

DOI: 10.11686/cyxb2025009

http://cyxb.magtech.com.cn

刘婷婷, 李金升, 林健骅, 等. 菊科入侵植物与本地植物叶片性状的差异. 草业学报, 2025, 34(12): 134—144.

LIU Ting-ting, LI Jin-sheng, LIN Jian-hua, et al. Differences in leaf traits between invasive and native species of Asteraceae. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(12): 134—144.

## 菊科入侵植物与本地植物叶片性状的差异

刘婷婷, 李金升, 林健骅, 张丹丹, 江文字, 朱徐睿, 张震\*

(安徽农业大学资源与环境学院, 农业生态与绿色发展重点实验室, 安徽合肥 230036)

**摘要:** 鉴于入侵植物对本地植物群落结构和组成的改变及其对生物多样性的负面影响, 本文旨在探讨菊科入侵植物与本地植物在叶片解剖结构与生理化学性状上的差异及其两者间的关系, 以入侵植物加拿大一枝黄花、苦苣菜、一年蓬以及本地植物翅果菊、刺儿菜为试验材料测定其叶片解剖结构与生理化学性状。结果表明: 入侵植物的平均角质层厚度、栅海比以及组织结构紧密度均显著高于本地植物, 这说明入侵植物相较于本地植物展现出更优越的水分保持能力以及逆境适应性。而且入侵植物在光合作用能力以及养分获取能力上比本地植物更具潜在的优势, 具体表现为入侵植物较高的叶绿素含量、比叶面积以及全氮含量。此外, 根据冗余分析结果可知二者的叶片解剖结构与其生理化学性状之间均存在着一定的联系, 即叶片厚度的增加通常意味着更多的光照被吸收, 进而提高叶片的光合效率。因此, 正是由于这些特征导致外来植物成功入侵并进一步扩散。

**关键词:** 菊科; 入侵植物; 本地植物; 叶片解剖结构; 叶片生理化学性状

### Differences in leaf traits between invasive and native species of Asteraceae

LIU Ting-ting, LI Jin-sheng, LIN Jian-hua, ZHANG Dan-dan, JIANG Wen-yu, ZHU Xu-rui, ZHANG Zhen\*

Key Laboratory of Agricultural Ecology and Green Development, College of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China

**Abstract:** Given the changes in the structure and composition of native plant communities caused by invasive species, along with their detrimental effects on biodiversity, this paper aims to investigate the differences in leaf anatomical structures and physiological and chemical traits between invasive plants and native plants of the Asteraceae family. The invasive species *Solidago canadensis*, *Sonchus oleraceus*, *Erigeron annuus* and the native species *Lactuca indica*, *Cirsium setosum* were selected as representative species to determine if there are systematic leaf anatomical structure and physiological and chemical trait differences between invasive and native Asteraceae species. The results indicated that invasive plants exhibited a higher average cuticle thickness, palisade-sponge ratio, and cell tightness ratio compared to native plants. This suggests that invasive plants possess superior water retention ability and stress adaptability, compared to their native species counterparts. Furthermore, invasive species exhibit greater potential for photosynthesis and nutrient acquisition compared to native species, as evidenced by higher chlorophyll content, specific leaf area, and total nitrogen content than the native Asteraceae species. In addition, the results of redundancy analysis reveal a significant relationship between the anatomical structure of leaves and their physiological and chemical traits. Specifically, an increase in leaf thickness generally indicates greater light absorption, which

收稿日期: 2025-01-08; 改回日期: 2025-03-10

基金项目: 国家自然科学基金(31772235)和植被与环境变化国家重点实验室项目(LVEC-2022kf01)资助。

作者简介: 刘婷婷(1999—), 女, 山西大同人, 在读硕士。E-mail: 1066023299@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xjzhangzhen@163.com

enhances the photosynthetic efficiency of the leaves. Consequently, it is these advantageous characteristics that have enabled the invasive species to proliferate and colonize successfully.

**Key words:** Asteraceae; invasive plants; native plants; leaf anatomical structure; leaf physiological and chemical traits

在全球气候变化和人类活动加速的背景下,入侵植物的扩散对生物多样性、群落结构以及生态系统的功能构成了严重威胁<sup>[1]</sup>。外来植物能够成功入侵是由多种因素共同作用的结果,其中植物的形态结构和生理特性在种群建立与扩散的过程中起着决定性的作用,使其在资源竞争中占据优势并进一步导致生态系统结构的变化<sup>[2]</sup>。因此,深入研究入侵植物与本地植物之间表型和生理特性的差异,对于理解入侵机制和制定有效治理措施具有重要意义。

植物叶片对光捕获与气体交换有着重要的贡献<sup>[3]</sup>,目前已有许多研究探讨了入侵植物与本地植物在叶片功能性状上的差异,而这些差异可以影响植物的光捕获效率及其整体的生物量分布模式<sup>[4]</sup>。例如,Liu等<sup>[5]</sup>通过对 97 对入侵植物与本地植物的 20 个叶片性状进行分析,发现入侵植物相较于本地植物展现出更高的比叶面积、叶片同化速率以及更低的叶片建成成本。正是因为入侵植物较高的比叶面积,才导致其能够更高效地获取和利用环境资源,进而使其在光合速率和物质积累能力上优于其主要伴生植物<sup>[6]</sup>。同时也有研究发现辽宁地区的两种入侵植物相较于本地共生种来说具有更高的最大净光合速率以及光合氮素利用效率<sup>[7]</sup>,这些数据一致表明相较于本地植物,入侵植物展现出更高的表型可塑性。此外,不同植物间叶片解剖结构也存在显著差异,而这些结构在一定程度上可反映植物的抗逆性<sup>[8]</sup>。例如浦艳飞等<sup>[9]</sup>通过定量分析云南地区 9 种常见菊科杂草的叶片解剖结构,发现入侵植物具有最厚的角质层及栅栏组织,这一特征有助于它们减少水分的散失。另外也有研究发现,外来植物飞机草(*Chromolaena odorata*)和紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)与本地植物相比具有更多的维管束以及更发达的外表分泌结构,进而使入侵植物具有更高的抗逆性和竞争能力<sup>[10]</sup>。但先前的研究大多集中在菊科入侵植物与本地植物的叶片解剖结构与生理化学性状的独立分析,却忽略了它们之间的内在联系,而深入探讨这些联系有助于理解入侵植物与本地植物对环境变化响应的差异。

据统计,中国草地上的入侵植物种类丰富,共计 183 种,涵盖 41 科 123 属,在这些入侵植物中,菊科植物的数量尤为突出,共有 47 种<sup>[11]</sup>。研究发现,入侵植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)与苦苣菜(*Sonchus oleraceus*)具有快速的生长速度与强大的生态适应性,对多地的生物多样性以及生态系统造成了严重破坏<sup>[12-14]</sup>。基于此,本研究以安徽省常见的 3 种入侵植物(加拿大一枝黄花、一年蓬、苦苣菜)与 2 种本地植物[翅果菊(*Lactuca indica*)、刺儿菜(*Cirsium setosum*)]为试验材料,对其叶片生理化学性状(叶面积、叶片干物质含量、叶片全氮、全磷、全碳、叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量)及解剖结构(叶片厚度、角质层厚度、表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、气孔密度、叶脉密度)进行比较分析,探究入侵植物与本地植物在叶片解剖结构与生理化学性状上的差异及其两者间的关系,为入侵机理的研究与制定有效的防控措施提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

选取安徽常见的 3 种入侵植物(加拿大一枝黄花、苦苣菜、一年蓬)以及 2 种本地植物(翅果菊、刺儿菜)作为试验材料,这 3 种入侵植物均为菊科植物,在安徽地区扩散较为严重,而翅果菊和刺儿菜则是它们的常见伴生种。植株采自安徽农业大学实验基地(31°51'43" N, 117°15'25" E),该研究区域具有热带湿润季风气候的特征,季节变化明显,气候温和,雨量适中,年均气温 12~22℃,年均降水量约为 910 mm,年均无霜期 227 d。

### 1.2 试验方法

参考《中国外来入侵植物志》<sup>[15]</sup>可知加拿大一枝黄花的营养生长期为 4—9 月,苦苣菜的营养生长期主要在春季的 3—6 月以及秋季的 9—11 月,一年蓬的营养生长期则集中在 4—8 月;而根据《中国植物志》<sup>[16]</sup>及相关资料,翅

果菊的营养生长期主要集中在4—7月,刺儿菜的营养生长期主要集中在春季的3—5月以及秋季的8—9月。因此本研究于2024年4月在安徽农业大学国家高新技术农业园收集了上述5种植物的健康植株,每种植物均挑选20株处于营养生长期且高度和叶片数量无显著差异的个体,并从其中间部位选取40片成熟且健康的叶片,设置3次生物学重复进行各项指标的测定。

**1.2.1 叶片解剖结构测定** 对叶片主脉的两侧组织进行徒手切片,用光学显微镜观察并拍摄叶片横切面,使用ImageJ软件对图像进行分析,测量叶片厚度(leaf thickness, LT)、角质层厚度(cuticle thickness, CT)、表皮厚度(epidermis thickness, ET)、栅栏组织厚度(palisade parenchyma thickness, PT)、海绵薄壁组织厚度(spongy parenchyma thickness, ST)等各项指标<sup>[17]</sup>,栅海比(P/S)、组织结构紧密度(cell tightness ratio, CTR)、组织结构疏松度(sponge ratio, SR)的计算公式如下:

$$P/S = PT/ST$$

$$CTR = (PT/LT) \times 100\%$$

$$SR = (ST/LT) \times 100\%$$

**1.2.2 气孔密度测定** 在叶片背面的中央部位(避开主脉区域)涂抹1 cm<sup>2</sup>的指甲油,待其晾干后撕下形成薄膜的部分,置于显微镜下进行观察并拍摄图像。利用ImageJ软件对拍摄得到的气孔图片进行分析处理,计算单位面积内的气孔数量,即气孔密度(stomatal density, SD)<sup>[17]</sup>。

**1.2.3 叶脉密度测定** 避免损伤主脉,在叶片中上部剪取面积大约2 cm<sup>2</sup>的叶片,置于含有5% NaOH溶液的试管中,进行恒温加热煮沸20~30 min,以观察叶肉的分解情况。叶脉清晰可见后,将样品在蒸馏水中浸泡30 min,随后转移到5% NaClO溶液中进行漂白处理10 min。取出样本用蒸馏水浸泡30 min,最后置于载玻片上制片。利用光学显微镜观察并进行拍照,每个叶片制作3个样片,分别在10倍显微镜下随机拍摄3个视野。利用ImageJ软件测定视野范围内叶脉的累积长度,并据此计算每单位叶面积内的叶脉总长度,从而得到叶脉密度(vein density, VD)<sup>[17]</sup>。

**1.2.4 叶片干物质含量和比叶面积测定** 测定植物叶片的鲜重,并拍摄叶片图像,使用ImageJ软件对照片进行分析确定叶片的表面积(leaf area, LA)。随后,将叶片放置于65℃的烘箱中烘干至恒重并测量其干重。计算叶片的干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)和比叶面积(specific leaf area, SLA)<sup>[18]</sup>。

$$\text{干物质含量} = \text{干重} / \text{鲜重} \times 100\%$$

$$\text{比叶面积} = \text{叶面积} / \text{干重}$$

**1.2.5 叶绿素含量测定** 将采集的新鲜嫩叶用去离子水冲洗干净后,使用打孔器取得干净的叶片,并将其剪成长条状细丝。接着,将这些细丝完全浸没于80%丙酮溶液中,直至颜色褪成白色,最后在663和645 nm波长处测定光密度值(分别记为OD<sub>663</sub>、OD<sub>645</sub>),并依据下列公式计算叶绿素a(chlorophyll a, Chl a)、叶绿素b(chlorophyll b, Chl b)、叶绿素a/b(Chl a/b)以及叶绿素总量(chlorophyll, Chl)<sup>[19]</sup>。

$$Chl a = 12.7OD_{663} - 2.57OD_{645}$$

$$Chl b = 22.88OD_{645} - 4.67OD_{663}$$

**1.2.6 全碳、全氮、全磷含量测定** 将长势均一的成熟叶片分别装于信封袋内,65℃烘干至恒重后磨碎成粉末。通过重铬酸钾外加热法、凯氏定氮法、钼锑抗比色法分别测定全碳(total carbon, TC)、全氮(total nitrogen, TN)以及全磷(total phosphorus, TP)含量,重复3次<sup>[20]</sup>。

**1.2.7 数据处理与分析** 采用SPSS软件的单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差数法(least significant difference, LSD)对5种菊科植物的叶片解剖结构(LT、CT、ET、PT、ST、P/S、SR、CTR、SD、VD)及其生理化学性状(LA、SLA、LDMC、TP、TC、TN、C/N、C/P、N/P、Chl a、Chl b、Chl、Chl a/b)进行分析比较( $P < 0.05$ )。此外,对这5种菊科植物的叶片生理化学性状进行相关性分析,采用Origin 2024软件绘制相关图表。最后,运用CANOCO(版本5.0)进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),旨在揭示5种菊科植物的叶片解剖结构及其生理化学性状之间的关系。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物叶片解剖结构特征

入侵植物的平均 CT、ET、P/S 和 CTR 均显著高于本地植物,而平均 SR 显著低于本地植物(表 1)。其中入侵植物中一年蓬的 CT(8.03  $\mu\text{m}$ )、PT(80.41  $\mu\text{m}$ )最厚,ST(81.46  $\mu\text{m}$ )最薄,加拿大一枝黄花的 LT(236.89  $\mu\text{m}$ )最厚、SD(335.41  $\text{mm}^{-2}$ )最高,苦苣菜的 VD(10.12  $\text{cm}\cdot\text{cm}^{-2}$ )最大,而本地植物中翅果菊的 CT 最薄(6.51  $\mu\text{m}$ )(图 1)。

### 2.2 植物叶片的生理化学性状

入侵植物的平均 LA、SLA、Chl a、Chl b、Chl 以及 TN 均显著高于本地植物,而平均 C/N 显著低于本地植物(表 1)。其中入侵植物中加拿大一枝黄花的 LDMC(0.18)、SLA(123.45  $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ )、Chl a/b(3.30)均是最高,且一年蓬的 TC(493.99  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )、TN(35.30  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )显著高于其余 4 种植物,而本地植物翅果菊和刺儿菜之间的 LA 虽无显著差异,但均显著低于 3 种入侵植物(图 2)。

### 2.3 植物叶片生理化学性状的相关性分析

Pearson 相关分析结果表明(图 3),LA 与 TP、叶绿素等相关指标显著正相关( $P<0.05$ ),且 TN 与 LA、叶绿素等相关指标呈极显著的正相关性( $P<0.01$ );而 Chl b 与 C/N、LA 与 C/P 显著负相关( $P<0.05$ ),C/N 与 Chl、Chl a、LA 均表现出极显著的负相关性( $P<0.01$ )。

### 2.4 植物叶片解剖结构与其生理化学性状的关系

根据 RDA 结果可知,第 1 轴、第 2 轴的解剖结构与生理化学性状相关系数均为 0.998,排序结果可靠。且第 1 轴与第 2 轴的解释率分别为 85.72%、7.72%,说明前两轴能解释 93.44% 的差异信息(表 2)。另外,Chl a/b 与 LA 对叶片解剖结构变异的解释度分别为 45.1% ( $P=0.004$ )、31.7% ( $P=0.002$ ),表明 Chl a/b 与 LA 是影响这 5 种菊科植物叶片解剖结构的主要生理化学性状(表 3)。且 LA 与 CT、CTR、P/S、PT、ET 呈正相关,与 SD、VD、SR、ST、LT 呈负相关;Chl a/b 与 SD、LT、ST、SR 呈正相关,与 PT、P/S、CTR、CT、ET、VD 呈负相关;Chl a、Chl b 与 CT、PT、CTR、P/S 呈正相关,与 ST 呈负相关;其中 LA 与 CT 之间正相关性最大,Chl a/b 与 SD 的正相关性最大(图 4)。

表 1 菊科入侵植物和本地植物叶片解剖结构与生理化学性状的差异

Table 1 Differences in leaf anatomical structure (LAS) and physiological and chemical traits (LPCT) between invasive and native plants of Asteraceae

项目	性状	入侵植物	本地植物	显著性
Item	Trait	Invasive plant	Native plant	<i>P</i>
解剖结构 LAS	叶片厚度 LT ( $\mu\text{m}$ )	230.78 $\pm$ 7.25a	229.93 $\pm$ 2.80a	0.755
	角质层厚度 CT ( $\mu\text{m}$ )	7.71 $\pm$ 0.32a	6.98 $\pm$ 0.58b	0.007
	表皮厚度 ET ( $\mu\text{m}$ )	53.65 $\pm$ 8.24a	41.43 $\pm$ 4.66b	0.003
	栅栏组织厚度 PT ( $\mu\text{m}$ )	77.90 $\pm$ 2.35a	71.16 $\pm$ 6.72a	0.057
	海绵薄壁组织厚度 ST ( $\mu\text{m}$ )	96.43 $\pm$ 11.26a	103.59 $\pm$ 0.77a	0.094
	栅海比 P/S	0.82 $\pm$ 0.13a	0.69 $\pm$ 0.07b	0.019
	组织结构紧密度 CTR (%)	33.80 $\pm$ 1.92a	30.93 $\pm$ 2.68b	0.031
	组织结构疏松度 SR (%)	41.69 $\pm$ 3.78b	45.06 $\pm$ 0.80a	0.029
	气孔密度 SD ( $\text{mm}^{-2}$ )	274.64 $\pm$ 46.63a	281.61 $\pm$ 10.41a	0.674
	叶脉密度 VD ( $\text{cm}\cdot\text{cm}^{-2}$ )	7.51 $\pm$ 2.21a	6.48 $\pm$ 1.47a	0.336
生理化学性状 LPC	叶片干物质含量 LDMC	0.15 $\pm$ 0.03a	0.12 $\pm$ 0.02a	0.055
	叶面积 LA ( $\text{cm}^2$ )	22.60 $\pm$ 6.16a	7.16 $\pm$ 0.66b	<0.001
	比叶面积 SLA ( $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ )	93.19 $\pm$ 25.06a	64.98 $\pm$ 9.22b	0.011
	全磷 TP ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	1.00 $\pm$ 0.11a	0.90 $\pm$ 0.04a	0.059
	全碳 TC ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	478.09 $\pm$ 12.59a	481.36 $\pm$ 8.57a	0.590
	全氮 TN ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	33.29 $\pm$ 1.62a	28.37 $\pm$ 2.79b	0.005
	C/N	14.38 $\pm$ 0.46b	17.13 $\pm$ 1.99a	0.019
	C/P	483.03 $\pm$ 59.15a	535.66 $\pm$ 22.02a	0.060
	N/P	33.61 $\pm$ 4.14a	31.63 $\pm$ 3.98a	0.373
	叶绿素 a Chl a ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	20.38 $\pm$ 2.40a	17.13 $\pm$ 1.95b	0.016
叶绿素 b Chl b ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	6.69 $\pm$ 0.76a	5.90 $\pm$ 0.50b	0.045	
总叶绿素 Chl ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	27.07 $\pm$ 3.07a	23.04 $\pm$ 2.42b	0.018	
Chl a/b	3.05 $\pm$ 0.20a	2.90 $\pm$ 0.13a	0.123	

LT: Leaf thickness; CT: Cuticle thickness; ET: Epidermis thickness; PT: Palisade parenchyma thickness; ST: Spongy parenchyma thickness; P/S: PT/ST; CTR: Cell tightness ratio; SR: Sponge ratio; SD: Stomatal density; VD: Vein density; LDMC: Leaf dry matter content; LA: Leaf area; SLA: Specific leaf area; TP: Total phosphorus; TC: Total carbon; TN: Total nitrogen; Chl a: Chlorophyll a; Chl b: Chlorophyll b; Chl: Total chlorophyll; 下同 The same below. 基于独立样本 *t* 检验分析菊科 3 种入侵植物与 2 种本地植物在各项性状均值上的差异,不同小写字母表示入侵植物与本地植物性状之间差异显著( $P<0.05$ ) Based on the independent sample *t* test, the differences in the mean values of various traits between the three invasive plants and the two native plants of Asteraceae were analyzed. Different lowercase letters indicate significant differences between the traits of invasive plants and native plants ( $P<0.05$ ).

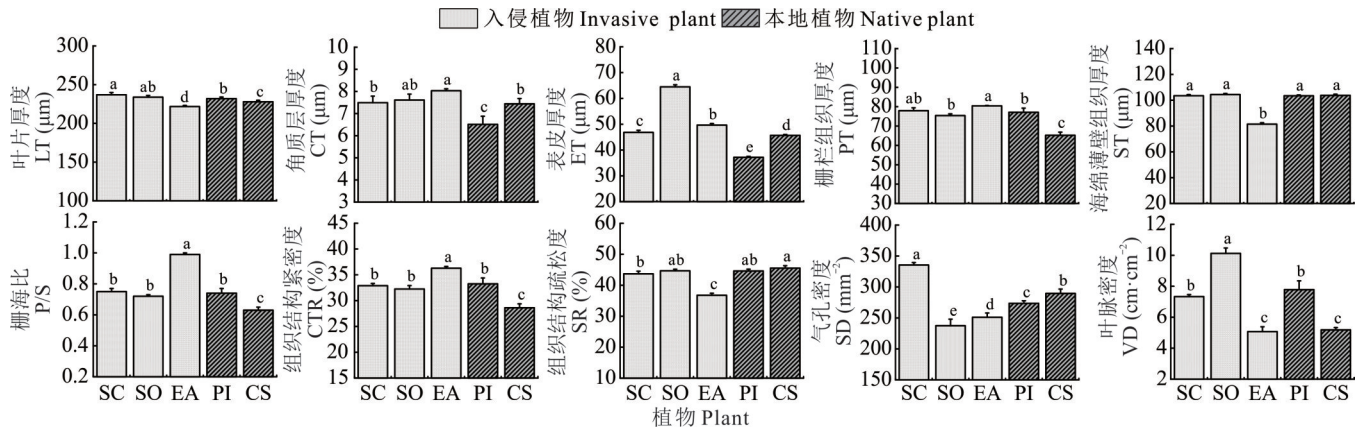


图1 5种菊科植物叶片解剖结构的比较

Fig. 1 Comparison of leaf anatomical structures of five Asteraceae plants

数据代表平均值±标准差 Data represent mean±standard deviation (SD); 不同小写字母表示5种菊科植物之间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different lowercase letters indicate significant differences among the five species of Asteraceae ( $P < 0.05$ ); SC: 加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis*; SO: 苦苣菜 *Sonchus oleraceus*; EA: 一年蓬 *Erigeron annuus*; PI: 翅果菊 *Lactuca indica*; CS: 刺儿菜 *Cirsium setosum*; 下同 The same below.

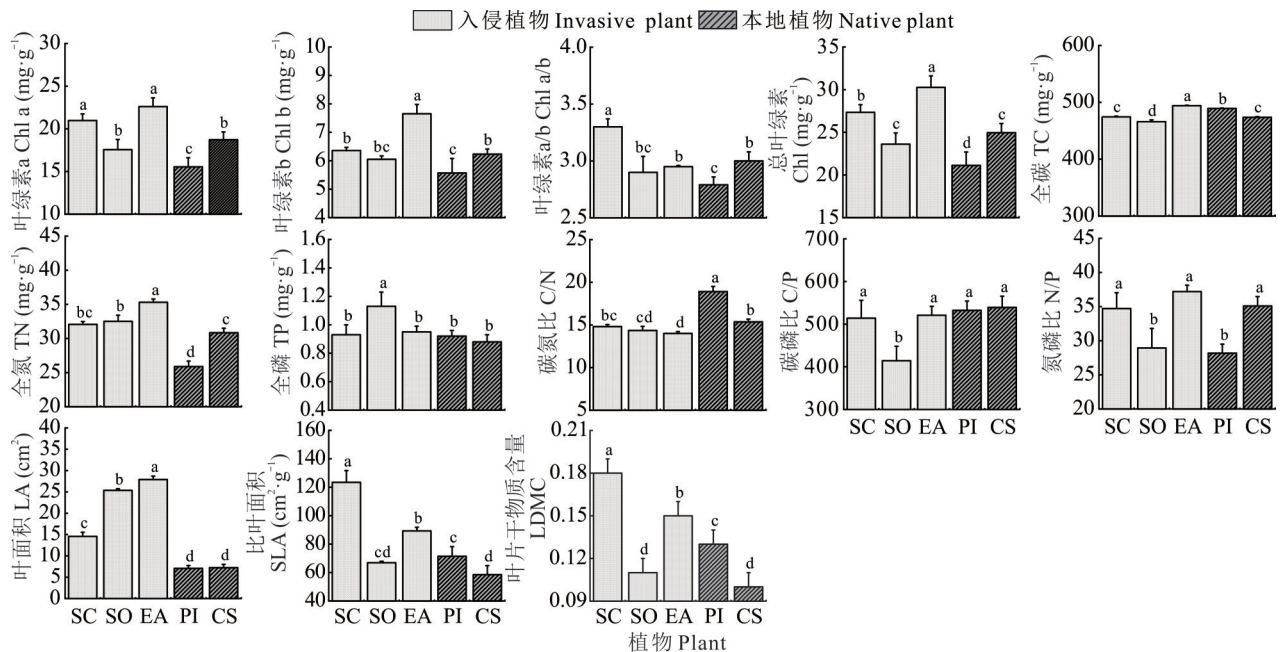


图2 5种菊科植物叶片生理化学性状的比较

Fig. 2 Comparison of leaf physiological and chemical traits of five Asteraceae plants

### 3 讨论

本研究发现菊科入侵植物与本地植物的叶片解剖结构与其生理化学性状之间均存在着一定的联系,但入侵植物比本地植物具有更好的逆境适应性、更强的光合作用能力以及养分获取能力。

#### 3.1 入侵植物与本地植物叶片解剖结构的差异

叶片作为植物进行光合作用和蒸腾作用的主要场所,其结构对环境变化极为敏感,能够反映植物对环境条件适应性的强弱<sup>[21]</sup>,因此入侵植物与本地植物在叶片解剖结构上的显著差异反映了它们对环境适应性的不同<sup>[9]</sup>。本研究发现,入侵植物的平均CT和ET均显著高于本地植物(图1、表1),这些结构是植物自我保护机制的重要体现<sup>[22]</sup>,其中较厚的表皮和角质层有助于增强其水分维持能力、减少蒸腾损失、调节生理活动,同时抵御强辐射的潜在损害,进而提高植物的抗逆性<sup>[23]</sup>。此外,入侵植物的平均P/S、CTR均显著高于本地植物(图1、表1),这与浦

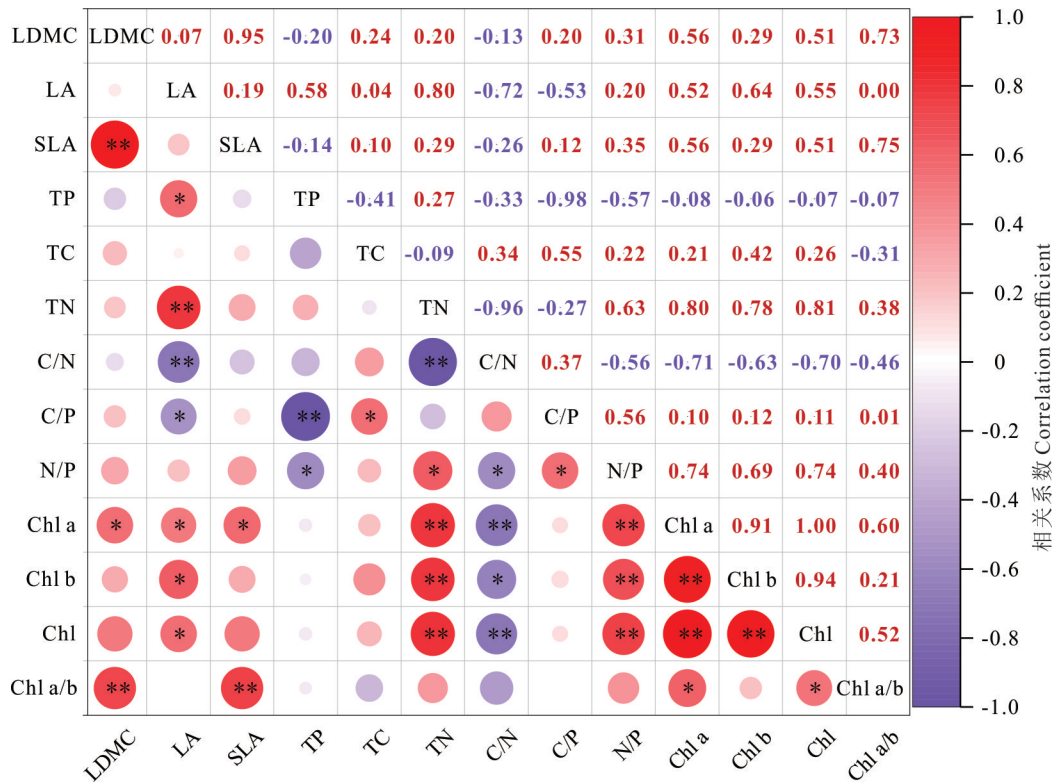


图 3 5 种菊科植物叶片生理化学性状的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis of leaf physiological and chemical traits of five Asteraceae plants

\*\* :  $P < 0.01$ ; \* :  $P < 0.05$ .

表 2 RDA 分析中各排序轴的解读度

Table 2 Explanation of each sorting axis in RDA analysis

统计 Statistic	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	第 3 轴 Axis 3	第 4 轴 Axis 4
特征值 Eigenvalues	0.857	0.077	0.039	0.020
变异解释量 (累积) Explained variation (cumulative) (%)	85.720	93.440	97.380	99.340
Pseudo-canonical 相关性 Pseudo-canonical correlation	0.998	0.998	0.996	0.981
拟合变异解释量 (累积) Explained fitted variation (cumulative) (%)	86.160	93.910	97.880	99.850

表 3 5 种菊科植物的叶片生理化学性状对其解剖结构变异的解读度

Table 3 Explanation degree of leaf physiological and chemical traits to the variation of anatomic structure of five Asteraceae plants

性状 Trait	解读度 Ex- plains (%)	贡献度 Contri- bution (%)	检验值 F	显著性 P	性状 Trait	解读度 Ex- plains (%)	贡献度 Contri- bution (%)	检验值 F	显著性 P
叶绿素 a/b Chl a/b	45.1	45.3	10.7	0.004	叶片干物质含量 LDMC	0.4	0.5	1.9	0.144
叶面积 LA	31.7	31.9	16.4	0.002	碳氮比 C/N	0.3	0.3	2.4	0.102
比叶面积 SLA	10.2	10.2	8.6	0.004	叶绿素 a Chl a	0.1	0.1	0.9	0.406
全碳 TC	6.4	6.5	9.8	0.002	碳磷比 C/P	<0.1	<0.1	0.5	0.696
全氮 TN	4.3	4.3	16.7	0.002	全磷 TP	0.1	0.2	0.9	0.468
氮磷比 N/P	0.6	0.6	3.6	0.038	叶绿素 b Chl b	<0.1	<0.1	0.5	0.680

艳飞等<sup>[9]</sup>的研究结果一致,即在 9 种菊科杂草中也观察到入侵植物具有最薄的 ST 和最厚的 PT。而发达的 PT 不仅可以提高净光合速率,还可以储藏大量同化产物、完善各器官的功能,从而抵抗不良环境因子的胁迫。综上所述

述,这些叶片解剖结构一定程度上反映了入侵植物相较于本地植物在干旱适应性和竞争能力上的优势。

### 3.2 入侵植物与本地植物叶片生理化学性状的差异

植物吸收光能同化 $\text{CO}_2$ 主要是在叶绿体内完成的<sup>[24]</sup>,其中叶绿素含量对该过程至关重要,除少数特殊状态下的Chl a分子充当光合作用的中心色素外,其余的Chl a和全部Chl b均为聚光色素<sup>[25]</sup>。本研究结果显示,入侵植物的平均Chl a、Chl b以及Chl均显著高于本地植物(图2,表1),同样有研究发现入侵植物豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)和三裂叶豚草(*Ambrosia trifida*)的叶绿素含量均显著高于本地植物紫菀(*Aster tataricus*)<sup>[7]</sup>,这揭示了入侵植物相较于本地植物具有更强的光合作用能力。叶片除了作为光合作用的主要器官以外,还能够根据植物的生存环境,如温度、水分、光照、营养等进行调整,表现出不同的生理化学性状,而叶片生理化学性状可以反映植物的适应策略和资源利用能力<sup>[18,26]</sup>。本研究结果显示翅果菊和刺儿菜的LA虽无显著差异,但均显著低于3种入侵植物;加拿大一枝黄花的LDMC(0.18)和SLA( $123.45 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )都是最高的,且入侵植物平均SLA显著高于本地植物(图2、表1),这一结论与已有研究相符,即豚草和三裂叶豚草的SLA均显著高于本地植物紫菀<sup>[7]</sup>。其中SLA是衡量植物资源获取能力的重要参数,SLA越大的植物获取资源和维持体内营养的能力越强<sup>[27]</sup>,因此具有较高SLA和光合作用效率的入侵植物,其叶片光捕获面积较大,净光合速率较高,单位叶面积的投入成本较低,资源流动速度及回报率较快<sup>[28]</sup>。综合分析表明,入侵植物相较于本地植物在适应环境变化时展现出更高的表型可塑性。

叶片中的碳、氮、磷含量及其比值是反映植物营养状况的重要指标<sup>[29-30]</sup>,其中氮、磷在光合作用中均发挥着关键作用,除此之外,磷在植物的细胞膜结构、物质代谢以及信号传导等方面也至关重要<sup>[31]</sup>。本研究发现入侵植物平均TN显著高于本地植物,而平均C/N显著低于本地植物,其中一年蓬的TC( $493.99 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )、TN( $35.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )均显著高于两种本地植物(图2、表1)。而我国学者在互花米草(*Spartina alterniflora*)与土著植物芦苇(*Phragmites australis*)氮竞争的研究中揭示了入侵植物具有更强大的氮获取能力<sup>[32]</sup>,同样胡朝臣等<sup>[33]</sup>通过比较紫茎泽兰、飞机草及其共存的本地植物,也证实了入侵植物在氮吸收上的优势,而且这种优势随入侵程度的增加而更加显著,这些结果均表明入侵植物对土壤中养分的利用能力更强,可以为其光合作用以及生理生化过程提供充足的底物和能量。另外,根据Koerselman的限制性养分理论,当N/P低于14时,植物生长主要受N的限制;而N/P高于16时,主要受磷的限制<sup>[34]</sup>。本研究发现5种菊科植物的N/P远大于16,表明磷是这些菊科植物在该取样地点生长的主要限制性养分,这与空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)生长的限制性因素相同<sup>[35]</sup>,而且结合已有的报道,对植物而言中国大部分地区的土壤都是缺磷的<sup>[36]</sup>,这种现象可能是因为环境中可直接供给植物吸收利用的磷相较于氮更为有限<sup>[37]</sup>。总体而言,入侵植物之所以能在新群落中定居并成为优势种<sup>[38]</sup>,很大程度上得益于其快速开发可用资源的能力<sup>[39]</sup>,使其具有相对较高的生长速率<sup>[40]</sup>,从而更好地适应外界环境的变化。

### 3.3 入侵植物与本地植物叶片生理化学性状的相关性及其与解剖结构的关系

本研究对安徽地区5种菊科植物叶片生理化学性状相关性的分析揭示了这些性状之间存在明显的协同作用:较大的LA、TN对应较高的Chl、Chl a、Chl b,且LA与TN之间也存在显著的正相关性(图3),但入侵植物与

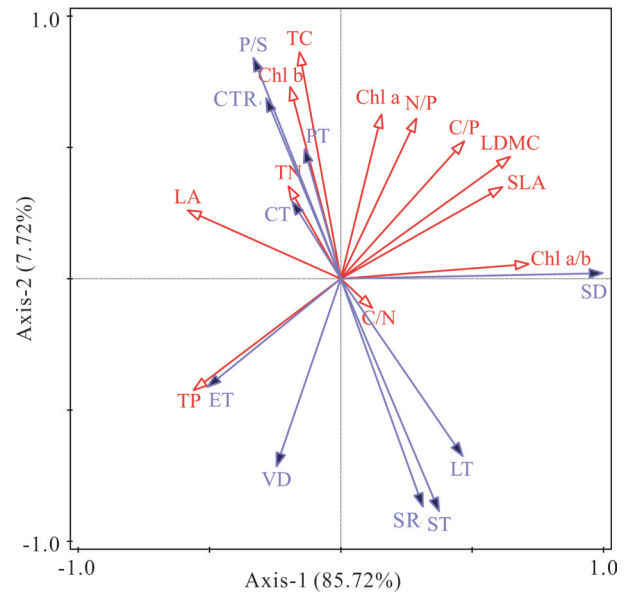


图4 5种菊科植物的叶片解剖结构与其生理化学性状的关系

Fig. 4 Relationship between leaf anatomical structure and physiological and chemical traits of five Asteraceae plants

叶片生理化学性状用红色箭头表示,叶片解剖结构用蓝色箭头表示。箭头与箭头之间的夹角越小,正相关性越强。Leaf physiological and chemical traits are represented by red arrows and leaf anatomical structure is represented by blue arrows. The smaller the angle between arrows, the stronger the positive correlation.

本地植物各自表现出协同进化的同时又存在显著差异。本研究结果显示入侵植物的平均总氮含量显著高于本地植物(表1),由于氮素是叶绿素合成的关键成分,同时它也是光合作用的限制性营养元素<sup>[41]</sup>,而入侵植物为了应对更强的种间竞争,将更多氮素分配至光合器官,通过合成大量的叶绿素来提高其光合效能<sup>[42-43]</sup>,这与王满莲等<sup>[44]</sup>研究得到的结论基本一致。除此之外,也有研究表明LA与TN之间存在正相关性,例如氮素的增加促进了互花米草的生长,具体表现即为植株LA的扩大<sup>[45]</sup>。

另外,植物的叶片解剖结构与其生理化学性状存在着一定的联系,基于RDA分析的结果可知,Chl a/b与LA是影响5种菊科植物叶片解剖结构的两个主要生理化学性状(图4)。其中LA与ET、CT、PT均呈正相关,这一结论与先前对常绿树种与落叶树种的研究<sup>[46]</sup>结果一致,即LT增加会导致LA的增大,而LA的大小不仅影响植物对光资源的捕获能力,还会调节叶片温度和蒸腾速率,进而影响叶片的热量和水分平衡<sup>[47]</sup>。本研究还发现Chl a、Chl b与CT、PT、CTR、P/S均呈正相关,与ST呈负相关,这表明LT、PT与叶绿素含量之间存在相互促进的作用,LT增加通常意味着更多的光照被吸收,进而提高叶片的光合效率,其中栅栏组织含有较多的叶绿素(海绵组织含有较少的叶绿素)<sup>[48]</sup>,而较高的叶绿素含量通常又与较高的CTR相关,这有助于保持叶片的完整性和稳定性<sup>[46]</sup>。因此,植物可通过改变其组织解剖结构以及叶片生理化学性状来响应环境的变化。

#### 4 结论

本研究通过对菊科入侵植物与本地植物叶片解剖结构和生理化学性状的分析发现,入侵植物具有更强的水分保持能力,同时在光合作用与养分获取能力上展现出潜在的优势。另外,也揭示了入侵植物与本地植物叶片解剖特征与其生理化学性状之间均存在着显著的相关性,这不仅能够加深我们对两者生态适应性差异的认识,而且对于预测入侵植物对全球变化的响应以及制定生态保护策略具有重要的理论和实践价值。

#### 参考文献 References:

- [1] Liu Y J, Huang W, Yang Q, *et al.* Research advances of plant invasion ecology over the past 10 years. *Biodiversity Science*, 2022, 30(10): 276–292.  
刘艳杰, 黄伟, 杨强, 等. 近十年植物入侵生态学重要研究进展. *生物多样性*, 2022, 30(10): 276–292.
- [2] Jager H, Alencastro M J, Kaupenjohann M, *et al.* Ecosystem changes in Galapagos highlands by the invasive tree *Cinchona pubescens*. *Plant and Soil*, 2013, 371(1/2): 629–640.
- [3] Chitwood D H, Sinha N R. Evolutionary and environmental forces sculpting leaf development. *Current Biology*, 2016, 26(7): R297–R306.
- [4] Wang N J, Lyu T, Wang L, *et al.* Leaf functional traits and ecological strategies of common plant species in evergreen broad-leaved forests on Huangshan Mountain. *Journal of Forestry Research*, 2024, 35(130): 1–21.
- [5] Liu M C, Dong T F, Feng W W, *et al.* Leaf trait differences between 97 pairs of invasive and native plants across China: Effects of identities of both the invasive and native species. *NeoBiota*, 2022, 71: 1–22.
- [6] Wang X H, Ji M S. Photosynthetic characteristics of an invasive plant *Conyza canadensis* and its associated plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(1): 71–77.  
王晓红, 纪明山. 入侵植物小飞蓬及其伴生植物的光合特性. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 71–77.
- [7] Wei Z S, Chen X W, Yang D L, *et al.* Comparison of gas exchange characteristics between two invasive plants and a co-occurring native plant in Liaoning Province. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(7): 975–982.  
魏子上, 陈新微, 杨殿林, 等. 辽宁地区两种菊科入侵植物与本地植物光合特性比较. *中国生态农业学报*, 2017, 25(7): 975–982.
- [8] Guo W W, Zhuomecao, Han J H, *et al.* Anatomical structure and stress resistance evaluation of leaves of *Rhododendron* L. in the Shergyla Mountain. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2024, 53(6): 111–119.  
郭文文, 卓么草, 韩嘉华, 等. 色季拉山杜鹃花属植物叶片解剖结构特征与抗逆性评价. *河南农业科学*, 2024, 53(6): 111–119.
- [9] Pu Y F, Song Q X, Wang G X, *et al.* Leaf traits of nine common species of compositae weeds in Yunnan province. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(4): 816–825.  
浦艳飞, 宋起萱, 汪国鲜, 等. 云南9种常见菊科杂草叶片性状研究. *西南农业学报*, 2023, 36(4): 816–825.

- [10] Li S L, Sun Q, Zheng Q E, *et al.* Comparison of leaf anatomical characteristics of *Eupatorium odoratum*, *E. adenophorum* and two relative plants. *Guangxi Agricultural Sciences*, 2009, 40(8): 972–975.  
李素丽, 孙倩, 郑启恩, 等. 飞机草、紫茎泽兰与两种近缘植物叶片解剖结构比较研究. *广西农业科学*, 2009, 40(8): 972–975.
- [11] Cao J, Xu H, Pan X B, *et al.* Study on the status of invasive plants in Chinese grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(1): 1–11.  
曹婧, 徐晗, 潘绪斌, 等. 中国草地外来入侵植物现状研究. *草地学报*, 2020, 28(1): 1–11.
- [12] Zhou Y Y, Guo M, Peng Y Q, *et al.* Characterization and phylogenetic analysis of the complete chloroplast genome of *Erigeron annuus*. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2023, 44(4): 689–698.  
周芸芸, 郭敏, 彭英权, 等. 一年蓬叶绿体基因组特征及系统进化分析. *热带作物学报*, 2023, 44(4): 689–698.
- [13] Yang R Y, Zan S T, Tang J J, *et al.* Invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L. : A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 1185–1194.  
杨如意, 咎树婷, 唐建军, 等. 加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展. *生态学报*, 2011, 31(4): 1185–1194.
- [14] Zhang S, Guo S L, Guan M, *et al.* Diversity differentiation of invasive plants at a regional scale in China and its influencing factors: Accroding to analyses on the data from 74 regions. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(16): 4241–4256.  
张帅, 郭水良, 管铭, 等. 我国入侵植物多样性的区域分异及其影响因素——以74个地区数据为基础. *生态学报*, 2010, 30(16): 4241–4256.
- [15] Editorial Committee of Alien Invasive Plants from China. *Alien invasive plants from China (Volume 4)*. Shanghai: Shanghai Jiao Tong University Press, 2020.  
中国科学院中国外来入侵植物志编辑委员会. *中国外来入侵植物志(第四卷)*. 上海: 上海交通大学出版社, 2020.
- [16] Editorial Committee of Flora of China, Chinese Academy of Sciences. *Flora of China (Volume 76, Part 2: Compositae)*. Beijing: Science Press, 1991: 123–125.  
中国科学院中国植物志编辑委员会. *中国植物志(第76卷, 第2册: 菊科)*. 北京: 科学出版社, 1991: 123–125.
- [17] Zhang X Y, Alison W, Tadashi K, *et al.* Effects of provenance on leaf structure and function of two mangrove species: The genetic adaptation to temperature. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(11): 1241–1250.  
张小燕, Alison W, Tadashi K, 等. 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响: 对温度的适应性遗传. *植物生态学报*, 2021, 45(11): 1241–1250.
- [18] Bao P A, Qiu K Y, Huang Y Y, *et al.* Leaf functional trait characteristics and plasticity of desert steppe plants under nitrogen and phosphorus addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(3): 97–106.  
鲍平安, 邱开阳, 黄业芸, 等. 荒漠草原植物在氮磷添加下叶功能性状特征及其可塑性. *草业学报*, 2024, 33(3): 97–106.
- [19] Jiang G B. Effects of volatiles of invasive species *Wedelia trilobata* on chlorophyll content of weeds. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, 20(8/9): 1235–1237.  
江贵波. 入侵物种三裂叶蟛蜞菊挥发物对杂草叶绿素含量的影响. *生态环境学报*, 2011, 20(8/9): 1235–1237.
- [20] Bao S D. *Soil agrochemical analysis (3 edition)*. Beijing: China Agriculture Press, 2000.  
鲍士旦. *土壤农化分析(3版)*. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] Chen B, Li H Y, Liu X W, *et al.* Effects of different light intensities on morphogenesis and ultrastructure of *Gibasis pellucida* leaf. *Acta Prataculturae Sincia*, 2019, 28(7): 175–185.  
陈斌, 李洪瑶, 刘筱玮, 等. 不同光照强度对新娘草叶片形态建成及超微结构的影响. *草业学报*, 2019, 28(7): 175–185.
- [22] Wang J Z, Chen Z Q, Chen Z B, *et al.* Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of Southern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3): 900–909.  
王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 等. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 900–909.
- [23] Kang Sarula, Niu J M, Zhang Q, *et al.* Anatomical structure of *Stipa breviflora* leaves and its relationship with environmental factors. *Acta Prataculturae Sincia*, 2013, 22(1): 77–86.  
康萨如拉, 牛建明, 张庆, 等. 短花针茅叶片解剖结构及与气候因子的关系. *草业学报*, 2013, 22(1): 77–86.
- [24] Feng H H, Gao S Q, Gao J L, *et al.* Effect of nitrogen addition on leaf chlorophyll and nutrient content of typical plant species in peatland of the Great Hing'an Mountains. *Chinese Journal of Ecology*, 2025, 44(5): 1456–1464.  
冯欢欢, 高思齐, 高晋丽, 等. 氮添加对大兴安岭泥炭地典型植物叶片叶绿素和养分含量的影响. *生态学杂志*, 2025, 44(5): 1456–1464.

- [25] Zhang Y Y, Hu D D, Ma C H, *et al.* Leaf structure and photosynthetic properties of alfalfa in response to bacteria and phosphorus addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(8): 133–144.  
张盈盈, 胡丹丹, 马春晖, 等. 苜蓿叶片结构和光合特性对菌磷添加的响应. *草业学报*, 2024, 33(8): 133–144.
- [26] Li Y, He N P, Liu C C. Plants functional traits network: Developments of conceptual framework and advances in applications. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(18): 7944–7961.  
李颖, 何念鹏, 刘聪聪. 植物功能性状网络: 概念体系发展与应用进展. *生态学报*, 2024, 44(18): 7944–7961.
- [27] Liu K J, He N P, Hou J H. Spatial patterns and influencing factors of specific leaf in typical temperate forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(3): 872–883.  
刘可佳, 何念鹏, 侯继华. 中国温带典型森林植物比叶面积的空间格局及其影响因素. *生态学报*, 2022, 42(3): 872–883.
- [28] Davidson A M, Jennions M, Nicotra A B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A Meta-analysis. *Ecology Letters*, 2015, 14(4): 419–431.
- [29] Zhang W, Liu W C, Xu M P, *et al.* Response of forest growth to C:N:P stoichiometry in plants and soils during *Robinia pseudoacacia* afforestation on the Loess Plateau, China. *Geoderma: An International Journal of Soil Science*, 2019, 337: 280–289.
- [30] Xu A Y, Zhang L H, Wang X J, *et al.* Responses of non-structural carbohydrates and C:N:P stoichiometry of *Agropyron mongolicum* to nitrogen addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(2): 35–43.  
许爱云, 张丽华, 王晓佳, 等. 蒙古冰草非结构性碳水化合物及碳氮磷化学计量特征对氮添加的响应. *草业学报*, 2023, 32(2): 35–43.
- [31] Sun H, Liang H, Zhang Y Y. Response of root morphogenesis of medicinal plants to low phosphorus stress and molecular mechanism. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2022, 47(24): 6573–6580.  
孙海, 梁浩, 张亚玉. 药用植物根形态建成低磷响应策略及其分子机制. *中国中药杂志*, 2022, 47(24): 6573–6580.
- [32] Zhao Y J, Qing H, Zhao C J, *et al.* Phenotypic plasticity of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in response to nitrogen addition and intraspecific competition. *Hydrobiologia*, 2010, 637(1): 143–155.
- [33] Hu C C, Liu X Y, Lei Y B, *et al.* Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of alien invasive plants and co-occurring natives in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(11): 1145–1153.  
胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 等. 西双版纳外来入侵植物及其共存种叶片氮、磷化学计量特征. *植物生态学报*, 2016, 40(11): 1145–1153.
- [34] Shan R Q J, Yao B Q, Li Y X, *et al.* Stoichiometries and their responses of leaf of four plant species in alpine grasslands to slopes. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(1): 121–129.  
鄯仁欠姐, 姚步青, 李永晓, 等. 高寒草地四种植物叶片化学计量学特征及其对坡度的响应. *草地学报*, 2024, 32(1): 121–129.
- [35] Wu H, Han M X, Han X. Effects of heterogeneous habitats on ecological stoichiometric characteristics of invasive plants *Alternanthera philoxeroides*. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(8): 1816–1823.  
吴昊, 韩美旭, 韩雪. 环境因子对入侵杂草空心莲子草化学计量特征的影响. *西南农业学报*, 2020, 33(8): 1816–1823.
- [36] Han W X, Fang J Y, Guo D L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377–385.
- [37] Huang X B, Liu W D, Su J R, *et al.* Stoichiometry of leaf C, N and P across 152 woody species of a monsoon broad-leaved evergreen forest in Pu'er, Yunnan Province. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(3): 567–575.  
黄小波, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南普洱季风常绿阔叶林152种木本植物叶片C、N、P化学计量特征. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 567–575.
- [38] Dai Z C, Fu W, Qi S S, *et al.* Different responses of an invasive clonal plant *Wedelia trilobata* and its native congener to gibberellin: Implications for biological invasion. *Journal of Chemical Ecology: Official Journal of the International Society of Chemical Ecology*, 2016, 42: 85–94.
- [39] Cao P L, Gallien L, Pollock L J, *et al.* Plant invasion in Mediterranean Europe: Current hotspots and future scenarios. *Ecography*, 2024(5): 14.
- [40] Qi D H, Wen Z M, Wang H X, *et al.* Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(20): 6420–6430.  
戚德辉, 温仲明, 王红霞, 等. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. *生态学报*,

2016, 36(20): 6420–6430.

- [41] Alami M M, Shu S H, Liu S B, *et al.* Impact of nitrogen rates on biosynthesis pathways: A comparative study of diterpene synthases in clerodane diterpenoids and enzymes in benzyloquinoline alkaloids. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 280(4): 13595.
- [42] Qu F, Peng T L, Jia Y J, *et al.* Adjusting leaf nitrogen allocation could promote photosynthetic capacity, and nitrogen accumulation in *Cucumis sativus* L. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 198: 104855.
- [43] Dai C Y, Lin Y M, Guan J J, *et al.* Mechanism analysis: Nitrogen and potassium synergy regulate nitrogen distribution in photosynthetic system to enhance *Panax notoginseng* resistance to light stress. *Industrial Crops and Products*, 2024, 210(7): 118111.
- [44] Wang M L, Feng Y L. Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina Adenophora* and *Chromoleana odorata*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2005, 29(5): 697–705.  
王满莲, 冯玉龙. 紫茎泽兰和飞机草的形态, 生物量分配和光合特性对氮营养的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(5): 697–705.
- [45] Zhang Y H, Zhang F C, Li Y X, *et al.* Influence of exogenous N import on growth and leaf character of *Spartina alterniflora*. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(10): 2297–2301.  
张耀鸿, 张富存, 李映雪, 等. 外源氮输入对互花米草生长及叶特征的影响. *生态环境学报*, 2010, 19(10): 2297–2301.
- [46] De la Riva E G, Olmo M, Poorter H, *et al.* Leaf mass per area (LMA) and its relationship with leaf structure and anatomy in 34 mediterranean woody species along a water availability gradient. *PLoS One*, 2016, 11(2): 1–18.
- [47] Wright I J, Dong N, Maire V, *et al.* Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357(6354): 917–921.
- [48] Liu X L, Zhu Y L, Yu M, *et al.* Changes in cell wall structure and photosynthetic characteristics of tea leaves under low temperature stress. *Journal of Tea Science*, 2024, 44(6): 917–927.  
刘晓璐, 朱亚兰, 于敏, 等. 低温胁迫下茶树叶片细胞壁结构变化及光合特性. *茶叶科学*, 2024, 44(6): 917–927.