

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2021.20183

祁世华, 牛燕芬, 王睿芳, 李菊, 李扬苹, 张教林. 两种入侵植物与三种本地植物根系特征的比较研究[J]. 植物科学学报, 2021, 39(2): 183-192

Qi SH, Niu YF, Wang RF, Li J, Li YP, Zhang JL. Comparison of root traits among two invasive and three native species[J]. Plant Science Journal, 2021, 39(2): 183-192

两种入侵植物与三种本地植物根系特征的比较研究

祁世华^{1,2}, 牛燕芬³, 王睿芳⁴, 李菊^{1,2}, 李扬苹^{1*}, 张教林^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 昆明学院, 昆明 650214; 4. 普洱学院, 云南普洱 665000)

摘要:以菊科2种入侵植物飞机草(*Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Rob)和紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* Speng)以及生活型相似的3种本地植物异叶泽兰(*Eupatorium heterophyllum* DC.)、佩兰(*Eupatorium fortune* Turcz.)和白头婆(*Eupatorium japonicum* Thunb.)为研究对象,以单种为对照,分析5种植物的株高、生物量以及细根形态和结构特征对混种(竞争)的响应。结果显示,在单种情况下,2种入侵植物的株高和地上生物量比3种本地植物高。2种入侵植物的株高和地上生物量在单种和混种下无显著差异,但在混种下3种本地植物的株高、地上生物量、根生物量、细根长度、细根表面积和体积与单种相比显著降低。在混种情况下,2种入侵植物的根组织密度显著降低,但比根长和比根面积仅在紫茎泽兰中显著增加。5种植物在单种和混种下的株高与细根长度、根生物量呈显著正相关,地上生物量与细根体积、表面积呈显著正相关。主成分分析结果表明入侵植物位于株高和地上生物量更高的一端。说明在与本地植物竞争的过程中,飞机草和紫茎泽兰能通过调整根系碳投资策略实现更强的竞争力。

关键词:生物入侵;飞机草;竞争;紫茎泽兰;细根

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)02-0183-10

Comparison of root traits among two invasive and three native species

Qi Shi-Hua^{1,2}, Niu Yan-Fen³, Wang Rui-Fang⁴, Li Ju^{1,2}, Li Yang-Ping^{1*}, Zhang Jiao-Lin^{1*}

(1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Kunming University, Kunming 650214; 4. Puer University, Puer, Yunnan 665000, China)

Abstract: High competitiveness is vital for successful invasion by invasive plants. Previous studies related to invasive species competitiveness have primarily focused on aboveground properties, with research on root traits, which are responsible for water and nutrient uptake, remaining limited. To reveal the responses of height, biomass, and fine root traits to mixed planting (competition), we investigated two invasive species (*Chromolaena odoratum* (L.) R. M. King & H. Rob and *Eupatorium adenophorum* Speng) and three native species (*Eupatorium heterophyllum* DC., *Eupatorium fortune* Turcz., and *Eupatorium japonicum* Thunb.) with similar life forms from Asteraceae. Monocultures were applied as controls. Results showed that under monoculture, the two invasive species had higher values for height and shoot biomass than the three native species. However, no significant differences were found in

收稿日期: 2020-09-07, 修回日期: 2020-10-14。

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1200101); 国家自然科学基金项目(31870385, 32071661, 31660170)。

This work was supported by grants from the National Key R&D Program of China (2017YFC1200101) and National Natural Science Foundation of China (31870385, 32071661, 31660170)。

作者简介: 祁世华(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态(E-mail: qishihua@xtbg.ac.cn)。

* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: liyp@xtbg.org.cn; zjl@xtbg.org.cn)。

height and aboveground biomass for the two invasive species between monoculture and mixed planting treatments. Compared with the monoculture treatments, height, aboveground biomass, fine root biomass, length, surface area, and volume were significantly reduced in the three native species under mixed planting. Furthermore, root tissue density in the two invasive species was significantly reduced under mixed planting; in addition, specific root length and specific root area were significantly increased in *E. adenophorum* Speng. Across the five species under monoculture and mixed planting treatments, plant height was significantly positively correlated with fine root length and root biomass, and shoot biomass was significantly positively correlated with fine root volume and surface area. Principle component analysis showed that the two invasive plants were located at the end with greater plant height and shoot biomass. In summary, the above results suggest that the two invasive plants, *C. odoratum* and *E. adenophorum*, showed strong competitiveness against the native species by modifying their carbon investment strategies in roots, especially at the seedling stage.

Key words: Biological invasion; *Chromolaena odorata*; Competition; *Eupatorium adenophorum*; Fine roots

外来植物的入侵通常会影 响本地植物的种群, 导致生物多样性降低, 威胁生态安全^[1]。竞争优势在植物入侵过程中可能起着关键作用^[2]。许多研究比较了本地植物和入侵植物的竞争能力, 且大多数结果也证实入侵植物具有更强的竞争力^[3-5]。入侵植物的快速生长是造成竞争优势的重要原因^[6-8], 因为高大植株比矮小植株能够捕获更多的光^[9]。目前对入侵植物竞争力的研究主要聚焦于地上部分特征。例如, Feng 等^[10]对比了紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Speng) 入侵种群与原产地种群叶片的光合性状, 发现入侵种群比原产地种群拥有更高的叶片 N 浓度、比叶面积、光合能量利用效率。Wang 等^[11]研究了华东地区入侵植物与本地植物的功能性状和繁殖分配的差异, 发现入侵植物的株高、分枝数、繁殖枝数和繁殖分配系数显著大于本地植物。Wei 等^[12]研究了入侵火炬树 (*Rhus typhina* L.) 的叶片功能性状, 发现火炬树叶片的叶绿素含量和叶片氮含量的变异在入侵率高的种群中更大。尽管目前已对入侵植物的地上部分开展了诸多研究, 但对其根系特征和资源获取策略方面的了解却很有限, 导致入侵植物竞争优势的原因和机理仍需深入探讨^[13]。

植物的根系是吸收水分和养分的重要器官, 其形态和活力影响着地上部分的营养供应^[14], 进而影响植物的生长、竞争及其对环境的适应性。植物主要是通过细根 (fine root) (直径 ≤ 2 mm) 从土壤

中获取水分和养分, 并运输到地上部分, 因此细根在水分和养分碳循环中发挥着重要作用^[15]。植物通过调整细根的形态特征 (如直径、分支比例和长度等) 来适应复杂多变的环境^[16, 17]。James 等^[18]研究了多年生本地丛草植物、非禾本科草本植物和非禾本科草本科入侵植物 (以上草本植物各 3 种) 的根系可塑性对土壤氮素异质性的响应, 发现 3 种入侵非禾本科草本植物细根的形态和生理性状对氮素异质性响应的可塑性最强, 导致它们比 3 种本地丛草植物和 3 种非禾本科草本植物吸收更多的氮。Keser 等^[19]发现入侵率高的克隆植物比入侵性低的克隆植物有更高的总根生物量和更强的细根养分吸收能力。此外, Jo 等^[20]对比了美国东部 10 个本地和 14 个入侵灌木和藤本植物的细根生物量、长度、体积、比根长、根组织密度等性状, 结果表明入侵种的细根生物量、比根长均高于本地种。同样的现象在水生入侵植物中也存在。Huang 等^[21]比较了 2 种水生入侵植物空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb)、竹节水松 (*Cabomba caroliniana* A. Gray) 以及 4 个本地水生植物细根形态和结构性状对不同栽培基质的响应, 结果表明水生入侵植物在比根长、比根面积等形态性状、根拓扑指数和可塑性方面比本地植物更有优势。因此, 在研究入侵植物的入侵机制时不能仅局限对地上部分的研究, 与养分和水分吸收紧密相关的地下根系 (特别是细根) 的研究对揭示生物

入侵机制同样重要。

不同植物根系特征差异反映了对资源获取的不同策略, 这样的差异进而会导致生长和竞争的变化。Jo 等^[20]对美国东部的入侵植物和本地植物的研究表明, 入侵植物地上生物量的提高与细根生物量的增加有关。Ni 等^[22]对单种和混种条件下入侵植物翅荚决明(*Cassia alata* L.)、外来非入侵植物黄麻(*Corchorus capsularis* L.)和本地植物显脉山绿豆(*Desmodium reticulatum* Champ. ex Benth)幼苗的生长和根系特征进行了比较, 发现与本地植物相比, 翅荚决明的根系生长更快, 在竞争处理下受到的影响更小。Xia 等^[23]研究了竞争条件下紫茎泽兰和本地植物黄花蒿(*Artemisia annua* L.)丛枝菌根对根系竞争的作用, 结果发现 2 种植物均能通过菌根网络调节根系形态性状和养分吸收, 但是入侵植物根系比本地植物在养分竞争中获得的收益更多。植物的地上部分和根系之间存在紧密联系, 在研究入侵植物的生长与竞争时, 不能忽视根系的作用。

本研究以菊科 2 种外来入侵植物和 3 种本地同科植物为研究对象, 比较单种条件下飞机草(*Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Rob)、紫茎泽兰与 3 种本地同科植物异叶泽兰(*Eupatorium heterophyllum* DC.)、佩兰(*Eupatorium fortune* Turcz.)和白头婆(*Eupatorium japonicum* Thunb.)幼苗根系性状的差异; 此外还比较了混种条件下 2 种入侵植物和 3 种本地同科植物幼苗根系性状对竞争的响应, 以探讨根系对入侵植物竞争优势的贡献。选择同科相同生活型植物开展对比研究可以最大限度消除系统发育和生活型对研究结果的影响^[24]。研究结果旨在为飞机草和紫茎泽兰的防治研究提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料和处理

本研究选取的 2 种入侵植物包括飞机草和紫茎泽兰。飞机草和紫茎泽兰都是菊科多年生恶性入侵杂草。飞机草原产于中、南美洲, 现在广泛分布于非洲、大洋洲、亚洲和西太平洋诸岛^[25]; 紫茎泽兰原产于美洲墨西哥至哥斯达黎加一带, 曾被作为观赏植物引入欧洲、澳大利亚和亚洲, 目前广泛分布在热带和亚热带地区的 30 多个国家^[26]。2 种入

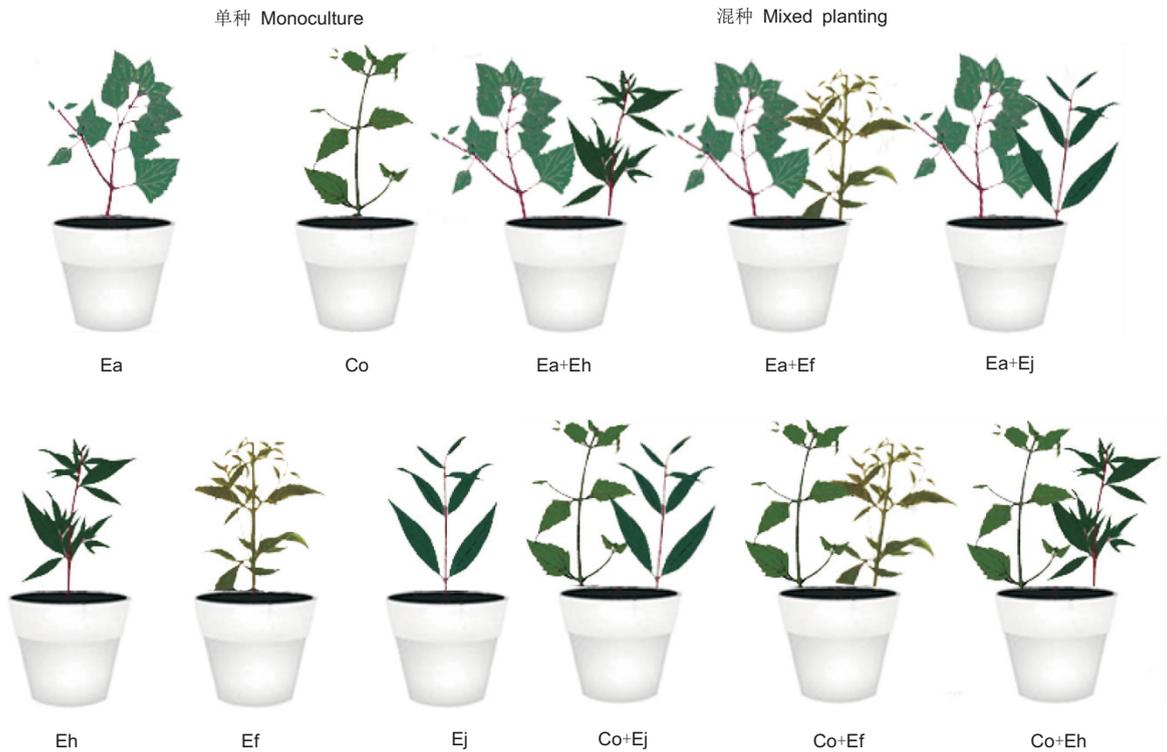
入侵植物已严重威胁入侵地本地植物生长、生物多样性和生态安全。同科的 3 种本地种分别为佩兰、异叶泽兰和白头婆。佩兰和白头婆分布于中国的大部分省份(包括云南); 而异叶泽兰仅分布于中国的西南部(云南、四川、贵州、西藏), 他们的野生种通常生长于路边灌丛及山沟路旁^[27]。飞机草、紫茎泽兰以及 3 种本地植物共同生长于云南的大部分地区。

紫茎泽兰、异叶泽兰和白头婆种子采集于云南省昆明地区, 飞机草、佩兰种子采集于中国科学院西双版纳热带植物园。盆栽实验设置于中国科学院西双版纳热带植物园(21°56'N, 101°15'E, 海拔约 580 m)内进行。该地区属北热带西南季风气候, 一年中有明显的干季(11 月至次年 4 月)和雨季(5 - 10 月)之分, 年均温 21.7°C, 年平均相对湿度 86%, 年均降水量 1500 ~ 1600 mm(其中雨季占 83% ~ 87%, 干季占 13% ~ 17%)^[28]。

于 2019 年 1 月, 将 5 种植物的种子在温室内用育苗盘分别育苗。当苗高约 5 cm 时, 将大小基本一致且无病虫害的幼苗分别移栽到内径为 10 cm, 深度为 15 cm 的花盆中。花盆中的栽培基质由河砂、营养土和生土按 1:1:1 比例混匀而成。飞机草和紫茎泽兰每个种植 15 盆, 每盆 1 株, 其中 6 盆为单种处理; 3 个本地种分别种植 6 盆作为单种处理。2 种入侵植物的另外 9 盆分别与 3 个本地种进行混种处理, 即每盆入侵植物分别与 1 株本地植物种植在一起(图 1), 每种组合种植 3 盆, 单种和混种处理共 48 盆, 总共栽培植物 66 株。移栽后放入温室, 随机排列。移栽后的幼苗先在透光率为 50% 的遮荫网下生长 1 周, 然后移去遮荫网。在生长过程中, 定期浇水和喷药防虫(排除天敌取食的影响), 定期转盆, 尽量减小位置效应的影响。

1.2 性状测量

幼苗生长 2 个月后(2019 年 3 月), 测量幼苗株高并收获幼苗植株。将幼苗的地上部分和根系分开保存。地上部分置于 60°C 烘箱中烘 48 h, 然后用电子天平(精确到 0.001 g)对其进行称重, 测定地上生物量。根系收获后先通过流水将根洗净, 用镊子将根系充分展开, 使用 Epson 数字化扫描仪扫描整个根系。完成后用 WinRHIZO 根系图像分析软件测量细根长度、体积、表面积、投影面积和平均直径。测量完成后, 用电子天平称量其鲜重,



Ea、Co、Eh、Ef、Ej 分别代表紫茎泽兰、飞机草、异叶泽兰、佩兰和白头婆。下同。

Ea, Co, Eh, Ef, and Ej indicate *Eupatorium adenophorum*, *Chromolaena odorata*, *E. heterophyllum*, *E. fortune*, and *E. japonicum*, respectively. Same below.

图 1 单种与混种栽培示意图

Fig. 1 Illustrations of monoculture and mixed planting treatments

然后将根系分为直径 > 2 mm 粗根和 ≤ 2 mm 细根两类，分别放置于 60°C 烘箱中烘 48 h 至恒重，测定根系干重。比根长通过细根长度除以细根生物量计算得到；比根面积为细根总表面积除以细根生物量；根冠比为总根生物量与地上部分生物量之比；细根占总根比例为细根生物量与总根生物量的比值；根干物质浓度则通过总根干质量除以总根鲜重计算得到。长的根系、高比根长、比根面积、低组织密度、低干物质浓度的根系被认为具有高的养分捕获能力^[29-31]。

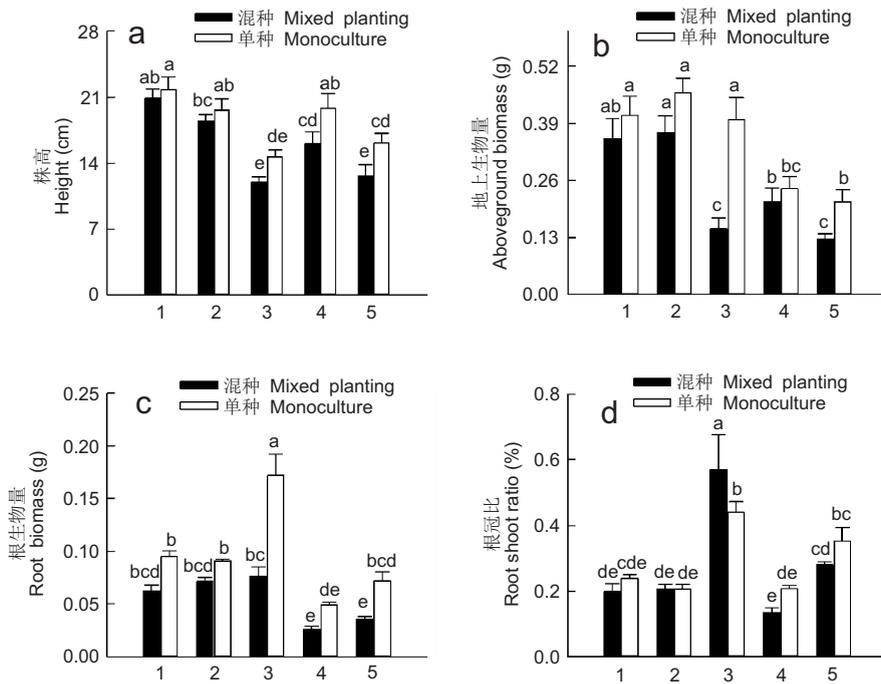
1.3 统计分析

采用双因素方差分析、独立样本 t 检验、单因素方差分析对数据进行统计分析。用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 分析物种、竞争处理和两者交互作用对供试植物各项特征的影响。为分析物种对竞争的响应，采用独立样本 t 检验分别对每个物种单种和混种下的各项特征的差异显著性进行比较分析。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和 LSD 方法分别对单种和混种下物种间各项特征进行多重比较。对单种和混种处理下 5 种植物的 12

个性状进行主成分 (PCA) 分析和 Pearson 相关分析。分析前对数据进行标准化处理。以上数据分析均采用 SPSS 25.0 软件进行，采用 SigmaPlot 软件作图。

2 结果与分析

本研究发现，在单种情况下，2 种外来入侵植物飞机草和紫茎泽兰幼苗的株高显著高于白头婆和佩兰 (图 2: a)，地上生物量显著高于异叶泽兰和白头婆，而根生物量仅显著高于异叶泽兰 (图 2: b, c)。另外，本地种佩兰的根冠比显著高于其余供试植物 (图 2: d)。在混种处理下，飞机草和紫茎泽兰的株高、地上生物量显著高于佩兰和白头婆 (图 2: a, b)，根生物量也显著高于异叶泽兰和白头婆 (图 2: c)。佩兰的根冠比显著高于其余供试植物 (图 2: d)。除了根冠比外，竞争处理对株高、总生物量和地上生物量具有显著影响 (表 1)。竞争处理导致 3 种本地植物的株高、地上生物量和根生物量显著降低，其中佩兰的地上生物量降低了 62.3%，根生物量降低了约 51%，降幅最大。



1、2、3、4、5 分别代表飞机草、紫茎泽兰、佩兰、异叶泽兰和白头婆。不同字母表示单种、混种条件下及同种不同处理间性状差异显著 ($P < 0.05$)。数据为平均值 \pm 标准误差。下同。
 1, 2, 3, 4, and 5 indicate *Chromolaena odorata*, *Eupatorium adenophorum*, *E. fortune*, *E. heterophyllum*, and *E. japonicum*, respectively. Different letters indicate significant differences in traits under monoculture and mixed planting treatments among five species and in two treatments of same species ($P < 0.05$). Value are means \pm SE. Same below.

图 2 单种和混种条件下 5 种植物的株高、地上生物量、根生物量和根冠比的差异
 Fig. 2 Differences in height, shoot biomass, total root biomass, and root shoot ratio of five species under monoculture and mixed planting treatments

表 1 物种、竞争及其交互作用对株高、生物量和根系性状影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of effects of species, competition, and their interaction on height, biomass, and root traits

性状 Trait	物种 Species ($df = 4, 54$)	竞争处理 Competition ($df = 1, 54$)	物种 \times 竞争 Species \times competition ($df = 4, 54$)
株高 Height (cm)	20.23***	12.74**	0.77
地上生物量 Aboveground biomass (g)	12.89***	14.51***	2.47
总根生物量 Total root biomass (g)	30.22***	65.63***	6.99***
根冠比 Root shoot ratio (%)	20.43***	1.64	2.71*
细根比例 Fine root ratio (%)	12.86***	9.22**	0.49
细根长度 Fine root length (cm)	2.93*	16.10***	1.25
细根表面积 Fine root surface area (cm ²)	4.67**	20.59***	4.69**
细根体积 Fine root volume (cm ³)	15.35***	18.83***	10.11***
比根长 Specific root length (cm/g)	12.91***	0.31	2.29
比根面积 Specific root area (cm ² /g)	11.24***	0.02	5.36**
根干物质浓度 Root dry matter (g/g)	2.35	25.15***	1.78
细根组织密度 Fine root tissue density (g/cm ³)	12.43***	6.49*	8.95***

Notes: df , degrees of freedom. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. Same below.

在单种条件下，异叶泽兰的细根比例最高、佩兰最低(图 3: a)，细根长度在不同物种间没有显著差异(图 3: b)，而细根表面积和体积在佩兰中最高(图 3: c, d)。在混种条件(竞争)下，紫茎

泽兰和飞机草的细根长度、表面积显著高于 3 种本地植物(图 3: b, c)。细根比例主要受物种的影响，细根长度和表面积主要受竞争处理的影响，而细根体积同时受物种、竞争及其交互作用的影响

(表 1)。同单种处理相比, 竞争处理下佩兰的细根长度、表面积和体积明显降低(图 3: b ~ d)。异叶泽兰的细根长度、表面积和体积也在竞争处理中有所降低(差异不显著)。白头婆的细根长度和表

面积显著降低(图 3: b, c)。

单种处理下白头婆的比根长显著高于紫茎泽兰、佩兰和异叶泽兰(图 4: a), 它的比根面积均高于其余植物(图 4: b), 根干物质浓度在所有植

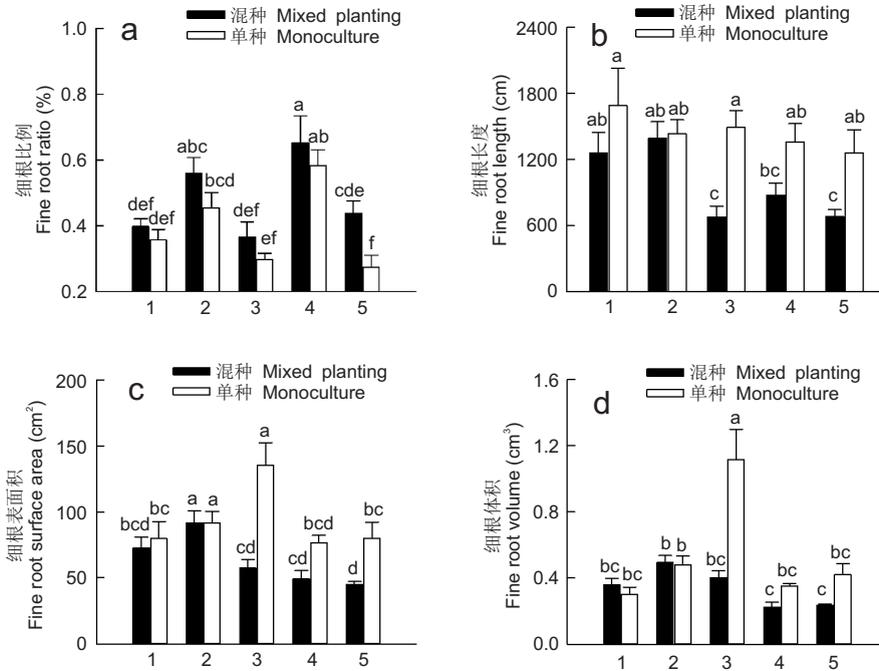


图 3 单种和混种条件下 5 种植物的细根比例、长度、表面积、体积的差异
Fig. 3 Differences in fine root ratio, fine root length, fine root surface area, and fine root volume in five species under monoculture and mixed planting treatments

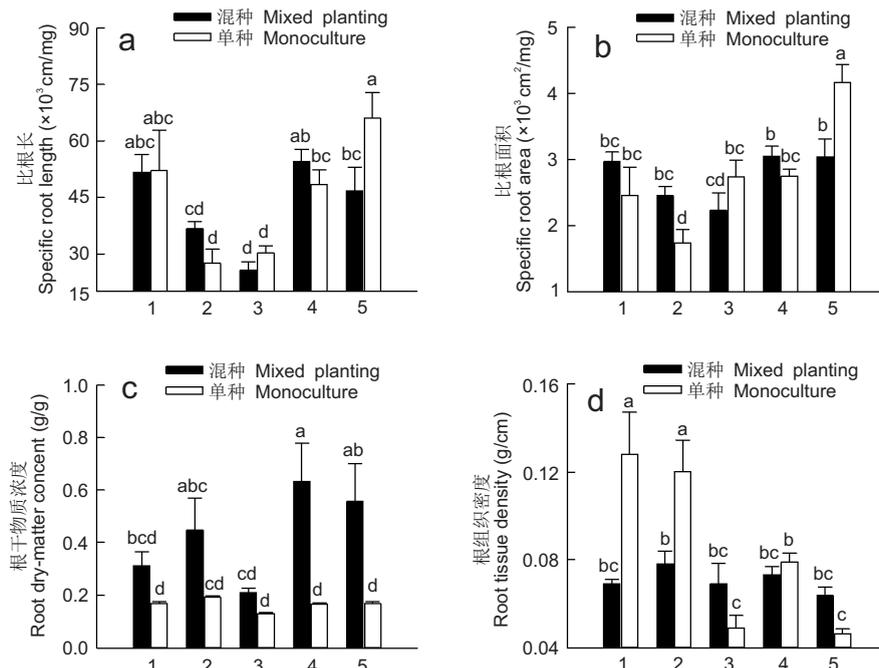


图 4 单种和混种条件下 5 种植物的比根长、比根面积、根干物质浓度、根组织密度的差异
Fig. 4 Differences in specific root length, specific root area, root dry-matter content, and root tissue density in five species under monoculture and mixed planting treatments

物间没有显著差异(图 4: c), 飞机草和紫茎泽兰的根组织密度显著高于其他植物(图 4: d)。在竞争处理下, 飞机草的细根组织密度比单种时显著降低(图 4: d), 但其余 3 个根系特征没有显著变化(图 4: a~c)。竞争处理增加了紫茎泽兰的比根长、比根面积和根干物质浓度, 但明显降低了细根的组织密度(图 4: d)。

本地种白头婆的比根长、比根面积较单种时显著降低, 而他的细根干物质浓度较单种时显著增高(图 4: a~c)。异叶泽兰的细根干物质浓度也比单种时显著增高, 但他的比根长、比根面积、根组织

密度与单种相比无显著差异(图 4: a~d)。佩兰的比根长和比根面积与单种相比均有所降低, 并且他的细根干物质浓度和组织密度比单种有所增高, 但差异不显著。

相关性分析结果表明(表 2), 植物的株高与细根长度、地上生物量、根组织密度呈显著正相关, 但与根冠比呈显著负相关($P < 0.05$)。地上生物量与细根体积和表面积呈显著正相关($P < 0.05$)。细根生物量与其表面积、体积呈显著正相关($P < 0.01$)。

单种和混种处理下 12 个性状的主成分分析结果显示(图 5), 第 1 轴和第 2 轴分别解释了总变异

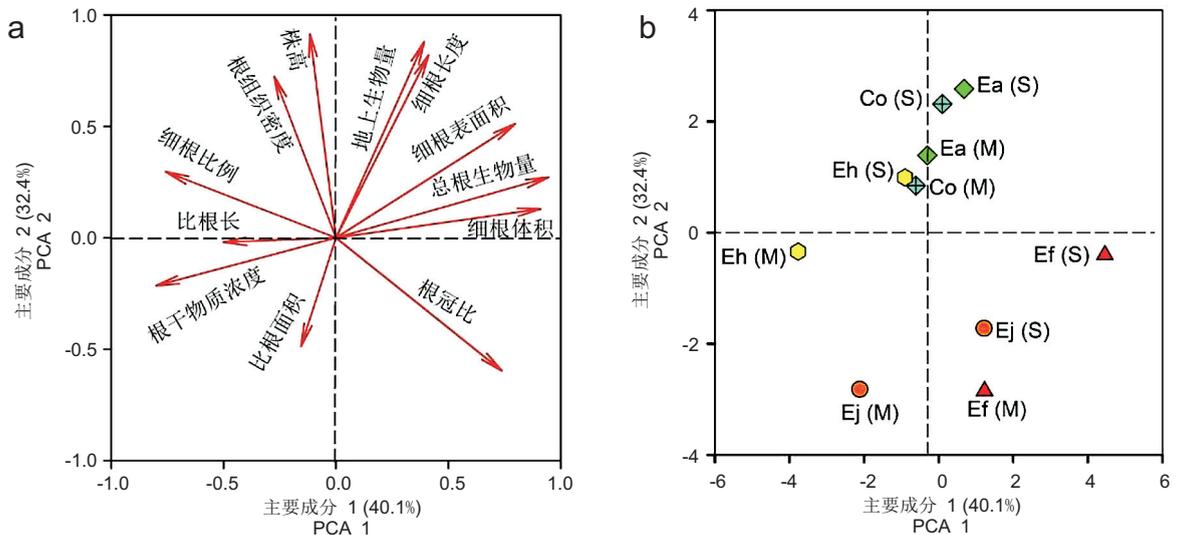
表 2 单种和混种条件下 5 种植物性状的相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients between traits across five species under monoculture and mixed planting treatments

性状 Trait	株高 H	根生物量 RB	细根生物量 FRR	根冠比 RSR	地上生物量 SB	细根长度 L	细根表面积 SA	细根体积 Vol	比根长 SRL	比根面积 SRA	根干物质浓度 RDMC
根生物量 RB	0.000										
细根比例 FRR	0.185	-0.627									
根冠比 RSR	-0.676*	0.487	-0.667*								
地上生物量 SB	0.696*	0.606	-0.121	-0.301							
细根长度 L	0.776**	0.561	-0.188	-0.294	0.859**						
细根表面积 SA	0.223	0.901**	-0.382	0.187	0.725*	0.739*					
细根体积 V	-0.170	0.913**	-0.439	0.453	0.457	0.404	0.908**				
比根长 SRL	0.267	-0.477	0.027	-0.433	-0.286	0.048	-0.363	-0.492			
比根面积 SRA	-0.195	-0.238	-0.230	0.001	-0.480	-0.159	-0.171	-0.118	0.820**		
根干物质浓度 RDMC	-0.267	-0.661*	0.630	-0.453	-0.407	-0.581	-0.601	-0.477	0.203	0.137	
根组织密度 RTD	0.635*	-0.017	0.201	-0.416	0.552	0.442	-0.033	-0.313	-0.181	-0.677*	-0.153

注: 英文缩写分别为对应表 1 的中文名称。

Notes: English abbreviations correspond to Chinese names in the table 1.



S 和 M 分别表示单种和混种处理。

S and M in brackets represent monoculture and mixed planting treatments, respectively.

图 5 单种 (a) 和混种 (b) 下 5 种植物 12 个性状的主成分分析

Fig. 5 Principal component analysis (PCA) using 12 traits from five species under monoculture (a) and mixed planting (b) treatments

的 40.1% 和 32.4% (图 5: a)。对第 1 轴贡献较大的性状主要是细根体积、根生物量和根干物质浓度; 对第 2 轴贡献较大的是株高、地上生物量、细根长度、细根组织密度和体积。2 种入侵植物位于第 2 轴的上端, 表明他们比 3 种本地植物拥有更大的株高和地上生物量 (图 5: b)。

3 讨论

植株大小 (如高度、生物量) 在资源竞争中发挥重要作用, 是影响生长速率的一个重要因素^[32]。Zheng 等^[33]的研究发现入侵植物紫茎泽兰比本地植物异叶泽兰和白头婆的株高和生物量更大, 使得他们在生长中更占优势。此外, Zheng 等^[34]还比较了 4 种不同光照条件下紫茎泽兰与 2 种本地同属种间生长性状的差异, 结果也表明紫茎泽兰比本地同属植物拥有更高的相对生长率和总生物量。本研究中, 紫茎泽兰幼苗比本地同科相同生活型植物拥有更大的株高或地上生物量, 表明苗期阶段入侵植物紫茎泽兰在生长上更具优势。飞机草与紫茎泽兰具有相似的生长表现, Liao 等^[35]的研究发现飞机草比本地种拥有更大的株高和更低的根冠比 (即更大的地上生物量)。本研究中飞机草比本地同科植物拥有更大的株高和地上生物量。上述结果表明, 两种入侵植物在株高和地上生物量上的优势可能是导致其成功入侵的重要特性。

本研究发现竞争情况下 2 种入侵植物的细根长度和细根表面积显著大于本地植物, 表明入侵植物比本地植物能从更大范围捕获土壤中的水分和养分, 除此之外他们的某些细根性状还能根据竞争作出相应的调整。这些结果都说明入侵植物飞机草和紫茎泽兰的细根性状可能对其生长和竞争非常重要。根系的生长存在投资-收益的权衡关系, 被称为根经济谱^[29], 即根系存在快速获取养分、水分的策略 (常具有长的根系、高比根长、比根面积以及低组织密度、低干物质浓度等根系特性), 或者与之相反^[29-31]。本研究中, 尽管单种时 2 种入侵植物在细根特征方面没有比本地植物表现优势, 但是在竞争情况下, 通过调整根系资源的分配策略, 入侵植物飞机草和紫茎泽兰实现了更强的根系竞争力。紫茎泽兰通过调整根系资源分配策略, 使得相同质量的根系变得更长, 表面积更大, 占据更多的空间 (即与单种相比更大的比根长、比根面积)。

同时他还维持了同单种时相当的细根长度、表面积和体积。飞机草则维持了与单种相当的比根长和比根面积; 另外, 飞机草和紫茎泽兰的根组织密度也较单种时显著降低, 对根系性状变异的贡献率也比较大。根组织密度与根系的投资密切相关, 根组织密度高的吸收根在养分获取方面较慢^[36], 而飞机草和紫茎泽兰根组织密度的降低有利于两者的根系向提高“收益”的方向转化。与入侵植物相比, 在竞争处理下, 本地植物根生物量、细根长度和表面积较单种时明显降低, 本地植物的根系生长受到明显限制。入侵植物飞机草和紫茎泽兰的化感作用对本地植物的根系生长可能起到了一定的限制作用, 对紫茎泽兰和飞机草的多项研究也证实了本地植物的根系生长确实受到化感作用的影响^[37-39]。另外, 相关性分析中细根长度与株高、细根长度与地上生物量以及细根表面积与地上生物量的正相关关系, 可能也间接说明了细根长度和表面积的优势可能促进地上部分的生长和竞争, 本研究中竞争下 2 个人入侵植物细根长度和表面积的优势可能是其生长占优势的原因。

尽管来自同属, 但 3 种本地植物的生长和根系特征具有显著差异, 对入侵植物导致的竞争反应也不同。在没有竞争条件下, 佩兰的根冠比最高, 将更多资源投资于根部, 且其地上生物量也最高。在竞争条件下, 3 种本地植物的响应也不同。在混种条件下, 佩兰和异叶泽兰没有表现出明显的根系投资策略的调整 (如比根长、比根面积或根组织密度变化)。尽管混种条件下白头婆的细根特征有一定变化, 但是并没有朝着提高根系快速生长方向发展, 在与入侵植物混种后比根长更低, 根组织密度和根干物质浓度更高 (构建维持策略)。总之, 本地植物的生长策略以及对入侵植物的响值得深入研究。

综上所述, 本研究结果表明, 苗期阶段, 在与本地同科植物的竞争过程中, 入侵植物飞机草和紫茎泽兰除了具有植株大小 (更大的株高和地上生物量) 的优势外, 还能够有效调整根系碳投资策略, 保障地上部分水分和养分供应的同时, 还能维持从土壤中获取水分和养分的优势。地上部分和地下根系的高竞争力使飞机草和紫茎泽兰在早期生长阶段占据优势, 这可能是飞机草和紫茎泽兰成功入侵的重要机制。

参考文献:

- [1] Liu YJ, Oduor AMO, Zhang Z, Manea A, Tooth LM, *et al.* Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? [J]. *Global Change Biol*, 2017, 23(8) : 3363–3370.
- [2] Golivets M, Wallin KF. Neighbour tolerance, not suppression, provides competitive advantage to non-native plants [J]. *Ecol Lett*, 2018, 21(5) : 745–759.
- [3] Guerrero S, Guerrero GGR, Ibarra-Montes TM, Bastarrachea AR, Cobos RS, *et al.* Functional traits indicate faster resource acquisition for alien herbs than native shrubs in an urban Mediterranean shrubland [J]. *Biol Invasions*, 2020, 22(9) : 2699–2712.
- [4] Wang YJ, Chen D, Yan R, Yu FH, van Kleunen M. Invasive alien clonal plants are competitively superior over co-occurring native clonal plants [J]. *Perspect Plant Ecol*, 2019, 40 : 125484.
- [5] Schultheis EH, Macguigan DJ. Competitive ability, not tolerance, may explain success of invasive plants over natives [J]. *Biol Invasions*, 2018, 20(10) : 2793–2806.
- [6] Abe T, Tanake N, Shimizu Y. Outstanding performance of an invasive alien tree *Bischofia javanica* relative to native tree species and implications for management of insular primary forests [J]. *PeerJ*, 2020, 8 : e9573.
- [7] Leishman MR, Haslehurst T, Ares A, Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons [J]. *New Phytol*, 2007, 176(3) : 635–643.
- [8] 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.
- [9] Morris LL, Walck JL, Hidayati SN. Growth and reproduction of the invasive *Ligustrum sinense* and native *Forestiera ligustrina* (Oleaceae) : implications for the invasion and persistence of a nonnative shrub [J]. *Int J Plant Sci*, 2002, 163(6) : 1001–1010.
- [10] Feng YL, Li YP, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit. A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: a potential mechanism for the evolution of increased competitive ability [J]. *J Ecol*, 2011, 99(5) : 1116–1123.
- [11] Wang CY, Zhou JW, Liu J, Xiao HG, Wang L. Differences in functional traits and reproductive allocations between native and invasive plants [J]. *J Cent South Univ*, 2018, 25(3) : 516–525.
- [12] Wei M, Wang S, Wu BD, Jiang K, Zhou JW, Wang CY. Variability of leaf functional traits of invasive tree *Rhus typhina* L. in North China [J]. *J Cent South Univ*, 2020, 27(1) : 155–163.
- [13] Gioria M, Osborne BA. Resource competition in plant invasions : emerging patterns and research needs [J]. *Front Plant Sci*, 2014, 5 : 501.
- [14] Lambers H, Shane MW, Cramer MD, Pearse SJ, Veneklaas EJ. Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus : matching morphological and physiological traits [J]. *Ann Bot*, 2006, 98(4) : 693–713.
- [15] Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL. Fine root architecture of nine north American trees [J]. *Ecol Monogr*, 2002, 72(2) : 293–309.
- [16] Chen W, Koide RT, Eissenstat DM. Nutrient foraging by mycorrhizas : from species functional traits to ecosystem processes [J]. *Funct Ecol*, 2018, 32(4) : 858–869.
- [17] Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, *et al.* Erratum : evolutionary history resolves global organization of root functional traits [J]. *Nature*, 2018, 556(7699) : 135–135.
- [18] James JJ, Mangold JM, Sheley RL, Svejcar T. Root plasticity of native and invasive Great Basin species in response to soil nitrogen heterogeneity [J]. *Plant Ecol*, 2009, 202(2) : 211–220.
- [19] Keser LH, Dawson W, Song YB, Yu FH, Fischer M, *et al.* Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones [J]. *Oecologia*, 2014, 174(3) : 1055–1064.
- [20] Jo I, Fridley JD, Frank DA. Linking above- and below-ground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests [J]. *Biol Invasions*, 2015, 17(5) : 1545–1554.
- [21] Huang XL, Shen N, Guan X, Xu X, Kong FJ, *et al.* Root morphological and structural comparisons of introduced and native aquatic plant species in multiple substrates [J]. *Aquat Ecol*, 2018, 52(1) : 65–76.
- [22] Ni M, Liu Y, Chu CJ, Xu H, Fang SQ. Fast seedling root growth leads to competitive superiority of invasive plants [J]. *Biol Invasions*, 2018, 20(7) : 1821–1832.
- [23] Xia TT, Wang YJ, He YJ, Wu CB, Shen KP, *et al.* An invasive plant experiences greater benefits of root morphology from enhancing nutrient competition associated with arbuscular mycorrhizae in karst soil than a native plant [J]. *PLoS One*, 2020, 15(6) : 18.
- [24] Monson RK. The use of phylogenetic perspective in comparative plant physiology and developmental biology [J]. *Ann Mo Bot Gard*, 1996, 83(1) : 3–16.
- [25] 余香琴, 冯玉龙, 李巧明. 外来入侵植物飞机草的研究进展与展望 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(5) : 591–600.
- Yu XQ, Feng YL, Li QM. Review of research advances and prospects of invasive *Chromolaena odorata* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(5) : 591–600.

- [26] 王文琪. 外来物种紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* Speng 入侵机制的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2006.
- [27] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 74 卷: 第 2 分册[M]. 北京: 科学出版社, 2001: 58–64.
- [28] Zheng YL, Burns JH, Liao ZY, Li YP, Yang J, *et al.* Species composition, functional and phylogenetic distances correlate with success of invasive *Chromolaena odorata* in an experimental test [J]. *Ecol Lett*, 2018, 21(8): 1211–1220.
- [29] Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R. Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a sub-arctic flora[J]. *J Ecol*, 2010, 98(2): 362–373.
- [30] Mommer L, van Ruijven J, Jansen C, van de Steeg HM, de Kroon H. Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory? [J]. *Funct Ecol*, 2012, 26(1): 66–73.
- [31] Reich PB. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto[J]. *J Ecol*, 2014, 102(2): 275–301.
- [32] Ruger N, Wirth C, Wright SJ, Condit R. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species[J]. *Ecology*, 2012, 93(12): 2626–2636.
- [33] Zheng YL, Feng YL, Liu WX, Liao ZY. Growth, biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances[J]. *Plant Ecol*, 2009, 203(2): 263–271.
- [34] Zheng YL, Feng YL, Lei YB, Liao ZY. Comparisons of plastic responses to irradiance and physiological traits by invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners[J]. *J Plant Physiol*, 2012, 169(9): 884–891.
- [35] Liao ZY, Scheepens JF, Li WT, Wang RF, Zheng YL, Feng YL. Biomass reallocation and increased plasticity might contribute to successful invasion of *Chromolaena odorata* [J]. *Flora*, 2019, 256: 79–84.
- [36] Birouste M, Zamora-Ledezma E, Bossard C, Perez-Ramos IM, Roumet C. Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content [J]. *Plant Soil*, 2014, 374(1–2): 299–313.
- [37] Ridenour WM, Vivanco JM, Feng YL, Horiuchi J, Callaway RM. No evidence for trade-offs: *Centaurea* plants from American are better competitors and defenders[J]. *Ecol Monogr*, 2008, 78(3): 369–386.
- [38] Li YP, Feng YL, Chen YJ, Tian YH. Soil microbes alleviate allelopathy of invasive plants[J]. *Sci Bull*, 2015, 60(12): 1083–1091.
- [39] Qin RM, Zheng YL, Valiente-Banuet A, Callaway RM, Barclay GF, *et al.* The evolution of increased competitive ability, innate competitive advantages, and novel biochemical weapons act in concert for a tropical invader[J]. *New Phytol*, 2013, 197(3): 979–988.

(责任编辑: 周 媛)