

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

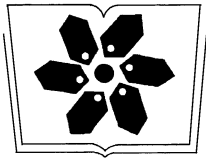
(Shengtai Xuebao)

第 31 卷 第 4 期
Vol.31 No.4
2011



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 4 期 2011 年 2 月 (半月刊)

目 次

短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响	李 娜,王根绪,杨 燕,等 (895)
三峡库区 9 种植物种子萌发特性及其在植被恢复中的意义	陶 敏,鲍大川,江明喜 (906)
白蜡虫及其 3 种优势寄生蜂的时空生态位	王自力,陈 勇,陈晓鸣,等 (914)
宁夏盐池荒漠草原步甲物种多样性	贺 奇,王新谱,杨贵军 (923)
脂肪酸对中华哲水蚤摄食两种海洋微藻的指示作用	刘梦坛,李超伦,孙 松 (933)
安徽菜子湖大型底栖动物的群落结构特征	徐小雨,周立志,朱文中,等 (943)
乐清湾潮间带大型底栖动物群落分布格局及其对人类活动的响应	彭 欣,谢起浪,陈少波,等 (954)
海蜇养殖对池塘底泥营养盐和大型底栖动物群落结构的影响	冯建祥,董双林,高勤峰,等 (964)
竹巴笼矮岩羊 (<i>Pseudos schaeferi</i>) 昼间行为节律和时间分配	刘国库,周材权,杨志松,等 (972)
干热河谷植物叶片,树高和种子功能性状比较	郑志兴,孙振华,张志明,等 (982)
石羊河中游沙漠化逆转过程土壤种子库的动态变化	马全林,张德魁,刘有军,等 (989)
基于 TM 影像、森林资源清查数据和人工神经网络的森林碳空间分布模拟	汪少华,张茂震,赵平安,等 (998)
山地视觉景观的 GIS 评价——以广东南昆山国家森林公园为例	裴亦书,高 峻,詹起林 (1009)
基于功能分类的城市湿地公园景观格局——以西溪湿地公园为例	李玉凤,刘红玉,郑 因,等 (1021)
水分胁迫下丛枝菌根 AM 真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响	贺学礼,高 露,赵丽莉 (1029)
农田灌溉对印度区域气候的影响模拟	毛慧琴,延晓冬,熊 喆,等 (1038)
高大气 CO ₂ 浓度下小麦旗叶光合能量利用对氮素和光强的响应	张绪成,于显枫,马一凡,等 (1046)
豌豆过氧化氢酶在烟草叶绿体中的过量表达提高了植物的抗逆性	王凤德,衣艳君,王海庆,等 (1058)
不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价	王树刚,王振林,王 平,等 (1064)
基于遥感与模型耦合的冬小麦生长预测	黄 彦,朱 艳,王 航,等 (1073)
喷施 ABA 对两个穗型不同小麦穗颈节伤流、穗部性状及产量的影响	崔志青,尹燕枰,田奇卓,等 (1085)
“稻鸭共生”生态系统稻季 N、P 循环	张 帆,隋 鹏,陈源泉,等 (1093)
红壤丘陵区粮食生产的生态成本	李 晓,谢永生,张应龙,等 (1101)
甘南牧区草畜平衡优化方案与管理决策	梁天刚,冯琦胜,夏文韬,等 (1111)
黄龙钙化滩流地物种-面积关系	黄宝强,罗毅波,安德军,等 (1124)
杉木人工林细根寿命的影响因素	凌 华,袁一丁,杨智杰,等 (1130)
长白落叶松林龄序列上的生物量及碳储量分配规律	巨文珍,王新杰,孙玉军 (1139)
生物肥与甲壳素和恶霉灵配施对香蕉枯萎病的防治效果	张志红,彭桂香,李华兴,等 (1149)
北京城区不同水质水体可培养细菌数量的季节动态变化	高 程,黄满荣,陶 爽,等 (1157)
专论与综述	
整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾	赵 平 (1164)
植物寄生对生态系统结构和功能的影响	李钧敏,董 鸣 (1174)
加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展	杨如意,咎树婷,唐建军,等 (1185)

加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展

杨如意^{1, 2, *}, 咎树婷¹, 唐建军², 陈欣²

(1. 安徽师范大学环境科学与工程学院, 芜湖 241003; 2. 浙江大学生命科学院农业生态与工程研究所, 杭州 310058)

摘要: 我国是世界上遭受外来生物入侵最为严重的国家之一。加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis* L.) 是一种世界性的入侵植物, 侵入我国已有 70 多年的历史, 目前国内外对其入侵机理已有许多研究。结合近年来的研究热点和重要进展, 从加拿大一枝黄花的生物学特点、入侵地环境的可入侵性、化感效应以及植物与土壤的反馈作用等 4 个方面综述了其成功入侵的机理, 分析和评价了各种机理之间的内在联系。认为生物入侵是一个涉及多个营养级的复杂生物学过程, 是多种机制综合作用的结果, 人类活动的干扰是入侵事件频发的深层次原因。加拿大一枝黄花强大的入侵能力、高度的抗逆性、对本地植物和土传病原菌的化感抑制、入侵地环境的脆弱性以及菌根真菌等有益微生物的协助在入侵过程中起着关键作用, 但天敌释放并未使其获得更大竞争优势。

关键词: 加拿大一枝黄花; 入侵机理; 化感作用; 植物-土壤反馈作用

Invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L.: a review

YANG Ruyi^{1, 2, *}, ZAN Shuting¹, TANG Jianjun², CHEN Xin²

1 College of Environmental Science and Engineering, Anhui Normal University, Wuhu 241003, China

2 Institute of Agroecology and Eco-engineering, College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: Invasion of habitats by non-native species is one of the major factors that threaten global biodiversity and ecosystem functioning. China is becoming one of the most severely invaded countries in the world with increasing frequency of deliberate species introduction, international tourism and worldwide trade of agricultural products. A comprehensive understanding of invasion process and involved mechanism is very necessary to avoid the outbreak of invasive species and prevent new invasion. *Solidago canadensis* L., the worldwide invader with a invasion history over 70 years in China, has been extensively studied in the last decades. However, few studies concerned the persistent and profound impacts on local environment induced by invasion, and their feedbacks on subsequent invasion and plant community dynamics. Here, we reviewed the successful invasion mechanisms of *S. canadensis* from its biological characteristics, invasibility of the introduced range, allelopathic effect and plant-soil feedbacks based on novel interests and recent advancements, analyzed and evaluated the inherent relations between four aspects above. It suggested that invasion was a complicated biological process that involved multitrophic interactions of herbivores, carnivores, plants and decomposers, and a result of interactions between multiple mechanisms, among which the most far reaching reason was disturbance by human activities. The strong vegetative propagules produced by rhizome of *S. canadensis* strengthened its population established in invaded habitat, and the numerous fertile offspring expanded new habitat through wind dispersal. The high phenotype plasticity to resource fluctuation and high tolerance to stress conditions offered extra advantages over local competitors. These extrinsic performance could partially be explained by intrinsic features as *S. canadensis* was a polyploid complex and characterized by high genetic diversity. Moreover, the strong allelopathic effects on native plants and soil borne pathogens significantly inhibited potential antagonists, which undoubtedly further extended its dominance. Susceptibility of the introduced range resulted from appropriate climate, low biotic resistance and strong human disturbance provided favorable conditions for

基金项目: 安徽省教育厅自然科学基金 (KJ2008B064, KJ2009A026); 安徽师范大学专项基金和青年基金 (2008zxx15, 2009xqn74) 资助项目

收稿日期: 2010-01-06; **修订日期:** 2010-02-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yangruiyi@mail.ahnu.edu.cn

invasion. Besides, facilitated by mycorrhizal mutualism also played an important role in the invasion of *S. canadensis*. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi was changed in a way that favored *S. canadensis* more than native host plants. The mechanism of host preference remained unclear and represented an intriguing field that awaited to be intensively studied. Up to now, however, enemy release from goldenrod specific gallmaker and other pathogens in China did not show any positive impacts on its growth and reproduction. Although parasitized by *Cuscuta japonica* exhibited an obvious biological control potential, its ecological risks need to be further examined and evaluated before extensive application. Prospects for the study of *S. canadensis* in the future were proposed with emphases on (1) isolation, structure determination and *in situ* acting mechanism illumination of allelochemicals; (2) establishment and improvement of database, population dynamic and spreading tendency prediction using mathematical models; (3) long term monitoring on post invasion environmental changes, study on functions of *S. canadensis* in ecosystem and co-evolution with local organisms and (4) proper utilization, effective control and eradication method of *S. canadensis*.

Key Words: *Solidago canadensis* L.; invasion mechanisms; allelopathic effect; plant-soil feedbacks

加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.)为菊科(Asteraceae)一枝黄花属多年生草本植物,原产于北美。现已成功侵入欧洲中西部、亚洲大部以及澳大利亚和新西兰等地,成为一种世界性的入侵杂草^[1-2]。加拿大一枝黄花于1935年作为庭院花卉引入我国上海、南京等地,随后逸生至野外,成为恶性杂草,现分布于我国华东、华中、华北、东北和西南等地区,并有可能进一步扩散^[2-3]。加拿大一枝黄花在入侵地往往形成单优势种群落,影响生态系统内各功能群之间的联系,破坏生态系统结构和功能,威胁生物多样性,严重的可导致本地物种局部灭绝^[4]。加拿大一枝黄花侵入农田、果园会造成作物大面积减产,引起重大的经济损失,但现在还没有十分有效的控制手段,因此当地政府需投入大量资金对其进行长期的防治和管理。目前,国内外对加拿大一枝黄花的入侵机理已有许多报道。大部分研究认为加拿大一枝黄花的入侵能力、入侵地环境的脆弱性以及人类活动的干扰是其成功入侵的关键因素,但很少关注入侵发生后对环境造成的持续、深远的影响,以及这种影响对后续入侵过程和群落动态变化的反馈作用,对各种入侵机理之间的内在联系也缺乏系统、全面的分析和评价。本文从加拿大一枝黄花的生物学特点、环境的可入侵性、化感效应以及植物与土壤的反馈作用等4个方面对加拿大一枝黄花的入侵机理进行了总结和分析,以期能够为深入了解其入侵过程,全面认识其危害并提出切实可行的防治措施提供参考。

1 入侵机理

1.1 加拿大一枝黄花的生物学特点

加拿大一枝黄花具有入侵植物的基本特点:生物量大、繁殖力强、生长速度快,并且对胁迫环境具有一定的耐受性。掌握入侵植物的繁殖和形态学特点对有效控制现有种群,防止其进一步扩散具有十分重要的意义。

1.1.1 繁殖能力

野生加拿大一枝黄花的平均株高可达2m以上,主茎叶片数量较多,生长速度快,并可产生分枝^[5]。加拿大一枝黄花可通过种子和根状茎进行繁殖,种子在3—10月均可萌发,对环境变化的适应能力强;花期为9—10月份,10月中下旬为盛花期,该阶段其光合产物主要流向有性生殖器官;单株种子数量可达3000—20000粒,重量轻,利于扩散,并对重金属有一定耐性,但自然萌发率不足50%^[6-7]。王玉良等研究了加拿大一枝黄花的显微结构,发现其叶片表皮细胞的气孔数目较少,并且具有厚的角质层和表皮毛,起到保水和保护功能;茎叶维管束等输导组织发达,有利于光合产物的运输,以满足地下营养器官发育的需要;花粉粒为胼胝质所包被,重量轻、具冠毛,有利于花粉远距离传播,这对于其利用有性生殖扩大种群具有重要意义;根状茎发达,吸收和繁殖力能力强,而且机械损伤会刺激其产生更多的无性繁殖体,有利于其种群的维持,加速扩散和蔓延^[8]。

1.1.2 生理生态特点

加拿大一枝黄花入侵初期可与本地植物伴生,随后其优势度逐渐增加,植物多样性显著下降,最后可形成单优势种群落。这除了与上述繁殖习性和形态学特征有关外,也与其生理生态适应能力有很大关系。加拿大一枝黄花的最大净光合速率为 $19.22 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 低于我国常见的其他几种菊科外来植物,光补偿点为 $48.36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 属喜阳植物,可以通过调节不同部位叶片的净光合速率应对光强的变化,对高温干燥环境适应能力较强;同时也能够通过增加叶绿素总含量以适应阴生环境,但对低温环境适应能力较差^[9-10]。最适宜的土壤条件为 pH4—7 的中性和偏酸环境,对 NaCl 敏感,不耐盐碱,喜通气条件较好的土壤;38℃ 以上的过高温度比 5℃ 以下的低温对其伤害更大^[11],这些特点对预测其潜在分布区以及控制其种群扩散具有一定应用价值。

1.1.3 细胞和遗传特点

植物的繁殖、生理适应性等外在表现都有其内在的细胞学和遗传学等结构基础。加拿大一枝黄花是一组染色体数目不同的亚种或变种组成的多倍复合体,主要染色体倍性有二倍体 ($2n = 18$)、四倍体 ($2n = 36$) 和六倍体 ($2n = 54$) 3 种^[12]。张中信等研究了安徽淮北、芜湖以及浙江舟山 3 地的加拿大一枝黄花,发现其染色体数目为 $2n = 54$,核型为 2A 型(为加拿大一枝黄花的变种 *S. altissima*);而本地一枝黄花的染色体数目为 $2n = 18$,核型为 1A 型;认为一枝黄花属的染色体基数为 9,加拿大一枝黄花具有多倍体特征^[13]。多倍体生物在入侵植物中十分常见,其细胞核内存在大量重复基因和来自不同二倍体祖先的重复基因组,这些基因在进化过程中既可以保持原有功能,也可能会产生新的功能或处于沉默状态,而且基因组之间还可以发生重组,这无疑将大大提高加拿大一枝黄花对环境的适应性,从而增强其入侵能力^[14]。另外,对环境变化的适应能力还与其遗传多样性有关。通过对浙江、上海两地的 4 个居群遗传差异的分析表明,加拿大一枝黄花的遗传多态性很高,不同居群间的遗传差异较大,并且与其地理分布有关^[15]。两个刚建立 2a 的居群,其多态位点也分别达到了 97.9% 和 96.5%,在所分析的样品中甚至没有发现完全一样的基因型,说明有性生殖在加拿大一枝黄花新种群的建立过程中发挥了重要作用^[16]。但是,中国境内的加拿大一枝黄花存在多次引入的问题,因此上述现象也可能是由于材料取自不同亚种或变种造成的^[12]。另外,上述研究并未对原产地和入侵地的遗传差异进行比较,因此无法了解在入侵过程中其种群遗传特征的变化。Alexander 等比较了美国和瑞士两地加拿大一枝黄花的遗传结构和变异,发现在入侵地种群内和种群间的遗传变异均显著降低,但遗传结构并未发生变化,遗传多样性随海拔高度上升而明显下降^[17]。这种变化可能是由于加拿大一枝黄花成功建立种群后往往形成单优势种群落,同一种群内主要靠根状茎进行无性繁殖,同时无法与其它近缘种进行基因交流而造成的。然而,遗传变异低并未影响加拿大一枝黄花的迅速扩张,其适应机制还需要深入研究。

1.1.4 抗逆性

加拿大一枝黄花成功入侵还与其对胁迫环境具有较强的耐受性和适应能力有关。Yang 等研究了加拿大一枝黄花对铅污染的响应,发现其对菌根真菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AMF) 有较强的依赖性 (32.27%),铅污染显著降低其生物量和菌根侵染率,但却未减少氮、磷两种主要营养元素的吸收,因为铅污染条件下 AMF 获取营养元素的效率有所提高^[18]。这说明加拿大一枝黄花能够通过土壤中共生菌根的作用有效缓解胁迫环境对它的影响,但这种现象在本地植物当中却不存在。Yang 等比较了混种条件下铅污染对本地种鸡眼草 (*Kummerowia striata*)、外来种高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 和入侵种加拿大一枝黄花的影响,发现未受污染时鸡眼草的氮、磷吸收量和地上部分生物量都高于加拿大一枝黄花,而铅污染条件下鸡眼草的地上部分和根瘤生物量、氮磷摄取量、菌根侵染率都显著下降;相反,高羊茅和加拿大一枝黄花除菌根侵染率下降外,其他测定项目均显著增加,并且加拿大一枝黄花根部的铅浓度只相当于鸡眼草的 6.42%、5.93% 和 11.21%^[19]。与鸡眼草混种时,加拿大一枝黄花的生物量、氮磷的摄取量都比单种时显著增加,但对铅的积累却明显减少^[20]。上述研究结果显示,重金属胁迫提高了加拿大一枝黄花对本地种的竞争优势,本地种的存在反而增强了其应对胁迫环境的能力。除此之外,许多研究发现加拿大一枝黄花对土壤氮、磷、光照、水分、温度

等条件的响应都与本地植物之间存在较大差异^[10, 21-22]。如金樑等发现加拿大一枝黄花能够适应低 pH 的土壤,并具有耐阴、耐干旱和耐贫瘠的特点^[23]。

1.2 环境的可入侵性

生物入侵一般包括侵入、定居、归化、扩散等几个过程。一旦入侵种成功建立种群则很难控制和清除,而在其入侵的初始阶段进行管理却十分有效,因此需要掌握哪些环境更易于被入侵,即环境的可入侵性,这是决定外来生物成功入侵的重要条件。

1.2.1 物理环境

目前,加拿大一枝黄花在我国主要分布在上海、浙江、江苏、安徽 4 省市,另外在东北、华北、东南、华中、西南、以及台湾各省有零星分布,通过气候模型预测其潜在分布区可能远大于此范围^[2]。该分布区跨越南温带、北亚热带和中亚热带 3 个气候带,东亚季风盛行,热量条件好,水热同季是最显著的特点^[12]。除气候以外,入侵地的土壤条件也是决定其可入侵性的一个重要因素。中性偏酸、通气良好、低盐的土壤,以及 20—30℃ 的温度有利于加拿大一枝黄花种子的萌发和植株生长^[6, 11]。而土壤中各种营养元素、水分、湿度的变化也会影响入侵的发生。入侵种在竞争资源和利用外界干扰方面的能力比本地种要高得多。Davis 提出的资源波动学说认为,如果资源的供给超过了本地植物的利用能力,植物对资源的竞争强度就会下降,从而有利于入侵的发生^[24],这一结论已被许多研究所证实。如陆建忠等发现高氮或富铵态氮条件有利于加拿大一枝黄花获得更大的生长优势,因此废弃的农业用地容易受到入侵^[22]。但这并非意味着资源贫瘠的环境就有利于本地种。通过对资源利用效率(resource-use efficiency, RUE)的比较发现,在光、水、营养等资源供给十分有限的情况下,入侵种比本地种对资源的利用效率更高,而且低营养条件下入侵种对资源波动的表型可塑性也更强^[25-26]。另外,由于加拿大一枝黄花对胁迫环境的忍耐性较本地植物强,所以退化生态系统也容易受到入侵^[18-20]。

1.2.2 生物环境

影响入侵的生物环境主要指由本地的竞争者、群落多样性、食草动物等因素共同形成的对外来植物入侵的抵抗能力。目前,已有许多理论从抗入侵能力的角度阐述入侵机制,如多样性的取样和互补效应、空余生态位理论、天敌释放假说(enemy release hypothesis, ERH)等,并且这些理论之间具有相通性^[24, 27-29]。植物多样性高,就有可能出现更多竞争能力较强的本地植物,限制入侵种的进入,并且植物之间对资源的竞争也会加剧,需求也更加多样化,因此留下空余生态位的可能性较小,从而抑制了外来物种的入侵。加拿大一枝黄花的入侵地多为荒地或受到人类活动强烈干扰的生境,如铁路和公路沿线、废弃农田、河滩、严重退化的生态系统等。这些生境共同的特点是生物多样性低,系统稳定性差,具有空余生态位,因此对入侵的抵抗能力较低,这为加拿大一枝黄花的侵入、适应和扩散提供了先决条件。天敌释放假说认为在入侵植物原产地有许多天敌能够对其种群规模进行有效控制,这些天敌是经过长期的协同进化而产生的,而在新的生境能够调节其种群动态的食草动物或其他天敌数量大大降低,从而导致其分布范围和丰富度增加^[29]。天敌释放学说能够很好地解释某些入侵过程^[30-31],这些入侵种一般对取食动物或病原菌具有较高的营养价值,并且它们对自我防卫的能量投入较少,而主要通过快速生长和繁殖来补偿天敌取食所造成的生物量损失^[32]。在北美有 314 种昆虫能够以加拿大一枝黄花为食,如 *Eurosta solidaginis* 是一种专门寄生在一枝黄花属植物中的昆虫,虫卵孵化后在植株皮层下取食,并分泌化学物质使宿主畸形生长,产生虫瘿,阻碍一枝黄花的生长,甚至引起死亡^[33]。但到目前为止还没有研究发现在中国存在这类天敌,并且经过大量野外观察也没有发现加拿大一枝黄花上存在类似虫瘿的结构^[12]。虽然加拿大一枝黄花被天敌取食的压力减轻,却并未获得更大的竞争优势,也没有把更多能量从自我防卫投入到生长和繁殖,在入侵地其花序反而更小,可育后代的数量也更少,萌发率更低,植株也没有原产地的高大^[6, 7, 34],可见天敌释放在其入侵机制中的重要性似乎并不高。

虽然目前我国还未发现能有效控制加拿大一枝黄花的天敌,但野外调查证实日本菟丝子(*Cuscuta japonica*)能够寄生于加拿大一枝黄花,并对其生长产生抑制作用。蒋华伟等研究发现,被寄生后加拿大一枝

黄花的光合作用严重受阻、受害症状明显、繁殖时间推迟甚至停止,认为该方法可作为一种辅助性的控制手段^[35]。但日本菟丝子本身就是一种野性极强的杂草,对寄主也无专一性,因此还需要对其生态风险有足够认识。

1.2.3 人类活动的干扰

人类活动的干扰对生物入侵的影响主要在于有意无意地协助入侵种进入新的领地,以及提高环境的可入侵性^[36]。在我国,包括加拿大一枝黄花在内的许多入侵种都是人为引进的,并且由于加拿大一枝黄花具有种子数量多,可利用根状茎繁殖,以及机械损伤能够刺激其产生更多繁殖体的特点,人类活动常常会增加它的繁殖和扩散能力^[7-8]。如城市建设中对绿化苗木的搬运以及在清除加拿大一枝黄花时残留在土壤中的繁殖体都可能成为新的入侵发生源,尤其是在花期,即使将加拿大一枝黄花连根拔除,其仍然能够产生可育后代^[37]。另外,人类活动的强烈干扰会降低系统的生物多样性、改变生物之间的相互关系、使系统的资源供给出现波动,对本地植物的生长产生胁迫作用,从而增加系统的不稳定性和脆弱性,更有利于入侵的发生^[24, 27-28]。研究发现,在城镇与荒地的交界区各种人类活动的干扰能够使森林中外来物种的丰富度明显增加,而高频率的干扰能够增加入侵种的生物量,并使其在与本地物种的竞争中获得更大优势^[38-39]。在我国,加拿大一枝黄花的主要分布区均不同程度地受到人类活动的干扰也说明了这类生境的可入侵性高。此外,干扰也可能会影响入侵种的进化过程。国内不同居群的加拿大一枝黄花具有很高的遗传多样性^[15-16],这可能跟入侵地被人类活动干扰的历史有关^[40]。如环境的波动使那些灵活性高、耐受性和环境适应能力强的生物得以生存并产生变异,从而能够适应更多样化的环境,而加拿大一枝黄花正好具备上述特点^[18-20, 22, 38]。

1.3 化感作用

来自欧亚大陆的两种矢车菊(*Centaurea diffusa*, *Centaurea maculosa*)根部的分泌物对入侵地(北美)的伴生杂草具有很强的抑制作用,而对原产地的植物抑制作用小的多^[41-42]。根据这一现象 Callaway 和 Ridenour 提出了“Novel Weapons”假说(novel weapons hypothesis, NWH)来解释化感物质在外来物种入侵中的作用,这一理论目前得到了许多实验证据的支持^[43]。加拿大一枝黄花各部分的浸提液低浓度时对本地植物的种子萌发率和幼苗生长往往有一定的促进作用,高浓度时则显著抑制(低促高抑现象)^[4, 44-45]。Yang 等发现,加拿大一枝黄花根和根状茎的浸提液在 3 种浓度下对白三叶(*Trifolium repens* L.)和其他 11 种本地植物的种子萌发均有抑制作用,抑制程度随浓度的升高而增强,根状茎的化感效应要高于根^[46]。加拿大一枝黄花的根状茎十分发达,而且无性繁殖能力很强,这对其提高竞争能力,从而成功入侵无疑具有十分重要的意义。沈荔花等发现,加拿大一枝黄花的浸提培养液对小麦(*Triticum aestivum* L.)光合作用的抑制比本地一枝黄花强,而且在氮供应不足的情况下其对本地区一枝黄花的化感作用有所提高^[47-48],说明化感作用与营养物的供给之间存在相互作用。Abhilasha 的研究表明,通过活性碳吸附土壤中的化感物质后,大部分本地植物对加拿大一枝黄花的竞争能力明显增强,与加拿大一枝黄花伴生的植物比外围生长的植物对化感物质的敏感性低,这说明本地植物能够逐渐适应其化感作用^[49]。此外,释放到土壤中的化感物质也可能通过土壤微生物以及土壤酶活性的变化间接影响竞争的结果。加拿大一枝黄花的根状茎浸提液明显降低本地植物的菌根感染率,改变土壤中的孢子组成,并明显抑制土传菌的活性,高浓度的根部浸提液还会抑制脱氢酶和硝酸还原酶活性^[50-52]。

目前,已从加拿大一枝黄花植株中提取出许多种活性成分,包括多炔类、萜类、克罗烷类、黄酮类、酯类、精油等,部分物质具有抗菌、杀(驱)虫、植物毒性等化感作用^[53-54]。Kobayashi 等发现,加拿大一枝黄花(*S. altissima*)产生的脱氢母菊酯(dehydromatricaria ester, DME)在琼脂培养基上 5—10mg/L 的浓度就可以对水稻(*Oryza sativa* L.)幼苗的生长产生毒性;在土壤中 DEM 的浓度很低,其抑制活性与土壤水相中的浓度有关,而与总量无关^[55-56]。但是,由于外界环境因素的影响化感物质实际的生态学功能还很难估计,如取食过程可能会刺激化感物质的产生,并且化感物质的降解又受光照、温度、湿度、土壤类型、土壤微生物组成及活性等多种因素的影响^[56-59]。因此,虽然加拿大一枝黄花的化感效应十分明显,但哪些物质起关键作用,以及在现实环境中的作用机制如何还有待进一步的深入研究。

1.4 植物与土壤的反馈作用

外来植物的入侵是一个涉及食草动物、植物、微生物等多个营养级的复杂生物学过程,包括地上和地下两个相互影响的生境。但很久以来,研究的焦点是食草动物的取食作用,以及植物之间的竞争关系;最近,土壤微生物在外来植物入侵过程中的作用才受到越来越多的重视^[31, 60-61]。本节将重点阐述 AMF 和土传病原菌两类微生物。AMF 是一种严格的内共生微生物,它与宿主植物根部形成的共生体具有重要的生理生态功能,对资源的分配以及种内和种间关系具有重要的调节作用^[62]。土传菌则是植物的天敌,但入侵地存在的主要是侵害本地植物的土传菌,它们需要较长时间才能与入侵植物之间形成寄主族。

1.4.1 丛枝菌根真菌

在外来植物完成种群建立、归化、以及成为入侵种的过程中,传播花粉和种子的动物以及 AMF 等共生生物发挥到了重要作用^[61]。本文之所以重点介绍 AMF 是因为它对宿主几乎没有选择性,不管是在原产地还是入侵地都可以成功地形成共生体,其作用具有普遍性。加拿大一枝黄花是一种菌根依赖性较强的植物^[18],其菌根侵染率与入侵历史之间存在显著的线性关系,说明 AMF 可能会促进加拿大一枝黄花入侵新的生境,并且这种促进作用会产生累积效应^[63]。另外,菌根可以通过提高生物量和光合作用,增加营养供给效率等途径加强加拿大一枝黄花对干旱、营养和重金属胁迫的耐受能力,减缓环境胁迫造成的伤害^[18, 23]。侵染同一植物群落的 AMF 之间并不是相互独立的,它们可以形成菌丝网进行双向的物质传输,从而对植物间的相互关系进行调节^[64]。Zabinski 等发现矢车菊(*C. maculosa*)比本地植物对菌根共生体的利用效率更高,它可以通过外生菌丝从禾本科杂草获得更多磷元素^[65]。同样,Callaway 等的研究表明,在有本地植物(*Nassella pulchra*)和 AMF 存在的情况下,修剪后矢车菊(*C. melitensis*)的生物量与对照相比并未减少,但如果没有本地植物的存在或者去除 AMF 其生物量都将显著下降^[66]。到目前为止,还没有发现加拿大一枝黄花与本地植物之间可以通过菌丝网进行物质传输。入侵种还能够改变本地土壤中的 AMF 群落组成,使之对入侵种的进一步扩张更加有利,而对本地种的恢复不利^[67, 68]。Mummey 和 Rillig 发现,矢车菊(*C. maculosa*)占优势的土壤中 AMF 的多样性和外生菌丝长度都显著下降,并推测这种变化与入侵过程有密切关系^[69]。为了验证加拿大一枝黄花是否会改变本地 AMF 的群落组成,以及改变后的 AMF 群落是否会提高加拿大一枝黄花的竞争能力,笔者曾构建了一个以本地优势种 *Glomus mosseae* 为主的人工群落(Initial AMF community, I-AMF),进行了为期 3a 的研究。结果表明,加拿大一枝黄花明显改变了 AMF 群落组成,*G. mosseae* 的孢子数量显著下降,*G. geosperum* 和 *G. etunicatum* 成为优势种;改变后的 AMF 群落(Altered AMF community, A-AMF)在混种条件下对加拿大一枝黄花生物量积累和营养物质吸收的促进作用明显高于 I-AMF,而对本地种鸡眼草则刚好相反,因此,AMF 群落结构的变化将影响两种植物的竞争关系^[70]。在随后进行的宿主特异性(host specificity)实验中,发现 *G. mosseae* 对鸡眼草的亲合力最大,而 *G. geosperum* 对加拿大一枝黄花的亲合力最大,可见上述群落结构的改变并不是随机发生的^[71]。

1.4.2 病原微生物

入侵植物在新生境中病原菌的数量比原产地要少的多(天敌释放)^[31]。通过对来自欧洲的 473 种入侵植物的研究发现,每种植物在入侵地感染真菌和病毒的机率比原产地分别低 84% 和 24%;并且入侵种的病原菌数量越少其对生态系统功能的危害程度越高,而积累的病原菌数量越多有害程度则越轻^[31]。本地植物由于与土壤微生物协同进化的时间较长,容易积累大量特异性的病原菌,而入侵种则因为天敌释放的缘故解除或降低了病原菌对它的抑制作用,因此能获得更大的竞争优势。Klironomos 的研究发现,入侵地土壤中的病原菌显著降低本地植物的生物量,而对入侵种则无影响,在对土壤进行灭菌处理后这种抑制作用则不复存在,说明这种现象是由土壤生物所引起的;值得一提的是在此实验中 AMF 对两种植物的作用并没有明显差别,也就是说 AMF 并非对入侵种更加有利,只是由于病原菌的负反馈对入侵种不起作用,使 AMF 的正反馈占了优势,因此,从两种作用的净效应来看更加有利于入侵种^[67]。即使 AMF 的正反馈没有建立,没有了病原菌的负反馈作用同样可以使入侵种获得一定的竞争优势,只是随着时间的延长,这种优势会随着病原菌数量的增多而

逐渐丧失^[72]。但最近的研究发现,入侵种 *Chromolaena odorata* 根际会积累大量的 *Fusarium semitectum* 病原菌,并对本地植物生长产生明显抑制,这种现象值得进一步深入研究^[73]。目前,还没有研究发现哪种病原菌能够对加拿大一枝黄花产生明显的抑制作用,这可能是因为短期内本地的病原菌还无法适应其地下部分产生的化感物质。Zhang 等的研究发现,加拿大一枝黄花的根和根状茎的浸提液能够对番茄(千红一号, *Lycopersicon esculentum* Mill) 的两种病原菌 *Pythium ultimum* 和 *Rhizoctonia solani* 的生长和活性产生明显抑制,在砂培和野外条件下这种抑制现象仍然很明显,但本地种鸡眼草却不具有这种功能^[51]。

2 小结与展望

从上述对加拿大一枝黄花入侵机制的研究可以看出,任何一种机制都无法解释入侵的全部过程,这些机制之间存在紧密的相互联系,它们共同促成了入侵的后果(图1)。加拿大一枝黄花的生长、发育、繁殖、遗传、抗逆性等生物学特点和化感作用是它能够成功入侵的内在原因;入侵地环境的气候适宜、资源波动、生物多样性低、缺少天敌等是其成功入侵的外在条件,而人类活动对环境的剧烈干扰和破坏是其成功入侵的最深层原因。

近 10a 来,我国学者对加拿大一枝黄花进行了大量研究,并取得了一定进展。研究方法上日趋完善,从宏观的形态描述进入了细胞和分子水平的结构分析;研究内容更加广泛,从加拿大一枝黄花的分布、生物学特点、生理生态适应性深入到了环境的抗入侵力、化感作用和微生物的反馈效应;研究方向趋向于多领域的交叉,涵盖了经典生态学、化学生态学和分子生态学等。根据目前的研究现状,预计今后一个时期将着力于解决:(1)化感物质的分离,结构分析,原位(*in situ*)作用机制的研究;(2)建立和完善数据库,利用数学模型预测其种群动态和扩散趋势;(3)后入侵阶段环境变化的长期监测,加拿大一枝黄花在系统中的生态功能以及与本地生物的协同进化的研究;(4)加拿大一枝黄花的资源化利用、有效控制以及清除方法的研究和探索。关于清除方法,目前主要还是采用人工清除和化学清除,但前者需要投入大量人力,对时机选择有很高要求,且清除不彻底,而后者则容易产生二次污染。另外,还应该注意在加拿大一枝黄花入侵时间较长的区域,它与本地的昆虫、植物、土壤微生物之间可能已建立了紧密的相互关系,对其彻底清除应该考虑到对系统稳定性的影响^[74]。加拿大一枝黄花生长速度快、生物量巨大,多种有效成分具有止痛、消炎、利尿、抗肿瘤等功效,若能在有效管理和控制的前提下加以开发利用,有可能成为一种优良的药用植物^[75]。

References:

- [1] Weber E. Current and potential ranges of three exotic goldenrods (*Solidago*) in Europe. *Conservation Biology*, 2001, 15 (1): 122-128.
- [2] Lu J Z, Weng E S, Wu X W, Weber E, Zhao B, Li B. Potential distribution of *Solidago canadensis* in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2007, 45 (5): 670-674.
- [3] Li Z Y, Xie Y. *Invasive Alien Species in China*. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 170.
- [4] Sun B Y, Tan J Z, Wan Z G, Gu F G, Zhu M D. Allelopathic effects of extracts from *Solidago canadensis* L. against seed germination and seedling growth of some plants. *Journal of Environmental Sciences*, 2006, 18 (2): 304-309.
- [5] Xu H M, Li Y J, Lu Y M. Primary research on the biological characteristics of *Solidago canadensis*. *Weed Science*, 2006, (2): 32-33.

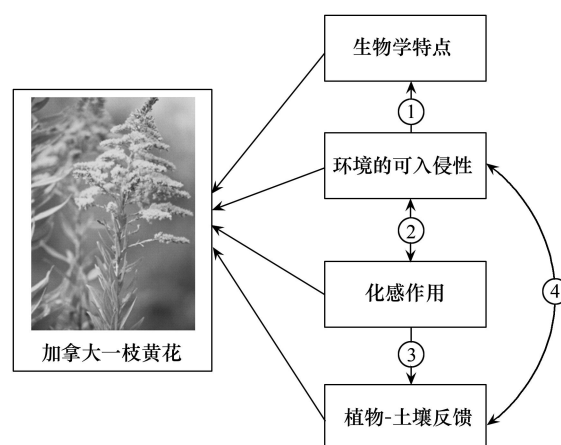


图1 加拿大一枝黄花入侵机制间的相互关系

Fig. 1 The interactions between multiple invasion mechanisms of *Solidago canadensis*

①人类干扰造成的机械损伤增加根状茎的无性繁殖^[8],人类干扰影响加拿大一枝黄花的遗传多样性^[40],本地植物和物理环境的变化增加加拿大一枝黄花的抗逆性^[18-20];②取食动物刺激加拿大一枝黄花产生更多的化感物质^[57],化感物质降低本地植物的竞争能力^[44-52];③化感物质干扰本地植物的菌根形成并减弱其功能^[70-71],抑制土传菌活性^[51];④本地植物积累大量特异性病原菌竞争能力下降,菌根真菌协助加拿大一枝黄花建立新种群,增加环境的可入侵性^[63, 67]

- [6] Shen G H, Qian Z G, Chai X L, Guan L Q, Chen J S. Study on seed biological characteristics of *Solidago canadensis*. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2004, 20 (4): 105-107.
- [7] Huang H, Guo S L. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (11): 2795-2802.
- [8] Wang Y L, Gao R R, Yu J Y. Invasive structural foundation of exotic plant Canada goldenrod. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29 (1): 108-119.
- [9] Huang H, Guo S L. Seasonal dynamics of physiological indexes of exotic plant *Solidago canadensis* and their adaptive significance. *Journal of Zhejiang Normal University (Natural Sciences)*, 2005, 28 (2): 201-205.
- [10] Hu T Y, Fang F, Guo S L, Jiang H W. Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invasive weed *Solidago canadensis* and its companion species. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)*, 2007, 33 (4): 379-386.
- [11] Guo S L, Fang F. Physiological adaptation of the invasive plant *Solidago canadensis* to environments. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27 (1): 47-52.
- [12] Dong M, Lu J Z, Zhang W J, Chen J K, Li B. Canada goldenrod (*Solidago canadensis*): An invasive alien weed rapidly spreading in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2006, 44 (1): 72-85.
- [13] Zhang Z X, Zhang X P, Shao J W, Liu H J, Yang K J, Cao J J. Cytological mechanism of *Solidago canadensis* invasion. *Acta Laser Biology Sinica*, 2007, 16 (5): 603-607.
- [14] Yang J. The formation and evolution of polyploid genomes in plants. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2001, 39 (4): 357-371.
- [15] Huang H, Guo S L. Analysis of population genetic differences of the invasive plant. *Bulletin of Botanical Research*, 2005, 25 (2): 197-204.
- [16] Dong M, Lu B R, Zhang H B, Chen J K, Li B. Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Species Biology*, 2006, 21 (1): 13-18.
- [17] Alexander J M, Poll M, Dietz H, Edwards P J. Contrasting patterns of genetic variation and structure in plant invasions of mountains. *Diversity and Distributions*, 2009, 15 (3): 502-512.
- [18] Yang R Y, Yu G D, Tang J J, Chen X. Effects of metal lead on growth and mycorrhizae of an invasive plant species (*Solidago canadensis* L.). *Journal of Environmental Sciences*, 2008, 20 (6): 739-744.
- [19] Yang R Y, Tang J J, Yang Y S, Chen X. Invasive and non-invasive plants differ in response to soil heavy metal lead contamination. *Botanical Studies*, 2007, 48 (4): 453-458.
- [20] Zhang Q, Yang R Y, Tang J J, Chen X. Competitive interaction between the invasive *Solidago canadensis* and native *Kummerowia striata* in lead contaminated soil. *Botanical Studies*, 2008, 49 (4): 385-391.
- [21] Ruan H G, Wang J, Lu H M, Tang G M, Pu Z M. Study of the biological characteristics of *Solidago canadensis*. *Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science)*, 2004, 22 (2): 192-195.
- [22] Lu J Z, Qiu W, Chen J K, Li B. Impact of invasive species on soil properties; Canadian goldenrod (*Solidago canadensis*) as a case study. *Biodiversity Science*, 2005, 13 (4): 347-356.
- [23] Jin L. Ecology of Arbuscular Mycorrhizal Association in *Solidago canadensis*, An Invasive Plant. Shanghai: Fudan University, 2005.
- [24] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 2000, 88 (3): 528-534.
- [25] Funk J L, Vitousek P M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 2007, 446: 1079-1081.
- [26] Funk J L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, 2008, 96 (6): 1162-1173.
- [27] van Ruijven J, De Deyn G B, Berendse F. Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecology Letters*, 2003, 6 (10): 910-918.
- [28] Fargione J E, Tilman D. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects. *Ecology Letters*, 2005, 8 (6): 604-611.
- [29] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17 (4): 164-170.
- [30] Wolfe L M. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist*, 2002, 160 (6): 705-711.
- [31] Mitchell C E, Power A G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 2003, 421: 625-627.
- [32] Blumenthal D M. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 2006, 9 (7): 887-895.
- [33] Abrahamson W G, Eubanks M D, Blair C, Whipple A V. Gall flies, inquiline, and goldenrod: A model for host-race formation and sympatric speciation. *American Zoologist*, 2001, 41 (4): 928-938.
- [34] van Kleunen M, Schmid B. No evidence for an evolutionary increased competitive ability (EICA) in the invasive plant *Solidago canadensis*. *Ecology*, 2003, 84 (11): 2816-2823.
- [35] Jiang H W, Fang F, Guo S L. Influences of parasitism by *Cuscuta japonica* plants on eco-physiological characteristics of *Solidago canadensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (1): 399-406.
- [36] Hobbs R J, Huenneke L F. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 1992, 6 (3): 324-337.
- [37] Guo S L, Jiang H W, Fang F, Chen G Q. Influences of herbicides, uprooting and use as cut flowers on sexual reproduction of *Solidago canadensis*. *Weed Research*, 2009, 49 (3): 291-299.
- [38] Alston K P, Richardson D M. The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation*, 2006, 132 (2): 183-198.

- [39] Bradford J B, Lauenroth W K. Controls over invasion of *Bromus tectorum*: The importance of climate, soil, disturbance and seed availability. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17 (6): 693-704.
- [40] Lee C E, Gelembiuk G W. Evolutionary origins of invasive populations. *Evolutionary Applications*, 2008, 1 (3): 427-448.
- [41] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 29 (20): 521-523.
- [42] Bais H P, Walker T S, Stermitz F R, Hufbauer R A, Vivanco J M. Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (±)-catechin. a rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, 2002, 128 (4): 1173-1179.
- [43] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2 (8): 436-443.
- [44] Huang H W, Li J, Dong L Y, Zhang H J. The study on allelopathy of *Solidago canadensis* L. to several plants. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 2009, 32 (1): 48-54.
- [45] Qian Z G, Shen G H, Chai X L, Li T. Effects of different water extract from *Solidago canadensis* L. on seed germination of different weeds. *Weed Science*, 2005, (2): 18-20.
- [46] Yang R Y, Mei L X, Tang J J, Chen X. Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* L. on germination and growth of native Chinese plant species. *Allelopathy Journal*, 2007, 19 (1): 241-248.
- [47] Shen L H, Guo Q X, Xiong J, Li G Q, Lin W X. *Solidago canadensis* L. allelopathy and resource competitiveness under different nitrogen supply. *Chinese Journal of Eco-agriculture*, 2008, 16 (4): 900-904.
- [48] Shen L H, Li G Q, Rong H, Yu G P, Lin W X. Effects of invasive plant *Solidago canadensis* L. on photosynthetic physiology of wheat. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25 (14): 252-255.
- [49] Abhilasha D, Quintana N, Vivanco J, Joshi J. Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* s. l. restrain the native European flora? *Journal of Ecology*, 2008, 96 (5): 993-1001.
- [50] Zhang Q, Yao L J, Yang R Y, Yang X Y, Tang J J, Chen X. Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. *Allelopathy Journal*, 2007, 20 (1): 71-78.
- [51] Zhang S S, Jin Y L, Tang J J, Chen X. The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy. *Applied Soil Ecology*, 2009, 41 (2): 215-222.
- [52] Zhou K, Guo W M. Allelopathic effects of aquatic extracts from *Solidago canadensis* roots and rhizospheric soil on the seed germination and early seedling growth of Chinese cabbage and radish. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25 (1): 174-178.
- [53] Lu T S, Menelaou M A, Vargas D, Fronczek F R, Fischer N H. Polyacetylenes and diterpenes from *Solidago canadensis*. *Phytochemistry*, 1993, 32 (6): 1483-1488.
- [54] Wang K J, Chen L Z, Li N, Yu X P. Antioxidant and radical-scavenging activity of flavonoids from *Solidago canadensis*. *Chinese Pharmaceutical Journal*, 2006, 41 (7): 493-497.
- [55] Kobayashi A, Morimoto S, Shibata Y, Yamashita K, Numata M. C₁₀-polyacetylenes as allelopathic substances in dominants in early stages of secondary succession. *Journal of Chemical Ecology*, 1980, 6 (1): 119-131.
- [56] Kobayashi K, Koyama H, Shim I S. Relationship between behavior of dehydromatricaria ester in soil and the allelopathic activity of *Solidago canadensis* L. in the laboratory. *Plant and Soil*, 2004, 259 (1): 97-102.
- [57] Thelen G C, Vivanco J M, Newingham B, Good W, Bais H P, Landres P, Caesar A, Callaway R M. Insect herbivory stimulates allelopathic exudation by an invasive plant and the suppression of natives. *Ecology Letters*, 2005, 8 (2): 209-217.
- [58] Blair A C, Nissen S J, Brunk G R, Hufbauer R A. A lack of evidence for an ecological role of the putative allelochemical(+ / -)-catechin in spotted knapweed invasion success. *Journal of Chemical Ecology*, 2006, 32 (10): 2327-2331.
- [59] Weidenhamer J D, Romeo J T. Allelochemicals of *Polygonella myriophylla*: chemistry and soil degradation. *Journal of Chemical Ecology* 2004, 30 (5): 1067-1082.
- [60] van der Putten W H, Vet L E M, Harvey J A, Wäckers F L. Linking above-and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16 (10): 547-553.
- [61] Richardson D M, Allsopp N, D'Antonio C, Milton S J, Rejmanek M. Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 2000, 75 (1): 65-93.
- [62] Rillig M C. Arbuscular mycorrhizae and terrestrial ecosystem process. *Ecology Letters*, 2004, 7 (8): 740-754.
- [63] Jin L, Gu Y J, Xiao M, Chen J K, Li B. The history of *Solidago canadensis* invasion and the development of its mycorrhizal associations in newly-reclaimed land. *Functional Plant Biology*, 2004, 31 (10): 979-986.
- [64] Wilson G W T, Hartnett D C, Rice C W. Mycorrhizal-mediated phosphorus transfer between tallgrass prairie plants *Sorghastrum nutans* and *Artemisia ludoviciana*. *Functional Ecology* 2006, 20 (3): 427-435.
- [65] Zabinski C A, Quinn L, Callaway R M. Phosphorus uptake, not carbon transfer, explains arbuscular mycorrhizal enhancement of *Centaurea maculosa* in the presence of native grassland species. *Functional Ecology*, 2002, 16 (6): 758-765.
- [66] Callaway R M, Newingham B, Zabinski C A, Mahall B E. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters*, 2001, 4 (5): 429-433.

- [67] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 2002, 417: 67-70.
- [68] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, Holben W E. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 2004, 429: 731-733.
- [69] Mummey D L, Rillig M C. The invasive plant species *Centaurea maculosa* alters arbuscular mycorrhizal fungal communities in the field. *Plant and Soil*, 2006, 288 (1): 81-90.
- [70] Yang R Y. The Response of Arbuscular Mycorrhizae to Environmental Changes and Their Feedbacks on Host Plants. Hangzhou: Zhejiang University, 2007.
- [71] Zhang Q, Yang R Y, Tang J J, Yang H S, Hu S J, Chen X. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoSone*, 2010, 5(8): e12380. doi:10.1371/journal.pone.0012380.
- [72] Nijjer S, Rogers W E, Siemann E. Negative plant-soil feedback may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 2007, 274 (1625): 2621-2627.
- [73] Mangla S, Inderjit, Callaway R M. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plant. *Journal of Ecology*, 2008, 96 (1): 58-67.
- [74] Van Riel P, Jordaens K, Martins A M F, Backeljau T. Eradication of exotic species. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15 (12): 515.
- [75] Wang K J, Chen L Z, Yu X P. Advances on the chemistry and bioactivity of genus *Solidago*. *Bulletin of Science and Technology*, 2007, 23 (1): 75-82.

参考文献:

- [2] 陆建忠, 翁恩生, 吴晓雯, Weber E, 赵斌, 李博. 加拿大一枝黄花在中国的潜在入侵区预测. *植物分类学报*, 2007, 45 (5): 670-674.
- [3] 李振宇, 解炎. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002: 170.
- [5] 徐惠民, 李元君, 陆云梅. 加拿大一枝黄花生物学特性的初步研究. *杂草科学*, 2006, (2): 29-30.
- [6] 沈国辉, 钱振官, 柴晓玲, 管丽琴, 陈建生. 加拿大一枝黄花种子生物学特性研究. *上海农业学报*, 2004, 20 (4): 105-107.
- [7] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究. *生态学报*, 2005, 25 (11): 2795-2802.
- [8] 王玉良, 高瑞如, 余玖银. 外来植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)入侵的结构基础. *生态学报*, 2009, 29 (1): 108-119.
- [9] 黄华, 郭水良. 外来植物加拿大一枝黄花生理指标的季节动态及其适应意义. *浙江师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 28 (2): 201-205.
- [10] 胡天印, 方芳, 郭水良, 蒋华伟. 外来入侵种加拿大一枝黄花及其伴生植物光合特性研究. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2007, 33 (4): 379-386.
- [11] 郭水良, 方芳. 入侵植物加拿大一枝黄花对环境的生理适应性研究. *植物生态学报*, 2003, 27 (1): 47-52.
- [12] 董梅, 陆建忠, 张文驹, 陈家宽, 李博. 加拿大一枝黄花——一种正在迅速扩张的外来入侵植物. *植物分类学报*, 2006, 44 (1): 72-85.
- [13] 张中信, 张小平, 邵剑文, 刘慧君, 杨开军, 操璟璟. 加拿大一枝黄花入侵的细胞学机制. *激光生物学报*, 2007, 16 (5): 603-607.
- [14] 杨继. 植物多倍体基因组的形成与进化. *植物分类学报*, 2001, 39 (4): 357-371.
- [15] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花居群间遗传差异分析. *植物研究*, 2005, 25 (2): 197-204.
- [21] 阮海根, 王坚, 陆慧明, 汤根妹, 浦正明. 加拿大一枝黄花生物学特性初步试验. *上海交通大学学报(农业科学版)*, 2004, 22 (2): 192-195.
- [22] 陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 李博. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响. *生物多样性*, 2005, 13 (4): 347-356.
- [23] 金樑. 外来入侵种加拿大一枝黄花的菌根生态学. 上海: 复旦大学, 2005.
- [35] 蒋华伟, 方芳, 郭水良. 日本菟丝子(*Cuscuta japonica*)寄生对加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)生理生态特性的影响. *生态学报*, 2008, 28 (1): 399-406.
- [44] 黄洪武, 李俊, 董立尧, 张宏军. 加拿大一枝黄花对植物化感作用的研究. *南京农业大学学报*, 2009, 32 (1): 48-54.
- [45] 钱振官, 沈国辉, 柴晓玲, 李涛. 加拿大一枝黄花浸提液对杂草种子发芽的影响. *杂草科学*, 2005, (2): 18-20.
- [47] 沈荔花, 郭琼霞, 熊君, 李国庆, 林文雄. 不同供氮水平下加拿大一枝黄花的化感作用与资源竞争分析. *中国生态农业学报*, 2008, 16 (4): 900-904.
- [48] 沈荔花, 李国庆, 戎红, 于翠平, 林文雄. 入侵植物加拿大一枝黄花对小麦光合生理的影响. *中国农学通报*, 2009, 25 (14): 252-255.
- [52] 周凯, 郭维明. 加拿大一枝黄花根系和根际土壤水浸液对萝卜和白菜种子萌发及幼苗生长的影响. *西北植物学报*, 2005, 25 (1): 174-178.
- [54] 王开金, 陈列忠, 李宁, 俞晓平. 加拿大一枝黄花黄酮类成分的抗氧化与自由基消除活性的研究. *中国药理学杂志*, 2006, 41 (7): 493-497.
- [70] 杨如意. 丛枝菌根对环境变化的响应及其对宿主植物的调节. 杭州: 浙江大学, 2007.
- [75] 王开金, 陈列忠, 俞晓平. 一枝黄花属植物的化学成分和生物活性研究进展. *科技通报*, 2007, 23 (1): 75-82.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 4 February, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau	LI Na, WANG Genxu, YANG Yan, et al (895)
Effects of submergence on seed germination of nine annual plant species in the Three Gorges Reservoir region and their implication to vegetation restoration	TAO Min, BAO Dachuan, JIANG Mingxi (906)
Temporal-spatial niches of Chinese White Wax Scale insect (<i>Ericerus pela</i>) and its three dominant parasitoid wasps	WANG Zili, CHEN Yong, CHEN Xiaoming, et al (914)
Species diversity of carabid beetles in desert-steppe in Yanchi of Ningxia, China	HE Qi, WANG Xinpu, YANG Guijun (923)
Identification of trophic relationships between marine algae and the copepod <i>Calanus sinicus</i> in a fatty acid approach	LIU Mengtan, LI Chaolun, SUN Song (933)
Community structure of macrozoobenthos in Caizi Lake, China	XU Xiaoyu, ZHOU Lizhi, ZHU Wenzhong, et al (943)
The community distribution pattern of intertidal macrozoobenthos and the responses to human activities in Yueqing Bay	PENG Xin, XIE Qilang, CHEN Shaobo, et al (954)
The effects of jellyfish (<i>Rhopilema esculentum</i> Kishinouye) farming on the sediment nutrients and macrobenthic community	FENG Jianxiang, DONG Shuanglin, GAO Qinfeng, et al (964)
Diurnal activity rhythm and time budgets of the Dwarf Blue Sheep (<i>Pseudois schaeferi</i>) in Zhubalong Nature Reserve	LIU Guoku, ZHOU Caiquan, YANG Zhisong, et al (972)
Comparison of leaf, height and seed functional traits of species in dry-hot valleys	ZHENG Zhixing, SUN Zhenhua, ZHANG Zhiming, et al (982)
Dynamics of soil seed banks in the reversion process of desertification in the middle reaches of the Shiyang River	MA Quanlin, ZHANG Dekui, LIU Youjun, et al (989)
Modelling the spatial distribution of forest carbon stocks with artificial neural network based on TM images and forest inventory data	WANG Shaohua, ZHANG Maozhen, ZHAO Pingan, et al (998)
The GIS-based visual landscape evaluation in mountain area: a case study of Mount Nan-kun National Forest Park, Guangdong Province	QIU Yishu, GAO Jun, ZHAN Qilin (1009)
A functional classification method for examining landscape pattern of urban wetland park: a case study on Xixi Wetland Park, China	LI Yufeng, LIU Hongyu, ZHENG Nan, et al (1021)
Effects of AM fungi on the growth and drought resistance of <i>Seriphidium minchinense</i> under water stress	HE Xueli, GAO Lu, ZHAO Lili (1029)
Modeled impact of irrigation on regional climate in India	MAO Huiqin, YAN Xiaodong, XIONG Zhe, et al (1038)
The responses of photosynthetic energy use in wheat flag leaves to nitrogen application rates and light density under elevated atmospheric CO ₂ concentration	ZHANG Xucheng, YU Xianfeng, MA Yifan, et al (1046)
Enhanced drought and photooxidation tolerance of transgenic tobacco plants overexpressing pea catalase in chloroplasts	WANG Fengde, YI Yanjun, WANG Haiqing, et al (1058)
Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress	WANG Shugang, WANG Zhenlin, WANG Ping, et al (1064)
Predicting winter wheat growth based on integrating remote sensing and crop growth modeling techniques	HUANG Yan, ZHU Yan, WANG Hang, et al (1073)
Effects of spraying ABA on bleeding intensity in neck-panicle node, spike traits and grain yields of two different panicle-type winter wheat	CUI Zhiqing, YIN Yanping, TIAN Qizhuo, et al (1085)
Nitrogen and phosphorus cycling from rice-duck mutual ecosystem during late rice growth season	ZHANG Fan, SUI Peng, CHEN Yuanquan, et al (1093)
Initial exploration of the ecological costs of food production in the hilly red soil region of Southern China	LI Xiao, XIE Yongsheng, ZHANG Yinglong, et al (1101)
Optimization strategy and management decision-making in balancing forage and livestock in Gannan pastoral area	LIANG Tiangang, FENG Qisheng, XIA Wentao, et al (1111)
Species-area relationship in travertine area in Huanglong valley, Sichuan	HUANG Baoqiang, LUO Yibo, AN Dejun, et al (1124)
Influencing factors of fine root lifespans in two Chinese fir plantations in subtropical China	LING Hua, YUAN Yiding, YANG Zhijie, et al (1130)
Age structure effects on stand biomass and carbon storage distribution of <i>Larix olgensis</i> plantation	JU Wenzhen, WANG Xinjie, WANG Xinjie (1139)
Effects on controlling banana Fusarium wilt by bio-fertilizer, chitosan, hymexazol and their combinations	ZHANG Zhihong, PENG Guixiang, LI Huaxing, et al (1149)
Seasonal dynamics of culturable bacterium numbers in freshwater bodies of different water quality in Beijing	GAO Cheng, HUANG Manrong, TAO Shuang, et al (1157)
Review and Monograph	
On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance	ZHAO Ping (1164)
Impacts of plant parasitism on structure and function of ecosystems	LI Junmin, DONG Ming (1174)
Invasion mechanisms of <i>Solidago canadensis</i> L.: a review	YANG Ruyi, ZAN Shuting, TANG Jianjun, et al (1185)

2009 年度生物学科总被引频次和影响力因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响力因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响力因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生态学报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 4 期 (2011 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 4 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许可证	京海工商广字第 8013 号		

