

引用格式: 廖烜, 李滨玲, 宋薇, 等. 不同光照强度对入侵种大狼把草叶片光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2025, 45(1): 0000-0000. [LIAO D, LI B L, SONG W, et al. Effects of different light intensities on photosynthetic characteristics in leaves of the invasive species *Bidens frondosa*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2025, 45(1): 0000-0000.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240506

不同光照强度对入侵种大狼把草 叶片光合特性的影响

廖烜¹, 李滨玲¹, 宋薇¹, 周兵^{1,2}, 苏启陶^{1,2}, 闫小红^{1,2}

(1 井冈山大学 生命科学学院, 江西吉安 343009; 2 生物入侵与生物安全江西省重点实验室, 江西吉安 343009)

摘要 【目的】探究不同光照强度对入侵种大狼把草与本地种山莴苣光合特性的影响, 为揭示大狼把草的入侵机制提供依据。【方法】以 2 种植物盆栽幼苗为材料, 采用黑色遮阳网建立 100%、40%、24%、14% 光强的遮阴棚, 比较植物处理间叶片光合特性差异。【结果】(1) 100% 和 14% 光强下, 大狼把草最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)均明显高于山莴苣, 光补偿点(LCP)则低于山莴苣。(2) 100% 和 14% 光强下, 大狼把草的叶绿素含量明显高于山莴苣。(3) 大狼把草的羧化效率(CE)、Rubisco 最大羧化速率($V_{c,max}$)、RuBP 最大再生速率(J_{max})以及无 CO_2 时的光呼吸速率(R_p) 在 100% 光强下显著高于山莴苣, $V_{c,max}$ 在 14% 光强下明显高于山莴苣, 而 R_p 在中低光强下下降并低于山莴苣;(4) 大狼把草的 P_{max} 、 R_d 、CE、 A_{max} 、 R_p 、 J_{max} 比山莴苣具更高可塑性。【结论】入侵植物大狼把草在不同光强下表现出更高的光合能力和光合生理可塑性, 对光强具更广泛的适应范围。

关键词 入侵种; 大狼把草; 光照强度; 光合特性

中图分类号 Q948.1 文献标志码 A

Effects of different light intensities on photosynthetic characteristics in leaves of the invasive species *Bidens frondosa*

LIAO Da¹, LI Binling¹, SONG Wei¹, ZHOU Bing^{1,2}, SU Qitao^{1,2}, YAN Xiaohong^{1,2}

(1 College of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; 2 Jiangxi Provincial Key Laboratory of Biological Invasion and Biosafety, Ji'an, Jiangxi 343009, China)

Abstract [Objective] The study aims to explore the effects of light intensity on the photosynthetic characteristics of the invasive species *Bidens frondosa* and native species *Lactuca indica*, so as to provide basis for understanding the invasion mechanism of *B. frondosa*. [Methods] The photosynthetic characteristics of the leaves from the two potted plants were compared under irradiance levels of 100%, 40%, 24%, and 14%. [Results] (1) Under 100% and 14% irradiances, the maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and light saturation point (LSP) of *B. frondosa* were higher than *L. indica*, while the light compensation point (LCP) was lower than *L. indica*. (2) Under 100% and 14% irradiances, the chlorophyll content of *B. frondosa* was higher than *L. indica*. (3) Under 100% irradiance, the carboxylation efficiency (CE), the maximum carboxylation rate of Rubisco ($V_{c,max}$), the maximum regeneration rate of RuBP (J_{max}), and the photorespiration rate in the absence of CO_2 (R_p) were higher than *L. indica*. (4) Compared with *L.*

收稿日期: 2024-09-10; 修改稿收到日期: 2024-10-24

基金项目: 江西省自然科学基金项目(20212BAB205018); 国家自然科学基金项目(32360264)

作者简介: 廖烜(2001—), 女, 硕士研究生, 主要从事入侵植物生理生态学研究。E-mail: 1779044601@qq.com

通信作者: 闫小红, 副教授, 主要从事入侵植物生理生态学研究。E-mail: yanxiaohong325@126.com

indica, *B. frondosa* had higher plasticity in P_{max} , R_d , CE, A_{max} , R_p , and J_{max} . [Conclusion] The invasive plant *B. frondosa* shows higher photosynthetic capacity and photosynthetic physiological plasticity under different irradiances, indicating that *B. frondosa* has a wider range of adaptation to irradiance.

Key words invasive species; *Bidens frondosa*; light intensity; photosynthetic characteristics

生物入侵打破生态平衡,造成严重的生态灾难,是导致全球生物多样性丧失的重要因素。有关外来入侵植物的入侵机制和假说主要有天敌逃避假说、增强竞争力进化假说、化感作用机制等^[1-2],外来入侵植物本身对异质性生境超强的适应能力也是其重要的入侵机制^[3-4]。光是植物生长和繁殖的重要影响因子^[5],光环境的变化在自然界中普遍存在,包括入侵植物在内的任何植物在其生命周期中都会经历光环境的变化^[6]。光环境的改变会影响光合作用、营养物质吸收及其在植物体内重新分配等一系列生理过程,最终表现为植株各构件形态上不同程度的变化^[7-8]。光是一个极端异质性的资源^[9],会影响外来植物的入侵、定植和扩散过程^[10]。有研究表明,对不同光强环境的高度适应性是外来植物成功入侵的一个重要方面^[11-12],如薇甘菊(*Mikania micrantha*)、紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)、白花鬼针草(*Bidens alba*)等入侵植物对光环境的可塑性响应促进其入侵^[13-15]。

植物对光环境的适应性直接体现在不同光环境下对光利用能力上的差异,即光的有效性。光的有效性是影响植物生长、繁殖和生存的主要环境因素^[16],主要体现在植物光合作用能力的大小以及碳收益和碳损失之间的平衡^[17],具体可反映在最大净光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、Rubisco最大羧化速率($V_{c,max}$)、RuBP最大再生速率(J_{max})以及呼吸效率(RE)上。如朱文杰等^[18]研究发现,3种藤本植物的 P_{max} 和LSP在不同光强下表现出明显差异。大狼把草(*Bidens frondosa*)为菊科(Compositae)鬼针属(*Bidens*)1年生草本植物,原产于北美洲,目前在中国长江中下游地区广泛分布,对当地生物多样性和农业生产等造成严重危害^[19]。笔者在野外调查中发现,大狼把草可入侵多种生境,在荒地、林下等不同光环境下均长势良好,显示其对不同光照环境较强的适应性。然而,大狼把草是如何适应光环境异质性,是否在不同光强下具有更高的光有效性,目前还不清楚。为此,本研究以入侵植物大狼把草及其伴生种山莴苣(*Lactuca indica*)为对象,比较不同光强下大狼把草光合能力的差异,探讨其对光环境异质性的适应能力与入侵性的关系,为揭

示大狼把草的入侵机制及防治提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料

试验在井冈山大学生命科学学院生物园进行。前期野外调查中发现,本地种山莴苣多与大狼把草伴生生长,且二者均为菊科植物,生长期也较为一致,为此本研究选用山莴苣作为试验对照植物。大狼把草和山莴苣的种子于9—11月份收集,在翌年5月播于苗床中,当植株高度达20~30 cm时,选择大小一致的种苗转移到21 cm×21 cm的黑色塑料营养钵中,栽培基质为园土、草炭土、河砂按照3:1:1的体积比混合而成。所有种苗放置在相对光强40%下适应2周后进行光强处理。

1.2 光强处理

利用黑色遮阳网在开放样地中建立相对光强分别为14%(I_{14} ,3层遮阳网)、24%(I_{24} ,2层遮阳网)、40%(I_{40} ,1层遮阳网)和100%(I_{100} ,全光照,无遮阳网)的4个遮阴棚,每个规格为6 m×6 m×2.5 m,棚中光照强度用Li-6400XT光量子传感器进行测定。将适应2周的2种植物幼苗均随机分成4组,每组每种植物15盆,分别置于4个遮阴棚中,并进行相同的水肥管理。为了避免位置影响,营养钵排列在每个遮阴棚的中心位置,整个试验过程中每周重新随机摆放1次。

1.3 光响应曲线和CO₂响应曲线及其特征参数测定

在遮阴处理73 d后,对每种植物每个处理进行光响应曲线和CO₂响应曲线测定。于9:00—11:30和14:30—16:30,每种植物每个光强处理随机选取4株健康植株,采用Li-6400XT便携式光合作用测定系统,选择Li-6400XT-02B红蓝光源(Li-Cor, USA)和自动测量程序进行测定。测定时利用CO₂钢瓶控制CO₂浓度为(380±2) μmol/mol,泵流速为500 mmol/s,叶片温度为(35±1)°C,空气相对湿度约为70%。样叶在每个光强下至少180 s记录1个点。光合有效辐射梯度设置为2 000,1 500,1 000,800,650,500,400,300,250,200,150,100,50,20,0 μmol/(m²·s),测定相应的净光合速率(P_n),采用Ye等^[20]的模型进行光合-光响应曲线拟

合,并获得最大净光合速率(P_{\max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)等特征参数。然后在饱和光强下 CO_2 浓度梯度设置为 1 500, 1 300, 1 000, 800, 600, 380, 300, 260, 220, 180, 140, 110, 80, 50, 0 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 测定相应的净光合速率(P_n), 拟合光合- CO_2 响应曲线, 并获得羧化效率(CE)、无 CO_2 时的光呼吸速率(R_p)等特征参数。用 McMurtrie 等的方法^[21] 计算 Rubisco 最大羧化速率($V_{c,\max}$)和 RuBP 最大再生速率(J_{\max})。

1.4 光合色素含量测定

参照 Arnon 的方法^[22] 测定叶绿素含量, 并适当加以改进。用直径 5 mm 的打孔器打 15 个叶片圆片(避开叶脉), 剪碎后置于离心管内, 加入 5 mL 80% 丙酮, 在黑暗处浸提 24 h, 用 UV-2550 紫外可见分光光度计(日本岛津)分别测定 470, 645, 652, 663 nm 处的吸光度值, 根据吸光度值计算单位面积的叶绿素和类胡萝卜素含量。每种植物 4 次重复, 每次重复 1 张叶片。

1.5 可塑性指数计算

根据 Valladares 等的方法^[23] 计算可塑性指数 $[\text{PI}, (X_{\max} - X_{\min})/X_{\max}, X_{\max}$ 和 X_{\min} 分别代表各参数在处理间的最大均值和最小均值]。

1.6 数据统计分析

采用 Excel 2019 和 SPSS 19.0 进行数据处理与统计分析。采用单因素方差分析比较同一物种不同光强下指标间的差异, 并用最小显著性差异法(LSD)检验数据之间的差异显著性($P < 0.05$)。采用独立样本 t 检验比较相同光强下两物种之间指标的差异, 文中所列数据均为平均值 \pm 标准误($n = 4$)。采用 Origin 2021 软件作图。

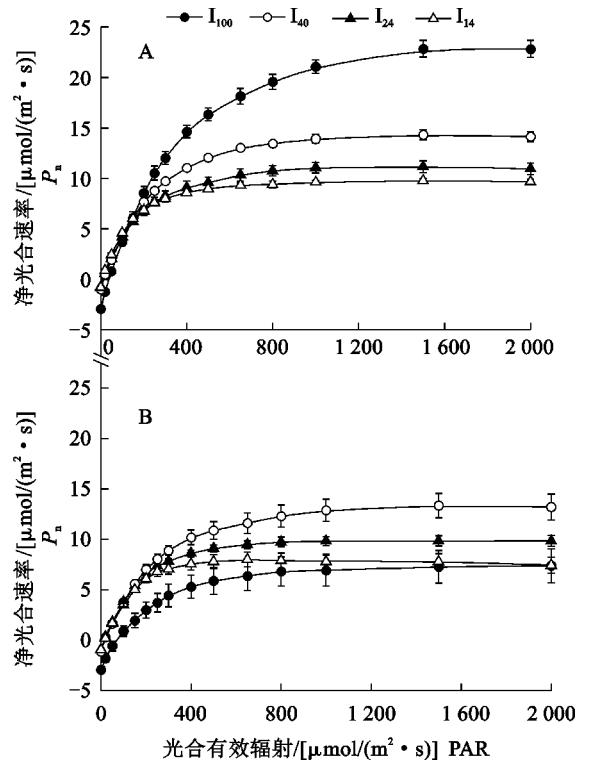
2 结果与分析

2.1 光强对大狼把草和山莴苣叶片光合-光响应曲线及其特征参数的影响

2.1.1 光合-光响应曲线

2 种植物叶片的光合-光响应曲线在 4 种不同光强处理下均随光合有效辐射(PAR)增强表现为先快速上升后趋于稳定或下降, 但处理间上升幅度不同, 并且物种间也存在差异(图 1)。其中, 在相同 PAR 下, 各处理大狼把草叶片的净光合速率(P_n)随光照强度升高而增加, 并在全光照处理(I_{100})下最高, 而在中低光强处理(I_{14} — I_{40})下均明显低于全光照处理, 且随光强减弱而逐渐降低; 在不同生长光强处理下, 大狼把草在高 PAR 部分未出现较强的光

抑制现象(图 1, A)。同时, 伴生种山莴苣叶片 P_n 在全光照处理下明显低于其他生长光强处理, 在中低生长光强(I_{14} — I_{40})范围内随生长光照强度升高而增加; 在最低生长光强处理(I_{14})下, 山莴苣光合-光响应曲线在高 PAR 部分的光抑制较明显(图 1, B)。另外, 在相同生长光强下, 大狼把草 P_n 均显著高于相应的山莴苣(图 1)。



I_{14} 、 I_{24} 、 I_{40} 、 I_{100} 分别表示 14%、24%、40%、100% 光照强度处理。下同。

图 1 不同光强下大狼把草(A)和山莴苣(B)光合-光响应曲线

I_{14} 、 I_{24} 、 I_{40} 、and I_{100} represents 14%, 24%, 40%, and 100% light intensities, respectively. The same as below.

Fig. 1 Light response curves of *B. frondosa* (A) and *L. indica* (B) at varying irradiance levels

2.1.2 光合响应特征参数

依据光合-光响应曲线的拟合方程可得到 2 种植物叶片最大净光合速率(P_{\max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)以及暗呼吸速率(R_d)、呼吸效率(RE)等光合特征参数(表 1)。其中, 大狼把草叶片的 P_{\max} 、LSP、LCP 以及 R_d 均随生长光照强度减弱而逐渐降低, 且 I_{14} — I_{40} 光强处理均与 I_{100} 光强处理差异显著; 在不同光强处理下, 山莴苣的 LSP、LCP 和 R_d 随生长光照强度减弱均表现出与大狼把草基本相同的逐渐降低趋势, 但其 P_{\max} 值呈先升后降趋势, I_{14} — I_{40} 光强处理均高于 I_{100} 光强处理, 而仅 I_{40} 光

强处理下增幅显著。同时,2种植物叶片 RE 均随生长光照强度减弱而先增后降,且遮阴处理均高于全光照处理,差异大多达到显著水平。

比较2种植物间的光合参数发现,大狼把草叶片 RE 在4个不同生长光强范围内均显著高于山莴苣,增幅在30%~40%之间; P_{max} 在不同生长光强下均不同程度高于山莴苣,但仅在100%光强下增幅达到显著水平,约为山莴苣的3.1倍($P<0.05$);LSP 也大多高于相应山莴苣,而 LCP 则均不同程度低于相应山莴苣,并均在 I_{14} 和 I_{100} 光强处理下差异显著,LSP 增幅分别为31.6%和45.0%,LCP 降幅分别为32.9%和34.7%; R_d 则与山莴苣均没有显著差异(表1)。

表1 不同光强下大狼把草和山莴苣叶片的光合响应特征参数

Table 1 Photosynthetic characteristic parameters of the leaves from *B. frondosa* and *L. indica* at different irradiances

物种 Species	处理 Treatment	最大净光合速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] P_{max}	光饱和点/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] LSP	光补偿点/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] LCP	暗呼吸速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] R_d	呼吸效率 RE
大狼把草 <i>B. frondosa</i>	I_{100}	22.96±0.82a*	1883.40±128.20a*	38.67±2.78a	3.00±0.19a	7.74±0.57b*
	I_{40}	14.43±0.37b	1466.81±117.62b	15.66±4.61b	1.08±0.27b	13.76±0.66a*
	I_{24}	11.19±0.60c	1390.71±33.09b	11.58±1.01b	1.05±0.03b	13.79±1.77a*
	I_{14}	9.80±0.26c	1309.63±87.56b*	9.98±0.59b	0.92±0.02b	10.62±0.47ab*
山莴苣 <i>L. indica</i>	I_{100}	7.41±1.66b	1431.54±103.78a	57.61±6.83a*	2.92±0.36a	2.79±0.83c
	I_{40}	13.32±1.26a	1598.33±66.15a	18.33±1.88b	1.26±0.14b	10.65±0.36a
	I_{24}	10.06±0.48ab	1212.00±66.89b	14.48±0.14b	1.09±0.04b	9.23±0.98a
	I_{14}	8.20±0.77b	903.01±69.63c	15.29±1.53b*	1.23±0.17b*	6.90±1.66b

注:*表示相同光强下不同物种之间差异显著($P<0.05$);同列不同小写字母表示同一物种不同光强处理之间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: * indicates significant differences ($P<0.05$) between species at the same irradiance. Different normal letters within the same column indicate significant differences ($P<0.05$) among irradiance for the same species. The same as below.

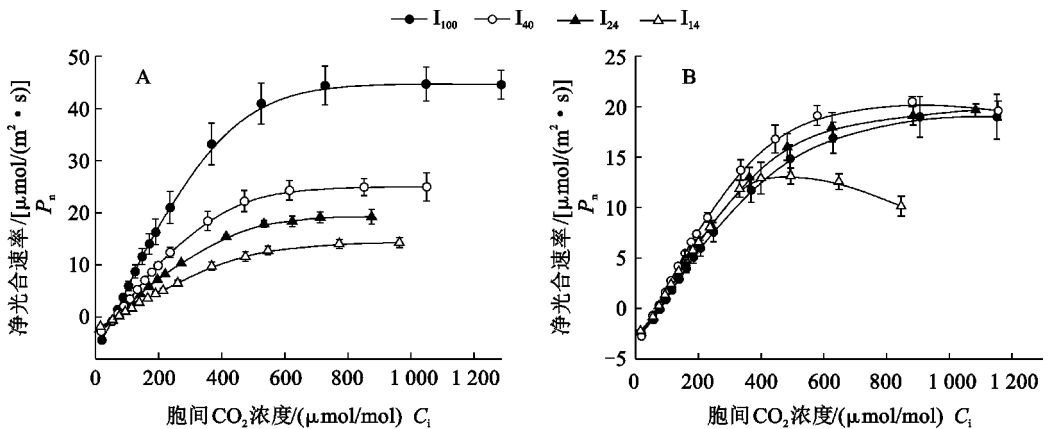


图2 不同光强下大狼把草(A)和山莴苣(B)光合- CO_2 响应曲线

Fig. 2 P_n - CO_2 concentration response curves of *B. frondosa* (A) and *L. indica* (B) at different irradiances

通过拟合光合- CO_2 响应曲线得到的各特征参数值(表 2)显示,大狼把草叶片的 CE 、 A_{\max} 、 R_p 、 $V_{c,\max}$ 、 J_{\max} 随生长光强减弱而下降,并且不同光强间存在差异显著。相对于大狼把草,山莴苣叶片各特征参数值随生长光强改变趋势并没有明显规律,其 CE 值与大狼把草的变化趋势相反;山莴苣叶片的 A_{\max} 、 $V_{c,\max}$ 和 J_{\max} 在 I_{24} — I_{100} 生长光强处理之间没有明显差异,但它们均高于相应的 I_{14} 光强处理,且差异均达到显著水平; R_p 在各生长光强处理下无显著差异。

同时,各 CO_2 响应特征参数值在大狼把草和山

莴苣两物种间也存在差异,但各指标表现不尽相同(表 2)。其中,大狼把草叶片 CE 和 R_p 在 I_{100} 光强处理下显著高于山莴苣,而在 I_{14} 光强处理下显著低于山莴苣,在其余光强处理下与山莴苣没有显著差异;其 A_{\max} 和 J_{\max} 在 I_{100} 、 I_{40} 光强处理下均显著高于山莴苣, A_{\max} 分别约为山莴苣的 2.2 倍和 1.3 倍, J_{\max} 分别约为山莴苣的 1.9 倍和 1.2 倍,但在其余光强处理下则与山莴苣没有显著差异;其 $V_{c,\max}$ 在 I_{100} 和 I_{14} 光强处理下均显著高于山莴苣,分别为山莴苣的 2.0 倍和 1.4 倍,而在其余光强下与山莴苣没有显著差异。

表 2 不同光强下大狼把草和山莴苣叶片的 CO_2 响应特征参数

Table 2 CO_2 characteristic parameters of *B. frondosa* and *L. indica* at different irradiances

物种 Species	处理 Treatment	羧化效率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] CE	潜在最大光合速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] A_{\max}	无 CO_2 时 光呼吸速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] R_p	Rubisco 最大 羧化速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] $V_{c,\max}$	RuBP 最大 再生速率/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] J_{\max}
大狼把草 <i>B. frondosa</i>	I_{100}	0.161±0.011a*	43.86±2.45a*	8.90±0.42a*	97.45±1.91a*	226.33±13.45a*
	I_{40}	0.096±0.006b	26.16±1.50b*	5.33±0.13b	67.71±4.21b	142.82±15.07b*
	I_{24}	0.068±0.003c	20.28±1.10c	3.91±0.18c	53.45±3.10c	108.39±7.65c
	I_{14}	0.044±0.005d	15.42±1.03d	2.73±0.27d	49.83±0.62c*	79.12±6.39d
山莴苣 <i>L. indica</i>	I_{100}	0.057±0.004b	19.54±2.03a	4.04±0.29a	49.28±5.23a	106.39±5.87a
	I_{40}	0.076±0.007ab	20.42±1.14a	4.56±0.30a	57.83±4.22a	117.29±11.14a
	I_{24}	0.064±0.002ab	20.12±0.93a	4.09±0.15a	51.87±2.26a	105.36±4.57a
	I_{14}	0.083±0.010a*	13.06±0.91b	4.44±0.34a*	34.41±1.97b	68.92±4.92b

2.3 光强对大狼把草和山莴苣叶片光合色素含量的影响

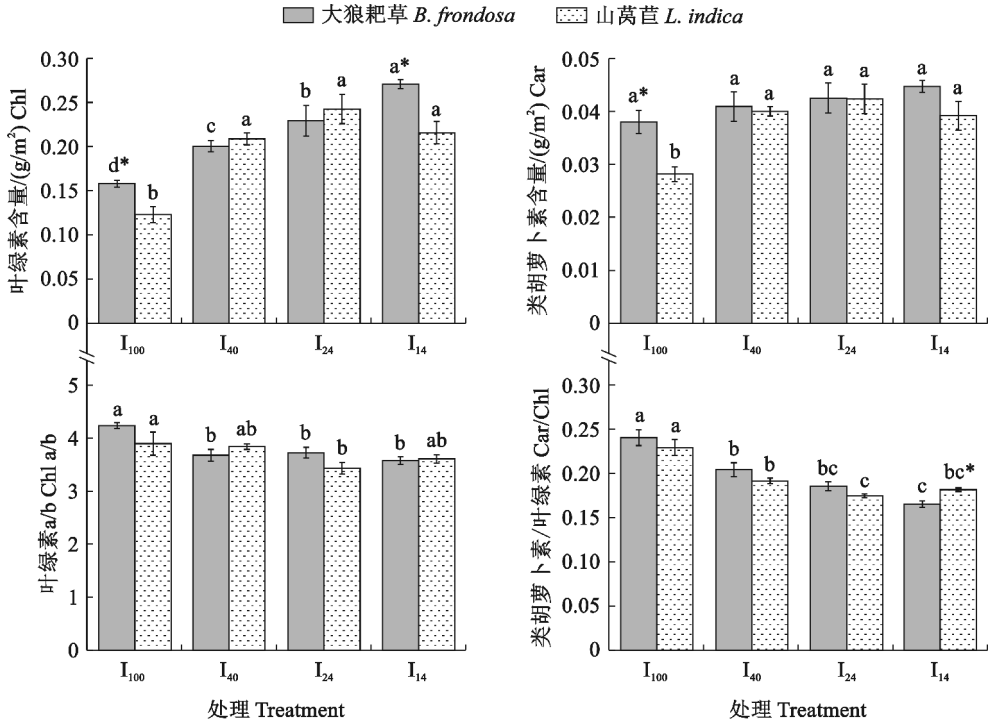
大狼把草单位叶面积叶绿素(Chl)含量随着光照强度减弱而逐渐升高,并且各光强处理之间均存在显著差异,单位叶面积类胡萝卜素(Car)含量在不同光强处理之间均没有明显差异;而其叶绿素 a 与叶绿素 b 含量之比(Chl a/b)以及类胡萝卜素与叶绿素含量之比(Car/Chl)均随光强减弱而逐渐降低,且 I_{100} 光强处理与其他 3 个光强处理均存在显著差异,而其他 3 个光强处理间多没有显著差异(图 3)。同时,对于伴生种山莴苣,叶绿素和类胡萝卜素含量均随着处理光强减弱呈先升后降趋势,并均在 I_{24} 光强处理达到最高,而与 I_{14} 、 I_{40} 处理均无显著差异,但三者均显著高于 I_{100} 处理;叶片 Chl a/b 和 Car/Chl 与大狼把草的相应指标变化规律基本一致,均随生长光强减弱而逐渐降低(图 3)。另外,大狼把

草和山莴苣之间的光合色素含量及其比值也存在着较大差异。

其中,大狼把草的叶绿素含量在 I_{14} 和 I_{100} 处理光强下,类胡萝卜素含量仅在 I_{100} 光强处理下显著高于山莴苣,而其 2 个指标在其余光强处理下均与山莴苣无显著差异;两物种 Chl a/b 在各生长光强下均无显著差异,而大狼把草 Car/Chl 也仅在 I_{14} 生长光强下显著低于山莴苣,在其余光强处理下均与山莴苣无显著差异(图 3)。

2.4 大狼把草与山莴苣响应曲线特征参数及光合色素含量可塑性差异

大狼把草和山莴苣大部分拟合参数及色素含量的表型可塑性存在差异(表 3)。其中,大狼把草的 P_{\max} 、 R_d 、 CE 、 A_{\max} 、 R_p 、 J_{\max} 6 个参数值相较于本地种山莴苣具更高可塑性,而山莴苣的 RE 和类胡萝卜素含量则比大狼把草具更高可塑性。



* 表示相同光强下不同物种之间差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一物种不同光强处理之间差异显著($P < 0.05$)。

图3 不同光强下大狼把草和山莴苣叶片光合色素含量及其比值

* indicates significant differences ($P < 0.05$) between species at the same irradiance. Different normal letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among irradiance treatments for the same species.

Fig. 3 Photosynthetic pigment content and their ratios of the leaves from *B. frondosa* and *L. indica* under different irradiances

表3 大狼把草和山莴苣叶片光合指标在不同光强处理下的可塑性指数

Table 3 Photosynthetic index plasticity of *B. frondosa* and *L. indica* under different irradiances

光合指标 Photosynthetic index	可塑性指数 Plasticity index	
	大狼把草 <i>B. frondosa</i>	山莴苣 <i>L. indica</i>
最大净光合速率 P_{max}	0.57*	0.44
光饱和点 LSP	0.30	0.37
光补偿点 LCP	0.74	0.75
暗呼吸速率 R_d	0.79*	0.63
呼吸效率 RE	0.44	0.74*
羧化效率 CE	0.73*	0.31
潜在最大净光合速率 A_{max}	0.65*	0.36
无 CO ₂ 光呼吸速率 R_p	0.69*	0.11
Rubisco 最大羧化速率 $V_{c,max}$	0.49	0.40
RuBP 最大再生速率 J_{max}	0.65*	0.41
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.42	0.49
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	0.15	0.33*

3 讨论

外来入侵植物大多比本地植物具有更高的资源捕获和光合利用能力^[24]。 P_n 可直接反映植物光合能力的强弱。本研究表明,大狼把草的 P_n 随环境光强减弱而逐渐降低,这与很多研究结果^[25-26]相一致;而山莴苣的 P_n 与环境光强变化的关系则表现为最高和最低光强下最低,表明大狼把草对光环境的改变具有更强的可塑性。LSP 和 LCP 分别反映植物对强光和弱光的利用能力^[27]。本研究表明,入侵植物大狼把草在最高光强(100%)和最低光强(14%)下都具有比本地种山莴苣更高的 LSP 和更低的 LCP,说明大狼把草无论是在高光环境还是在弱光环境对光的利用范围都大于山莴苣。 P_{max} 可直接反映植物对光能的利用能力,大狼把草在各光强下都具有更高的 P_{max} ,表明其对光环境变化有更强适应能力和光利用能力,这与 Feng 等^[28]以及 Zheng 等^[29]对入侵种紫茎泽兰和飞机草的研究结果相一致,可见较强的光适应性是许多入侵植物共有的特性。呼吸是植物重要的生理过程,可以直接

提供代谢中间产物和能量维持细胞的活动及生长。很多研究中发现, P_{\max} 与 R_d 之间存在正相关关系^[30-32]。本研究中大狼把草在全光照下表现出很高的净光合速率,同时也表现出同样高的呼吸速率,但山莴苣在全光照下则表现出低 P_{\max} 和高 R_d , 并且在中低光强的 R_d 值也高于大狼把草,说明在相同的光环境下,大狼把草的光合效率比山莴苣更高。

植物叶绿素含量影响植物光合作用的强弱。本试验结果显示,随着生长环境中光照强度逐渐减弱,2种植物的叶绿素含量均表现出逐渐升高的趋势,但大狼把草的叶绿素含量在全光照下高于山莴苣,更有利于提高其光合作用效率。碳增益假说认为,在低光下,耐阴性物种比非耐阴性物种具有更高的叶片叶绿素含量和更高的光合能力。大狼把草在低光下比山莴苣具有更高的叶绿素含量和净光合速率,表明其具有更强的耐阴性,进一步表明大狼把草对光的适应性较强。类胡萝卜素参与叶黄素循环,可以促进非光化学淬灭(NPQ)对叶绿素的吸收和过量光能的耗散,保护光合机构免受伤害^[33]。类胡萝卜素含量增多,会提高叶片的热耗散能力^[34]。大狼把草在全光照下更高的类胡萝卜素含量有利于过剩光能的热耗散,防止高光伤害。2种植物 Car/Chl 随光强减弱而下降,也进一步说明类胡萝卜素在强光下对植物的光保护作用。Chl a/b 与植物的耐阴性相关^[35]。从本试验 Chl a/b 的变化规律看,2种植物的 Chl a/b 在全光照下高于遮阴处理,表明两者叶绿素 a/b 对光强变化有较好的适应性。

由光合- CO_2 响应曲线所获得的羧化效率(CE)等参数可反映植物光利用能力的强弱。Rubisco 是光合作用中的关键酶,CE 和 $V_{c,\max}$ 大小直接取决于 RuBP 羧化酶数量与活性^[36], A_{\max} 和 J_{\max} 则反映了 RuBP 再生速率和电子传递过程中同化力的多少。 $V_{c,\max}$ 和 J_{\max} 也被认为是光合作用中光饱和的主要限制因素^[37]。本研究中随光照强度不断减弱,大狼

把草的 CE、 A_{\max} 、 $V_{c,\max}$ 和 J_{\max} 显著下降,说明光照强度减弱会限制大狼把草的 Rubisco 羧化酶活性和 RuBP 的再生速率;而山莴苣的 CE 则随光照强度减弱而逐渐升高,说明随光照强度不断减弱, RuBP 羧化酶的数量与活性逐渐升高,山莴苣的 $V_{c,\max}$ 在各光强处理下并没有显著变化, A_{\max} 和 J_{\max} 只有在最低光强(14%)下才明显下降,表明山莴苣的 Rubisco 羧化酶活性和 RuBP 的再生速率在相对较弱的光强下会受到限制;在 100%光强处理下,大狼把草的 CE、 A_{\max} 、 $V_{c,\max}$ 和 J_{\max} 值均显著高于山莴苣,说明在强光下大狼把草具有比山莴苣更高的 Rubisco 羧化酶活性和 RuBP 的再生速率,而随着光照强度减弱,大狼把草 Rubisco 羧化酶活性和 RuBP 的再生速率受到的限制作用更明显。光呼吸在光合作用的 CO_2 同化中起到辅助作用^[38]。大狼把草的 R_p 随光强变化的规律表明,相对于山莴苣,大狼把草在高光强下可通过光呼吸减少过剩光能的累积,保护光合机构免受伤害,同时在低光下通过降低 R_p 以降低消耗,有利于其生长和繁殖。

4 结 论

大狼把草最大净光合速率(P_{\max})、光饱和点(LSP)和叶绿素含量在 100%和 14%光强下均显著高于山莴苣,光补偿点(LCP)则显著低于山莴苣;大狼把草 100%光强下的羧化效率(CE)、Rubisco 最大羧化速率($V_{c,\max}$)、RuBP 最大再生速率(J_{\max})、无 CO_2 时的光下呼吸速率(R_p)及 14%光强下 $V_{c,\max}$ 均显著高于山莴苣,而中低光强下 R_p 下降,并低于山莴苣;大狼把草的 P_{\max} 、 R_d 、CE、 A_{\max} 、 R_p 、 J_{\max} 比山莴苣具有更高可塑性。入侵植物大狼把草在不同光强环境下比伴生种山莴苣表现出更高的光合能力和光合生理可塑性,对异质性光环境具有更强的适应能力和耐受性,且适度遮阴有利于其生长。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] KALISZ S, KIVLIN S N, BIALIC-MURPHY L. Allelopathy is pervasive in invasive plants[J]. *Biological Invasions*, 2021, 23(2): 367-371.
- [3] SIMBERLOFF D, KAUR H, KALISZ S, et al. Novel chemicals engender myriad invasion mechanisms[J]. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 1184-1200.
- [4] 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.
- [5] 王黎,赵丹丹,张鸽香. 遮阴对猫爪草光合特性及叶片解剖结

- 构的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1055-1063.
- WANG L, ZHAO D D, ZHANG G X. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and leaf structure of *Ranunculus ternatus* Thunb. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(7): 1055-1063.
- [6] 袁玺奎, 王振山, 贾小平, 等. 光周期调控植物开花分子机制以及 CCT 基因家族研究进展[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(6): 1133-1140.
- YUAN X L, WANG Z S, JIA X P, *et al.* Research advances on molecular mechanisms of photoperiod-regulation plant flowering and CCT gene family[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2020, 32(6): 1133-1140.
- [7] ZHANG M, MING Y, WANG H B, *et al.* Strategies for adaptation to high light in plants[J]. *aBIOTECH*, 2024, 5(3): 381-393.
- [8] LI X, LIANG T, LIU H T. How plants coordinate their development in response to light and temperature signals[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(3): 955-966.
- [9] LIU F, FAN W, YANG J B, *et al.* Episodic and guanine-cytosine-biased bursts of intragenomic and interspecific synonymous divergence in Ajugoideae (Lamiaceae) mitogenomes[J]. *New Phytologist*, 2020, 228(3): 1107-1114.
- [10] 李晓娜. 高温对华南 4 种入侵植物光合生理的影响[D]. 广州: 广州大学, 2017.
- [11] 方龙香. 克隆整合对 2 种不同生态型喜旱莲子草入侵性的影响[D]. 镇江: 江苏大学, 2017.
- [12] YI J H, WAN J L, TIELBÖRGER K, *et al.* Specialist reassociation and residence time modulate the evolution of defense in invasive plants: A meta-analysis[J]. *Ecology*, 2024, 105(3): e4253.
- [13] 魏巍, 侯玉平, 彭少麟, 等. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)和飞机草(*Chromolaena odorata*)生长及生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(18): 6021-6028.
- WEI W, HOU Y P, PENG S L, *et al.* Effects of light intensity on growth and biomass allocation of invasive plants *Mikania micrantha* and *Chromolaena odorata* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(18): 6021-6028.
- [14] KHATRI K, NEGI B, BARGALI K, *et al.* Trait plasticity: A key attribute in the invasion success of *Ageratina adenophora* in different forest types of Kumaun Himalaya, India [J]. *Environment, Development and Sustainability*, 2024, 26(8): 21281-21302.
- [15] 彭正东, 甘玉婷, 甘婉怡, 等. 白花鬼针草在入侵过程中的叶功能性状变化特点及其与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2024(21): 1-12.
- PENG Z D, GAN Y T, GAN W Y, *et al.* Change of leaf functional traits and their relationship with environmental factors during the invasion of *Bidens alba* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024(21): 1-12.
- [16] CHEN J H, CHEN S T, HE N Y, *et al.* Nuclear-encoded synthesis of the D1 subunit of photosystem II increases photosynthetic efficiency and crop yield [J]. *Nature Plants*, 2020, 6(5): 570-580.
- [17] 盛阳阳, 徐秀美, 张巧红, 等. 光合作用碳同化的合成生物学研究进展[J]. 合成生物学, 2022, 3(5): 870-883.
- SHENG Y Y, XU X M, ZHANG Q H, *et al.* Advances in synthetic biology for photosynthetic carbon assimilation [J]. *Synthetic Biology Journal*, 2022, 3(5): 870-883.
- [18] 朱文杰, 郑鸣洁, 康瑜国. 不同光照强度对 3 种藤本植物光合作用的影响[J]. 中国农学通报, 2022, 38(26): 27-31.
- ZHU W J, ZHENG M J, KANG Y G. Effects of different light radiation intensities on photosynthesis of three vine plants [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(26): 27-31.
- [19] 闫小红, 周兵, 胡文海, 等. 干旱胁迫对入侵种大狼把草及本地伴生种山萸苣叶片光合特性的影响[J]. 植物研究, 2016, 36(6): 931-941.
- YAN X H, ZHOU B, HU W H, *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic characteristics in leaves of invasive *Bidens frondosa* and its native associated *Lactuca indica* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2016, 36(6): 931-941.
- [20] YE Z P, LIU Y G, KANG H J, *et al.* Comparing two measures of leaf photorespiration rate across a wide range of light intensities [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2019, 240: 153002.
- [21] MCMURTRIE R E, WANG Y P. Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO₂ concentrations and temperatures [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(1): 1-13.
- [22] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, 24(1): 1-15.
- [23] VALLADARES F, WRIGHT S J, LASSO E, *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest [J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [24] LEE M R, BERNHARDT E S, VAN BODEGOM P M, *et al.* Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: A meta-analysis [J]. *New Phytologist*, 2017, 213(1): 128-139.
- [25] 叶子飘, 胡文海, 闫小红. 光系统 II 实际光化学量子效率对光的响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2016, 40(11): 1208-1217.
- YE Z P, HU W H, YAN X H. Comparison on light-response models of actual photochemical efficiency in photosystem II [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(11): 1208-1217.
- [26] 双升普, 张金燕, 寸竹, 等. 光照强度驱动典型阴生植物三七的生理生态响应特征[J]. 生态学报, 2022, 42(9): 3596-3612.
- SHUANG S P, ZHANG J Y, CUN Z, *et al.* Ecophysiological characteristics of a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* in response to different light intensities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(9): 3596-3612.
- [27] 黄一鑫, 程艳霞. 森林光环境对 4 种乔木幼树光合和光谱反

- 射特性的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(22): 9121-9129.
- HUANG Y X, CHENG Y X. Photosynthetic characteristics and spectral reflectance characteristics of four natural tree saplings under forest light environment[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(22): 9121-9129.
- [28] FENG Y L, WANG J F, SANG W. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels[J]. *Acta Oecologica*, 2007, 31(1): 40-47.
- [29] ZHENG Y L, FENG Y L, LEI Y B, *et al.* Comparisons of plastic responses to irradiance and physiological traits by invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(9): 884-891.
- [30] WU A, TRUONG S H, MCCORMICK R, *et al.* Contrasting leaf-scale photosynthetic low-light response and its temperature dependency are key to differences in crop-scale radiation use efficiency [J]. *New Phytologist*, 2024, 241(6): 2435-2447.
- [31] LU Z L, HUANG F, ZHAO Y X, *et al.* Multi-area trans-boundary pollution problems under learning by doing in Yangtze River Delta Region, China[J]. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 2021, 44(1): 1029-1051.
- [32] 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松对环境变化的物候驯化和光合能力适应[J]. 生态学报, 2015, 35(13): 4538-4546.
- QUAN X K, WANG C K. Acclimation of leaf phenology and adaptation of photosynthetic capacity of *Larix gmelinii* to environmental changes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(13): 4538-4546.
- [33] MASLOVA T G, MARKOVSKAYA E F, SLEMNEV N N. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review) [J]. *Biology Bulletin Reviews*, 2021, 11(5): 476-487.
- [34] 李静. 低温弱光下辣椒叶片中类胡萝卜素组分的变化及其与品种耐性的关系研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [35] 李立婷, 张鸽香, 苏同向, 等. 3种唇形科野生花卉在遮光下的光合特性变化及耐阴性评价[J]. 南方农业学报, 2023, 54(5): 1436-1445.
- LI L T, ZHANG G X, SU T X, *et al.* Photosynthetic characteristics changes and evaluation on shade tolerance of three kinds of Lamiaceae wild flowers under shading[J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2023, 54(5): 1436-1445.
- [36] 陈婷婷, 符卫蒙, 余景, 等. 彩色稻叶片光合特征及其与抗氧化酶活性、花青素含量的关系[J]. 中国农业科学, 2022, 55(3): 467-478.
- CHEN T T, FU W M, YU J, *et al.* The photosynthesis characteristics of colored rice leaves and its relation with antioxidant capacity and anthocyanin content[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2022, 55(3): 467-478.
- [37] BAMBACH N, KYAW THA PAW U, GILBERT M E. A dynamic model of RuBP-regeneration limited photosynthesis accounting for photoinhibition, heat and water stress[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 285: 107911.
- [38] 周天骄, 丁晓辉, 王君晖. 植物光呼吸途径的调控和优化策略[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2020, 46(3): 271-279.
- ZHOU T J, DING X H, WANG J H. Strategies for modulation and optimization of the photorespiration pathway in plants[J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2020, 46(3): 271-279.