

## 模拟氮沉降下假臭草的生长特征

齐成媚<sup>1,2,3,4</sup>, 肖丽飏<sup>1</sup>, 刘辉龙<sup>1</sup>, 欧阳莉<sup>1</sup>, 全沁果<sup>1,2,3\*</sup>, 刘小文<sup>1,2,3\*</sup>

1. 湖南科技学院化学与生物工程学院, 湖南永州 425199; 2. 土传病害绿色防控湖南省工程研究中心, 湖南永州 425199;  
3. 湘南优势植物资源综合利用湖南省重点实验室, 湖南永州 425199; 4. 湖南农业大学植物保护学院, 湖南长沙 410128

**摘要:** 假臭草是中国重点关注的入侵植物之一, 随着陆地生态系统氮沉降的急剧增加, 加剧了其扩张速度。研究假臭草在氮沉降下的生长特性, 是揭示其对氮沉降响应规律的前提和制定防控策略的基础。通过盆栽试验, 模拟考察氮沉降对假臭草生长特征的影响, 试验设置 4 个氮沉降水平 ( $N_0$ : 0;  $N_1$ : 40 kg/hm<sup>2</sup>;  $N_2$ : 60 kg/hm<sup>2</sup>;  $N_3$ : 80 kg/hm<sup>2</sup>), 培养 45、90 d 后分别测定和计算假臭草根系和植株长度、叶片数量与叶面积、根系特征、生物量及其分配和叶绿素含量。结果表明, 随着氮沉降水平的提升, 假臭草的发育能力在 2 个生长期均显著提升 ( $P<0.05$ ),  $N_3$  培养 90 d 后根长和株高相比  $N_0$  增长率分别为 44.38% 和 60.89%, 叶片数量和叶面积同比分别增长 122.78% 和 119.32%, 总根长、根表面积、根体积和根平均直径的增长率分别为 56.04%、42.36%、59.38% 和 61.54%。45 d 时, 假臭草的总生物量与对照组相比,  $N_1$ 、 $N_2$  和  $N_3$  分别提高 37.50%、81.25% 和 106.25%, 90 d 对应的数据分别为 23.81%、61.90% 和 80.95%。进一步比较盆栽 45 d 和 90 d 假臭草生物量分配特征随不同氮水平的变化发现, 不同氮水平对假臭草根重比 (RBR) 和根冠比 (R/S) 均有抑制作用, 且低氮水平对生长初期的抑制效应相比高氮水平和生长后期较强 ( $P<0.05$ ); 而对叶重比 (LBR) 和茎重比 (SBR) 体现出了促进作用, 且该效应在高氮水平处理下和假臭草生长后期表现更强 ( $P<0.05$ )。盆栽 45 d 时, 高氮组 ( $N_3$ ) 假臭草的叶绿素 a 含量相比对照组 ( $N_0$ ) 提升 131.69%, 叶绿素 b 提升幅度达 787.50%; 盆栽 90 d 叶绿素 a 和叶绿素 b 则分别提升 82.45% 和 314.29%, 表明叶绿素合成能力对高氮水平为代表的异质环境存在较强耐性。假臭草在生长初期 (45 d) 对中等水平氮沉降 ( $N=60$  kg/hm<sup>2</sup>) 正反馈效应较强, 但随着生长期的延长 (90 d), 对高水平氮沉降 ( $N=80$  kg/hm<sup>2</sup>) 的适应力显著提升。表明氮沉降的加剧利于假臭草的生长, 提高了其潜在的入侵危害性。

**关键词:** 氮沉降; 假臭草; 入侵植物; 生长; 生物量

中图分类号: Q945 文献标识码: A

## Growth Characteristics of *Praxelis clematidea* (Griseb.) under Simulated Nitrogen Deposition

QI Chengmei<sup>1,2,3,4</sup>, XIAO Lishi<sup>1</sup>, LIU Huilong<sup>1</sup>, OUYANG Li<sup>1</sup>, QUAN Qingguo<sup>1,2,3\*</sup>, LIU Xiaowen<sup>1,2,3\*</sup>

1. College of Chemistry and Bioengineering, Hunan University of Science and Engineering, Yongzhou, Hunan 425199, China; 2. Hunan Engineering Research Center of Soil Borne Disease of Green Control Technology, Yongzhou, Hunan 425199, China; 3. Key Laboratory of Comprehensive Utilization of Advantage Plants Resources in South Hunan, Yongzhou, Hunan 425199, China; 4. College of Plant Protection, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China

**Abstract:** *Praxelis clematidea* (Griseb.) is one of the most important invasive plants in China, which is continuously spreads with the increasingly serious nitrogen deposition in terrestrial ecosystem. The objective of the study was to reveal the responses of growth characteristics and accumulate the basic data for formulating corresponding prevention and control strategies using simulated nitrogen deposition. The growth characteristics such as root and plant length, leaf number and leaf area, root characteristics, biomass and its distribution and chlorophyll content in 45 days with four ni-

收稿日期 2022-04-02; 修回日期 2022-09-13

基金项目 “湖湘青年英才”项目 (No. 2019RS2045); 中央引导地方科技发展-科技成果转化项目 (No. 2021CZY006); 湖南科技学院科学研究项目 (No. 20XKY068)。

作者简介 齐成媚 (1985—), 女, 硕士, 实验师, 研究方向: 植物保护。\*通信作者 (Corresponding author): 全沁果 (QUAN Qingguo), E-mail: qinguo\_quan@163.com; 刘小文 (LIU Xiaowen), E-mail: lxw1110@126.com。

trogen deposition levels (control of 0, low nitrogen group of 40 kg/hm<sup>2</sup>, medium nitrogen group of 60 kg/hm<sup>2</sup>, high nitrogen group of 80 kg/hm<sup>2</sup>) compared with the 90 days were measured respectively. The results showed that the developmental ability was significantly improved in both growth periods ( $P<0.05$ ) with the increase of nitrogen deposition level. Compared with N<sub>0</sub>, the root length and plant height increased by 44.38% and 60.89% after N<sub>3</sub> culture for 90 days. The number of leaves and leaf area increased by 122.78% and 119.32%, and the growth rate of total root length, root surface area, root volume and root mean diameter was 56.04%, 42.36%, 59.38% and 61.54%. At 45 d, compared with the control group, total biomass of N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub> and N<sub>3</sub> increased by 37.50%, 81.25% and 106.25%, and the corresponding data at 90 d was 23.81%, 61.90% and 80.95%, respectively. Further comparison of the biomass distribution characteristics with different nitrogen concentrations at 45 d and 90 d showed that the different concentrations of nitrogen had inhibitory effects on RBR and R/S, and the inhibitory effect of low concentration nitrogen and early growth stage was stronger than that of high concentration nitrogen and late growth stage ( $P<0.05$ ). However, it showed that a promoting effect on LBR and SBR was stronger under high-concentration nitrogen treatment and in the late growth stage of Stinkweed ( $P<0.05$ ). When potted for 45 days, the content of chlorophyll a in the high nitrogen group (N<sub>3</sub>) was increased by 131.69% compared with the control group (N<sub>0</sub>), and the increase in chlorophyll b was 787.50%. Chlorophyll a and chlorophyll b increased by 82.45% and 314.29% respectively in potted plants for 90 days. It shows that the chlorophyll synthesis ability has strong tolerance to the heterogeneous environment represented by high nitrogen levels. At the early stage of growth (45 d), the positive feedback effect on moderate-level nitrogen deposition (N=60 kg/hm<sup>2</sup>) was strong. However, with the extension of the growth period (90 d), the adaptability to high levels of nitrogen deposition (N=80 kg/hm<sup>2</sup>) was significantly improved. The result proves that the aggravation of nitrogen deposition is beneficial to its growth.

**Keywords:** nitrogen deposition; *Praxelis clematidea* (Griseb.); invasive plants; growth; biomass

**DOI:** 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.03.016

近年来, 过度的工业废气排放和化学肥料使用造成的陆地生态系统氮沉降的急剧增加, 正成为令人担忧的重大环境问题, 并趋于全球化<sup>[1]</sup>。中国的氮沉降水平已成为世界三大高降区之一, 且在不断增长, 在 1980—2010 年的 30 年间陆地生态系统的氮沉降量已由 13.2 kg/hm<sup>2</sup> 增长至 21.1 kg/hm<sup>2</sup>, 预测每年将以超过 1.0 kg/hm<sup>2</sup> 的速度持续增长<sup>[2-3]</sup>。氮沉降量的增加能够影响植物的生长与分配, 改变种间竞争的格局, 生态系统的群落组成随之发生变化。尤其是会加剧外来物种的入侵强度, 造成当地生态系统的退化<sup>[4]</sup>。入侵植物在原有生态基础上快速扩张, 使入侵地出现生物多样性丧失、食物链网络结构崩溃、本地物种急剧减少等严重后果, 甚至导致生态系统发生不可逆转性破坏, 造成严重的经济损失<sup>[5-7]</sup>。为此, 揭示入侵植物对氮沉降加剧的适应性机制值得进一步研究。

20 世纪 80 年代首次在香港发现假臭草 (*Praxelis clematidea*), 90 年代后蔓延至深圳地区<sup>[8]</sup>, 近年来扩张趋势加剧。目前, 假臭草广泛分布于我国广东、福建、海南、澳门、香港、台湾、湖南、重庆、四川、贵州等 10 余省市<sup>[9-11]</sup>。假臭草种子个体小、质量轻、数量多, 且繁殖能力强, 能够迅速建立生境优势, 分泌带有恶臭的

毒性挥发物, 是对农业、林业、畜牧业等最具威胁的入侵植物之一<sup>[12-13]</sup>。假臭草能迅速覆盖整个入侵地, 竞争土地肥力, 破坏土壤可耕性, 对入侵地造成巨大的经济损失, 甚至对生态环境造成“绿色灾难”<sup>[15]</sup>。2005 年, 假臭草被定为我国恶性杂草<sup>[14]</sup>, 2013 年农业部已将其列入国家重点管理外来入侵物种名录。前期研究发现, 假臭草有明显向北扩张的趋势, 扩张速度大大超过其他入侵植物<sup>[16]</sup>。因此, 本研究以入侵植物假臭草为研究对象, 通过盆栽培养过程中添加不同浓度梯度的氮素进行模拟氮沉降试验, 系统测定和分析 45 d 和 90 d 的生长指标, 以期明确氮沉降对假臭草生长指标和生物量分配格局的影响, 全面了解假臭草对异质环境的适应性特点及其机制, 为假臭草的防控提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料

于 2019 年中旬在永州市双牌县境内, 选择野生假臭草种群生境, 采集长势突出的假臭草成熟的淡紫色总苞, 收集假臭草样品到实验室, 进行自然风干, 置于 4 °C 冰箱密封保存。萌发处理前挑选大小均一、饱满的总苞, 用 2.0% NaClO 溶液处理 10 min, 用超纯水冲洗 3 次后浸泡处理 48 h

备用。待其萌发后均匀移栽至塑料花盆，假臭草幼苗生长至 8~10 cm 后，将长势相近的植株移栽到培养盆。

试验地点选择在湖南科技学院园区 (26°12'43.31"N, 111°35'48.71"E)，该地属于典型的亚热带季风气候，海拔 122.45 m，年降水量 1290~1900 mm，日照全年平均 1873.7 h，无霜期年均 285~311 d，年平均气温为 17.6~18.6 °C。试验用土选择园区地表层土壤，理化性质为 pH 6.21，有机质 20.31 g/kg，全氮 2.15 g/kg，碱解氮 103.26 mg/kg，全磷 0.81 g/kg，速效磷 21.35 mg/kg，全钾 16.41 g/kg，有效钾 70.41 mg/kg，阳离子交换容量 (CEC) 为 0.11 meq/g。土壤经充分混匀后稳定 2 周，装盆备用。

## 1.2 方法

1.2.1 试验设计 根据现有氮沉降数据保守估计<sup>[2-3]</sup>当前中国陆地生态系统的氮沉降量已达 40.0 kg/hm<sup>2</sup>，因此设置 4 个氮沉降模拟试验组：对照组 (N<sub>0</sub>，不施氮)、低氮处理组 (N<sub>1</sub>，N=40 kg/hm<sup>2</sup>)、中氮处理组 (N<sub>2</sub>，N=60 kg/hm<sup>2</sup>)、高氮处理组 (N<sub>3</sub>，N=80 kg/hm<sup>2</sup>)，每个处理重复设置 10 盆。为保持自然大气 N 沉积的全球平均比率，氮素用 KNO<sub>3</sub> : NH<sub>4</sub>Cl : 尿素 = 1 : 1 : 1 比例的混合，每 1 g 氮素中含有 0.47 g KNO<sub>3</sub>、0.25 g NH<sub>4</sub>Cl 和 0.28 g 尿素。考虑到幼苗的营养限制和毒性效应，将氮素溶于 250 mL 蒸馏水中，植物栽种之后，每 2 d 供 1 次水，每 7 d 供 1 次氮素溶液 (对照组则喷洒同样多的水，分 2 次供给，每次供给 25 mL，5 周供完)，其余处理则保持一致。为避免位置效应，花盆位置每周需进行调整，直至处理 45 d 和 90 d 后完成收苗，测定相应指标。

1.2.2 指标测定 生长参数的测定参照文献<sup>[17-19]</sup>：在培养 45、90 d 时取样，先以超纯水浸泡 4 h 去除根部土壤后取出，反复洗净后分别测量其茎高 (cm)、根长 (cm)、叶片数，叶面积 (cm<sup>2</sup>)，叶面积采用美国手持式激光叶面积仪 CI-203 测定；各处理随机剪取 10 株植株的根系，用 0.5% 甲基蓝染色处理后，进行扫描分析，利用 WinRHIZOPro 2009 b 根系分析系统软件 (Rengent Instruments Canada Inc.) 分析其根系图像，从而获得总根长度 (cm)、根表面积 (cm<sup>2</sup>)、根体积 (cm<sup>3</sup>) 和根平均直径 (cm)；用封口袋将测量样品的根、茎、叶单独收集，用吸水纸吸干样品表面多余水分后称其鲜重 (g)，将剩余样品置于烘

箱中在 80 °C 下进行恒重后测其干重 (g)。

叶绿素含量的测定参照文献<sup>[20]</sup>：采用乙醇-丙酮混合提取法测定并计算叶绿素 a (Chla, mg/g)、叶绿素 b (Chlb, mg/g) 含量及总叶绿素含量 (Chl, mg/g)，Chl = Chla + Chlb。

计算的指标包括：植株高度变化百分比 =  $(h_1 - h_0) / h_0 \times 100\%$ ，其中  $h_1$  为 N<sub>1</sub>、N<sub>2</sub> 和 N<sub>3</sub> 处理下植株高度， $h_0$  为 N<sub>0</sub> 的植株高度；叶重比 (LBR) = 叶生物量 / 总生物量；茎重比 (SBR) = 茎生物量 / 总生物量；根重比 (RBR) = 根生物量 / 总生物量；根冠比 (R/S) = 地下生物量 / 地上生物量。

## 1.3 数据处理

数据以平均值 ± 标准差表示 ( $n=3$ )。采用 Office 2019 和 Origin 2017 软件进行数据整理和图形绘制，SPSS 19.0 软件的 Duncan's 法进行多重比较 ( $P < 0.05$ )。

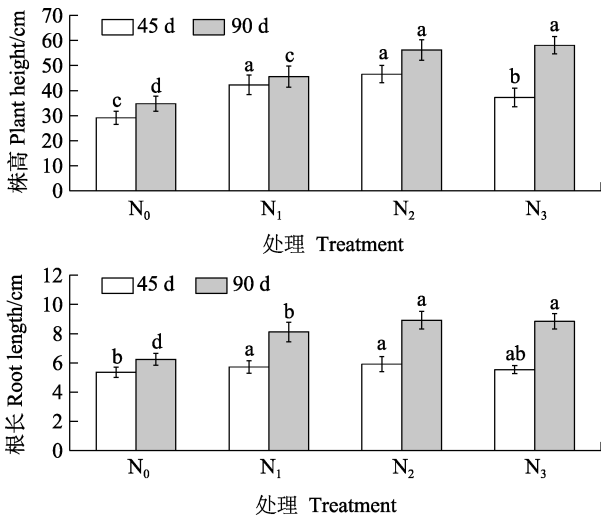
## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮水平对假臭草株高和根长的影响

无论是盆栽 45 d 还是 90 d，N<sub>1</sub>、N<sub>2</sub> 和 N<sub>3</sub> 处理组均对假臭草根部和植株的发育影响显著 (图 1)。N<sub>2</sub>、N<sub>1</sub> 与 N<sub>0</sub> 相比，45 d 后根长分别增长 10.45% 和 6.72%，植株高度分别提升 59.79% 和 44.83%；90 d 后根长分别增长 42.95% 和 30.13%，植株高度分别提升 61.85% 和 31.13%。而 N<sub>3</sub> 与 N<sub>0</sub> 相比，45 d 后根长增长 3.36%，株高提升 27.95%；90 d 后根长和株高增长率分别为 44.38% 和 60.89%。表明假臭草能敏感应答土壤氮浓度水平改变，45 d 时对中氮水平的反馈相比高氮水平更为迅速，而 90 d 时高氮水平和中氮水平的结果相当。

### 2.2 不同氮水平对假臭草叶片数量和叶面积的影响

由图 2 可知，土壤中氮素的增加有助于假臭草叶片的发育，其叶片数量和表面积均显著提升。对于假臭草叶片数量而言，随着氮水平的提升，N<sub>1</sub>、N<sub>2</sub> 和 N<sub>3</sub> 处理组与对照相比分别提升 76.78%、132.60%、112.01% (45 d) 和 95.50%、122.78% 和 119.32% (90 d)，表现为从低氮水平到中氮水平数量逐渐增多，高氮水平则开始下降，但 90 d 中氮水平与高氮水平的差异不显著。而叶面积的表现与之相比却有所差异，盆栽 45 d 和 90 d 均随着氮用量增加而扩大，N<sub>1</sub>、N<sub>2</sub>、N<sub>3</sub> 与对照相比依次增长 4.91%、18.59%、26.34% 和 1.86%、20.20%、28.90%。可见，随着盆栽时间的延长，假臭草叶

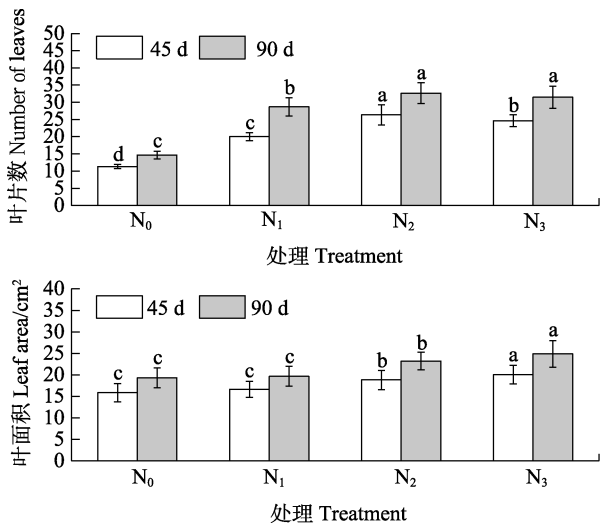


不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 1 不同处理组对假臭草株高和根长的影响

Fig. 1 Effects of different treatment groups on plant height and root length of *P. clematidea*



不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 2 不同处理组对假臭草叶生长的影响

Fig. 2 Effects of different treatment groups on leaf growth of *P. clematidea*

片的发育对高氮水平土壤环境的适应性更强。

### 2.3 不同氮水平对假臭草的根系特征的影响

假臭草根系的各项参数随不同氮水平的变化较为一致 (图 3), 表现为随着氮水平的提升呈现为先升后降的趋势, 但都高于对照组, 说明总根长、根表面积、根体积和根平均直径之间联系紧密。中氮水平对假臭草根系发育最为有利, 与对照相比, 盆栽 45 d 的总根长、根表面积、根体积和根平均直径分别增长 49.44%、52.19%、50.00% 和 43.24%, 盆栽 90 d 对应的增长率为 56.04%、

42.36%、59.38% 和 61.54%。除此以外, 相比 45 d, 假臭草根系指标对高氮水平的适应性在 90 d 时显著提升, 与中氮组指标无显著差异。表明随着时间的推移, 假臭草根系对高氮环境的忍耐和适应性逐渐增强。

### 2.4 不同氮水平对假臭草的生物量及其分配的影响

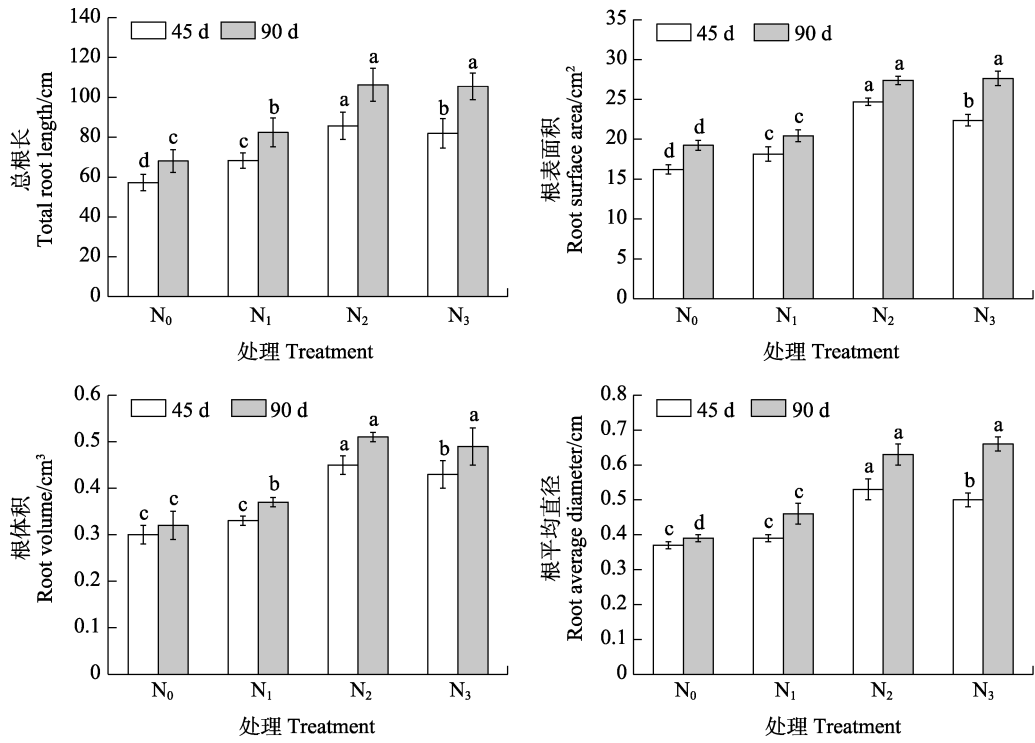
假臭草的生物量积累及分配受氮水平的影响很大, 氮水平的提升能促进假臭草根、茎、叶部分生物量的积累 (图 4), 但对根重比 (RBR)、叶重比 (LBR)、茎重比 (SBR) 和根冠比 (R/S) 的影响有所差异 (图 5)。

不同批次假臭草的生物量随着土壤氮水平的提升均显著增加, 但盆栽 45 d 和盆栽 90 d 的数据表现则有所差异。其中, 假臭草的叶生物量随着盆栽时间的延长而增加, 但根生物量和茎生物量却随之减少。45 d 时, 假臭草的总生物量与对照组相比, N<sub>1</sub>、N<sub>2</sub> 和 N<sub>3</sub> 分别提高 37.50%、81.25% 和 106.25%, 90 d 对应的数据为 23.81%、61.90% 和 80.95% (图 4)。可见, 假臭草在生长初期对氮水平提升的正反馈效应更强。

进一步比较盆栽 45 d 和 90 d 假臭草生物量分配特征随不同氮水平的变化发现, 叶重比 (LBR) 和茎重比 (SBR) 随着土壤氮水平的提升而增加, 根重比 (RBR) 和根冠比 (R/S) 逐渐下降; 盆栽 90 d 的 LBR 高于 45 d, 而 RBR、SBR 和 R/S 却与之相反。45 d 时, 假臭草在低氮水平下 RBR 和 R/S 与对照相比分别降低 27.31% 和 31.59%, 90 d 时为 23.80% 和 33.36%; LBR 和 SBR 在 45 d 同比升高 9.10% 和 0.50%, 90 d 达到了 11.84% 和 61.51%。高氮水平下 RBR 和 R/S 在 45 d 和 90 d 分别下降 35.36%、40.25% 和 17.12%、24.42%, LBR 和 SBR 则分别上升 3.04%、16.35% 和 10.53%、65.71% (图 5)。表明不同氮水平对假臭草 RBR 和 R/S 均有抑制作用, 且低氮水平和生长初期的抑制效应相比高氮水平和生长后期较强; 而对 LBR 和 SBR 体现出了促进作用, 且该效应在高氮水平氮水平处理下和假臭草生长后期表现更强。

### 2.5 不同施氮量处理对假臭草叶绿素的影响

随着氮水平的增加, 假臭草各生长时期叶绿素的含量随之成正比 (表 1), 且不同梯度之间差异显著。盆栽 45 d 时, 高氮组假臭草的叶绿素 a 含量相比对照组提升 131.69%, 叶绿素 b 提升幅

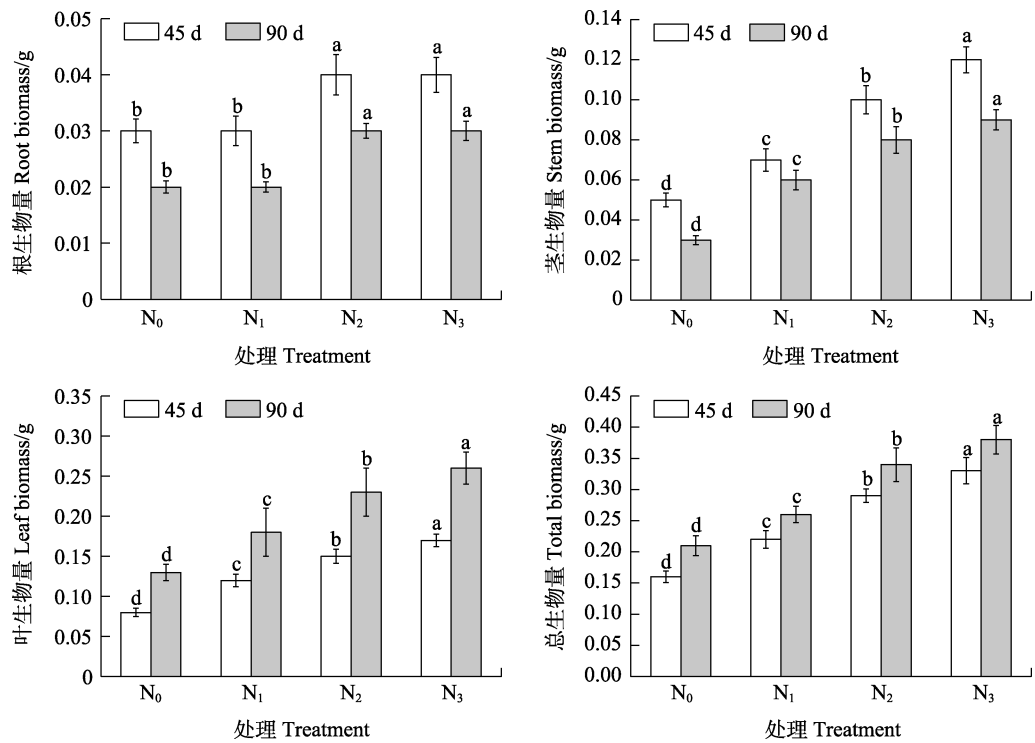


不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 3 不同处理组对假臭草根系特征的影响

Fig. 3 Effects of different treatment groups on root characteristics of *P. clematidea*

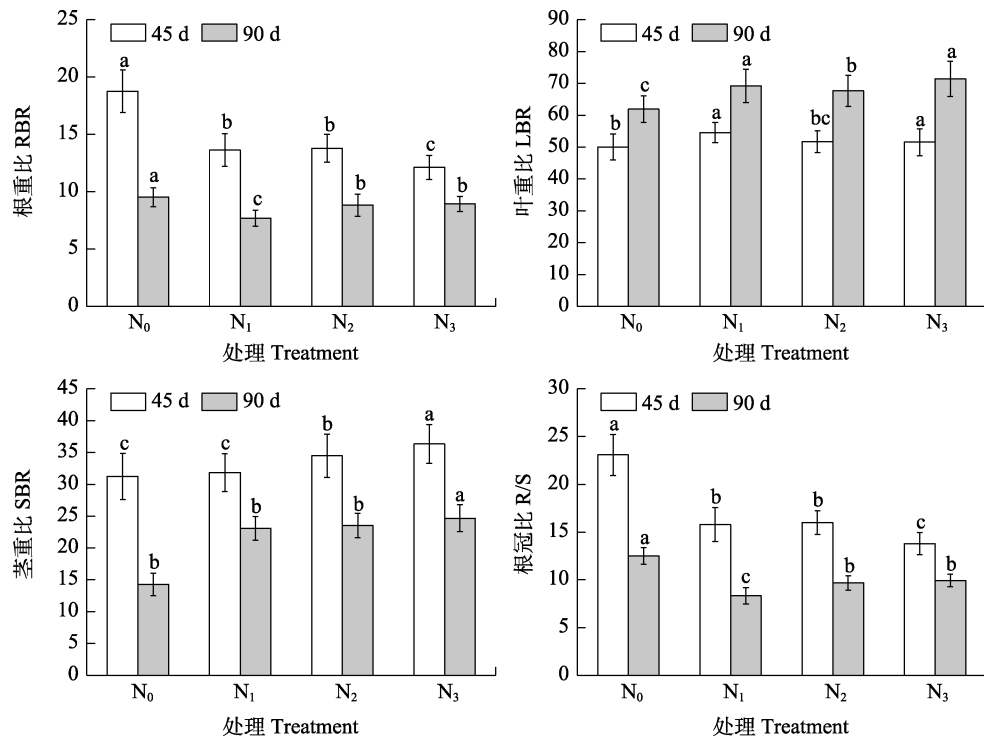


不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 4 不同处理组对假臭草生物量的影响

Fig. 4 Effects of different treatment groups on biomass of *P. clematidea*



不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Different lowercase letters indicate significant difference ( $P < 0.05$ ).

图 5 不同处理组对假臭草生物量分配的影响

Fig. 5 Effects of different treatment groups on biomass allocation of *P. clematidea*

度达 787.50%；盆栽 90 d 叶绿素 a 和叶绿素 b 则分别提升 82.45% 和 314.29%。

表 1 不同处理组对假臭草叶绿素含量的影响

Tab. 1 Effects of different treatment groups on chlorophyll content of *P. clematidea* mg/g

处理 Treatment	总叶绿素 Total chlorophyll	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b
N <sub>0</sub> 45 d	2.51±0.06 <sup>d</sup>	2.43±0.07 <sup>d</sup>	0.08±0.00 <sup>d</sup>
N <sub>1</sub>	4.15±0.10 <sup>c</sup>	3.94±0.06 <sup>c</sup>	0.21±0.01 <sup>c</sup>
N <sub>2</sub>	5.68±0.12 <sup>b</sup>	5.26±0.10 <sup>b</sup>	0.42±0.01 <sup>b</sup>
N <sub>3</sub>	6.34±0.11 <sup>a</sup>	5.63±0.13 <sup>a</sup>	0.71±0.02 <sup>a</sup>
N <sub>0</sub> 90 d	3.97±0.08 <sup>d</sup>	3.76±0.05 <sup>d</sup>	0.21±0.04 <sup>d</sup>
N <sub>1</sub>	5.66±0.10 <sup>c</sup>	5.21±0.11 <sup>c</sup>	0.45±0.09 <sup>c</sup>
N <sub>2</sub>	7.00±0.09 <sup>b</sup>	6.35±0.09 <sup>b</sup>	0.65±0.12 <sup>b</sup>
N <sub>3</sub>	7.73±0.14 <sup>a</sup>	6.86±0.08 <sup>a</sup>	0.87±0.10 <sup>a</sup>

注：同列不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate significant difference between treatments ( $P < 0.05$ ).

### 3 讨论

氮是植物生长的重要限制因子之一，参与了植物组织的构成和生命活动。在全球氮沉降加剧的背景下，入侵植物凭借着其特有的生活史性状的适应性分化，进化出了相比土著植物更高的氮

饱和度，在高氮沉降量地区更易建立种群优势，造成生态灾难<sup>[21-22]</sup>。入侵植物幼苗期，植株根部的发育是形成其种间竞争力的基础，尤其在生产力较高的生境中占有绝对优势<sup>[23]</sup>。假臭草无论是 45 d 还是 90 d 盆栽期，其根部和植株的发育随着土壤中氮水平的提升与对照组相比均呈现正反馈效应，其中 45 d 时，中氮组的假臭草根长和株高指标逐渐优于高氮组，其总根长、根表面积、根体积和根平均直径等根系参数亦与之一致。这与陶媛媛等<sup>[23]</sup>和 TABOADA 等<sup>[24]</sup>的报道一致，说明短期过高水平的氮抑制了假臭草的根系发育和植株生长。但与之不同的是，假臭草在盆栽 90 d 时中氮组的假臭草根系参数、株高指标与高氮组相比已无显著差异，随时间推移，可以看出假臭草对高氮环境不断进化的能力。

入侵植物在当地定殖以后，可迅速调节对防卫构件生物量的投资，增强对营养的吸收能力，最终占据地上资源，扩大其入侵能力<sup>[6, 25-26]</sup>。分析假臭草根、茎、叶部分生物量的积累情况发现，假臭草的根、茎在生长初期对氮水平提升的正反馈效应更强；而叶的表现与之相反，总生物量的积累则随氮水平和时间不断提高。通过比较假臭

草生物量分配发现, 叶重比 (LBR) 在高氮环境盆栽 90 d 时达到最高, 茎重比 (SBR) 在 90 d 时本底值会降低, 但其与氮水平提升表现的正反馈效应与 45 d 一致; 根重比 (RBR) 和根冠比 (R/S) 随着氮水平的提升在 45 d 表现为负反馈效应, 而在 90 d 却对中氮组和高氮组出现了适应性, 指标相比低氮组有所提升。由此可见, 模拟氮沉降下, 假臭草根、茎在生长初期迅速发育, 而在生长后期叶片的生物量积累逐渐占据优势, 且根系出现了对高氮环境的适应性。

植物叶片的表型与分化影响着叶绿素的功能, 叶绿素在植物叶绿体进行光合作用过程中承担着核心作用, 含量的高低直接影响光合作用的强弱<sup>[27-28]</sup>。通过观察假臭草叶片的表型与分化状态发现, 盆栽 90 d 下叶片数量和叶面积对高氮组的正反馈效应, 相比 45 d 和低氮、中氮组更强。此外, 假臭草叶绿素含量亦随着盆栽时间的增加和氮水平的提高持续上升。随着土壤中氮素含量的增加, 入侵植物的叶绿素合成能力会随之上升, 从而提高了捕获光能的能力, 光合作用的效率和干物质的积累量随之提升<sup>[29]</sup>。以上表明假臭草面对高氮环境叶片数逐渐增多, 叶面积增大, 叶绿素合成能力提升, 可对当地物种产生遮阴作用, 对其光合作用产生负面影响<sup>[30]</sup>。

综上所述, 假臭草在生长初期 (45 d) 对中等水平氮沉降 ( $N=60 \text{ kg/hm}^2$ ) 正反馈效应较强, 但随着生长期的延长 (90 d), 对高水平氮沉降 ( $N=80 \text{ kg/hm}^2$ ) 的适应力显著提升。可见, 假臭草在高氮沉降环境可正常定殖, 并逐步进化出较强的生境适应性来实现进一步扩张。为此, 在当前氮沉降不断上升的生境背景下, 后续进一步从繁殖特征、养分积累、中间竞争方式等方面全面了解假臭草应答氮沉降的响应机制, 从而找到其防控策略, 对于降低假臭草在中国内陆入侵和蔓延风险至关重要。

## 参考文献

- [1] VITOUSEK P M. Beyond global warming: ecology and global change[J]. *Ecology*, 1994, 75(7): 1861-1876.
- [2] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, TANG A H, SHEN J L, CUI Z L, VITOUSEK P, ERTSMAN J W, GOULDING K, CHRISTIE P, FANGMEIER A, ZHANG F S. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [3] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, BOYER E W, HOWARTH R W, SEITZINGER S P, ASNER G P, CLEVELAND C C, GREEN P A, HOLLAND E A, KARL D M, MICHEALS A F, PORTER J H, TOWNSEND A R, VÖOSMARTY C J. Nitrogen cycles: past, present, and future[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [4] DUKES J S, MOONEY H A. Does global change increase the success of biological invaders?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(4): 135-139.
- [5] CALLAWAY R M, ASCHEHOUG E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion[J]. *Science*, 2000, 290(5491): 521-523.
- [6] ROCKWELL-POSTEL M, LAGINHAS B B, BRADLEY B A. Supporting proactive management in the context of climate change: prioritizing range-shifting invasive plants based on impact[J]. *Biological Invasions*, 2020, 22(7): 2371-2383.
- [7] 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害与管理对策[J]. *生物多样性*, 2002, 10(1): 119-125.  
WAN F H, GUO J Y, WANG D H. Alien invasive species in China: their damages and management strategies[J]. *Biodiversity Science*, 2002, 10(1): 119-125. (in Chinese)
- [8] 吴世捷, 高力行. 不受欢迎的生物多样性: 香港的外来植物物种[J]. *生物多样性*, 2002, 10(1): 109-118.  
WU S J, GAO L X. The bad biodiversity: alien plant species in Hong Kong[J]. *Biodiversity Science*, 2002, 10(1): 109-118. (in Chinese)
- [9] 罗文启, 符少怀, 杨小波, 陈玉凯, 周威, 杨琦, 陶楚, 周文嵩. 海南岛入侵植物的分布特点及其对本地植物的影响[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(5): 486-500.  
LUO W Q, FU S H, YANG X B, CHEN Y K, ZHOU W, YANG Q, TAO C, ZHOU W S. Distribution patterns of alien invasive plants and their influences on native plants of Hainan Island[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(5): 486-500. (in Chinese)
- [10] 郭燕青, 史梦竹, 李建宇, 傅建炜, 吴梅香. 基于 Maxent 模型的假臭草潜在分布区预测[J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(3): 250-260.  
GUO Y Q, SHI M Z, LI J Y, FU J W, WU M X. Prediction of potential distribution area of *Praxelis clematidea* based on maxent model[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(3): 250-260. (in Chinese)
- [11] 范志伟, 李晓霞, 刘延, 刁金根, 王亚, 沈奕德, 黄乔乔, 易克贤. 中国剑麻园杂草种类分布危害调查与防控策略[J]. *热带作物学报*, 2020, 41(8): 1654-1664.  
FAN Z W, LI X X, LIU Y, XI J G, WANG Y, SHEN Y D, HUANG Q Q, YI K X. Weed species, distribution and damage on sisal plantation and its strategy of control[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2020, 41(8): 1654-1664. (in Chinese)
- [12] 黄小荣, 曹艳云, 陆国导, 曹纪文, 刘庐. 外来入侵植物与人工林下层植被结构的关联性[J]. *热带亚热带植物学报*, 2020, 28(1): 10-16.  
HUANG X R, CAO Y Y, LU G D, CAO J W, LIU L. Relating invasive alien species in plantations to dissimilarity of undergrowth vegetation structure[J]. *Journal of Tropical and*

- Subtropical Botany, 2020, 28(1): 10-16. (in Chinese)
- [13] INTANON S, WIENGMOON B, MALLORY-SMITH C A. Seed morphology and allelopathy of invasive *Praxelis clematidea*[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2020, 48(1): 261-272.
- [14] 万方浩, 郑小波, 郭剑英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 231-231.  
WAN F H, ZHEN X B, GUO J Y. Biology and control of important invasive alien species in agriculture and forestry[M]. Beijing: Science Press, 2005: 231-231. (in Chinese)
- [15] 林美宏, 孔德宁, 周利娟. 假臭草生物学特性及防治的研究进展[J]. 中国植保导刊, 2020, 40(12): 82-85.  
LIN M H, KONG D N, ZHOU L J. Advances in the research of the biological characteristics and control of the invasive plant *Praxelis clematidea*[J]. China Plant Protection, 2020, 40(12): 82-85. (in Chinese)
- [16] 刘小文, 齐成媚, 曾丽亚, 刘永昌, 廖海兵, 袁志辉, 何福林, 胡克坚. 不同情景增温对假臭草生长竞争的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2017, 43(6): 604-609.  
LIU X W, QI C M, ZENG L Y, LIU Y C, LIAO H B, YUAN Z H, HE F L, HU K J. Effect of simulated warming on growth and competition of *Eupatorium catarium*[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2017, 43(6): 604-609. (in Chinese)
- [17] 李永华, 吴波, 卢琦, 靳占虎, 刘殿军, 张金鑫. 白刺叶片形态变化对叶片  $\delta^{13}C$  的影响[J]. 林业科学, 2012, 48(3): 25-30.  
LI Y H, WU B, LU Q, JIN Z H, LIU D J, ZHANG J X. Variation in leaf shapes of *Nitraria* species and effect on leaf  $\delta^{13}C$ [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2012, 48(3): 25-30. (in Chinese)
- [18] 沈凤悦, 李毅念, 陈信信, 丁启朔, 丁为民, 田永超, 朱艳, 曹卫星. 高时空分辨率及高通量的稻茬麦苗期表型指标动态特征研究[J]. 作物杂志, 2014(5): 117-121.  
SHEN F Y, LI Y N, CHEN X X, DING Q S, DING W M, TIAN Y C, ZHU Y, CAO W X. High spatial- and temporal resolution and high throughput digital image measurement of dynamics of post-paddy wheat seedling phenotype indices[J]. Crops, 2014(5): 117-121. (in Chinese)
- [19] 刘晚苟, 李良贤, 谢海容, 何泳怡, 刘金祥. 土壤容重对野生香根草幼苗根系形态及其生物量的影响[J]. 草业学报, 2015, 24(4): 214-220.  
LIU W G, LI L X, XIE H R, HE Y Y, LIU J X. Effect of soil bulk density on root morphology and biomass of vetiver grass seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24(4): 214-220. (in Chinese)
- [20] 曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 王思思, 范宣. 坡向对3种冷季型草坪草表观性状及叶绿素含量的影响[J]. 草业科学, 2015, 32(11): 1823-1831.  
ZENG X L, WANG D W, LIU J P, WANG S S, FAN X. Effects of slope aspect on apparent traits and chlorophyll content of three cool season turf species[J]. Pratacultural Science, 2015, 32(11): 1823-1831. (in Chinese)
- [21] PORTELA R, BARREIRO R, ROILLOA S R. Biomass partitioning in response to resources availability: a comparison between native and invaded ranges in the clonal invader *Carpobrotus edulis*[J]. Plant Species Biology, 2019, 34(1): 11-18.
- [22] ZHONG M, MIAO Y, HAN S, WANG D. Nitrogen addition decreases seed germination in a temperate steppe[J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(15): 8441-8449.
- [23] 陶媛媛, 赵玉, 胡云霞, 尚天翠, 张宗艳, 郎青, 刘影. 模拟氮沉降对恶性入侵植物刺苍耳幼苗生长特征的影响[J]. 生态学杂志, 2020, 39(12): 3971-3978.  
TAO Y Y, ZHAO Y, HU Y X, SHANG T C, ZHANG Z Y, LANG Q, LIU Y. Effects of simulated nitrogen deposition on the growth of *Xanthium spinosum*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2020, 39(12): 3971-3978. (in Chinese)
- [24] TABOADA A, CALVO-FERNÁNDEZ J, MARCOS E, CALVO L. Plant and vegetation functional responses to cumulative high nitrogen deposition in rear-edge heathlands[J]. Science of the Total Environment, 2018, 637/638: 980-990.
- [25] 洗晓青, 王瑞, 郭建英, 刘万学, 张桂芬, 孙玉芳, 万方浩. 我国农林生态系统近20年新入侵物种名录分析[J]. 植物保护, 2018, 44(5): 168-175.  
XIAN X Q, WANG R, GUO J Y, LIU W X, ZHANG G F, SUN Y F, WAN F H. Analysis of new invasive alien species in China's agricultural and forestry ecosystems in recent 20 years[J]. Plant Protection, 2018, 44(5): 168-175. (in Chinese)
- [26] MILANOVIĆ M, KNAPP S, PYŠEK P, KÜHN I. Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices[J]. Ecosystem Services, 2020, 42: 101072.
- [27] MASCOLI V, BERSANINI L, CROCE R. Far-red absorption and light-use efficiency trade-offs in chlorophyll f photosynthesis[J]. Nature Plants, 2020, 6(8): 1044-1053.
- [28] 钟军弟, 莫小云, 刘金祥. 假臭草幼苗生长对水氮耦合效应的响应[J]. 草业科学, 2018, 35(7): 1670-1678.  
ZHONG J D, MO X Y, LIU J X. Growth response of *Praxelis clematidea* seedlings to water and nitrogen coupling[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(7): 1670-1678. (in Chinese)
- [29] 郑翔, 江亮波, 邓邦良, 刘倩, 刘喜帅, 郑利亚, 郭晓敏, 刘苑秋, 张令. UV-B 辐射增强和氮沉降对不同种源地乌柏叶绿素荧光参数的影响[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(2): 248-254.  
ZHENG X, JIANG L B, DENG B L, LIU Q, LIU X S, ZHENG L Y, GUO X M, LIU Y Q, ZHANG L. Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen deposition on chlorophyll fluorescence parameters of invasive plant *Triadica sebifera*[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2018, 30(2): 248-54. (in Chinese)
- [30] SORRELL B K, BRIX H, FITRIDGE I, KONNERUP D, LAMBERTINI C. Gas exchange and growth responses to nutrient enrichment in invasive *Glyceria maxima* and native New Zealand *Carex* species[J]. Aquatic Botany, 2012, 103: 37-47.