

入侵植物的生理生态特性对碳积累的影响

郑 丽<sup>1,2</sup>, 冯玉龙<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:**随着国际贸易的发展和人们交往的增加以及全球环境的变化,生物种类在全球扩散的机会也大大增加,从而为生物入侵创造了机会。生物入侵不仅给农林牧生产造成损失,而且具有长期的生态学效应。外来种的成功入侵不是其自身某一个特性决定的,而是其特性与新的生境综合作用的结果。外来入侵种生理生态特性的研究对其预测和防治具有重要的意义。目前对入侵种生理生态特性的研究较少。已有的研究表明,与本地种相比入侵种可能通过提高光合能力、资源利用率、表型可塑性、化感作用,以及降低繁殖成本等增加植株碳积累,促进其入侵。但并不是所有的入侵种都同时具有这些特性。生境不同限制性资源不同,入侵机制就不同。成功的入侵种应该能够高效地利用生境中的限制性资源,并且能够较快地调节自身的生理特性以适应波动的资源环境。

**关键词:**入侵种;光合作用;资源利用效率;表型可塑性;化感作用;繁殖成本;碳积累

**文章编号:**1000-0933(2005)06-1430-09 **中图分类号:**Q945.79 **文献标识码:**A

The effects of ecophysiological traits on carbon gain in invasive plants

ZHENG Li<sup>1,2</sup>, FENG Yu-Long<sup>1\*</sup> (1. Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1430~1438.

**Abstract:** The spread of biological species is occurring at unprecedented rates as a result of human activities, international trade and global changes, which provides opportunity for biological invasion. Biological invasion badly affects productivity of agriculture, forestry and animal husbandry, and has long term ecological impacts on ecosystem. Research in invasion biology has tended to focus on the technology of invading organism control, rather than on attempting to understand why invasions succeed or fail, with the potential pay-off in the prevention of future invasion. Successful invasion of alien plant species depends not only on plant traits, but also on the comprehensive interactions between plant traits and new habitat being invaded. Studies on the ecophysiological traits of alien invasive species are more meaningful for prediction and prevention of plant invasion. Although there is now agreement on some morphological, demographic and life history attributes of invaders, ecophysiological traits are only beginning to be explored, despite the growing evidence that interspecific differences in growth rate have a combined ecophysiological and morphogenetic basis. The ecophysiological traits affecting carbon gain of invasive plants are reviewed in this report. The few studies on this aspect showed that, compared with native plants, invasive plants have a suite of traits, such as greater photosynthetic capacity, higher resource-use efficiency, larger phenotypic plasticity, and lower reproductive cost, and so on, which could improve their carbon gain. Furthermore, invasive plants can inhibit native plant growth through allelopathy. But not every invasive plant species has all of those traits. The mechanism of invasive plants invading different community with different limited resources might be different. Successful invasive plants must have the ability to use limited resources effectively, and to adjust their physiological traits to fluctuant resources.

**Key words:** invasive plants; photosynthesis; resource-use efficiency; phenotypic plasticity; allelopathy; reproductive effort;

**基金项目:**中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX1-SW-13-0X-0X)

**收稿日期:**2004-02-18; **修订日期:**2005-02-06

**作者简介:**郑丽(1979~),女,黑龙江人,硕士生,主要从事植物生理生态学研究。

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

**Foundation item:** Key Project of Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences(No. KSCX1-SW-13-0X-0X)

**Received date:** 2004-02-18; **Accepted date:** 2005-02-06

**Biography:** ZHENG Li, Master candidate, mainly engaged in plant ecophysiology.

carbon gain

国际贸易的发展和人们交往的增加以及全球环境的变化使外来种的入侵以空前的速度增加,主要表现在外来种的引进和扩散的增加<sup>[1,2]</sup>。入侵种的扩散严重威胁着当地的生物多样性、生态系统的结构和功能、农业和林业的生产<sup>[3~6]</sup>。据统计,美国每年因外来物种入侵造成的经济损失高达 1 500 亿美元,印度每年的损失为 1 300 亿美元,南非为 800 亿美元。我国因外来物种入侵造成的损失也相当惊人,每年仅几种主要外来入侵物种造成的经济损失就达 574 亿元人民币。尽管入侵种的危害相当严重,但是目前有关入侵的理论和假说还不足以解释清楚它们为什么具有如此强大的入侵能力<sup>[7,8]</sup>。因此,外来种入侵已经成为一个主要的环境问题,也是生态学研究关注的焦点。生态学方面的研究主要关注 3 个问题:入侵性、可入侵性以及入侵的影响。入侵性主要研究的是哪些特性使外来种能够成功入侵一个新的生境,了解入侵性之后就可以对入侵种进行早期预测、防治,并限制其传播。可入侵性主要研究的是群落或生境的什么因素决定外来种入侵的可能性,对群落可入侵性的研究可以使对群落的管理更有针对性,降低入侵种的扩散速度。对入侵影响的研究主要集中在一个生境或生态系统中加入一个新种会产生什么样的影响<sup>[9]</sup>。

植物入侵受繁殖体的传播和繁殖体进入群落中数量的限制<sup>[10]</sup>,在群落繁殖体数量得到满足的情况下,外来植物的入侵性及群落的可入侵性是其能否成功入侵的决定性因素<sup>[10,11]</sup>。入侵种与非入侵种生理生态特性的比较是研究植物入侵性的重要方法,非入侵种通常是指与入侵种分布区重叠、生活史相近或同属的本地种或外来非入侵种<sup>[8,12]</sup>。人们对入侵种的形态、种群统计和生活史特性的研究已形成了很多一致的看法,但有关入侵种的生理生态特性研究才刚刚开始<sup>[13~16]</sup>,越来越多的证据表明,种间生长速率的差异是由生理生态和形态特性共同决定的<sup>[17]</sup>。从生理生态学角度探讨群落的可入侵性的研究更少<sup>[16]</sup>。本文结合作者的工作对近年来有关生理生态特性影响入侵植物碳积累的研究结果进行总结。

### 1 植物入侵性的比较研究方法

比较研究是生态学上的一种重要的研究方法<sup>[18]</sup>。植物的系统发生关系可能会限制物种形态学和生理学上的变化,因此忽略系统发生关系的种间比较意义不大,在生态学上比较研究系统发生关系较近的物种更有意义。与亲缘关系较远的物种相比,亲缘关系较近的物种有更多的相同特性和资源需求<sup>[19]</sup>,对它们的比较更容易分辨出究竟是哪些特性使其能够在生境中成功存活。有些特性对物种在特定的生境中获得成功比较重要,对近缘种的比较也应针对这些特性进行<sup>[20]</sup>。比较亲缘关系较近(如同属的)的入侵种和本地种是研究植物入侵性的重要方法。

比较生态学上(生长型和生活史)相近、分布区重叠的入侵种和本地种是研究植物入侵性的另一种有效的方法<sup>[8]</sup>。生态学上这种类型的比较是有意义的<sup>[14]</sup>,因为入侵种和本地种共同存在于同一生境中,它们可能要利用相同的资源。目前有关植物入侵性的研究主要集中在入侵种的遗传学特性<sup>[21]</sup>、生活史和种群统计学特性上<sup>[22]</sup>,对生理生态学特性的研究相对较少<sup>[23]</sup>。入侵种和本地种生理生态特性的比较研究是植物入侵性研究的重要方法,它可以更深入地揭示外来种的入侵机制<sup>[13]</sup>。

大部分的上述比较研究只注意外来入侵种,它们能快速传播,取代本地种,支配植物群落。然而许多外来物种能定居、存留,但不能竞争排斥本地种。事实上,大部分(90%)成功的外来物种属于非入侵种<sup>[24~26]</sup>。比较研究共存的外来入侵种和外来非入侵种也是植物入侵性研究的重要方法<sup>[8,27,28]</sup>,这类研究不仅能揭示影响成功入侵的植物学特性,而且还能揭示导致外来种迅速传播和支配群落的植物学特性。

本文重点介绍利用比较研究方法得到有关入侵植物生理生态特性对其碳积累影响的最新研究进展。有关植物入侵性的理论很多,如天敌逃逸假说(Enemy release hypothesis)<sup>[29]</sup>、生物抵制假说(Biotic resistance hypothesis)<sup>[30]</sup>、“新颖武器”假说(“Novel weapons” hypothesis)<sup>[31]</sup>等等,利用比较研究方法,近年来这些理论都有很大的发展。本文不涉及这些理论的最新进展、为其做出贡献的具体的研究方法、以及其他有关外来植物的研究方法。

### 2 光合作用

比较入侵种和本地种光合速率的研究还不多,已有的研究表明入侵种的光合速率比本地种高<sup>[13,32~34]</sup>,增强光合作用是入侵植物成功入侵的机制之一<sup>[14,15]</sup>。高的光合速率使入侵种能积累更多的碳并分配到生长和繁殖中去,为排挤本地种奠定了物质基础。相对生长速率常被看成是光合能力和叶面积比(总叶面积与植株总生物量之比)的函数<sup>[35~38]</sup>,入侵种的生长速率高,或是由于其具有高的叶面积比或是具有高的光合速率。如荫处入侵种的叶面积比比本地种高 20%<sup>[13]</sup>,温室中生长的入侵种 *Panicum virgatum* 的净同化速率明显高于本地种<sup>[39]</sup>。入侵种(*Rubus discolor* 和 *Rubus laciniatus*)的最大羧化速率和电子传递速率比本地种(*Rubus ursinus* 和 *Rubus leucodermis*)高,导致最大光合速率比本地种高,而且一年中不同季节入侵种的光合速率均高于本地种,春季和夏季其光合速率比本地种的同龄叶片高出 46%,秋季和冬季高出 22%~25%<sup>[40]</sup>。不仅如此,入侵种保持叶片功能的时间也明显比本地种长,7 月初本地种就开始衰老,光合速率降低,9 月、10 月份入侵种才开始衰老。在茎衰老之后较高的碳积累可以储存在根系中或分配到繁殖中<sup>[40]</sup>。光是最重要的生态因子,植物对光能的捕获和利用效率高低是其能否适应环境并很好的生存下去的决定性因素<sup>[14,15]</sup>。与本地种相比入侵种具有较高的光饱和点,较低的光补偿点<sup>[13]</sup>。较低的光补偿点可

以使生活在林下的植物固定更多碳<sup>[41]</sup>。

入侵种的热耗散能力比本地种强,强光下可以防止光抑制或光破坏的发生<sup>[15]</sup>。强光下本地种较容易受到光抑制的影响,而当其他胁迫如干旱、营养缺乏和强光同时存在时,本地种就会发生更严重的光抑制,甚至光破坏,从而影响生长。因为无论是暂时的光抑制还是长期的光抑制损害都会降低碳积累<sup>[15]</sup>。例如 Durand 和 Goldstein 发现本地的树蕨呈现耐荫特性,热耗散能力较低,不能快速并有效的适应高光环境,所以在林窗或被干扰的生境中入侵种生长的更好<sup>[15]</sup>。

但也有不同的结论,紫茎泽兰 (*Ageratina adenophorum*) 是臭名昭著入侵物种,在热带和南亚热带飞机草 (*Chromolaena odorata*) 也是著名的入侵种,在西双版纳地区兰花菊三七 (*Gynura* sp.) 属于外来非入侵种,但兰花菊三七的最大净光合速率和光保护能力均高于紫茎泽兰和飞机草<sup>[42,43]</sup>。叶片水平上的光合速率高,植株水平上的生长不一定快,因为资源的分配方式对生长的影响很大<sup>[44,45]</sup>。叶片光合速率可以与植物生长和产量正相关、负相关,也可以无相关性<sup>[46]</sup>。比较相同的生境中生长习性相同的物种时发现,只有当叶片光合速率高,并且有较多的碳分配到叶片上时植物才会有较高的生长速率<sup>[38]</sup>。虽然兰花菊三七叶片光合能力强,但其叶生物量比和叶面积比较低,生长速率并不高<sup>[47]</sup>。Schierenbeck 等<sup>[12]</sup>、Ewe 等<sup>[48]</sup>也发现外来入侵植物的光合速率并不比同属的本地种高。

### 3 资源利用效率

资源利用效率对植物的生存、生长和繁殖能力有重要的影响,尤其是在时空变化的环境条件下<sup>[49]</sup>。提高资源捕获速率和降低资源捕获成本可能是入侵种获得成功的另一策略<sup>[13]</sup>。在所有其他特性,如繁殖潜力、对草食动物取食压力敏感性等都相同的条件下,与本地种相比成功的入侵种要么可以更有效地捕获有限的资源,要么能在本地种不能利用时继续利用有限的资源<sup>[50,51]</sup>。衡量植物资源利用效率的指标包括叶片建成成本、比叶面积、叶生物量分配、光合能力、光合速率与呼吸速率之比、氮利用效率、水分利用效率等<sup>[13,40]</sup>,入侵种的这些指标均优于本地种<sup>[52]</sup>。

降低与光合相关的碳成本,就可以有更多的碳用于植株生长和繁殖<sup>[40]</sup>。叶片建成成本(CC, Construction cost)是指植物产生单位面积叶片所需要的能量或碳量,CC 与比叶重(LMA,单位面积叶干重)呈正相关,与比叶面积(SLA,单位干重叶面积)呈负相关<sup>[14]</sup>。CC 较高的叶片,SLA 较低,叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例较低<sup>[49]</sup>,导致单位碳投入建成的光合面积较小,单位重量碳光合能力较低<sup>[53]</sup>,碳的利用效率较低;相反,CC 较低的叶片碳的利用效率较高<sup>[54,49,55]</sup>。低的 CC 常与高的植物相对生长速率联系在一起<sup>[49,56]</sup>,入侵种与本地种 CC 的很小差异都能导致生长速率的很大差异<sup>[56]</sup>。入侵种 CC 低于本地种<sup>[57,58,14,15]</sup>,建成单位面积叶片入侵种投入的能量少于本地种,从而提高了其碳资源利用效率。外来种入侵的成功部分归因于其薄的叶片和低的单位光合面积碳投入<sup>[59]</sup>。入侵种的 SLA 高于同属的本地种<sup>[14]</sup>,对不同地区相同生活型的大量植物的比较研究发现,生长较快的物种一般具有较高的 SLA<sup>[49,60]</sup>。但也有资料显示入侵种叶片的 SLA 低于本地种<sup>[40]</sup>,不同光环境下生长的兰花菊三七的 SLA 与紫茎泽兰没有差异<sup>[43]</sup>,略高于飞机草。Mcdowell<sup>[40]</sup>认为低的 SLA 有助于提高入侵种叶片水分利用效率,因为较厚的叶片增加了水分在叶片中的扩散距离,使得水分在叶片中的保留时间较长<sup>[61]</sup>,同时厚叶可以提高单位面积叶片光合能力<sup>[53]</sup>。因此,厚叶可以提高入侵种在以水作为主要限制性因子的生境中的竞争力。叶片碳投入和水分利用效率之间可能存在着权衡(trade-off)关系,成功的入侵种的这种权衡取决于特定的生境。

光合作用受水和氮含量的限制。成功的入侵种总是能够有效地利用这些有限的资源,并且能够有效地利用不断增长的氮含量<sup>[62,63]</sup>。提高光合水分和氮利用效率可能是外来种入侵成功的另一个机制<sup>[40]</sup>,入侵种能够在水、氮投入较低的情况下进行碳同化。叶片的水分利用效率(WUE)是光合速率和蒸腾速率的比值,入侵种的光合系统具有较高的水分利用效率<sup>[13,15,34,40]</sup>,高的水分利用效率是入侵植物提高资源捕获效率的机制。光合氮利用效率(PNUE)是光合速率和叶片氮含量的比值,反应单位氮投入的资源捕获能力<sup>[35,64]</sup>。研究表明,具有高的 PNUE 的植物常常具有高的生长速率<sup>[49,65~68]</sup>,入侵种的 PNUE 高于本地种<sup>[13,15,34,48]</sup>,使其在与本地种的竞争中处于优势地位。Niinemets 等<sup>[63]</sup>认为入侵种 PNUE 高主要是因为其光合速率高,部分是因为其叶片氮含量低。植物叶片氮磷含量低其养分利用效率高<sup>[69]</sup>,一般情况下氮利用效率与叶氮含量呈负相关<sup>[70]</sup>。入侵种低的叶氮含量不仅有助于提高其 PNUE,而且可以降低叶片 CC,因为等量的叶氮可以形成更大的叶面积。然而,入侵种的叶氮含量并不总是低的,有些入侵种单位干重叶片的氮含量高于本地种<sup>[14,15]</sup>。Baruch 和 Goldstein<sup>[15]</sup>发现入侵种的光合速率、氮含量和 PNUE 均高于本地种。尽管养分含量低的叶片趋向于有高的养分利用效率,但是高的叶片养分含量,尤其是高的氮含量能通过提高瞬时光合速率而提高光能利用效率,促进植株生长<sup>[64]</sup>。物种间 PNUE 的差异除了与叶片光合能力和总的叶氮的含量有关外,可能还直接与总的叶氮投入到光合机构中比例有关,投入到光合机构中的叶氮比例高则 PNUE 高,反之,PNUE 则低。虽然叶片中的大部分氮分配到光合机构中,但仍有一部分氮与光合作用无直接的关系,如叶片中用于防病、防虫、防紫外线等的氮<sup>[71]</sup>,这部分氮的比例高,PNUE 必然低。不同种植物叶片中的氮分配到光合机构中的比例的确有很大差异<sup>[35,71~73]</sup>。分配到光合机构中的叶氮比例高可能是入侵种的重要特性<sup>[63]</sup>,新的生境中成功的入侵种很少有天敌,可以减少用于化学防护的叶氮的比例,保证其有更多的叶氮投入到光合机构中去。通过延长叶片寿命,入侵种不仅可以在本地种不能利用光能时继续利用光能,

也可以提高植株或叶片总体氮利用效率,因为在吸收利用相同量的氮的情况下,叶片寿命越长,一生中制造的光合产物就越多,总体氮利用效率就越高。McDowell<sup>[40]</sup>发现 *Rubus* 属入侵种的叶片寿命明显大于同属本地种;入侵种紫茎泽兰和飞机草的叶片寿命明显大于外来非入侵种兰花菊三七。

然而,一般情况下在 PNUE 和 WUE 之间存在权衡关系<sup>[61]</sup>,植物不能同时具有高的 PNUE 和 WUE。通过关闭气孔降低蒸腾速率植物获得高的 WUE,此时胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低,为了保持较高的光合速率,植物必须把相对较多的叶氮分配到光合酶中,导致 PNUE 降低。但是,如果高的 WUE 不是通过关闭气孔得到的,那么 WUE 和 PNUE 之间就不存在权衡关系<sup>[74,61]</sup>。例如,与本地种相比干旱季节 *Rubus* 属的入侵种气孔导度仍然较高,说明入侵种高的 WUE 不是通过降低气孔导度、而是通过提高光合速率获得的<sup>[40]</sup>。很多入侵种确实同时具有高的 PNUE 和 WUE<sup>[13,15,34,48]</sup>。养分状况能影响植物 WUE,随着养分的增多植物蒸腾速率降低,WUE 升高。去除地面植被的竞争增加养分的有效性时,栎属植物幼苗的 WUE 升高<sup>[75]</sup>。随氮水平的增加 *Pinus radiata* WUE 的升高<sup>[76]</sup>是因为植物干物质生产的增多,而不是因为蒸腾速率的降低。也有资料表明氮肥水平对生物量生产与植物水分利用之比没有影响<sup>[77]</sup>。

#### 4 表型可塑性

入侵种的出现常与人类活动联系起来,当群落受到干扰或环境发生变化时,与本地种相比入侵种对环境变化的适应性更强<sup>[78]</sup>,其表型可塑性更高。表型可塑性是环境对基因型表达的一种修饰,换句话说,表型可塑性是同一基因型由于环境条件的改变在表型上做出相应变化的能力,是生物适应环境的一种方式<sup>[79]</sup>。很大程度上表型可塑性决定着生物的分布模式和物种丰度。表型上的饰变能保护生物个体免受不利环境的影响,对不利环境的选择有一种缓冲作用<sup>[79]</sup>。表型可塑性的增加有助于提高资源利用效率。强光环境下植物叶片氮含量和 LMA 升高,使得单位面积的光合组分增加,很好的解释了不同光强下叶片光合能力的变化<sup>[80]</sup>。弱光环境下植物 LMA 降低,单位干重叶面积增大,捕获光能增多,提高了与光合有关的碳利用效率<sup>[40,42,53,71]</sup>。低光强下更多的氮投入到光合机构的捕光组分,高光强下更多的氮投入到羧化组分和生物力能学组分,从而提高了光合氮利用效率<sup>[35,53,71]</sup>。树冠中不同叶片所处的光环境是不同的,一生中多年生叶片所处的光环境不断发生变化,幼时可能处于强光环境下,衰老时处于弱光环境下,随着光环境的变化,叶片 LMA、氮含量及其在光合机构中的分配和光合能力均发生可塑性变化,从而提高植株水平上光、氮和碳利用效率<sup>[73,81]</sup>。研究发现<sup>[63]</sup>与本地种相比弱光环境下入侵种能把更多的氮投入到光合机构捕光组分中,有更高的叶面积增长速率。通过对夏威夷本地种和入侵种的研究发现入侵种具有较高的光饱和点,而且在不同的光环境中光合速率和暗呼吸速率变动范围较大<sup>[13]</sup>。紫茎泽兰和飞机草是在我国西南危害较大的入侵种,不同的光环境下它们都能很好调节光合能力、光保护能力、呼吸速率、色素含量等,这种能力与它们的入侵性密切相关<sup>[42]</sup>。表型可塑性是影响入侵种能否成功入侵的另一个重要因素<sup>[13,23,82]</sup>。入侵种应该能够根据资源供给的时空变化调整其生理活性<sup>[15]</sup>。与本地种相比,不同光环境下入侵种能更好地调整其生物量分配和光合能力<sup>[13,63]</sup>;但不同光环境下飞机草生物量分配可塑性明显低于兰花菊三七。在外来物种成功定植新的生境时,高的表型可塑性起着重要作用<sup>[15,82~84]</sup>。

#### 5 化感作用

化感作用是植物通过向环境中释放化学物质,而对周围植物(包括动物和微生物)产生直接或间接的有害或有利的作 用<sup>[85]</sup>。很多植物的叶片含有大量的酚类物质,它们可以抑制蛋白质合成、改变脂类和有机酸的代谢,从而影响其他植物的正常生长。在以 *Vaccinium angustifolium* 为优势种的群落中,腐殖质中含有酚类物质,这种含有化感物质的腐殖质不但抑制真菌共生体和菌根,而且抑制本地种植物种子的萌发和幼苗的生长<sup>[86]</sup>。当来自欧亚大陆的入侵种 *Centaurea diffusa* 与北美本地种混种时,与加活性炭排除化感物质影响处理相比,化感作用使本地种的生物量减少了 85.7%<sup>[87]</sup>。紫茎泽兰的化感物质可以抑制模式植物豌豆<sup>[88]</sup>和很多入侵早期与之共存的野生草本植物种子萌发和幼苗的生长。

很多入侵种含有避免草食性动物取食的化感物质,如马醉木毒素、杜鹃素等。化感物质还可以降低枯落物的分解速率,因为这些化感物质中含有抗菌成分<sup>[86]</sup>。枯落物分解速度降低影响了土壤养分的归还,经过一段时间,大量的氮等会固定在土壤未分解的有机物中,进而影响了群落中植物对养分的吸收,从而限制群落中上层植物的光合作用,使群落郁闭度降低,导致生物入侵进一步加剧<sup>[63]</sup>。紫茎泽兰也有抑菌<sup>[89]</sup>和抗虫<sup>[90]</sup>的化感物质,其抑菌成分对土壤中的细菌类抑制作用最大,真菌次之,而对放线菌几乎无影响。有些耐火烧的外来种能够产生易燃成分,使生境的火灾频率增加,从而排挤掉其他非耐火的本地种<sup>[86]</sup>。火烧后外来种的再生策略为其侵入该群落提供了前提条件,之后通过对营养元素、光、水等资源的竞争形成单优群落。

Bais 等<sup>[91]</sup>认为化感作用在生物入侵过程中起着非常重要的作用。在长期的协同进化过程中,入侵种和原生境中其他物种已经习惯了相互之间的化感物质,而当入侵种进入一个新的生境时,该生境中的物种就会受到其化感物质的影响。而且有研究发现在其入侵的群落中入侵种化感物质的积累比在原群落中多<sup>[92]</sup>。从基因水平到生态学水平化感物质都能影响本地种<sup>[91]</sup>。

很多外来植物如紫茎泽兰、飞机草、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*),马缨丹(*Lantana camara*)和鬼针草(*Bidens bipinnata*)等都具有化感物质,在试验室内化感物质能够抑制一些植物种子萌发、胚根胚芽生长。但在自然条件下外来植物的化感作用如何

及其在入侵中的作用还知之甚少。野外环境复杂多变,植物化感物质的合成、释放均受环境的影响,同时化感物质也会随雨水流失、被土壤吸附、被土壤生物以及其他植物分解等,这都直接或间接地影响化感作用。因此,有关化感作用在植物入侵过程中的重要性还有待于进一步研究,也期待出现新的研究技术<sup>[87]</sup>。

## 6 繁殖投入

繁殖投入最初由 Fisher<sup>[93]</sup>提出,是指与繁殖器官有关的所有投入<sup>[94~96]</sup>,包括直接投入到繁殖器官的资源(直接投入)和与繁殖有关的叶片光合能力的变化(生理投入)。生活史理论的基本假说是繁殖生长和营养生长竞争有限的资源,因此二者之间存在着权衡关系<sup>[96]</sup>。因为,繁殖器官不仅直接消耗资源,而且在繁殖过程中叶片中的氮和水有向繁殖器官转移的趋势,导致光合系统中氮和水的缺失,降低了叶片的光合能力,影响了营养生长。例如,很多植物在种子数量相对较多的年份,叶片数量减少、茎高生长降低<sup>[97~102]</sup>。一般情况下入侵种的种子数量很多,如每株紫茎泽兰的种子数量可达几万甚至几十万<sup>[103]</sup>,繁殖的直接投入较多。尽管如此,入侵种的繁殖投入还是比本地种低,因为入侵种繁殖的生理投入比本地种要小得多,进入繁殖生长之后入侵种仍能保持相对较高的光合能力,制造较多的光合产物,补偿或超越补偿了较多的繁殖器官的直接投入。低的繁殖投入使得入侵种有更多的资源用于营养生长,缓解了营养生长和繁殖生长之间的矛盾,出现营养生长和繁殖生长都较高的情况<sup>[7,104]</sup>。McDowell 等<sup>[105]</sup>对 *Rubus* 属植物的研究发现入侵种分配到繁殖器官的碳相对较多,但其生理投入较少,综合比较之后得出入侵种繁殖投入比本地种低的结论。在有性繁殖和无性繁殖之间也存在着权衡关系。有性繁殖可以大大削减本地种的无性系分枝,而入侵种却不存在这种现象。入侵种的有性繁殖利于其进一步扩大入侵范围,而无性繁殖利于其在已侵入的群落中逐步竞争成为优势种。但有性和无性繁殖之间的权衡及其与入侵性的关系还有待进一步研究。

除了减少繁殖的生理投入外,入侵种还可以通过以下 3 种机制实现营养生长和繁殖生长都较高的情况<sup>[7,104]</sup>。一种理论认为,与本地种相比成功的入侵种分配到防御草食动物的资源较少,因此有更多的资源用于繁殖和生长,从而避免了这种权衡<sup>[106,107]</sup>。有些植物的繁殖器官可以进行光合作用,通过自身的光合作用合成繁殖所需碳的 50%,从而降低了繁殖投入<sup>[108~110]</sup>,使叶片光合作用固定的碳更多的分配到生长中去。另外,营养生长和生殖生长的分离也可以减少二者对有限资源的竞争,有助于降低繁殖期间的生理投入<sup>[105]</sup>。兰花菊三七的营养生长和繁殖生长是重叠的,而紫茎泽兰和飞机草的则是分开的,这可能是二者具有强入侵性的部分原因。

## 7 小结

入侵生物学的研究趋向于聚焦在入侵生物的控制技术上,而对外来物种入侵成功或失败的原因的研究较少<sup>[111]</sup>,而这类研究对防治未来的入侵具有现实的意义。有关入侵性的研究多聚焦在外来物种遗传、生活史和种群统计学等特性上,而有关外来物种生理生态特性的研究较少<sup>[23]</sup>。已有的研究表明,与本地种相比入侵种可以通过提高光合能力、资源利用率、表型可塑性、化感作用,及降低繁殖成本等增加植株碳积累,提高生长速率,促进其入侵。但并不是所有的入侵种都同时具有这些特性,矛盾的实验证据也很多,目前还不能得出有关入侵物种生理生态特性的普遍结论。不同的研究人员得出不同的甚至是相反的结论是很正常的,其原因是多方面的。外来物种的成功入侵不是由某一特性决定的,而是某些特性与其入侵的生境相互作用的结果。生境不同限制性资源不同,入侵机制就不同,成功的入侵种应该具有一套能够高效地利用生境中限制性资源的机制,如在干旱、贫瘠、低光的环境下成功的入侵种应该分别具备高效的水分、养分和光能利用机制。此外,除了与碳的获得和生长相关的植物特性外,很多其他特性也是影响外来植物能否成功入侵并最终取代本地植物的重要因素<sup>[52]</sup>。

不同属的入侵种和非入侵种的比较研究并不一定能得出有关特定入侵种成功入侵机制的一般化结论<sup>[40]</sup>。入侵种与分布区重叠、生活史相近或同属的本地种或外来非入侵种的比较研究是揭示植物的入侵机制的有效手段<sup>[112]</sup>。但是为了预测外来种的哪些特性与其在群落中存留和迅速传播能力有关,在不同的环境条件下独立地对外来种进行研究也是必要的<sup>[52]</sup>。与高水平的稳态资源相比,资源有效性的波动与植物群落对入侵的敏感性关系更密切<sup>[11]</sup>,与此相似,Yamashita 等<sup>[78]</sup>认为在恒定的光环境下观察到的植物特性不一定能揭示一个物种应付波动的光环境的全部能力。随着时间和空间的变化,群落中的光、水等环境也在变化,有必要在资源波动的条件下研究或比较研究外来物种的特性。

本文比较了外来入侵种、外来非入侵种和本地种的生理生态特性的差异,以及这些差异对外来入侵种碳积累的影响,强调了比较研究方法在植物入侵性研究中的作用。目前国际上比较重视外来植物种群、群落水平上的生物地理学研究,并与适应进化联系起来,通过比较原产地、入侵地的不同种群的各种特性,与其他生物(植物、动物、微生物)的相互关系等,探讨入侵植物成功入侵的各种机制。这些研究也都是以比较研究方法为基础进行的。国内这方面的研究很少,目前作者正在美国进行入侵植物的生物地理学研究,近期将赴德国进行类似研究,希望能促进国内这方面的研究。

## References:

[1] Lodge D M. Biological invasion: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 1993, **8**: 133~136.

- [ 2 ] Chapin F S III, Zavaleta E S, Eviner V T, *et al.* Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, **405**: 234~242.
- [ 3 ] Walker L R, Vitousek P M. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology*, 1991, **72**: 1449~1455.
- [ 4 ] D'Antonio C M, Vitousek P M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1992, **23**: 63~87.
- [ 5 ] Hobbs R J, Mooney H A. Broadening the extinction debate: population deletions and additions in California and Western Australia. *Conserv. Biol.*, 1998, **12**: 271~283.
- [ 6 ] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, *et al.* Biotic invasions: cause, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Appl.*, 2000, **10**: 689~710.
- [ 7 ] Bazzaz F A. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: Mooney H A, Drake J A eds. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer, 1986. 96~110.
- [ 8 ] Mack R N. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biol. Conserv.*, 1996, **78**: 107~121.
- [ 9 ] Alpert P, Bone E, Holzapfel C. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plant. *Perspect Plant Ecol. Evol. Syst.*, 2000, **3**: 52~66.
- [10] Lonsdale W M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology*, 1999, **80**: 1522~1536.
- [11] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *J. Ecol.*, 2000, **88**: 528~534.
- [12] Schierenbeck K A, Marshall J D. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera sempervirens* and *L. japonica* (Caprifoliaceae). *Am. J. Bot.*, 1993, **80**: 1292~1299.
- [13] Pattison R R, Goldstein G, Ares A. Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rain-forest species. *Oecologia*, 1998, **117**: 449~459.
- [14] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, 1999, **121**: 183~192.
- [15] Durand L A, Goldstein G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii. *Oecologia*, 2001, **126**: 345~354.
- [16] Milbau A, Nijs I, Van Peer L, *et al.* Disentangling invasiveness and invisibility during invasion in synthesize grassland communities. *New Phytol.*, 2003, **159**: 657~667.
- [17] Reich P B, Tjoelker M G, Walters D W, *et al.* Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Funct. Ecol.*, 1998, **12**: 327~338.
- [18] Harvey P H, Purvis A. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*, 1991, **351**: 619~624.
- [19] Goldberg D. Neighborhood competition in an old field plant community. *Ecology*, 1987, **68**: 1211~1223.
- [20] Noble R N. *Plant ecology*. London: Academic Press, 1988.
- [21] Barrett S C H, Richardson B J. Genetic attributes of invading species. In: Groves R H, Burdon J J eds. *Ecology of biological invasions*. Canberra: Academy of Sciences, 1986. 21~23.
- [22] Mack R N, Pyke D A. The demography of *Bromus tectorum* L.: variation in time and space. *J. Ecol.*, 1983, **71**: 69~93.
- [23] Williams D G, Black R A. Drought response of a native and introduced Hawaiian grass. *Oecologia*, 1994, **97**: 512~519.
- [24] Williamson M, Brown K C. The analysis and modeling of British invasions. *Philos. T. Roy. Soc. B.*, 1986, **314**: 505~522.
- [25] Williamson M, Fitter A. The varying success of invaders. *Ecology*, 1996, **77**: 1661~1666.
- [26] Peng S L, Xiang Y C. The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(9): 560~568.
- [27] Newsome A E, Noble I R. Ecological and physiological characters of invading species. In: Groves R H, Burdon J J eds. *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*, Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [28] Radford I J, Cousens R D. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australian. *Oecologia*, 2000, **125**: 531~542.
- [29] Pearson D E, Callaway R M. Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends Ecol. Evol.*, 2003, **18**(9): 456~461.
- [30] Knevel I C, Lans T, Menting F B J, *et al.* Release from native root herbivores and biotic resistance by soil pathogens in a new habitat both affect the alien *Ammophila arenaria* in South Africa. *Oecologia*, 2004, **141**: 502~510.
- [31] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.*, 2004, **2**(8): 436~443.
- [32] Baruch Z, Ludlow M M, Davis R. Photosynthetic responses of native and introduced C4 grass from Venezuelan savannas. *Oecologia*, 1985, **67**: 388~393.
- [33] Williams D G, Black R A. Phenotypic variation in contrasting temperature environments: growth and photosynthesis in *Pennisetum setaceum* from different altitudes on Hawaii. *Funct. Ecol.*, 1993, **7**: 623~633.

- [34] Busch D E, Smith S D. Mechanisms associated with the decline of woody species in riparian ecosystems of the southwestern U. S. *Ecol. Monogr.*, 1995, **65**: 347~370.
- [35] Zhang Y J, Feng Y L. the relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning among different photosynthetic apparatus in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 2004, **30** (3): 269~276.
- [36] Pompa J, Bongers F. The effects of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, 1988, **75**: 625~632.
- [37] Pompa J, Bongers F. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *J. Trop. Ecol.*, 1991, **7**: 85~97.
- [38] Kitajima K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 1994, **98**: 419~428.
- [39] Knee M, Thomas L C. Light utilization and competition between *Echinacea Purpurea*, *Panicum virgatum* and *Ratibida pinnata* under greenhouse and field conditions. *Ecol. Res.*, 2002, **17**: 591~599.
- [40] McDowell S C L. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae). *Am. J. Bot.*, 2002, **89**: 1431~1438.
- [41] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, 1977, **28**: 355~377.
- [42] Wang J F, Feng Y L, Li Z. Acclimation of photosynthesis to growth light intensity in *Chromolaena odorata* (L.) and *Gynura* sp. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 2003, **29**(6): 542~548.
- [43] Wang J F, Feng Y L, Liang H Z. Acclimation of photosynthetic characteristics to growth light intensity in *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, **15**(8): 1373~1377.
- [44] Givnish T J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1988, **15**: 63~92.
- [45] Poorter H, Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 1990, **83**: 553~567.
- [46] Feng Y L. Photosynthetic rate and its relationship with growth and yield in trees. In: Cui X Y, Wang Q W eds. *Studies on modern forest management and resources utilization*. Harbin: Heilongjiang Scientific and Technological Press, 1994. 174~181.
- [47] Wang J F, Feng Y L. The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytocol. Sin.*, 2004, **6**: 781~786.
- [48] Ewe S M L, Sternberg L S L. Seasonal exchange characteristics of *Schinus terebinthifolius* in a native and disturbed upland community in Everglade National Park, Florida. *Forest Ecol. Manag.*, 2003, **179**: 27~36.
- [49] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Adv. Ecol. Res.*, 1992, **23**: 188~261.
- [50] Vitousek P M. Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? *Ecol. Stud.*, 1986, **58**: 163~176.
- [51] Harrington R A, Brown B J, Reich P B. Ecophysiology of exotic and native shrubs in southern Wisconsin. *Oecologia*, 1989, **80**: 156~167.
- [52] Smith M D, Knapp A K. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic and native species in tallgrass prairie. *Int. J. Plant Sci.*, 2001, **162**: 785~792.
- [53] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**: 901~910.
- [54] Williams K F, Percival F, Merino J, *et al.* Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content. *Plant Cell Environ.*, 1987, **10**: 725~734.
- [55] Griffin K L. Calorimetric estimates of construction cost and their use in ecological studies. *Funct. Ecol.*, 1994, **8**: 551~562.
- [56] Poorter H, Villar R. The fate of acquired carbon in plants: chemical composition and construction costs. In: Bazzaz F A, Grace J eds. *Plant resource allocation*. New York: Academic Press, 1997. 39~72.
- [57] Baruch Z, Gómez J A. Dynamics of energy and nutrient concentration and construction costs in a native and two alien C4 grasses from two Neotropical savannas. *Plant Soil*, 1996, **181**: 175~184.
- [58] Nagel J M, Griffin K L. Construction cost and invasive potential: comparing *Lythrum salicaria* (Lythraceae) with co-occurring native species along pond banks. *Am. J. Bot.*, 2001, **88**: 2252~2258.
- [59] Pammenter N W, Drennan P M, Smith V R. Physiological and anatomic aspects of photosynthesis of two *Agrostis* species at a sub-antarctic island. *New Phytol.*, 1986, **102**: 143~160.
- [60] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997, **94**: 13730~13734.
- [61] Van den Boogaard R, Villar R. Variation in growth and water-use efficiency: a comparison of *Aegilops* L. species and *Triticum aestivum* L. cultivars. In: Lambers H, Poorter H, Van Vuuren M M I, eds. *Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and*

- ecological consequences*. Bachuys, Leiden, The Netherlands, 1998. 289~308.
- [62] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.*, 1999, **14**: 135~139.
- [63] Niinemets Ü, Valladares F, Ceulemans R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant Cell Environ.*, 2003, **26**: 941~956.
- [64] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: Givnish T J ed. *On the economy of plant form and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. 25~55.
- [65] Mooney H A, Ferrar P J, Slatyer R O. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of *Eucalyptus*. *Oecologia*, 1978, **36**: 103~111.
- [66] Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, **60**: 384~389.
- [67] Bilbao B, Medina E. Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. *J. Biogeogr.*, 1990, **17**: 421~425.
- [68] Schieving F, Poorter H. Carbon gain in a multispecies canopy: the role of specific leaf area and photosynthetic nitrogen-use efficiency in the tragedy of the commons. *New Phytol.*, 1999, **143**: 201~211.
- [69] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, **11**: 233~260.
- [70] Chapin F S. Integrated response of plants to stress. *Bio-Science*, 1991, **41**: 29~36.
- [71] Zhang Y J, Feng Y L, Feng Z L, *et al.* Morphological and physiological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa*. *J. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 2003, **29**: 206~214.
- [72] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ.*, 2001, **24**: 755~767.
- [73] Le Roux X, Walcroft A S, Daudet F A, *et al.* Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiol.*, 2001, **21**: 377~386.
- [74] Hikosaka K, Hanba Y T, Hirose T, *et al.* Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species. *Funct. Ecol.*, 1998, **12**: 896~905.
- [75] Welander N T, Ottosson B. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L.. *Forest Ecol. Manag.*, 2000, **127**: 139~151.
- [76] Squire R O, Attiwill P M, Neales T F. Effects of changes of available water and nutrients on growth, root development and water use in *Pinus radiata* seedlings. *Aust. J. For. Res.*, 1987, **17**: 99~111.
- [77] Guehl J M, Fort C, Fehri A. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants. *New Phytol.*, 1995, **131**: 149~157.
- [78] Yamashita N, Koike N, Ishida A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell Environ.*, 2002, **25**: 1341~1356.
- [79] Ge S, Hong D Y. Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* Korsh. Complex (Campanulaceae) I. Phenotypic plasticity. *Acta Phytotaxon Sin.*, 1994, **32**: 489~503.
- [80] Niinemets Ü, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 845~866.
- [81] Hollinger D J. Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.*, 1996, **16**: 627~634.
- [82] Williams D G, Mack R N, Black R A. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, 1995, **76**: 1569~1580.
- [83] Abbott R J. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends Ecol. Evol.*, 1992, **7**: 401~405.
- [84] Yamashita N, Ishida A, Kushima H, *et al.* Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. *Oecologia*, 2000, **125**: 412~419.
- [85] Rice E L. *Allelopathy*, 2nd edition. New York: Academic Press, 1984.
- [86] Schneider A. Inhibition of forest trees in the Pocono heath barrens; the role of organic chemicals, <http://www.sccs.swarthmore.edu/users/02/mandy/thesis.html>, 2002.
- [87] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, **290**: 521~523.
- [88] Song Q S, Fu Y, Tang J W, *et al.* Allelopathic potential of *Eupatorium Adenophorum*. *Acta Phytocol. Sin.*, 2000, **24**: 362~365.
- [89] Tripathi R S, Singh R S, Rai J P N. *Allelopathic potential of Eupatorium adenophorum—a dominant ruderal weed of Meghalaya*. *Proc. Indian national Sci. Academy*, 1981, **47**: 458~465.
- [90] Li Y S, Zou H Y, Tang S Z, *et al.* Insecticidal activity of extracts from fourteen compositae plants against larvae of cabbage white butterfly *Pieris rapae* L. *Entomological Journal of East China*, 2000, **9**(2): 99~101.



- [91] Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, *et al.* Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. *Science*, 2003, **301**: 1377~1380.
- [92] Fitter A. Making allelopathy respectable. *Science*, 2003, **301**: 1337~1338.
- [93] Fisher R A. *The genetical theory of nature selection*. Oxford, 1930. 272.
- [94] Reekie E G, Bazzaz F A. Reproductive effort in plants 1. Carbon allocation to reproduction. *Am. Nat.*, 1987, **129**: 876~896.
- [95] Bazzaz F A, Ackerly D D. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: Fenner M ed. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford; CAB international, 1992. 1~26.
- [96] Stearns S C. *The evolution of life histories*. Oxford; Oxford University Press, 1992.
- [97] Eis S, Garman E H, Ebell L F. Relation between cone production and diameter increment of Douglas-fir [*Abies grandis* (Dougl.) Lindl.], and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.). *Can. J. Bot.*, 1965, **43**: 1553~1559.
- [98] Gross H L. Crown deterioration and reduced growth associated with excessive seed production by birch. *Can. J. Bot.*, 1972, **50**: 2431~2437.
- [99] Antonovics J. Concepts of resource allocation and partitioning in plants. In: Staddon J E R ed. *The allocation of individual behavior*. New York; Academic Press, 1980. 1~25.
- [100] Fox J F, Stevens G C. Costs of reproduction in willow: experimental responses vs natural variation. *Ecology*, 1991, **72**: 1013~1023.
- [101] El-Kassaby Y A, Barclay H J. Cost of reproduction in Douglas-fir. *Can. J. Bot.*, 1992, **70**: 1429~1432.
- [102] Nicotra A B. Reproductive allocation and the long-term costs of reproduction in *Siparuna grandiflora*, a dioecious tropical shrub. *J. Ecol.*, 1999, **87**: 138~149.
- [103] Feng Y L, Wang Y H, Liu Y Y, *et al.* Studies on the Karyotype of *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Robinson and *Ageratina adenophora* (Sprengel) R. M. King & H. Robinson, two invasive species. *Chinese Bulletin of Botany* (in press).
- [104] Roy J. In search of the characteristics of plant invaders. In: di Castri F, Hansen A J, Debussche M, eds. *Biological invasions in Europe and Mediterranean Basin*. Kluwer Academic, 1990. 335~352.
- [105] McDowell S C L, Turner D P. Reproductive effort in invasive and non-invasion *Rubus*. *Oecologia*, 2002, **133**: 102~111.
- [106] Elton C S. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, 1958.
- [107] Blossey B, Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *J. Ecol.*, 1995, **83**: 887~889.
- [108] Bazzaz F A, Carlson R W, Happer J L. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature*, 1979, **279**: 554~555.
- [109] Galen C, Dawson T E, Stanton M L. Carpels as leaves: meeting the carbon cost of reproduction in an alpine buttercup. *Oecologia*, 1993, **95**: 187~193.
- [110] McDowell S C L, McDowell N G, Marshall J D, *et al.* Carbon and nitrogen allocation to male and female reproduction in Rocky Mountain Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae). *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 539~546.
- [111] Carey J R, Moyle P B, Rejmánek M, *et al.* Preface. *Biol. Conserv.*, 1996, **78**: 1~2.
- [112] Thompson K, Hodgson J G, Rich T C G. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography*, 1995, **18**: 390~402.

## 参考文献:

- [26] 彭少麟, 向言词. 植物外来种入侵及其对生态系统的影响. *生态学报*, 1999, **19**(4): 560~568.
- [35] 张亚杰, 冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, **30**(3): 269~276.
- [42] 王俊峰, 冯玉龙, 李志. 飞机草和兰花菊三七光合作用对生长光强的适应. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, **29**(6): 542~548.
- [43] 王俊峰, 冯玉龙, 梁红柱. 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应. *应用生态学报*, 2004, **15**(8): 1373~1377.
- [46] 冯玉龙. 树木的光合速率及与生长和产量的关系. 见: 崔晓阳, 王清文主编. *现代森林经营与资源利用研究*. 哈尔滨: 黑龙江省科学技术出版社, 1994. 174~181.
- [47] 王俊峰, 冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. *植物生态学报*, 2004, **6**: 781~786.
- [53] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立. 四种热带雨林树种幼苗叶片厚度、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002, **22**: 901~910.
- [71] 张亚杰, 冯玉龙, 冯志立, 等. 绒毛番龙眼对生长环境光强的形态学和生理学适应. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, **29**: 206~214.
- [79] 葛颂, 洪德元. 泡沙参复合体(桔梗科)的物种生物学研究 1. 表型的可塑性. *植物分类学报*, 1994, **32**: 489~503.
- [88] 宋启示, 付昀, 唐建维, 等. 紫茎泽兰的化学互感潜力. *植物生态学报*, 2000, **24**: 362~365.
- [90] 李云寿, 邹华英, 唐绍宗, 等. 14 种菊科植物提取物对菜青虫的杀虫活性. *华东昆虫学报*, 2000, **9**(2): 99~101.
- [103] 冯玉龙, 王跃华, 刘元元, 等. 入侵物种飞机草和紫茎泽兰的核型研究. *植物学通报* (待发表).