

林业有害植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 的气体交换特性

王文杰, 祖元刚*, 陈华峰, 张袞华, 杨逢建, 赵则海, 曹建国

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要:通过对不同条件和状态下的薇甘菊叶片光合能力(P_n)、呼吸(R)、气孔导度(g_s)、蒸腾(Tr)、羧化效率(CE)、最大表观量子效率(ϕ)及水分利用效率(WUE)进行大量测定,并与同一地区(群落)其它对照种进行对比研究,发现薇甘菊具有以下特征:(1)薇甘菊叶片 CO_2 和水分交换参数在上述不同条件下变化范围达数倍至十几倍,显示其强可塑性。种间比较发现,营养及生殖生长季内薇甘菊 P_n 与当地木本植物相当,稍低于其它藤本植物,远低于草本植物,说明薇甘菊的强入侵能力可能并非依靠单位叶片的强光合能力,而是其它因素,如前所述光合作用在不同生境、不同生长状态下的光合可塑性等;(2)林下生长薇甘菊的光合能力低于林间空地,而林间空地薇甘菊低于林缘(外)生境。对照实验也证明阴生生境薇甘菊光合显著低于阳生生境。说明薇甘菊是强阳性植物,与其它因子(水分)相比,光照条件是影响其光合能力的最重要因素,可以通过改变林分群落结构、增大郁闭度等降低光照措施来进行生态防治;(3)综合所有室内和野外数据进行频率分析发现,各指标均呈现(偏)正态分布。其中 P_n 集中分布区在 $2 \sim 10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间(占所测总数据的 70%); g_s 集中分布在 $0.05 \sim 0.45 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间(73%); Tr 的集中分布区为 $1 \sim 5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (66%); CE 分布于 $0.01 \sim 0.05 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间数据占 64%; 近半的 R 分布在集中区域 $0.5 \sim 1.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,而在 $0.5 \sim 2.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间的数据占所测总量的 66%; ϕ 的集中分布区在 $0.04 \sim 0.08 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间(77%); 这些数据为种间比较等统计分析比较工作奠定统计基础;(4)薇甘菊叶片对 P_n 和 WUE 的调节具有类似的方式,即光合作用最主要的调节因素是 CE , 其次是 g_s , 而与 ϕ 的相关不显著; WUE 主要是由 P_n 大小控制, Tr 的影响相对较小,薇甘菊叶片 WUE 随 g_s 的变化而保持恒定。上述有关薇甘菊的 CO_2 和水分交换特性的研究,可以为这一入侵物种的防治提供基础数据支撑。

关键词:薇甘菊 (*Mikania micrantha*); 光合速率; 呼吸速率; 蒸腾速率; 气孔导度; 频率分布; 种间比较

文章编号:1000-0933(2008)09-4088-11 中图分类号:Q143, Q945.11, Q948, S718.3 文献标识码:A

Gas exchange characteristics of the harmful forest weed *Mikania micrantha*

WANG Wen-Jie, ZU Yuan-Gang*, CHEN Hua-Feng, ZHANG Zhong-Hua, YANG Feng-Jian, ZHAO Ze-Hai, CAO Jian-Guo

Key Laboratory of Forest Plant Ecology of the Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4088 ~ 4098.

Abstract: The net photosynthetic capacity (P_n), respiration rate (R), stomatal conductance (g_s), transpiration rate

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30771698); 国家林业局林业有害植物调查专项资助项目; 教育部新世纪优秀人才资助项目(NCET-07-0167)

收稿日期:2007-05-26; **修订日期:**2008-06-17

作者简介:王文杰(1974~), 男, 河北易县人, 博士, 主要从事植物生理生态学与全球变化. E-mail: wjwang225@hotmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zygorl@vip.hl.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30771698); Forestry harmful plant investigation fund from the State Forestry Administration and New Century Excellent Talents in University from the Ministry of Education of China (No. NCET-07-0167)

Received date:2007-05-26; **Accepted date:**2008-06-17

Biography: WANG Wen-Jie, Ph. D., mainly engaged in plant ecophysiology and global changes. E-mail: wjwang225@hotmail.com

(Tr), carboxylation efficiency (CE), maximum apparent quantum yield (ϕ) and photosynthetic water use efficiency (WUE) of *Mikania micrantha* was measured under different conditions. These included a variety of habitats, different leaf sizes, leaf ages and leaf orders, decumbent or climbing habits, presence or absence of parasitism by *Cuscuta campestris*, and was carried out in both the vegetative (summer) and reproductive (winter) seasons. Further comparisons with other herbaceous, woody and liane species in the same region (during the vegetative season) or population (in the reproductive season) were also carried out. The following conclusions were drawn from the results. (1) Under diverse conditions, parameters of CO_2 and H_2O exchange by *M. micrantha* varied from several-fold to ten-fold, thus showing large plasticity in acclimatizing to different microenvironments. On average, the P_n of *M. micrantha* in both the vegetative and reproductive seasons was equivalent to that of the woody species in the same region or population was slightly lower than in liane species, and much lower than in herbs. This finding indicates that the strong invasive ability of this weed might not be related to the photosynthetic capacity per leaf area, but rather may be due to other mechanisms such as its strong ability to acclimatize to different habitats on account of its photosynthetic plasticity. (2) The photosynthetic capacity of *M. micrantha* on the forest floor was much lower than that in the glade, while plants on the forest margin had the highest P_n . Moreover, a contrasting experiment also demonstrated that *M. micrantha* plants growing in shady sites photosynthesized at a much lower rate than plants in sunny sites. These results reflect the ecological characteristics of this weed and that it demands strong light for vigorous growth. Thus, reducing light infiltration through the modification of forest structure as well as increasing crown density should be an effective ecological method for controlling this weed. (3) Data (whole data in present paper) statistics showed that P_n of this weed centralized in the range of $2 - 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (70% of total data), g_s in the range of $0.05 - 0.45 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (73%), Tr in the range of $1 - 5 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (66%). About 64% of total CE was in the range of $0.01 - 0.05 \text{ mol. mol}^{-1}$. Near half R was in the range of $0.5 - 1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, while 66% of the data was in the range of $0.5 - 2.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The distribution center of ϕ (77%) was $0.04 - 0.08 \text{ mol. mol}^{-1}$. These frequency distribution analyses reflect all measured data is in a normal or bias-normal distribution and these data made it possible for inter-species comparison on a statistical base. (4) Similar regulating mechanisms on P_n and WUE of this weed were found in different habitats, leaf ages, and growth status. P_n was mainly regulated by CE and secondly by g_s , but no significant correlation was found between ϕ and P_n . WUE was mainly controlled by P_n , while Tr made a relatively low contribution. The WUE was maintained at a constant level with changes in g_s . Overall, the data of gas exchanges in this paper of this weed may strengthen the base for controlling the invasion of this species.

Key Words: *Mikania micrantha*; photosynthesis; respiration; stomatal conductance; transpiration; frequency distribution; inter-species comparison

薇甘菊(*Mikania micrantha* H. B. K)是菊科假泽兰属(*Mikania* Willd.)多年生草质藤本。其营养繁殖及有性生殖能力很强,繁殖周期快、繁殖量大、生长期长、植株覆盖密度大,很容易向上层生长、扩展,从而覆盖其它植物或植被,致使其它植物死亡、森林生态系统退化,造成生态灾害,已经对广东各地区造成巨大损失^[1,2]。薇甘菊的气体包括 CO_2 和水分交换特性是其生长和发育的基础,对有关指标包括光合速率、呼吸速率、气孔导度、蒸腾速率、羧化效率、表观最大量子效率及水分利用效率的深入研究可以丰富对这一物种的认识。特别是,植物普遍具有动态的生活史型及生境特征,从光合特性角度进行深入分析,对于人工营造薇甘菊生长的脆弱生境(F生境)^[3]、进而对其进行生态控制也具有积极意义。

鉴于此,本文对分布于不同地区、不同生境、不同生长状态、室内和野外不同培育条件、不同营养和生殖生长季以及不同叶片年龄、同一茎干不同叶序、不同大小叶片的薇甘菊气体交换指标进行了大量测定,对气体代谢可塑性及其限制环境因子进行分析,综合所测数据对不同指标的频率分布、薇甘菊不同季节的光合能力与同一地区(群落)对照种的种间差异以及影响其叶片光合和水分利用效率的一般模式进行了探讨。

1 研究地点、实验材料和研究方法

1.1 研究地点

研究地点位于广东省深圳市、珠海市和东莞市大岭山林场,属于亚热带季风海洋性气候。终年气温较高,年平均气温深圳 22.3℃、珠海 22.4℃、东莞 22.0℃;气候湿润,年平均相对湿度 80% 左右;雨量充沛,多年平均年降雨总量深圳 1924mm、珠海 1963mm、东莞 1789mm。每年 4~9 月份为雨季,期间的雨量深圳、珠海和东莞分别约占全年的 85%、77% (5~9 月份) 和 84%,雨季雨量多、强度大、降水时间长;每年 10 月份到次年 3 月份雨量明显偏少,为旱季。气候资料来源于广东省气象局、深圳市气象局网站及其它相关网站。样地设置于南向山坡坡脚,海拔高度 106 m,缓坡坡度为 10~15°,选择位于林缘和林内生长状况良好的薇甘菊进行测定。这一生境的环境条件属于典型适于薇甘菊生长的环境。室内实验是在东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室的温室内进行。

1.2 实验材料

于营养生长季(2003 年 8~9 月)和生殖生长季(2005 年 12 月)对野生薇甘菊植株进行野外光合测定。于 2004 年初于深圳采集薇甘菊种子在室内培养薇甘菊,并于 2004 年 4~8 月进行光合相关指标的测定。对照种选择了 3 类植物——草本、木本和藤本植物。在 2005 年 12 月薇甘菊的生殖生长季,选择了草本植物包括海芋(*Alocasia macrorrhiza*)、铺地黍(*Panicum repens*)、疏花山绿豆(山蚂蝗)(*Desmodium racemosum*)、鸭跖草(*Commelina communis*)、凤眼莲(水葫芦)(*Eichhornia crassipes*)、高秆莎草(*Cyperus exaltatus*)、蓝花美人蕉(*Canna orchoides*)、虾钳菜(*Alternanthera sessilis*)、土牛膝(*Achyranthes aspera*)、少花龙葵(*Solanum americanum*)、含羞草(*Mimosa pudica*)等 11 种植物,木本植物包括老鼠勒(*Acanthus ilicifolius*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、楝树(*Melia azedarach*)、许树(臭茉莉)(*Clerodendrum inerme*)、血桐(*Macaranga tanarius*)、马缨丹(*Lantana camara*) 和新银合欢(*Leucaena leucocephala*)等 7 种植物。藤本植物包括五爪金龙(*Ipomoea cairica*)、虻蜞菊(*Wedelia trilobata*)和龙珠果(*Passiflora foetida*)等 3 种植物。为了比较营养生长季(夏季)薇甘菊光合能力与其它当地种的差异,调阅研究地点周围,主要是深圳、东莞、广州、珠海和鹤山等研究地点已经发表的其它植物光合速率,其中草本植物包括温达志等测定的五节芒(*Miscanthus floridulus*)和鬼针草(*Bidens bipinnata*)^[4]、丁小球等测定的细叶结缕草(*Zoy siatenuifolia*)、假俭草(*Erem ochloaophiuroides*)和地毯草(*Axonopus compressus*)等 5 种植物^[5],木本植物包括朱剑云等测定的大腺相思(*Acacia macradenia*)和多花相思(*A. floribunda*)^[6]、曾小平等测定的马占相思(*A. mangium*)、绢毛相思(*A. holosericea*)、大叶相思(*A. auriculiformis*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)和新银合欢^[8]和邓雄等测地的木瓜(*Carica papaya*)等 8 种植物^[7],藤本植物包括温达志等测定的五爪金龙和野葛(*Pueraria lobata*)^[4]、吴彦琼和胡玉佳测定的虻蜞菊、裂叶牵牛(*Pharbitis nil*)和五爪金龙^[9]和 Deng 等测定的薇甘菊近缘种假泽兰(*M. cordata*)^[10]等 5 种植物。

1.3 测定方法与数据处理

测定指标包括净光合(P_n)、呼吸(R)、气孔导度(g_s)、蒸腾(Tr)、羧化效率(CE)、最大表观量子效率(ϕ)及水分利用效率(WUE)。使用 LI-6400 便携式光合测定系统进行测定(LiCor, USA)。以叶室处于黑暗中的气体交换速率为呼吸速率,净光合速率是指在饱和光强下($PAR > 1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)叶片的净光合速率。在测定叶片的选择上,选择尽量一致的叶片进行测定以保证测量目的的实现。如:嫩叶、老叶和成叶的选择上,以茎顶端下数 2~3 个叶片为嫩叶;而同一茎上从下面数第 3~4 个叶片为老叶,其间的叶片一般上数 8~9 个叶片为成叶;在进行匍匐枝与攀援枝对比研究、攀援高度的影响、阴生与阳生对比、叶片大小的影响、菟丝子防治影响、室内外生长的影响、以及与同一群落其它植物的差异研究时,全部选择成叶或者分别幼叶、成叶和老叶进行测定。测定时间选择在晴朗的天气进行,每一项指标重复至少 3 次,在调节 CO_2 吸收剂以及光照水平时,至少需要保证叶片充分适应 2~3min 之后进行红外线分析器(IRGA)匹配并采集数据。

羧化效率(Carboxylation efficiency, CE)是在饱和光强下,叶片净光合速率与胞间 CO_2 浓度(小于外界 CO_2 浓度条件下的胞间 CO_2 浓度 C_i ,一般是 $200 \sim 250 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)的线性相关直线的斜率(即: $P_n = CE \times C_i - R$)。

至少测定 3 个点(外界 CO_2 浓度, $180 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 保证测定准确。最大表观量子效率(ϕ)是在正常外界 CO_2 浓度下, 叶片光合速率与光合有效辐射($<100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 的线性相关斜率。水分利用效率(Water use efficiency, WUE) 计算为饱和净光合速率与蒸腾速率的比值。使用 $P_n = a(1 - e^{(-b \times PAR/a)}) - R$ (a, b 和 R 是拟合系数, 其生物学意义分别为 a : 最大光合速率, b : 光响应曲线初始斜率, R : 呼吸速率) 对光响应曲线进行拟处理。光补偿点(Light compensation point, LCP) 为净光合为 0 时的光照值。光饱和点(Light saturation point, LSP) 为光合速率达到最大光合速率 90% 时的光照, 采用以上拟和公式进行计算。光响应曲线的非线性拟和及差异检验的单因素方差分析(ANOVA) 是用统计软件 SPSS11.5 和 Origin 7.5 来完成。

2 结果与讨论

2.1 同一茎杆上不同叶位叶片气体交换特性的差异

同一茎杆上生长的叶片数差距很大, 可以达到 23 片甚至更多, 以测定的具有 23 对叶片的茎来看, 光合能力相差显著, 最小的仅有 $2.0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而最大的可以达到 $11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而且气孔导度与叶片光合的变化趋势相似(图 1a)。对于同一茎不同叶片的光合能力研究, 温达志等对同一茎上 5~6 个叶片的结果发现呈现线性下降的趋势^[4], 本研究结果发现第 9~10 个叶片之后的光合和气孔导度随叶片的增多多呈下降趋势, 而前面的叶片则呈现出相反的增长趋势(图 1a)。同一茎干上的叶片水分利用效率(WUE) 与净光合的相关显著, 而与蒸腾速率的相关关系未达到统计学显著水平(图 1b)。说明薇甘菊的水分利用效率主要决定于叶片的光合速率, 而蒸腾量的多少起到相对较小的作用。对比薇甘菊与近缘种假泽兰的光合特性也发现, 薇甘菊的 WUE 和 N 利用效率都远高于对照种, 而其产生原因归结于薇甘菊高 WUE 主要受光合速率影响^[10], 这与本研究结果一致。

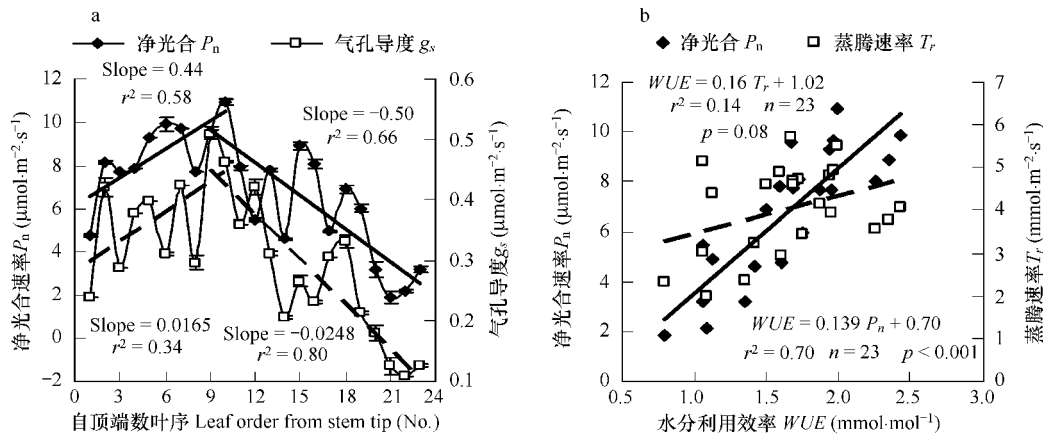


图 1 同一茎杆上不同叶片光合和气孔导度的差异(叶序是指从上往下数)(a)和水分利用效率 WUE 与光合和蒸腾的关系(b)

Fig. 1 Photosynthetic and g_s difference of leaves on one the same stem (leaf order is from upper to lower) (a) and the relation between water use efficiency (WUE) and photosynthetic and transpiration rates (b)

2.2 攀援枝与匍匐枝叶片气体交换特性的差异

薇甘菊具有很强的攀援能力, 取没有外界支撑物时为对照匍匐薇甘菊, 对比研究攀援薇甘菊的生理特性差异发现, 其气体交换特性差异明显, 且成熟叶片、嫩叶和老叶的表现一致: 匍匐枝叶片 P_n , g_s 和 T_r 分别是攀援薇甘菊的 2~3 倍; 匍匐薇甘菊的 CE 较攀援薇甘菊高 20%~200%; 但是 ϕ 和 WUE 差异不明显(表 1)。需要指出的是, 本实验所测定点位于东莞大岭山林场路边阳生生境, 测定期间光照达到 510 ($SD = 56$) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。而攀援高度最高只能达到 2 m 左右的矮小灌木或者木质化草本植物。

2.3 攀援高度对叶片气体交换特性的差异

表 2 列出了林内不同攀援高度对薇甘菊气体交换影响的数据, 距离地面 1~6 m 间的叶片, 其呼吸速率在 $1.0 \sim 1.34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 净光合速率在 $1.13 \sim 2.69 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间(表 2)。 P_n 与高度存在弱正相关性($P_n = 0.2296 H + 1.1414$, $r^2 = 0.54$, $n = 6$, $p = 0.09$), ϕ 与高度也存在正相关性($\phi = 0.0095 H +$

0.041, $r^2 = 0.67$, $n=6$, $p=0.05$), 而 g_s 、 Tr 与高度存在更高的正相关 ($r^2 > 0.71$, $p = 0.03$)。可见, 随攀援高度增加, 水分供应并未受到限制。Ryan 等提出了水分限制学说 (Hydraulic limitation hypothesis), 即随着个体增高往往伴随着以蒸腾速率、气孔导度显著降低为代表的水分限制, 进而由于水分供应影响个体生长高度^[11,12]。所调查的大岭山地区薇甘菊的高度往往仅能够攀援到树冠中部 6~10m 左右, 进一步攀援到树冠顶部 (12~15m) 的情况少见。表 2 的结果说明, 薇甘菊水分运输系统强大, 并没有随着高度增长水分供应能力下降的趋势, 因此, 当地薇甘菊没有进一步危害树冠层的原因并不是受到水分供应的限制。

表 1 攀援枝与匍匐枝叶片不同着生年龄在生长期内的气体交换差异

Table 1 Gas exchange characteristics of leaves grown at decumbent stems and climbing stems

叶龄 Leaf age	匍匐薇甘菊 Decumbent <i>M. micrantha</i>						
	R	P_n	g_s	Tr	CE	ϕ	WUE
幼叶 Young	4.46 (0.07)	9.30 (0.07)	0.52 (0.01)	7.01 (0.36)	0.044 (0.01)	0.066 (0.02)	1.33 (0.15)
成叶 Adult	1.77 (0.07)	11.7 (0.46)	0.47 (0.02)	6.41 (0.23)	0.053 (0.01)	0.061 (0.004)	1.83 (0.21)
老叶 Old	1.22 (0.22)	3.75 (0.31)	0.18 (0.01)	3.52 (0.35)	0.018 (0.005)	0.110 (0.014)	1.07 (0.12)
叶龄	攀援薇甘菊 Climber <i>M. micrantha</i>						
	R	P_n	g_s	Tr	CE	ϕ	WUE
幼叶 Young	4.68 (0.46)	3.07 (0.69)	0.15 (0.05)	3.02 (0.13)	0.022 (0.009)	0.040 (0.007)	1.02 (0.15)
成叶 Adult	1.56 (0.30)	6.77 (0.16)	0.20 (0.02)	3.60 (0.23)	0.037 (0.01)	0.074 (0.017)	1.88 (0.21)
老叶 Old	1.38 (1.01)	1.81 (0.15)	0.06 (0.01)	1.46 (0.21)	0.015 (0.005)	0.042 (0.015)	1.24 (0.18)

R : 呼吸速率 Respiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); P_n : 净光合速率 Net photosynthetic capacity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); g_s : 气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Tr : 蒸腾速率 Transpiration rate; CE : 羧化效率 Carboxylation efficiency ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); ϕ : 最大表观量子效率 maximum apparent quantum yield ($\text{mol photon} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$); WUE : 水分利用效率 water use efficiency ($\text{mmol} \cdot \text{CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)

东莞大岭山林内的光照 82.4 ($SD = 49.4$) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 仅相当于表 1 所测定地点的 1/6。测定结果显示, 光合速率明显低于表 1 所测定的结果。对于表 2 的结果, 需要指出两点。其一, 并不与表 1 数据矛盾。在光照充足的情况下, 攀援薇甘菊的主要受限制因素是水分供应, 匍匐薇甘菊各个茎间都能够长出不定根从土壤中吸收水分 (调查数据发现 90% 以上的匍匐薇甘菊茎间有不定根, 远高于攀援薇甘菊), 显著增强其光合能力, 即 P_n 和 CE 。而在阴生的林下 (表 2), 攀援薇甘菊的受限制因素是光照条件, 所以随着攀援高度升高, 光照条件改善, 光合能力包括 P_n 和 ϕ 都有显著提高。

表 2 攀援高度对薇甘菊气体交换的影响

Table 2 Influence of climbing height on the leaf gas exchanges of *M. micrantha*

高度 Height (m)	R	P_n	g_s	Tr	ϕ
6	1.00(0.07)	2.69(0.12)	0.098(0.02)	1.89(0.23)	0.096(0.01)
5	1.02(0.07)	2.48(0.15)	0.090(0.01)	1.74(0.15)	0.103(0.01)
4	1.34(0.10)	1.86(0.07)	0.080(0.02)	1.47(0.02)	0.076(0.03)
3	1.25(0.06)	1.13(0.15)	0.091(0.01)	1.68(0.11)	0.054(0.01)
2	1.16(0.10)	2.02(0.12)	0.075(0.01)	1.48(0.02)	0.050(0.01)
1	1.04(0.2)	1.50(0.17)	0.071(0.006)	1.42(0.02)	0.066(0.02)

参数缩写所代表的指标同表 1 Abbreviations of the parameters are the same to Table 1

2.4 野外阳生生境和阴生生境对气体交换的影响

为了进一步验证生境光照对光合的影响, 以林外空地 (阳生) 和林内 (阴生) 生长的、叶片生长高度一致的薇甘菊为对照进行测定发现, 阳生生境下 P_n 、 R 、 g_s 和 Tr 等指标可以达到对应阴生生境的 2~4 倍甚至更高 (表 3)。结合上一节攀援高度的结果, 可以看出, 光照环境是影响薇甘菊光合特性主要限制因子, 随着攀援高

度的上升,光照条件好转,导致了叶片光合等指标与高度成正比关系的出现(表2)。此研究结果与前人的室内控制实验结果一致。如,廖飞勇和何平的研究结果发现,低光照环境严重影响包括 PSI 和 PSII 在内的光合系统功能的形成,进而影响了薇甘菊的生长^[13]。温达志等的研究结果认为尽管薇甘菊属于阳性植物,而且能够调节光合能力以便适应低光照^[4]。

表3 阳生生境和阴生生境对薇甘菊叶片光合的影响

Table 3 The effect of sunny and shade environment on the photosynthesis of *M. micrantha*

生境 Site	R	P_n	g_s	T_r	CE	ϕ	LCP	LSP
阴生 Shade	0.762(0.12)	2.92(0.90)	0.091(0.011)	2.78(0.31)	0.014(0.005)	0.046(0.017)	11.0(5.2)	317(35)
阳生 Sunny	4.01(0.41)	12.89(0.94)	0.239(0.021)	5.12(0.34)	0.0738(0.015)	0.086(0.008)	29.0(4.5)	515(55)

LCP:光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$); LSP: 光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$); 其它参数缩写所代表的指标同表1 Other abbreviations of the parameter are the same to Table 1

2.5 不同生境、不同叶片着生年龄对气体交换的影响

薇甘菊嫩叶、成叶和老叶光合能力表现出明显的差异(表4)。平均来看,成叶的 P_n 、CE、 T_r 、 ϕ 高于嫩叶相应值 13% ~ 32%, 而 R 和 g_s 的差异不大,在 -5% 至 8% 之内;老叶的各指标明显低于嫩叶,更低于成叶,如

表4 不同样地内嫩叶、成叶和老叶气体交换特性的差异

Table 4 Differences in gas exchange between young, adult and old leaves of plants growing in different plots

样地 Plot		R	P_n	g_s	T_r	CE	ϕ
嫩叶 Young leaves							
林下	东莞大岭山清除地 ^①	3.87(0.11)	2.25(0.15)	0.11(0.02)	2.31(0.12)	0.015(0.01)	0.061(0.003)
In forest	珠海板障山林内 ^②	1.25(0.12)	2.98(0.25)	0.19(0.05)	2.45(0.21)	-	-
	珠海山上排水沟 ^③	2.49(0.10)	5.26(1.03)	0.28(0.03)	6.08(0.87)	0.025(0.01)	0.068(0.012)
林间空地	珠海石溪-溪水中 ^④	2.89(0.12)	4.80(0.51)	0.17(0.01)	3.44(0.25)	0.023(0.01)	0.029(0.006)
Glade	珠海石溪林内空地 ^⑤	1.38(0.12)	6.48(0.62)	0.21(0.01)	2.79(0.05)	0.028(0.01)	0.055(0.006)
林缘(外)	珠海海明废弃地 ^⑥	2.96(0.21)	18.50(0.42)	0.48(0.04)	8.88(0.52)	0.095(0.02)	0.076(0.007)
Forest edge	珠海板樟山路边 ^⑦	1.74(0.07)	6.92(0.09)	0.34(0.01)	3.87(0.16)	0.030(0.01)	0.045(0.005)
	深圳红树东方湿地 ^⑧	3.72(0.21)	5.30(0.31)	0.22(0.05)	3.13(0.21)	0.030(0.01)	0.031(0.002)
平均值 Mean value		2.54(1.00)	6.56(5.07)	0.25(0.12)	4.12(2.12)	0.035(0.03)	0.052(0.018)
成叶 Adult leaves							
林下	东莞大岭山清除地 ^①	1.73(0.16)	2.68(0.29)	0.09(0.01)	1.80(0.09)	0.015(0.01)	0.086(0.008)
In forest	珠海板障山林内 ^②	0.76(0.12)	2.92(0.89)	0.09(0.01)	2.78(0.31)	0.014(0.01)	0.046(0.017)
	珠海山上排水沟 ^③	1.29(0.19)	6.22(0.28)	0.26(0.01)	5.51(0.19)	0.028(0.01)	0.055(0.002)
林间空地	珠海石溪-溪水中 ^④	4.22(0.17)	12.64(0.36)	0.50(0.06)	7.30(0.41)	0.062(0.01)	0.061(0.004)
Glade	珠海石溪林内空地 ^⑤	1.02(0.10)	6.78(0.24)	0.19(0.05)	2.75(0.05)	0.031(0.01)	0.067(0.004)
林缘(外)	珠海海明废弃地 ^⑥	5.38(0.09)	10.85(0.07)	0.31(0.06)	8.30(0.25)	0.058(0.02)	0.092(0.003)
Forest edge	珠海板樟山路边 ^⑦	1.56(0.09)	9.45(0.74)	0.29(0.02)	3.94(0.15)	0.043(0.01)	0.051(0.004)
	深圳红树东方湿地 ^⑧	3.64(0.42)	19.12(1.13)	0.58(0.02)	7.07(0.18)	0.094(0.02)	0.054(0.002)
平均值 Mean value		2.45(1.72)	8.83(5.46)	0.29(0.18)	4.64(2.50)	0.044(0.03)	0.064(0.017)
老叶 Old leaves							
林下 In forest	东莞大岭山清除地 ^①	1.52(0.02)	0.72(0.19)	0.04(0)	0.86(0.06)	0.007(.006)	0.082(0.017)
林间空地	珠海山上排水沟 ^③	1.17(0.11)	5.29(0.30)	0.12(0.01)	3.20(0.19)	0.036(0.01)	0.065(0.008)
	珠海石溪-溪水中 ^④	2.79(0.02)	7.35(0.26)	0.16(0.01)	4.06(0.19)	0.042(0.01)	0.067(0.003)
Glade	珠海石溪林内空地 ^⑤	0.62(0.07)	6.41(0.45)	0.26(0.01)	3.65(0.18)	0.027(0.01)	0.056(0.005)
林缘(外)	珠海海明废弃地 ^⑥	5.07(0.03)	10.25(0.07)	0.34(0.03)	8.77(0.74)	0.050(0.02)	0.087(0.005)
Forest edge	珠海板樟山路边 ^⑦	0.24(0.10)	3.02(1.16)	0.11(0)	2.00(0.11)	0.012(0.01)	0.016(0.008)
	深圳红树东方湿地 ^⑧	2.01(0.16)	2.07(0.25)	0.07(0.01)	1.88(0.09)	0.020(0.01)	0.051(0.009)
平均值 Mean value		1.89(1.66)	5.01(3.31)	0.157(0.11)	3.49(2.58)	0.028(0.02)	0.061(0.023)

①: Clear-up site of *M. micrantha* at the Dalingshan of Dongguan; ②: Under forest at Banzhangshan park in Zhuhai City; ③: Beside the cement barrel-drain at the hill in Zhuhai city; ④: In the rivulet at Shixi in Zhuhai City; ⑤: in the gap of forest at Shixi in Zhuhai City; ⑥: Abandoned land beside Haiming kindergarten in Zhuhai City; ⑦: Roadside at Banzhangshan park in Zhuhai City; ⑧: Marsh besides the Hongshu-Dongfang village in Shenzhen City

老叶 R 和 P_n 仅相当于嫩叶的 75% 和 78%, g_s 和 CE 分别相当于 71% 和 77%。生境的差异也对薇甘菊气体交换特性具有重要影响(表 4)。其中嫩叶、成叶和老叶 P_n 的差异分别可以达到 8 倍, 7 倍和 14 倍, 显示其光合可塑性很强。其它指标有类似的差异。

植物叶片一般通过两种方式来最大化其光合能力。其一是对环境存在忍耐性, 即不论环境如何变化其光合能力保持在一定的水平, 这一类型主要表现在肉质茎或叶片的植物。其二是对外界环境变化快速反馈类型, 即争取在最适应环境条件下最快速的固定碳, 而在不适应环境下关闭气孔停止光合以保全自己。薇甘菊属于后者。这种光合相关指标的可塑性可能对于其快速入侵具有积极意义。此外, 林下的各项光合指标多低于林间空地, 林间空地多低于林缘(外)样地。可见, 尽管薇甘菊的入侵往往给林分造成很大的破坏, 但林相齐整、结构合理的林分往往对显著降低薇甘菊光合能力, 进而减少其所造成的危害。因此, 可以通过林相和林分结构改造的方法来实现薇甘菊的生物防治。这种光合生理学的特点是目前已经报到的生态控制方法, 如人工群落改造技术及乡土树种幌伞枫(*Hetero panax*)的种植等^[2,14]的一个可能生理学机制。

2.6 叶片大小与气体交换的关系

与近缘种假泽兰相比, 薇甘菊叶片宽度和长度的变化范围更大^[2]。本研究发现, 即使是同一生境内, 薇甘菊具有大小差异很大的叶片系统, 珠海石溪最小的叶片仅 11.9cm^2 , 而最大的高达 57.1cm^2 。 CE 和 P_n 与叶片大小显著相关, 但 Tr 和 g_s 不存在显著相关性, 这种水分蒸腾不变而羧化能力 CE 提高所导致的 P_n 提高, 使得叶片越大, 其 WUE 越高 ($r^2 = 0.6184, p = 0.012$) (表 5)。把所测定的所有叶片分成两组: 叶面积 $> 35\text{cm}^2$ 和 $< 35\text{cm}^2$, 对数据拟合的曲线分别为: 叶面积 $> 35\text{cm}^2$ ($P_n = 18.4 \times (1 - e^{(-0.055 \times PAR/18.4)}) - 2.49, r^2 = 0.92; n = 156, p < 0.001$); 叶面积 $< 35\text{cm}^2$ ($P_n = 10.9 \times (1 - e^{(-0.056 \times PAR/10.9)}) - 1.84, r^2 = 0.85; n = 104, p < 0.001$)。

2.7 菟丝子防治对光合能力影响

如何使用生物防治的方法来控制薇甘菊的入侵一直是薇甘菊研究的一个重点^[15]。表 6 是菟丝子寄生的薇甘菊(菟丝子防治)和没有寄生的薇甘菊(对照)的比较结果。当菟丝子寄生后, 薇甘菊 R 显著提高 29%, 而 P_n 降低 35%, CE 降低 36%, WUE 降低了 39%, 而其它指标变化不大, 这些光合指标的变化可能是使用菟丝子控制薇甘菊的光合生理原因。

表 6 田野菟丝子(*Cuscuta campestris*)防治对薇甘菊光合特性的影响

Table 6 Influences on photosynthetic characteristics of *M. micrantha* from the biological control by *Cuscuta campestris*

处理 Treatment	R	P_n	g_s	Tr	CE	ϕ	WUE
菟丝子防治 Biological control by <i>C. campestris</i>	6.24(1.26)	15.13(1.10)	0.68(0.07)	10.5(0.57)	0.077(0.02)	0.062(0.003)	1.44(0.22)
对照 Control	4.88(0.85)	23.13(1.33)	0.75(0.04)	9.7(0.27)	0.121(0.05)	0.050(0.005)	2.38(0.25)

2.8 室内培养植株与野外生长植株光合能力的差异

室内控制薇甘菊实验的光合速率往往较低^[16], 综合于 2003 年 8 月~9 月间在广东深圳、珠海和东莞测定的大量光响应曲线数据(1083)以及翌年 4~8 月份温室内培养测定的光响应曲线数据(358)进行拟合分析(野外: $P_n = 10.1 \times (1 - e^{(-0.04696 \times PAR/10.1)}) - 2.05, r^2 = 0.49; n = 1083, p < 0.0001$; 室内培养: $P_n = 6.6 \times (1 - e^{(-0.04646 \times PAR/6.6)}) - 1.08, r^2 = 0.48; n = 358, p < 0.0001$), 结果发现室内培养的薇甘菊最大光合速率(6.6)仅相

表 5 叶片大小(x)与呼吸、光合、气孔导度、蒸腾速率、羧化效率和表现最大量子效率(y)的关系

Table 5 Relations between leaf size(x) and R, P_n, g_s, CE and ϕ (y)

相关关系 Relations	相关系数 r^2 coefficient	显著性水平 p-level
R $y = 0.0444x + 0.6637$	$r^2 = 0.3962$	$p = 0.09$
P_n $y = 0.1862x + 6.6726$	$r^2 = 0.531$	$p = 0.025$
g_s $y = 0.0059x + 0.3654$	$r^2 = 0.1976$	$p > 0.10$
Tr $y = 0.0647x + 5.5886$	$r^2 = 0.3266$	$p = 0.10$
CE $y = 0.001x + 0.0265$	$r^2 = 0.5473$	$p = 0.022$
ϕ $y = 0.0001x + 0.0579$	$r^2 = 0.0571$	$p > 0.10$
WUE $y = 0.0099x + 1.3077$	$r^2 = 0.6184$	$p = 0.012$

当于野外(10.1)的65%,光响应曲线初始斜率相差不大(室内:0.04646;野外:0.04696),而呼吸速率室内(1.08)仅相当于野外(2.05)的53%。

2.9 营养生长季内叶片光合相关指标的频率分布

有关薇甘菊的光合速率已经有一些报道^[4,7,10,13,16],而综合水分交换和CO₂交换的报道并不多,特别是没有从统计学角度给出具体量化的范围,这不利于全面了解薇甘菊的气体交换特性。因此,综合以上所有关于P_n、R、g_s、Tr、CE和φ进行频率分析发现,所有测定指标均呈现正态分布或者偏正态分布(图2)。其中P_n集中分布区在2~10μmol·m⁻²·s⁻¹之间,占所测数据的70%;g_s的集中分布区在0.05~0.45mol·m⁻²·s⁻¹之间,占所测总数据的73%;Tr的集中分布区为1~5mmol·m⁻²·s⁻¹之间,占所测总数据的66%;CE数值分布于0.01~0.05mol·mol⁻¹之间的占所测定总数据量的64%;R的分布集中区域为中心(45%)在0.5~1.5μmol·m⁻²·s⁻¹之间,而在0.5~2.5μmol·m⁻²·s⁻¹之间的数据占所测总量的66%;φ的集中分布区在0.04~0.08mol·mol⁻¹之间,占所测数据总量的77%(图2)。

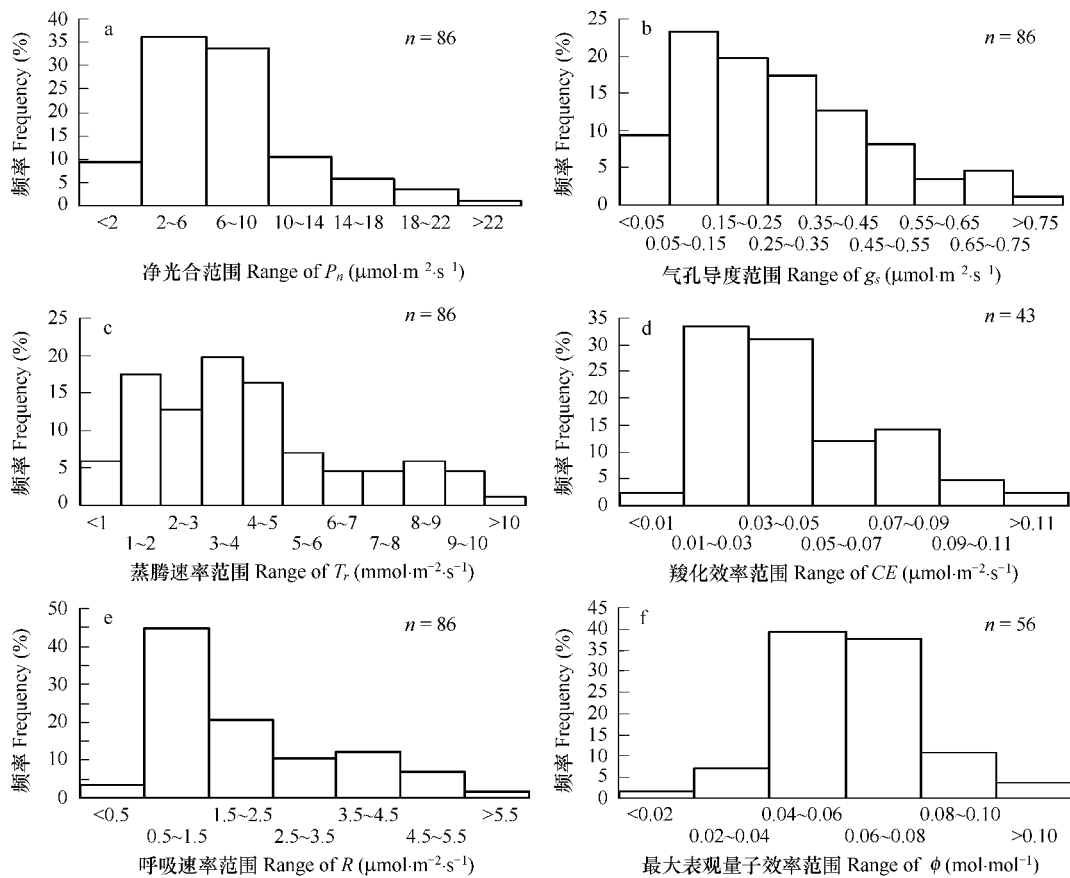


图2 叶片净光合速率(a)、气孔导度(b)、蒸腾速率(c)、羧化效率(d)、呼吸速率(e)和最大表观量子效率(f)的频率分布(所有以上测定数据)

Fig. 2 Frequency distribution of net photosynthetic capacity, P_n (a), stomatal conductance, g_s (b), transpiration rate, Tr (c), carboxylation efficiency, CE (d), leaf respiration, R (e) and maximum apparent quantum yield, ϕ (f) Data pooled from all above measurements

2.10 薇甘菊叶片光合与同一地区(群落)其它对照种的比较(营养生长季和生殖生长季)

薇甘菊所有的营养枝几乎都能够发育成能够产生花和种子的生殖枝,这导致其产生海量的种子。同一生境(深圳红树东方湿地)生殖生长季叶片的光合(6.5(SD = 1.6) μmol·m⁻²·s⁻¹)和呼吸(1.4(SD = 0.4) μmol·m⁻²·s⁻¹)仅相当于营养生长季光合(17.3(SD = 5.7) μmol·m⁻²·s⁻¹)和呼吸(4.3(SD = 1.6) μmol·m⁻²·s⁻¹)的1/3左右。生殖过程中需要大量的资源包括光合碳水化合物的供应,除营养生长期的储备碳水化合物外,

自身光合应该也参与了生殖过程的供应,已有研究表明非同化器官的光合作用具有重要的光合补充作用^[17],也可能对入侵植物种子的大量产生具有贡献^[18]。有关薇甘菊非同化器官,如茎^[20]、果和花等也具有相当高的光合能力^①,这可能是对生殖季节叶片光合能力不足的一种补充。

无论是在营养生长季或者是在生殖生长季,薇甘菊叶片光合能力与同一群落内的多种木本植物的平均值相当,明显低于草本植物平均值,稍低于藤本植物的平均值(图3)。目前对于入侵植物入侵的光合机理存在两种观点,其一是认为入侵植物光合能力显著高于对照种,如 Deng 等选择薇甘菊的一个近缘种假泽兰进行对比研究发现,薇甘菊光合速率、氮利用效率及水分利用效率都显著高于假泽兰^[10]。另一种观点认为,入侵植物的光合能力可能并不很高,但是其适应能力、光合产物的分配等可能更有利于入侵植物的快速生长。如温达志等对薇甘菊的研究也发现,薇甘菊光合速率并不比同一群落的其它植物高^[4]。祖元刚等^[19]及王文杰等^[18]对入侵植物紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)的研究发现,尽管紫茎泽兰的光合能力并不是特别高,但是其在水分高的样地具有“费水”而在干旱的生境具有“节水”的光合特性保证了其在有利生境的快速蔓延而在不利生境的保全自我。同样,对海南岛飞机草(*E. odoratum*)入侵的光合机制研究发现,其单位叶片光合速率并不比对照种明显高,但是其温度适应范围即保持最大光合能力的范围明显宽于对照种^②。本文对与第二种观点相同。

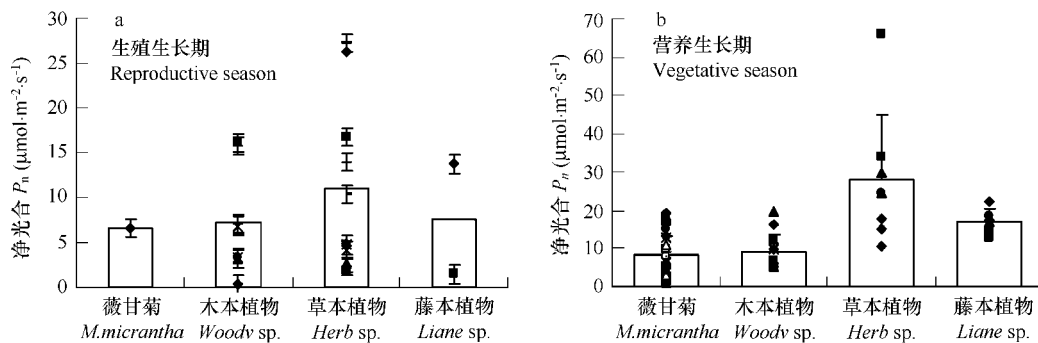


图3 薇甘菊生殖生长季(a)和营养生长期(b)光合能力与对照种的比较

Fig. 3 Photosynthetic comparison between *M. micrantha* and control species in reproductive season (a) and vegetative season (b)

a. 生殖生长期(冬季)与同一群落内其它物种的比较(数据为2005年12月深圳实际测定值); b. 营养生长期(夏季)与生长在同一地区对照种的光合能力比较,数据引自相关参考文献^[4-10] a. Photosynthetic comparison between *M. micrantha* and other species in the same community in reproductive season (Data were measured in Shenzhen on December 2005); b. Photosynthetic comparison between *M. micrantha* and other species in the same region in vegetative season. Data of control species were from references^[4-10]

2.11 不同生境下薇甘菊叶片对光合和水分利用效率的调控方式

尽管前面的讨论中也部分提到了薇甘菊光合作用和水分利用效率的控制方式,如2.1中说明了同一茎干上叶片水分利用效率主要受光合大小的影响,而2.5中对不同生境下薇甘菊光合主要受 CE 、其次 g_s 的影响进行了论述。但在一个更大的范围内的结果需要更多的数据进行讨论。因此,综合以上测定的野外、室内数据分析在不同生境下影响薇甘菊 P_n 和 WUE 的最主要因子(表7)。对于 P_n 来讲,相关性最大的是 CE ,其次是 g_s ,而 ϕ 与 P_n 不相关,说明,控制不同生境下薇甘菊光合作用具有相同的因素,即占最主要作用的是与酶活化能力相关的 CE ,其次是控制 CO_2 和水分进出叶片的气孔。对于 WUE 来讲,相关性最高的是 P_n ,而与 Tr 的相关性较弱,而气孔导度与水分利用效率不存在线性相关关系,说明影响薇甘菊 WUE 的主导因素是光合作用的高低,蒸腾作用所起到的作用相对较小,这与同一茎干上不同叶片的结果一致(图1,b)。气孔调节使得叶片保持在一个特定的水分利用效率水平上,即线性拟和的截距 $2.12 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (表7)。

① 张衷华. 2006. 林业有害植物薇甘菊入侵特性的研究. 东北林业大学硕士学位论文,73

② 陈华峰. 2006. 林业有害植物飞机草入侵的生态机理研究. 东北林业大学硕士学位论文,92

表 7 光合和水分利用效率与几个生理指标的相关关系

Table 7 Correlations between P_n , WUE and several other physiological parameters

自变量 Y	因变量 X	相关关系式 Equation	相关系数 r^2	样本数 Samples	显著性水平 P-level
光合 P_n	气孔导度 g_s	$y = 19.54x + 1.9402$	0.6224	86	<0.0001
	羧化效率 CE	$y = 203.48x + 0.0102$	0.966	43	<0.0001
	最大表观量子效率 ϕ	$y = -14.276x + 5.9526$	0.009	56	0.49
水分利用效率	光合 P_n	$y = 0.0641x + 1.0943$	0.4616	86	<0.0001
WUE	蒸腾速率 Tr	$y = 0.0637x + 1.2976$	0.1196	86	0.0011
	气孔导度 g_s	$y = -0.9408x + 2.1215$	0.032	86	0.10

数据来源,与图 2 数据相同 Data is the same to those in Fig. 2

3 结论

叶片光合作用是所有植物累积生物量的途径。薇甘菊以其快速生长而危害生态系统健康而闻名。通过野外测定、室内培养测定以及调阅相关的文献,本文对薇甘菊的气体交换进行了较为系统的研究,认为薇甘菊光合叶片光合速率具有很大的可塑性,即不同生境、不同年龄、不同生长状态条件下叶片光合能力变化很大。对比薇甘菊与同一地区(群落)其它对照种,薇甘菊营养生长季和生殖生长季与当地的木本植物光合平均值相当,但稍低于其它藤本植物,而远低于草本植物的平均值,说明薇甘菊保持强的入侵能力并非依靠单位叶片的光合能力,而是其它因素,如上述不同生境下的光合可塑性等。叶片光合作用最主要的调控因素是羧化效率,其次是气孔导度。 CO_2 和水分交换是植物生长和发育的基础,对薇甘菊的气体交换特性的以上研究可能有助于理解其入侵过程及生物防治方法。

References:

- [1] Zhong X Q, Huang Z, Si H, *et al.* Analysis of ecological-economic loss caused by weed *Mikania micrantha* on Neilingding Island, Shenzhen, China. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2004, 12(2):167—170.
- [2] Wang B S, Wang Y J, Liao W B, *et al.* The invasion ecology and management of alien weed *Mikania micrantha* H. B. K. Beijing: Science Press, 2004. 239.
- [3] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, *et al.* Dynamic Analysis and Diversity of Plant Life Cycle Forms. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11):1811—1818.
- [4] Wen D Z, Ye W H, Feng H L, *et al.* Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, 8(2):139—146.
- [5] Ding X Q, Hu Y J, Wang R K. A study on the diurnal variation characteristics of net photosynthesis rate and transpiration rate of three species of turfgrasses. *Pratacultural Science*, 2001, 18(2):62—66.
- [6] Zhu J Y, Ye Y C, Liu S S, *et al.* Preliminary study on the photosynthetic rate and transpiration efficiency of two acacia species introduced from Australia. *Forestry Science and Technology of Guangdong Province*, 2001, 17(3):28—32.
- [7] Deng X, Ye W H, Yang Q H, *et al.* Comparative analyses of photosynthetic parameters in response curves of *Carica papaya* Linn. grown under uncovered field and network conditions. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2004, 43(2):91—94.
- [8] Zeng X P, Zhao P, Peng S L, *et al.* The photosynthetic characteristics of five woody legume plants. *Journal of Plant Ecology*, 1997, 1(6):539—544.
- [9] Wu Y Q, Hu Y J. Researches on photosynthetic characteristics of exotic plants *Wedelia trilobata*, *Pharbitis nil* and *Ipomoea cairica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10):2334—2339.
- [10] 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. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 2004, 45(3):213—220.
- [11] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 1997, 47(4):235—242.
- [12] Ryan M G, Phillips N & Bond B J. Hydraulic limitation hypothesis revisited. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(3):367—381.
- [13] Liao F Y & He P. The Influence of different light intensities on the photosynthetic characteristic of *Mikania micrantha* kunth. *Journal of Central South Forestry University*, 2002, 22(4):36—39.
- [14] Li X C, Yin Z Y, He L P. The effect of intervening artificially *Mikania micrantha* population. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2003, 23(3):214—218.

- [15] Deng X, Feng H L, Ye W H, *et al.* A study on the control of exotic weed *Mikania micrantha* by using parasitic *Cuscuta campestris*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2003, 11(2):117–122.
- [16] Yang F J, Zhang Z H, Wang W J, *et al.* The effect of water stress on the growth yield of invasion plants of *Mikania micrantha* seedlings. *Chinese Bulletin of Botany*, 22(6):673–679.
- [17] Aschan G, Pfan H. Non-foliar photosynthesis — a strategy of additional carbon acquisition. *Flora*, 2003, 198(2):81–97.
- [18] Wang W J, Zu Y G, Feng Q H, *et al.* CO₂ exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8):1898–1907.
- [19] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, *et al.* Stomatal regulation on the gas exchange of *Eupatorium adenophorum*: implication on its invasive ability. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(3):25–35.
- [20] Zu Y G, Zhang Z H, Wang W J, *et al.* Different characteristics of photosynthesis in stems and leaves of *Mikania micranth*. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(6):998–1004.

参考文献:

- [1] 钟晓青, 黄卓, 司寰, 等. 深圳内伶仃岛薇甘菊危害的生态经济损失分析. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(2):167–170.
- [2] 王伯荪, 王勇军, 廖文波, 等. 外来杂草薇甘菊的入侵生态及其治理. 北京: 科学出版社, 2004. 239.
- [3] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 等. 植物生活史型的多样性及动态分析. *生态学报*, 2002, 22(11):1811–1818.
- [4] 温达志, 叶万辉, 冯惠玲, 等. 外来入侵杂草薇甘菊及其伴生种基本光合特性的比较. *热带亚热带植物学报*, 2000, 8(2):139–146.
- [5] 丁小球, 胡玉佳, 王榕楷. 三种草坪草净光合速率和蒸腾速率的日变化特点研究. *草业科学*, 2001, 18(2):62–66.
- [6] 朱剑云, 叶永昌, 刘颂颂, 等. 从澳大利亚引进的两种相思植物光合速率和蒸腾效率的初步研究. *广东林业科技*, 2001, 17(3):28–32.
- [7] 邓雄, 叶万辉, 杨期和, 等. 露地栽培和网室栽培模式下木瓜的光合响应曲线参数比较. *中山大学学报(自然科学版)*, 2004, 43(2):91–94.
- [8] 曾小平, 赵平, 彭少麟, 等. 5种木本豆科植物的光合特性研究. *植物生态学报*, 1997, 21(6):539–544.
- [9] 吴彦琼, 胡玉佳. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性. *生态学报*, 2004, 24(10):2334–2339.
- [13] 廖飞勇, 何平. 不同照度对薇甘菊光合性状的影响. *中南林学院学报*, 2002, 22(4):36–39.
- [14] 李小川, 殷作云, 何立平, 等. 人为干预群落对薇甘菊的影响. *福建林学院学报*, 2003, 23(3):214–218.
- [15] 邓雄, 冯惠玲, 叶万辉, 等. 寄生植物菟丝子防治外来种薇甘菊的研究初探. *热带亚热带植物学报*, 2003, 11(2):117–122.
- [16] 杨逢建, 张衷华, 王文杰, 等. 水分胁迫对入侵植物薇甘菊幼苗生长的影响. *植物学通报*, 2005, 22(6):673–679.
- [18] 王文杰, 祖元刚, 孟庆焕, 等. 紫茎泽兰的 CO₂ 交换特性. *生态学报*, 2005, 25(8):1898–1907.
- [19] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 等. 紫茎泽兰叶片气体交换的气孔调节特性: 对其入侵能力的意义. *林业科学*, 2005, 41(3):25–35.
- [20] 祖元刚, 张衷华, 王文杰, 等. 薇甘菊叶和茎的光合特性. *植物生态学报*, 2006, 30(6):998–1004.