

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

胡朝臣^{1,2} 刘学炎^{1,3*} 类延宝⁴ 谭运洪⁵ 张鹏¹ 董玉平³ 刘丛强^{1,3}

¹中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550081; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³天津大学表层地球系统科学研究院, 天津 300072; ⁴中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041; ⁵中国科学院西双版纳热带植物园, 云南西双版纳 666303

摘要 诊断外来植物和本地种的资源利用方式是入侵生态学研究热点问题。叶片氮(N)、磷(P)含量和化学计量特征可以反映受侵地区植物的N、P吸收能力和限制状况, 为把握外来植物的入侵能力、为本地植物共存或消失的机制提供基础科学依据。该研究以我国西南地区典型外来入侵植物(飞机草(*Chromolaena odorata*)、紫茎泽兰(又叫破坏草, *Ageratina adenophora*))及其共存的本地植物为对象, 探讨不同入侵条件下入侵种及其共存的本地植物的N、P利用策略。在云南西双版纳孔明山研究区, 调查了无入侵条件下和飞机草与紫茎泽兰的不同入侵程度(按入侵种生物量比例划分)下的物种数量和生物量, 分析了主要植物的叶片N、P含量和N:P值。结果显示: 尽管群落地上生物量随飞机草和紫茎泽兰入侵程度增加而增加, 但本地植物物种数随飞机草和紫茎泽兰入侵程度增加而显著减少。飞机草与紫茎泽兰的叶片N、P平均含量无显著差异, 但均显著高于无入侵条件下的本地植物以及与其共存的本地植物。两种入侵植物的N、P含量均随它们所占样方总生物量的比例增大而升高, 本地植物N含量也有相似的变化趋势。当对比入侵和无入侵两类样方的同种植物N、P和N:P变化时发现多数本地种叶片P含量呈降低趋势, N含量和N:P呈升高趋势。根据叶片N、P绝对含量和N:P值及其随入侵的变化规律, 推测入侵可能提高了植物的N可利用性, 但本地植物仍然受N限制; 入侵植物N:P值总体小于10与其具有相对于N吸收的较高的P吸收能力有关。该研究揭示了西南典型外来入侵植物具有较强的N、P吸收富集能力。

关键词 植物入侵; 氮磷比; 生态化学计量学; 紫茎泽兰; 飞机草

引用格式: 胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 谭运洪, 张鹏, 董玉平, 刘丛强 (2016). 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. 植物生态学报, 40, 1145–1153. doi: 10.17521/cjpe.2016.0052

Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of alien invasive plants and co-occurring natives in Xishuangbanna

HU Chao-Chen^{1,2}, LIU Xue-Yan^{1,3*}, LEI Yan-Bao⁴, TAN Yun-Hong⁵, ZHANG Peng¹, DONG Yu-Ping³, and LIU Cong-Qiang^{1,3}

¹State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³Institute of Surface-Earth System Science, Tianjin University, Tianjin 300072, China; ⁴Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; and ⁵Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Xishuangbanna, Yunnan 666303, China

Abstract

Aims How alien invasive plants and co-occurring native plants utilize nutrients is one of major issues in invasion ecology. Foliar nitrogen (N) and phosphorus (P) contents and stoichiometry can elucidate the uptake ability and limitation status of nutrients in plants, which provides basic knowledge for understanding the invading ability and co-occurrence or disappearance of plants.

Methods Based on typical alien invasive plants (*Chromolaena odorata*, *Ageratina adenophora*) and native plants in southwestern China, this study focused on strategies of N and P utilization among invasive plants and native plants under different invasion conditions. The species compositions, aboveground biomass, leaf N and P contents and leaf N:P were investigated for plants in plots with no invasion and with different invasion extents (estimated by the plot-based percentage of invaders' biomass in total community) at Mt. Kongming in Xishuangbanna region, Yunnan Province, China.

Important findings The species number decreased significantly with the invasion extent of both *C. odorata* and

收稿日期Received: 2016-01-29 接受日期Accepted: 2016-05-12

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: liuxueyan@tju.edu.cn)

A. adenophora, although the aboveground biomass was greatly enhanced. Leaf N and P contents did not differ between the two studied invaders, but they showed significantly higher N and P levels than both co-occurring and only native species ($p < 0.05$). Besides, leaf N and P contents of invaders increased with the invasion extent, and leaf N of native plants also showed an increasing trend with the invasion extent. When the influence of invasion was checked for the same species, leaf P contents decreased, whereas leaf N and N:P increased for most native plants under invasion. Based on the absolute foliar N and P contents, N:P values, we inferred that native plants were still limited by N, although N availability might be enhanced by invasion. Both invasive plants had leaf N:P values lower than 10, suggesting a higher P uptake relative to N uptake. All above results highlighted a higher N and P uptake of typical alien invasive plants in southwestern China.

Key words plant invasion; nitrogen:phosphorus; ecological stoichiometry; *Chromolaena odorata*; *Ageratina adenophora*

Citation: Hu CC, Liu XY, Lei YB, Tan YH, Zhang P, Dong YP, Liu CQ (2016). Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of alien invasive plants and co-occurring natives in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1145–1153. doi: 10.17521/cjpe.2016.0052

外来植物入侵导致被入侵生态系统的生物多样性丢失, 改变被入侵生态系统的物理和生态过程, 是当前全球生态环境变化的重要组成部分(Hooper & Vitousek, 1997; 马克平和钱迎倩, 1998)。外来植物侵占本地植物的生境资源(万方浩等, 2002), 致使本地植物多样性和生产力减少甚至消失, 严重影响生态系统的结构和功能(鞠瑞亭等, 2012)。外来植物与本地种的资源利用特征是研究外来植物入侵能力和物种共存、消失机制的重要信息。外来植物的入侵机制往往因种和入侵生境而异, 但入侵植物自身的营养资源利用特征和入侵特性(如光合作用能力、生长速率)是成功入侵和加剧入侵程度的关键(丁建清, 2002; 万方浩等, 2002; Feng, 2008)。因此, 不同入侵条件下外来种和与其共存本地植物的营养元素利用策略是入侵生态学的重要研究内容(Feng *et al.*, 2009)。

氮(N)、磷(P)是影响植物生长的重要营养元素, 也是生态系统生产力的主要限制因子(Elser *et al.*, 2007; Vitousek *et al.*, 2010; Lü *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2015)。植物叶片N、P含量能够反映植物、土壤的营养状况、种间竞争性吸收、储存能力, N、P化学计量关系能够反映植物受N、P限制的状况(Elser *et al.*, 2007)。目前, 叶片N、P含量和化学计量特征已被用于解释入侵生态系统植物营养元素的分配策略(王满莲和冯玉龙, 2005), 探讨外来植物与入侵地土壤N、P有效性的联系(陆建忠等, 2005; 于兴军等, 2005)。另外, 也有研究涉及入侵植物叶片N、P含量及N:P值的生境异质性(屠臣阳等, 2013)和季节性变化规律(Wang *et al.*, 2015)、入侵种化学计量特征和

生物量变化对生态系统C、N、P循环的调控作用(Christian & Willson, 1999)、外来植物入侵与全球变化因子(如模拟增温、降水减少等)(Liao *et al.*, 2008)和土壤N、P可利用性变化(包括自然和模拟的N沉降, P添加等)的相互关系(Li *et al.*, 2006; Niu *et al.*, 2007)。这些研究对利用N、P化学计量学方法理解植物种群间的生态关系提供了重要的见解。然而, 对自然条件下不同入侵程度外来入侵植物及其共存种的N、P利用特征研究还不够, 需要更详细的原位研究, 才能准确地理解决定入侵程度和本地植物留存的生物学机制(Feng *et al.*, 2009)。

飞机草(*Chromolaena odorata*)和紫茎泽兰(又叫破坏草, *Ageratina adenophora*)原产于中美洲, 是菊科多年生草本植物或亚灌木, 自20世纪40年代从我国云南西双版纳入侵以来, 已经成为我国危害最严重的外来入侵植物(万方浩等, 2002)。它们具有明显的先锋植物特性, 土壤种子库持久, 极易形成单优群落。已发现紫茎泽兰具有对资源养分的强吸收能力, 而且还能活化土壤养分(牛红榜等, 2007; 蒋智林等, 2008)。而将N更多地分配到叶片光合机构, 并和防御系统间进行权衡是紫茎泽兰的一个重要入侵策略(Feng *et al.*, 2009; Lei *et al.*, 2011)。此外, 化感作用也被认为是紫茎泽兰在与土著植物种群竞争中获得优势的策略之一(Niu *et al.*, 2007; Zheng *et al.*, 2014)。然而, 除了对紫茎泽兰的同质园实验, 对自然条件下紫茎泽兰、飞机草相对于本地植物的N、P吸收能力, 以及在不同入侵程度下植物的N、P利用方式需要更系统和详细的调查。据此, 本研究以受飞机草、紫茎泽兰不同程度入侵的生态系统为研究

对象,通过对物种组成和生物量变化、主要植物叶片N、P含量和化学计量特征的详细分析,探讨外来植物与本地种N、P吸收特征及其随入侵程度的变化规律。这对于准确地把握我国西南地区典型外来菊科植物的入侵机制、理解土著物种群落的生物多样性和生产力变化具有科学价值。

1 材料和方法

1.1 研究区介绍

研究区位于云南省西双版纳勐腊县象明乡孔明山(101.08° E, 21.26° N)。该地区基岩以厚层灰岩为主,土壤以黄壤为主。属于典型的热带湿润季风气候,年平均气温为21 °C,年降水量为1 600 mm。所选研究样地有无入侵、飞机草入侵、紫茎泽兰入侵样地连片分布,具有调查外来入侵植物影响物种数和群落生物量变化、对比入侵和无入侵样方本地植物和入侵植物营养状态和营养元素利用策略的良好条件。

1.2 样品采集和分析

2011年7月,选择无入侵、飞机草入侵、紫茎泽兰入侵的三类样地,其间距为100–300 m、单个样地面积为50 m × 50 m,分别划取7、14、14个1 m × 1 m的样方进行植物种数及生物量调查。在每个样方中,按收获每种植物的地上生物量(灌木植物含叶和枝),并在75 °C下将样品烘干至恒质量,生物量以干质量计。同年11月,根据物种组成与生物量调查结果,在相同的无入侵($n = 3$)、飞机草入侵($n = 6$)、紫茎泽兰入侵($n = 6$)的样地选取1 m × 1 m的样方进行主要植物种叶片采集(每个样方每种植物作为一个样品,不是混合样品),用于N、P含量分析。新鲜植物叶片用纸制信封存放,并在12 h内先后用去离子水冲洗和18.2 MΩ的超纯水淋洗若干次,然后放入75 °C烘箱中烘干至恒质量,烘干的植物样品用球磨仪(MM200, Retsch, Haan, Germany)研磨至均匀的粉末(约200目)。用于N、P含量分析的本地植物种(共15科38种)和出现的样方数见表1。其中,飞机草入侵样方与无入侵样方均出现的本地植物有19种,紫茎泽兰入侵样方与无入侵样方均出现的本地植物有18种(表1)。

植物叶片总氮含量(% ,以干物质质量计)利用有机元素分析仪(Vario MACRO cube, Hanau, Germany)测定,分析误差为±0.1%。植物叶片总磷含量

(%)采用硫酸-高氯酸消煮-钼锑抗比色紫外分光光度计法(GB7888-87)测定,分析误差为±0.01%。

1.3 数据分析

数据分析采用SPSS 16.0软件。无入侵和入侵样方的本地植物N、P含量比较、外来入侵植物和本地植物N、P含量比较均采用多重比较。多重比较时,首先进行方差齐次性检验,若方差为齐性,则采用最小显著性差数法(LSD)进行多重比较;若方差为非齐性,则采用Tamhane's T_a 法进行多重比较(显著水平 p 设为0.05)。数值表达为算术平均值±标准偏差。图形采用SigmaPlot 11.0进行绘制。

2 结果

2.1 无入侵和入侵条件下植物的种数和生物量

研究区植物物种组成和生物量调查共发现33科79属98种,主要为草本植物(草本植物种数占72%)和灌木(灌木种数占21%)。其中,禾本科植物有21种,菊科植物有11种,豆科植物有9种,茜草科6种,大戟科5种,蔷薇科4种,伞形科4种,唇形科、锦葵科、莎草科各有3种,百合科、山茶科、仙茅科、玄参科、野牡丹科、远志科分别有2种,报春花科、车前科、椴树科、金丝桃科、堇菜科、桔梗科、爵床科、兰科、马鞭草科、漆树科、茄科、桑科、天南星科、苋科、荨麻科、紫金牛科、酢浆草科各1种。无入侵条件下,单个样方植物种数为15–36。入侵条件下,单个样方内的植物种数为7–24,并随入侵程度(基于入侵种生物量占样方总生物量的比例)增加而减少($R^2 = 0.31, p < 0.01$)(图1A)。入侵样方生物量高于(1.0–7.5倍)无入侵样方,并随入侵程度增加而增加($R^2 = 0.30, p < 0.01$)(图1B),入侵样方中本地植物生物量随入侵程度增加而减小($R^2 = 0.23, p < 0.05$)。

2.2 无入侵和入侵条件下植物的叶片N、P含量和N:P值

本地植物叶片N含量、P含量、N:P平均值在无入侵、飞机草入侵、紫茎泽兰入侵下没有显著差异(表2)。紫茎泽兰和飞机草叶片N含量、P含量、N:P平均值没有显著差异($p < 0.05$),但N含量、P含量均显著高于无入侵下本地植物或与其共存的本地植物($p < 0.05$)。然而,本地植物和入侵植物的N:P平均值均小于等于10,且没有显著差异(表2)。

由于植物叶片N、P含量分析和生物量调查的样地(无入侵、飞机草入侵、紫茎泽兰入侵)是完全相

表1 云南西双版纳孔明山无入侵(3个重复样方)、飞机草(6个样方)和紫茎泽兰(6个样方)入侵样地本地植物种

Table 1 Native plant species across the study plots with no invasion ($n = 3$), invaded by *Chromolaena odorata* ($n = 6$) and *Ageratina adenophora* ($n = 6$), respectively, at Mt. Kongming in Xishuangbanna, Yunnan Province, China

科 Family	无入侵样方本地植物(出现的样方数) Species in plots with no invasion (n)	飞机草入侵样方本地植物(出现的样方数) Native species in plots invaded by <i>C. odorata</i> (n)	紫茎泽兰入侵样方本地植物(出现的样方数) Native species in plots invaded by <i>A. adenophora</i> (n)
禾本科 Poaceae	鼠尾粟 <i>Sporobolus fertilis</i> (3) 两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i> (3) 白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (3) 圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i> (3) 硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i> (3) 五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i> (3) 金丝草 <i>Pogonatherum crinitum</i> (2) 狗尾草 <i>Setaria viridis</i> (2)	鼠尾粟 <i>Sporobolus fertilis</i> (4) 两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i> (4) 白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (4) 圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i> (1) 硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i> (2) 五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i> (1) 金丝草 <i>Pogonatherum crinitum</i> (1) 狗尾草 <i>Setaria viridis</i> (1) 柳叶箬 <i>Isachne globosa</i> (1)	鼠尾粟 <i>Sporobolus fertilis</i> (2) 两耳草 <i>Paspalum conjugatum</i> (4) 白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (4) 圆果雀稗 <i>Paspalum orbiculare</i> (1) 硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i> (3) 五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i> (2) 拔毒散 <i>Sida szechuensis</i> (1)
大戟科 Euphorbiaceae	黑面神 <i>Breynia fruticosa</i> (3) 艾椴树 <i>Glochidion oblatum</i> (2) 叶下珠 <i>Phyllanthus urinaria</i> (1)	黑面神 <i>Breynia fruticosa</i> (1)	黑面神 <i>Breynia fruticosa</i> (1) 艾椴树 <i>Glochidion oblatum</i> (1)
豆科 Leguminosae	假地豆 <i>Desmodium heterocarpon</i> (2) 三点金 <i>Desmodium triflorum</i> (2) 云南千斤拔 <i>Flemingia wallichii</i> (1)	假地豆 <i>Desmodium heterocarpon</i> (3) 三点金 <i>Desmodium triflorum</i> (1)	假地豆 <i>Desmodium heterocarpon</i> (2) 假木豆 <i>Dendrolobium triangulare</i> (1) 猪屎豆 <i>Crotalaria pallida</i> (1)
茜草科 Rubiaceae	水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i> (2) 松叶耳草 <i>Hedyotis pinifolia</i> (3) 耳草 <i>Hedyotis auricularia</i> (1)	水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i> (1) 松叶耳草 <i>Hedyotis pinifolia</i> (2)	水锦树 <i>Wendlandia uvariifolia</i> (1) 松叶耳草 <i>Hedyotis pinifolia</i> (2)
蔷薇科 Rosaceae	龙芽草 <i>Agrimonia pilosa</i> (3) 次蕨麻 <i>Potentilla anserina</i> (1)	龙芽草 <i>Agrimonia pilosa</i> (2)	龙芽草 <i>Agrimonia pilosa</i> (2)
莎草科 Cyperaceae	香附子 <i>Cyperus rotundus</i> (1) 十字薹草 <i>Carex cruciata</i> (2)	水蜈蚣 <i>Kyllinga brevifolia</i> (1)	香附子 <i>Cyperus rotundus</i> (1) 十字薹草 <i>Carex cruciata</i> (2) 水蜈蚣 <i>Kyllinga brevifolia</i> (1)
锦葵科 Malvaceae	地桃花 <i>Urena lobata</i> (3)	地桃花 <i>Urena lobata</i> (5)	地桃花 <i>Urena lobata</i> (2)
爵床科 Acanthaceae	爵床 <i>Rostellularia procumbens</i> (3)	爵床 <i>Rostellularia procumbens</i> (2)	爵床 <i>Rostellularia procumbens</i> (2)
野牡丹科 Melastomataceae	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i> (3)	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i> (2)	多花野牡丹 <i>Melastoma affine</i> (2)
菊科 Asteraceae	地胆草 <i>Elephantopus scaber</i> (3)	地胆草 <i>Elephantopus scaber</i> (3)	地胆草 <i>Elephantopus scaber</i> (1)
毛茛科 Ranunculaceae	铁扫帚 <i>Clematis hexapetala</i> (2)	铁扫帚 <i>Clematis hexapetala</i> (2)	
荨麻科 Urticaceae	糯米团 <i>Memorialis hirta</i> (1)		
唇形科 Labiatae	大籽筋骨草 <i>Ajuga macrosperma</i> (1)		
椴树科 Tiliaceae	刺蒴麻 <i>Triumfetta rhomboidea</i> (1)		
百合科 Liliaceae	野百合 <i>Crotalaria sessiliflora</i> (1)		

表2 无入侵和入侵条件下入侵植物与本地植物的叶片N含量、P含量、N:P(平均值±标准偏差)(不同字母a或b表示差异显著)

Table 2 Leaf N and P concentration, N:P values (mean ± SD) of native and invasive plants under invasion and no invasion (values of each parameter with different letter a or b differ significantly from each other)

	无入侵样方	飞机草入侵样方		紫茎泽兰入侵样方	
	No invasion plot	<i>Chromolaena odorata</i> invasion plot		<i>Ageratina adenophora</i> invasion plot	
	本地植物	飞机草	本地植物	紫茎泽兰	本地植物
	Native plant	<i>C. odorata</i>	Native plant	<i>A. adenophora</i>	Native plant
	($n = 52$)	($n = 6$)	($n = 40$)	($n = 6$)	($n = 36$)
氮含量 N concentration (%)	1.1 ± 0.4 ^a	2.4 ± 0.3 ^b	1.2 ± 0.5 ^a	2.3 ± 0.3 ^b	1.2 ± 0.6 ^a
磷含量 P concentration (%)	0.18 ± 0.10 ^a	0.33 ± 0.11 ^b	0.12 ± 0.09 ^a	0.24 ± 0.08 ^b	0.14 ± 0.11 ^a
氮磷比值 N:P value	7.0 ± 3.5 ^a	8.3 ± 2.3 ^a	10.4 ± 4.9 ^a	10.4 ± 2.7 ^a	9.5 ± 4.8 ^a

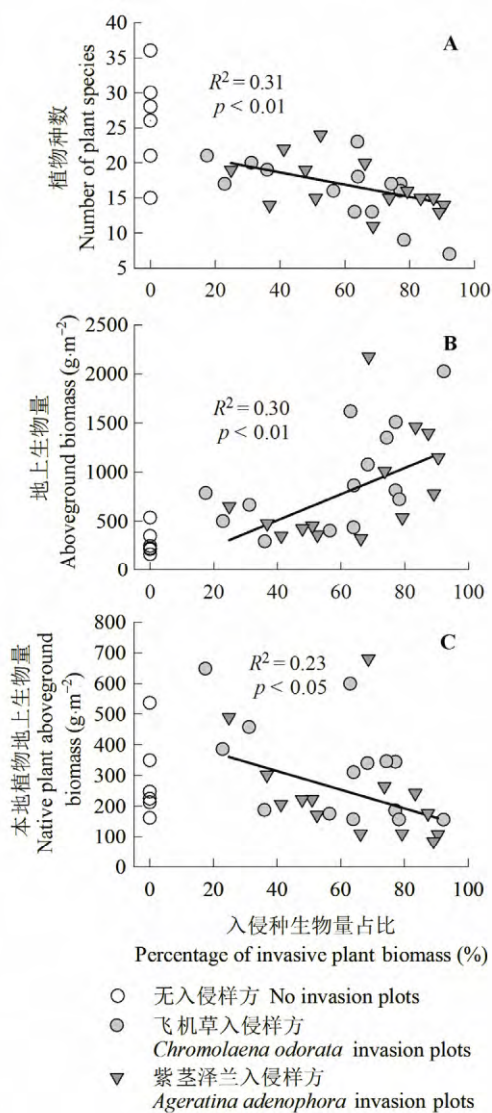


图1 单个样方内植物种数(A)、地上生物量(B、C)随入侵植物生物量占比的变化。

Fig. 1 Variations of plot-based species number (A), community aboveground biomass and native plants aboveground biomass (B, C) with the biomass percentage of alien invasive plants in total community.

同和对应的, 因此, 三类样方中的植物生物量平均值适用于样品采集样方的植物种。图2显示, 两种入侵植物的N含量、P含量均随它们占样方总生物量比例的升高而升高($R^2 = 0.60, p < 0.05$; $R^2 = 0.50, p < 0.05$), 本地植物N含量也呈现相同趋势($R^2 = 0.32, p < 0.05$), 但入侵植物和本地植物的N:P值随入侵植物生物量占比没有明显的变化规律。对比入侵和无入侵下的同种本地植物, 发现绝大多数植物种(72%–89%)的N含量升高(平均升高0.2%), P含量降

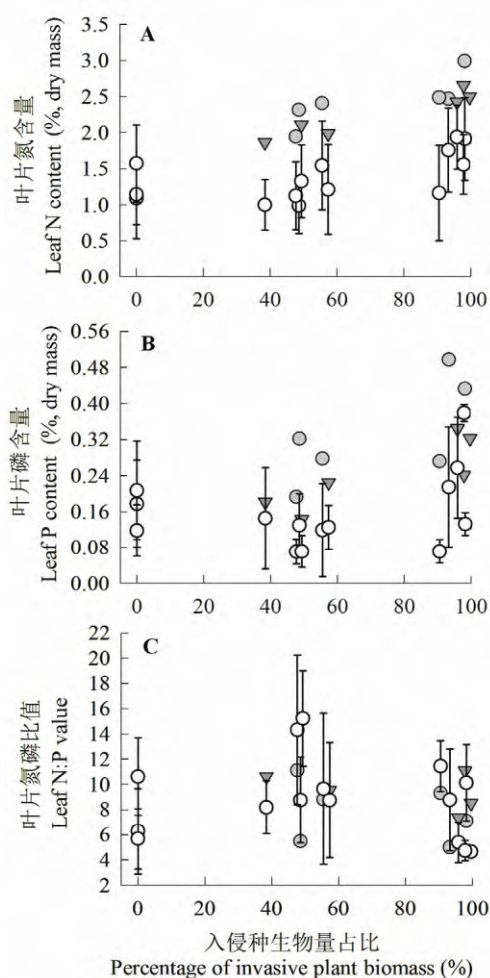


图2 本地植物和外来入侵植物叶片N (A)、P含量(B)、N:P (C)值随入侵植物生物量占比的变化(平均值±标准偏差)。

Fig. 2 Variations of plot-based leaf N (A), P (B), N:P (C) in invasive and native plants with the biomass percentage of invasive plants in total community (mean ± SD).

低(平均降低0.07%), N:P升高(平均升高5.4)(图3)。

3 讨论

3.1 不同入侵程度下生物多样性的变化

菊科植物是入侵至我国陆生生态系统最多的杂草(万方浩等, 2002)。本研究选择的撂荒地是我国西南地区紫茎泽兰、飞机草入侵较广的生境类型, 具有本地植物种数丰富的特点。我们对物种数和群落生物量的调查结果(图1)清晰地反映了外来植物入

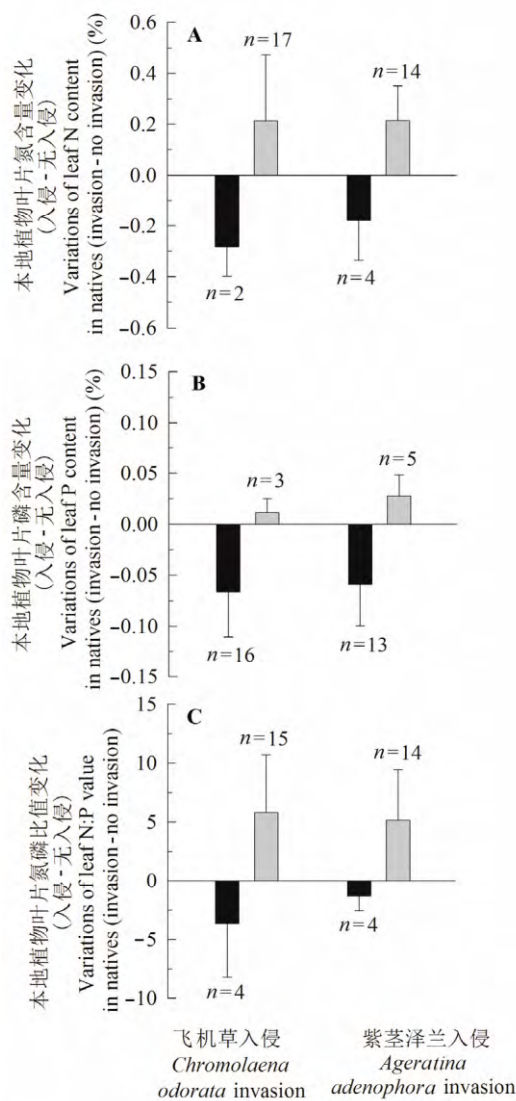


图3 入侵样方相对于无入侵样方同种本地植物的叶片N、P含量、N:P值平均差异(误差线代表标准偏差)。灰柱代表共存种中N含量、P含量、N:P升高,而黑柱代表降低, n 表示增加和降低的物种数。

Fig. 3 Differences of leaf N and P concentration, N:P values in the same native plants between non-invasion and invasion plots, respectively (Error bars represent SD). The gray and black columns denote increases and decreases in N, P contents or N:P in co-occurring plants, respectively, n denotes species number with increases or decreases in N, P, N:P, respectively.

侵对本地生物多样性的影响,深化了对外来植物入侵改变自然生态系统结构的认识。在我国,具有相似入侵特性(生长快速、易形成单优群落、替代恢复难)的外来植物往往严重破坏生态系统植物多样性和结构。例如,加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)入侵是导致上海局部地区土著物种一枝黄花(*Solidago decurrens*)消失的重要原因(李博等, 2001);互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵造成上海崇明东

滩盐沼湿地土著芦苇(*Phragmites australis*)和海三棱藨草(*Scirpus mariquete*)丰度大幅降低(Wang *et al.*, 2006),还有沿海滩涂红树林湿地局部退化(左平等, 2009)。目前,严重的紫茎泽兰和飞机草入侵所造成的生物多样性丧失和物种灭绝被认为是难以逆转的(万方浩等, 2002),我们的结果进一步显示二者单独入侵均会造成生物多样性的明显降低。为了有效和有针对性地预测它们的入侵态势和本地种的共存或消失机制,需要详细分析其营养吸收特征以及不同入侵程度下本地种的营养吸收规律。

3.2 入侵植物与本地植物叶片N、P化学计量学特征

地上生物量随入侵程度增加而增加体现了外来植物光合和生长速率的优势,以及竞争营养资源能力的优势。入侵植物地上生物量显著高于共存本地植物,也反映了其在受入侵生态系统N、P循环中的调控优势(图1B)。一般而言,植物叶片N、P浓度随生长速率或生物量增加不会明显变化,或由于生长稀释效应会略微降低(刘长娥等, 2008; 闫芊等, 2008)。本研究中,紫茎泽兰和飞机草的N、P含量明显高于共存本地植物(表2),说明外来植物对N、P的吸收能力较强。此外,两种外来入侵植物的N、P含量均随入侵程度增加而增加(图2),说明外来植物对N、P营养的竞争和富集能力较强是促进其繁殖生长、加剧入侵、造成本地生物多样性减少的原因之一。揭示外来种的N、P吸收优势及其随入侵程度的变化规律有助于更好地评价或预测其入侵能力和入侵机制。

植物N、P吸收增加通常反映了土壤N、P可利用性增加,这主要归因于外来植物入侵促进了土壤N、P微生物活性。于兴军等(2005)发现紫茎泽兰入侵改变了土壤微生物群落结构、提高了土壤无机N(NH_4^+ -N和 NO_3^- -N)、P的可利用性。牛红榜等(2007)也认为紫茎泽兰入侵能够改变一些土壤菌根的数量,提高养分的可利用性,这是紫茎泽兰入侵地土壤无机N浓度高于无入侵地的主要原因。Liao等(2008)通过整合分析,总结了植物入侵会降低植物根冠比、增加地上/地下净初级生产力、凋落物N库、加速凋落物分解,进而提高土壤N净矿化和硝化速率的机理。我国学者也在互花米草与土著植物(芦苇)的N竞争研究中揭示了入侵植物这种较强的“表型可塑性”(Zhao *et al.*, 2010)。这些反映了入侵植物

N、P吸收和代谢能力与入侵程度或与其对土壤N、P可利用性之间存在正反馈关系(Niu *et al.*, 2007; Liao *et al.*, 2008)。我们的研究通过紫茎泽兰、飞机草以及更详细的共存植物种对比(图2, 图3), 证实了入侵植物的N、P吸收优势, 这种优势还会随入侵程度增加而变大。尽管本研究结果也支持上述反馈机制, 但仍需对研究区土壤N、P营养状态和变化进行详细的调查来验证。

叶片N:P值是判断植物受营养限制状况的有用指标。然而, 叶片N:P值判断N、P限制的临界值也因研究区域和植物种类不同而存在一定的差异(Elser *et al.*, 2007)。Koerselman和Meuleman (1996)提出, 当植物叶片N:P值小于14时受N限制, 大于16时受P限制。Güsewell (2004)认为植被受N、P限制的临界值分别为叶片N:P小于10和大于20。而Zhang等(2003)认为N、P施肥条件下, 草地植物叶片N:P小于21时受N限制, 大于23受P限制。因此, 也有研究者认为利用叶片N:P值判断N、P限制时应同时考虑叶片N、P含量。比如, Wassen等(1995)提出当叶片N含量低于1.3%–1.4%时, 植物受N限制, 而P含量低于0.07%时受P限制。Güsewell和Koerselman (2002)认为N限制不应该有明确的N:P临界值, 0.1%的叶片P含量是植物缺P的临界值。本研究中, 本地植物叶片N含量无论在无入侵或入侵条件下均低于1.3%–1.4%, P含量均高于0.1%, 根据叶片N:P值分布(表2; 图2C), 本地植物可能受到N限制, 但这些判断标准可能会因物种、种群和生态系统的差异而存在变化, 因此并不能完全肯定, 需要更多的研究来证实。如果从叶片N、P含量判断, 入侵植物并不受N、P限制, 其N:P比总体低于10的原因可能是入侵植物P吸收能力相对高于N吸收能力。

Han等(2005)、任书杰等(2007)以及Reich和Oleksyn (2004)曾详细归纳了我国乃至全球范围内不同生态系统、不同植物种的叶片N、P含量和N:P值。他们认为中国植物叶片N含量与全球范围的植物相当, P含量低于全球范围的植物P含量水平, 并认为可能因我国土壤P含量相对较低(Zhang *et al.*, 2005), 叶片P含量总体偏低。本研究区属于热带撂荒地, 本地植物叶片N含量(表2)低于我国和世界范围的植物叶片平均N水平(分别为 $(1.9 \pm 0.8)\%$ 和 $(1.8 \pm 0.9)\%$; Han *et al.*, 2005; 任书杰等, 2007; Reich & Oleksyn, 2004), 而P含量与我国和全球范围的植物

叶片平均P含量相当(分别为 $(0.12 \pm 0.09)\%$ 和 $(0.14 \pm 0.11)\%$; Reich & Oleksyn, 2004; Han *et al.*, 2005; 任书杰等, 2007)。据此, 我们推测本地植物可能受到N限制(图2), 这与前人的研究结果(Vitousek & Howarth, 1991; Venterink, 2011)不同, 前人的研究得出热带、亚热带地区森林植物大多受P限制, 而温带森林植物总体受N限制; 但也有研究表明, 相似生态系统N限制状况在纬度上无明显变化规律(Lebauer & Treseder, 2008)。入侵样方中大部分本地植物比无入侵下的同种植物N含量高(图3A), 说明入侵生态系统中共存本地植物的N限制稍有减弱, 尽管从含量水平判断仍表现为N限制。前人报道紫茎泽兰入侵可提高土壤中的无机N和有效P含量(于兴军等, 2005; Niu *et al.*, 2007), 这可能是共存植物叶片N含量升高的主要原因。然而, 入侵条件下的多数共存本地植物叶片P含量相对于无入侵的同种植物却呈现降低趋势(图3B), 说明在相同的土壤N、P状态下, 入侵减弱了本地植物之间N竞争能力的重要性, 但P竞争能力对于本地植物是否能够共存变得更加重要。下一步的研究将深入探讨不同资源梯度下入侵植物和不同功能型本地植物N、P利用策略及其可塑性或内稳性(Güsewell, 2004)。

基金项目 国家重点研发计划(2016YFA0600802)和国家自然科学基金(41473081、41522301和3137-0607)。

致谢 感谢宋韦博士在数据分析、讨论中给予的指导, 以及中国科学院西双版纳植物园在本研究野外工作和样品处理方面提供的支持。

参考文献

- Christian JM, Wilson SD (1999). Long-term ecosystem impacts of an introduced grass in the northern Great Plains. *Ecology*, 80, 2397–2407.
- Ding JQ (2002). The mechanism of biological invasion and its effect on ecosystem safety. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 4, 16–20. (in Chinese with English abstract) [丁建清 (2002). 外来生物入侵机制及其对生态安全的影响. 中国农业科技导报, 4, 16–20.]
- Elser JJ, Bracken MES, Cleand EE, Gruner DS, Harpole SW, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Feng YL (2008). Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and

- native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, 133, 318–326.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Alfonso VB, Inderjit, Li YP, Zheng YL (2009). Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis cell walls in an invasion plant. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 106, 1853–1856.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Güsewell S, Koerselman W (2002). Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 5, 37–61.
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377–385.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302–1305.
- Jiang ZL, Liu WX, Wan FH, Li ZY (2008). Comparative studies on seasonal dynamics of soil enzymatic activities and soil nutrient availability in mono- and mixed-culture plant communities of *Ageratina adenophora* and *Seiaria sphacolata*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 900–907. (in Chinese with English abstract) [蒋智林, 刘万学, 万方浩, 李正跃 (2008). 紫茎泽兰与非洲狗尾草单、混种群落土壤酶活性和土壤养分的比较. 植物生态学报, 32, 900–907.]
- Ju RT, Li H, Shi ZR, Li B (2012). Progress of biological invasions research in China over the last decade. *Biodiversity Science*, 20, 581–611. (in Chinese with English abstract) [鞠瑞亭, 李慧, 石正人, 李博 (2012). 近十年中国生物入侵研究进展. 生物多样性, 20, 581–611.]
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Lebauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Lei YB, Feng YL, Zheng YL, Wang RF, Gong HD, Zhang YP (2011). Innate and evolutionarily increased advantages of invasive *Eupatorium adenophorum* over native *E. japonicum* under ambient and doubled atmospheric CO₂ concentrations. *Biological Invasions*, 13, 2703–2714.
- Li B, Xu BS, Chen JK (2001). Perspectives on general trends of plant invasions with special reference to alien weed flora of Shanghai. *Biodiversity Science*, 9, 446–457. (in Chinese with English abstract) [李博, 徐炳声, 陈家宽 (2001). 从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征. 生物多样性, 9, 446–457.]
- Li WH, Zhang CB, Jiang HB, Xin GR, Yang ZY (2006). Changes in soil microbial community associated with invasion of the exotic weed, *Mikania micrantha* H.B.K. *Plant and Soil*, 281, 309–324.
- Li Y, Niu SL, Yu GR (2015). Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing N addition: A meta-analysis. *Global Change Biology*, doi: 10.1111/gcb.13125.
- Liao CZ, Peng RH, Luo YQ, Wu XW, Fang CM, Chen JK, Li B (2008). Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: A meta-analysis. *New Phytologist*, 177, 706–714.
- Liu CE, Yang YX, Yang Y (2008). Gray correlation analysis on nutrient elements between *Scirpus mariqueter* plant and soil in the upper shoal of Jiuduansha. *Research of Environmental Sciences*, 21, 145–150. (in Chinese with English abstract) [刘长娥, 杨永兴, 杨杨 (2008). 九段沙上沙海梭蔗草湿地植物与土壤间营养元素含量的灰色关联分析. 环境科学研究, 21, 145–150.]
- Lu JZ, Qiu W, Chen JK, Li B (2005). Impact of invasive species on soil properties: Canadian goldenrod (*Solidago canadensis*) as a case study. *Biodiversity Science*, 13, 347–356. (in Chinese with English abstract) [陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 李博 (2005). 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响. 生物多样性, 13, 347–356.]
- Lü XT, Gregoire TF, Elena K, Wang ZW, Zhou LS, Han XG (2014). Contrasting responses in leaf nutrient-use strategies of two dominant grass species along a 30-yr temperate steppe grazing exclusion chronosequence. *Plant and Soil*, 387, 69–79.
- Ma KP, Qian YQ (1998). Biodiversity conservation and its research progress. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 4, 95–99. (in Chinese with English abstract) [马克平, 钱迎倩 (1998). 生物多样性保护及其研究进展. 应用与环境生物学报, 4, 95–99.]
- Niu HB, Liu WX, Liu B (2007). An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: Altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 294, 73–85.
- Niu HB, Liu WX, Wan FH (2007). Invasive effects of *Ageratina adenophora* Sprengel (Asteraceae) on soil microbial community and physical and chemical properties. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3051–3060. (in Chinese with English abstract) [牛红榜, 刘万学, 万方浩 (2007). 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响. 生态学报, 27, 3051–3060.]
- Reich PB, Oleksyn J (2004). From the cover: Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 30, 11001–11006.
- Ren SJ, Yu GR, Tao B, Wang SQ (2007). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC. *Chinese Journal of Environmental Science*, 28, 2665–2673. (in Chinese with English abstract)

- [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 王绍强 (2007). 中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究. 环境科学, 28, 2665–2673.]
- Tu CY, Huangfu CH, Jiang N, Wang NN, Chen DQ, Yang DL, Gao SB (2013). Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Flaveria bidentis* in different habitats. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 29, 171–176. (in Chinese with English abstract) [屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 王楠楠, 陈冬青, 杨殿林, 高尚宾 (2013). 不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征. 中国农学通报, 29, 171–176.]
- Venterink HO (2011). Does phosphorus limitation promote species-rich plant communities? *Plant and Soil*, 345, 1–9.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land in the sea—How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Vitousek PM, Stephen P, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wan FH, Guo JY, Wang DH (2002). Alien invasive species in China: Their damages and management strategies. *Biodiversity Science*, 10, 119–125. (in Chinese with English abstract) [万方浩, 郭建英, 王德辉 (2002). 中国外来入侵生物的危害与管理对策. 生物多样性, 10, 119–125.]
- Wang ML, Feng YL (2005). Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 697–705. (in Chinese with English abstract) [王满莲, 冯玉龙 (2005). 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对单营养的相应. 植物生态学报, 29, 697–705.]
- Wang Q, Wang CH, Zhao B, Ma ZJ, Luo YQ, Chen JK, Li B (2006). Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: Implications for invasibility of habitats. *Biological Invasions*, 8, 1547–1560.
- Wang WQ, Sardans J, Wang C, Zeng CS, Tong C, Asensio D, Penuelas J (2015). Ecological stoichiometry of C, N, and P of invasive *Phragmites australis* and native *Cyperus malaccensis* species in the Minjiang River tidal estuarine wetlands of China. *Plant Ecology*, 216, 809–822.
- Wassen MJ, Venterink HGMO, de Swart EOAM (1995). Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 6, 5–16.
- Yan Q, He WS, Lu JJ (2006). Temporal and spatial changes of plant biomass and its N content during vegetation succession at Chongming Dongtan wetland. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1019–1023. (in Chinese with English abstract) [闫芊, 何文珊, 陆健健 (2006). 崇明东滩湿地植被演替过程中生物量与氮含量的时空变化. 生态学杂志, 25, 1019–1023.]
- Yu XJ, Yu D, Lu ZJ, Ma KP (2005). A new mechanism of invader success: Exotic plant inhibits natural vegetation restoration by changing soil microbe community. *Chinese Science Bulletin*, 50, 896–903. (in Chinese with English abstract) [于兴军, 于丹, 卢志军, 马克平 (2005). 一个可能的植物入侵机制: 入侵种通过改变入侵地土壤微生物群落影响本地种的生长. 科学通报, 50, 896–903.]
- Zhang C, Tian HQ, Liu JY, Wang SQ, Liu ML, Pan SF, Shi XZ (2005). Pools and distributions of soil phosphorus in China. *Global Biogeochemical Cycle*, 19, 347–354.
- Zhang LX, Bai YF, Han XG (2003). Application of N:P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1009–1018.
- Zhao YJ, Qing H, Zhao CJ, Zhou CF, Zhang WG, Xiao Y, An SQ (2010). Phenotypic plasticity of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in response to nitrogen addition and intraspecific competition. *Hydrobiologia*, 637, 143–155.
- Zheng YL, Feng YL, Zhang LK, Callaway RM, Alfonso VB, Luo DQ, Liao ZY, Lei YB, Barclay GF, Carlos SP (2014). Integrating novel chemical weapons and evolutionarily increased competitive ability in success of a tropical invader. *New Phytologist*, 205, 1350–1359.
- Zuo P, Liu CA, Zhao SH, Wang CH, Liang YB (2009). Distribution of *Spartina* plantations along the China's coast. *Acta Oceanologica Sinica*, 31, 101–111. (in Chinese with English abstract) [左平, 刘长安, 赵书河, 王春红, 梁玉波 (2009). 米草属植物在中国海岸带的分布现状. 海洋学报, 31, 101–111.]

责任编辑: 韩文轩 责任编辑: 王 葳