



从种内、种间化感作用分析入侵种薇甘菊及其近邻种的非协同进化趋势

姜朝阳, 余涵霞, 黎捡妹, 林宋玲, 彭长连, 李伟华

引用本文:

姜朝阳, 余涵霞, 黎捡妹, 等. 从种内、种间化感作用分析入侵种薇甘菊及其近邻种的非协同进化趋势[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(1): 1–9.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4074>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

对叶榕花序不同发育时期气味成分的变化及其对传粉者的吸引作用

Odour Composition Variation at Different Stages of *Ficus hispida* Inflorescence and the Attraction to Pollinators

热带亚热带植物学报. 2019, 27(3): 299–308 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4016>

加勒比松种源苗期DNA甲基化多样性分析

Analysis of DNA Methylation Diversity among Provenances of *Pinus caribaea* Morelet Seedlings

热带亚热带植物学报. 2018, 26(3): 224–232 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3825>

系统发育多样性与系统发育结构在岛屿植物群落保护中的意义——以蜈支洲岛为例

Significance of Phylogenetic Diversity and Phylogenetic Structure in Conservation of Island Plant Communities: A Case of Wuzhizhou Island

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 419–428 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3712>

香港离岛植物传播与植被演替

Studies on the Seed Dispersal and Secondary Succession of Offshore Islands, Hong Kong

热带亚热带植物学报. 2017, 25(5): 438–444 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3742>

贵州特有植物长柱红山茶种群年龄结构及空间分布格局研究

Age Structure and Spatial Distribution Pattern of Endemic Plant *Camellia mairei* var. *lapidea* Population in Guizhou Province, China

热带亚热带植物学报. 2015(2): 205–210 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.013>

从种内、种间化感作用分析入侵种薇甘菊及其近邻种的非协同进化趋势

姜朝阳¹, 余涵霞¹, 黎捡妹¹, 林宋玲¹, LIN Yi-han², 彭长连¹, 李伟华^{1*}

(1. 华南师范大学生命科学学院, 生态科学研究所, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州 510631; 2. Agriculture Victoria, AgriBio, Centre for AgriBioscience, Victoria 3086, Australia)

摘要: 为预测入侵植物与其邻近物种间的非协同进化趋势, 分别提取薇甘菊(*Mikania micrantha*)及其近邻种五爪金龙(*Ipomoea cairica*)、葛藤(*Pueraria lobata*)和鸡矢藤(*Paederia scandens*)的叶片水提液处理幼苗, 对薇甘菊及其近邻种的种内、种间化感作用进行研究。结果表明, 薇甘菊对3种近邻种的化感作用呈现不同趋势(SE=0.50, 0.61, -0.16), 但种内存在较强的化感促进作用(SE=0.61), 说明其种内化感竞争较弱; 葛藤的种内化感促进作用(SE=0.32)弱于薇甘菊, 种间的化感促进作用与薇甘菊相似(SE=0.52, 0.50); 五爪金龙种内化感促进作用(SE=0.06)弱于薇甘菊和葛藤(SE=0.32), 种间促进作用(SE=0.24)弱于薇甘菊(SE=0.61); 鸡矢藤的种内、种间化感作用均表现为抑制作用(SE=-0.18, -0.07), 说明种内、种间化感竞争较强。野外调查表明4种植物分布的频度和多度均表现为薇甘菊>葛藤>五爪金龙>鸡矢藤, 这与化感竞争力结果一致。可见, 种内与种间化感作用在入侵植物与近邻植物的综合竞争力中扮演着极为重要的作用, 这为入侵种与近邻种之间的非协同进化趋势指明了方向。

关键词: 化感作用; 入侵植物; 种内关系; 种间关系; 竞争力; 非协同进化

doi: 10.11926/jtsb.4074

Investigation on Non-coevolutionary Trends of the Invasive Plant *Mikania micrantha* and Its Neighbouring Species by Analyzing Their Intraspecific and Interspecific Allelopathy

JIANG Zhao-yang¹, YU Han-xia¹, LI Jian-mei¹, LIN Song-ling¹, LIN Yi-han², PENG Chang-lian¹, LI Wei-hua^{1*}

(1. Institute of Ecological Science; Guangdong Provincial Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development; School of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; 2. Agriculture Victoria, AgriBio, Centre for AgriBioscience, Victoria 3086, Australia)

Abstract: In order to predict the non-coevolutionary trend between invasive species with their neighbor species, the seedlings of invasive species *Mikania micrantha* and three neighboring species, including *Ipomoea cairica*, *Pueraria lobata* and *Paederia scandens* were treated with aqueous leaf extracts, the allelopathic relationship between them were studied. The results showed that the allelopathic effects of *M. micrantha* on the neighboring species varied with SE=0.50, 0.61, -0.16 for *I. cairica*, *Pueraria lobata* and *Paederia scandens*, respectively, and there was a strong promoting allelopathic effect in intraspecific *M. micrantha* (SE=0.61), indicating its weak intraspecific competition. The allelopathic effect of intraspecific *Pueraria lobata* (SE=0.32) was weaker than that of *M. micrantha* (SE=0.61), and its interspecific allelopathic effect was similar to that of *M. micrantha* (SE=0.52,

收稿日期: 2019-04-01 接受日期: 2019-05-26

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFC1200105); 广东省自然科学基金(2016A030313424)资助

This work was supported by the National Key Program for Research and Development of China (Grant No. 2017YFC1200105); and the Natural Science Foundation of Guangdong Province (Grant No. 2016A030313424).

作者简介: 姜朝阳(1994~), 男, 硕士研究生, 主要从事入侵生物学研究。E-mail: 302698059@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: whli@scnu.edu.cn

0.50). The allelopathic effect of intraspecific *I. cairica* (SE=0.06) was weaker than that of *M. micrantha* and *Pueraria lobata* (SE=0.32), and its interspecific promoting effect (SE=0.24) was weaker than that of *M. micrantha*. The intra- and inter-specific allelopathy showed inhibiting effects in *Paederia scandens* (SE=-0.18, -0.07), demonstrating their strong intra- and inter-specific allelopathic competition. The distribution frequency and abundance of four species in the field were in the order as *M. micrantha*>*Pueraria lobata*>*I. cairica*>*Paederia scandens*, which is consistent with the results of the allelopathy competitiveness. Therefore, the intra- and inter-specific allelopathy play a very important role in the comprehensive competitiveness of invasive species with their neighboring plants, which sheds the lights on non-coevolutionary trends between the invasive species and their neighboring species.

Key words: Allelopathy; Invasive plant; Intra-specific relationship; Inter-specific relationship; Competitiveness; Non-coevolution

化感作用(allelopathy)在植物界广泛存在,是植物种群生存斗争的一种特殊形式,种间、种内关系都存在化感作用(植物有自毒作用和自疏现象)。化感作用可以是有益的,也可以是有害的。种间有益的化感作用可以导致稳定共存,有害的化感作用则导致竞争排斥。因而,化感作用对植物群落的种类组成有重要影响,是造成种类成分对群落的选择性以及某种植物出现引起另一类植物消退的主要原因^[1]。多数研究认为,外来入侵植物由于有强烈的化感抑制作用而造成脆弱生境物种多样性下降或丧失。新武器假说(novel weapon hypothesis)明确提出,外来植物成功入侵的一个重要原因是它们能通过分泌化感物质(allelochemicals)抑制近邻植物生长,这是由于入侵种与近邻种(neighboring species)之间存在非协同进化(non-coevolution)关系,近邻植物不能短期内适应这些化感物质^[2]。因此,研究入侵植物及其近邻种之间的化感作用,对于预测入侵植物及其近邻种的非协同进化趋势具有重要意义。

以往的研究较多关注入侵种对其他种的种间化感作用,施蕊等^[3]探究了不同质量浓度的薇甘菊(*Mikania micrantha*)挥发油对 5 种农作物的化感作用;张英等^[4]测定了薇甘菊提取液对三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)种子萌发和幼苗生长的化感效应;邓业成等^[5]指出五爪金龙(*Ipomoea cairica*)对多种植物的种子萌发和根的生长有明显的抑制效应。但是从种内化感作用的方向和强度(direction and magnitude)来分析入侵植物竞争力的影响尚未见报道。

经典的 Lotka-Volterra 种间竞争模型表明,两个种群竞争的结局取决于种间竞争和种内竞争的相对大小。如果某物种的种间竞争强度大,而种内竞

争强度小,则该物种取胜,反之被排除。如果两物种都是种内竞争强,种间竞争弱,就会稳定共存^[1]。因而种内化感作用的大小对竞争后果不可忽视,可能在入侵种与近邻种的非协同进化关系中扮演着重要作用。

薇甘菊是菊科(Compositae)假泽兰属的一种藤本植物,原产热带美洲^[6],现已成为我国华南地区危害最严重的外来入侵杂草,是 IUCN 列出的全球 100 种最具威胁的入侵生物中 3 种菊科植物[薇甘菊、南美蟛蜞菊(*Sphagneticola trilobata*)和飞机草(*Chromolaena odorata*)]之一^[7]。薇甘菊的化感作用很强,极易形成单优种群(monoculture),对土著生态系统植物群落种类组成造成了极大影响^[8]。前期调查表明,五爪金龙、葛藤(*Pueraria lobata*)和鸡矢藤(*Paederia scandens*)是薇甘菊入侵过程中出现频率较高的近邻植物(neighboring plant),与薇甘菊具有相似的生态位(niche)和生态适应性(ecological adaptability)^[9],他们之间可能存在着非协同进化关系,对薇甘菊释放的化感物质有一个适应或非适应的过程,或反作用现象(即近邻种对入侵种也存在化感作用)。因此,本文以薇甘菊及其 3 种近邻植物为材料,研究 4 种植物的种间、种内化感作用方向与强度,探究入侵植物与近邻种的共存或竞争排斥效应,为预测入侵植物与近邻种之间的非协同进化趋势提供新视角。

1 材料和方法

1.1 供体植物的采集及其水浸液的制备

于华南师范大学周边采集薇甘菊(*Mikania micrantha*)、五爪金龙(*Ipomoea cairica*)、葛藤

(*Pueraria lobata*)和鸡矢藤(*Paederia scandens*)的新鲜成熟叶片,洗净、擦干水后,称取相当于 100 g 干质量的鲜样,剪成小于 2 cm 的碎片,均分到 2 个 1 000 mL 的锥形瓶中,分别加 900 mL 蒸馏水后置于摇床(上海智诚仪器有限公司, ZHWY-2102C 双层恒温培养振荡器, 15℃, 65 r/h)中浸提 24 h, 将浸提液用单层纱布过滤后再用两层滤纸过滤, 取滤液定容至 2 000 mL, 得到 0.05 g DW/mL 的叶水提液。根据陈志云等^[10]和 Shao 等^[11]报道, 0.05 g DW/mL 的叶水提液的化感效应较强。提取后的叶水提液置于 4℃ 的冰箱中保存备用, 且保存时间不超过 15 d, 若存放期间叶水提液出现絮状沉淀则弃之重配。

1.2 种子生测试验

选取萝卜(*Raphanus sativus*)和菜心(*Brassica campestris*)种子(购于广东省农业科学院蔬菜研究所)为受体, 进行种子生测试验。选取饱满、大小一致的菜心种子(已用 5% 的次氯酸钠消毒 10 min, 蒸馏水冲洗 2~3 次)分别放置在垫有双层滤纸的培养皿(直径 11 cm)中, 首次培养往培养皿中分别加入 10 mL 的蒸馏水、4 种植物水提液(每组 10 个重复), 以后每天添加 2 mL 上述液体, 保持培养皿内湿润。将培养皿放置在人工气候箱(宁波江南仪器厂, RXZ3000 培养箱)中培养, 湿度 65%, 温度为白天 30℃ 12 h, 晚上 25℃ 12 h。当种子萌芽(胚根 > 1 mm)后开始记录每天种子的萌发数, 7 d 后统计萌发率(GR)并计算发芽指数(GI), 测量根长和苗高。GR = (发芽种子数 / 供试种子数) × 100%; GI = $\sum(Gt/Dt)$, 式中, Gt 为发芽数; Dt 为萌发时间(d)。

1.3 幼苗生测试验

采集 4 种供体植物的种子, 采用培养皿滤纸法进行种子萌发。选取籽粒饱满、大小一致的种子置于铺有两层滤纸的培养皿, 加入蒸馏水, 以淹没种子 1/3 为标准^[12], 置于人工气候箱中萌发。萌发条件为: 白天 30℃ 12 h, 湿度 70%; 萌发 7 d 后, 选取萌发高度一致的幼苗, 移栽于盛有河沙的塑料杯中进行培养。河沙用自来水彻底清洗过, 防止河沙带有的有机物或其他营养物质对试验的影响。杯底用剪刀剪破, 杯子底部再套 1 个同型号的完整杯子, 以防止受体植物根系分泌化感物质及不同水浸液相互污染, 同时避免水淹烂根。4 种植物分别作为供体植物和受体植物, 每杯种受体植物 1 株, 每种

受体植物设 4 个处理(4 种供体植物水提液)和 1 个蒸馏水对照, 每处理 10 个重复。置于智能型人工气候箱中培养, 白天 28℃ 12 h 光照最强, 相对湿度 65%; 夜晚 23℃ 12 h 黑暗, 相对湿度 50%。移栽后先在杯中加入 20 mL 50% 改良霍格兰营养液, 之后每隔 1 d 浇 10 mL 霍格兰营养液。

幼苗移栽约 7 d 后, 以每 3 d 为 1 个周期, 每个周期的前 2 d 分别给处理组幼苗浇 10 mL 的 0.05 g DW/mL 供体植物叶浸提液, 对照组幼苗浇 10 mL 蒸馏水, 第 3 天给处理组浇 10 mL 50% 霍格兰营养液。试验过程中, 定期把所套不剪破的杯子里的水倒掉或给受体植物适当浇定量的蒸馏水, 以避免受体植物发生干旱胁迫。60 d 后, 将整个植株拔起, 把根清洗干净, 分别测量受体植物的根长、株高、地下部分生物量、地上部分生物量和总生物量。生物量采用烘箱(干燥箱 101A-2B 型, 上海实验仪器有限公司) 60℃ 烘至恒定质量。

1.4 化感效应指数的计算

化感作用效应指数(allelopathy index, RI)采用 Williamson 的方法^[13], $RI = T/C - 1$, 式中, T 为处理值, C 为对照值。当 $T > C$ 、 $RI > 0$ 时, 表示促进作用; 当 $T < C$ 、 $RI < 0$ 时, 表示抑制作用, RI 绝对值代表化感作用强度。由于各项 RI 值变化趋势不尽一致, 较难评价和定量分析化感效应, 故采取相加平均法对 RI 值进行再处理, 所得结果为综合化感效应(synthetical effects), 用 SE 表示, 其含义不变^[14]。本试验中 RI 和 SE 均采用均值进行计算, 因此未有显著性分析结果。

1.5 野外频度与多度调查

重要值是某物种在群落中的地位和作用的综合度量, 通常用相对高度、相对频度及相对多度之和来表示^[1]。具有较高重要值的植物说明其具有较高的存活、生长及繁殖能力, 是植物在野外自然群落中竞争力的集中体现^[15]。为了检验薇甘菊及其近邻种的竞争力与其野外分布重要值之间的关系, 我们采用样方法对薇甘菊所在群落进行了调查。选择广州、深圳、惠州三地进行样方调查, 每地选取 11 个样方, 共随机调查了 33 个样方, 每个样方大小为 3 m × 3 m, 记录样方内各种植物出现的频度。频度 = 每种出现的样方数 / 样方总数 × 100%; 相对频度 = (每种的频度 / 所有种的频度总和) × 100%。调查

日期为 2018 年 11 月 1–30 日。并参考 Drude 对多度等级的划分^[1], 将多度分为 5 级: 很多、多、中等、少、极少。由于本研究中的 4 种植物均属藤本植物, 纵横缠绕, 高度的测量极其困难。因而只用相对频度和多度估计来对重要值进行排序。

1.6 数据处理和分析

采用 SPSS 18.0 软件对数据进行单因素方差分析。在种子生测试验中, 控制因素为叶水提液(4 种植物叶水提液代表 4 个水平), 观察变量是萌发率、发芽指数、根长和苗高; 在幼苗生测试验中, 控制因素也为叶水提液, 观察变量为根长、苗高、地上生物量、地下生物量和总生物量。采用 LSD 法进行多重比较和显著性分析($P < 0.05$)。

2 结果和分析

2.1 薇甘菊及其近邻种的化感作用比较

种子生测试验结果表明, 薇甘菊、五爪金龙和鸡矢藤叶水提液处理的萝卜种子发芽指数和根长显著低于对照; 五爪金龙叶水提液使得萝卜种子萌发率和苗高显著低于对照(表 1)。除萌发率外, 4 种供体植物叶水提液处理均使菜心种子的发芽指数、根长和苗高显著低于对照。可见, 薇甘菊及其近邻种对萝卜和菜心种子的发芽速率和根的生长有较大影响。化感效应指数(RI)表明, 4 种供体植物叶水提液对萝卜和菜心种子萌发指标影响不一, 对大多数指标表现为抑制作用。其中对萝卜根长的抑制作用最强, 对菜心种子根长和苗高的抑制作用也较强(表 2)。4 种供体植物相比, 五爪金龙的综合化感效应(SE=-0.30, -0.35)最强, 其次是鸡矢藤(SE=-0.22,

-0.33)、薇甘菊(SE=-0.18, -0.25), 最弱的是葛藤(SE=-0.08, -0.22)。

2.2 薇甘菊及其近邻种的种内、种间化感作用

2.2.1 生长指标的变化

以薇甘菊幼苗为受体, 五爪金龙和葛藤叶水提液显著促进了薇甘菊主茎的伸长, 薇甘菊和鸡矢藤叶水提液对薇甘菊主茎的伸长无显著影响, 4 种供体植物叶水提液对薇甘菊根长也无显著影响(图 1: A)。除了鸡矢藤叶水提液外, 薇甘菊和其余 2 近邻种叶水提液对薇甘菊地上生物量有显著的促进作用; 薇甘菊叶水提液对薇甘菊地下生物量有显著的促进作用, 3 近邻种叶水提液对薇甘菊地下生物量无显著影响(与对照相比); 薇甘菊、五爪金龙和葛藤叶水提液对薇甘菊的总生物量均有显著的促进作用, 而鸡矢藤叶水提液则无显著影响(图 1: B)。

当以葛藤幼苗为受体, 4 种植物叶水提液对苗高无显著差异, 薇甘菊叶水提液抑制葛藤根的伸长, 五爪金龙促进葛藤根的伸长(图 1: C); 薇甘菊和五爪金龙叶水提液对葛藤地上生物量有显著的促进作用, 而葛藤和鸡矢藤叶水提液对地上生物量的影响则不显著; 除五爪金龙叶水提液对葛藤有显著的促进作用外, 其余 3 种植物叶水提液对地下生物量均无显著影响; 另外, 薇甘菊和葛藤叶水提液对葛藤总生物量有显著促进作用, 而五爪金龙和鸡矢藤叶水提液则无显著影响(图 1: D)。

以五爪金龙幼苗为受体, 薇甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙苗高有显著促进作用, 而五爪金龙和鸡矢藤叶水提液对苗高无显著作用; 另外, 薇甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙根长无显著影响, 但五爪金龙和鸡矢藤叶水提液对根长有显著抑制作用(图 1: E)。薇

表 1 薇甘菊及其近邻种叶水提液对萝卜和菜心种子的化感作用

Table 1 Allelopathic effects of leaf aqueous extract of *Mikania micrantha* and neighboring species on *Raphanus sativus* and *Brassica campestris* seeds

| 植物 Species | | 薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> | 葛藤 <i>Pueraria lobata</i> | 五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i> | 鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i> | 对照 Control |
|----------------------------------|-------------------------|---------------------------------|------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------|
| 萝卜 <i>Raphanus sativus</i> | 萌发率 Germination rate /% | 94.79 ± 7.41abc | 96.97 ± 5.36ab | 90.71 ± 6.73c | 93.66 ± 5.29bc | 99.11 ± 1.98a |
| | 发芽指数 Germination index | 43.68 ± 4.65b | 53.74 ± 5.36a | 44.25 ± 7.91b | 43.43 ± 5.14b | 53.14 ± 8.61a |
| | 根长 Root length (cm) | 4.22 ± 0.45c | 4.89 ± 0.40b | 2.49 ± 0.39d | 2.69 ± 0.23d | 7.60 ± 1.25a |
| | 苗高 Shoot length (cm) | 4.88 ± 0.84a | 5.27 ± 0.97a | 3.74 ± 0.90b | 5.12 ± 0.63a | 5.06 ± 0.77a |
| 菜心 <i>Brassica campestris</i> | 萌发率 Germination rate /% | 93.43 ± 0.72a | 96.29 ± 1.19a | 95.36 ± 0.99a | 94.21 ± 1.70a | 95.81 ± 1.48a |
| | 发芽指数 Germination index | 59.09 ± 5.25c | 66.09 ± 5.86b | 48.88 ± 4.84e | 54.76 ± 4.83d | 77.35 ± 8.92a |
| | 根长 Root length (cm) | 2.60 ± 0.15b | 2.41 ± 0.15b | 1.44 ± 0.04c | 1.68 ± 0.06c | 4.70 ± 0.20a |
| | 苗高 Shoot length (cm) | 2.26 ± 0.02b | 2.41 ± 0.04b | 2.09 ± 0.22b | 2.03 ± 0.18b | 3.95 ± 0.41a |

$n = 10$; 同行数据后不同字母表示差异显著(LSD 检验, $P < 0.05$)。

$n = 10$; data followed different letters within the same line indicate significant difference at 0.05 level by LSD-test.

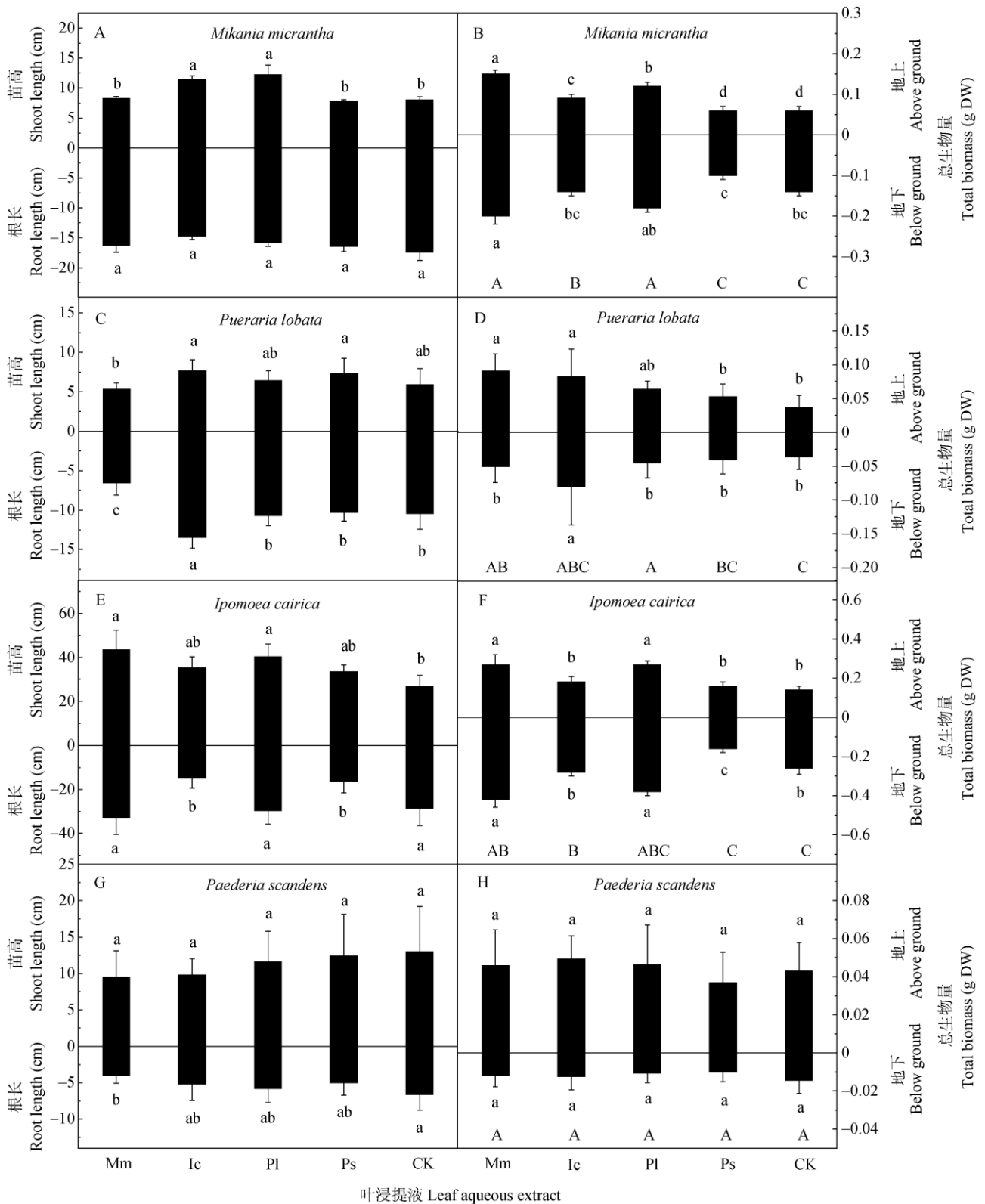


图 1 薇甘菊及其近邻种的种内、种间化感作用。n=10; 柱子上、下的不同小写字母表示差异显著; 柱子下不同大写字母表示总生物量差异显著(LSD-检验, P<0.05)。Mm: 薇甘菊; Ic: 五爪金龙; Pl: 葛藤; Ps: 鸡矢藤; CK: 对照。图 2 同。

Fig. 1 Intra- and inter-specific allelopathic effects among *Mikania micrantha* and its neighboring species. n=10; Different lowercase upon or below the bar indicate significant differences at 0.05 level by LSD-test; and different capital letters below the bar indicate significant differences in total biomass at 0.05 level by LSD-test. Mm: *Mikania micrantha*; Ic: *Ipomoea cairica*; Pl: *Pueraria lobata*; Ps: *Paederia scandens*; CK: Control. The same is Figure 2.

表 2 薇甘菊及其近邻种叶水提液对萝卜和菜心种子的化感效应指数

Table 2 Response index of leaf aqueous extract of *Mikania micrantha* and neighboring species on seeds of *Raphanus sativus* and *Brassica campestris*

| 植物 Species | | 薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> | 葛藤 <i>Pueraria lobata</i> | 五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i> | 鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i> |
|----------------------------------|---------------------------|---------------------------------|------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| 萝卜 <i>Raphanus sativus</i> | 萌发率 Germination rate | -0.04 | -0.03 | -0.03 | -0.05 |
| | 发芽指数 Germination index | -0.12 | -0.03 | -0.23 | -0.15 |
| | 根长 Root length | -0.44 | -0.36 | -0.67 | -0.65 |
| | 苗高 Shoot length | -0.14 | -0.10 | -0.15 | 0.01 |
| | 综合化感效应 Synthetical effect | -0.18 | -0.13 | -0.27 | -0.21 |
| 菜心 <i>Brassica campestris</i> | 萌发率 Germination rate | -0.03 | 0.01 | 0.03 | -0.02 |
| | 发芽指数 Germination index | -0.14 | -0.06 | -0.26 | -0.22 |
| | 根长 Root length | -0.45 | -0.49 | -0.69 | -0.64 |
| | 苗高 Shoot length | -0.40 | -0.36 | -0.45 | -0.46 |
| | 综合化感效应 Synthetical effect | -0.25 | -0.22 | -0.35 | -0.33 |

甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙地上生物量有显著促进作用，而五爪金龙和鸡矢藤叶水提液则无显著影响；薇甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙地下生物量有显著促进作用，而鸡矢藤叶水提液有显著抑制作用。另外，五爪金龙叶水提液对自身的地下生物量无显著影响(与对照相比)。此外，薇甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙总生物量有显著促进作用，而鸡矢藤叶水提液则有显著抑制作用，五爪金龙叶水提液对自身的总生物量无显著影响(图 1: F)。

以鸡矢藤幼苗为受体，4 种植物叶水提液对苗高均无显著影响；薇甘菊叶水提液显著抑制了鸡矢藤根的伸长，其余 3 种植物叶水提液对根长无显著作用(图

1: G)。此外，叶水提液处理的地上生物量、地下生物量和总生物量与对照间均无显著差异(图 1: H)。

2.2.2 化感效应与综合化感效应分析

化感效应指数(RI)表明，薇甘菊、五爪金龙、葛藤和鸡矢藤叶水提液均能抑制薇甘菊幼苗根的生长，其中五爪金龙叶水提液的影响力最强；同时 4 种植物叶水提液均能促进薇甘菊的地上生物量，且薇甘菊叶水提液的促进作用最强；除鸡矢藤叶水提液对薇甘菊幼苗地下生物量具有抑制作用外，其余 3 种植物叶水提液均表现出促进作用；同样，相比其余物种而言，薇甘菊叶水提液对自身植株总生物量具有最强的促进作用(表 3)。

表 3 薇甘菊及其近邻种幼苗的种内、种间的化感效应指数(RI)

Table 3 Intra- and inter-specific response index (RI) among seedlings of *Mikania micrantha* and its neighboring species.

| 植物 Species | RI | 薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> | 葛藤 <i>Pueraria lobata</i> | 五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i> | 鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i> |
|---------------------------------|----------------------------|---------------------------------|------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|
| 薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> | 根长 Root length | -0.04 | -0.02 | -0.11 | -0.02 |
| | 苗高 Shoot length | 0.07 | 0.44 | 0.47 | 0.00 |
| | 地上生物量 Above ground biomass | 1.77 | 1.20 | 0.65 | 0.15 |
| | 地下生物量 Below ground biomass | 0.44 | 0.38 | 0.01 | -0.29 |
| | 总生物量 Total biomass | 0.81 | 0.62 | 0.18 | -0.17 |
| 葛藤 <i>Pueraria lobata</i> | 根长 Root length | -0.23 | 0.01 | 0.03 | 0.04 |
| | 苗高 Shoot length | -0.10 | 0.08 | 0.36 | 0.24 |
| | 地上生物量 Above ground biomass | 1.46 | 0.73 | 1.23 | 0.43 |
| | 地下生物量 Below ground biomass | 0.41 | 0.27 | 1.26 | 0.11 |
| | 总生物量 Total biomass | 0.94 | 0.50 | 1.25 | 0.27 |
| 五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i> | 根长 Root length | 0.14 | 0.03 | -0.48 | -0.43 |
| | 苗高 Shoot length | 0.62 | 0.50 | 0.31 | 0.25 |
| | 地上生物量 Above ground biomass | 0.90 | 0.92 | 0.24 | 0.15 |
| | 地下生物量 Below ground biomass | 0.66 | 0.53 | 0.08 | -0.37 |
| | 总生物量 Total biomass | 0.75 | 0.67 | 0.14 | -0.18 |
| 鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i> | 根长 Root length | -0.39 | -0.12 | -0.21 | -0.24 |
| | 苗高 Shoot length | -0.27 | -0.11 | -0.25 | -0.04 |
| | 地上生物量 Above ground biomass | -0.18 | -0.26 | -0.14 | -0.30 |
| | 地下生物量 Below ground biomass | 0.07 | 0.07 | 0.15 | -0.14 |
| | 总生物量 Total biomass | 0.00 | -0.01 | 0.08 | -0.18 |

以五爪金龙幼苗为受体, 薇甘菊和葛藤叶水提液对五爪金龙根长表现出促进作用, 而五爪金龙和鸡矢藤叶水提液则表现出抑制作用; 4 种植物叶水提液对苗高和地上生物量均表现出促进作用; 同时薇甘菊、五爪金龙和葛藤叶水提液对五爪金龙幼苗的地下生物量和总生物量有显著的促进作用; 而鸡矢藤叶水提液则对五爪金龙的地下生物量和总生物量表现出抑制作用(表 3)。

以葛藤幼苗为受体, 除薇甘菊叶水提液外, 五爪金龙、葛藤和鸡矢藤叶水提液对葛藤根长和苗高均表现为促进作用; 4 种植物叶水提液均对葛藤地下、地上和总生物量表现出促进作用, 其中五爪金龙对葛藤的地下生物量和总生物量的促进作用最强(表 3)。

以鸡矢藤幼苗为受体, 4 种植物叶水提液均对根长、苗高和地上生物量表现出抑制作用, 其中薇

甘菊叶水提液对根长和苗高的抑制作用最强; 除鸡矢藤叶水提液对自身的地下生物量具有抑制作用外, 其余 3 种植物叶水提液均为促进作用; 而五爪金龙叶水提液对鸡矢藤总生物量具有促进作用, 薇甘菊叶水提液则无显著影响, 葛藤和鸡矢藤叶水提液则表现为抑制幼苗生长(表 3)。

通过对 4 种植物相互间的综合化感效应进行比较, 结果表明, 以薇甘菊和五爪金龙幼苗为受体, 薇甘菊叶水提液的综合化感促进效应最强, 葛藤叶水提液的促进作用较弱, 五爪金龙叶水提液次之, 相反, 鸡矢藤叶水提液具有一定的抑制作用。以葛藤幼苗为受体, 4 种植物叶水提液均能促进葛藤的生长, 促进作用强度依次是五爪金龙 > 薇甘菊 > 葛藤 > 鸡矢藤。以鸡矢藤幼苗为受体, 4 种植物叶水提液均能抑制鸡矢藤的生长, 抑制作用强度依次是鸡矢藤 > 薇甘菊 > 葛藤 > 五爪金龙(图 2)。

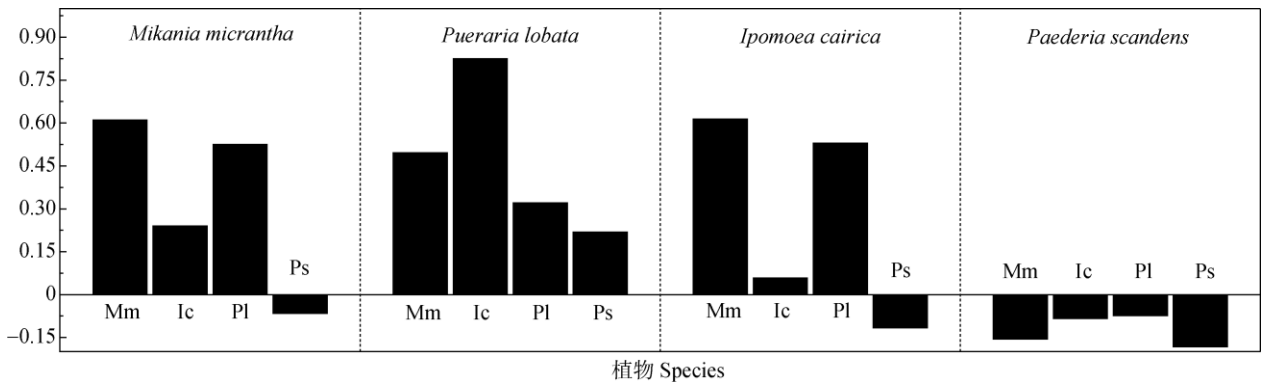


图 2 薇甘菊及其近邻种的综合化感效应

Fig. 2 Synthetical effects among *Mikania micrantha* and its neighboring species

表 4 主要物种的分布频度与多度(n=33)

Table 4 Distribution frequency and abundancy of main species (n=33)

| 植物 Species | 样方数 Number of plot | 频度 /% Frequency | 相对频度 /% Relative frequency | 多度 Abundancy | 重要值排序 Rank of importance value |
|------------------------------|--------------------|-----------------|----------------------------|--------------|--------------------------------|
| 薇甘菊 <i>Mikania micrantha</i> | 33 | 100 | 8.29 | 很多 Most | 1 |
| 葛藤 <i>Pueraria lobata</i> | 27 | 81.8 | 6.78 | 多 More | 2 |
| 五爪金龙 <i>Ipomoea cairica</i> | 18 | 54.5 | 4.52 | 中等 Middle | 3 |
| 鸡矢藤 <i>Paederia scandens</i> | 6 | 18.2 | 1.51 | 少 Few | 4 |

2.3 野外调查结果

采用样方法对薇甘菊及其近邻种进行调查, 4 种植物在野外分布的频度和相对频度均表现为薇甘菊最大, 葛藤与五爪金龙次之, 鸡矢藤最小。多度等级与频度结果一致, 根据频度与多度结果对重要值进行排序, 表现为薇甘菊 > 葛藤 > 五爪金龙 > 鸡矢藤(表 4)。

3 讨论

种子生测试验是判断某种植物化感作用强弱和方向的常用方法。本研究结果表明, 所选 4 种植物叶水提液对萝卜和菜心种子均表现为化感抑制作用, 化感作用方向表现一致。然而, 4 种植物相互间的幼苗生测试验与种子生测试验结果截然不

同,表现出不同程度的促进作用。由此可见,受体不同不仅会影响化感作用的强度,还会影响化感作用的方向(抑制或促进)。其影响因素可能是 2 种十字花科的蔬菜作物(萝卜与菜心)与 4 种藤本植物生活型不同,不同生活型植物受体对化感作用的响应不同^[16-17]。

新武器假说强调化感作用在植物入侵过程中的重要性,并且指出某些外来植物之所以能够成功入侵是因为它们将新型的相互作用方式(非协同进化)带到了自然植物群落^[2]。非协同进化关系的形成主要和入侵种与近邻种种间或种内的化感作用方向和强度有关,直接影响了竞争的最终结果^[18]。本研究结果表明,薇甘菊对近邻种的化感作用因受体植物不同而差异显著(3 种受体植物的 SE 分别为 0.50、0.61 和 -0.16)。薇甘菊种内存在较强的化感促进作用(SE=0.61),说明种内竞争较弱,这可以解释为什么薇甘菊可以快速占领新生境而形成单优种群,符合化感新型武器假说。葛藤的种内化感促进作用(SE=0.32)小于薇甘菊,但与薇甘菊种间的化感促进作用相似(SE=0.50, 0.52),可见它能合理利用外来植物的化感物质,从而对自身产生促进作用,但其种内竞争却处于较强的水平,这可能是竞争力稍弱于薇甘菊的主要原因之一。五爪金龙与薇甘菊同为入侵种,在种间竞争方面,五爪金龙与薇甘菊有相似的作用趋势,但其种内竞争却更为明显,这使其种间竞争力减弱并影响到最终的竞争后果。而鸡矢藤与 3 种植物的种间化感作用均表现为抑制作用且其种内竞争激烈(SE=-0.18),导致其竞争力最弱。由此可见,4 种植物间的竞争力为薇甘菊>葛藤>五爪金龙>鸡矢藤,这与野外调查的植物频度与多度结果一致。此外,Callaway 等^[2]认为,由于化感作用提高了入侵种的竞争力,外来植物可能会向着能产生更多的化感物质的方向进化,这种投资用于提高竞争能力的选择支持了竞争力增强的进化假说,也为入侵种与近邻种之间的非协同进化趋势指明了方向。

研究入侵植物的化感作用是了解外来植物入侵机制的一个重要方面,但是关于入侵种及其近邻种之间的共存关系,至今仍没发现具有普遍意义的规律^[19]。本研究同时从种内和种间关系分析了薇甘菊及其近邻植物相互间的化感作用,得出薇甘菊对近邻植物葛藤和五爪金龙有较强的化感促进作用,对鸡矢藤则表现为化感抑制作用。可以预测葛藤与

五爪金龙会在较长时间内与薇甘菊共存,鸡矢藤则最早被竞争性排除。薇甘菊种内存在较强的化感促进作用,这种区分自己和异己的能力可能是薇甘菊入侵成功的最关键的新式化感武器。可见种内化感作用的强弱和方向在薇甘菊的综合竞争力中扮演着极为重要的作用,建议增加种内化感作用作为入侵植物新的入侵性特征。但是,入侵植物种间与种内的关系复杂多样,植物成功入侵并迅速定居、繁殖和扩张是多元因素综合作用的结果^[20-21],因此,在环境因子与生物因子的双重影响下,加大它们与入侵植物互作关系的研究有助于我们更好地理解外来植物与近邻植物的非协同进化关系。

参考文献

- [1] NIU C J, LOU A R, SUN R Y, et al. Fundamentals of Ecology [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015: 122-123, 128-129, 150-151. 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 基础生态学 [M]. 第 3 版. 北京: 高等教育出版社, 2015: 122-123, 128-129, 150-151.
- [2] CALLAWAY R M, RIDENOUR W M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. Front Ecol Environ, 2004, 2(8): 436-443. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2.
- [3] SHI R, LI B, ZHAO L M, et al. Allelopathy of volatile oil component from *Mikania micrantha* to five crops [J]. Acta Agric Boreali-Occid Sin, 2014, 23(1): 192-196. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2014.01.035. 施蕊, 李彪, 赵黎明, 等. 薇甘菊挥发油对 5 种农作物的化感作用 [J]. 西北农业学报, 2014, 23(1): 192-196. doi: 10.7606/j.issn.1004-1389.2014.01.035.
- [4] ZHANG Y, WU A P. Allelopathic effects of invasive *Mikania micrantha* on seed germination and seedling growth of *Bidens pilosa* [J]. J Hunan Agric Univ (Nat Sci), 2015, 41(4): 356-359. doi: 10.13331/j.cnki.jhau.2015.04.003. 张英, 吴爱平. 薇甘菊对鬼针草种子萌发和幼苗生长的化感影响 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2015, 41(4): 356-359. doi: 10.13331/j.cnki.jhau.2015.04.003.
- [5] DENG Y C, KONG Z W, LUO H Y, et al. Allelopathic effect of invasive *Ipomoea cairica* on seed germination and seedling growth of five vegetables [J]. Seed, 2010, 29(7): 8-11. doi: 10.3969/j.issn.1001-4705.2010.07.003. 邓业成, 孔卓玮, 骆海玉, 等. 外来入侵植物五爪金龙对 5 种蔬菜种子萌发和幼苗生长的化感效应 [J]. 种子, 2010, 29(7): 8-11. doi: 10.3969/j.issn.1001-4705.2010.07.003.
- [6] DAY M D, CLEMENTS D R, CHRISTINE G, et al. Biology and

- impacts of pacific islands invasive species: 13. *Mikania micrantha* Kunth (Asteraceae) [J]. *Pac Sci*, 2017, 70(3): 257–285. doi: 10.2984/70.3.1.
- [7] LUQUE G M, BELLARD C, BERTELSMEIER C, et al. The 100th of the world's worst invasive alien species [J]. *Biol Invasions*, 2014, 16(5): 981–985. doi: 10.1007/s10530-013-0561-5.
- [8] PENG S L, CHEN B M, LIN Z G, et al. The status of noxious plants in lower subtropical region of China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(1): 79–83. doi: 10.1016/j.chnaes.2009.04.009.
- [9] SHAO Z F, ZHAO H B, QIU S S, et al. Study on the most harmful exotic plants in Shenzhen city [J]. *Ecol Environ*, 2006, 15(3): 587–593. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2006.03.029.
邵志芳, 赵厚本, 邱少松, 等. 深圳市主要外来入侵植物调查及治理状况 [J]. *生态环境*, 2006, 15(3): 587–593. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2006.03.029.
- [10] CHEN Z Y, LIANG S F, LI D W, et al. Allelopathy of 12 species including *Eupatorium catarium* on *Bidens alba* seedlings [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(5): 454–462. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.05.010.
陈志云, 梁水凤, 李东文, 等. 假臭草等12种植物对白花鬼针草幼苗的化感作用 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(5): 454–462. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.05.010.
- [11] SHAO H, HUANG X L, WANG R L, et al. Potential allelopathic effects of *Xanthium italicum* Moretti on wheat [J]. *J Med Plants Res*, 2013, 7(10): 587–592. doi: 10.5897/JMPR012.1202.
- [12] ZHENG L, FENG Y L. Allelopathic effects of *Eupatorium adenophorum* Spreng. on seed germination and seedling growth in ten herbaceous species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(10): 2782–2787. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.10.046.
郑丽, 冯玉龙. 紫茎泽兰叶片化感作用对10种草本植物种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *生态学报*, 2005, 25(10): 2782–2787. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.10.046.
- [13] WILLIAMSON G B, RICHARDSON D. Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses with independent controls [J]. *J Chem Ecol*, 1988, 14(1): 181–187. doi: 10.1007/BF01022540.
- [14] MA R J, WANG M L, ZHAO K, et al. Allelopathy of aqueous extract from *Ligularia virgaurea*, a dominant weed in pschro-grassland, on pasture plants [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(5): 845–850.
马瑞君, 王明理, 赵坤, 等. 高寒草场优势杂草黄帚橐吾水浸液对牧草的化感作用 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(5): 845–850.
- [15] JIANG Z L, LIU W X, WAN F H, et al. Measurements of plant competition ability and their applications: A review [J]. *Chin J Ecol*, 2008, 27(6): 985–992.
蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 植物竞争能力测度方法及其应用评价 [J]. *生态学杂志*, 2008, 27(6): 985–992.
- [16] CAI Y L, SONG Y C. Diversity of vines in subtropical zone of east China [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2000, 18(5): 390–396. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2000.05.008.
蔡永立, 宋永昌. 中国亚热带东部藤本植物的多样性 [J]. *武汉植物学研究*, 2000, 18(5): 390–396. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2000.05.008.
- [17] CAI Y L, SONG Y C. The revision of vine life-form system and analysis of it in the subtropical zone of east China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2000, 20(5): 808–814. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2000.05.016.
蔡永立, 宋永昌. 藤本植物生活型系统的修订及中国亚热带东部藤本植物的生活型分析 [J]. *生态学报*, 2000, 20(5): 808–814. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2000.05.016.
- [18] WAN F H, HOU Y M, JIANG M X. *Invasion Biology* [M]. Beijing: Science Press, 2015: 93–95.
万方浩, 侯有明, 蒋明星. *入侵生物学* [M]. 北京: 科学出版社, 2015: 93–95.
- [19] CHARLEBOIS J A, SARGENT R D. No consistent pollinator-mediated impacts of alien plants on natives [J]. *Ecol Lett*, 2017, 20(11): 1479–1490. doi: 10.1111/ele.12831.
- [20] CAVIERES L A, SANHUEZA A K, TORRES-MELLADO G, et al. Competition between native Antarctic vascular plants and invasive *Poa annua* changes with temperature and soil nitrogen availability [J]. *Biol Invas*, 2018, 20(6): 1597–1610. doi: 10.1007/s10530-017-1650-7.
- [21] BIRNBAUM C, MORALD T K, TIBBETT M, et al. Effect of plant root symbionts on performance of native woody species in competition with an invasive grass in multispecies microcosms [J]. *Ecol Evol*, 2018, 8(17): 8652–8664. doi: 10.1002/ece3.4397.