

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.017

引用格式:李文娆,贾志慧,王焕芳,等.本土和入侵植物应对水分和营养亏缺的根系性状变异研究[J].草地学报,2026,34(8):2933—2945

LI Wen-rao, JIA Zhi-hui, WANG Huan-fang, et al. Study on Root Trait Variations of Native and Invasive Plants in Response to Water and Nutrient Deficiency[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8):2933—2945

本土和入侵植物应对水分和营养亏缺的根系性状变异研究

李文娆¹, 贾志慧¹, 王焕芳², 孔欣云¹, 毕东申¹, 张彤^{1*}

(1. 河南大学生命科学学院, 河南 开封 475004; 2. 菏泽市曹州农用化学有限公司, 山东 菏泽 274000)

摘要:为探究入侵与本地近缘植物对水分和营养胁迫的根系适应机制,本研究比较了入侵植物欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)、钻叶紫菀(*Symphiotrichum subulatum*)和本地植物千里光(*Senecio scandens*)、三脉紫菀(*Aster ageratoides*)的根系形态、丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizae fungi, AMF)侵染率及生物量等指标的差异,结果显示:水分和营养胁迫均使两类植物地上生物量和AMF侵染率下降超20%,但入侵植物仍保持显著更高的地上生物量与AMF侵染率。营养亏缺下,本地植物比根长、比根表面积及细根根长显著增加,根组织密度降低,变幅为8.23%~32.64%,而入侵植物变化不显著或呈相反趋势。水分亏缺普遍促进两类植物性状优化。综上,应对营养亏缺,入侵植物依赖高AMF侵染,本地植物则以根系形态调整为主;水分亏缺下两者根系策略相似,但入侵植物AMF侵染率更高;耦合胁迫响应类似于营养单胁迫。该研究揭示了入侵物种在资源胁迫下的适应机制,为解析其入侵性提供了依据。

关键词:入侵植物;水分亏缺;营养亏缺;AMF;根系形态特征

中图分类号:S948.1

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)08-2933-13

Study on Root Trait Variations of Native and Invasive Plants in Response to Water and Nutrient Deficiency

LI Wen-rao¹, JIA Zhi-hui¹, WANG Huan-fang², KONG Xin-yun¹, BI Dong-shen¹, ZHANG Tong^{1*}

(1. School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng, Henan Province 475004, China;

2. Caozhou Agrochemical Co., Ltd., Heze, Shandong Province 274000, China)

Abstract: The mechanisms by which the root systems of invasive plants respond to nutrient and water deficiency remain poorly understood. In this study, we conducted a paired comparison between Asteraceae invasive plants (*Senecio vulgaris*, *Symphiotrichum subulatum*) and native plants (*Senecio scandens*, *Aster ageratoides*), examined their root traits, Arbuscular Mycorrhizae Fungi (AMF) colonization rate, and biomass performance under normal and water and nutrient deficient conditions. The results showed that although both water and nutrient deficiencies reduced aboveground biomass and AMF colonization rates by more than 20% on average across all species, the invasive plants exhibited significantly greater aboveground biomass and higher AMF colonization rates compared to native plants. Nutrient deficiency significantly increased specific root length and specific root surface area, promoted root length and surface area of roots with diameters <0.5 mm, and reduced root tissue density in native plants, with average changes ranging from 8.23% to 32.64% in native plants. However, invasive plants showed opposite or no significant changes. With the exception of *Symphiotrichum subulatum*, water deficiency enhanced specific root length, specific root surface area, root length and surface area

收稿日期:2025-09-24;修回日期:2025-11-26

基金项目:河南省自然科学基金(252300421404);河南省教师教育课程改革研究项目(2025-JSJYZD-003);河南大学大学生创新创业训练计划项目(XJ2024223, XJ2025110)共同资助

作者简介:李文娆(1980-),女,汉族,内蒙古通辽人,博士,教授,主要从事植物根系逆境生物学方面研究, E-mail: wrli2007@henu.edu.cn;

*通信作者 Author for correspondence, E-mail: tongzhang426@henu.edu.cn

across all diameter classes, while reducing root tissue density in the other species. In summary, the invasive plants demonstrated stronger stress resistance. Under nutrient stress, invasive plants relied more on maintaining high AMF colonization, whereas native plants primarily depended on adjustments in root morphology. Under water deficiency, both invasive and native plants exhibited similar root adaptation strategies, but the invasive plants maintained higher AMF colonization. Combined stress responses tended to resemble those under single nutrient deficiency. These findings are important for elucidating the mechanisms underlying the adaptation of invasive plants to nutrient- and water-deficient environments.

Key words: Invasive plants; Water deficit; Nutrient deficiency; Arbuscular mycorrhizal fungi; Root morphological traits

近年来,越来越多的入侵植物成功侵占干旱和营养亏缺的生境,并不断扩散,对原生生态系统的群落动态和生态功能造成更为严重的影响^[1-2]。因此,了解入侵植物成功入侵的策略至关重要。Van等^[3-6]研究证实,通常在相似甚至相同强度和类型的自然选择压力下,入侵植物凭借优于本地植物的主要功能性状,具有更强的资源获取能力。Leishman等^[7]在125种入侵植物和196种非入侵植物的生理比较研究中,发现入侵植物在生长率、营养分配及抗逆性方面具有更多优势,从而更好地捕获、利用资源。但迄今为止,关于入侵植物的研究虽然逐步认识到根系在资源(水分、养分等)获取和利用方面的不可替代作用,但对根系如何适应多变环境的研究仍在进一步探索中。

干旱和营养亏缺是影响植物根系生长发育及根系结构和功能的重要因素^[8-10]。Caplan等^[11]对全球细根生态数据库(FRED v1.0)中85个物种的分析表明:外来种比本地种具有更倾向于获取型的根性状,即外来种的根系更细、比根长显著更高。Li等^[12-14]的研究证实,在干旱环境下,植物根系结构会发生变化,如根系变细等以缓解胁迫;营养亏缺条件下,植物往往会通过改变根系的形态结构来增加对土壤有限营养的获取能力^[8-9,15]。类似的结果在菊科入侵植物上也得到了展现^[12]。另外,丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhizae fungi, AMF)隶属球囊菌门,能与大约80%的陆生植物形成共生体^[16]。Zhang等^[17-19]的研究结果表明,AMF可以通过改善植物的根系性状以及促进植物对土壤中更多矿质元素的吸收,促进植物生长。

在以往的研究中,通过单一限制性条件来探究植物根系形态等性状对非生物胁迫的响应的研究已经取得一定进展,但当面对超过一项资源短缺的环境时,根系如何应对仍是需要明确的科学问题。同时,如何通过根系的变化来明确入侵植物对资源不足生境的适应策略,对于解释入侵植物入侵机制

亦至关重要。因此,本研究选择菊科入侵植物千里光属欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)和联毛紫菀属钻叶紫菀(*Symphyotrichum subulatum*)以及它们的近缘本地植物千里光属千里光(*Senecio scandens*)和紫菀属三脉紫菀(*Aster ageratoides*)进行配对研究。欧洲千里光,原产于亚欧大陆,具有生长周期较短,繁殖能力极强的特点,于19世纪在中国首次出现,现已蔓延到多个省份,主要分布于海拔300~2300 m的山坡、草地、农田以及路边,对当地作物正常生长发育、植物群落的结构与分布均造成了严重危害^[20]。钻叶紫菀,原产于北美,具有耐性、可塑性以及种间竞争力极强的特点,通常生长在海拔1100~1900 m的山坡灌丛中、沟边、路旁和荒地,现广布于世界温暖地区^[21]。本研究旨在通过比较入侵与本地植物幼苗在水分和营养亏缺下根系性状之间的变异,来阐明入侵植物根系性状对于生境资源不足的适应性策略,从而为明晰植物入侵机制提供进一步证据。

1 材料与方法

1.1 植物材料及培养

本试验选择了入侵植物欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)和钻叶紫菀(*Symphyotrichum subulatum*)以及它们各自的近缘本地植物千里光(*Senecio scandens*)和三脉紫菀(*Aster ageratoides*)作为研究材料。

试验于2022年6—8月在河南大学(34°49'N, 114°18'E)实验地阳光棚内进行。阳光棚有透明玻璃顶盖,用于防雨,周围有围栏,可以通风,且防止大型动物和鸟类等侵入。供试植物种子于前一年采集于野外。植物种子用2% NaClO消毒120 s后用去离子水彻底清洗干净,放在200 mm×160 mm的育苗盘中发芽,育苗盘中填充蛭石。蛭石在萌发过程中保持湿润。在出苗2周后,选择长势相近(有4片

展开叶)的幼苗,将其移植到PVC管(高35 cm,直径6.3 cm)中继续培养,每管1株。管中填充800 g风干土(3年以上没有植物生长的黄河滩地沙土,含 $1.0 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 总氮, $9.2 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 有效磷, $178.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 有效钾, $6.43 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 有机碳)。为了减少空间位置效应的影响,平均每4~5 d随机更换这些植物的位置。移苗一周后进行水分和营养处理。

1.2 试验处理安排

试验设置两种水分处理:正常供水(保持田间持水量的75%~80%)和水分亏缺处理(保持田间持水量的45%~50%);同时设置两种养分处理:正常营养(浇灌霍格兰营养液)和营养亏缺处理(仅浇水),共四个处理组合:正常营养和正常供水,HW;正常营养和水分亏缺,HD;营养亏缺和正常水分,LW;营养亏缺和水分亏缺,LD。每个处理组合重复4次,总共64盆(4个物种 $\times$ 2种水分处理 $\times$ 2种营养处理 $\times$ 4个重复)。但在后期生长中部分幼苗死亡,因此个别处理仅保留3个重复。营养液按需进行浇灌,每周1~2次,水分控制利用称重法进行,1~3 d进行一次。增加的营养液量计入水分统计,直到收获。即正常供水和水分亏缺处理:仅浇水;正常营养和营养亏缺处理:浇水+营养液。

1.3 试验方法及测定指标

1.3.1 生物量和根系形态参数 培养约90 d后,植物材料被收获。在收获时,先收获每株植株的地上部分(不包括植株死亡部分),在70℃下烘干后称量,作为地上生物量(Shoot biomass, SB)。随后,纵向切开所有的PVC管,用水轻轻冲洗,确保收获期间根系损失最小,将根系包括土壤中的断根,一并冲洗干净后放入盛有蒸馏水的自封袋中带回实验室。利用根系扫描仪(EPSON-EXPRES-SION1680, 日本)对整个根系进行扫描,随之利用图像分析软件(WinRHIZO pro2019, Regent Instruments, Quebec, Canada)分析确定每个植物根系性状值,包括总根长(Total root length, TRL)、总根表面积(Total root surface area, TRSA)、根系体积(Total root volume, RV)、根系平均直径(Average diameter, AD),以及不同径级根系的长度等。在植物根系形态分析完成后,从每株植物的根系中挑取30根

长度约1 cm的细根(根尖)根段(重约0.04 g),用于AMF侵染率检测。其余根系样品进行烘干处理并称量,作为根生物量(Root biomass, RB)。利用生物量和根系长度、表面积等指标计算比根长(Specific root length, $\text{SRL}/\text{cm}\cdot\text{g}^{-1}=\text{TRL}/\text{RB}$)、比根表面积(Specific root surface area, $\text{SRSA}/\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}=\text{TRSA}/\text{RB}$)、根系组织密度(Root tissue density, $\text{RTD}/\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}=\text{RB}/\text{RV}$)、根冠比(Ratio of root to shoot= RB/SB)等。

1.3.2 AMF侵染率 依照Nijjer等^[22]的曲利苯蓝染色法测定AMF侵染率。选取适量的细根,放入包埋盒中,将包埋盒放入10%的KOH溶液中,在80℃下煮沸45 min后放在漏斗中用蒸馏水冲洗;接着使用84消毒溶液(消毒液:蒸馏水=1:1)漂白40 s迅速取出,反复冲洗至无残留;再用2%的盐酸溶液浸泡大概5 min后取出冲洗至无残留;最后,将沥干水分的包埋盒放入0.05%的曲利苯蓝溶液中,4℃冰箱中保存染色24 h。染色结束后取出包埋盒,清水冲洗干净后进行制片。制片时,每株植物根系制作两张玻片,每张载玻片上放置15条根段,并且使用PVLG胶进行封片固定。待玻片在荫蔽处晾干24 h后,在40倍的显微镜下采用十字交叉法,观察每个根段上AMF定殖的情况。每个根段需观察10个视野,共计300个视野,最终获得AMF定殖率。 $\text{AMF定殖率}=\text{定殖视野数}/300\times 100\%$ 。

1.4 数据统计

在对数据进行统计分析前,对数据进行方差正态性和方差齐性检验,同时对根形态性状指标进行对数变换。三因素广义线性模型被用于评估植物种源(入侵与本地)、水分(正常供水与水分亏缺)、营养(正常营养与营养亏缺)处理对植物生物量、根系形态性状(根长、根表面积、比根长等)、AMF侵染率等的独立和交互影响。同时,对各参数进行Spearman相关分析,重点在于解释生物量与根系性状参数以及AMF定殖率之间的关系,并将AMF侵染率与根系生物量、地上生物量以及各类根系参数分别作回归,分析AMF侵染及根系性状在本地与入侵植物的生长、逆境适应策略等方面的作用。利用SAS 9.4软件完成数据统计,利用Sigmaplot 12进行相关图形绘制。

2 结果与分析

2.1 营养和水分亏缺对千里光和欧洲千里光的影响

由表1和图1可知,种源间根生物量在各处理下均没有显著差异(图1A),相比千里光,欧洲千里光具有显著更大的地上生物量(图1B)(尤其是在HW和LD条件下),平均是千里光的1.28~1.29

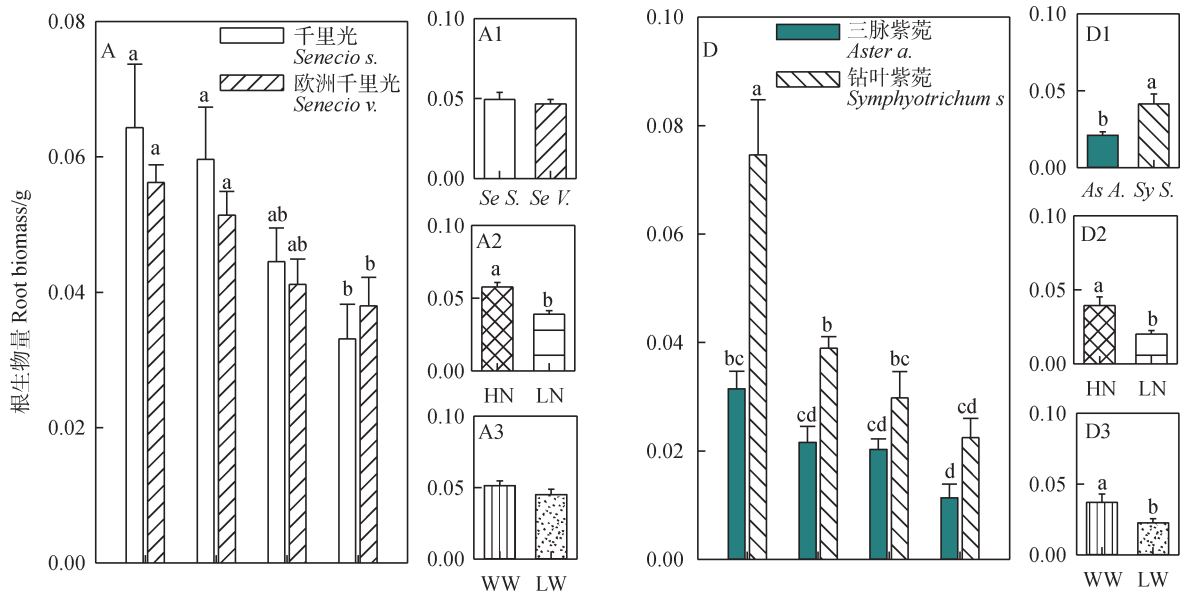
倍;但同时具有显著更小的根冠比(图1C),是千里光的65.36%~85.47%。营养亏缺显著降低了两物种的根和地上生物量,分别降低了26.07%~44.49%(根)和23.83%~43.12%(地上),但没改变其根冠比。水分亏缺极显著降低了两物种地上生物量($P<0.05$),降低了13.07%~31.36%,边际显著降低了根生物量($P<0.05$),且种源、水分和营养处理对地上生物量存在互作效应。

表1 水分和营养亏缺对欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)和千里光(*Senecio scandens*)生物量、根系形态和AMF侵染率等参数影响的方差分析表

Table 1 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of water and nutrient deficiency on biomass, root morphology, Sand AMF (Arbuscular Mycorrhizal Fungi) conlonization rate in *Senecio vulgaris* and *Senecio scandens*

欧洲千里光/千里光 <i>Senecio v./enecio s.</i>	根生物量 Root biomass/g		地上生物量 Shoot biomass/g		根冠比 Ratio of root to shoot		AMF 侵染率 AMF colonization rate / %		比根长 Specific root length/ (cm·g ⁻¹)		比根表面积 Specific root surface area/ (cm ² ·g ⁻¹)		根平均直径 Root average diameter / mm	
处理 Treatment	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
物种 Species	1.204	0.273	14.493	<0.001	9.251	0.002	8.488	0.004	32.715	<0.001	13.064	<0.001	43.461	<0.001
营养 Nutrient	21.238	<0.001	47.675	<0.001	3.532	0.060	14.111	<0.001	0.420	0.517	1.690	0.194	0.058	0.810
水分 Water	3.087	0.079	26.505	<0.001	1.745	0.186	7.059	0.008	11.971	<0.001	8.618	0.003	1.812	0.178
物种×营养 Species×Nutrient	1.727	0.189	0.207	0.649	0.605	0.437	3.788	0.052	4.209	0.040	2.226	0.136	3.704	0.054
物种×水分 Species×Water	0.372	0.542	2.747	0.097	0.516	0.473	0.486	0.486	1.511	0.219	0.585	0.445	0.813	0.367
营养×水分 Nutrient×Water	0.137	0.711	3.770	0.052	0.043	0.836	1.498	0.221	0.930	0.335	0.761	0.383	0.002	0.967
物种×营养×水分 Species×Nutrient×Water	0.391	0.532	6.441	0.011	0.013	0.910	0.000	0.989	0.204	0.652	0.223	0.637	0.127	0.722

欧洲千里光/千里光 <i>Senecio v./Senecio s.</i>	根组织密度 Root tissues density/ (g·cm ⁻³)		根表面积 Root surface area (D≤0.5 mm)/cm ²		根表面积 Root surface area (0.5<D≤1 mm)/cm ²		根表面积 Root surface area (D>1 mm)/cm ²		根长 Root length (D≤0.5 mm)/cm		根长 Root length(0.5<D≤1 mm)/ cm		根长 Root length (D>1 mm)/ cm	
处理 Treatment	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
物种 Species	0.564	0.453	42.722	<0.001	16.080	<0.001	12.764	<0.001	46.199	<0.001	14.526	<0.001	3.580	0.058
营养 Nutrient	2.216	0.137	11.571	<0.001	5.657	0.017	5.841	0.016	14.579	<0.001	5.751	0.016	2.944	0.086
水分 Water	4.614	0.032	8.596	0.003	2.531	0.112	1.418	0.234	7.917	0.005	2.897	0.089	1.659	0.198
物种×营养 Species×Nutrient	0.970	0.325	3.256	0.071	0.030	0.863	10.241	0.001	7.971	0.005	0.070	0.791	9.761	0.002
物种×水分 Species×Water	0.135	0.713	0.373	0.542	1.076	0.300	4.636	0.031	0.757	0.384	1.418	0.234	3.251	0.071
营养×水分 Nutrient×Water	0.439	0.507	7.448	0.006	3.445	0.063	6.749	0.009	5.186	0.023	3.825	0.050	3.756	0.053
物种×营养×水分 Species×Nutrient×Water	0.143	0.705	3.403	0.065	0.040	0.842	1.077	0.299	1.674	0.196	0.016	0.898	0.626	0.429



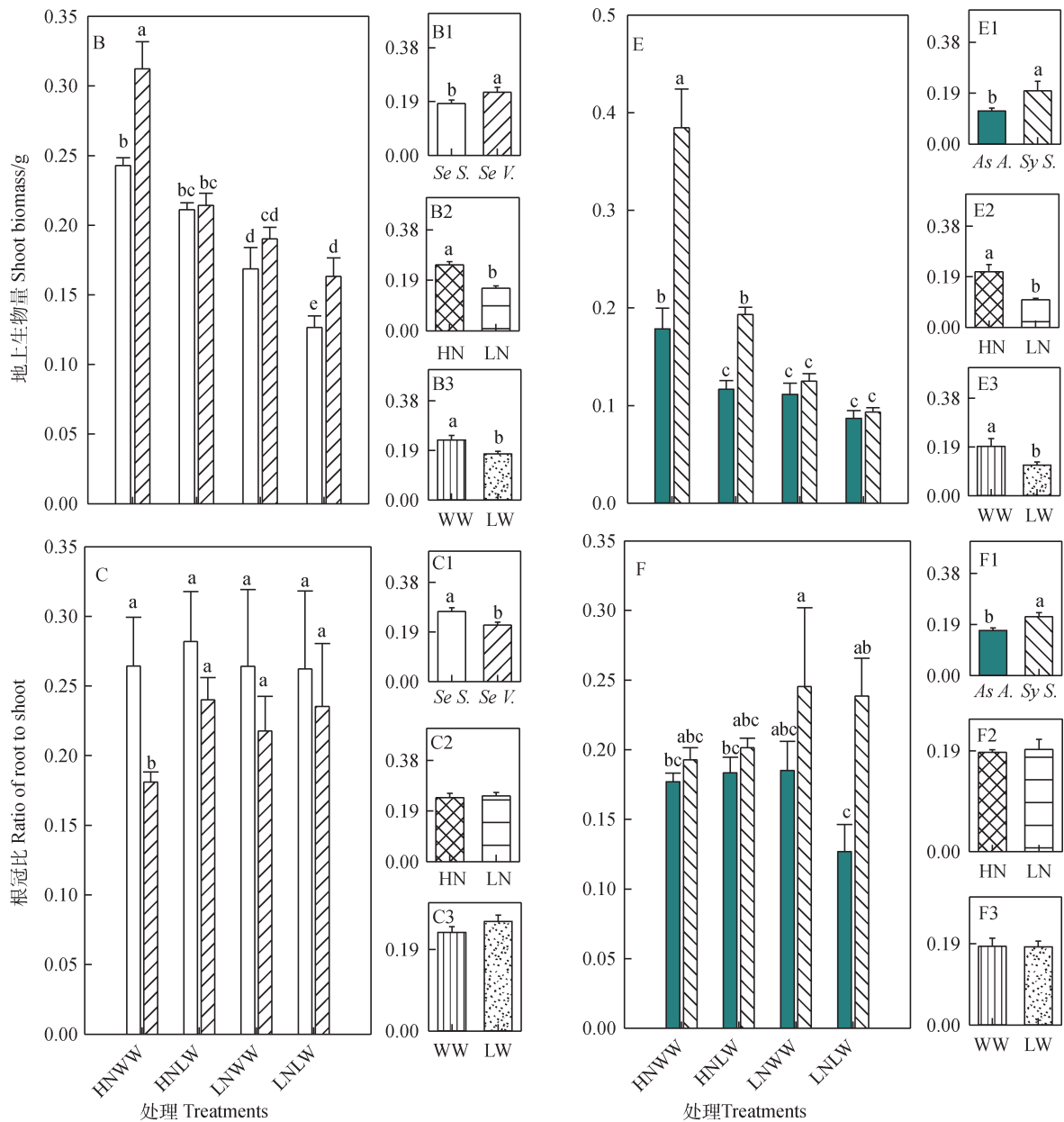


图1 水分和营养亏缺对千里光(*Se S.*)/欧洲千里光(*Se V.*) (A、B和C)和三脉紫菀(*As A.*)/钻叶紫菀(*Sy S.*) (D、E和F)根生物量(A和D)、地上生物量(B和E)以及根冠比(C和F)的影响

Fig. 1 Effects of water and nutrient deficiency on the root biomass (A and D), shoot biomass (B and E), and ratio of root to shoot (C and F) of *Senecio scandens* (*Se S.*) / *Senecio vulgaris* (*Se V.*) (A, B, and C) and *Aster ageratoides* (*As A.*) / *Symphyotrichum subulatum* (*Sy S.*) (D, E, and F)

注:图中仅交互作用显著的其处理间差异用小写字母进行显示($P < 0.05$)。每个大图右侧附三个小图,分别为物种(1)、营养水平(2)或水分水平(3)间比较结果。HN—正常营养;LN—营养亏缺;WW—正常水分;LW—水分亏缺

Note: Significant differences among treatments are indicated by lowercase letters for significant interaction effects only ($P < 0.05$). Three smaller graphs are attached to the right of each larger graph, showing differences among species (1), nutrient levels (2), or water levels (3). HN—Normal nutrition; LN—nutritious deficiency; WW—Normal water supply; LW—Water deficiency

虽然各处理因素对AMF侵染率没有交互效应,但相比千里光,欧洲千里光具有显著更高的AMF侵染率,是千里光的1.03~1.34倍(表1和图2A),而营养和水分亏缺则(极)显著降低了两物种的AMF侵染率,分别降低了7.18%~32.45%(营

养)和6.34%~20.57%(水分)。

再分析表1和图3,相比千里光,欧洲千里光具有显著更大的比根长(图3A)和比根表面积(图3B),是千里光的1.14~2.92倍,尤其是直径小于0.5 mm(图3E和H)和大于1 mm(图3G和J)根

系的;但欧洲千里光具有显著更短(小)的直径在 0.5~1 mm 之间根系的根长(图 3I)和根表面积(图 3F);同时相比千里光,欧洲千里光具有显著更细的平均根直径(图 3C),是千里光的 69.55%~81.07%,而根组织密度在两物种间没有显著差异(图 3D)。营养亏缺显著增长了千里光的比根长和比根表面积,降低了根组织密度,尤其是直径小于 0.5 mm 和大于 1 mm 根系的根长和表面积,而没有改变欧洲千里光的,虽然缩短了其直径小于 0.5 mm 和大于 1 mm 根系的根长,水分亏缺没有显著影响两物种根系平均直径,但增大了它们的比根长和比根表面积,平均增长 2.42%~84.93%,尤其是直径小于 0.5 mm 根系的,且显著降低了两物种的根组织密度(千里光低营养处理除外,20.83%~44.62%)。营养和水分亏缺耦合作

用对两物种影响趋势与水分胁迫一致或无变化,这可能与其营养亏缺影响机制不同于水分亏缺有关。

2.2 营养和水分亏缺对三脉紫菀和钻叶紫菀的影响

分析表 2 和图 1 可知,相比三脉紫菀,钻叶紫菀具有(极)显著更大的根生物量(图 1D)、地上生物量(图 1E)和根冠比(图 1F),尤其在营养充分条件下,平均是三脉紫菀的 1.07~2.38 倍。营养亏缺和水分亏缺均(极)显著降低了两物种的根生物量(营养:35.48%~60.03%;水分:24.69%~47.79%)和地上生物量(营养:25.32%~67.50%;水分:21.97%~49.74%),但没改变其根冠比。且种源、水分和营养处理对根和地上生物量存在显著的互作效应。

表 2 水分和营养亏缺对钻叶紫菀(*Symphyotrichum subulatum*)和三脉紫菀(*Aster ageratoides*)生物量、根系形态和 AMF 侵染率等参数影响的方差分析表

Table 2 Analysis of variance (ANOVA) of the effects of water and nutrient deficiency on biomass, root morphology, and AMF (Arbuscular Mycorrhizal Fungi) conlonization rate in *Symphyotrichum subulatum* and *Aster ageratoides*.

钻叶紫菀/三脉紫菀 <i>Symphyotrichum s./Aster a.</i>	根生物量 Root biomass/g		地上生物量 Shoot biomass/g		根冠比 Ratio of root to shoot		AMF 侵染率 AMF colonization rate/%		比根长 Specific root length/ (cm·g ⁻¹)		比根表面积 Specific root surface area/ (cm ² ·g ⁻¹)		根平均直径 Root average diameter/ mm	
处理 Treatment	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P
物种 Species	33.684	<0.001	31.567	<0.001	15.106	<0.001	43.976	<0.001	0.075	0.784	4.630	0.031	42.729	<0.001
营养 Nutrient	34.381	<0.001	48.913	<0.001	0.450	0.502	13.911	<0.001	6.396	0.011	5.537	0.019	1.743	0.187
水分 Water	23.889	<0.001	32.393	<0.001	0.272	0.602	10.888	<0.001	4.196	0.041	3.674	0.055	0.180	0.672
物种×营养 Species×Nutrient	12.505	<0.001	26.500	<0.001	12.424	<0.001	2.970	0.085	1.074	0.300	2.203	0.138	0.000	0.996
物种×水分 Species×Water	5.307	0.021	9.900	0.002	0.344	0.558	2.626	0.105	2.120	0.145	1.120	0.290	3.836	0.050
营养×水分 Nutrient×Water	7.382	0.007	17.749	<0.001	1.762	0.184	1.107	0.293	4.637	0.031	1.567	0.211	3.706	0.054
物种×营养×水分 Species×Nutrient×Water	6.575	0.010	8.189	0.040	0.600	0.438	1.932	0.165	4.328	0.037	2.984	0.084	0.000	0.984
钻叶紫菀/三脉紫菀 <i>Symphyotrichum s./Aster a.</i>	根组织密度 Root tissues density/ (g·cm ⁻³)		根表面积 Root surface area (D≤0.5 mm)/cm ²		根表面积 Root surface area (0.5<D≤1 mm)/cm ²		根表面积 Root surface area(D>1 mm)/ cm ²		根长 Root length (D≤0.5 mm)/ cm		根长 Root length(0.5<D≤1 mm)/ cm		根长 Root length (D>1 mm)/ cm	
Treatment	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P	χ ²	P
物种 Species	13.789	<0.001	24.780	<0.001	10.760	0.001	19.503	<0.001	32.005	<0.001	11.594	<0.001	12.937	<0.001
营养 Nutrient	4.559	0.033	13.022	<0.001	5.098	0.024	3.820	0.051	13.011	<0.001	5.740	0.017	1.772	0.051
水分 Water	2.565	0.109	9.954	<0.001	6.938	0.008	0.070	0.791	10.464	0.001	8.119	0.004	0.465	0.791
物种×营养 Species×Nutrient	3.058	0.080	12.922	0.002	4.274	0.039	5.123	0.024	12.486	<0.001	5.028	0.025	2.582	0.024
物种×水分 Species×Water	0.387	0.534	10.990	<0.001	0.216	0.642	0.026	0.871	11.680	<0.001	0.113	0.737	0.233	0.871
营养×水分 Nutrient×Water	0.142	0.706	15.200	<0.001	0.629	0.428	1.516	0.218	15.520	<0.001	1.302	0.254	3.061	0.218
物种×营养×水分 Species×Nutrient×Water	2.139	0.144	18.333	<0.001	7.478	0.006	0.207	0.649	17.739	<0.001	9.419	0.002	0.037	0.649

同样各处理因素对 AMF 侵染率没有交互效应,相比三脉紫菀,钻叶紫菀具有显著更高的 AMF 侵染率,是三脉紫菀的 2.48~3.31 倍(表 2 和图 2A);营养和水分亏缺则(极)显著降低了两物种的 AMF 侵染率,分别降低了 17.24%~48%(营养)和 13.79%~45.83%(水分)。

再分析表 2 和图 3,相比三脉紫菀,钻叶紫菀仅在水和营养正常条件下具有显著更大的比根长(图 3K)和比根表面积(图 3L),是三脉紫菀的 1.37~1.96 倍,以及直径小于 0.5 mm(图 3O 和 R)和大于 1 mm(图 3Q 和 3T)根系的根长和根表面积;同时,钻叶紫菀同样具有显著更短(小)的直径在 0.5~

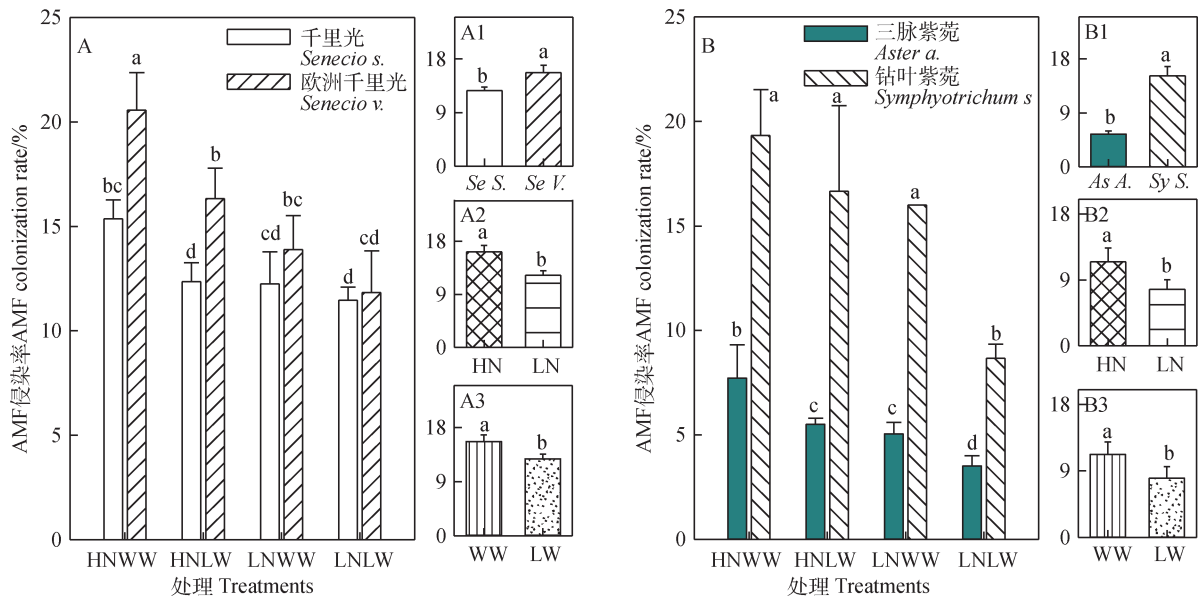
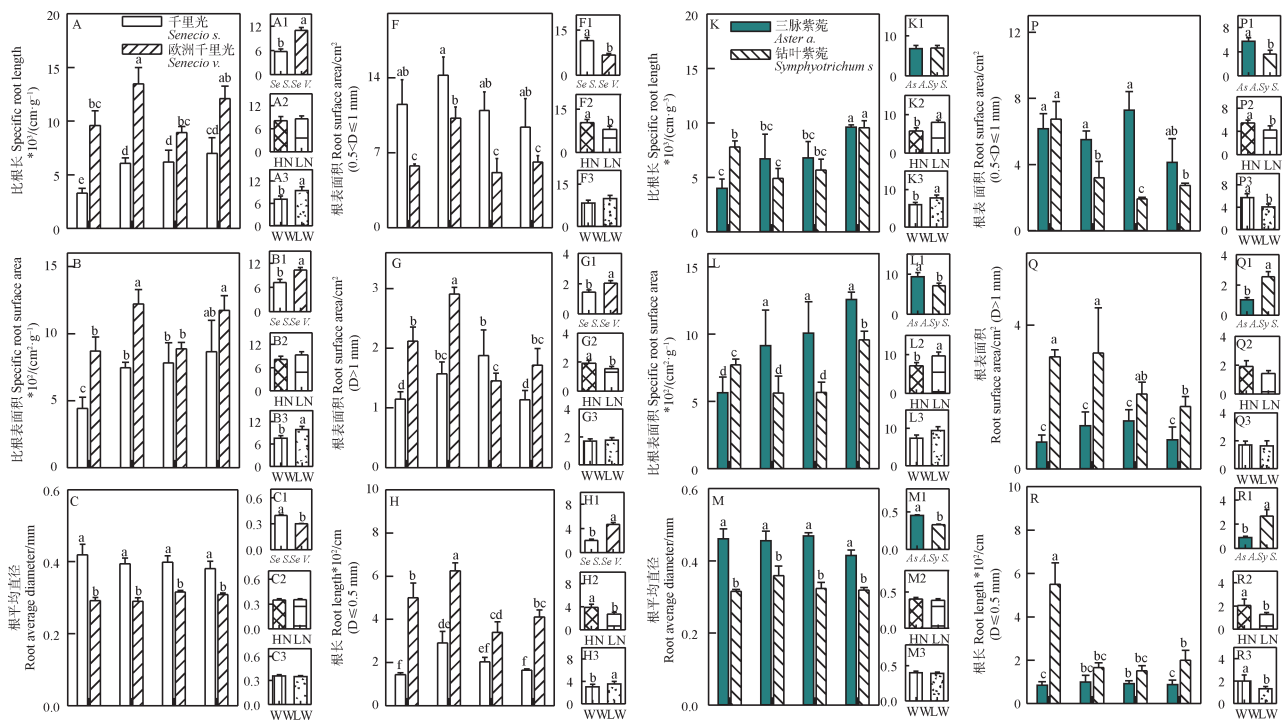


图 2 水分和营养亏缺对千里光/欧洲千里光(A)和三脉紫菀/钻叶紫菀(B)丛枝菌根真菌侵染率的影响

Fig. 2 Effects of water and nutrient deficiency on AMF colonization rate of *Senecio scandens* (Se S.) / *Senecio vulgaris* (Se V.) (A) and *Aster ageratoides* (As A.) / *Symphyotrichum subulatum* (Sy S.) (B)

1 mm 之间根系的根长(图 3S)和根表面积(图 3P)。另外,相比三脉紫菀,钻叶紫菀具有显著更细的平均根直径(图 3M)和更大的根组织密度(图 3N,除水和营养正常条件外),分别是三脉紫菀的 68.46%~76.74%(直径)和 1.71~2.34 倍(根组织密度)。类似于千里光,营养亏缺显著增加了三脉紫菀的比根长和比根表面积以及直径小于 0.5 mm 和大于 1 mm 根系的根长和表面积,降低了根组织密度(降

低了 35.39%~46.22%);而没有改变或降低钻叶紫菀的比根长和比根表面积以及直径小于 0.5 mm 和大于 1 mm 根系的根长和表面积。水分亏缺对两物种各根系参数的影响不显著或与营养亏缺的影响类似。营养亏缺和水分亏缺的耦合效应则一致性地影响了两物种:增大比根长和比根表面积,减小根组织密度,抑制或不影响各径级根系长度或表面积。



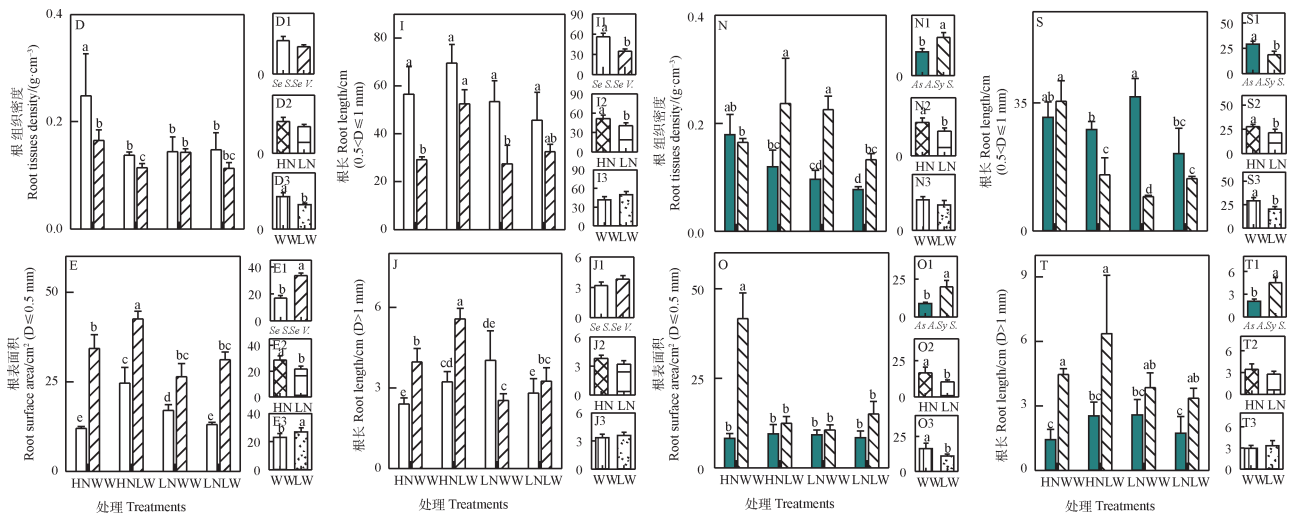


图 3 水分和营养亏缺对千里光/欧洲千里光(A-J)和三脉紫菀/钻叶紫菀(K-T)比根长(A和K)、比根表面积(B和L)、平均直径(C和M)、根组织密度(D和N)、直径小于0.5 mm根表面积(E和O)和根长(H和R)、直径大于0.5 mm小于1 mm根表面积(F和P)和根长(I和S)、直径大于1 mm根表面积(G和Q)和根长(J和T)的影响

Fig. 3 Effects of water and nutrient deficiency on specific root length (A and K), specific root surface area (B and L), root average diameter (C and M), root tissue density (D and N), root surface area with a diameter less than 0.5 mm (E and O) and root length (H and R), root surface area (F and P) and root length (I and S) with a diameter greater than 0.5 mm but less than 1 mm, and root surface area (G and Q) and root length (J and T) with a diameter greater than 1 mm of *Senecio scandens* (Se S.) / *Senecio vulgaris* (Se V.) (A-J) and *Aster ageratoides* (As A.) / *Symphyotrichum subulatum* (Sy S.) (K-T)

2.3 相关和回归关系分析

分析表 3(右上侧), 千里光/三脉紫菀根、地上

生物量均与 AMF 侵染率极显著正相关, 而 AMF 侵染率与根组织密度、直径小于 1 mm 根系的根长

表 3 生物量、根系形态和 AMF 侵染率等参数的 Spearman 相关关系表(右上为千里光-三脉紫菀; 左下为欧洲千里光-钻叶紫菀)

Table 3 Spearman correlation matrix for biomass, root morphology, and AMF (Arbuscular Mycorrhizal Fungi) colonization rate (upper right: *Senecio scandens* - *Aster ageratoides*; lower left: *Senecio vulgaris* - *Symphyotrichum subulatum*)

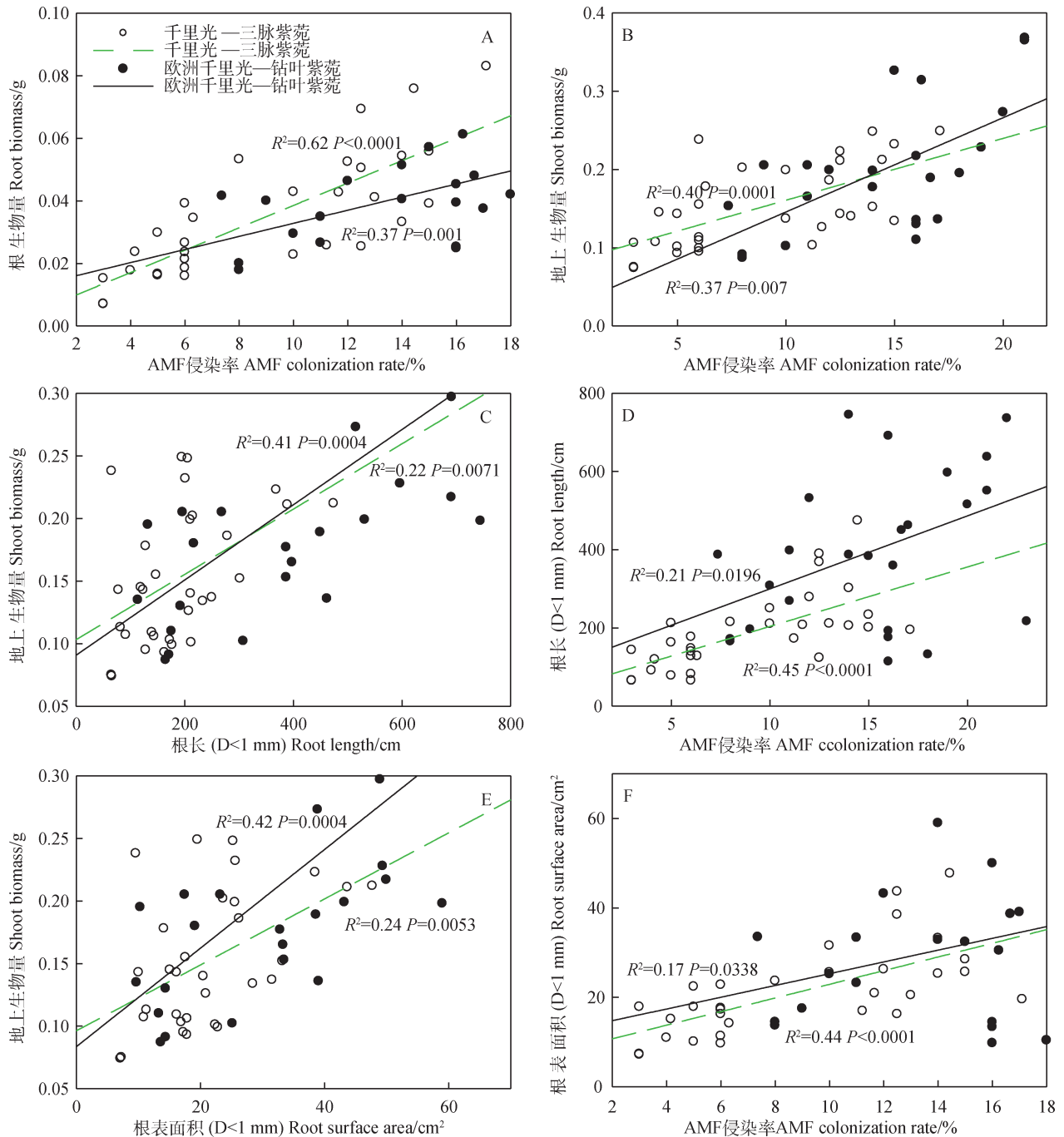
	根生物量	地上生物量	AMF 侵染	比根长	比根表面积	根平均直径	根组织密度	根长 RL	根长 RL	根长 RL	根表面积 RSA	根表面积 RSA	根表面积 RSA	
	RB	SB	AMF	SRL	SRSA	RD	RTD	(D<0.5 mm)	(0.5<D<1 mm)	(D>1 mm)	(D<0.5 mm)	(0.5<D<1 mm)	(D>1 mm)	
根生物量	1	0.887	0.816	-0.587	-0.723	-0.327	0.763	0.576	0.546	0.157	0.488	0.534	0.202	
地上生物量		1	0.660	-0.633	-0.699	-0.062	0.683	0.364	0.468	0.118	0.315	0.463	0.165	ρ
AMF 侵染			1	-0.300	-0.396	-0.335	0.439	0.656	0.668	0.283	0.587	0.672	0.315	
比根长				1	0.941	-0.217	-0.823	0.250	0.072	0.319	0.342	0.072	0.321	
比根表面积					1	0.050	-0.948	0.042	0.027	0.321	0.155	0.046	0.300	
根平均直径						1	-0.277	-0.654	-0.007	-0.022	-0.538	0.023	-0.053	
根组织密度							1	0.115	-0.046	-0.330	-0.017	-0.071	-0.306	
根长 RL								1	0.651	0.596	0.973	0.631	0.652	
(D<0.5 mm)									1	0.602	0.680	0.994	0.626	
(0.5<D<1 mm)										1	0.650	0.615	0.964	
根表面积 RSA											1	0.662	0.717	
(D<0.5 mm)												1	0.627	
(0.5<D<1 mm)													1	
根表面积 RSA														1
(D>1 mm)														

注: RB-根生物量; SB-地上生物量; AMF-AMF 侵染率; SRL-比根长; SRSA-比根表面积; RD-根平均直径; RTD-根组织密度; RL-根长; RSA-根表面积; D-直径

Note: RB-Root biomass; SB-Shoot biomass; AMF-AMF colonization rate; SRL-Specific root length; SRSA-Specific root surface area; RD-Root average diameter; RTD-Root tissue density; RL-Root length; RSA-Root surface area; D-Diameter

和根表面积显著正相关,与比根表面积显著负相关。地上生物量与比根长、比根表面积显著负相关,与根组织密度、直径小于1 mm 根系的根长和根表面积(边际)显著正相关。再分析表3(左下侧),欧洲千里光/钻叶紫菀根、地上生物量均与AMF 侵染率极显著正相关,而AMF 侵染率仅与直径小于0.5 mm 细根的根长和根表面积显著正相

关。地上生物量同时与直径大于0.5 mm 小于1 mm 根系的根长和根表面积显著正相关。将根生物量、地上生物量分别与AMF 侵染率以及根系形态特征进行回归分析(图4),得到与相关性分析相似的结论,但仅本地植物根组织密度与地上生物量(图4G)、AMF 侵染率与根组织密度(图4F)存在显著关系。



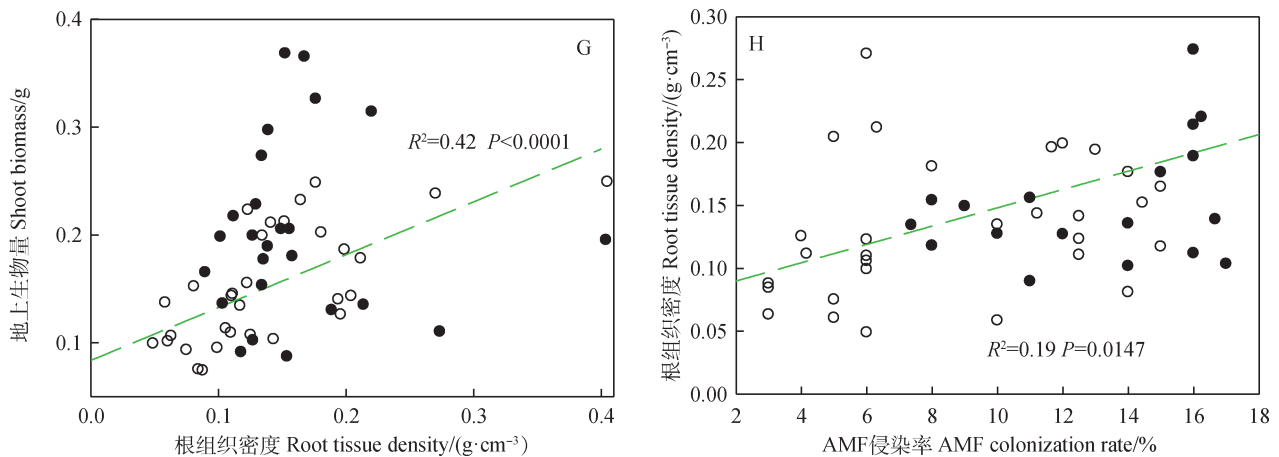


图4 AMF 侵染率与根生物量(A)、地上生物量(B)、根长(直径<1mm)(D)、根表面积(直径<1mm)(F)、根组织密度(H)之间的回归关系,以及地上生物量与根长根长(直径<1mm)(C)、根表面积(直径<1mm)(E)、根组织密度(G)之间的回归关系

Fig. 4 Regression relationships between AMF (Arbuscular mycorrhizal fungi) colonization rate and root biomass (A), shoot biomass (B), root length (D<1 mm) (D), root surface area (D<1 mm) (F), root tissue density (H), as well as between shoot biomass and root length (D<1 mm) (C), root surface area (D<1 mm) (E), root tissue density (G)

3 讨论

3.1 营养和水分亏缺对植物生长的抑制存在源间和资源类型间差异

入侵植物往往比入侵地本地植物拥有显著的生长优势^[3-4,7]。本研究显示入侵植物(欧洲千里光和钻叶紫菀)地上生物量均显著大于本地植物(千里光和三脉紫菀)的,即使在遭遇营养亏缺与水分亏缺条件下,这与Dawson等^[4-7]认为入侵植物地上生物量大于本地植物的研究结果一致。但根系生物量存在物种特异性,因此千里光/欧洲千里光、三脉紫菀/钻叶紫菀根冠比表现趋势并不一致。这建议应对环境的根系策略或者资源向根系的分配比例存在物种间区别,而不仅仅是入侵和本地植物之间存在不同;同时根系生物量的变异性也表明在进行比较时,应注意环境因素变异。

在遭遇营养和水分亏缺后,入侵和本地植物的生物量累积均受到了抑制,尤其地上生物量;但营养亏缺的抑制效应强度显著大于水分亏缺的,且存在营养和水分亏缺的协同抑制效应(营养:26.87%~67.5%;水分:7.37%~49.74%;营养+水分:32.44%~75.74%; $P<0.05$)。这可能归因于营养亏缺和水分亏缺对物种产生抑制的机制不同。Tardieu等^[5,23-24]研究清晰地阐述了营养亏缺和水分亏缺各自独立的主要抑制机制,指出营养亏缺(如氮、磷缺乏)的抑制机制更多与能量和物质合成受限(如光合作用下降、蛋白质合成减少)以及营养

特异性信号通路(如激素平衡改变)相关,即营养亏缺会减少必需矿质元素如氮、磷、钾等的供应,从而抑制这些矿质物质参与的有机化合物(功能蛋白、核酸等)的合成、降低相关离子通道蛋白的表达等,继而进一步抑制植物的能量合成、生长代谢等过程。因此,营养不足,首当其冲的是光合单位合成不足,以及由此带来的地上部的光合作用的减弱和地上部的生物量累积降低,继而减少向根系的生长分配,抑制根系生长,但因需要根系维持对有限营养的吸收,因而根系的减弱程度小于地上部。而水分亏缺的抑制机制则围绕水分保持(如脱落酸介导的气孔关闭减少 CO_2 摄入、细胞膨压降低直接抑制细胞扩张)和活性氧清除等方面,即水分不足时主要是通过诱导脱落酸大量合成,继而关闭气孔,减少水分蒸腾^[30-31],尽可能维持植株的水分状态,并诱发活性氧清除系统的表达,以清除活性氧^[32];同时由于气孔关闭减少 CO_2 摄入,由此带来光合作用强度直接减弱,进一步影响生长累积,同样是地上部生长受到的抑制程度大于根系。因此,营养亏缺和水分亏缺对植物生长影响的机制虽有交叉,但起源和核心通路存在显著区别。本研究同时表明,入侵植物受(水分 or 营养)亏缺的抑制程度显著大于本地植物的(本地:7.37%~34.73%;入侵:8.62%~49.74%; $P<0.05$),说明入侵植物对水分和营养亏缺更加敏感,尤其是营养亏缺,本地植物和入侵植物对营养(水分)亏缺的适应程度或适应策略存在差异。Valliere等^[25-26]在对多种入侵植物响应干旱

胁迫的研究中也得到了类似结论。这可能与入侵植物光合机构、叶绿体、离子通道蛋白等核心功能细胞器或蛋白的合成更易受到营养不足的影响有关^[33-34];也可能与营养或水分亏缺下更易产生活性氧自由基从而受到更大的细胞膜损伤继而影响物质合成与代谢、生长累积有关^[32]。在耦合胁迫下,显然营养不足对植物生理和生化过程的影响更直接,水分亏缺带来的影响更多是由于气孔关闭带来的间接效应,因此,耦合胁迫下的效应更相类于营养亏缺。

3.2 入侵植物通过调节AMF侵染与根系形态性状的关系应对营养和水分亏缺

当生境因素发生改变时,植物会通过改变根系形态结构来维持生长必需物质的吸收,以维持植物体的正常生长。因此,研究显示发达的根系即较高的根系生物量,较大的总根长、根表面积、根体积、根冠比和比根长有利于提高植物对水分和养分的吸收与利用,使植物具有生存优势;而较小的根组织密度说明了根系代谢更为活跃^[10-12,27];同时,根系的环境适应性越强,植物也越具有生存优势。本研究结果证实了营养亏缺对本地植物和入侵植物根系特征的差异性影响:营养亏缺增大了本地植物的比根长和比根表面积,抑制了(或没有显著影响)入侵植物的;但降低了本地植物的根组织密度而增大了(或没有显著影响)入侵植物的。这说明本地植物更能适应营养亏缺环境,在营养不足时,能够通过改变、调整根系生长来增强对有限资源的获取,这与入侵植物生物量受到的营养胁迫更为严重表现一致。因此,将入侵与本地植物物种一起比较营养亏缺效应时,本地和入侵植物相同参数特征的反向结果相互抵消,结果表现出营养亏缺效应统计不显著。同时,研究结果也揭示了在遭遇营养亏缺时本地植物的根系功能的积极应对和入侵植物根系特征的消极表现,即意味着入侵植物根系和生长对营养可用性更加敏感,受到营养亏缺的抑制强度更大。另外,营养亏缺不影响根系平均直径,这种现象的出现亦源于本地和入侵不同径级根系相反的变化结果。回归和相关分析进一步指出:虽然入侵植物和本地植物面对营养亏缺产生不一致的变异,但入侵植物具有显著更高的AMF侵染率,在一定程度上通过调节AMF的作用及与根系生长的关系,弥补了根系自身生长受到营养亏缺抑制带来的负面作用^[17-18]。

本研究结果同样证实了水分亏缺对根系的影响不同于营养亏缺,这与地上部生长对营养亏缺和水分亏缺表现不同的结果一致。除钻叶紫菀外,其余三个物种表现一致:水分亏缺均促进了它们的比根长和比根表面积、降低了根组织密度、促进了各径级的根系长度和表面积,钻叶紫菀刚好相反。说明本地植物和入侵植物根系特征对水分资源亏缺的响应存在差异,入侵植物钻叶紫菀自身对营养和水分的高需求让其对资源不足更加敏感,面对资源亏缺时,生长首先受到抑制。

但目前营养和水分亏缺条件下,植物根系分泌物中的关键物质(如上述)含量如何变化,是否依然是AMF侵染发生变化的关键因素,以及是否与根系性状变化存在联系,仍需进一步证实。

AMF与根系的共生关系会调节植物根系对于水分和营养的吸收。Tian等^[28]研究表明,在入侵地乌柏种群根系分泌物中黄酮类(槲皮素)物质浓度显著升高,进而促进AMF孢子萌发和侵染,从而增强入侵植物种群的生长表现。Yu等^[29]研究进一步证实,根系分泌物中独脚金内酯的含量与AMF侵染率正相关,即相比较本地植物,入侵植物根系分泌物中含有更高浓度的独脚金内酯可能是其与AMF具有更强共生能力、更高AMF侵染率的关键因素。本研究显示,营养和水分亏缺均降低了入侵和本地植物AMF侵染率,且不同亏缺处理对二者的影响程度相似,这说明AMF侵染率对营养亏缺和水分亏缺的响应不存在物种间差异。营养和水分任何一方的不足,都会显著降低AMF的有效侵染^[17-19],继而带来对植物生长的影响,但AMF自身对营养和水分亏缺的敏感性并没有改变植物对营养和水分亏缺的敏感性,本地植物对AMF的弱依赖性让其通过改变自身根系性状适应营养和水分亏缺,而入侵植物更愿意依靠AMF进行不利环境适应。

综上推测,具有“高AMF依赖-低根系可塑性”的入侵植物,既可以通过强化与AMF的共生关系,显著扩展其吸收面积,提升水分与养分获取效率,适应养分贫瘠或干旱环境;又可以减少在根系形态(如根长、根直径)上的资源投入,降低构建与维护成本,实现“以菌代根”的资源获取优势;还能够利用AMF对植物免疫的促进作用,减弱其对营养或水分不足环境的敏感性,维持生长优势。在资源匮乏、竞争较弱或AMF丰富的环境中,这种策略具有显著的适应性优势。

4 结论

本研究对比了入侵植物(欧洲千里光、钻叶紫菀)与本地植物(千里光、三脉紫菀)在不同水、营养条件下的根系特征、AMF 侵染和生物量累积的表现。结果显示,入侵植物始终具有显著更大的地上生物量和 AMF 侵染率,但根系特征呈物种和环境特异性。在营养和水分资源充足条件下,入侵植物比根长等特征表征出显著的资源获取优势,尤其是直径小于 0.5 mm 细根特征。但营养亏缺的抑制影响比水分亏缺更强,且入侵植物对营养和水分胁迫的敏感性大于本地植物。面对水分亏缺,入侵和本地植物根系特征均向更利于获取资源的方向变化(钻叶紫菀相对变化较弱),继而维持地上、地下生长;面对营养亏缺,入侵植物倾向于减小向根系的资源分配,但维持与 AMF 的高侵染来维持资源获取,而本地植物向根系分配相对更多的能量,低的 AMF 侵染率与根系特征的优势变化建议其更多依靠根系自身的性状来维持有限资源的获取。上述研究结论同时对入侵植物管理提出了很好的建议:通过打破入侵植物“资源获取与共生体系依赖”协同优势,如利用高磷抑制 AMF 侵染、利用活性炭吸附根分泌物中黄酮类信号继而阻断共生建立等措施,实现对入侵植物的可持续管理。

参考文献

- [1] 刘艳杰,黄伟,杨强,等. 近十年植物入侵生态学重要研究进展[J]. 生物多样性,2022,30(10):276-292
- LIU Y J, HUANG W, YANG Q, et al. Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years[J]. Biodiversity Science, 2022, 30(10): 276-292
- [2] ODUOR A M O, YU H, LIU Y J. Invasive plant species support each other's growth in low-nutrient conditions but compete when nutrients are abundant [J]. Ecology, 2024, 105(10): e4401
- [3] VAN KLEUNEN M, WEBER E, FISCHER M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species[J]. Ecology Letters, 2010, 13(2): 235-245
- [4] DAWSON W, BURSLEM D F R P, HULME P E. The comparative importance of species traits and introduction characteristics in tropical plant invasions[J]. Diversity and Distributions, 2011, 17(6): 1111-1121
- [5] FUNK J L, VITOUSEK P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems[J]. Nature, 2007, 446(7139): 1079-1081
- [6] BRAASCH J E, HASMAN M S, DLUGOSCH K M. Differences between introduced and native grassland species revealed by responses to prolonged drought [J]. Biological Invasions, 2025, 27(6): 134
- [7] LEISHMAN M R, HASLEHURST T, ARES A, et al. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons [J]. New Phytologist, 2007, 176(3): 635-643
- [8] MAILLOUX G A, CHIKOMO M, FAN Y. Where do we expect to find deep plant roots [J]. Ecography, 2025 (10): e08034
- [9] WANG G L, FAHEY T J, XUE S, et al. Root morphology and architecture respond to N addition in *Pinus tabulaeformis*, west China [J]. Oecologia, 2013, 171(2): 583-590
- [10] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CANO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought [J]. Science, 2020, 368(6488): 266-269
- [11] CAPLAN J S, MEINERS S J, FLORES-MORENO H, et al. Fine-root traits are linked to species dynamics in a successional plant community [J]. Ecology, 2019, 100(3): e02588
- [12] LI W R, WANG L W, QIAN S F, et al. Root characteristics explain greater water use efficiency and drought tolerance in invasive Compositae plants [J]. Plant and Soil, 2023, 483(1): 209-223
- [13] FAHAD S, BAJWA A A, NAZIR U, et al. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options [J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1147
- [14] 刘升学, 马爱芳, 秦峰, 等. 植物抗旱性研究进展 [J]. 科学通报, 2025, 70(25): 4297-4314
- LIU S X, MA A F, QIN F, et al. Research advances in plant drought resistance [J]. Chinese Science Bulletin, 2025, 70(25): 4297-4314
- [15] 陈冠陶, 郑军, 彭天驰, 等. 扁刺栲不同根序细根形态和化学特征及其对短期氮添加的响应 [J]. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3461-3468
- CHEN G T, ZHENG J, PENG T C, et al. Fine root morphology and chemistry characteristics in different branch orders of *Castanopsis platyacantha* and their responses to nitrogen addition [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(11): 3461-3468
- [16] STRULLU-DERRIEN C, SELOSSE M A, KENRICK P, et al. The origin and evolution of mycorrhizal symbioses: from palaeomycology to phylogenomics [J]. New Phytologist, 2018, 220(4): 1012-1030
- [17] ZHANG Z F, ZHANG J C, XU G P, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi improve the growth and drought tolerance of *Zenia insignis* seedlings under drought stress [J]. New Forests, 2019, 50(4): 593-604
- [18] ZHANG L, XU M G, LIU Y, et al. Carbon and phosphorus exchange may enable cooperation between an arbuscular mycorrhizal fungus and a phosphate-solubilizing bacterium [J]. New Phytologist, 2016, 210(3): 1022-1032
- [19] 刘明洁, 卢星谕, 文壮, 等. 不同施肥和接种丛枝菌根真菌对百香果幼苗生长的影响 [J]. 热带农业工程, 2025, 49(5): 1-6

- LIU M J, LU X Y, WEN Z, et al. Effects of different fertilization and inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of passion fruit seedlings [J]. Tropical Agricultural Engineering, 2025, 49(5): 1-6
- [20] 田忠赛, 程丹丹, 徐琳, 等. 欧洲千里光在中国入侵状况的初步调查[J]. 安全与环境工程, 2018, 25(2): 7-14
- TIAN Z S, CHENG D D, XU L, et al. Preliminary investigation on invasion situation of *Senecio vulgaris* L. (Asteraceae) in China [J]. Safety and Environmental Engineering, 2018, 25(2): 7-14
- [21] 李建宇, 陈燕婷, 郭燕青, 等. 基于MaxEnt预测未来气候条件下钻叶紫菀在中国的潜在适生区[J]. 植物保护, 2023, 49(2): 92-102
- LI J Y, CHEN Y T, GUO Y Q, et al. Potential suitable areas of *Symphyotrichum subulatum* based on MaxEnt under future climate scenarios [J]. Plant Protection, 2023, 49(2): 92-102
- [22] NIJER S, ROGERS W E, SIEMANN E. Trypan blue dye is an effective and inexpensive stain for detection of arbuscular mycorrhizal fungi [J]. Plant and Soil, 2008, 317(1-2): 311-314
- [23] TARDIEU F, PARENT B, CALDEIRA C F, et al. Genetic and physiological controls of growth under water deficit [J]. Plant Physiology, 2014, 164(4): 1628-1635
- [24] PARK D J, YONG S H, KIM D, et al. Assessment of drought-heat dual stress tolerance in woody plants and selection of stress-tolerant species [J]. Life-Basel, 2025, 15(8): 1207
- [25] VALLIERE J M, ESCOBEDO E B, BUCCIARELLI G M, et al. Invasive annuals respond more negatively to drought than native species [J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1647-1656
- [26] ZHANG X, ODUOR A M O, LIU Y J. Invasive plants have greater growth than co-occurring natives in live soil subjected to a drought-rewetting treatment [J]. Functional Ecology, 2023, 37(3): 513-522
- [27] 赵英, 吴敏, 邓平, 等. 干旱与复水对2种蜚螞菊生长及生理生化特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(4): 113-122
- ZHAO Y, WU M, DENG P, et al. Effects of drought and rewetting on growth and physiology characteristics of *Wedelia chinensis* and *Wedelia trilobata* [J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2021, 49(4): 113-122
- [28] TIAN B L, PEI Y C, HUANG W, et al. Increasing flavonoid concentrations in root exudates enhance associations between arbuscular mycorrhizal fungi and an invasive plant [J]. The ISME Journal, 2021, 15(7): 1919-1930
- [29] YU H W, HE Y Y, ZHANG W, et al. Greater chemical signaling in root exudates enhances soil mutualistic associations in invasive plants compared to natives [J]. New Phytologist, 2022, 236(3): 1140-1153
- [30] DING L, MILHIET T, PARENT B, et al. The plasma membrane aquaporin *ZmPIP2;5* enhances the sensitivity of stomatal closure to water deficit [J]. Plant, Cell & Environment, 2022, 45(4): 1146-1156
- [31] HSU P K, DUBEAUX G, TAKAHASHI Y, et al. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure [J]. The Plant Journal, 2021, 105(2): 307-321
- [32] CHANG M L, LIAO L J, LIN J H, et al. Modulation of antioxidant defense system and NADPH oxidase in *Pluchea indica* leaves by water deficit stress [J]. Botanical Studies, 2012, 53(1): 45-54
- [33] PINTÓ -MARIJUAN M, COTADO A, FLETA-SORIANO E, et al. Drought stress memory in the photosynthetic mechanisms of an invasive CAM species, *Aptenia cordifolia* [J]. Photosynthesis Research, 2017, 131(3): 241-253
- [34] OLIVEIRA M T, MEDEIROS C D, FROSI G, et al. Different mechanisms drive the performance of native and invasive woody species in response to leaf phosphorus supply during periods of drought stress and recovery [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 82: 66-75

(责任编辑 刘婷婷)