

引用格式: 李萍, 白小明, 陈鑫, 等. 白三叶入侵对草地早熟禾功能性状及草坪质量的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1073-1082. [LI P, BAI X M, CHEN X, et al. Effects of *Trifolium repens* invasion on functional traits and turf quality of *Poa pratensis*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(7): 1073-1082.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230723

白三叶入侵对草地早熟禾功能性状及草坪质量的影响

李萍, 白小明*, 陈鑫, 冉福, 李娟霞, 陈辉

(甘肃农业大学 草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中美草地畜牧业可持续发展研究中心, 兰州 730070)

摘要 【目的】白三叶入侵会挤占草坪草的生存空间, 严重威胁草坪的质量和功能。明晰白三叶入侵对草坪植物草地早熟禾功能性状及草坪质量的影响, 可深入了解白三叶入侵机制, 为禾本科草坪的建植养护提供理论依据。【方法】以白三叶入侵草地早熟禾草坪为对象, 采用样地调查方法考察不同白三叶入侵程度(对照及轻度、中度、重度入侵)下草地早熟禾功能性状及草坪质量的差异, 并通过隶属函数法综合评价各入侵程度下草坪质量。【结果】(1)随白三叶入侵程度的增加, 草地早熟禾各器官碳含量、叶片建成成本及碳氮比、碳磷比和氮磷比逐渐降低, 而比叶面积、各器官氮和磷含量增大。(2)同一入侵程度下, 草地早熟禾各器官碳、氮和磷含量均表现为叶大于根和茎, 碳氮比和碳磷比表现为根和茎大于叶, 而其氮磷比表现为茎和叶大于根。(3)随白三叶入侵程度的增加, 草地早熟禾草坪密度、质地、绿度指数和均一性降低, 而地上生物量和地下生物量增大。(4)隶属函数法综合评价结果显示, 草坪质量以白三叶未入侵时最优, 重度入侵时最差, 且叶碳含量对草坪质量的影响最大。【结论】白三叶入侵改变了草地早熟禾功能性状, 降低了入侵区草坪质量, 严重影响了草坪景观和功能。

关键词 植物入侵; 白三叶; 草地早熟禾; 植物功能性状; 草坪质量

中图分类号 Q948.12 文献标志码 A

Effects of *Trifolium repens* invasion on functional traits and turf quality of *Poa pratensis*

LI Ping, BAI Xiaoming*, CHEN Xin, RAN Fu, LI Juanxia, CHEN Hui

(Sino-U. S. Center for Grazing Land Ecosystem Sustainability, Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province, Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Ministry of Education, College of Grassland Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract [Objective] Invasion of *Trifolium repens* occupies the living space of turfgrasses and has been seriously threatening the quality and function of turfs. Examining the impact of *T. repens* invasion on the functional traits of *Poa pratensis* and turf quality is helpful for understanding the invasion mechanism of

收稿日期: 2023-11-12; 修改稿收到日期: 2024-03-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(31560667); 甘肃省科技计划项目(20JR10RA564); 甘肃省林草局草原生态修复治理科技支撑项目(GSLC-2020-3)

作者简介: 李萍(1997—), 女, 在读博士研究生, 主要从事草坪科学和植物入侵研究。E-mail: 1364000397@qq.com

* 通信作者: 白小明, 教授, 博士生导师, 主要从事草坪科学、草坪草与环境研究。E-mail: baixm@gsau.edu.cn

T. repens and for establishing and maintaining gramineous turfgrass. [Methods] Taking the *T. repens*-invaded *P. pratensis* turf as object, the sample survey method was employed to investigate the differences in the functional traits and turf quality of *P. pratensis* under different degrees of *T. repens* invasion (control, low invasion, moderate invasion, and heavy invasion), and to evaluate turf quality by the membership function method. [Results] (1) With increase in degree of *T. repens* invasion, the carbon content of *P. pratensis* organs and the cost of leaf construction, as well as the ratio of carbon to nitrogen, carbon to phosphorus, and nitrogen to phosphorus were gradually decreased, while the specific leaf area and nitrogen and phosphorus content in the organs were increased. (2) At the same invasion level, the carbon, nitrogen, and phosphorus contents in the organs of *P. pratensis* were higher in leaves than in roots and stems, and the carbon to nitrogen ratio and carbon to phosphorus ratio were higher in roots and stems than in leaves, while the nitrogen to phosphorus ratio was higher in stems and leaves than in roots. (3) The density, texture, greenness index, and uniformity of *P. pratensis* turf were decreased with increase in *T. repens* invasion, while the aboveground biomass and belowground biomass were increased. (4) The comprehensive evaluation by the membership function method showed that turf quality was the best without *T. repens* invasion but the worst under heavy *T. repens* invasion. Leaf carbon content had the greatest influence on turf quality. [Conclusion] *T. repens* invasion alters *P. pratensis* functional traits as well as affects turf quality, landscape, and function.

Key words plant invasion; *Trifolium repens*; *Poa pratensis*; plant functional traits; turf quality

植物入侵是全球变化的重要组成部分,并且可能改变本地植物群落稳定性和生物多样性^[1]。一些生长能力突出和具有环境耐受性的植物在不同地区广泛流通和交换成为了潜在入侵种^[2]。入侵植物具有生长速度快、化感作用强、自我更新能力高和资源竞争力强等特点,极易在入侵区迅速繁殖,形成一种单一的优势群体,挤占其他物种的生态位,改变植物群落结构,减少生物多样性,对当地的生态系统服务和社会经济发展构成重大威胁^[2]。据估计,2020年全球外来植物入侵造成的经济损失已达12 914亿美元^[4],并且影响范围和程度还在持续递增^[5]。

草地早熟禾是禾本科多年生冷季型草坪草,具有质地纤细、绿期长、耐践踏、耐修剪、抗逆性强、易成坪等优良性状,广泛应用于城市绿化和运动场草坪建植^[6]。目前,草坪在城市中占据了大量的绿色开放空间,其比例高达70%~75%^[7]。但是幼坪抗性和盖度低,杂草易对草坪产生严重负面影响。因此,有效控制杂草入侵,减少种间竞争,提高草坪质量成为草坪养护的核心问题。白三叶是匍匐型多年生豆科草本植物,原产于欧洲,广泛分布于温带及亚热带高海拔地区^[8],具有绿期长、适应性广、观赏价值好、蛋白质含量高以及再生速度快等特点,但同时具有极强的入侵性和排他性,导致匍匐茎的延伸对周围生态环境产生负面影响^[9]。对草坪而言,白三叶作为一种有害的入侵组分,可能主要是通过化感作用或破坏本地植物的互惠共生等方式抑制本地植物的生长,挤占草坪草的生存空间,严重威胁草坪的

质量和功能^[10],《中国外来入侵物种编目》已将白三叶列为入侵植物^[11]。

外来植物成功入侵归因于其功能性状,这些性状有助于它们根据自身需要来改变栖息地,从而改变生态系统的功能^[12]。国内外学者对外来植物与本地植物功能性状的差异及其可能的入侵机制进行了深入研究,表明成功入侵的外来植物具有较快的生长速度、分散能力及较高的表型可塑性^[13],这些特征与养分获取和利用有关,入侵植物通过快速获取资源产生较高的生物量提高竞争力^[14]。植物可以通过改变自身功能性状(比叶面积、叶片建成成本及各器官碳、氮、磷含量)调整其对气候、植被、地形等环境变化的适应机制以及生存策略^[15]。

目前,关于外来植物入侵的研究主要集中在农田、森林、湿地和海洋等生态系统方面^[16-18],而对草坪生态系统的研究相对较少;且研究对象以菊科居多,如加拿大一枝黄花^[19](*Solidago canadensis*)、豚草^[20](*Ambrosia artemisiifolia*)等入侵植物,对豆科植物白三叶的研究主要集中在其栽培方式^[21]和化感作用^[22]等方面,而对其不同程度入侵草坪生态系统的研究匮乏。因此,本研究以白三叶入侵草地早熟禾草坪为对象,比较白三叶不同入侵程度下草地早熟禾功能性状和草坪质量的差异,探究白三叶入侵对草地早熟禾草坪的影响及其入侵机制,期为草地早熟禾草坪景观维护及杂草防除提供数据支撑和科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省兰州市安宁区(36°5'N,103°34'E),属中温带气候,海拔 1 517 m,年均气温为 10℃,年均降水量 362 mm,年均日照时间为 2 424 h。研究区样地为甘肃农业大学校园内以草地早熟禾为建群种,伴有白三叶不同程度入侵的禾本科绿地草坪,草坪定期进行修剪、施肥和灌溉,样地状况基本一致。

1.2 试验设计及样地选择

根据白三叶入侵程度,即其盖度,在研究区设置对照(无白三叶入侵,CK)、轻度入侵(白三叶盖度 25%~30%,LI)、中度入侵(白三叶盖度 55%~60%,MI)和重度入侵(白三叶盖度 85%~90%,HI)4 个不同入侵程度的草坪样地^[23]。每个入侵程度设置光照、水分、土壤等立地条件相似的 3 个重复样地,每个样地大小为 5 m×5 m,间距 8~10 m,共 12 个样地。

1.3 样品采集与处理

在各样地内随机设 5 个 1 m×1 m 的小样方,在每个小样方内采集成熟、健康的草地早熟禾叶片 20 片,存于信封,并标记好名称与样方编号,用于测定植物比叶面积。同时采集 15~20 株生长健壮且相对一致的草地早熟禾完整植物,将植物清洗干净,用吸水纸吸取表面水分,随后将植物根、茎和叶分开,于烘箱杀青后,在 75℃下烘干至恒重,粉碎过筛存于信封,用于植物其他功能性状的测定。

1.4 指标测定与方法

1.4.1 植物功能性状指标

将采回的叶片,用 MRS-3200A3L 叶面积扫描仪测量植物的叶面积,并将叶片放入 75℃下烘干 48 h 后取出称取干质量,并计算比叶面积(叶面积/叶干质量,SLA,cm²/g)^[24];同时,采用重铬酸钾-外加热法测定叶片碳含量(L_C,g/kg)^[26],凯氏定氮法测定叶片氮含量(L_N)^[26],钼锑抗比色法测定叶片磷含量(L_P)^[26]。并据此计算叶片建成成本(C_C,g/g)^[25]。

$$C_C = (5.39 \times L_C - 1191) / 1000 \quad (1)$$

1.4.2 草坪质量指标

颜色:采用 TCM500 草皮色差计测定,每个处理选 5 个样点,每个样点随机测定 50 次,以绿度指数表示。

质地:在每个处理选取 5 个样点,每样点随机选

取 50 个叶片,用数显游标卡尺测定叶片最宽处的宽度(mm),并计算平均值,宽度越小质地越好。

密度:每个处理选取 5 个样点,每个样方面积 10 cm×10 cm,齐地面剪下,并记录株数,计算密度(株/cm²)。

均一性:用草坪密度变异系数(D_{CV})、颜色变异系数(C_{CV})和质地变异系数(T_{CV})综合表示草坪的均匀度(U)^[27]。

$$U = 1 - (D_{CV} + C_{CV} + T_{CV}) / 3 \quad (2)$$

地上生物量:每个处理选取 5 个样点,在样点周围随机齐地面剪 10 cm×10 cm 的草地早熟禾地上枝叶,75℃下烘至恒重,计算单位面积生物量(g/cm²)。

地下生物量:每个处理选取 5 个样点,用果岭挖洞器挖深 20 cm 的土芯,将其装入纱布袋冲洗干净后,在 75℃下烘至恒重,计算单位面积生物量(g/cm²)。

1.4.3 草坪质量综合评价

试验以密度、质地、绿度指数、均一性、地上和地下生物量作为评定指标,通过隶属函数法对白三叶不同入侵程度下草坪质量进行综合评价^[28]。

如果指标与草坪质量为正相关,计算公式为:

$$\mu(X_j) = \frac{X_j - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (3)$$

如果指标与草坪质量为负相关,计算公式为:

$$\mu(X_j) = 1 - \frac{X_j - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (4)$$

式中: $\mu(X_j)$ 为第 j 个指标的隶属函数值; X_j 为第 j 个指标值; X_{\min} 为第 j 个指标的最小值; X_{\max} 为第 j 个指标的最大值。

1.5 数据分析

利用 Excel 2019 进行数据整理;SPSS 21.0 进行单因素方差分析和 LSD 法多重比较,分析白三叶不同入侵程度对植物功能性状和草坪质量影响的差异显著性($P < 0.05$);采用隶属函数法对白三叶不同入侵程度下草坪质量进行综合评价;OriginPro 9.1 用于绘图;CANOCO 5.0 用于冗余分析(RDA)。

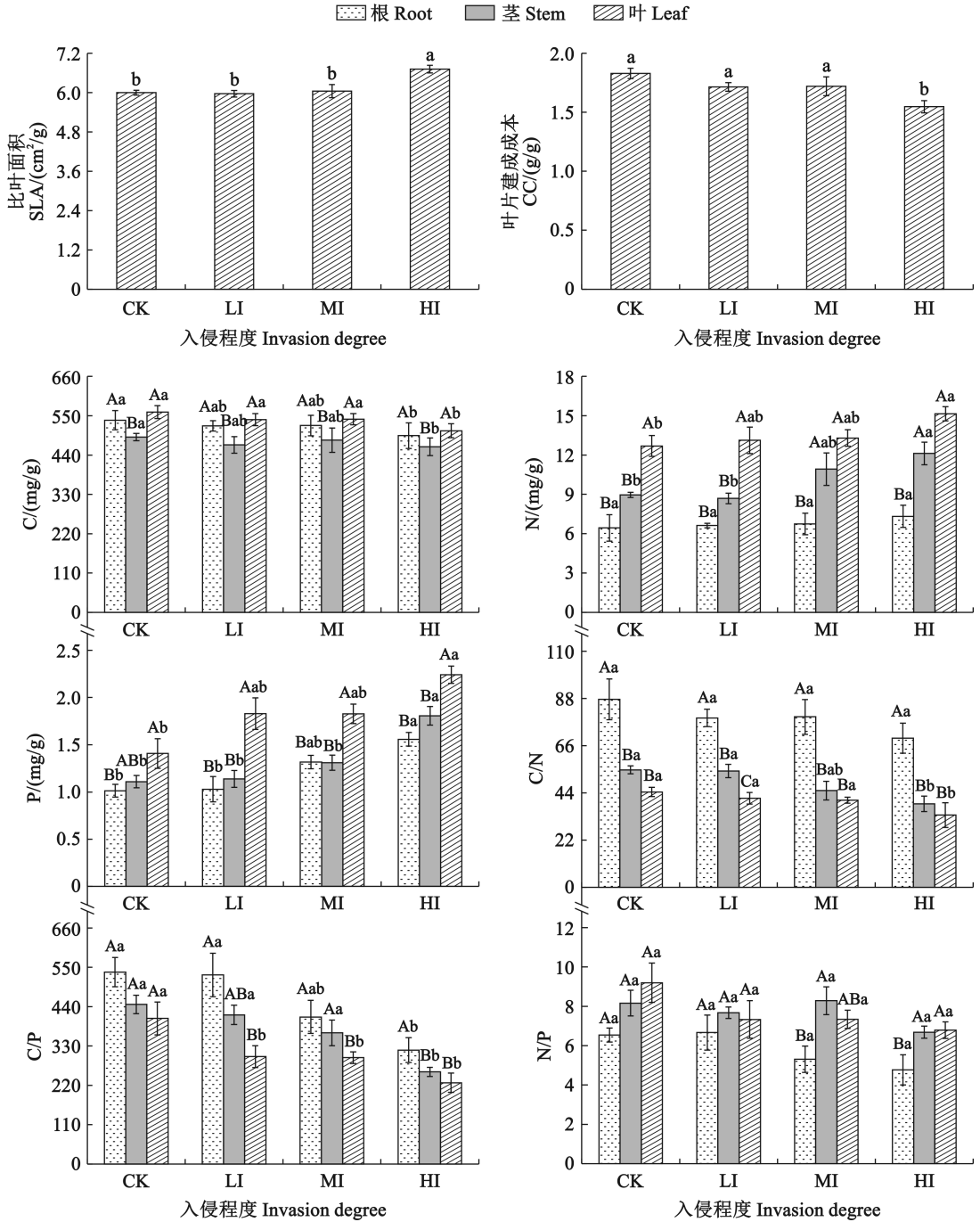
2 结果与分析

2.1 白三叶入侵对草地早熟禾功能性状的影响

草地早熟禾功能性状在白三叶不同入侵程度间存在一定差异(图 1)。随白三叶入侵程度增加,草地早熟禾比叶面积及各器官 N、P 含量均逐渐增大。其比叶面积、茎 N 含量、叶 N 含量及根茎叶 P 含量在重度入侵时均显著高于对照(CK),增幅分别为 11.9%、

35.2%、19.4%、53.8%、62.9%和 59.2% ($P < 0.05$), 在其他入侵程度下均与对照无显著差异, 而根 N 含量在各入侵程度下均与对照无显著差异。在同一入

侵程度下, 草地早熟禾的 N、P 含量均表现为叶 $>$ 茎 $>$ 根, 叶 N、P 含量均显著高于相应根 N、P 含量, 茎 N 含量在中度和重度入侵时显著高于根 N。



CK、LI、MI、HI 分别表示对照、轻度入侵、中度入侵和重度入侵。同一入侵程度下不同大写字母表示不同器官间差异显著 ($P < 0.05$), 同一器官内不同小写字母表示不同入侵程度间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 1 不同白三叶入侵程度下草地早熟禾功能性状

CK, LI, MI, and HI stand for control, light invasion, moderate invasion, and heavy invasion, respectively. Different capital letters in the same degree of invasion indicate significant differences among organs at 0.05 level ($P < 0.05$), while different lowercase letters in the same organ indicate significant differences among different degrees of invasion at 0.05 level ($P < 0.05$).

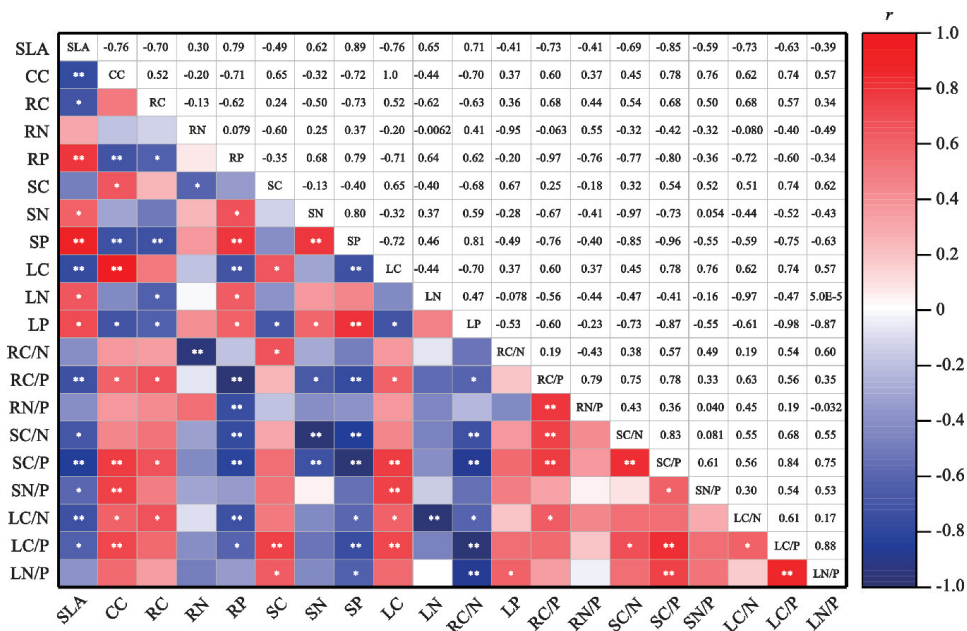
Fig. 1 The functional traits of *P. pratensis* under different invasion degrees of *T. repens*

随白三叶入侵程度增加,草地早熟禾叶片建成成本、各器官 C 含量、C/N、C/P、N/P 均逐渐降低。其叶片建成成本、根茎叶 C 含量、茎叶 C/N、根茎 C/P 均在重度入侵程度下显著低于对照($P < 0.05$),降幅分别为 15.4%、8.1%、5.5%、9.3%、28.9%、24.3%、40.6%、42.2%,而在其他入侵程度下均与对照无显著差异($P > 0.05$);其叶 C/P 在各入侵程度下均显著低于对照,降幅分别为 26.2%、26.9%、44.2%;其根 C/N 和各器官 N/P 在各入侵程度下均与对照无显著差异。在同一入侵程度下,草地早熟禾各器官 C 含量均为叶>根>茎,且叶和根均与茎差异显著;各器官 C/N、C/P 值均表现为根>茎>叶,且根 C/N 均与相应的茎叶差异显著,而根 C/P 多与相应叶 C/P 差异显著($P < 0.05$);N/P 值在中度和重度入侵下表现为茎和叶显著大于根,在其他入侵程度

下器官间差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 草地早熟禾植物功能性状间的相关性

由图 2 可知,草地早熟禾的比叶面积(SLA)与叶片建成成本(CC)、叶 C(LC)、根 C/P(RC/P)和茎 C/P(SC/P)均呈极显著负相关($P < 0.01$),与根 P (RP)和茎 P(SP)呈极显著正相关;CC 与 LC、SC/P 和叶 C/P(LC/P)、茎 N/P(SN/P)均呈极显著正相关,与 RP 和 SP 呈极显著负相关;LC 与 SC 呈显著正相关;RP 与 LC、根 C/P(RC/P)和根 N/P(RN/P)、SC/P 和茎 C/N(SC/N)均呈极显著负相关,与 SP 呈极显著正相关;茎 C(SC)、LC 及 SC/P 均与 LC/P 呈极显著正相关;SN、SP 与 SC/N 和 SC/P 呈极显著负相关;LP 与 LC/P、LN/P、SC/P、SC/N 呈极显著负相关;RC 与 LC/N、SC/P 和 RC/P 呈显著正相关($P < 0.05$)。



SLA. 比叶面积;CC. 叶片建成成本;RC. 根碳;RN. 根氮;RP. 根磷;SC. 茎碳;SN. 茎氮;SP. 茎磷;LC. 叶碳;LN. 叶氮;LP. 叶磷;RC/N. 根碳氮比;RC/P. 根碳磷比;RN/P. 根氮磷比;SC/N. 茎碳氮比;SC/P. 茎碳磷比;SN/P. 茎氮磷比;LC/N. 叶碳氮比;LC/P. 叶碳磷比;LN/P. 叶氮磷比。* 表示显著性相关($P < 0.05$);** 表示极显著相关($P < 0.01$)。

r 为相关系数,红色表示正向相关,蓝色表示负向相关,颜色越深则相应的正(负)相关性越大。

图 2 草地早熟禾功能性状间的相关性

SLA, specific leaf area. CC, leaf construction cost. RC, root carbon. RN, root nitrogen. RP, root phosphorus. SC, stem carbon. SN, stem nitrogen. SP, stem phosphorus. LC, leaf carbon. LN, leaf nitrogen. LP, leaf phosphorus. RC/N, root carbon to nitrogen ratio. RC/P, root carbon to phosphorus ratio. RN/P, root nitrogen to phosphorus ratio. SC/N, stem carbon to nitrogen ratio. SC/P, stem carbon to phosphorus ratio. SN/P, stem nitrogen to phosphorus ratio. LC/N, leaf carbon to nitrogen ratio. LC/P, leaf carbon to phosphorus ratio. LN/P, leaf nitrogen to phosphorus ratio. * means significant correlation ($P < 0.05$). ** means extremely significant correlation ($P < 0.01$). r is correlation coefficient, red indicates positive correlation, and blue indicates negative correlation, the darker the color, the greater the corresponding positive (negative) correlation.

Fig. 2 Correlation analysis between functional traits of *P. pratensis*

2.3 白三叶入侵对草地早熟禾草坪质量的影响

随白三叶入侵程度的增加,草坪密度、绿度指数和均一性均呈降低趋势,而叶宽、地上生物量和地下生物量却呈增加的趋势(表 1)。其中,草坪密度在中度和重度入侵下显著低于对照($P < 0.05$),降幅分别为 32.0%、49.6%,而在轻度入侵下与对照无显著差异;草坪绿度指数和均一性在重度入侵下均比对照显著降低,降幅分别为 10.6%、3.1% ($P < 0.05$);叶宽在各入侵程度下比对照显著增加 27.7%~58.9%,重度和中度入侵程度又显著高于轻度入侵;草坪的地上生物量仅在重度入侵下比对照显著增加 32.7%,在轻度和中度入侵下增加不显著;地下生物量在各入侵程度下均与对照无显著差异($P > 0.05$)。

以草坪密度、质地、绿度指数、均一性、地上生物量和地下生物量的实测值为各指标的综合评价价值,通过隶属函数法对白三叶不同入侵程度下草坪质量进行综合评价(表 2)。结果表明,权重由大到小依次为:绿度指数>质地>地上生物量>均一性>密

度>地下生物量;草坪质量随白三叶入侵程度的增加而降低,即在未入侵下最优,在重度入侵下最差。

2.4 草地早熟禾植物功能性状与草坪质量间的关系

采用冗余分析(RDA)方法,将草地早熟禾植物功能性状 SLA、RC、RN、RP、SC、SN、SP、LC、LN 和 LP 作为解释变量,将草坪质量指标密度、叶宽、绿度指数、均一性、地上生物量和地下生物量作为响应变量,利用 RDA 对 2 个变量组进行分析(图 3)。其中,箭头连线的长度代表环境因子与研究对象的相关性大小,箭头与箭头之间的夹角越小,相关性越大,反之越小。结果表明,LW、AB、UB 与 RN、RP、SN、SP、LN 和 LP 呈正相关,与 RC、SC 和 LC 呈负相关;GI、DS、UF 与 RC、SC、LC 呈正相关,与 RN、RP、SN、SP、LN 和 LP 呈正相关。植物功能性状指标对草坪质量指标的影响大小表现为:LC>SLA>RP>SP>LP>RC>LN>SN>SC>RN,且植物功能性状指标对草坪质量指标前 2 轴的累积解释量达特征值总和的 99%以上,表明排序轴可有效反映植物功能性状与草坪质量之间的变化特征。

表 1 不同白三叶入侵程度下草地早熟禾草坪质量指标(平均值±标准误)

Table 1 The turf quality indexes of *P. pratensis* under different invasion degrees of *T. repens* (mean ± SE)

入侵程度 Invasion degree	密度 Density/cm ⁻²	绿度指数 Greenness index	叶宽 Leaf width/mm	均一性 Uniformity	地上生物量 Aboveground biomass/ (g/cm ²)	地下生物量 Underground biomass/ (g/cm ²)
CK	1.25±0.02a	5.87±0.09a	2.82±0.10c	0.97±0.01a	1.62±0.10b	0.73±0.04ab
LI	1.08±0.10a	6.01±0.04a	3.60±0.15b	0.94±0.01b	1.85±0.06b	0.60±0.05b
MI	0.85±0.04b	5.69±0.14ab	4.37±0.14a	0.95±0.01ab	1.78±0.09b	0.69±0.03ab
HI	0.63±0.05c	5.25±0.04b	4.48±0.08a	0.94±0.02b	2.15±0.04a	0.82±0.06a

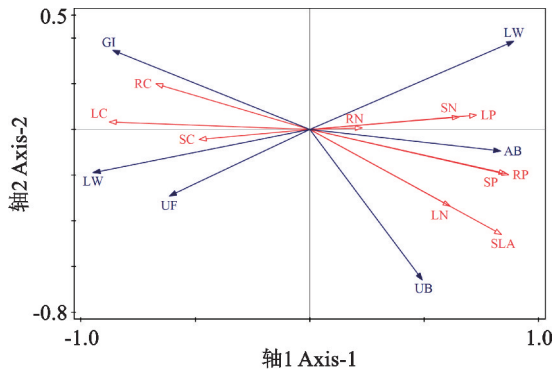
注:同列不同小写字母表示不同入侵程度间差异显著($P < 0.05$)。

Note: The different lowercase letters within same column indicate significant differences among different levels of invasion ($P < 0.05$).

表 2 白三叶入侵下草坪质量各指标隶属函数值及草坪质量综合评价价值

Table 2 Membership function values of each index of turf quality under different invasion degrees of *T. repens* and overall evaluation value of turf quality

入侵程度 Invasion degree	隶属函数值 Membership function value						综合评价价值 Comprehensive index	排序 Order
	密度 Density	质地 Texture	绿度指数 Greenness index	均一性 Uniformity	地上生物量 Aboveground biomass	地下生物量 Underground biomass		
CK	1.000 0	0.000 0	0.820 2	1.000 0	0.000 0	0.590 9	0.539 3	1
LI	0.717 3	0.470 5	1.000 0	0.280 0	0.430 7	0.000 0	0.512 2	3
MI	0.348 6	1.000 0	0.578 9	0.314 1	0.303 0	0.409 1	0.514 3	2
HI	0.000 0	1.000 0	0.000 0	0.000 0	1.000 0	1.000 0	0.502 5	4
权重 Weight value	0.136 8	0.191 2	0.202 9	0.157 8	0.178 8	0.132 6		



SLA. 比叶面积;RC. 根碳;RN. 根氮;RP. 根磷;SC. 茎碳;
SN. 茎氮;SP. 茎磷;LC. 叶碳;LN. 叶氮;LP. 叶磷;
DS. 密度;LW. 叶宽;GI. 绿度指数;UF. 均一性;
AB. 地上生物;UB. 地下生物量。

图3 草地早熟禾功能性状与草坪质量间的冗余分析(RDA)

SLA, specific leaf area. RC, root carbon. RN, root nitrogen.
RP, root phosphorus. SC, stem carbon. SN, stem nitrogen.
SP, stem phosphorus. LC, leaf carbon. LN, leaf nitrogen.
LP, leaf phosphorus. DS, density. LW, leaf width.
GI, greenness index. UF, uniformity. AB, aboveground
biomass. UB, underground biomass.

Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) between *P. pratensis* functional traits and turf quality

3 讨论

3.1 白三叶入侵对草地早熟禾功能性状的影响

植物功能性状能体现出植物的生长状况及其对外部环境的适应性,能反映植物在生态系统中的功能特征^[29]。植物的生长、繁殖和竞争与其功能性状密切相关。叶片建成成本指产生单位面积叶片所消耗的能量或碳量,一般低含碳量能够使植物叶片建成成本降低、繁殖生长速度提高,并提高碳利用效率,使更多的能源投入到竞争中,获得更快的生长速度,加速其入侵^[25]。比叶面积是植物叶片特征的中心性状,常与资源约束水平及其种内或种间竞争有关^[30]。本研究表明,草地早熟禾的叶片建成成本随白三叶入侵程度的增加而减少,这与Caplan等^[31]的研究结果一致。此外,白三叶重度入侵下草地早熟禾的比叶面积高于其他入侵程度,表明草地早熟禾重度入侵区比其他入侵区具有更快速的生长策略^[32]。

碳、氮和磷含量是植物养分吸收与利用的重要指标。当环境条件改变时,植物能主动调节对养分的需求,并对自身的养分重新分配以抵御逆境,因此植物各器官的碳、氮和磷含量随外来植物入侵程度的变化而不断改变^[33]。叶片碳含量是植物适应环

境变化,维持碳平衡的重要参数^[34]。张梅等^[32]研究表明,随反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)入侵程度的增加,本地植物叶C含量降低,重度入侵下本地植物叶N含量显著高于未入侵区。马可心等^[25]发现随曼陀罗入侵程度的增加,本地植物叶N含量逐渐升高。本研究表明,在白三叶重度入侵条件下,草地早熟禾的叶C含量比未入侵对照显著降低,其N、P含量显著高于未入侵对照,这与上述前人的研究结果基本一致,表明随白三叶入侵程度的增加,草地早熟禾表现出与外来植物相似的资源竞争能力,即通过增强自身的竞争优势来抵御外来植物的入侵^[35]。

草地早熟禾对C、N和P的吸收和转换方式存在差异,因而各个器官中元素分布也不尽相同^[36]。本研究同一入侵程度下,草地早熟禾叶N和P含量均大于根和茎,表明草地早熟禾将更多的N和P分配至叶,以贮存同化产物来抵御白三叶入侵^[37]。碳是一种合成次生代谢产物的物质,合成它们需要消耗能源^[38],这与草地早熟禾各器官C含量随白三叶入侵程度的增加而降低相吻合。可见,草地早熟禾各器官C、N和P等元素的分布差异因入侵程度的不同而不同,即存在入侵程度特异性。

植物的C、N、P元素比可以反映植物体贮存光合产物的能力及相对生长速率。C/N值代表植物同化C及贮存光合产物的能力,C/N值高表示植物贮存同化产物的能力强。C/P和N/P值反映植物的相对生长速率,N/P值越低,其相对生长速率越高^[37]。本研究中草地早熟禾在白三叶不同入侵程度下各器官的C/N、C/P和N/P值总体趋势为轻度入侵>中度入侵>重度入侵,表明随白三叶入侵程度的增加,草地早熟禾贮存同化产物的能力降低,通过增加自身的相对生长速率来抵抗白三叶成功入侵;同一入侵程度下,草地早熟禾各器官C/N值表现为根>茎>叶,C/P值表现为根大于茎和叶,N/P值其变化趋势为茎和叶大于根,说明草地早熟禾根具有较快的生长速率并能贮存同化产物,通过地下根系对资源利用的优势以增大竞争力。

C、N和P作为植物的必需元素,在植物体内的组成与分配中联系紧密,共同协调进化来适应环境变化。当植物在生长过程面对有限资源时,在生长与防御间存在权衡分配的机制^[39]。植物各器官养分元素间具有一定的相关关系,高相关性说明植物对养分元素的吸收规律比较稳定。本研究中茎C与叶C呈显著正相关,茎P与叶P呈极显著正相关,表明草地早熟禾地上器官均衡分配了C、P元

素。而根 C/N 与根 N/P 呈负相关,说明若能量更多地用于地上生长,则将减少同化产物的贮存。因此,生长和贮存之间的能量分配权衡会影响草地早熟禾根、茎和叶的快速生长。

3.2 白三叶入侵对草地早熟禾草坪质量的影响

草坪的坪用价值由草坪的各个坪用性状决定。代微然等^[40]通过研究东非狼尾草(*Pennisetum clandestinum*)入侵草坪,发现其入侵后降低了叶绿素含量、草坪质地和均一性,导致草坪品质变劣。本研究表明,随白三叶入侵程度的增加,草地早熟禾草坪的地上和地下生物量随之增大,而草坪密度、质地、颜色和均一性均逐渐降低。这可能与白三叶和草坪草的生物学特性不同有关,其入侵后与草坪草争夺有限的水热等资源,抑制了草坪草的生长发育,致使草坪品质降低,从而破坏了草坪景观功能和草坪结构平衡^[41]。

草坪质量评价体系是草坪草实用功能与生态功能的有机结合,其中草坪密度和叶片宽度出现的次数最高^[42],也是影响草坪质量的重要因素。质地用叶宽来表示,通常认为草坪密度越大,草坪质量越好;草坪草叶宽越小,草坪质地越优^[43]。汪智宇等^[44]研究发现丝茅草(*Imperata cylindrica*)入侵量对草坪质量的影响有一定差异,用指标加权对草坪质量进行评价,表明草坪密度、质地、叶色、均一性和高度随丝茅草入侵量的增加而降低。本研究通过隶属函数法对白三叶不同入侵程度下草坪质量进行综合评价,表明草坪质量在未入侵下最优,在重度入侵下最差,白三叶入侵严重降低了草坪质量。此外,本课题组先前研究已表明白三叶入侵改变了禾本科草坪土壤特性,提高了土壤养分利用率。因此,为了防止白三叶对禾本科草坪造成进一步破坏,必须对其进行有效防控,这不仅有利于禾本科草坪生态系统肥力的维持,还能降低草坪建植及养护管理的投入。

3.3 草地早熟禾功能性状与草坪质量间的关系

植物功能性状可以反映植物的生长状态,并根

据环境变化调整自身生长^[45]。本研究中冗余分析结果表明,草地早熟禾功能性状指标对草坪质量指标的影响大小表现为叶碳>比叶面积>根磷>茎磷>叶磷>根碳>叶氮>茎氮>茎碳>根氮,叶碳含量对草坪质量的影响最大,这可能主要是由于白三叶入侵改变了草地早熟禾的叶碳含量,为自身创造了良好的生长环境^[46],对入侵区草地早熟禾的生长产生影响,进而影响了入侵区草坪质量的变化。

4 结 论

不同白三叶入侵程度下草地早熟禾功能性状和草坪质量的差异分析和评价结果表明:

(1)随白三叶入侵程度增加,草地早熟禾各器官 C 含量、叶片建成成本及 C/N、C/P 和 N/P 逐渐降低,而比叶面积、各器官 N 和 P 含量增大;同一入侵程度下,草地早熟禾各器官 C、N 和 P 含量均表现为叶大于根和茎,C/N 和 C/P 表现为根和茎大于叶,而其 N/P 表现为茎和叶大于根;草地早熟禾各器官养分元素含量在植物体内的组成与分配联系紧密,通过共同协调进化来适应环境变化。

(2)随白三叶入侵程度增加,草地早熟禾草坪质量指标密度、质地、绿度指数和均一性降低,而地上和地下生物量增大。

(3)草地早熟禾草坪质量在未入侵下最优,在重度入侵下最差;白三叶重度入侵显著降低了草坪质量,且叶碳含量对草坪质量的影响最大。因此,白三叶入侵改变了草地早熟禾的功能性状,创造了有利于自身生长和竞争的环境条件,从而影响了入侵区草坪质量。为了防止白三叶对草地早熟禾草坪造成进一步破坏,建议在白三叶中度入侵(白三叶盖度 55%~60%)时,快速对其进行有效调控,这不仅有利于草地早熟禾草坪生态系统的肥力支持,还能降低草坪建植及养护管理的投入。

参考文献:

[1] 吴昊. 水生空心莲子草入侵群落数量分类及其物种分布的环境解释[J]. 西北植物学报, 2019, 39(2): 319-329.
WU H. Quantitative classification and environmental interpretations for the species distributions of plant communities invaded by aquatic *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(2): 319-329.

[2] EARLY R, BRADLEY B A, DUKES J S, et al. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century

and national response capacities[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 12485.

[3] 肖俞, 李宇然, 段不祥, 等. 高黎贡山外来植物入侵现状及管控建议[J]. 生物多样性, 2023, 31(5): 126-134.
XIAO Y, LI Y R, DUAN H X, et al. Invasion status and control measures for alien plants within the Gaoligong Mountains[J]. *Biodiversity Science*, 2023, 31(5): 126-134.

[4] CUTHBERT R N, DIAGNE C, HUDGINS E J, et al. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management

- worldwide[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 819: 153404.
- [5] DIAGNE C, LEROY B, VAISSIÈRE A C, *et al.* High and rising economic costs of biological invasions worldwide[J]. *Nature*, 2021, 592(7855): 571-576.
- [6] LUO H S, ZHOU Z X, SONG G L, *et al.* Antioxidant enzyme activity and microRNA are associated with growth of *Poa pratensis* callus under salt stress[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2020, 14(4): 429-438.
- [7] IGNATIEVA M, AHRNÉ K, WISSMAN J, *et al.* Lawn as a cultural and ecological phenomenon: A conceptual framework for transdisciplinary research[J]. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2015, 14(2): 383-387.
- [8] ABBERTON M T, THOMAS I. Genetic resources in *Trifolium* and their utilization in plant breeding[J]. *Plant Genetic Resources*, 2011, 9(1): 38-44.
- [9] 张凯. 白三叶入侵对城市草坪生态系统土壤动物的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018.
- [10] 侯清晨, 冯燕楼, 周玉洁, 等. 植物入侵机制的主要假说[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(11): 3105-3115.
- HOU Q C, FENG Y L, ZHOU Y J, *et al.* Main hypotheses on mechanisms underlying plant invasion: A review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(11): 3105-3115.
- [11] 林秦文, 肖翠, 马金双. 中国外来植物数据集[J]. *生物多样性*, 2022, 30(5): 110-117.
- LIN Q W, XIAO C, MA J S. A dataset on catalogue of alien plants in China[J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30(5): 110-117.
- [12] KAUSHIK P, PATI P K, KHAN M L, *et al.* Plant functional traits best explain invasive species' performance within a dynamic ecosystem: A review[J]. *Trees, Forests and People*, 2022, 8: 100260.
- [13] DRENOVSKY R E, GREWELL B J, D'ANTONIO C M, *et al.* A functional trait perspective on plant invasion[J]. *Annals of Botany*, 2012, 110(1): 141-153.
- [14] WANG T T, HAN J H, FANG H W, *et al.* The enhanced functional traits contribute to the successful invasion of *Amaranthus palmeri* in salinity environments: A comparison with its congeners[J]. *Biologia*, 2021, 76(9): 2455-2465.
- [15] 夏蕾, 吉卉, 张家铨, 等. 降水差异对内蒙古温带草原植物根系和叶片功能性状的影响[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(12): 2112-2122.
- XIA L, JI H, ZHANG J Y, *et al.* Effects of different precipitation on root and leaf functional traits of plants in Inner Mongolia Temperate Steppe[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(12): 2112-2122.
- [16] 黄玉梅, 张凯, 孙凌霞, 等. 白三叶(*Trifolium repens*)入侵对城市草坪生态系统土壤动物的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8489-8499.
- HUANG Y M, ZHANG K, SUN L X, *et al.* Effects of *Trifolium repens* invasion on soil animals in an urban turf ecosystem[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(23): 8489-8499.
- [17] SUN K, LIU X S, QIN T J, *et al.* Relative abundance of invasive plants more effectively explains the response of wetland communities to different invasion degrees than phylogenetic evenness[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(3): 625-638.
- [18] BISWAS S R, BISWAS P L, LIMON S H, *et al.* Plant invasion in mangrove forests worldwide[J]. *Forest Ecology and Management*, 2018, 429: 480-492.
- [19] WANG C Y, JIANG K, LIU J, *et al.* Moderate and heavy *Solidago canadensis* L. invasion are associated with decreased taxonomic diversity but increased functional diversity of plant communities in East China[J]. *Ecological Engineering*, 2018, 112: 55-64.
- [20] 柳晓燕, 朱金方, 李飞飞, 等. 豚草入侵对新疆伊犁河谷林下本地草本植物群落结构的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(24): 9613-9620.
- LIU X Y, ZHU J F, LI F F, *et al.* Effect of invaded *Ambrosia artemisiifolia* on understory native plant community structure in Yili River Valley of Xinjiang[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(24): 9613-9620.
- [21] 杨祥波, 李玉玺, 范嘉妍, 等. 不同施氮水平玉米单作和间作白三叶对白浆土腐殖质组成的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2019, 42(5): 887-894.
- YANG X B, LI Y X, FAN J Y, *et al.* Effects of corn monocropping and intercropping with *Trifolium repens* L. on humus composition of albic soil under different N levels[J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2019, 42(5): 887-894.
- [22] 李晶晶, 丁立人, 李志华. 白三叶水浸提液对无芒稗种子萌发和幼苗生长的影响[J]. *草地学报*, 2017, 25(1): 82-91.
- LI J J, DING L R, LI Z H. Effects of aqueous extracts of white clover on seed germination and seedling growth of barnyardgrass[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2017, 25(1): 82-91.
- [23] 吴邦灿, 费龙. 现代环境监测技术[M]. 3版. 北京: 中国环境出版社, 2014.
- [24] 牛存洋, 寿文凯, 杨喜田, 等. 太行山南麓3种典型灌木枝叶功能性状及其适应策略[J]. *干旱区资源与环境*, 2023, 37(12): 123-130.
- NIU C Y, SHOU W K, YANG X T, *et al.* Branch-leaf functional traits and adaptation strategies of three shrubs on the southern foot of Taihang Mountains, North China[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2023, 37(12): 123-130.
- [25] 马可心, 张梅, 方馨, 等. 入侵植物曼陀罗对本地植物功能性状和土壤碳、氮、磷化学计量特征的影响[J]. *植物研究*, 2020, 40(6): 867-875.
- MA K X, ZHANG M, FANG X, *et al.* Effects of invasive plant *Datura stramonium* on the functional traits of native plants and the stoichiometric characteristics of soil carbon, nitrogen and phosphorus[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2020, 40(6): 867-875.
- [26] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [27] 刘及东, 陈秋全, 焦念智. 草坪质量评定方法的研究[J]. *内蒙古农牧学院学报*, 1999, 20(2): 49-53.

- LIU J D, CHEN Q Q, JIAO N Z. Approach of assessment method of turf quality[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 1999, 20(2): 49-53.
- [28] 段碧华, 尹伟伦, 韩宝平, 等. 模拟干旱胁迫下几种冷季型草坪草抗旱性比较研究[J]. *草原与草坪*, 2005, 25(5): 38-41.
- DUAN B H, YIN W L, HAN B P, *et al.* Drought tolerance of six cool-season turf grasses under different consistency PEG-6000 solutions[J]. *Grassland and Turf*, 2005, 25(5): 38-41.
- [29] 刘冰, 向晓娟, 谭璐, 等. 湖南省德夯峡谷生境种子植物功能性状多样性[J]. *西北植物学报*, 2022, 42(9): 1591-1599.
- LIU B, XIANG X M, TAN L, *et al.* Diversity of functional traits of seed plants in Dehang canyon, Hu'nan Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(9): 1591-1599.
- [30] 李群, 赵成章, 王继伟, 等. 张掖湿地芦苇比叶面积和水分利用效率的关系[J]. *生态学报*, 2017, 37(15): 4956-4962.
- LI Q, ZHAO C Z, WANG J W, *et al.* Relationship analysis between specific leaf area and water use efficiency of *Phragmites australis* in the Zhangye wetland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(15): 4956-4962.
- [31] CAPLAN J S, WHEATON C N, MOZDZER T J. Below-ground advantages in construction cost facilitate a cryptic plant invasion[J]. *AoB PLANTS*, 2014, 6: plu020.
- [32] 张梅, 马可心, 唐丽丽, 等. 外来入侵植物反枝苋对本地植物功能性状的影响[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(10): 2925-2933.
- ZHANG M, MA K X, TANG L L, *et al.* The effects of invasive species *Amaranthus retroflexus* on functional traits of native plant species[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(10): 2925-2933.
- [33] 李红林, 贡璐, 洪毅. 克里雅绿洲旱生芦苇根茎叶 C、N、P 化学计量特征的季节变化[J]. *生态学报*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- LI H L, GONG L, HONG Y. Seasonal variations in C, N, and P stoichiometry of roots, stems, and leaves of *Phragmites australis* in the Keriya Oasis, Xinjiang, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(20): 6547-6555.
- [34] 郭美玲, 姚步青, 石国玺, 等. 高寒草甸植物叶片碳含量及其可塑性 with 系统发育的关系[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(6): 1841-1848.
- GUO M L, YAO B Q, SHI G X, *et al.* Phylogenetic relationships of leaf carbon content and plasticity in alpine meadow plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(6): 1841-1848.
- [35] LIU M C, KONG D L, LU X R, *et al.* Higher photosynthesis, nutrient- and energy-use efficiencies contribute to invasiveness of exotic plants in a nutrient poor habitat in Northeast China[J]. *Physiologia Plantarum*, 2017, 160(4): 373-382.
- [36] 柯立, 杨佳, 余鑫, 等. 北亚热带常绿阔叶林 3 优势树种叶水平碳、氮、磷化学计量及季节变化特征[J]. *土壤通报*, 2014, 45(5): 1170-1174.
- KE L, YANG J, YU X, *et al.* Characteristics of seasonal variations and foliar C, N, P stoichiometry of three dominant trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2014, 45(5): 1170-1174.
- [37] 王桔红, 陈文, 张燕芳, 等. 不同入侵程度的微甘菊及本土种稀荦碳、氮、磷化学计量特征与营养策略[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(6): 1994-2003.
- WANG J H, CHEN W, ZHANG Y F, *et al.* Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry and nutrition strategy of invasive species *Mikania micrantha* with three invasive degrees and native species *Siegesbeckia orientalis*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(6): 1994-2003.
- [38] 屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 等. 不同生境黄顶菊碳、氮、磷化学计量特征[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(17): 171-176.
- TU C Y, HUNAGFU C H, JIANG N, *et al.* Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Flaveria bidentis* in different habitats[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29(17): 171-176.
- [39] YOSHIDA T. Ecological stoichiometry and the shape of resource-based tradeoffs[J]. *Oikos*, 2006, 112(2): 406-411.
- [40] 代微然, 任健, 宋丽梅, 等. 东非狼尾草入侵对冷季型草坪土壤呼吸及草坪质量的影响[J]. *草业科学*, 2014, 31(3): 393-398.
- DAI W R, REN J, SONG L M, *et al.* Effects of kikuyugrass invasion on soil respiration rate and quality of cool season turf[J]. *Pratacultural Science*, 2014, 31(3): 393-398.
- [41] 张丽慧, 赵艳, 刘金平. 修剪对丝茅草入侵冬草坪生物量结构及景观价值的影响[J]. *西南农业学报*, 2015, 28(1): 371-375.
- ZHANG L H, ZHAO Y, LIU J P. Effect of trimming on biomass structure and landscape value of *Ophiopogon japonicus* lawn invaded by *Imperata cylindrica*[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 28(1): 371-375.
- [42] 祁含. 三个假俭草生态型生长特性、耐寒性及坪用特性的评价[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [43] 徐彦花, 麦靖雯, 刘天增, 等. ‘华南’假俭草的坪用性状评价[J]. *草业科学*, 2019, 36(8): 2026-2032.
- XU Y H, MAI J W, LIU T Z, *et al.* Evaluation of turf quality characteristics of ‘Huanan’ Centipede grass[J]. *Pratacultural Science*, 2019, 36(8): 2026-2032.
- [44] 汪智宇, 李莹, 刘金平, 等. 不同修剪频次和丝茅入侵量对细叶结缕草竞争力和草坪质量的影响[J]. *草业学报*, 2019, 28(10): 53-65.
- WANG Z Y, LI Y, LIU J P, *et al.* Effects of mowing frequency on competitiveness and quality of *Zoysia tenuifolia* lawn invaded by *Imperata koenigii*[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2019, 28(10): 53-65.
- [45] 白江珊, 唐浩然, 姜彦景. 水深和氮添加对湿地植物功能性状的影响研究进展[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(9): 2987-2995.
- BAI J S, TANG H R, LOU Y J. Effects of water depth and nitrogen addition on functional traits of wetland plants: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(9): 2987-2995.
- [46] WANG T T, HAN J H, FANG H W, *et al.* The enhanced functional traits contribute to the successful invasion of *Amaranthus palmeri* in salinity environments: A comparison with its congeners[J]. *Biologia*, 2021, 76(9): 2455-2465.