

入侵种喜旱莲子草对光照强度的表型可塑性反应

许凯扬^{1, 2}, 叶万辉^{1*}, 李国民², 李静¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 长沙理工大学, 长沙 410076)

摘要: 对外来入侵种喜旱莲子草 [*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.] 在不同强度光照处理中的表型可塑性反应进行了研究。结果表明: 在高光照(100%)、中等光照(60.4%)、低光照(35.4%)和弱光照(16.5%)条件下, 随光照强度的降低, 分枝强度、基株株长、茎节长度随之下降, 总生物量及根、茎、叶生物量显著减少; 中等光强度处理喜旱莲子草根冠比显著低于其他处理; 弱光条件下喜旱莲子草生长迟缓, 呈直立状。研究结果表明, 光照强度是影响喜旱莲子草种群生存与维持、生长和成功入侵、扩散的重要因子, 同时也说明光照强度较低的生态系统喜旱莲子草入侵成功的机会很小。

关键词: 喜旱莲子草; 表型可塑性; 光照强度; 入侵

中图分类号: Q948.15

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2005)06-0560-04

Phenotypic Plasticity in Response to Light Intensity in the Invasive Species *Alternanthera philoxeroides*

XU Kai-Yang^{1, 2}, YE Wan-Hui^{1*}, LI Guo-Min², LI Jing¹

(1. South China Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Changsha University of Science & Technology, Changsha 410076, China)

Abstract: The phenotypic plasticity in response to different light intensity in the invasive species *Alternanthera philoxeroides* was studied. The results showed: from full light (100%), 60.4%, 35.4% to 16.5% full light, branching intensity of *A. philoxeroides* decreased significantly. Inter-node length and plant total length were the longest under full light and the shortest under low light level. With the decrement of light intensity, the accumulation of total biomass and individual organs' biomass of *A. philoxeroides* decreased significantly, and the allocation of individual organs' biomass differed significantly. The results indicated that light intensity might be the major factor, which affected the survival, maintainability, growth and successful invasion significantly. *A. philoxeroides* could not extend the population under low light intensity level, which means fewer opportunity of successful invasion into these types of ecosystems.

Key words: *Alternanthera philoxeroides*; Phenotypic plasticity; Light intensity; Invasion

自然界中, 植物生长所需的光环境在时间和空间上都存在着很大差异。表型可塑性是物种在复杂环境中产生一系列不同的相对适合的表现型潜能^[1-3]。由匍匐茎或根状茎相互联系的无性系分株可以通过形态可塑性和生理整合作用对生境中的异质光环境作出反应, 从而提高克隆植物在异质性生境中的资源利用效率^[4]。Hutchings 和 Kroon 也认为植物克隆生长产生克隆植株构型及其可塑性是其利用异质性资源的生态适应对策^[5]。外来入侵种在不同生境中往往表

现出形态和生理上的可塑性反应, 在不同资源背景下的表型可塑性是其竞争力和入侵能力的一个外在特征体现^[6, 7]。对某些入侵种而言, 表型可塑性可能在入侵物种的入侵成功和随后的扩散中起到了至关重要的作用^[8]。但具有代表性的一些外来入侵种表型可塑性在时间和空间上资源量分配表现还知之甚少, 目前还没有足够的实验证据能够证实这种资源分配是否有利于入侵力的形成。

喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 又名

收稿日期: 2005-04-01, 修回日期: 2005-07-18。

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G2000046803)资助; 长沙理工大学博士启动基金(1004054)资助。

作者简介: 许凯扬(1972—), 男, 湖南湘潭人, 博士, 主要从事环境生态学、入侵生态学研究。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: why@scbg.ac.cn)。

空心莲子草、水花生,是苋科(Amaranthaceae)莲子草属的一种多年生宿根草本植物,原产于南美,现已遍布于南北美洲、澳洲、非洲和亚洲,20 世纪 30 年代入侵我国,在长江流域及南方各省大面积爆发,对农业生态系统及生物多样性构成了严重威胁。喜旱莲子草多表现为嗜光的特性,在光照充足的生境生长旺盛,在某些林缘、稀疏灌丛中也偶有分布,在林内等光照不足的生境中还没有发现其分布^[9-12],很可能光照强度是影响喜旱莲子草种群分布、扩散的重要生态因子。

笔者以外来入侵种喜旱莲子草为对象,用实验生态学方法研究其在不同光照资源环境中表型可塑性反应和生物量配置,基于不同光照强度处理,探讨喜旱莲子草可能入侵的生境。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料取自广州华南植物园湿生型喜旱莲子草种群,从该种群剪取若干含一个茎节的喜旱莲子草无根茎段(顶芽下第 6、7 个茎节)作为繁殖体在 1/2 MSN 培养液中进行幼苗培养。

1.2 实验样地

实验群落建立在南亚热带气候的广州。选取 4 个圆形水泥池用于本实验的开展,水泥池规格:内直径 3 m,高 40 cm,每个池留 3 个排水孔,各水泥池用长 1.2 m、宽 50 cm 的装饰材料板均匀分隔成 6 个小区。每个水泥池填充土壤(蘑菇肥、塘泥和黄粘土按 1:1.5:1.5 的比例均匀混合而成),并作消毒处理。

1.3 实验处理

考虑到喜旱莲子草在中国的遗传多样性非常低^[10],而且本实验材料取自同一种群的个体,故可认为本实验材料喜旱莲子草属于同一基因型,是在遗传背景一致的前提下进行比较,因而采用下述处理。至培养基幼苗长出 3~4 cm 长的根时,选取植株大小、不定根长度基本一致的喜旱莲子草幼苗于 2003 年 8 月 10 日分别移栽到 4 个水泥池中,每个小区 4 株、组成一个种群。喜旱莲子草幼苗完全成活后,进行 4 种光照处理。第 1 个处理为高光照;第 2 个处理用纱窗网遮阴;第 3 种处理采用 1 层遮荫网遮阴;第 4 种处理采用 2 层遮荫网遮阴。高光照强度计为 100%,其余光照强度分别为高光照的 60.4%、35.4%、16.5%。4 种处理分别用 F、H、M、L 表示,下同。4 种处理均定期喷施水分维持湿生生境。每个

处理 6 个重复,相同处理分别位于同一个水泥池中的 6 个小区。4 个种群的生长环境见表 1。

表 1 实验种群的生长环境
Table 1 Growing environments for the experimental populations

处理 Treatments	种群 Populations	光照强度(Ix) Intensity of illumination	温度(℃) Temperature
F	1	73500±14100	31.4±2.32
H	2	44400±6900	31.2±2.45
M	3	26000±4600	30.6±2.21
L	4	12100±1300	29.7±2.07

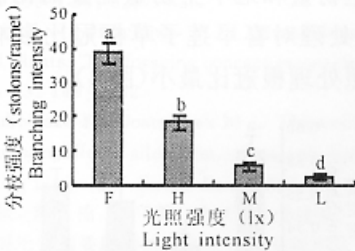
注:数据为平均值±标准误(n=10)。F. 高光照处理;H. 中等光照处理;M. 低光照处理;L. 弱光照处理。下同。
Notes: The values are means ±SE (n=10). F. Full light; H. High light; M. Moderate light; L. Low light. The same for the follows.

于 2003 年 9 月 25 日进行生长分析。10 月 10 日按种群收割,计算生殖比率。生长分析测量株长(主轴)、分枝强度与茎节长度(间隔子长度)。生殖比率主要计算以下参数:枝生物量比=枝生物量/整株生物量;叶生物量比=叶生物量/整株生物量;根生物量比=根生物量/整株生物量;根冠比=根生物量/地上生物量。应用统计分析软件 SPSS(ver. 10.0)的 One-way ANOVA 和 Duncan 多重比较方法进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 喜旱莲子草形态特征对光照强度的响应

随着光照强度的降低,分枝强度显著降低(图1)。在高光照、60.4%、35.4%、16.5%光照强度水平下,分枝强度分别为 38.67、18.33、5.67、2.67,分枝强度在各处理间达到极显著差异(P<0.01),其中高光照分枝强度是低光照的 14.5 倍。茎节长度在高光照和中等光照处理差异不显著(图 2),分别为 8.48 cm 和 8.11 cm,但显著高于低光照和弱光照水平茎节长度的 4.62 cm 和 3.48 cm,弱光照最低。



不同字母表示差异显著(P<0.05)。下同
The bars share the same letter are not different at P<0.05.
The same for the follows

图 1 喜旱莲子草在不同光照强度下的分枝强度
Fig. 1 Branching intensity of A. philoxeroides grown at different light intensity

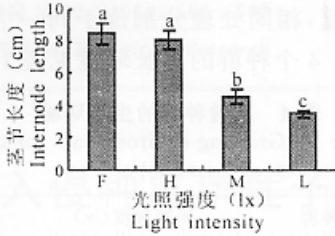


图 2 喜旱莲子草在不同光照强度下的茎节长度

Fig. 2 Internode length of *A. philoxeroides* grown at different light intensity

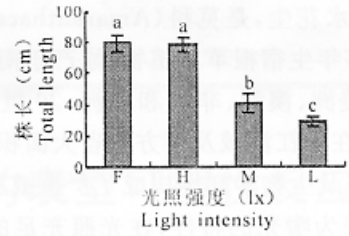


图 3 喜旱莲子草在不同光照强度下的株长

Fig. 3 Total length of *A. philoxeroides* grown at different light intensity

4 种光照处理下株长可塑性和茎节长度可塑性相似,高光照和中等光照处理差异不显著(图 3),但显著高于后两种处理,弱光照处理株长最短,和前 3 种处理差异显著。

2.2 不同光照条件下喜旱莲子草生物量配置

由表 2 可以看出,随着光照强度下降,喜旱莲子草总生物量及根、茎、叶各生物量积累减少,各处理水平之间差异极显著($P<0.01$),高光照下总生物

表 2 不同光照水平喜旱莲子草生物量配置

Table 2 Biomass allocations to different structural components of *A. philoxeroides* under different light intensity

生物量配置统计 Statistic of biomass allocation	4 种光照强度下的生物量配置 Biomass allocation under 4 different light intensity			
	F	H	M	L
根生物量 Root biomass (g/population)	94.10 ^a	32.46 ^b	10.02 ^c	4.92 ^d
根生物量配置 Allocation percentage to roots (%)	36.94 ^a	34.491 ^b	35.62 ^a	36.07 ^a
茎生物量 Stem biomass (g/population)	96.36 ^a	35.21 ^b	10.36 ^c	5.48 ^d
茎生物量配置 Allocation percentage to stems (%)	37.83 ^a	37.33 ^a	36.82 ^a	40.18 ^b
叶生物量 Leave biomass (g/population)	64.26 ^a	26.66 ^b	7.75 ^c	3.24 ^d
叶生物量配置 Allocation percentage to leaves (%)	25.23 ^a	28.26 ^b	27.55 ^b	23.75 ^a
种群总生物量 Total biomass (g/population)	254.72 ^a	94.33 ^b	28.13 ^c	13.64 ^d

注:同一行内数据后字母不同者表示差异显著($P<0.05$)。
Note: Treatments with different letters in one row are significantly different at the $P<0.05$ level.

量积累分别是中等光照、低光照和弱光照总生物量积累的 2.7、9 和 19.67 倍,光照强度显著影响喜旱莲子草的生长。从各器官生物量配置比例来看,高光照、低光照和弱光照处理之间根生物量配置差异不显著,而中等光照处理(60.4%)根生物量配置显著低于其他 3 种光照处理。茎生物量配置在高光照、中等光照和低光照处理间差异不显著,而在弱光照处理下最低,和前 3 种处理差异显著。叶生物量配置 4 种处理中呈现两组水平,在中等光照和低照处理下叶生物量配置显著高于高光照和弱光照叶生物量配置。就地上生物量和地下生物量配置的比例而言,不同强度光照处理对喜旱莲子草根冠比影响显著,其中,中等光照处理根冠比最小(图 4)。

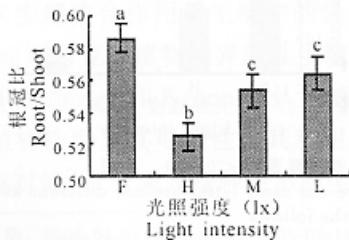


图 4 喜旱莲子草在不同光照强度下的根冠比

Fig. 4 R/S ratio of *A. philoxeroides* grown at different light intensity

3 讨论

由实验结果可以看出,光照强度是影响喜旱莲子草幼苗生长的重要因子,本研究中温度梯度只是光梯度的结果。随着遮荫材料的不同和遮荫层数的增加,光照强度(光合有效辐射)减弱,形成光照梯度;光照强度变化导致气温变化形成温度梯度,温度梯度所产生的影响只是光照强度变化的附属效应,且温度变化在各处理间差异并不显著,在本研究中没有单独讨论。

Slade 和 Hutchings、董鸣认为,克隆植物在异质性生境中可以通过形态可塑性和生物量配置的改变而将分株放在资源优越的生境中,从而提高克隆植物的觅食效率^[13,14]。本研究中,分枝强度随光照强度降低而减弱,这种变化趋势与喜旱莲子草总生物量在各光照处理下的变化趋势极为相似,而茎节长度和株长在高光照和中等光照处理之间无显著性差异,这一定程度说明生物量积累的差异主要是由喜旱莲子草在各光照处理下分枝强度的不同引起的。地上部分生物量和分枝强度的相关性分析显示,两者之间的相关性显著($r=0.987, P=0.01$)。考虑株长和茎节长度的

偏相关分析显示两者之间相关同样显著($r=0.905$)。罗学刚和董鸣认为,茎节越长,分枝强度越小,克隆构型趋于游击型(分散型),反之则趋于密集型^[3]。而在本研究结果中却没有支持这一观点。高光照和中等光照处理下喜旱莲子草茎节最长,而相应的分枝强度也最高,低光和弱光照处理茎节长度和分枝强度都表现出较低水平。合理的解释可能是因为喜旱莲子草在强光照条件下生长旺盛,节间距显著增加,而且在水分资源充足的湿生生境中,茎节生根的特征没有受到束缚,所以茎节较长;光照强度不足的生境中,喜旱莲子草生长受到抑制,尤其是弱光照(16.5%)条件下,植株多表现为直立生长而非匍匐状态,茎节生根显著减少,因而表现出茎节相对较短、分枝强度较低的现象。de Kroon 和 Hutchings 认为,分枝强度随资源水平的增高而增大,他们的研究结果中,蔷薇科、禾本科、豆科的一些植物茎节长度可塑性对光强水平敏感性程度不一^[15]。茎节长度可塑性在方向和程度上随种类不同有可能变化很大,同种不同种群间的个体差异也正是物种表型可塑性的一种反应和对异质性生境的适应策略。

de Dubbeden 认为,支持结构的生物量随光照强度的减弱而提高^[16],本研究结果一定程度支持了该观点。茎生物量配置在高、中等、低光照处理没有显著性差异,在弱光照处理却最高。根生物量配置以中等光处理最低,而其叶生物量配置最高。这一现象说明光照强度影响喜旱莲子草生物量的分配格局,中等光照条件下,喜旱莲子草尽可能的增大叶生物量和叶面积,以充分利用光照资源,维持其种群生存。低光照条件下,茎生物量配置最高,其根、叶生物量配置与高光照处理无显著差异,但从总生物量的产出来看,喜旱莲子草在低光照条件下生长不良,不能在这种环境扩大种群。

张淑敏等在研究耐荫克隆植物绢毛匍匐委陵菜(*Potentilla reptans* var. *sericophylla*)不同种群间的克隆生长和克隆形态中发现,克隆生长特征的可塑性对其利用生境具有重要的意义^[17]。本研究中,喜旱莲子草虽然表现出对光梯度环境的可塑性变化,但在弱光照条件下仅仅维持个体或种群的生存,在低光照条件下,维持个体生存的同时,克隆繁殖扩大其种群的能力有限,难以形成优势种群。这一方面也说明光照是喜旱莲子草生境分布的主要限制因子,

同时也说明光照强度较低的生态系统喜旱莲子草入侵成功的机会很小。有必要指出的是,一些原来喜旱莲子草无法入侵或形成优势种群光照不足的生境,一旦遭受人为破坏,致使光抑制解除,则很有可能被喜旱莲子草成功入侵。

参考文献:

- [1] Dong M, de Kroon H. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes [J]. *Oikos*, 1994, 70: 99-106.
- [2] Dewitt T J, Andrew S, David S W. Costs and limits of phenotypic plasticity[J]. *TREE*, 1998, 13: 77-81.
- [3] 罗学刚,董鸣. 蛇莓克隆构型对光照强度的可塑性反应[J]. 生态学报, 2001, 25: 494-497.
- [4] 陶建平,钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14: 336-340.
- [5] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. *Adv Ecol Res*, 1994, 25: 159-238.
- [6] Meekins J F, McCarthy B C. Effect of environment variation on the invasive success of a nonindigenous forest herb [J]. *Ecol App*, 2001, 11: 1336-1348.
- [7] Claridge K, Franklin S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species[J]. *Biol Invasions*, 2002, 4: 339-347.
- [8] 耿宇鹏,张文驹,李博,陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力[J]. 生物多样性, 2004, 12: 447-455.
- [9] Xu C Y, Zhang W J, Fu C Z, Rong B. Genetic diversity of alligator weed in China by RAPD analysis [J]. *Biodiv Cons*, 2003, 12: 637-645.
- [10] Ye W H, Li J, Cao H L, Ge X J. Genetic uniformity of *Alternanthera philoxeroides* in South China [J]. *Weed Res*, 2003, 43: 297-302.
- [11] Xu K Y, Ye W H, Cao H L, Deng X, Yang Q H, Zhang Y. The role of diversity and functional traits of species in community invasibility[J]. *Bot Bull Acad Sin*, 2004, 45: 149-157.
- [12] 许凯扬,叶万辉,曹洪麟,黄忠良. 植物群落的生物多样性及其可入侵性关系的实验研究 [J]. 植物生态学报, 2004, 28: 385-391.
- [13] Slade A J, Hutchings M J. The effect of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*[J]. *J Ecol*, 1987, 75: 639-650.
- [14] 董鸣. 资源异质性环境中植物克隆生长、觅食行为[J]. 植物学报, 1996, 38: 828-835.
- [15] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered[J]. *J Ecol*, 1995, 83: 143-152.
- [16] de Dubbeden K, Oosterbeek M J. The availability of external support affects allocation and morphology in herbaceous climbing plants[J]. *Functl Ecol*, 1995, 9: 628-634.
- [17] 张淑敏,陈玉福,于飞海,邢雪荣,李凌浩,董鸣. 林下和林窗内绢毛匍匐委陵菜的克隆生长和克隆形态[J]. 植物生态学报, 2003, 27: 567-561.