

化感——外来入侵植物的“Novel Weapons”

吴锦容^{1,3}, 彭少麟^{1,2*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中山大学生物防治国家重点实验室, 广州 510275; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 综述了与外来植物入侵相关的理论假说。并主要介绍了从化感角度提出的“Novel Weapons”假说(NW 假说)。某些外来入侵植物能产生一些化学物质。这些物质可以发挥较强的化感作用, 或者成为植物和土壤微生物之间相互作用的调节者。由于不同区域的植物群落共同进化的轨迹不同, 被入侵群落的植物对这些化学物质缺乏适应性, 因此, 这些物质成为了外来种入侵的利器。而对外来种来源地的群落来说, 由于长期的共存关系, 这些物质对其伴生植物的影响相对较小。NW 假说为化感作为外来植物入侵的一种机制奠定了理论基础, 为外来入侵植物的防治提供了理论依据, 但作为一种较新的理论假说, 还需要更多的实验研究加以支持。

关键词: 化感; 外来入侵植物; NW 假说

文章编号: 1000-0933(2005)11-3093-05 **中图分类号:** Q 143, Q 948 **文献标识码:** A

Allelopathy: “Novel Weapons” of exotic invasive plants

WU Jin-Rong^{1,2}, PENG Shao-Lin^{1,3*} (1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, 510650, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100039; 3. State Key Laboratory for Biological Control, Zhongshan University, Guangzhou, 510275, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(11): 3093~ 3097.

Abstract This article briefly reviewed the theories and hypothesis about exotic invasive plants “Novel Weapons” hypothesis (NW hypothesis) advanced from allelopathy was mainly introduced. Exotic invaders produce some biochemicals that function as allelopathic agents, or as mediators of new plant-soil microbial interactions. Due to differences in the regional coevolutionary trajectories of plant communities, these chemicals can become novel weapons of plant invaders, and may inhibit the growth of plants in invaded communities. In the invaders’ original community, their natural neighbors are not so sensitive to the chemicals because of the long-term adaptation. NW hypothesis established the theoretical basis for allelopathy as one of the mechanisms of exotic plant invasion, and provided the theoretical grounds for prevention of exotic invasive plants, but more studies should be conducted to support this new hypothesis.

Key words: allelopathy; exotic invasive plants; NW hypothesis

目前, 外来物种入侵已经成为了一个全球性的问题^[1]。外来入侵物种往往具有较强的适应性, 能广泛分布, 取代本地物种, 破坏本地群落的结构和功能, 导致生物多样性的降低^[2,3]。这些物种的扩张降低了本地植物和动物区系的独特性, 导致全球物种组成的趋同^[4]。生物入侵同时也带来了巨大的经济损失^[5]。美国每年因外来入侵物种造成的经济损失达 1370 亿美元^[6], 而我国每年由外来杂草对农作物生产造成的经济损失也超过 15 亿元^[7]。生物入侵已成为生态学、生物多样性科学的一个研究热点。为了从根本上有效控制外来植物的入侵趋势, 对其入侵机制的探讨成为了问题的核心^[8]。

关于外来物种如何成功入侵, 目前已经提出了多种理论假说。但大多数理论假说往往是从入侵物种的生物生态学特性入手, 而且只是在部分入侵例子中得到验证。生物入侵本身是个复杂的过程, 很难用某一种假说来解释所有的入侵现象, 有必要从

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270282); 广东省基金优秀团队资助项目(003031)

收稿日期: 2005-03-09; **修订日期:** 2005-09-10

作者简介: 吴锦容(1981~), 女, 四川成都人, 博士生, 主要从事恢复生态学、外来入侵植物的化感作用研究。E-mail: wujinrong@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lsspsl@zsu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270282); Group Project of Guangdong Province (No. 003031)

Received date: 2005-03-09; **Accepted date:** 2005-09-10

Biography: WU Jin-Rong, Ph.D. candidate, mainly engaged in restoration ecology, allelopathy of exotic invasive plants. E-mail: wujinrong@scbg.ac.cn

不同方面对其入侵机制进行研究。入侵植物具有的化感作用早已为人们所认识,化感作为外来植物的一种入侵机制也越来越引起人们的重视。本文介绍了外来植物入侵的理论假说,尤其通过从化感角度提出的“Novel Weapons”假说(NW 假说),探讨化感在外来植物入侵过程中的重要作用。以期对我国入侵种化感作用的研究提供参考。

1 与外来植物自身的生物学特征相关的入侵的理论假说

强调入侵植物具有很强的繁殖能力,能产生大量的后代^[9,10],甚至在有性繁殖的同时又能进行无性繁殖^[11,12],以及成功的入侵种具有较宽的生态幅,耐荫^[13],耐贫瘠^[14],或占据土著种不能利用的生态位^[15]。

Sutherland^[16]比较了美国 19960 种植物的 10 种生活史特征,发现外来入侵植物比非入侵植物更趋于是多年生的,雌雄同株的,自交不亲和的等。而 Baker^[17]早在 1974 年就提出了可能成为入侵种的 12 条生活史特征,比如,在许多环境中其发芽条件都能得到满足,从种子发育到性成熟的时间短,对环境异质性有较强的耐受力等,即著名的“Baker 特征”。但“Baker 特征”例外甚多,Holm^[18]等认为一些世界性的恶性杂草并不具有“Baker 特征”,而许多具有这些特征的植物却不是杂草。

对植物入侵的研究也深入到了染色体和基因水平。研究的重点包括染色体倍性,大小与植物分布的关系^[19],DNA C-值与植物入侵性的关系等^[20,21]。

2 与外来植物和被入侵群落相关的入侵的理论假说

“多样性阻抗假说”。即群落的物种多样性越低就越容易遭到外来种入侵^[15],比如一些小的岛屿以及农田等人工生态系统。这种假说在小尺度上得到了实验和理论的支持,但大尺度的野外调查和实验研究都有与之相反的结果说明多样性和入侵性并不是呈负相关的^[22],入侵种更趋于入侵当地植物物种多样性较高的热点地区和稀有生境。

“天敌逃避假说”。这是另一个比较有影响的理论。当入侵种到达一个新生境时,由于没有天敌的控制作用,入侵物种的种群数量很容易爆发成灾^[23]。然而世界各地很多引入天敌进行生物控制的方法都以失败告终^[24],外来种到达新生境后遭遇到新的捕食者也是较普遍的现象^[25],况且引入的天敌也是一种外来种,由此很难从现实的应用来支持“天敌逃避假说”。

除此之外还有“空生态位假说”^[26,27]、“干扰假说”^[8]、“资源机遇假说”^[28]、“生态位机遇假说”^[29]等。这些理论假说分别能解释一些入侵的例子,也可能某些入侵过程是好几种理论假说共同作用的结果。

生物入侵是一个复杂的问题,每一种理论假说都有其应用的局限性,很难用某一种假说来解释所有的入侵现象。因此有必要从不同方面对其入侵机制进行研究。

3 NW 假说

外来入侵植物具有化感作用的现象早已被广泛研究^[12]。化感是指一种植物或微生物通过向环境释放化学物质,从而对其它植物或微生物的生长和分布产生直接或间接的影响^[30]。目前已经发现很多入侵植物都具有较强的化感作用,抑制了当地植物的生长,有利于其成功入侵。如在印度大量分布的外来入侵种银胶菊(*Parthenium hysterophorus* L.)^[31],生物测试,盆栽和田间试验都表明银胶菊的整个植株对作物和一些低等植物的生长都有抑制作用^[32];入侵北美的葱芥(*Alliaria petiolata*)其化感物质水平随季节变化,秋季较春季高^[33];入侵东南亚的薇甘菊(*Mikania micrantha*),其植株碎屑及淋溶液可以抑制一些杂草的发芽和生长^[34],从薇甘菊的乙酸乙酯提取物中分离得到的 3 种倍半萜类化合物对薇甘菊在中国南方常见的伴生树种马占相思(*Acacia mangium*)、大叶桉(*Eucalyptus robusta*)和马尾松(*Pinus massoniana*)都有较强的化感作用^[35]。在湿润的南亚,东南亚和西非广泛分布的飞机草(*Chromolaena odorata*),其雨水淋溶液对一些植物的发芽有抑制作用^[36],其挥发油对一些蔬菜、真菌及昆虫都有化感作用^[37]。广布于热带、亚热带的入侵种马缨丹(*Lantana camara* L.),其全株或残体可产生强烈的化感物质,动物和人误食其叶片或果实后均可导致中毒^[38,39]。除此之外,在我国南方大量分布的蜆蜞菊(*Wedelia chinensis*)^[40],紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)^[41],凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)^[42]等都被证实了有化感作用。而化感作用作为影响植物分布的关键因素早在 20 世纪的 60、70 年代就被经常提起。

Muller^[43]等认为加尼弗尼亚中部沿海地区灌木丛周围的生长阻止区(growth inhibition zones)是由于灌木鼠尾草(*Salvia leucophylla*)的化感作用造成的,并由《Science》杂志在封面发表了一张关于该地区 *Salvia leucophylla* 和 *Artemisia californica* 灌木丛的照片。然而 Bartholomew^[44]随后设计的实验却证明生长阻止区并不是由化感作用造成的,而是由啮齿动物造成的。这使植物化感作用的研究受到质疑,实验上的疏漏使化感作用的研究被边缘化了近 20 年^[45],但这一领域的研究工作并未中断。

Callaway^[46]等做了关于 NW 假说的基础性的研究工作。他们认为植物群落是由相互适应的物种组成,一些外来入侵植物之所以入侵成功是由于给自然群落带来了一种新的相互作用机制,而化感在这些植物的入侵过程中就充当了这种角色。铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)是入侵美国的最具破坏性的欧亚杂草之一。Callaway 等从欧亚选取了与铺散矢车菊伴生的 3 种不同属的植物,又从其入侵地北美选取了 3 种分别与欧亚的伴生植物同属的,且形态大小相似的北美当地种作对比研究。这 6 种植物分别与铺散矢车菊配对栽培,发现由铺散矢车菊根分泌的化感物质影响了几种植物对资源的竞争。与欧亚种生长在一起的处理比与北美种生长在一起的处理,总生物量多了 12%,对磷的吸收多了 63%。加入活性炭后(吸附化感物质以减轻其影响),与

欧亚种生长在一起的铺散矢车菊的优势度从 62% 上升到 82%, 而与北美种生长在一起的铺散矢车菊的优势度从 89% 下降到 78%。实验结果表明, 由于外来入侵植物与其来源地的伴生植物有长期的共存关系, 因此, 其伴生植物对入侵种的化感作用有一定的适应性或抵抗性, 外来入侵种的化感作用对其发源地伴生植物的影响小于其对入侵地植物的影响。换句话说, 与入侵种来源地的伴生植物相比, 入侵地的植物对入侵种的化感作用更敏感, 更易受其影响。

Callaway 等的实验结果为把化感作为入侵种入侵过程中的“Novel Weapons”提供了有力证据。根据这种研究思路, 入侵地的植物群落同样应该是由相互适应的植物组成, 乡土种之间也可能存在化感作用, 但由于长期共存已经相互适应了。当外来入侵植物进入到这个新的生境时, 如果它具有化感作用, 那么它对入侵地乡土种的化感抑制作用应大于乡土种之间的化感作用。但这方面的对比研究还未见报道。

Callaway 等的工作引起了广泛的关注。Vivanco^[47]等从群落水平进一步支持了 NW 假说。Vivanco 等分离出铺散矢车菊的化感物质 8-羟基喹啉(8-Hydroxyquinoline), 并发现该物质在北美矢车菊群落土壤中的含量是欧亚土壤的 3 倍。把 8-羟基喹啉(浓度相当于欧亚土壤)直接加入到两个北美当地植物种群的根际区, 发现北美植物对这种物质很敏感, 有 90% 的死亡率。用分别来自北美和欧亚的植物和土壤构建试验群落, 研究两种群落对矢车菊的抵抗性, 也得到类似的结果。在对土壤进行灭菌处理后, 还发现北美的土壤微生物群落有利于矢车菊的入侵。

另外, 对斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的系统研究也证明了 NW 假说。斑点矢车菊是另一种入侵北美的欧亚杂草。当土壤中存在致病真菌时, 斑点矢车菊会释放一种外消旋混合物(±)-catechin 到土壤中, (+)-catechin 可以防御土壤里的细菌病原体, (-)-catechin 具有化感作用。这种物质对其它植物产生化感作用的最低浓度是 $100\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$, 而根据离矢车菊主根的远近, (±)-catechin 在土壤中的浓度范围达到了 $(389.8 \pm 28.6) \sim (291.6 \pm 17.8)\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$ ^[48]。研究还发现当把斑点矢车菊和北美当地植物 *Festuca idahoensis* 共同栽种在沙土里时, *Festuca idahoensis* 的生物量比沙土里加入活性炭(以减轻化感作用)的处理要小得多, 化感作用在斑点矢车菊对 *Festuca idahoensis* 的影响当中占了大概 60% 的比例^[49]。Bais^[50]等用相当于自然群落当中的(-)-catechin 的量分别处理北美和欧亚的当地植物, 发现北美植物的生长被显著抑制, 而欧亚植物对这种化感物质有更强的抵抗性, 并且他们进一步揭示了斑点矢车菊化感作用的分子机理。结果表明, 斑点矢车菊通过(-)-catechin 的释放, 使受试植物产生大量的活性氧物质(Reactive Oxygen Species ROS), 进而影响钙离子信号调控, 最终导致了植物细胞的快速死亡。

Bais 等的研究工作受到了高度评价。Fitter^[51]指出他们的研究巧妙地回避了早期化感研究的缺陷, 使化感作用重新回到科学研究的中心位置, 并暗示了化学在一些植物的成功入侵中可能发挥了重要作用。Baldwin^[45]把化感比作入侵植物的大规模杀伤性武器(Weapons Of Mass Destruction WOMD), 认为 Bais 等的实验是 WOMD 假说的近乎无懈可击的证据。另外, 与产生 catechin 有关的基因已经被找到, 如果 WOMD 假说是正确的, 那么只要使那些基因沉默就能阻止外来植物的入侵^[45]。

由于有以上各种研究的杰出成果, Callaway 和 Ridenour^[52]正式阐述了 NW 假说。某些外来入侵植物能产生一些化学物质。这些物质可以发挥较强的化感作用或者成为植物和土壤微生物之间相互作用的调节者。由于不同区域的植物群落共同进化的轨迹不同, 被入侵群落的植物对这些化学物质缺乏适应性, 因此, 这些物质成为了外来种入侵的利器。而对外来种来源地的群落来说, 由于长期的共存关系, 这些物质对其伴生植物的影响相对较小。

NW 假说作为外来植物入侵的一种新的理论解释有很大价值, 但正如本文前面提到的一样, 外来植物入侵是个很复杂的问题, 其相关的理论假说都有其应用的局限性, NW 假说也不例外。目前, 对该假说进行验证的实验并不多, 相关学者主要是从入侵北美的铺散矢车菊和斑点矢车菊两种菊科植物进行研究。而其它地区的入侵植物有多少也能支持这个假说呢? 虽然正如前文所列举的许多外来入侵植物都被证实有化感作用, 但很少有进一步的研究证实其实化感作用对入侵地的群落较之原产地有更显著的影响。因此, 笔者认为 NW 假说的适用性还有待更多的研究。

4 结语

综上所述, 目前已经提出了多种关于外来植物入侵的理论假说, 但生物入侵是个复杂的问题, 有必要从不同方面对其入侵机制进行研究。Callaway 等关于铺散矢车菊的实验首创性的从化感角度对入侵种, 入侵种的伴生种和入侵地的乡土种作配对对比研究, 揭示了自然植物群落中的物种可能比普遍认为的具有更紧密的联系, 入侵种的化感作用对入侵地的植物可能具有更大的影响。Vivanco 等把这种对比研究进一步深入, 并揭示了土壤微生物与化感的交互作用。而 Bais 等的工作揭示了外来入侵植物斑点矢车菊化感作用的分子机理, 为化感作用在外来种入侵的科学研究领域重新确立了地位。

NW 假说还支持了一些其它的理论。增强竞争力的进化(The evolution of increased competitive ability EICA)^[53, 54]理论作为天敌逃避假说的一个扩展^[52], 认为由于缺乏天敌的控制作用, 外来种用于防御的投资就可以转移到生长发育上, 使其在新生境具有更强的竞争力。该理论其实是关于“生长或者防御”的分配的权衡, 比天敌逃避假说更具有理论深度。Callaway 和 Ridenour^[52]认为由于化感提高了外来种的竞争力, 外来植物可能会向着产生更多的化感物质的方向进化。这种投资于提高竞争能力的选择支持了增强竞争力的进化理论。

NW 假说研究的突出成果使化感在外来植物入侵过程中的作用越来越引起人们的重视, 为化感作为外来植物入侵的一种机制奠定了理论基础。但该假说作为一种较新的理论还有待更多的研究加以支持。我国关于外来入侵植物的化感研究目前主要局限于化感作用的确定, 对主要农作物的影响和化感物质的分离鉴定, 少有专门的实验比较入侵种的化感作用对原产地群落和入侵地群落的影响。因此, 未来应该加强这一领域的研究工作, 使我国入侵种的化感作用的研究达到更高水平。

References

- [1] Kriticos D, Brown J, Radford I, *et al*. Plant Population Ecology and Biological Control: *Acacia nilotica* as a Case Study. *Biological Control*, 1999, **16**: 230~ 239
- [2] Peng S L, Xiang Y C. The invasion of exotic plants and effects of ecosystem s. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(4): 560~ 568
- [3] Zhang L Y, Ye W H. Community invasibility and its influencing factors. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(1): 109~ 114
- [4] Lavelle G L. Global change through invasion. *Nature*, 1997, **388**: 627~ 628
- [5] Wan F H, Guo J Y, Wang D H. Alien invasive species in China: their damages and management strategies. *Biodiversity Science*, 2002, **10**(1): 119~ 125
- [6] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, *et al*. Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States. *Bioscience*, 2000, **50**(1): 53~ 65
- [7] The Editorial Committee of China Agriculture Yearbook. *China Agriculture Yearbook*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1999
- [8] Xu C Y, Zhang W J, Lu B R, *et al*. Progress in studies on mechanisms of biological invasion. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(4): 430~ 438
- [9] Daehler C C. Variation in self-fertility and the reproductive advantage of self-fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**(5): 553~ 568
- [10] Meyer J Y. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica*, 1998, **30**(4): 609~ 624
- [11] Xu Z H, Wang Y P. Disastrous mechanisms and control strategies of alien invasive plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, **23**(3): 124~ 127
- [12] Wang P, Liang W J, Kong Ch H, *et al*. Chemical mechanism of exotic weed invasion. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, **15**(4): 707~ 711
- [13] Dwyer M, Kaunzinger C K, Wyckoff P H, *et al*. The myth of the resilient forest: Case study of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*). *Rhodora*, 2000, **102**(911): 332~ 354
- [14] Peng S L. Rehabilitation of the degraded ecosystem and its ecological effect in South China's subtropical region. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 1995, **1**(4): 403~ 414
- [15] Elton C ed. Zheng R Z, Ren L, *et al*. The ecology of invasions by animals and plants. Beijing: China Environmental Science Press, 2003
- [16] Sutherland S. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the U.S.A. *Population Ecology*, 2004, **141**: 24~ 39
- [17] Baker H G. The evolution of weeds. *Ann Rev Ecol Syst*, 1974, **5**: 1~ 24
- [18] Holm L G, Plucknett D L, Pancho J V, *et al*. The world's worst weeds: Their distribution and biology. Hawaii: University Press, 1977
- [19] Guo S L, Liu X Z. The chromosome number of *Veronica hederaefolia* L. in China and its ecological significance. *Guihaia*, 2001, **21**(2): 111~ 112
- [20] Grime J P, Mowforth M A. Variation in genome size—an ecological interpretation. *Nature*, 1982, **299**: 151~ 153
- [21] Thompson J D. The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *Bioscience*, 1991, **41**(6): 393~ 401
- [22] Levine J M, D'Antonio C M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 1999, **87**: 15~ 26
- [23] Maron J L, Vilà M. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 2002, **95**: 361~ 373
- [24] Hierro J L, Callaway R M. Allelopathy and exotic invasion. *Plant and Soil*, 2003, **256**: 29~ 39
- [25] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(4): 164~ 170
- [26] Occhipinti-Ambrogi A, Savini D. Biological invasions as a component of global change in stressed marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, **46**: 542~ 551
- [27] Qiang S, Cao X Z. Harmfulness of exotic weeds in China and for their management. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(2): 188~ 195
- [28] Xu R M, Ye W H, eds. *Biological invasion—theories and practice*. Beijing: Science Press, 2003
- [29] Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(4): 170~ 176
- [30] Rice E L. *Allelopathy*. New York: Academic Press, 1984
- [31] Gupta A. Allelopathic potential of root extracts of *Parthenium hysterophorus* L. *Allelopathy Journal*, 2000, **7**(1): 105~ 108
- [32] Narwal S S, Palaniraj R, Sati S C, *et al*. Allelopathic plants: 8 *Parthenium hysterophorus* L. *Allelopathy Journal*, 2003, **11**(2): 151~ 170

- [33] Vaughn S F, Berhow M A. Allelochemicals isolated from tissues of the invasive weed garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Journal of Chemical Ecology*, 1999, **25**(11): 2495~ 2503
- [34] Ismail B S, Mah L S. Effects of *Mikania micrantha* H. B. K. on germination and growth of weed species. *Plant and Soil*, 1993, **157**: 107~ 113
- [35] Shao H, Peng S L, Wei X Y, et al. Potential allelochemicals from an invasive weed *Mikania micrantha* H. B. K. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, **31**(7): 1657~ 1668
- [36] Navaz M, George S, Geethakumari V L. Influence of eupatorium (*Chromolaena odorata* (L.) King and Robinson) leachates on germination and seedling growth of rice and cowpea. *Allelopathy Journal*, 2003, **11**(2): 235~ 240
- [37] Lin B, Zhang M X, Kong C H, et al. Chemical composition of volatile oil from *Chromolaena odorata* and its effect on plant, fungi and insect growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(5): 744~ 746
- [38] Ambika S R, Poornima S, Palaniraj R, et al. Allelopathic plants: I. *Lantana camara* L. *Allelopathy Journal*, **12**(2): 147~ 161
- [39] Li Z Y, Xie Y, eds. *Invasive alien species in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002. 138
- [40] Zeng R S, Lin X L, Luo S M, et al. Allelopathic potential of *Wedelia chinensis* and its allelochemicals. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, **16**(1): 20~ 27.
- [41] Yu X J, Yu D, Ma K P. Relationships between allelopathy and invasiveness by *Eupatorium adenophorum* at different sides. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(6): 773~ 780
- [42] Sun W H, Yu Z W, Yu S W. Inhibitory effect of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms on algae. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1988, **14**(3): 294~ 300
- [43] Muller C H, Haines B L, Muller W H. Volatile growth inhibitors produced by aromatic shrubs. *Science*, 1964, **143**: 471~ 473
- [44] Bartholomew B. Bare zone between California shrub and grassland communities: The role of animals. *Science*, 1970, **170**: 1210~ 1212
- [45] Baldwin I T. Finally, proof of weapons of mass destruction. *Science's STKE [Electronic Resource]: Signal Transduction Knowledge Environment*, 2003, **203**: PE42
- [46] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, **290**: 521~ 523
- [47] Vivanco J M, Bais H P, Stenitz F R, et al. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, 2004, **7**: 285~ 292
- [48] Bais H P, Walker T S, Stenitz F R, et al. Enantiomer-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (±)-catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, 2002, **128**: 1173~ 1179
- [49] Ridenour W M, Callaway R M. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, 2001, **126**: 444~ 450
- [50] 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
- [51] Fitter A. Making allelopathy respectable. *Science*, 2003, **301**: 1337~ 1338
- [52] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment*, 2004, **2**(8): 436~ 443
- [53] Blossey B, Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: A hypothesis. *J Ecology*, 1995, **83**: 887~ 889
- [54] Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, **19**(8): 417~ 422

参考文献:

- [2] 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
- [3] 张林艳, 叶万辉. 群落可侵入性及其影响因素. *植物生态学报*, 2002, **26**(1): 109~ 114
- [5] 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害及管理对策. *生物多样性*, 2002, **10**(1): 119~ 125
- [7] 中国农业年鉴编辑委员会. *中国农业年鉴*. 北京: 中国农业出版社, 1999
- [8] 徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 等. 生物入侵机制研究进展. *生物多样性*, 2001, **9**(4): 430~ 438
- [11] 徐正浩, 王一平. 外来入侵植物成灾的机制及防除对策. *生态学杂志*, 2004, **23**(3): 124~ 127
- [12] 王朋, 梁文举, 孔垂华, 等. 外来杂草入侵的化学机制. *应用生态学报*, 2004, **15**(4): 707~ 711
- [14] 彭少麟. 中国亚热带退化生态系统的恢复及其生态效应. *应用与环境生物学报*, 1995, **1**(4): 403~ 414
- [15] 查尔斯·埃尔顿主编, 张润志, 任立, 等译. *动植物入侵生态学*. 北京: 中国环境科学出版社, 2003
- [19] 郭水良, 刘水珠. 我国境内常春藤叶婆婆纳染色体计数及其生态学意义. *广西植物*, 2001, **21**(2): 111~ 112
- [27] 强胜, 曹学章. 外来杂草在我国危害性及其管理对策. *生物多样性*, 2001, **9**(2): 188~ 195
- [28] 徐汝梅, 叶万辉主编. *生物入侵-理论与实践*. 北京: 科学出版社, 2003
- [37] 凌冰, 张茂信, 孔垂华, 等. 飞机草挥发油的化学组成及其对植物、真菌和昆虫生长的影响. *应用生态学报*, 2003, **14**(5): 744~ 746
- [39] 李振宇, 解焱主编. *中国外来入侵种*. 北京: 中国林业出版社, 2002. 138
- [40] 曾任森, 林像联, 骆世明, 等. 螞蟥菊的生化他感作用及生化他感作用物的分离鉴定. *生态学报*, 1996, **16**(1): 20~ 27
- [41] 于兴军, 于丹, 马克平. 不同生境条件下紫茎泽兰化感作用的变化与入侵力关系的研究. *植物生态学报*, 2004, **28**(6): 773~ 780
- [42] 孙文浩, 俞子文, 余叔文. 水葫芦对藻类的克制效应. *植物生理学报*, 1988, **14**(3): 294~ 300