

外来植物肿柄菊 (*Tithonia diversifolia*) 的繁殖特性 及其地理扩散

王四海^{1,2,3}, 孙卫邦^{1,*}, 成 晓¹, 杨宇明^{2,3}

(1. 中国科学院昆明植物研究所昆明植物园, 昆明 650204; 2. 西南林学院, 昆明 650224;
3. 中国林业科学研究院西南生态中心, 昆明 650224)

摘要: 肿柄菊 *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray 原产墨西哥及中美洲, 被作为观赏及绿肥植物引入我国各地栽培。引入云南栽培的肿柄菊于 20 世纪 30 年代在云南南部逃逸生长, 现在云南的热带、南亚热带和中亚热带地区形成危害。为了查明肿柄菊的扩散特点和入侵潜能, 对选取的 5 个不同地理气候条件下的肿柄菊居群的果序直径、每序结实量、结籽率、千粒重、种子大小(长和宽)等 6 个指标进行统计分析。结果表明, 6 个生物学指标在 5 个居群间都具有极显著差异 ($p < 0.01$), 并随着居群间地理气候条件差异的增大, 这 6 个指标值在居群间的差异也有增大趋势。对新鲜采集的不同居群种子在 15、20、25、30、35℃ 下做萌发实验, 结果显示在前 4 种温度条件下 5 个居群间的种子萌发率有极显著差异 ($p < 0.01$), 在 35℃ 下萌发率有显著差异 ($p < 0.05$), 并且 5 个居群的种子最高萌发率不相同且差异极显著 ($p < 0.01$)。分析对比作者以往对肿柄菊群落特征和克隆繁殖特性的研究结果认为, 虽然肿柄菊在不同的地理气候条件下有性繁殖特性有较大差异, 但群落结构差异不大, 危害程度表现相似; 由于肿柄菊有性繁殖和克隆繁殖的协同作用, 使其通过人为引种、道路交通、水流等传播到新的地域后, 极易建立新种群, 并形成单优种群落而不断侵占和统治新的领地。

关键词: 肿柄菊 (*Tithonia diversifolia*); 外来植物; 繁殖特性; 地理扩散

文章编号: 1000-0933(2008)03-1307-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Reproductive characteristics of *Tithonia diversifolia* and its geographical spread in Yunnan Province of South-West China

WANG Si-Hai^{1,2,3}, SUN Wei-Bang^{1,*}, CHENG Xiao¹, YANG Yu-Ming^{2,3}

1 Kunming Botanic Garden, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China

2 Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 Southwest China Ecology Research Center, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1307 ~ 1313.

Abstract: *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray (Asteraceae), a native of Mexico and Center America, has long been cultivated in China as an ornamental and green manure plant. It first became naturalized in south Yunnan Province ca. 1930, and it is now recognized as a damaging invasive species in the tropical, southern and central sub-tropical regions of

基金项目: 云南省中青年学术与技术带头人培养资助项目 (2006PY01-48); 国家重点基础研究发展 (973) 计划资助项目 (2003CB415100)

收稿日期: 2007-05-16; 修订日期: 2007-12-12

作者简介: 王四海 (1976 ~), 男, 河南人, 博士生, 主要从事植物多样性保护研究. E-mail: wsshh2001@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wbsun@mail.kib.ac.cn

致谢: 美国华盛顿州立大学生命科学院 Richard N. Mack 教授和英国 Sir Harold Hillier Gardens 植物学家 Allen Coomes 博士帮助修改英文摘要, 谨此致谢。

Foundation item: The project was financially supported by the special fund of China's Yunnan government for the young and middle-age qualified scientists and technicians (No. 2006PY01-48 to W. Sun); National Basic Research Program of China (973) (No. 2003CB415100)

Received date: 2007-05-16; **Accepted date:** 2007-12-12

Biography: WANG Si-Hai, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology and biodiversity. E-mail: wsshh2001@yahoo.com.cn

China. In order to understand its methods of dispersal and invasive potential, six biological indexes [infructescence diameter, seed (achene) number per infructescence, seed set, 1000-seed weight, seed length and width] were analyzed among *T. diversifolia* populations in five geographically and climatically different areas. Seed germination at 15, 20, 25, 30°C and 35°C was also tested. All six biological indexes were significantly different ($p < 0.01$) among the five populations. Seed germination rate among the five populations was also significantly different ($p < 0.01$ respectively at 15°C, 20°C, 25°C and 30°C but $p < 0.05$ at 35°C). The highest seed germination rate from each of the five populations was also significantly different ($p < 0.01$). Several conclusions can be drawn, based on these results and our previous studies of the cloning ability of *T. diversifolia* and its role natural communities. ① Although the seed reproductive characteristics among the *T. diversifolia* populations are significantly different, the species' role in communities and its potential for damage are similar. ② The great reproductive capacity of *T. diversifolia* combined with its strong clonal growth facilitates its ability to become a community dominant, once it enters a new range via dispersal by animals, transportation networks and rivers.

Key Words: *Tithonia diversifolia*; alien plant species; reproductive characteristics; geographical spread

肿柄菊 [*Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray] 是菊科肿柄菊属植物,原产墨西哥及中美洲地区,曾作为观赏植物、绿肥和防止土壤侵蚀植物被广泛引种到亚洲、非洲、北美、澳洲的许多国家和地区。目前在东南亚、南非、太平洋一些地区成为入侵草地、河岸、路边的杂草^[1]。我国广东和云南等地曾作为观赏植物引种,现在广东、广西、福建省、云南及台湾地区有逃逸种群分布。研究表明,肿柄菊在云南广大的热带、南亚热带和中亚热带地区逃逸生长,已给农业生产带来一定危害,生物多样性造成不同程度的威胁,是一种具有较大潜在危害性的外来植物^[2]。本文结合作者以往对肿柄菊的研究结果,通过对不同地理气候条件下的肿柄菊结实特性和种子萌发特点的深入研究和分析,探讨肿柄菊的繁殖特性与其地理扩散的关系。

1 研究方法

1.1.1 果序直径、每果序结实量和结籽率统计

在 1 月份肿柄菊种子成熟季节,沿纬度梯度从西双版纳的勐养镇、普文镇、思茅县城郊、元江县城郊和新平县城郊 5 个不同居群(地理气候特征见表 1)分别随机采集肿柄菊已完全成熟的果序(周围舌状花已脱落)若干,每一居群采集总株数不少于 50 株。从 5 个居群采集的果序中分别随机取 100 头,用游标卡尺测量每头果序的直径,计数每头果序的种子(植物学上的“瘦果”,本文统称“种子”)数量,同时分出有胚种子(种子饱满,易于观察辨认)和空粒种子,统计果序结籽率。

表 1 5 个居群的主要地理气候特征

Table 1 Geographical locations and climatic conditions of the five sampled *T. diversifolia* populations

居群 Populations	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude (m)	年降雨量 Annual rainfall (mm)	1 月均温 Mean temperature in January (°C)	7 月均温 Mean temperature in July (°C)	年均温 Mean annual temperature (°C)	气候类型 Climate type
勐养 MY	22°05'	670	1207	15.5	25.0	21.5	热带
普文 PW	22°30'	800	1390	14.5	24.0	20.0	南亚热带
思茅 SM	22°47'	1302	1547	11.4	21.5	17.7	南亚热带
元江 YJ	23°36'	396	801	16.5	28.4	23.8	干热河谷
新平 XP	24°04'	1500	973	10.6	21.5	17.3	中亚热带

MY 勐养 Mengyang, PW 普文 Puwen, SM 思茅 Simao, YJ 元江 Yuanjiang, XP 新平 Xiping (居群代码下同 The following population codes are same as here); 热带 Tropical; 南亚热带 South subtropical; 干热河谷 Dry-hot Valley; 中亚热带 Central subtropical

1.2 种子的采集,种子长度和宽度及千粒重的测量

以 1.1 的方法采集的果序带回实验室后抖出种子。然后每一居群随机取种子 100 粒分别测量其长和宽。

每一居群随机数 500 粒有胚种子,然后用电子天平称量其重量,结果为 3 次重复的平均值,计算其千粒重。

1.3 种子萌发试验

在 90mm 培养皿中放入 4 张滤纸,用蒸馏水浸透,置入有胚新鲜的种子,在培养箱内进行萌发试验。每个培养皿种子 50 粒为 1 个处理,每处理 4 个重复。把培养皿放入不同恒温(15、20、25、30、35℃)的培养箱中,全黑暗培养。每 24h 观察 1 次,统计发芽数,并加水保持滤纸湿润。以 20d 累积发芽数计算发芽率。

1.4 用 SPSS 11 统计软件分别对结实特性和种子萌发率进行差异显著水平分析。

2 结果与分析

2.1 不同地理气候条件下肿柄菊的结实特性

对勐养、普文、思茅、元江和新平 5 个不同居群的肿柄菊果序直径、每序结实量、结籽率、千粒重、种子长、种子宽 6 个生物学指标进行方差分析,结果显示这些生物学指标间都具有极显著差异(表 2)。除结实率外,其它 5 个生物学指标,在气候温度较高地区其指标值有偏小趋势;气候温度较低地区其指标值有偏大趋势。元江和新平的结籽率最低,两地虽然地理位置较近,但其气候类型不同。元江属于热河谷气候,在肿柄菊种子成熟季节(12 月至 1 月份)温度仍较高,但降雨极少;新平属中亚热带气候,在 12 月至 1 月气候温度偏低。可见干热和低温都不利于肿柄菊种子的发育。普文和思茅的结籽率最高,可能因为在肿柄菊种子成熟季节,两地的温度和降雨(南亚热带气候)条件有利于其种子发育。

表 2 5 个居群肿柄菊结实特性比较

Table 2 Fruiting and seeding characteristics of *T. diversifolia* from the five populations

居群 Populations	果序直径 Infructescence diameter (mm)	结实量 Seed Number per infructescence	结籽率 Seed Set (%)	千粒重 1000-seed weight (g)	种子长 Seed Length (mm)	种子宽 Seed Width (mm)
勐养 MY	26.22 ± 0.36	169.2 ± 5.97	56.71 ± 3.69	5.07 ± 0.055	5.83 ± 0.061	2.19 ± 0.030
普文 PW	30.66 ± 0.26	196.6 ± 5.58	82.27 ± 1.29	5.49 ± 0.057	6.03 ± 0.059	2.31 ± 0.031
思茅 SM	31.22 ± 0.29	176.1 ± 6.46	64.06 ± 3.76	6.47 ± 0.049	6.16 ± 0.077	2.40 ± 0.029
元江 YJ	28.12 ± 0.25	164.2 ± 8.29	37.76 ± 7.29	4.64 ± 0.038	6.05 ± 0.057	2.13 ± 0.030
新平 XP	32.32 ± 0.36	231.6 ± 9.08	52.05 ± 4.67	5.78 ± 0.018	6.27 ± 0.030	2.40 ± 0.040
ANOVA	**	**	**	**	**	**

种子长不包括冠毛,表中数据平均值 ± 标准误差 Seed Length does not include pappus, data are mean values ± SE; NS $p > 0.05$, * $p < 0.05$,

** $p < 0.01$

对居群间肿柄菊的果序直径、每序结实量、千粒重、种子长和宽 5 个结实特性进行多重比较(表 3 ~ 表 7),对照表 1 发现,居群间的气候差异大,它们的结实特性之间的差异也大;居群间的气候差异小,它们之间的差异也较小。可见肿柄菊的结实特性随地理气候变化呈现差异的特点。

表 3 5 个居群肿柄菊果序直径差异显著性比较(SSR 检验)

Table 3 Comparison of significant difference in infructescence size of *T. diversifolia* from the five populations (SSR test)

居群 Populations	勐养 MY	元江 YJ	普文 PW	思茅 SM
新平 XP	6.106 **	4.200 **	1.663 **	1.102 *
思茅 SM	5.004 **	3.098 **	0.562NS	
普文 PW	4.442 **	2.536 **		
元江 YJ	1.906 **			

NS $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$; 下同 the same below

表 4 5 个居群肿柄菊每果序结实量差异显著性比较(SSR 检验)

Table 4 Comparison of significant difference in seed bearing of *T. diversifolia* from the five populations (SSR test)

居群 Populations	元江 YJ	勐养 MY	思茅 SM	普文 PW
新平 XP	67.40 **	62.40 **	55.50 **	35.00 **
普文 PW	32.40 **	27.40 *	20.50NS	
思茅 SM	11.90NS	6.90NS		
勐养 MY	5.00NS			

2.2 种子萌发特性

由表 8 可知,肿柄菊的种子在 15、20、25、30℃ 下 5 个居群的种子萌发率有极显著差异;在 35℃ 下萌发率

有显著差异,温度过高不利于种子萌发。5 个居群的种子最高萌发率不同而呈极显著差异;5 个居群的最适萌发温度也不尽相同。在不同的地理气候条件下,肿柄菊种子的发育状况具有一定差异。

表 5 5 个居群肿柄菊千粒重差异显著性比较 (SSR 检验)

Table 5 Comparison of significant difference in 1000-seed weight of *T. diversifolia* from the five populations (SSR test)

居群 Populations	元江 YJ	勐养 MY	普文 PW	新平 XP
思茅 SM	1.830 **	1.402 **	0.979 **	0.686 **
新平 XP	1.144 **	0.716 **	0.293 **	
普文 PW	0.851 **	0.423 **		
勐养 MY	0.428 **			

表 6 5 个居群肿柄菊种子长度差异显著性比较 (SSR 检验)

Table 6 Comparison of significant of difference in seed length of *T. diversifolia* from the five populations (SSR test)

居群 Populations	勐养 MY	普文 PW	元江 YJ	思茅 SM
新平 XP	0.448 **	0.241 *	0.225 *	0.112NS
思茅 SM	0.336 **	0.129NS	0.113NS	
元江 YJ	0.223 *	0.016NS		
普文 PW	0.207 *			

5 个居群的肿柄菊种子的萌发高峰期在 15℃ 下持续 3~4d(图 1),在 20℃ 下萌发高峰期持续 1~2d(图 2),在 25℃ 下仅持续 1d(图 3),在 30℃ 下又变长至 2~3d(图 4)。在 35℃ 下无明显的萌发高峰期,表现出零星持续萌发,且萌发率低(图 5)。在低温条件下,肿柄菊种子的萌发高峰期较迟且萌发高峰期持续时间长,随着温度的升高萌发高峰期提前,持续时间也缩短,在 25℃ 左右时萌发高峰期持续时间最短;以后随着温度的升高,萌发高峰期持续时间又变长;在较高萌发温度条件下,种子萌发表现较平缓,这与高温不利于种子萌发有关。野外调查和资料分析表明,肿柄菊种子的主要散布期是在分布区干旱少雨 1~4 月份,干旱的气候条件有利于种子的充分散布。虽然肿柄菊种子主要散布期的温度能满足种子萌发需求,但干旱限制了种子的萌发。5 月份雨季来临,分布区 21~28℃ 的气温条件适于肿柄菊种子的萌发和幼苗的形态建成,使肿柄菊在新的地域实现有效扩散,并逐步形成稳定种群和群落结构。

表 7 5 个居群肿柄菊种子宽差异显著性比较 (SSR 检验)

Table 7 Comparison of significant difference in seed width of *T. diversifolia* from the five populations (SSR test)

居群 Population	元江 YJ	勐养 MY	普文 PW	新平 XP
思茅 SM	0.274 **	0.215 **	0.094NS	0.005NS
新平 XP	0.269 **	0.210 **	0.089NS	
普文 PW	0.180 **	0.121 **		
勐养 MY	0.059NS			

表 8 不同温度下 5 个居群肿柄菊种子萌发率

Table 8 Comparison of seed germination of the five *T. diversifolia* populations at different temperatures

温度 Temperatures (°C)	勐养 MY (%)	普文 PW (%)	思茅 SM (%)	元江 YJ (%)	新平 XP (%)	ANOVA
15	17.0 ± 2.38	27.0 ± 3.32	5.0 ± 0.58	39.5 ± 3.30	29.5 ± 1.50	**
20	29.5 ± 3.77	21.0 ± 3.32	15.0 ± 3.32	52.0 ± 2.16	39.5 ± 5.32	**
25	26.0 ± 0.82	36.0 ± 0.82	17.5 ± 2.06	55.5 ± 2.87	46.5 ± 8.81	**
30	22.5 ± 0.50	39.0 ± 2.89	30.0 ± 2.83	45.5 ± 2.22	24.0 ± 3.16	**
35	3.5 ± 0.5	15.0 ± 3.51	19.5 ± 4.35	11.5 ± 2.63	10.0 ± 0.82	*
最高萌发率 Hst GR	29.5 ± 3.77	39.0 ± 2.89	30.0 ± 2.83	55.5 ± 2.87	46.5 ± 8.81	**

表中数据平均值 ± 标准误差 data are mean values ± SE; NS $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$; Hst GR = Highest seed germination rate

3 讨论

在生长过程中,植物不能象动物一样频繁的从一个地区迁移向另一个地区。植物分布区的形成只能由个体散布产生,假若没有散布就不可能形成分布区^[3]。一种植物到达一个新的地区最后发展成为入侵种,必然有它自己的散布机制。这种植物最初无论是随人类活动无意带入,还是人类有目的的引入或借助其它媒介传入,都不是其发展成为入侵种的内在原因。一种外来植物无论它繁殖后代的能力有多么强大,这些后代的生存能力多么强盛,只有这些繁殖体能有效地扩散出去并能定居下来,该外来种才有可能发展成为入侵种。这

种植物的有效扩散不能仅靠人类的有意或无意的传播。

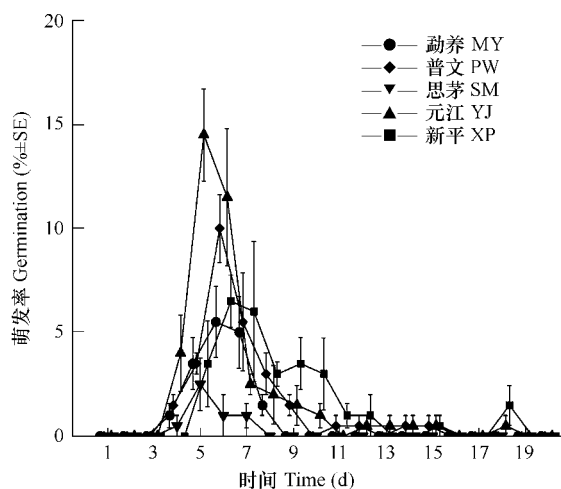


图1 不同居群的肿柄菊种子在15℃时的萌发率

Fig. 1 Germination of *T. diversifolia* seeds from different populations at 15°C

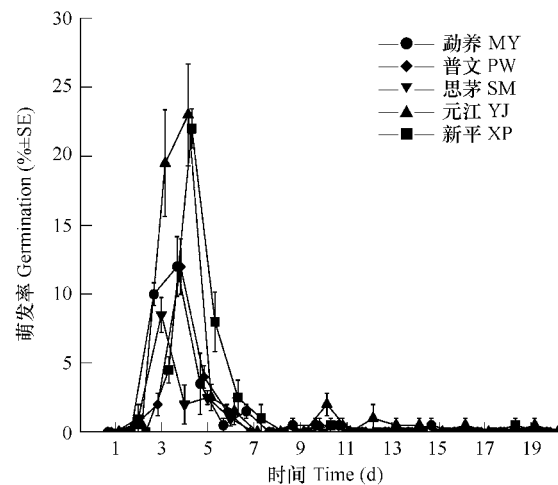


图2 不同居群的肿柄菊种子在20℃时的萌发率

Fig. 2 Germination of *T. diversifolia* seeds from different populations at 20°C

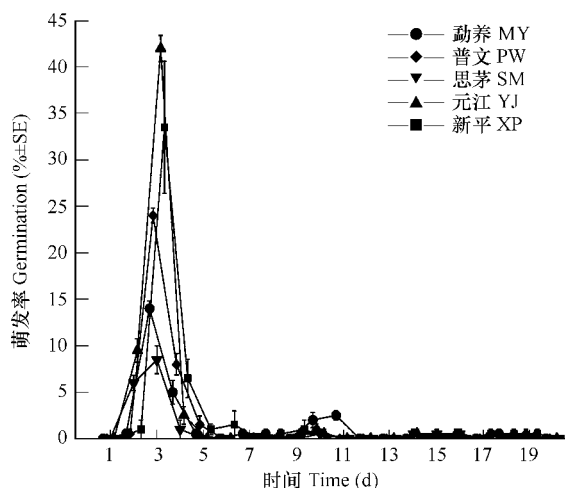


图3 不同居群的肿柄菊种子在25℃时的萌发率

Fig. 3 Germination of *T. diversifolia* seeds from different populations at 25°C

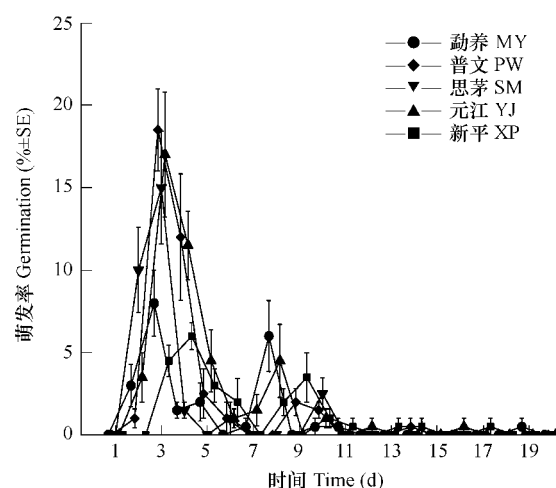


图4 不同居群的肿柄菊种子在30℃时的萌发率

Fig. 4 Germination of *T. diversifolia* seeds from different populations at 30°C

肿柄菊的有性繁殖特性有较大的地理差异,但其在不同地理气候条件下的群落结构差异不大。从肿柄菊的生长习性和有性繁殖特性,结合其克隆繁殖和群落结构特征^[2]分析,肿柄菊的扩散和大面积单优势种群落的形成是其自身生物生态学特性所致。肿柄菊大量结实后,细小可育的种子易于随风、流水、附着于交通工具、人畜传播活动等进行传播。成熟可育的种子被传到新的地区后,先在其最适宜的地段建立个体数量较少的散生状种群。这种散生状种群的建立对种子数量和发芽率要求并不十分严格,其建立具有随机性;但是这些极度散生种群个体在生殖生长阶段能产生数量较多的种子,种子在这一地段经过几个或数个生长周期后,逐步形成植株数量较多、结构复杂的密集型种群。在种群密度迅速增加的同时,肿柄菊借助其强大的克隆繁殖能力^[2],通过密集的克隆繁殖方式向四周蔓延,逐步排挤其它植物生长,最终形成高度密集的大面积单优势种群落。大面积的单优势种群落形成之后,种子萌发形成的实生苗在群落中难以获得足够的营养和光照,

有性繁殖过程对维持这一单优种群落贡献不大,而旺盛的克隆繁殖途径就成为这一单优种群落维持和进一步扩增的主要动力。可见,肿柄菊的有性繁殖为其侵占新的领地提供机会,克隆繁殖维持、并推动密集型单优种群落的进一步发展。两种繁殖方式的协同作用,使肿柄菊不断侵占新领地和排挤其它植物而占领统治地位。肿柄菊的这种入侵和扩张方式与外来入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora* Loisel)有相似之处^[4]。

已经形成逃逸种群的外来植物在某种程度上都能改变当地生态环境和群落组成,这些植物是否能够变为入侵种或带来危害,这要由外来种的本身特性和当地生态环境的脆弱性两方面决定^[5]。在云南逃逸生长的肿柄菊,其结实量多、克隆繁殖习性、化感作用^[1]、分布范围广、能形成单一优势种群落等^[2],都是许多危害性强的入侵植物的共同的特点。与已经在云南产生很大危害的紫茎泽兰 *Ageratina adenophorum* (Spreng) R. M.

King & H. Rob. 和飞机草 *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Rob. 相比^[6~9],紫茎泽兰和飞机草的种子千粒重较小,很容易被风远距离传播,肿柄菊种子虽能够被风传播,但由于种子千粒重较大,种子借助风进行传播的距离很有限,它的远距离传播还要依附于其它媒介^[2](交通工具、人畜、流水等)。这种具有特定路线和方式的传播特点,决定了肿柄菊的种子传播效率远不如靠风力就能远距离传播的种类。肿柄菊的种子被其它媒介带到另一地区后,这些种子在当地萌发生长,待新植株产生籽实后,种子在该地区再经过第2次或多次扩散才能较为均匀地遍布传入区。这不象极为轻盈的种子,经风力的一次传播就能较为均匀地遍布传入区。肿柄菊这种散布上的困难增加了它侵占新领地的时滞。肿柄菊、紫茎泽兰和飞机草3种外来植物于20世纪30年代在云南建立了逃逸种群,但肿柄菊在其分布区不如飞机草和紫茎泽兰普遍,这无疑和它在扩散上的时滞有关。

植物从异地传入,到发展为入侵种要经过一个相当长的滞后期,然后种群指数式增长,迅速占据新环境的适宜生长区并带来危害^[10]。肿柄菊目前的分布范围不如紫茎泽兰广,而与飞机草的分布范围大致相当,但飞机草对低温较敏感,仅能分布在无霜或微霜地区,在中亚热带地区仅是零星分布,没有明显的危害,继续向北扩散的入侵潜力很小^[8,11]。肿柄菊在北亚热带地区的昆明植物园栽培观察发现,其能安全越冬;最近笔者在新建设通车的“昆海高速公路(昆明至昆阳海口)”两侧的昆明西山脚下已发现有较大面积肿柄菊出现,且在发现群落中发现有实生苗,目前正对其种群发展开展相关的研究。可见,肿柄菊比飞机草有着更为广泛的适应性。目前国内对肿柄菊的研究和危害方面的报道不多,但从肿柄菊在云南不同分布地的种群密度、群落特征和发展趋势来看,其种群实现灾难性扩散的可能性较大。鉴于此,应进一步开展对肿柄菊种群发生发展的监测、遗传分化的空间分布格局特征、生态适应性等方面的综合研究,从而在揭示其入侵机制的基础上,制定科学的预防其灾难性入侵事件发生的措施。

Reference:

- [1] Tongma S, Kobayashi K, Usui K. Allelopathic activity and movement of water leachate from Mexican sunflower [*Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray] leaves in soil. Weed Sci. Tech., 1999, 44(1): 51-58.
- [2] Wang S H, Sun W B, Cheng X. Attributes of plant proliferation, geographic spread and the natural communities invaded by the naturalized alien plant species *Tithonia diversifolia* in Yunnan, China. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(3): 444-449.
- [3] Ma S B, Li D Z. Dispersal and Evolution in Higher Plants I. Diaspores, Their Quantity and Life Span as well as Dispersal Mechanisms. Acta

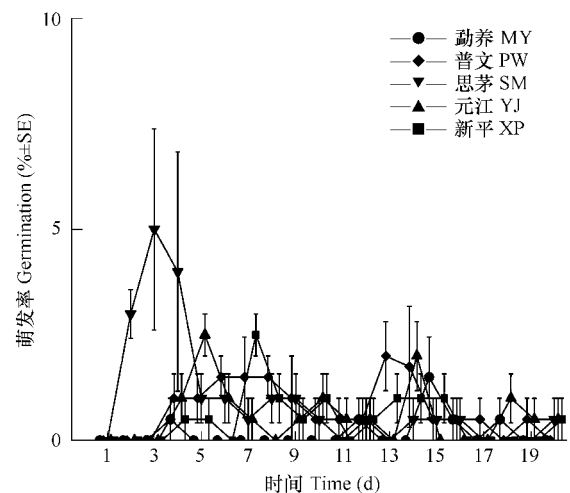


图5 不同居群的肿柄菊种子在35℃时的萌发率

Fig. 5 Germination of *T. diversifolia* seeds from different populations at 35°C

Botanica Yunnanica, 2002, 24(5):569—582.

- [4] Deng Z F, An S Q, Zhi Y B, *et al.* Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(8):2678—2686.
- [5] McNeely J A, Mooney H A, Neville L E, *et al.* Global strategy on invasive alien species. IUCN Publications Services Unit, 2001. 20—22.
- [6] Liu L H, Xie S C, Zhang J H. Studies on the distribution, harmfulness and control of *Eupatorium adenophorum* spreng. Acta Ecologica Sinica, 1985, 5(1):1—6.
- [7] Liu L H, Liu W Y, Zheng Z, *et al.* The characteristic research of autecology ecology of Pamakani (*Eupatorium adenophorum*). Acta Ecologica Sinica, 1989, 9(1):66—70.
- [8] Zhao G J, Ma Y P. Studies on the distribution, harmfulness of *Eupatorium adenophorum* in Yunnan. Journal of Weed Science, 1989, 3(2):37—40.
- [9] Yang F J, Zu Y G. Invasive mechanisms of *Eupatorium odoratum*, an alien invasive plant species. Beijing: Science Press, 2005.
- [10] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, *et al.* Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications, 2000, 10(3):689—710.
- [11] Lu P, Sang W G, Ma K P. Activity of antioxidant enzymes in the invasive plant *Eupatorium odoratum* under various environmental stresses. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11):3578—3585.

参考文献:

- [2] 王四海,孙卫邦,成晓. 逃逸外来植物肿柄菊在云南的生长繁殖特性、地理分布现状及群落特征. 生态学报, 2004, 24(3):444~449.
- [3] 马绍宾,李德铎. 高等植物的散布与进化 I. 散布体类型、数量、寿命及散布机制. 云南植物研究, 2002, 24(5):569~582.
- [4] 邓自发,安树青,智颖颢,等. 外来种互花米草入侵模式与爆发机制. 生态学报, 2006, 26(8):2678~2686.
- [6] 刘伦辉,谢寿昌,张建华. 紫茎泽兰在我国的分布、危害与防除途径的探讨. 生态学报, 1985, 5(1):1~6.
- [7] 刘伦辉,刘文耀,郑征,等. 紫茎泽兰个体生物及生态学特性研究. 生态学报, 1989, 9(1):66~70.
- [8] 赵国晶,马云萍. 云南省紫茎泽兰的分布与危害的调查研究. 杂草学报, 1989, 3(2):37~40.
- [9] 杨逢建,祖元刚. 林业有害植物飞机草的入侵机理. 北京:科学出版社, 2005.
- [12] 鲁萍,桑卫国,马克平. 外来入侵种飞机草在不同环境胁迫下抗氧化酶系统的变化. 生态学报, 2006, 26(11):3578~3585.