

DOI: 10.5846/stxb201803300684

张桥英, 彭少麟. 增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响. 生态学报, 2018, 38(18): - .

Zhang Q Y, Peng S L. Effects of warming on the biomass allocation and allometric growth of the invasive shrub *Lantana camara*. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): - .

增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响

张桥英^{1,*}, 彭少麟²

1 西华师范大学国土资源学院, 南充 637000

2 中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510006

摘要: 气候变暖已是不争的事实。外来入侵植物随着温度升高有可能作出积极的响应, 采取有效策略来扩大入侵范围, 造成更大的危害。以世界性杂草马缨丹 (*Lantana camara*) 为研究对象, 对不同温度处理下 (22、26°C 和 30°C) 的生长和分配特征及构型效应进行对比研究, 并借助异速生长分析方法, 对不同温度下马缨丹幼株各构件生长关系进行分析。结果表明: 随着温度升高, 马缨丹幼株减少了对地下生物量的分配, 地上部分生物量投资的增加主要表现在对茎的投资上, 并利用有限的叶生物量投资扩大叶面积, 即在高度和广度两方面都增加了对光能的获取。这些响应有利于其同化作用的增强从而提高竞争力, 表明温度增加会增强马缨丹的入侵力, 这也是马缨丹在全球气候变暖背景下扩大其分布范围的有效策略。

关键词: 生物入侵; 全球变暖; 马缨丹; 异速生长

Effects of warming on the biomass allocation and allometric growth of the invasive shrub *Lantana camara*

ZHANG Qiaoying^{1,*}, PENG Shaolin²

1 College of Land and Resources, China West Normal University, Nanchong 637000, China

2 State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510006, China

Abstract: The earth's temperature is increasing, and species differ in their response to climate change depending on their environmental niche properties and physiological characteristics. As adaptable species, invasive plants may be favored to expand their geographical distribution, thus result in more harm. The focal species of this study was the highly invasive shrub, *Lantana camara* (Verbenaceae), occurring mostly between the latitudes of 35°N and 35°S. *L. camara* has been identified as one of the 100 world's most invasive alien species, as it has caused major problems, including decreasing native species diversity, reducing soil fertility, allelopathic alteration of soil properties, and alteration of ecosystem processes. Based on CLIMEX simulations, its potential distribution will expand in new areas under current and future climate scenarios. However, there is limited information on biomass allocation and allometric growth under different temperatures of this species. In this study, we conducted a pot experiment in which branch cuttings were grown at three different temperatures (22, 26, and 30°C) to explore the responses of *L. camara* to climate warming. The morphological variables, including biomass of different growth components, plant height, basal diameter of shoot, volume of root and shoot, and area of leaves were measured. The root-shoot ratio, stem-leaf ratio, leaf mass per area, petiole mass per length, and stem mass per length were calculated. The biomass allocation and configuration effect of *L. camara* under different temperatures were compared. Based on allometric scaling analysis, the allometric growth of *L. camara* growing in

基金项目: 西华师范大学留学归校博士资助项目 (17B003); 四川省教育厅重点项目资助 (18ZA0462, 17AZ0373); 四川省国土资源厅科技项目 (KJ-2018-15)

收稿日期: 2018-03-30; **修订日期:** 2018-07-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiaoyingzhang@163.com

different greenhouses with different temperatures were studied. From the experiment, significant correlations and allometric relationships were found among growth components. We found that with increasing temperature, root biomass decreased, whereas shoot biomass and leaf area increased. The results suggested that *L. camara* increased its biomass investment of stems and expanded its leaves as much as possible, even with the decrease of leaf biomass allocation under higher temperatures, which enhances light capture and assimilation under warming. We concluded that *L. camara* effectively adapted growth strategies to benefit from global warming to compete with native species and improve its invasiveness, which would effectively expand its distribution.

Key Words: biological invasion; global warming; *Lantana camara*; allometric growth

全球气候变暖已是不争的事实^[1]。生物入侵作为全球性的环境问题之一,也是全球变化的重要组成成分,必然受到气候变暖的影响^[2]。研究表明,由气候变暖引起的环境条件的改变在限制本地植物生长的同时也为外来植物的入侵和扩张创造了条件^[3]。因此,研究外来入侵植物对温度升高的响应,可以为预测其在未来全球气候变化大背景下的演化趋势提供参考,对于外来入侵植物的防治和监管具有非常重要的意义。

改变形态特征和生物量分配模式是植物适应不同环境和资源水平的重要策略^[4-5],植物会通过生物量分配的优化配置来适应多样化的环境^[6]。植物的异速生长和表型可塑性一样,会对植物的入侵能力产生影响^[7]。通过生物量分配模式和异速生长分析,可以更好地了解植物尤其是入侵植物对不同环境的适应策略,从而进一步了解其适应机制和入侵能力。

马缨丹(*Lantana camara*)为马鞭草科(Verbenaceae)马缨丹属(*Lantana*)的常绿灌木,原产美洲热带地区,目前已广布于全球 60 多个国家和地区,被 IUCN 列为世界上“100 种最严重的入侵生物”之一^[8]。在中国,马缨丹于 1645 年就作为观赏花卉由荷兰引入台湾,而后逸为野生^[9],在台湾、海南、云南、广东、福建等地大量分布,给当地的农业生产和生活带来严重的影响。马缨丹的入侵能力与其特殊的繁殖特性^[10]、较强的表型可塑性^[11]和化感作用^[12]密切相关。研究表明,气候变暖对其形态和生理生态特征的影响能促进其入侵^[13],且使其分布范围进一步扩大^[6,14]。然而,气候变暖背景下,马缨丹如何通过生物量分配格局及各功能构件生长特征的改变所采取的适应策略尚不明确。本文以室内控制实验研究增温对入侵植物马缨丹生物量分配的影响,并用异速生长的方法分析不同温度处理下马缨丹的生长特征及各构件之间的关系,探讨马缨丹在气候变暖背景下的形态适应对策及入侵策略,为马缨丹的综合防治提供一定的基础。

1 材料与方法

1.1 实验材料与实验设计

于 2008 年 3 月 10 日在广州白云山(23°10′—23°11′N,113°16′—113°18′E)南坡随机选取 10 株马缨丹植株,挑选直径 0.5 cm 左右的三年生健壮枝条并统一修剪为 30 cm 长,然后扦插于白云山园林管理处实验地。实验地光照充足,土壤为赤红壤。经过 3 周的萌发且长势稳定后,选择无病虫害、外部形态以及长势大致一致的枝条移栽到中山大学大学城校区温室,共设置 22、26℃和 30℃3 个温度梯度(其中 22℃为广州地区的年平均温度,作为常规对照;26℃为夏季的平均温度,26℃和 30℃均作为增温处理)。昼夜温度设置分别为 22℃/17℃、26℃/21℃和 25℃/30℃,每天光照时长为 14 h,相对湿度维持在 75%左右。每种温度 15 盆重复,每盆 3 株,每个花盆盛装等量均质营养土,并添加蛭石提高保水性。每种温度下实验盆的位置随机摆放,并且每周随机交换实验盆的位置。移栽初期浇水到过饱和状态,之后每天定期浇水,一周添加一次浓度为 25%(v/v)的 Hoagland 营养液。每周观察植株生长情况,实验一直持续到 2008 年 7 月 10 日结束,在各温度下的每一盆中随机收获一株,共收获 15 株幼株用于各功能性状特征的测定和异速生长分析。

1.2 取样和性状测定

将每个温度处理下随机选取的 15 株植株分成根、茎、叶、叶柄几部分,其中用植株上随机选取的 10 个叶

片的生物量平均值代表该植株单叶片的生物量,随机选取 10 个叶柄的生物量平均值代表该植株单叶柄的生物量,叶片和叶柄总生物量为该植株叶生物量。各构件生物量为 65℃ 下烘干至恒重后的重量。叶片数量指植株上所有展叶面积大于 50% 的叶的数量;叶面积用扫描仪和 UTHSCSA ImageTool 软件计算获得;出叶强度指单位植株质量的叶数;比叶重指单位叶面积的叶生物量;茎径为植株茎中部的直径,用游标卡尺量取;茎体积和根体积用排水法测得。

1.3 数据分析

生长参数的确定应用异速生长方程 $Y = \beta X^\alpha$ [15] 描述,将变量对数转化后, $\log(Y) = \log(\beta) + \alpha \log(X)$,使之符合正态分布用于不同处理间的比较;采用 Model II 线性回归拟合,即可得到权度指数 α 和异速生长常量 β ; α 表示相关性的斜率,斜率值决定了相关性是等速 (α 近似等于 1) 或异速 (α 显著偏离 1) 关系。采用第 II 类回归分析 (Model Type II regression analyses) 来估计异速生长方程的参数,斜率根据标准化主轴估计 (Standardized Major Axis Estimation, SMA) 的方法 [16] 进行计算。截距差异 (Y 轴方向的差异) 的计算通过比较各组 Y 轴代表的植株属性的平均值相对于共同主轴的位移而得到,沿共同主轴方向的位移与之类似。使用 R 软件的 SMATR 软件包进行计算和分析。温度处理对马缨丹构件特征的影响效应采用 one-way ANOVA 分析,并对处理间的差异用 Tukey test 进行多重比较,方差分析用 R 的基础分析软件包,多重比较用 R 的 multcomp 软件包进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同温度条件下马缨丹生物量分配特征

通过对 3 种温度处理下马缨丹幼株生物量分配的统计结果如表 1 所示。结果表明,根生物量在 3 种温度处理下无显著差异;茎生物量、叶生物量、植株生物量在 30℃ 处理下均显著高于 22℃ 处理下的植株,茎生物量、植株生物量和比叶重在 26℃ 和 22℃ 处理下无显著差异,26℃ 下的叶生物量与 22℃ 及 30℃ 处理下差异均不显著;比叶重在 30℃ 下均显著低于 22℃ 下的植株 (表 1)。

表 1 不同温度处理下马缨丹各构件的生物量分配 (平均值±标准误)

Table 1 Biomass allocation of modules of *L. camara* under different temperatures (means±SE)

处理 Treatments	植株生物量/g Plant biomass	根生物量/g Root biomass	茎生物量/g Stem biomass	叶生物量/g Total leaf mass	根冠比 Root-shoot ratio	茎叶比 Stem-leaf ratio	比叶重/(g/cm ²) Leaf mass per area
22℃	0.814±0.159b	0.176±0.037a	0.123±0.026b	0.522±0.0984b	0.26±0.02a	0.22±0.03c	0.0026±0.0001a
26℃	1.025±0.203b	0.111±0.020a	0.228±0.053b	0.685±0.1330ab	0.12±0.03b	0.34±0.02b	0.0023±0.0001b
30℃	1.960±0.383a	0.197±0.044a	0.662±0.145a	1.124±0.2005a	0.11±0.02b	0.57±0.09a	0.0022±0.0001b
均值 Average	1.266±0.184*	0.162±0.209	0.338±0.072**	0.777±0.1000*	0.15±0.01*	0.43±0.06*	0.0024±0.0001**

同一列中,相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$),不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 不同温度条件下马缨丹的构型特征

通过对不同温度处理下马缨丹幼株构型特征 (根长、株高、分枝数、根体积) 的分析发现,不同温度处理下株高有显著差异 ($P < 0.01$),平均株高为 (26.10±3.47) cm,22℃ 处理下株高最小 ((11.14±1.24) cm),30℃ 处理下株高最大 ((44.57±3.86) cm);根长、分枝数和根体积在三种温度处理下均无显著差异,平均根长为 (30.57±2.21) cm、平均分枝数为 1.62±0.13、平均根体积为 (1.34±0.17) cm³ (表 2)。对分枝的构型特征指标 (分枝茎长、分枝茎径和分枝基径) 进行方差分析表明,各个指标组间差异极显著 ($P < 0.01$),30℃ 处理下都比 22℃ 处理下显著增加 (表 2)。

2.3 不同温度条件下马缨丹各构件的异速生长

在各温度处理下,绝大多数构件表现为显著相关的生长关系。其中,根、植株、茎、植株的关系在 95% 的置信区间存在大于 1 的共同斜率,叶、植株在 95% 置信区间存在小于 1 的共同斜率;单叶片、单叶柄的关系在

各温度处理间差异显著,不具有共同斜率(表3)。对于根、植株的关系,增温导致其由异速生长关系转为等速生长关系;而增温则导致茎、植株由异速生长关系转为等速生长关系(表3)。叶生物量、苗高的相关关系随着温度升高逐渐减弱,而增温则使得叶生物量、分枝数的显著相关关系转为不相关。

表2 马缨丹幼株的构型特征(平均值±标准误)

Table 2 Configuration characteristics of *L. camara* under different temperatures (means±SE)

处理 Treatments	根长/cm Root length	株高/cm Plant height	分枝数 Number of branches	根体积/mL Root volume	分枝茎长/cm Branch length	分枝茎径/mm Branch diameter	分枝茎体积/mL Branch volume
22°C	26.00±3.97a	11.14±1.24c	1.86±0.14a	1.44±0.32a	10.82±1.18c	1.50±0.05b	0.27±0.04b
26°C	32.14±4.02a	22.57±2.82b	1.57±0.30a	1.17±0.26a	22.59±2.48b	1.64±0.07b	0.64±0.12b
30°C	33.57±3.37a	44.57±3.86a	1.43±0.13a	1.41±0.35a	41.00±5.20a	2.04±0.15a	1.50±0.34a

表3 不同温度处理下马缨丹植株水平生物量分配关系的 SMA 分析结果

Table 3 SMA analysis on biomass allocation of *L. camara* under different temperatures

Y-X	处理 Treatments	R^2	斜率 Slope	95%置信区间 95% confidence intervals	截距 Interc	共同斜率 Common slope	95%置信区间 95% confidence intervals	P
根-植株 Root-Plant	22°C	0.995**	1.2060	1.084, 1.342	-0.6583			
	26°C	1.000**	1.0450	0.639, 1.709	-0.9624	1.1080	1.096, 1.236	0.628
	30°C	0.996**	1.0680	0.922, 2.030	-1.1188			
茎-植株 Stem-Plant	22°C	0.993**	0.9068	0.8226, 0.9997	-1.2000			
	26°C	0.972**	1.0301	0.8516, 1.2459	-1.2020	1.1090	1.026, 1.2	0.938
	30°C	0.976**	0.9756	0.8167, 1.1655	-1.1880			
叶-植株 Leaf-Plant	22°C	0.959**	0.9345	0.9262, 0.9428	-0.1948			
	26°C	1.000**	0.9844	0.8799, 1.1014	-0.1738	0.9345	0.9263, 0.9643	0.443
	30°C	0.989**	0.9095	0.8306, 0.9959	-0.2110			
单叶片-单叶柄 Individual leaf- Individual petiole	22°C	0.955**	1.4165	1.1137, 1.8015	2.2709			
	26°C	0.954**	0.8626	0.6753, 1.1018	0.8215			0.015
	30°C	0.942**	1.0539	0.8022, 1.3847	1.2990			
叶生物量-株高 Leaf biomass- Plant height	22°C	0.63*	2.64	1.375, 5.068	-3.089			
	26°C	0.594*	1.721	0.873, 3.394	-2.509	2.158	1.436, 3.227	0.6
	30°C	0.356	2.17	0.951, 4.953	-3.551			
叶生物量-分枝数 Leaf biomass- Branch numbers	22°C	0.862*	3.231	2.133, 4.896	-1.2067			
	26°C	0.321	1.009	0.434, 2.347	-0.3626			0.028
	30°C	0.034	1.398	0.53, 3.689	-0.1754			

*,在0.05水平上显著相关;** ,在0.01水平上显著相关;斜率和截距为标准主轴回归计算得出, $P < 0.05$ 表示共同斜率检验中处理间差异显著,不具有共同斜率

3 讨论

3.1 增温对马缨丹生物量分配的影响

越来越多的研究发现,由全球变化导致的温度增加有助于入侵植物在新的环境中的生长和扩散^[13,17-18],而植物的生长状况受植株向根、茎、叶等构件之间所分配的生物量的直接影响^[19]。在本研究中,根生物量在各温度处理间无显著差异,但根冠比差异显著,表明随着温度的增加马缨丹幼株对根的投资比例下降,这与 Landhauser 等^[20]及 Larigauderie 等^[21]在一定温度范围内随温度增加而冠根比率增加的研究结果一致,表明温度升高后植株地上部分投入增加。马缨丹幼株的茎生物量、叶生物量和植株生物量在较高温度处理下均显著高于较低温度处理下的植株。对不同种来说,适合其生长的最适宜温度各不相同^[22],马缨丹表现出较高的

生长适合温度,这也符合其热带起源的特性。茎叶比随温度升高而显著增加,表面较高温度下马缨丹幼株地上部分生物量的增加主要表现在对茎的投资上,这也可以从株高随着温度的升高而增加得到佐证。另外,马缨丹幼株的分枝茎长、分枝茎径、分枝基径和分枝茎体积在较高温度下表现出较大的优势。作为光合作用器官的支撑器官,茎长的增加可以扩大光的捕获空间,茎径、基径和茎体积的增大有利于植物对光合作用所需物质及光合产物的运输。在其他构件不变的情况下株高增大表明在较高温度下马缨丹幼株优先发展株高,株高的增加有利于获取高层的光能,将增强与株型相当植物对空中资源的竞争,从而在与相邻植物对光能的竞争中占优势,这与 Chen 等关于增温条件下入侵植物生物量分配策略的研究结果一致^[23]。

不同温度处理下马缨丹幼株叶片数量无显著差异,但单叶面积随温度的增加依次增大。叶片是植物获取光能进行光合作用的场所,植物总叶面积的大小直接影响着其同化合成物质的多少^[24]。高温下入侵植物马缨丹幼株虽然在叶片数量上没有增加但单叶面积显著增加,从而植株的总叶面积也显著增加,其捕获光能合成物质的能力也增强了。30℃处理下的单叶重和出叶强度的增加都表明在较高温度下马缨丹幼株加大了对光合器官的投入,以有利于获取更多光能,增强其同化作用,合成物质的增加进而促进了马缨丹幼株在较高温度下的生长速率。另一方面,马缨丹幼株在较高温度处理下表现出较低的比叶重,可能是利用其有限的叶生物量投资扩大叶面积增强光合作用的适应策略。

3.2 增温对马缨丹各构件异速生长的影响

异速生长通常指生物体某些构件特征与个体大小之间的幂函数关系^[25-26],植物构件特征之间表现出异速生长的关系被认为是普遍的规律^[27]。而本研究发现,不同温度条件及不同构件之间的生长关系并非都是异速生长的关系。实验结果表明,在植株水平上,22℃处理下(常温)根、植株的关系呈大于1的异速生长关系,26℃和30℃处理下(增温)呈近于1的同速生长,表明在常温下马缨丹幼株的生物量分配倾向于根,在较高温度下根生物量分配没有优势。也就是说,温度的升高改变了生物量对根分配的倾向,从而向地上分配更多的生物量。有关研究也发现自然条件下植物某些性状间的生长关系表现为等速生长关系,并且随着生长环境的改变而改变。3种温度处理下茎、植株呈近于1的同速生长关系,根据在Y轴的截距分析表明:在植株总生物量一定的情况下,茎生物量的分配随温度的增加而增加,这与前面的生物量分配结果相符,也与其他模拟增温对植物株高有促进作用的研究结果相符^[26,28]。

不同温度条件下马缨丹叶与其他构件之间的异速关系变化反映了不同性状、不同环境条件对植物异速生长的影响呈现出不同差异,这也与高山草甸植物对气候变暖的响应相类似^[26]。植物体中叶片和叶柄的生长关系十分密切^[24]。已有研究发现,不同生活型、不同叶候和不同气候带的主要植物叶片大小与叶柄干重均表现为显著的异速生长关系^[24, 29-32]。而本实验发现,增温导致叶片与叶柄的生长关系由异速生长向同速生长转换。这一方面由于增温引起叶面积增大,需要更强壮的叶柄来支撑;另一方面,增大的叶片具有更强的蒸腾作用,因而具有更大的蒸腾拉力,以满足其对水分的需求,这就要求叶柄具有较大的木质部横截面积、导管及管胞数量从而有助于提高叶柄的运输能力。因此增温促进了叶面积增大的同时也分配了更多的生物量到叶柄。这也表明了植物各构件对环境变化表现出不同的适应性状^[33]。

4 结论

植物体内的资源分配到各个构件的模式是研究植物生长格局变化非常重要的内容,而环境因子变化则会不同程度的影响各构件生物量的分配^[34-35]。本研究综合根、茎和叶随温度变化而变化的结果,可以发现增温使得马缨丹幼株对地下部分投资减少,而通过地上对茎投资的增加以及尽可能增加叶面积从而在高度和广度两方面都增加了对光能的获取,同化作用也随之增加,从而提高其在气候变暖背景下的竞争优势,也是其在全球气候变暖背景下扩大分布范围的入侵策略。

参考文献 (References):

[1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2014-Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects.

- Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14(4): 135-139.
- [3] Sorte C J B, Ibàñez I, Blumenthal D M, Molinari N A, Miller L P, Grosholz E D, Diez J M, D'Antonio C M, Olden J D, Jones S J, Dukes J S. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters*, 2012, 16(2): 261-270.
- [4] Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [5] Maherali H, DeLucia E H. Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*, 2001, 129(4): 481-489.
- [6] 陆霞梅, 周长芳, 安树青, 方超, 赵晖, 杨茜, 颜超. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1438-1444.
- [7] Stohlgren T J, Crosier C, Chong G W, Guenther D, Evangelista P. Life-history habitat matching in invading non-native plant species. *Plant and Soil*, 2005, 277(1/2): 7-18.
- [8] Invasive Species Specialist Group, IUCN. 100 World's Worst Invasive Alien Species. (2001). <http://www.iucngisd.org/gisd/pdf/100English.pdf>
- [9] 李振宇, 解焱. 人类活动和外来入侵种. 见: 李振宇, 解焱主编. 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [10] Sharma G P, Raghubanshi A S, Singh J S. *Lantana* invasion: an overview. *Weed Biology and Management*, 2005, 5(4): 157-167.
- [11] Broughton S. Effect of artificial defoliation on growth and biomass of *Lantana camara* L. (Verbenaceae). *Plant Protection Quarterly*, 2003, 18: 110-115.
- [12] Zhang Q Y, Peng S L, Zhang Y C. Allelopathic potential of reproductive organs of exotic weed *Lantana camara*. *Allelopathy Journal*, 2009, 23(1): 213-220.
- [13] Zhang Q Y, Zhang Y C, Peng S L, Zobel K. Climate warming may facilitate invasion of the exotic shrub *Lantana camara*. *PLoS One*, 2014, 9(9): e105500.
- [14] Taylor S, Kumar L, Reid N. Impacts of climate change and land-use on the potential distribution of an invasive weed: a case study of *Lantana camara* in Australia. *Weed Research*, 2012, 52(5): 391-401.
- [15] Huxley J S. Problems of Relative Growth. London: Methuen Company Limited, 1932.
- [16] Warton D I, Wright I J, Falster D S, Westoby M. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.
- [17] Bradley B A, Blumenthal D M, Wilcove D S, Ziska L H. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(5): 310-318.
- [18] Walther G R, Roques A, Hulme P E, Sykes M T, Pyšek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarošík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov V E, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(12): 686-693.
- [19] Reich P B, Tjoelker M G, Walters M B, Vanderklein D W, Buschena C. 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. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 327-338.
- [20] Landhausser S M, Loeffers V J. Growth of *Populus tremuloides* in association with *Calamagrostis canadensis*. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28(3): 396-401.
- [21] Larigauderie A, Ellis B A, Mills J N, Kummerow J. The effect of root and shoot temperatures on growth of *Ceanothus greggii* seedlings. *Annals of Botany*, 1991, 67(2): 97-101.
- [22] Tjoelker M G. Acclimation in plant growth and its determinants to elevated carbon dioxide and temperature: interspecific variation among five boreal tree species (*Populus tremuloides*, *Betula Papyrifera*, *Larix laricina*, *Pinus banksiana*, *Picea mariana*). Minnesota: University of Minnesota, 1997.
- [23] Chen B M, Gao Y, Liao H X, Peng S L. Differential responses of invasive and native plants to warming with simulated changes in diurnal temperature ranges. *AoB Plants*, 2017, 9(4): plx028.
- [24] 祝介东, 孟婷婷, 倪健, 苏宏新, 谢宗强, 张守仁, 郑元润, 肖春旺. 不同气候带间成熟林植物叶性状间异速生长关系随功能型的变异. *植物生态学报*, 2011, 35(7): 687-698.
- [25] Coomes D A. Challenges to the generality of WBE theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(11): 593-596.
- [26] 李晓红, 徐健程, 肖宜安, 胡文海, 曹裕松. 武功山亚高山草甸群落优势植物野古草和芒异速生长对气候变暖的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(9): 871-882.
- [27] Sun S C, Jin D M, Shi P L. The leaf size-twigs size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship. *Annals of Botany*, 2006, 97(1): 97-107.

- [28] Piper F I, Fajardo A, Cavieres L A. Simulated warming does not impair seedling survival and growth of *Nothofagus Pumilio* in the southern Andes. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 2013, 15(2): 97-105.
- [29] Niinemets Ü, Portsmouth A, Tobias M. Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 91-104.
- [30] Xiang S, Wu N, Sun S C. Within-twig biomass allocation in subtropical evergreen broad-leaved species along an altitudinal gradient: allometric scaling analysis. *Trees*, 2009, 23(3): 637-647.
- [31] Niinemets Ü, Portsmouth A, Tena D, Tobias M, Matesanz S, Valladares F. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, 2007, 100(2): 283-303.
- [32] Enquist B J. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology*, 2002, 22(15/16): 1045-1064.
- [33] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [34] 范高华, 崔桢, 张金伟, 黄迎新, 神祥金, 赵学勇. 密度对尖头叶藜生物量分配格局及异速生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(15): 5080-5090.
- [35] 巍巍, 侯玉平, 彭少麟, 陈鹏东, 梁希平, 张静. 不同光照强度对入侵植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 和飞机草 (*Chromolaena odorata*) 生长及生物量分配的影响. *生态学报*, 2017, 37(18): 6021-6028.