

孙彦坤, 陈睿, 李静, 等. 不同降雨年型下反枝苋和大豆光合特征的比较[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(3): 554-563.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.03.008

不同降雨年型下反枝苋和大豆光合特征的比较

孙彦坤¹, 陈睿¹, 李静¹, 鲁萍¹, 李琦¹, 白雅梅¹, 张险峰², 肖同玉¹,
李亦奇¹

(1. 东北农业大学资源与环境学院, 黑龙江 哈尔滨 150030; 2. 东北农业大学实验实习与示范中心, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 为揭示不同降雨年型下 C_4 外来杂草与 C_3 作物的竞争机制, 以 C_4 外来杂草反枝苋和 C_3 作物大豆为研究对象, 利用盆栽试验, 设置 3 种降雨年型(高雨量、正常雨量和低雨量), 比较单种和混种模式下两种植物的气体交换参数、光合色素含量和比叶面积的差异。结果显示, 在相同降雨年型和栽培模式下, 反枝苋的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率及光合水分利用效率均高于大豆; 反枝苋在三种降雨年型苗期均保持较高的净光合速率, 不受降雨年型影响, 但大豆净光合速率受降雨年型的影响显著; 在低雨量年型下反枝苋光合水分利用效率最大, 大豆光合水分利用效率最小。两种植物的这些差别很可能是反枝苋成功入侵东北大豆田的重要原因。

关键词: 反枝苋; 大豆; 降雨年型; 光合特性; 叶绿素含量; 比叶面积

中图分类号: S459 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)03-0554-10

Comparison of photosynthetic characteristics between *Amaranthus retroflexus* and *Glycine max* under different annual rainfall pattern

SUN Yan-kun¹, CHEN Rui¹, LI Jing¹, LU Ping¹, LI Qi¹, BAI Ya-mei¹, ZHANG Xian-feng²,
XIAO Tong-yu¹, LI Yi-qi¹

(1. College of Resources and Environment, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; 2. Experimental Practice and Demonstration Center, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: The objective of this study was to investigate the competition mechanism between C_4 exotic weeds and C_3 crops under different annual rainfall pattern. C_4 weed *Amaranthus retroflexus* and C_3 crop *Glycine max* were used as research materials. The three annual rainfall patterns (high rainfall, normal rainfall and low rainfall) were set up in a controlled pot experiment. The differences of photosynthetic characteristics, chlorophyll content and specific leaf area of the two plant species between the sole and mixed planting model were compared. The results showed that the net photosynthetic rate, stomatal conductance, evaporation rate and photosynthetic water use efficiency of *A. retroflexus* were higher than those of *G. max* under the same annual rainfall pattern and planting model. The net photosynthetic rate of *A. retroflexus* was always high in the seedling stage under each annual rainfall pattern, but the net photosynthetic rate of *G. max* was significantly affected by the annual rainfall pattern. The photosynthetic water use efficiency of *A. retroflexus* was

greatest in the low annual rainfall pattern, while the photosynthetic water use efficiency of *G. max* was the least. These differences between the two plants may be the important reasons for the invasion of *A. retroflexus* into *G. max* fields in northeast China.

Key words: *Amaranthus retroflexus*; *Glycine max*; annual rainfall pattern; photosynthetic characteristics; chlorophyll content; specific leaf area

收稿日期: 2018-10-31

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770582); 黑龙江省自然科学基金项目(C2017018); 东北农业大学学术骨干项目(17XG08)

作者简介: 孙彦坤(1966-), 男, 黑龙江伊春人, 教授, 主要从事农业生态与气候变化研究。(Tel) 13796094769; (E-mail) yk_sun@163.com

通讯作者: 鲁萍, (E-mail) lping1977@126.com

人类进入工业文明后,大量化石燃料的使用使大气中温室气体浓度升高,加剧温室效应,地球表面温度的变化也使降雨格局发生变化,主要表现为降雨总量的改变、单次降雨的波动以及降雨时间间隔的变化^[1]。已有研究结果表明,降雨格局变化对C₃和C₄植物的生长动态具有不同影响^[2-5]。Monson等发现干旱的冬天和潮湿的夏天促进C₄植物的生长,而潮湿的冬天和干旱的夏天则促进C₃植物的生长^[6]。

据统计,全世界18种恶性杂草中有14种是C₄植物,86种粮食作物中81种是C₃植物^[7]。尽管关于C₄杂草和C₃作物之间相互作用的研究报道有很多^[8-11],但比较C₄外来杂草和C₃本地作物光合特性对降雨格局变化响应机制的研究还甚少^[12]。

反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)是原产地为美洲的一种典型C₄杂草,常分布于道路两旁、农田和荒野^[13]。反枝苋的入侵使大豆(*Glycine max*)、玉米(*Zea mays*)、小麦(*Triticum aestivum*)等作物的产量明显减少^[13]。反枝苋可以入侵到许多C₃作物的农田,大豆是原产于中国东北的重要C₃作物,大豆田也是反枝苋经常入侵的农田^[13]。

近年来,关于不同降雨格局影响农业生态系统的研究主要针对作物,且主要是研究不同降雨年型下作物的出苗率、水分利用效率、生长速率、产量和栽培优化模式^[14-16]。目前为止,针对降雨年型变化下外来杂草和作物竞争机制的研究却不多^[17]。

本试验以C₄外来杂草反枝苋和C₃本地作物大豆为研究材料,利用盆栽试验的方法,比较不同降雨年型和竞争模式下两种植物的气体交换参数、光合色素含量和比叶面积的变化规律,探索两种植物对降雨格局变化的响应及竞争机制,为揭示外来杂草在全球气候变化背景下在农田中的入侵过程提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地点和材料

2016年在东北农业大学塑料大棚内进行盆栽试验,试验地为寒温带大陆性气候,无霜期大气温度平均值是3.78℃,全年降雨总量为400~600 mm^[18]。盆栽所用黑土的理化性质为:有机质含量53.53 g/kg,全氮含量5.50 g/kg,全磷含量1.03

g/kg,速效钾含量162.26 mg/kg,碱解氮含量173.13 mg/kg,速效磷含量34.67 mg/kg,土壤pH值7.35。

盆栽试验的塑料盆半径为14 cm,高度为21 cm,塑料盆的左右两侧各有3个孔(孔直径0.5 cm,距离盆底2 cm),盆底放有直径为29 cm、高度为3 cm的托盘(以便在浇水量大时,收集从盆底溢出的水,待盆内土壤中水蒸发后再归还盆中,以保证每次试验处理的准确性),每盆装土8.3 kg。在黑土中施入尿素(氮含量46.4%)、过磷酸钙(P₂O₅, 50%)、硫酸钾(K₂O, 50%),施用水平均为50 kg/hm²,经计算每盆氮、磷、钾肥施用量分别为0.664 g、1.925 g、0.616 g。

反枝苋种子2015年秋采于哈尔滨市香坊农场,大豆品种为东农62号。

1.2 试验设计

试验为双因素(降雨年型和竞争模式)随机区组设计。3种降雨年型为高雨量年型、正常雨量年型和低雨量年型。其中正常年型的降雨量为415 mm,是近30年来哈尔滨市6月至9月降雨量的平均值,约为全年降雨量的80%(黑龙江省气象台资料);高雨量年型的降雨量为498 mm,高于正常年型20%;低雨量年型的降雨量为322 mm,低于正常年型20%。2种竞争模式:种内竞争,即每盆种植相同植物2株,2株大豆或2株反枝苋;种间竞争,即每盆种植2种植物各1株,1株大豆和1株反枝苋。试验共设置4个区组,每个区组包含每个处理7个重复。

通过人工浇水模拟不同降雨年型。试验于6月1日开始,9月28日结束,持续时间为120 d,每隔1 d浇水1次。依据正常年型的降雨量变化规律计算每次降雨量,降雨量变化规律采用一元二次方程 $y = -0.0071x^2 + 0.4319x + 2.5152$ 模拟, x 为浇水累计次数, y 为降雨量。然后用降雨量乘以盆上表面积得到每次的浇水量,准确称量后倒入塑料喷壶中模拟降雨。高雨量年型处理每次浇水量比正常年型多20%,低雨量年型处理每次浇水量比正常年型少20%,降雨模拟见图1。为减少水蒸发量与周围环境中水蒸发量的差别,试验在透光性良好的塑料薄膜遮雨棚中进行,四周塑料薄膜卷起1.5 m高以保证通风状况良好。盆栽试验播种时间为2016年5月20日,10 d后按试验设

计定苗。

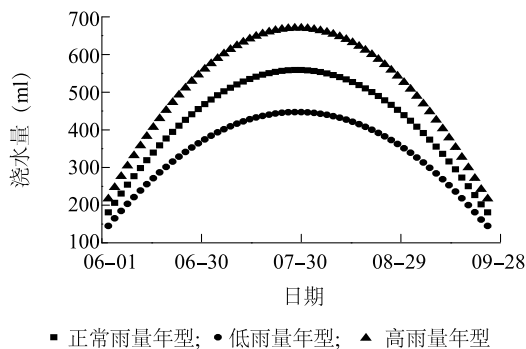


图 1 3 种降雨年型的降雨模拟

Fig.1 Simulation of watering distribution under three different rainfall patterns

1.3 测定指标与方法

1.3.1 气体交换参数的测定 2016 年 6 月 23-29 日、7 月 23-31 日、8 月 24-31 日,在天气晴朗的上午 8:00-11:00,每个处理取 4 盆植物,随机选取健康植株顶部成熟叶片,用 Ciras-2 便携式光合仪测定气体交换参数。测定时设置光合仪的叶室光照度、 CO_2 浓度、温度、空气相对湿度分别为 1 700 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、380 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 、25 $^\circ\text{C}$ 和 70%。测定反枝苋和大豆叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(E),并计算光合水分利用效率(WUE), $WUE = \text{净光合速率}(P_n)/\text{蒸腾速率}(E)$ 。

1.3.2 光合色素含量的测定 2016 年 6 月 24 日、7 月 24 日、8 月 24 日,测定两种植物的光合色素含量,每个处理测定 4 盆植物,4 次重复。采集植株顶部完全展开的第 1 片叶(大豆称取 0.2 g,反枝苋称取 0.3 g),参照李合生等的方法^[19]测定叶绿素含量。

1.3.3 比叶面积的测定 2016 年 6 月 24 日、7 月 24 日、8 月 24 日,每个处理取 4 盆植物,将每株植物的叶片全部摘下放入封口袋中,带回实验室,用 Li-3100C 台式叶面积仪测定植株总叶面积,在 65 $^\circ\text{C}$ 电热鼓风干燥箱中烘干后称质量。比叶面积计算公式:比叶面积=叶片面积/叶片干质量^[20]。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 统计分析软件分析试验数据。通过三因素重复测量方差分析,检验降雨年型、竞争

模式、生长时期和它们的交互作用对两种植物的气体交换参数、光合色素含量、比叶面积的影响显著性;用 Duncan 氏多重比较方法,分析反枝苋和大豆的各项参数在相同测定时期不同降雨年型或相同降雨年型不同测定时期之间各项指标的差异;通过独立样本 t 检验,分析反枝苋与大豆的各项参数在相同降雨年型和相同竞争模式下的差异。采用 Origin Pro 8.5 绘图软件作图。

2 结果与分析

2.1 反枝苋和大豆净光合速率对不同降雨年型的响应

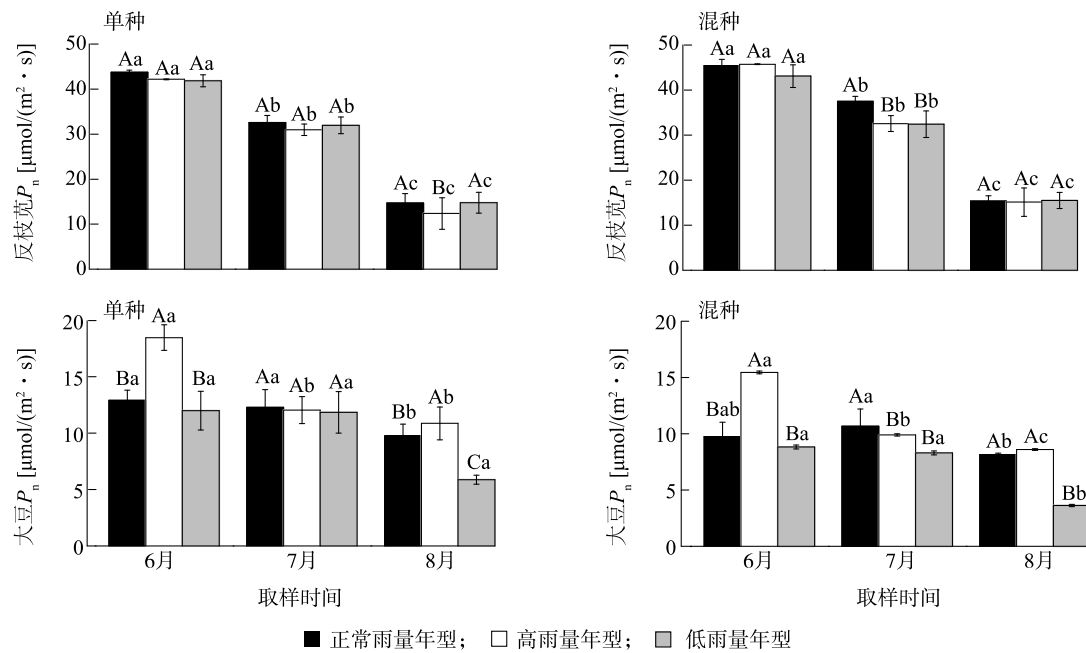
图 2、表 1 表明,降雨年型和竞争模式对反枝苋和大豆的净光合速率(P_n)均有显著影响($P < 0.05$)。大豆的净光合速率均以高雨量年型为最大,低雨量年型最小(除 7 月开花结荚期外);降雨年型对苗期(6 月)反枝苋净光合速率的影响不大,但在 7 月混种条件下和 8 月单种条件下影响显著。种间竞争显著降低大豆的 P_n ,混种大豆 P_n 小于单种大豆;种间竞争促进反枝苋的 P_n ,混种反枝苋 P_n 大于单种反枝苋。两种植物 P_n 的最大值均出现在生长前期,且全生育期内反枝苋的 P_n 均远大于大豆的 P_n (除 8 月份单种高雨量年型外)($P < 0.001$)。

2.2 反枝苋和大豆蒸腾速率对不同降雨年型的响应

降雨年型对反枝苋和大豆蒸腾速率均有显著影响($P < 0.001$),竞争模式对大豆蒸腾速率有显著影响($P < 0.001$),对反枝苋则无显著影响($P > 0.05$);在相同降雨年型和生长时期,单种大豆蒸腾速率显著高于混种大豆(除 7 月高雨量年型外)($P < 0.001$),而单种反枝苋和混种反枝苋的蒸腾速率差异不显著(图 3、表 1)。在相同降雨年型,反枝苋蒸腾速率显著高于大豆(除 8 月份混种正常雨量年型外)($P < 0.01$)。

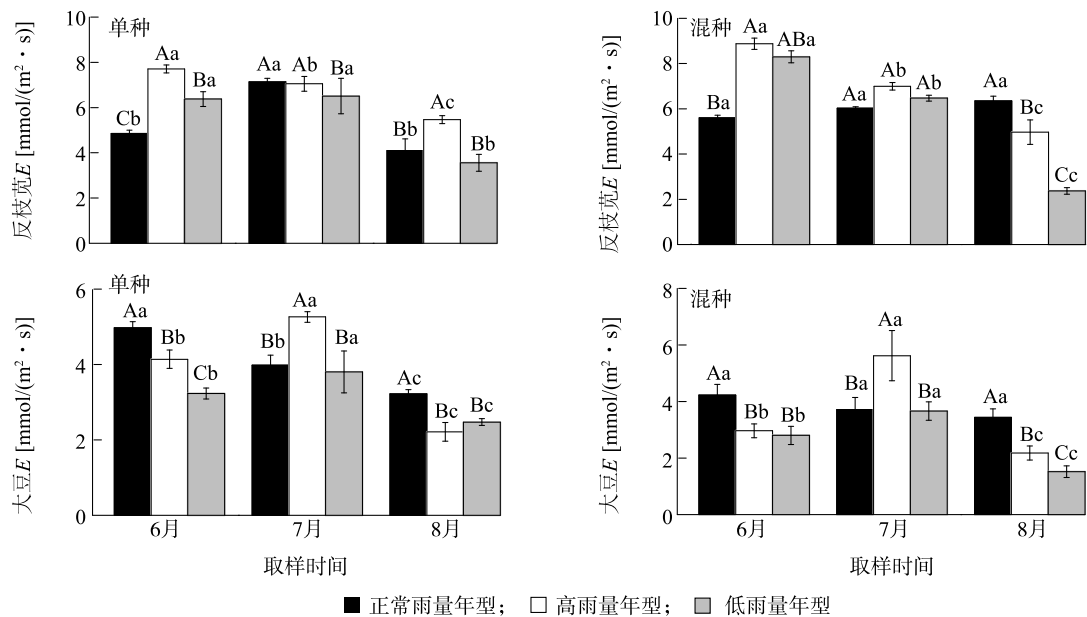
2.3 反枝苋和大豆气孔导度对不同降雨年型的响应

图 4、表 1 表明,降雨年型和竞争模式对反枝苋和大豆气孔导度(G_s)的影响显著($P < 0.001$)。在相同降雨年型和生长时期,单种大豆 G_s 大于混种大豆,而单种反枝苋 G_s 则小于混种反枝苋($P < 0.001$);反枝苋的 G_s 显著大于大豆($P < 0.001$)。

图2 不同降雨年型反枝苋与大豆的净光合速率(P_n)Fig.2 The net photosynthetic rate (P_n) of *Amaranthus retroflexus* and *Glycine max* under the three annual rainfall patterns表1 降雨年型、竞争模式、生长时期及其交互作用对反枝苋和大豆的光合特性、叶绿素含量、比叶面积影响的方差分析结果(F 值)Table 1 Variance analysis results of the effects of annual rainfall pattern, competition mode, growth stage and their interactions on photosynthetic characteristics, chlorophyll content and specific leaf area of *A. retroflexus* and *G. max*

植物	因素	净光合速率	蒸腾速率	气孔导度	胞间二氧化碳浓度	光合水分利用效率	叶绿素含量	比叶面积
反枝苋	竞争模式	11.034 **	0.010	54.855 ***	3.621	12.702 **	20.466 ***	5.827 *
	降雨年型	3.726 *	42.568 ***	582.956 ***	181.121 ***	35.402 ***	59.939 ***	9.506 **
	生长时期	1 089.766 ***	764.263 ***	1 115.189 ***	61.063 ***	117.059 ***	61.026 ***	29.266 ***
	竞争模式×降雨年型	0.947	1.015	32.940 ***	6.253 **	1.947	2.565	0.228
	竞争模式×生长时期	0.305	117.918 ***	60.205 ***	143.568 ***	57.193 ***	6.713 **	1.044
	降雨年型×生长时期	1.800	5.154 **	50.270 ***	32.142 ***	8.183 ***	4.995 **	1.450
	竞争模式×降雨年型×生长时期	1.141	4.381 **	30.448 **	6.869 **	6.190 **	2.610	1.285
大豆	竞争模式	50.05 ***	83.548 ***	249.934 ***	1.780	1.487	1.543	2.913
	降雨年型	33.227 ***	65.819 ***	9.614 **	3.016	15.199 ***	162.392 ***	5.929 **
	生长时期	86.438 ***	236.323 ***	353.187 ***	2.378	22.075 ***	70.006 ***	24.041 ***
	竞争模式×降雨年型	3.246	16.149 ***	16.518 ***	1.498	0.257	4.257 **	0.877
	竞争模式×生长时期	0.636	4.088 *	21.685 ***	9.804 **	0.577	1.979	0.485
	降雨年型×生长时期	23.688 ***	31.412 ***	14.841 ***	3.681 **	27.815 ***	2.940 **	1.218
	竞争模式×降雨年型×生长时期	0.360	12.162 ***	7.411 **	3.583 **	0.574	2.976 **	0.437

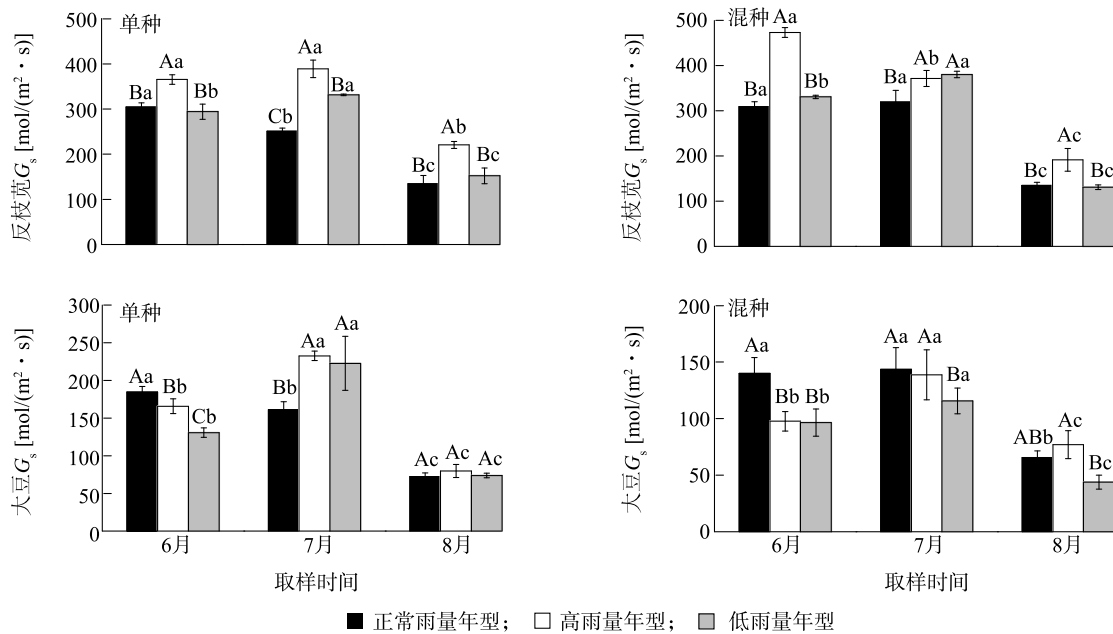
*、**、*** 分别表示差异达 0.05、0.01、0.001 显著水平。



不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示相同降雨年型不同测定时期存在显著差异 ($P < 0.05$)。

图 3 不同降雨年型反枝苋与大豆的蒸腾速率 (E)

Fig.3 The evaporation rate (E) of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns



不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示相同降雨年型不同测定时期存在显著差异 ($P < 0.05$)。

图 4 不同降雨年型反枝苋与大豆的气孔导度 (G_s)

Fig.4 The stomatal conductance (G_s) of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns

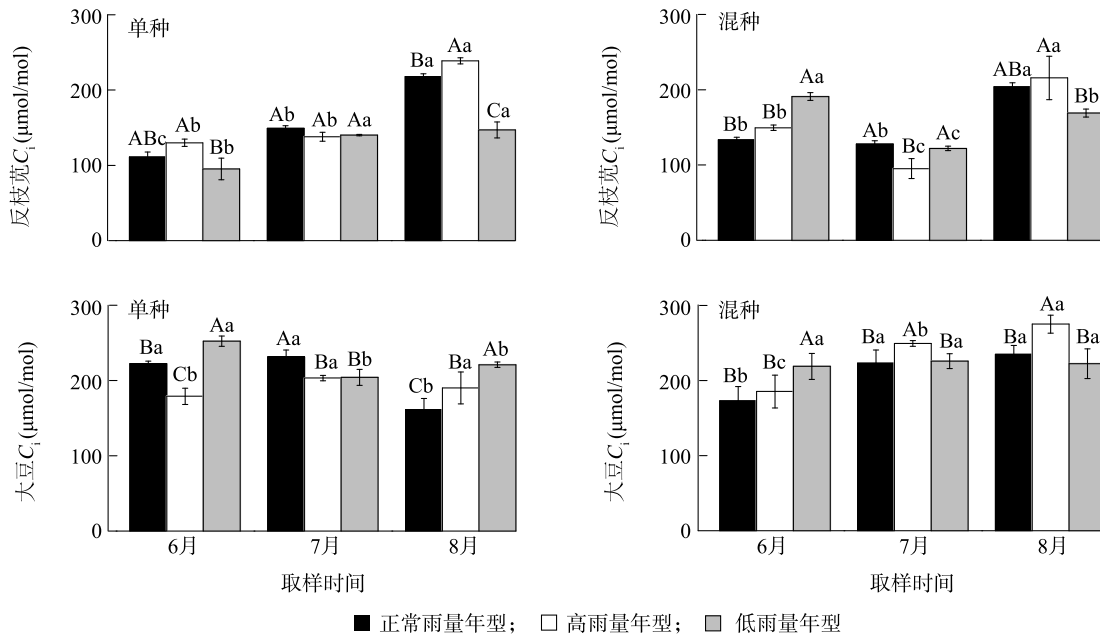
2.4 反枝苋和大豆胞间二氧化碳浓度对不同降雨年型的响应

降雨年型对反枝苋胞间二氧化碳浓度 (C_i) 的

影响显著 ($P < 0.001$), 对大豆胞间 C_i 的影响不显著 ($P > 0.05$); 竞争模式对反枝苋和大豆 C_i 无显著影响 ($P > 0.05$) (图 5、表 1)。在相同降雨年型和生长

时期,大豆 C_i 显著高于反枝苋(除 6、8 月份混种高

雨量年型外)($P<0.01$)。



不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异($P<0.05$),不同小写字母表示相同降雨年型不同测定时期存在显著差异($P<0.05$)。

图5 不同降雨年型反枝苋与大豆的胞间二氧化碳浓度(C_i)

Fig.5 The intercellular CO_2 concentration(C_i) of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns

2.5 反枝苋和大豆光合水分利用效率对不同降雨年型的响应

图6、表1表明,降雨年型对反枝苋和大豆光合水分利用效率(WUE)的影响显著($P<0.001$);竞争模式对反枝苋 WUE 的影响显著,对大豆 WUE 的影响不显著;单种大豆和混种大豆之间的 WUE 差异不显著,而单种反枝苋 WUE 在苗期(6月)大于混种反枝苋,在结实期(8月)小于混种反枝苋($P<0.001$)。在生长前期,大豆 WUE 随降雨量增加而增加,而单种反枝苋 WUE 则为低雨量年型大于正常年型和高雨量年型($P<0.05$)。在相同降雨年型和生长时期反枝苋 WUE 显著高于大豆(除8月份单种正常降雨年型外)($P<0.001$)。

2.6 反枝苋和大豆叶片叶绿素含量对不同降雨年型的响应

降雨年型对反枝苋和大豆叶片叶绿素含量的影响显著($P<0.001$),两物种的叶片叶绿素含量(除8月混种反枝苋外)均是高雨量年型最高($P<0.05$);竞争模式对反枝苋叶片叶绿素含量的影响显著($P<0.001$),但对大豆的影响不显著($P>0.05$),单种反枝苋叶片叶绿素含量低于混种反枝苋($P<0.001$)

(图7、表1)。在相同降雨年型和生长时期,大豆叶片叶绿素含量与反枝苋差异不显著。

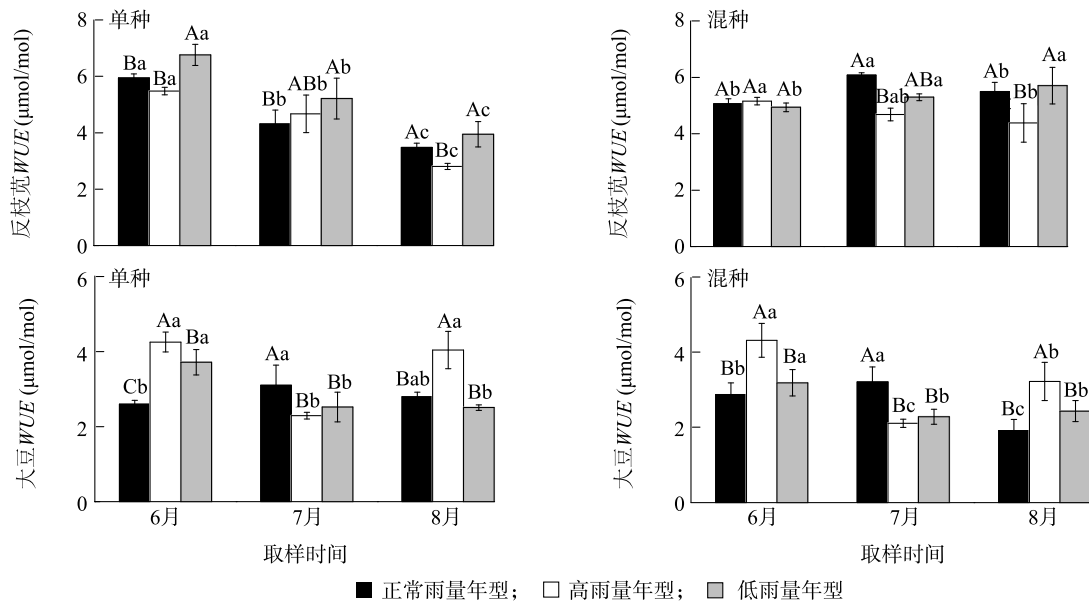
2.7 反枝苋和大豆比叶面积对不同降雨年型的响应

图8、表1表明,降雨年型对反枝苋和大豆的比叶面积有显著影响($P<0.01$)。两物种的比叶面积均在高雨量年型最大,在低雨量年型最小(除8月混种反枝苋及大豆外)($P<0.05$)。竞争模式对大豆比叶面积的影响不显著($P>0.05$),对反枝苋比叶面积的影响显著($P<0.05$),混种反枝苋比叶面积显著高于单种反枝苋($P<0.05$)。在相同降雨年型和生长时期大豆比叶面积显著高于反枝苋(除7月份混种高雨量年型外)($P<0.001$)。在3种降雨年型两种植物的最大比叶面积均出现在生长前期($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 不同降水年型反枝苋与大豆气体交换参数的比较

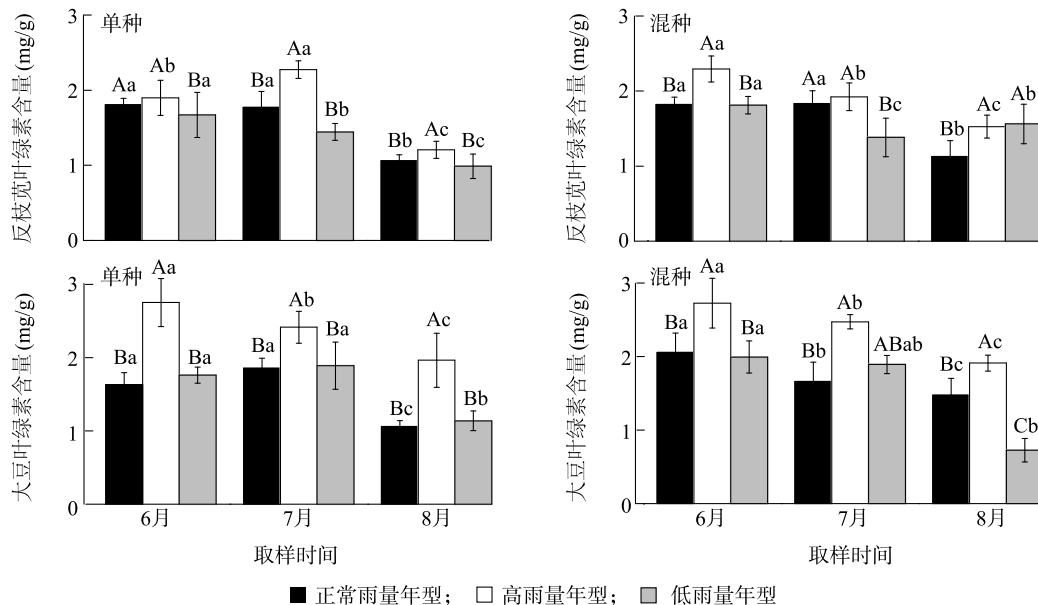
在植物气体交换参数中最关键的参数是净光合速率(P_n),具有较强的光合能力也是植物在竞争中获得优势的一个关键特性^[21-22]。很多外来入侵植物



不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示相同降雨年型下不同测定时期间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

图 6 不同降雨年型反枝苋与大豆的光合水分利用效率 (WUE)

Fig.6 The water use efficiency (WUE) of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns



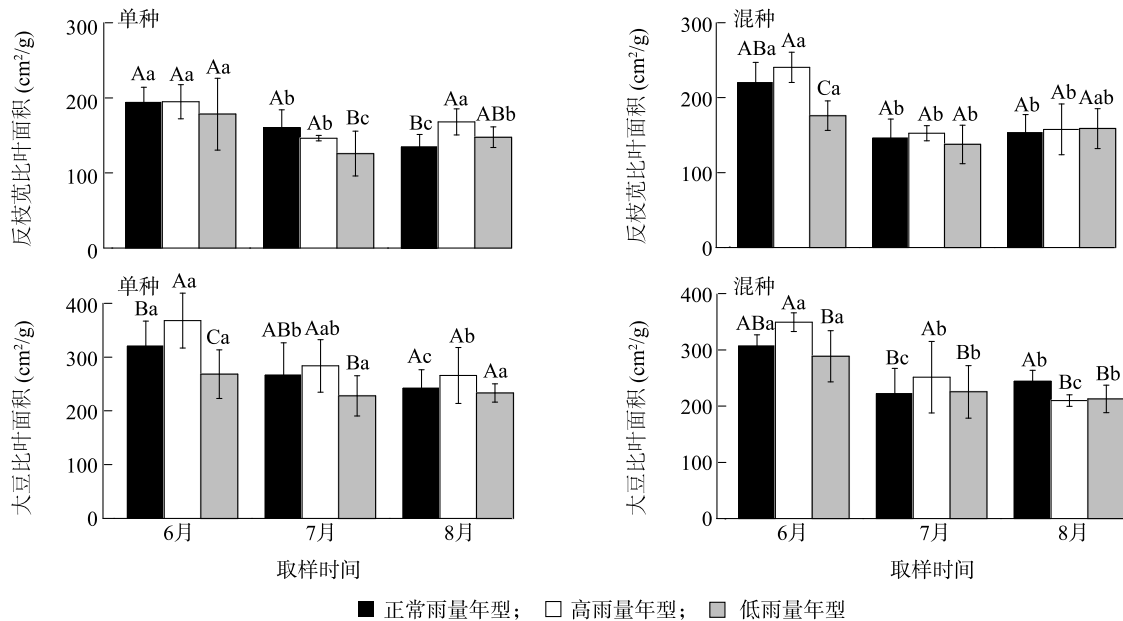
不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示相同降雨年型下不同测定时期间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

图 7 不同降雨年型反枝苋与大豆的叶绿素含量

Fig.7 The chlorophyll content of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns

成功入侵的主要原因之一就是其具有比本地植物更高的光合能力^[23]。Feng 等研究结果表明, 外来入侵植物红花酢浆草 (*Oxalis corymbosa*) 和草胡椒 (*Peperomia pellucida*) 比同属本地种具有更高的 P_n 、

G_s 、 E 及 WUE ^[24]。陈新微等研究结果表明, 入侵植物银胶菊 (*Parthenium hysterophorus*)、三叶鬼针草 (*Bidens pilosa*) 比本地伴生植物小薊 (*Cirsium setosum*) 具有更高的 P_n 、 G_s 、 E 及 WUE ^[22]。与他们



不同大写字母表示相同测定时期不同降雨年型间存在显著差异 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示相同降雨年型不同测定时期间存在显著差异 ($P < 0.05$)。

图8 不同降雨年型反枝苋与大豆的比叶面积

Fig.8 The specific leaf area of *A. retroflexus* and *G. max* under the three annual rainfall patterns

的研究结果相似,本试验结果显示在每一生长期,反枝苋的 P_n 、 G_s 、 E 及 WUE 均大于大豆(除8月单种反枝苋小于大豆外),尤其是在生长前期,反枝苋 P_n 值为大豆的约2~5倍,且反枝苋的气体交换参数受降雨年型的影响不显著,在低雨量年型,仍具有较高的光合能力,但大豆则不能在干旱的条件下保持较高的光合能力;并且反枝苋 WUE 在低雨量年型最大,大豆 WUE 在低雨量年型最小。由此可见,反枝苋作为在全世界具有广大分布区的 C_4 型杂草^[25],对降雨波动的适应能力强,而 C_3 型大豆对降雨波动的适应能力较弱,这可能是反枝苋入侵中国东北大豆田的重要机制之一。

本试验结果还显示,在整个生长过程中大豆的 C_i 均大于反枝苋,这与王健林等^[26]的研究结果相似,即 C_3 植物可以通过高浓度的 C_i 快速补充 CO_2 ,而 C_4 植物反枝苋的独特光合过程可以使其在低 CO_2 浓度下进行光合作用。光合作用是植物生长和干物质积累的关键机制,干旱胁迫下植物调节自身的 G_s 和 E 以减少水分流失,使细胞中的渗透压发生变化及 C_i 降低,减少进入叶绿体的 CO_2 ,降低光合速率^[27]。两种植物的 E 与 G_s 值在生长前期与生长后期的最小值均出现在低雨量年型下,说明两种植物

均可通过调节气孔闭合程度减少蒸腾来适应降雨欠缺的条件。

竞争对大豆的 P_n 、 G_s 、 E 和反枝苋的 P_n 、 G_s 和 WUE 的影响显著,且竞争对两物种 P_n 的影响不随降雨年型和生长时期的改变而改变(交互作用不显著)。当两者混种时,混种反枝苋的 P_n 和 G_s 显著大于单种反枝苋,而混种大豆的 P_n 和 G_s 显著小于单种大豆,说明种间竞争有利于反枝苋生长和保持较高的光合速率,却降低大豆的光合作用,减弱其生长,反枝苋在种间竞争中占有优势,故而容易入侵成功。

3.2 不同降雨年型反枝苋与大豆叶片光合色素含量的比较

叶绿素参与植物的光吸收、传导和转化,是植物光合作用过程中关键的构成部分。叶绿素含量的高低会影响植物光合作用的强弱^[28-29]。以往关于降雨和水分波动对大豆叶片叶绿素含量影响的研究结果不一。有研究者发现干旱对大豆叶片叶绿素含量无显著影响^[30]。也有研究者发现干旱降低大豆叶片叶绿素含量,且影响效果随着大豆品种不同而不同^[31]。还有研究者发现降雨量对大豆叶片叶绿素含量的影响在苗期和开花结荚期不明显,但鼓粒期影响显著^[29]。本试验发现,大豆叶片叶绿素含量在

高雨量年型最大,大豆 P_n 值也在高雨量年型最大,尤以苗期显著。张茜等研究发现,降雨季节波动对反枝苋叶片叶绿素含量的影响较大^[29]。本试验结果显示反枝苋叶片叶绿素含量在高雨量年型最大,低雨量年型最小,受降雨年型的影响显著。

3.3 不同降雨年型反枝苋与大豆比叶面积的比较

入侵植物的生物学特性在很大程度上决定了其入侵性,其中一个重要特征是比叶面积较大^[24]。相对于本地植物,一些入侵植物往往具有更大的比叶面积^[32-35]。具有较大比叶面积的植物可更好地捕获光能,在光照弱的情况下有更好的适应能力^[26]。潘玉梅等研究发现,低光照下鬼针草属的外来入侵植物的比叶面积大于本地植物,但高光照下差别不大^[35]。本研究结果显示,在相同降雨年型和竞争模式下,大豆的比叶面积大于反枝苋,与上述结果不一致。这可能是由于本研究中两物种对光能的竞争策略不同,大豆倾向于形成较大的叶面积,而反枝苋倾向于通过较高的株高获得优势^[36-37]。这表明相对于比叶面积的大小,植株高度对反枝苋的入侵性更重要。

总之,不管处于何种降雨年型和竞争模式下, C_4 型入侵植物反枝苋均比 C_3 型本地作物大豆具有更高的 P_n 、 G_s 、 E 及 WUE ;在3种降雨年型下,反枝苋在苗期均具有较高的 P_n ,不受降雨年型的影响,但大豆受降雨年型的影响显著;在低雨量年型下,反枝苋的 WUE 最大,大豆的 WUE 最小。两物种的这些差别很可能是反枝苋能够成功入侵东北大豆田的重要原因。

参考文献:

- [1] PACHAURI R K, REISINGER A. Climate change 2007: Synthesis report[R]. Spain: Valencia, 2007.
- [2] PARUELO J M, LAUNENROTH W K. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America [J]. Ecological Applications, 1996, 6: 1212-1224.
- [3] PARUELO J M, JOBBAGY E G, SALA O E, et al. Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems[J]. Ecological Applications, 1998, 8: 194-206.
- [4] WINSLOW J C, HUNT J E R, PIPER S C. The influence of seasonal water availability on global C_3 versus C_4 grassland biomass and its implications for climate change research [J]. Ecological Modeling, 2003, 163: 153-173.
- [5] NIU S L, YUAN Z Y, ZHANG Y F, et al. Photosynthetic responses of C_3 and C_4 species to seasonal water variability and competition [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56 (421): 2867-2876.
- [6] MONSON R K, LITTLEJOHN R O, WILLIAMS III G J. Photosynthetic adaptation to temperature in four species from the Colorado shortgrass steppe: a physiological model for coexistence [J]. Oecologia, 1983, 58: 43-51.
- [7] PATTERSON D T. Weeds in a changing climate [J]. Weed Science, 1995, 43: 685-701.
- [8] BUNCE J A. Long-term growth of alfalfa and orchard grass plots at elevated carbon dioxide [J]. Journal of Biogeochemistry, 1995, 22: 341-348.
- [9] POTVIN C, VASSEUR L. Long-term CO_2 enrichment of a pasture community [J]. Ecology, 1997, 78: 666-677.
- [10] ZISKA L H. The impact of elevated CO_2 on yield loss from a C_3 and C_4 weed in field-grown soybean [J]. Global Change Biology, 2000, 6: 899-905.
- [11] 鲁萍, 金成功, 张茜, 等. 反枝苋和大豆对降雨季节波动的生理生态响应 [J]. 作物杂志, 2017 (2): 114-120.
- [12] 张茜. 降雨波动对不同栽培模式下反枝苋光合特性的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [13] 李晓晶, 张宏军, 倪汉文. 反枝苋的生物学特征及防治 [J]. 农药科学与管理, 2004, 25 (3): 13-16.
- [14] 陈光斗, 赵万春, 安成立. 不同降水年份渭北不同降水年份渭北旱塬小麦高产栽培优化模式研究 [J]. 干旱地区农业研究, 1995, 13 (3): 8-14.
- [15] 张云兰, 王龙昌, 周聪明, 等. 高温伏旱区旱地农作系统水分供需平衡特征与生态适应性研究 [J]. 水土保持研究, 2010, 17 (6): 95-105.
- [16] 冯良山, 孙占祥, 肖继兵, 等. 不同微集水方式在不同降水年型对玉米产量的影响 [J]. 东北农业大学学报, 2011, 42 (1): 50-54.
- [17] 丛雪, 吴岩, 鲁萍, 等. 氮素波动对反枝苋和大豆最大净光合速率和光合氮利用效率的影响 [J]. 作物杂志, 2013 (1): 73-77.
- [18] 徐广惠, 王宏燕, 刘佳. 抗草甘膦转基因大豆 (RRS) 对根际土壤细菌数量和多样性的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29 (8): 4535-4541.
- [19] 李合生, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [20] 王满莲, 冯玉龙. 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 [J]. 植物生态学报, 2005, 29 (5): 697-705.
- [21] 王康满, 侯元同. 山东归化植物一新记录属——银胶菊属 [J]. 曲阜师范大学学报 (自然科学版), 2004, 30 (1): 83-84.
- [22] 陈新微, 李慧燕, 刘红梅, 等. 入侵种银胶菊和三叶鬼针草与本地种气体交换特性的比较 [J]. 生态学报, 2016, 36 (18): 5732-5740.
- [23] POOTER L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species [J].

- Functional Ecology, 2001, 15(1): 113-123.
- [24] FENG Y L, FU G L, ZHENG Y L. Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners[J]. *Planta*, 2008, 228: 383-390.
- [25] 鲁 萍, 梁 慧, 王宏燕, 等. 外来入侵杂草反枝苋的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(8): 1662-1670.
- [26] 王建林, 杨新民. 气孔导度和叶片内部导度制约 C_3 和 C_4 作物光合作用的比较分析[J]. *东北农业大学学报*, 2011, 42(1): 129-132.
- [27] RIZWAN Z, HAORAN D, MUHAMMAD A, et al. Potassium fertilizer improves drought stress alleviation potential in cotton by enhancing photosynthesis and carbohydrate metabolism[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 137: 73-83.
- [28] 张云海, 何念鹏, 张光明, 等. 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6786-6794.
- [29] 张 茜, 金成功, 鲁 萍, 等. 降雨季节波动对反枝苋与大豆光合色素的影响[J]. *作物杂志*, 2016(1): 154-161.
- [30] 乔振江, 蔡昆争, 骆世明. 低磷和干旱胁迫对大豆植株干物质积累及磷效率的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(19): 5578-5587.
- [31] 董守坤, 赵 坤, 刘丽君, 等. 干旱胁迫对春大豆叶绿素含量和根系活力的影响[J]. *大豆科学*, 2011, 30(6): 949-953.
- [32] GROTKOPP E, REJMA'NEK M, ROST T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species[J]. *American Naturalist*, 2002, 159: 396-419.
- [33] DENG X, YE W H, FENG H L, et al. Gas exchange characteristics of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China[J]. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2004, 45: 213-220.
- [34] BURNS J H. Relatedness and environment affect traits associated with invasive and noninvasive introduced Commelinaceae[J]. *Ecological Applications*, 2006, 16: 1367-1376.
- [35] 潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 等. 不同光照和水分条件下鬼针草属入侵种与本地种生长、光合特征及表型可塑性的比较[J]. *生物多样性*, 2017, 25(12): 1257-1266.
- [36] MA X Y, WU H W, JIANG W L, et al. Interference between reedroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.) and cotton (*Gossypium hirsutum* L.): Growth analysis [J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(6): e0130475.
- [37] LU P, LI J X, JIN C G, et al. Different growth responses of an invasive weed and a native crop to nitrogen pulse and competition [J]. *PLoS ONE*, 2016, 11(6): e0156285.

(责任编辑:张震林)