

3.1 植物 C、N、P 元素含量对环境的响应

C 是植物生理生化过程中的底物和能量来源。本研究中,共存群落的莲子草和空心莲子草 $w(C)$ 均随温度升高呈“先上升后下降”趋势,这是由于莲草直胸跳甲的活动强度和卵块孵化率在一定范围内随温度上升而增加,使得其对空心莲子草的取食程度及对莲子草的“非靶标效应”增强,这 2 种植物体内大量合成类黄酮、单宁和多酚等含 C 化学防御物质以抵抗昆虫取食^[16, 22]。但温度过高,莲草直胸跳甲的生长发育速率及繁殖力下降,对植物造成的取食压力减小^[23],空心莲子草和莲子草体内 $w(C)$ 下降。空心莲子草的“生长-防御”权衡策略使得其在天敌取食压力降低的情况下优先利用资源合成大量含 N 化合物以维持较高的生长速率^[24],故其 $w(C)$ 、 $w(N)$ 随温度上升呈现相反的变化格局。莲子草 $w(C)$ 均随降雨量上升而增加,是因为生境水分增加可提高植物叶片的气孔导度,在一定程度上促进光合光用^[25],即降雨量增加缓解了水分对莲子草生长的限制性作用,有助于提高其光合 C 同化产物储量。而空心莲子草在异质环境中的形态可塑性及生态适应能力较高^[26],故生境水分变化并未对其 C 代谢造成显著影响。

高降雨强度会对土壤净 N 矿化速率和净硝化速率产生抑制作用,导致土壤中植物可利用的速效 N 含量下降^[27]。特别是对于 N 素富集能力高于本土植物的空心莲子草而言^[28],降雨量增加导致的 N 可利用性下降使得其体内 $w(N)$ 显著降低。此外,降雨量增加还可抑制土壤微生物活性,这也可能导致与空心莲子草互利共生的丛枝菌根真菌的生长、代谢速率下降,从而使得空心莲子草 N 同化量降低^[21, 29]。共存群落中莲子草 $w(N)$ 随降雨量增加呈“先下降后上升”趋势,是由于降雨量增加削弱了空心莲子草对土壤 N 的竞争优势,莲子草的 N 吸收能力相对得以增强。与共存群落不同,单生群落中莲子草 $w(N)$ 与环境因子之间无显著关系,表明解除空心莲子草的种间竞争后,作为群落优势种的莲子草对外源性 N 的吸收与利用效率比较稳定。

P 是合成蛋白质及遗传物质的重要功能性元素^[30]。回归分析和 CCA 排序均表明,共存群落中莲子草 $w(P)$ 随海拔上升而增加。Sterner 等^[31] 研究认为,植物为了实现快速生长,其体内需要有大量核糖体 rRNA 合成蛋白质以维持机体正常生命活动,而核糖体 rRNA 中含有丰富的 P; 但海拔上升导致植物的代谢酶活性降低,含有大量 P 元素的 RNA 合成

受阻,使得植物代谢速率减慢,高海拔区域的植物为了抵制低温对代谢反应造成的负面效应,自身通常维持较高的 P 含量水平^[32]。张小芳等^[33] 也发现,祁连山不同海拔段火绒草 *Leontopodium leontopodioides* 叶片的总 P 含量随海拔上升而增加,这与本研究共存群落中莲子草 $w(P)$ 的变化趋势相类似。与共存群落相反,单生群落中莲子草 $w(P)$ 随海拔上升而下降,且共存群落中空心莲子草 $w(P)$ 对环境变化不敏感,这和吴昊等^[18] 调查发现的单生空心莲子草总 P 含量随海拔上升而增加的结果不相一致,表明共存群落中莲子草 $w(P)$ 对于海拔变化的异质性响应程度高于空心莲子草。

3.2 植物 C、N、P 化学计量比对环境的响应

C:N 反映了植物同化 C 以及贮藏光合产物的能力,其值越高代表植物贮藏同化产物的能力越强^[30]。共存群落中,2 种植物的 C:N 随海拔升高均呈“先下降后上升”趋势,主要是由于生境温度随海拔升高而明显降低^[15],植物 $w(C)$ 随温度增加表现出显著的“先上升后下降”趋势造成的。前人研究也认为,植物在低海拔具备较高的 C:N 可降低其适口性以抵抗天敌取食^[34-35],而在高海拔具备较高的 C:N 则有助于提升植物对低温逆境的耐受性^[36]。与共存群落不同,影响单生群落中莲子草 C:N 的主导性因子为土壤速效 N。外源环境中,植物可吸收的无机 N 主要以 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 这 2 种形式存在^[37],尤其是解除空心莲子草的竞争作用后,具有更强扎根能力的莲子草对可利用性 N 素的吸收与同化能力显著增加^[19],从而使得其 C:N 随土壤 $w(NH_4^+$ -N) 及 $w(NO_3^-$ -N) 增加而显著下降。相较于共存群落中空心莲子草 C:N 受到更多无机环境因子的影响,莲子草则保持了相对较为稳定的 C:N。

C:P 和 N:P 反映了植物的生长状况及元素利用效率,其值越低则植物生长速率越高^[30]。N:P 还是判断植物受营养元素限制的重要指标, $N:P < 14$ 时植物生长受 N 含量限制, $N:P > 16$ 时受 P 含量限制^[38]。共存群落中莲子草和空心莲子草的 N:P 分别为 8.513 和 10.514,表明这 2 种植物的生长均严重受到 N 含量限制。共存群落中空心莲子草的 C:P、N:P 与无机环境之间均无显著关系,与陈文等^[9]、蒋利玲等^[10] 关于入侵种红毛草和互花米草具有稳定的 C:P 和 N:P 的研究结果相类似,即 C:P 和 N:P 化学计量内稳性可能是外来植物成功入侵的重要原因之一。

共存群落中莲子草 C:P 随海拔上升而下降,主要是由于其 $w(P)$ 随海拔上升而显著增加造成的。

高海拔的胁迫环境通常会削弱本土植物的光合速率及营养元素利用效率^[39],入侵种空心莲子草具有极强的生态适应性及无性克隆能力,因而能够补偿环境波动造成的生命能量损失^[40];莲子草 C:P 随海拔上升而下降,表明其倾向于选择“生长竞争策略”以提高生长速率^[30],从而实现与空心莲子草在高海拔区域的持续共存。单生群落中莲子草 C:P 与土壤中 $w(N)$ 具有显著正向关系,是由于土壤总 N 中 90% 为有机 N,其主要来源于有机质,而微生物在分解有机质过程中需先将其 C 骨架破坏掉,使得土壤 C、N 元素的释放具有同步性^[41-42],从而增加了莲子草的 C 吸收量;刘德燕等^[43]、俞琳莹等^[44]还发现,过量的外源性 N 输入会降低湿地植物对 P 的累积,这均导致莲子草 C:P 随土壤总 N 含量增加而上升。而共存群落中,莲子草 N:P 与土壤中 $w(N)$ 呈显著负向关系,可能是由于随着外源 N 输入的增加,入侵种空心莲子草作为“机会物种”能够利用生境中波动的资源迅速生长和繁殖^[15,45],其对 N 素竞争性吸收能力的剧增相对削弱了莲子草的 N 同化量,导致莲子草 N:P 下降。本研究回归分析的大部分结果与 CCA 具有高度一致性,表明异质性环境因子在不同层次上对莲子草、空心莲子草的元素含量及其化学计量比产生了显著影响。

3.3 结论

入侵植物空心莲子草与其共存本土同属种莲子草的 C、N、P 化学计量比对环境因子的响应不同。共存群落中空心莲子草的 C:P 和 N:P 较为稳定,而莲子草的 C:N 较为稳定,且莲子草在高海拔区域倾向于选择“生长竞争策略”以应对空心莲子草入侵。莲子草具有与空心莲子草相近的 $w(C)$ 、 $w(N)$ 、 $w(P)$ 以及莲子草化学计量比对异质生境更高的响应程度使得其可广泛分布于空心莲子草入侵群落中。但与王桔红等^[30]调查发现的空心莲子草 C:N、C:P 和 N:P 均显著小于其本土伴生种银花苋 *Gomphrena celosioides* 的结果不同,本研究中空心莲子草的各项元素含量及化学计量比与莲子草之间均无明显差异,这可能与二者同为苋科莲子草属植物因而具有相似的功能性状有较大关系。此外,共存群落中莲子草 N:P 随土壤中 $w(C)$ 上升而呈凹型变化以及共存、单生群落中莲子草 N:P 对不同形态土壤 N 异质性响应的原因尚不明确,有待进一步深入探讨。

参考文献:

[1] WU H, DING J Q. Global change sharpens the double-edged sword effect of aquatic alien plants in china and

beyond[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 787.

[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] LANNES L S, BUSTAMANTE M M C, EDWARDS P J, et al. Alien and endangered plants in the Brazilian Cerrado exhibit contrasting relationships with vegetation biomass and N : P stoichiometry[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 816-823.

[4] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.

[5] SARDANS J, BARTRONS M, MARGALEF O, et al. Plant invasion is associated with higher plant-soil nutrient concentrations in nutrient-poor environments[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(3): 1282-1291.

[6] 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.

[7] 王晴晴, 高燕, 王嵘. 全球变化对食物网结构影响机制的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1064-1074.

[8] 胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 等. 西双版纳外来入侵植物及其共存种叶片氮、磷化学计量特征[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1145-1153.

[9] 陈文, 王桔红, 陈晓芸, 等. 入侵植物红毛草碳、氮、磷化学计量特征及其营养策略[J]. *生态与农村环境学报*, 2020, 36(10): 1293-1300.

[10] 蒋利玲, 曾从盛, 邵钧炯, 等. 闽江河口入侵种互花米草和本地种短叶茳芏的养分动态及植物化学计量内稳性特征[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(4): 450-460.

[11] WANG J H, CHEN W, ZHU H. Ecological stoichiometry and invasive strategies of two alien species (*Bidenspilosa* and *Mikaniamicrantha*) in subtropical China[J]. *Ecological Research*, 2019, 34(5): 612-623.

[12] FUNK J L, VITOUSEK P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems[J]. *Nature*, 2007, 446(7139): 1079-1081.

[13] 陈新微, 杨殿林, 刘红梅, 等. 不同 N、P 添加水平对黄顶菊叶片化学计量特征的影响[J]. *农业资源与环境学报*, 2015, 32(2): 185-191.

[14] 王桔红, 陈文, 张燕芳, 等. 不同入侵程度的微甘菊及本土种豨薟碳氮磷化学计量特征与营养策略[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(6): 1994-2003.

[15] 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.

[16] LU X M, SIEMANN E, HE M Y, et al. Warming benefits a native species competing with an invasive congener in the presence of a biocontrol beetle[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(4): 1371-1381.

[17] 吴昊. 陆生生境入侵植物空心莲子草群落数量分类与排序[J]. *浙江农业学报*, 2017, 29(3): 433-444.

[18] 吴昊, 韩美旭, 韩雪. 环境因子对入侵杂草空心莲子草化学计量特征的影响[J]. *西南农业学报*, 2020, 33(8):

- 1816-1823.
- [19] 周建, 李红丽, 罗芳丽, 等. 施氮对空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 和莲子草 (*Alternanthera sessilis*) 种间关系的影响[J]. 生态学报, 2015, 35(24): 8258-8267.
- [20] LU X M, SIEMANN E, HE M Y, et al. Climate warming increases biological control agent impact on a non-target species[J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 48-56.
- [21] 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]. *The ISME Journal*, 2018, 12(12): 2811-2822.
- [22] 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.
- [23] 李建宇, 史梦竹, 郑丽祯, 等. 温度对 2 个地理种群莲草直胸跳甲成虫产卵量及存活率的影响[J]. 生物安全学报, 2013, 22(1): 57-60.
- [24] PAN X Y, JIA X, CHEN J K, et al. For or against: The importance of variation in growth rate for testing the EICA hypothesis[J]. *Biological Invasions*, 2012, 14(1): 1-8.
- [25] 于强, 王天铎. 光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及 C_3 植物叶片对环境因子的生理响应[J]. 植物学报, 1998, 40(8): 740-754.
- [26] PAN X Y, GENG Y P, ZHANG W J, et al. The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone[J]. *Acta Oecologica*, 2006, 30(3): 333-341.
- [27] 朱志成, 黄银, 许丰伟, 等. 降雨强度和时间频次对内蒙古典型草原土壤氮矿化的影响[J]. 植物生态学报, 2017, 14(9): 938-952.
- [28] WANG A O, JIANG X X, ZHANG Q Q, et al. Nitrogen addition increases intraspecific competition in the invasive wetland plant *Alternanthera philoxeroides*, but not in its native congener *Alternanthera sessilis*[J]. *Plant Species Biology*, 2015, 30(3): 176-183.
- [29] HOUSE G L, BEVER J D. Disturbance reduces the differentiation of mycorrhizal fungal communities in grasslands along a precipitation gradient[J]. *Ecological Applications*, 2018, 28(3): 736-748.
- [30] 王桔红, 许泽璇, 陈文, 等. 不同入侵程度喜旱莲子草化学计量特征及其与共存种银花苋的比较[J]. 草业学报, 2021, 30(2): 115-123.
- [31] STERNER R W, ANDERSEN T, ELSER J J, et al. Scale-dependent carbon: nitrogen: phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters[J]. *Limnology and Oceanography*, 2008, 53(3): 1169-1180.
- [32] 何桂萍, 田青, 李宗杰, 等. 摩天岭北坡森林木本植物叶性状在物种和群落水平沿海拔梯度的变化[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(3): 553-563.
- [33] 张小芳, 刘贤德, 敬文茂, 等. 祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12): 4012-4020.
- [34] ZERCHE S, LOHR D, MEINKEN E, et al. Metabolic nitrogen and carbohydrate pools as potential quality indicators of supply chains for ornamental young plants[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 247: 449-462.
- [35] 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.
- [36] 康喜坤, 陈小红, 龚伟, 等. 圆叶玉兰叶片非结构性碳水化合物与氮、磷含量对海拔的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(11): 4049-4055.
- [37] 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.
- [38] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [39] 王菲, 李琬婷, 程小毛, 等. 急尖长苞冷杉叶光合特性及营养元素对海拔的响应[J]. 西南林业大学学报(自然科学版), 2021, 41(1): 55-61.
- [40] GENG Y P, PAN X Y, XU C Y, et al. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats[J]. *Biological Invasions*, 2007, 9(3): 245-256.
- [41] 吴昊, 邹梦茹, 王思芊, 等. 秦岭松栎林土壤生态化学计量特征及其对海拔梯度的响应[J]. 生态环境学报, 2019, 28(12): 2323-2331.
- [42] OLANDER P, VITOUSEK P M. Regulation of soil phosphatase and chitinase activity by N and P availability[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 49(2): 175-190.
- [43] 刘德燕, 宋长春. 湿地植物小叶章对外源氮输入的响应[J]. 应用生态学报, 2008, 19(12): 2599-2604.
- [44] 俞琳莺, 孙志高, 孙文广, 等. 外源氮输入对生长季黄河口碱蓬-土壤系统磷分布规律的影响[J]. 环境科学研究, 2019, 32(6): 1052-1062.
- [45] BLUMENTHAL D. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion[J]. *Ecology Letters*, 2006, 9(7): 887-895.