

飞机草入侵种群和原产地种群生长和数量型化学防御
物质含量差异的比较研究

张 茹^{1,2} 廖志勇^{1,2} 李扬苹¹ 冯玉龙^{1*}

(1. 中国科学院热带森林生态学重点实验室, 西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 增强竞争能力的进化假说认为, 在入侵地外来植物逃离了原产地天敌的控制, 把原来用于防御的资源分配到生长、生殖等, 从而提高竞争力。为探讨进化在恶性外来入侵植物飞机草(*Chromolaena odorata*) 入侵中的作用, 在同质种植园中的两个养分条件下比较研究了飞机草原产地和入侵地各 8 个种群叶片单宁含量, 茎和叶片总酚、半纤维素和纤维素含量以及总生物量的差异。结果表明, 在两个养分条件下, 飞机草入侵种群和原产地种群总生物量差异均不显著, 入侵种群茎和叶片半纤维素含量均低于原产地种群; 在高养分条件下, 飞机草入侵种群叶片纤维素含量低于原产地种群; 在低养分条件下, 入侵种群茎和叶片总酚含量高于原产地种群。由此, 我们得出结论: 在入侵地, 飞机草未发生加快生长的进化, 但数量型化学防御物质发生了遗传变化; 降低的半纤维素和纤维素含量可能是对入侵地专性天敌缺乏做出进化响应的结果, 提高的总酚含量有利于飞机草防御入侵地的广谱天敌。

关键词 飞机草; 生物入侵; EICA 假说; 生长; 数量型化学防御物质

中图分类号: Q948. 12 + 2. 1 文献标识码: A 文章编号: 1673 - 5102(2011) 06 - 0750 - 08

Comparisons of Growth and Quantitative Defense Compounds between Plants
from Invasive and Native Populations of *Chromolaena odorata*

ZHANG Ru^{1,2} LIAO Zhi-Yong^{1,2} LI Yang-Ping¹ FENG Yu-Long^{1*}

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

Abstract The evolution of increased competitive ability hypothesis predicts that invasive plants may reallocate the resources formerly used for defenses to grow and reproduce in responses to enemy release in introduced ranges, contributing to increased competitive abilities and therefore to invasiveness. To explore the roles of evolution in invasion success of noxious *Chromolaena odorata*, eight invasive and eight native populations were compared at two nutrient levels in a common garden in terms of growth and quantitative defense compounds such as tannin, total phenolics, hemicellulose and cellulose. The results indicated that plants from invasive populations showed lower hemicellulose concentrations in leaf and stem than plants from native populations at both nutrient levels. Plants from invasive populations exhibited lower leaf cellulose concentration at high nutrient level but higher leaf and stem phenolics concentrations at lower nutrient level. Plants from invasive and native populations were not significantly different in total biomass at both nutrient levels. Thus, we concluded that *C. odorata* may not evolve to increase growth in introduced ranges, while showing genetically based changes in quantitative defense compounds. The decreased hemicellulose and cellulose concentrations in plants from invasive populations of *C. odorata* are likely to be associated with the evolutionary responses to the lack of specialist enemies in introduced ranges, while the increased total phenolics concentration may help *C. odorata* defend generalist enemies in introduced ranges.

Key words *Chromolaena odorata*; biological invasions; EICA hypothesis; growth; quantitative defense compounds

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30830027) 和中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-YW-Z-1019)

第一作者简介: 张茹(1983 -), 女, 硕士研究生, 从事生物入侵生态方面的工作。

* 通讯作者: E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2011 - 03 - 25

增强竞争能力的进化(EICA)假说认为,在入侵地外来植物对原产地天敌缺乏的进化响应使其降低天敌防御能力,并把原来维持抗性的资源用于生长和生殖等过程,从而提高竞争能力,促进入侵^[1]。支持EICA假说的文献很多,但与之不一致甚至相反的报道也不少^[2],例如,加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)入侵种群的适合度低于原产地种群^[3];新疆千里光(*Senecio jacobaea*)、斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)、窄叶黄菊(*Senecio inaequidens*)和非洲雏菊(*Senecio pterophorus*)的入侵种群对广谱天敌的防御能力高于原产地种群^[4~6]。Müller-Schärer等^[7]提出的修正的EICA假说认为,外来入侵植物逃离的仅是专性天敌(危害一种或少数几种植物),入侵地的广谱天敌(危害多种植物)仍能危害外来入侵植物,因此,入侵植物可能只降低对专性天敌的抗性,而对广谱天敌的抗性并不一定降低,甚至提高。文献中验证EICA假说的研究多数是通过比较入侵种群和原产地种群受天敌危害程度的差异,判断不同种群天敌抗性的高低,只有少数研究直接测定了外来植物入侵种群和原产地种群化学防御物质含量的差异,且多数测定的是对广谱天敌有防御作用的有毒的质量型化学防御物质的含量,很少有文献测定对专性天敌有防御作用的数量型化学防御物质的含量差异^[8]。测定外来植物入侵种群和原产地种群化学防御物质含量的差异不仅可以揭示入侵植物天敌防御能力是否发生了进化及其化学机制,而且还有助于理解入侵种群和原产地种群物质、能量分配的变化,即入侵种群是否把用于合成防御物质的资源分配到生长和繁殖等。与质量型化学防御物质相比,植物体内木质素、纤维素、半纤维、单宁和总酚等数量型防御物质的含量更高,其变化对植物生长的影响更大^[7]。

飞机草(*Chromolaena odorata*(L.) King & Robinson)是菊科(Asteraceae)多年生丛生型草本植物或亚灌木,原产于中南美洲,现广泛分布于亚洲、非洲、大洋洲30多个热带和亚热带国家和地区,入侵农田、森林和种植园,是世界性的恶性入侵植物。飞机草于1934年在我国云南南部首次被发现,现已在云南、贵州、广西、广东、海南等省区形成危害。由于飞机草入侵区域广、危害大,国际上对它的研究很多,但多数围绕其危害和控制,对其入侵机理研究较少,国内开展过一些入侵机理研究,但未涉及到进化研究^[9~11]。本研究以飞机草为材

料,在同质种植园中的两个养分水平下,比较研究入侵种群和原产地种群生长和数量型化学防御物质含量的差异,探讨入侵种群是否对天敌逃逸做出了进化响应,即是否提高了生长速度、降低了化学防御物质含量,初步明确快速进化与飞机草入侵的关系。回答这些问题不仅有重要的理论意义,而且对飞机草的防治也有一定的指导意义^[9]。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2009年3~5月在飞机草的原产地和入侵地各选8个种群(表1),每个种群选相距较远的10个植株采集种子,即每个种群采集10个家系的种子,并分别保存。2009年6月中旬,在中国科学院西双版纳热带植物园苗圃温室内用育苗盘分别育苗,8月中旬当苗高约5 cm时,选大小一致的幼苗移栽到15 L花盆中,每盆1株,栽培基质由河砂和森林表土等体积混匀而成。类似基质的有机质和总N、P和K含量较高,有效N、P和K含量严重不足^[12]。移栽后的幼苗放在一层遮阴网(相对光强约为50%)下恢复生长30 d,之后移去遮阴网使之在全光照下继续生长,10 d后选大小一致的幼苗,随机分成两组,每组每个种群每个家系各一株,共160株(两组共320株),其中一组做施肥处理,另一组不施肥做对照。养分水平是影响植物生长、竞争和入侵性的重要因素^[13~16],物种或种群的相对表现依赖于养分水平^[17~18]。施肥分两次进行(间隔10 d),每次施狮马牌复合肥(15% N、15% P、15% K) 8.5 g/盆,氮磷钾添加量相当于0.25 g·kg⁻¹土重。幼苗移栽后的最初两周每天浇饱水,之后根据需要浇水,随时除草。

1.2 总生物量和化学物质测定

2009年12月,收获高、低养分处理下各一半的植株(每个种群5个家系),60℃烘干48 h后称重,得每个植株的总生物量(包括根系)。收集剩余的另一半植株位于顶部的10个成熟叶片和顶端嫩茎,105℃杀青,70℃烘干至恒重、粉碎。用香草醛-盐酸法测定单宁含量^[19];用Folin Ciocalteu测定总酚含量^[20];用2 mol·L⁻¹盐酸水解和DNS定糖法测定半纤维素含量^[21];用60%硫酸和蒽酮定糖法测定纤维素含量^[22]。

1.3 数据处理

同一养分水平下各参数在不同产地间的差异用两因素嵌套方差分析检验,产地为固定因子,种

群嵌套入产地做随机因子。同一产地各参数在不同养分水平间的差异用 t 检验分析。在进行方差分析时,先对数据进行方差齐次性检验和正态分布

检验,必要时,对数据进行自然对数转换。所有统计分析均使用 SPSS 13(SPSS Inc. Chicago, Illinois, USA) 。

表1 飞机草种群的基本信息
Table 1 Information on the studied populations of *C. odorata*

	地点 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Elevation(m)
原产地种群 Native population	圣安琪,牙买加 St Andrew, Jamaica	N 18°02′	W 76°43′	750
	庞塞,波多黎各 Ponce, Puerto Rico	N 18°11′	W 66°51′	300
	马纳蒂,波多黎各 Manati, Puerto Rico	N 18°47′	W 66°47′	50
	比那尔德里奥,古巴 Pinar del Rb, Cuba	N 22°45′	W 82°50′	570
	迈阿密,佛罗里达州,美国 Miami, Florida, USA	N 25°38′	W 80°20′	3
	科利尔,佛罗里达州,美国 Collier, Florida, USA	N 25°52′	W 80°29′	3
	布劳沃德,佛罗里达州,美国 Broward, Florida, USA	N 26°08′	W 80°06′	3
	马丁,佛罗里达州,美国 Martin, Florida, USA	N 27°06	W 80°15′	3
入侵地种群 Invasive population	万象,老挝 Vientiane, Laos	N 17°58′	E 102°37′	170
	三亚,海南,中国 Sanya, Hainan, China	N 18°19′	E 109°12′	20
	艺安,越南 Nshe An, Vietnam	N 19°03′	E 104°53′	60
	勐仑,云南,中国 Menglun, Yunnan, China	N 21°56′	E 101°15′	540
	普洱,云南,中国 Puer, Yunnan, China	N 22°46′	E 100°56′	1380
	南宁,广西,中国 Nanning, Guangxi, China	N 22°51′	E 108°09′	70
	百色,广西,中国 Baise, Guangxi, China	N 23°53′	E 106°38′	140
	景东,云南,中国 Jingdong, Yunnan, China	N 24°17′	E 100°50′	1 260

2 结果

2.1 飞机草入侵种群和原产地种群总生物量的差异

在低和高养分下,飞机草入侵种群和原产地种群总生物量的差异均不显著;施肥显著提高飞机草的总生物量($p < 0.001$) (图1)。

2.2 飞机草入侵种群和原产地种群数量型化学防御物质含量的差异

2.2.1 单宁含量的差异

在低和高养分下,飞机草入侵地种群和原产地种群叶片单宁含量差异均不显著,施肥显著降低飞机草叶片单宁含量($p < 0.001$) (图2)。

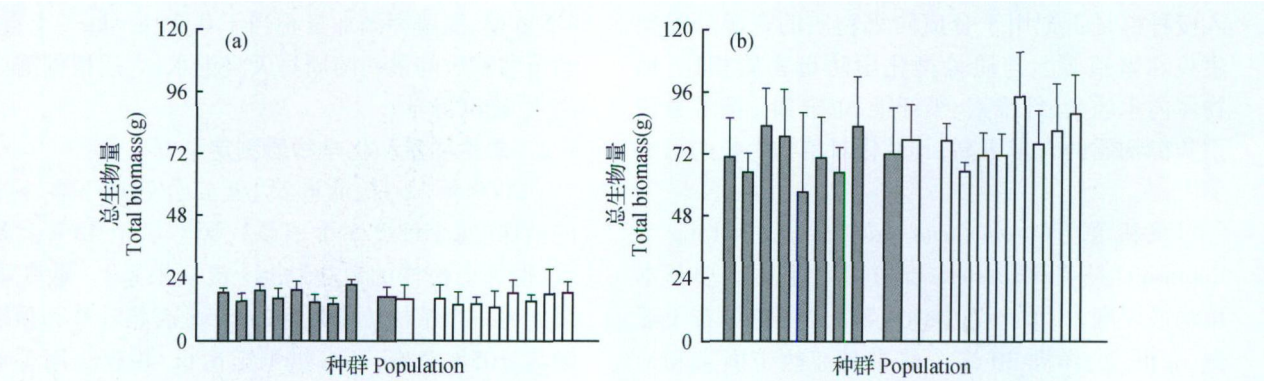


图1 低(a)和高(b)养分下飞机草入侵种群(黑柱)和原产地种群(白柱)种群的总生物量 窄柱表示每个种群的平均值±标准误差;中间的两个粗柱表示入侵地和原产地种群的平均值±标准误差。嵌套方差分析结果:(a)产地 $F_{1,14}=1.480, P=0.244$,种群 $F_{14,62}=1.707, P=0.077$;(b)产地 $F_{1,14}=1.239, P=0.284$,种群 $F_{14,62}=1.023, P=0.443$ 。

Fig.1 Total biomass of plants from invasive (black bars) and native (white bars) populations of *C. odorata* growing under low (a) and high (b) nutrient levels Narrow bars depict means ±SE for each population; two thicker bars in the center are means ±SE for each region using the means of each population as replicates. Results from nested ANOVA: (a) range $F_{1,14}=1.480, P=0.244$, population $F_{14,62}=1.707, P=0.077$; (b) range $F_{1,14}=1.239, P=0.284$, population $F_{14,62}=1.023, P=0.443$.

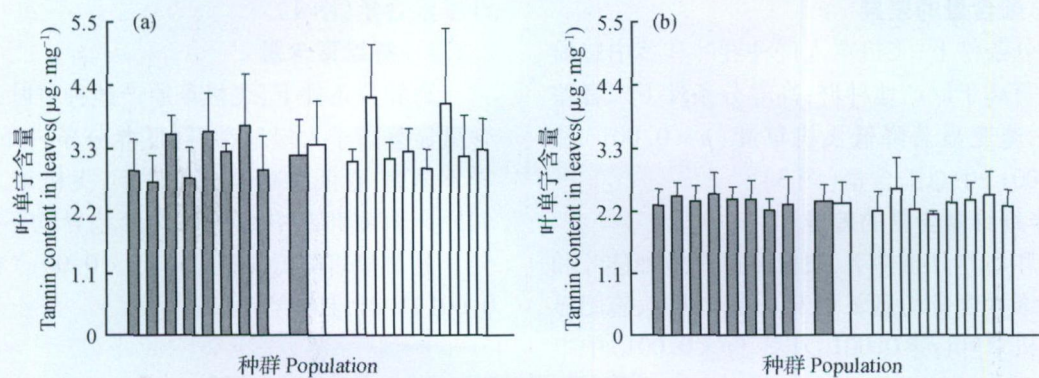


图2 低(a)和高(b)养分下飞机草入侵种群(黑柱)和原产地种群(白柱)种群叶片单宁含量 窄柱表示每个种群的平均值±标准误;中间的两个粗柱表示入侵地和原产地种群的平均值±标准误。嵌套方差分析结果:(a)产地 $F_{1,14}=1.018,P=0.330$,种群 $F_{14,62}=2.392,P=0.010$;(b)产地 $F_{1,14}=0.306,P=0.589$,种群 $F_{14,62}=0.620,P=0.838$ 。

Fig. 2 Leaf tannin concentration in plants from invasive (black bars) and native (white bars) populations of *C. odorata* growing under low (a) and high (b) nutrient levels Narrow bars depict means ± SE for each population; two thicker bars in the center are means ± SE for each region using the means of each population as replicates. Results from nested ANOVA: (a) range $F_{1,14}=1.018,P=0.330$, population $F_{14,62}=2.392,P=0.010$; (b) range $F_{1,14}=0.306,P=0.589$, population $F_{14,62}=0.620,P=0.838$.

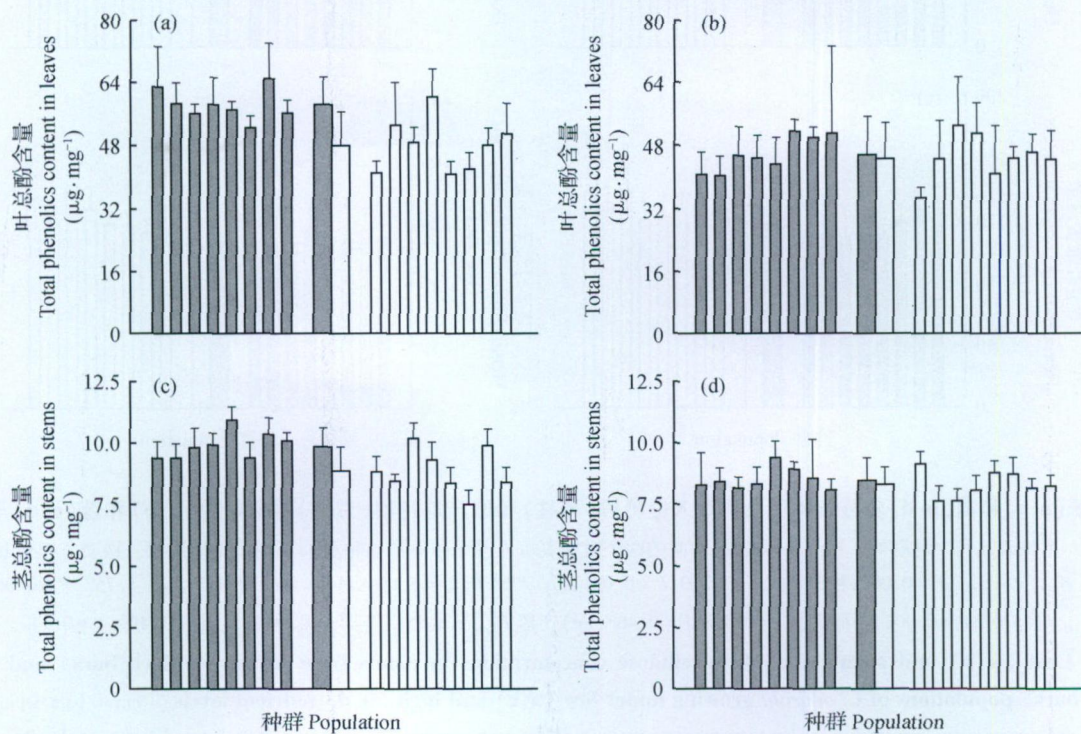


图3 低(a,c)和高(b,d)养分条件下飞机草入侵种群(黑柱)和原产地种群(白柱)种群叶片(a,b)和茎(c,d)总酚含量 窄柱表示每个种群的平均值±标准误;中间的两个粗柱表示入侵地和原产地种群的平均值±标准误。嵌套方差分析结果:(a)产地 $F_{1,14}=13.047,P=0.003$,种群 $F_{14,62}=3.869,P=0.000$;(b)产地 $F_{1,14}=0.109,P=0.746$,种群 $F_{14,61}=1.616,P=0.100$;(c)产地 $F_{1,14}=7.728,P=0.015$,种群 $F_{14,62}=7.044,P=0.000$;(d)产地 $F_{1,14}=0.629,P=0.441$,种群 $F_{14,62}=2.287,P=0.013$ 。

Fig. 3 Leaf (a,b) and stem (c,d) phenolics concentrations in plants from invasive (black bars) and native (white bars) populations of *C. odorata* growing under low (a,c) and high (b,d) nutrient levels Narrow bars depict means ± SE for each population; two thicker bars in the center are means ± SE for each region using the means of each population as replicates. Results from nested ANOVA: (a) range $F_{1,14}=13.047,P=0.003$; population $F_{14,62}=3.869,P=0.000$; (b) range $F_{1,14}=0.109,P=0.746$; population $F_{14,61}=1.616,P=0.100$; (c) range $F_{1,14}=7.728,P=0.015$; population $F_{14,62}=7.044,P=0.000$ and (d) range $F_{1,14}=0.629,P=0.441$; population $F_{14,62}=2.287,P=0.013$.

2.2.2 总酚含量的差异

低养分条件下,飞机草入侵种群叶和茎中总酚含量均显著高于原产地种群;高养分条件下二者差异不显著;施肥显著降低飞机草叶($p < 0.001$)和茎($p < 0.001$)中总酚含量(图3)。

2.2.3 半纤维素含量的差异

在低和高养分条件下,飞机草原产地种群叶和茎中半纤维素含量均显著高于入侵地种群,施肥显著降低飞机草叶($p < 0.001$)和茎($p < 0.001$)中半

纤维素含量(图4)。

2.2.4 纤维素含量

高养分条件下,飞机草原产地种群叶片纤维素含量显著高于入侵地种群,低养分条件下,二者差异不显著;在低和高养分条件下,飞机草入侵种群和原产地种群茎中纤维素含量差异均不显著(图5)。施肥显著降低飞机草叶($p < 0.001$)和茎($p < 0.001$)中纤维素含量。

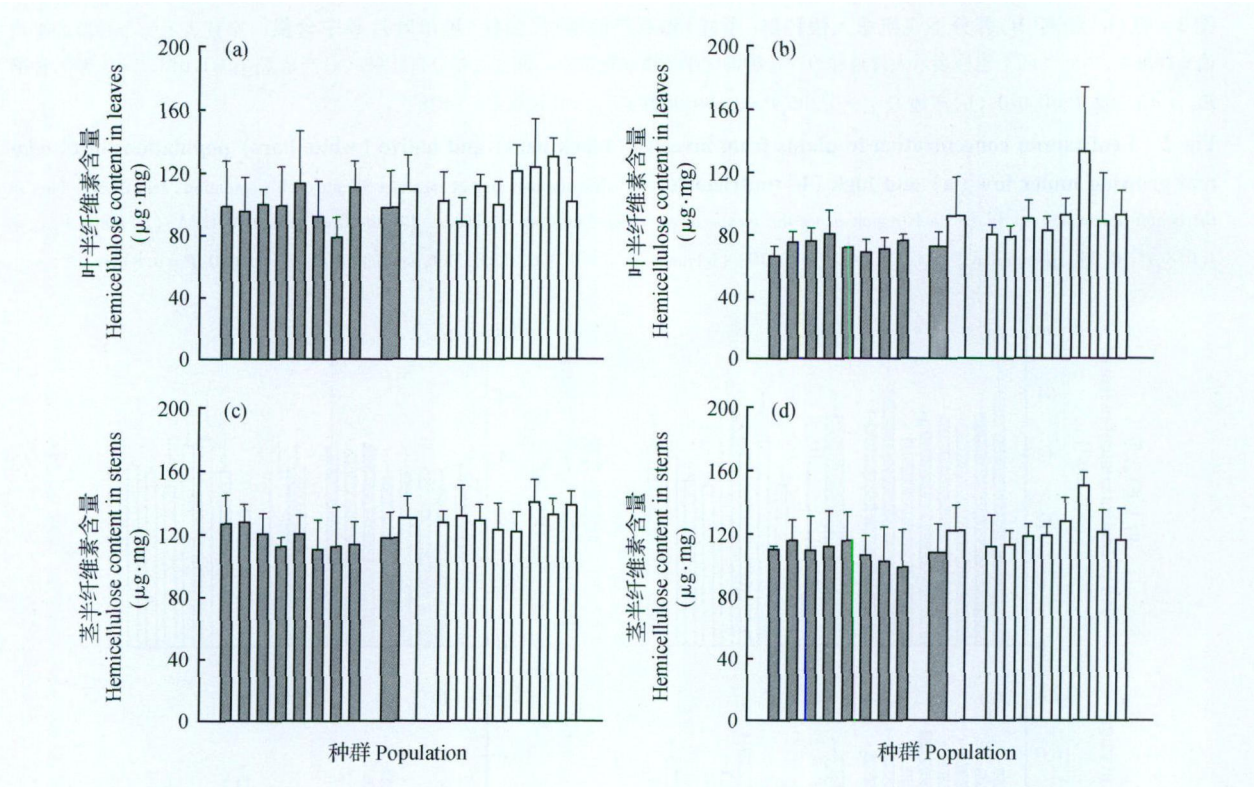


图4 低(a, c)和高(b, d)养分条件下飞机草入侵种群(黑柱)和原产地种群(白柱)种群叶片(a, b)和茎(c, d)半纤维素含量 窄柱表示每个种群的平均值 ±标准误;中间的两个粗柱表示入侵地和原产地种群的平均值 ±标准误。嵌套方差分析结果: (a) 产地 $F_{1,14} = 9.322, P = 0.009$, 种群 $F_{14,62} = 3.209, P = 0.001$; (b) 产地 $F_{1,14} = 5.094, P = 0.040$, 种群 $F_{14,62} = 1.752, P = 0.068$; (c) 产地 $F_{1,14} = 14.203, P = 0.002$, 种群 $F_{14,60} = 1.002, P = 0.463$; (d) 产地 $F_{1,14} = 8.851, P = 0.010$, 种群 $F_{14,61} = 1.490, P = 0.142$ 。

Fig.4 Leaf (a, b) and stem (c, d) hemicellulose concentrations in plants from invasive (black bars) and native (white bars) populations of *C. odorata* growing under low (a, c) and high (b, d) nutrient levels Narrow bars depict means ±SE for each population; two thicker bars in the center are means ±SE for each region using the means of each population as replicates. Results from nested ANOVA: (a) range, $F_{1,14} = 9.322, P = 0.009$; population, $F_{14,62} = 3.209, P = 0.001$; (b) range, $F_{1,14} = 5.094, P = 0.040$; population, $F_{14,62} = 1.752, P = 0.068$. (c) range, $F_{1,14} = 14.203, P = 0.002$; population, $F_{14,60} = 1.002, P = 0.463$ and (d) range, $F_{1,14} = 8.851, P = 0.010$; population, $F_{14,61} = 1.490, P = 0.142$.

3 讨论

同质种植园实验能排除环境异质性的干扰,揭示研究材料间遗传决定的差异^[23]。本研究中,飞机草入侵种群和原产地种群的总生物量差异不显

著(图1),表明在入侵地飞机草未发生加快生长(增强竞争能力)的进化,这与EICA假说不一致。与我们的结果类似,Willis等^[24]把4种不同植物的原产地种群和入侵地种群同时种植于原产地的同质种植园中,发现入侵地种群并未表现出植株个体

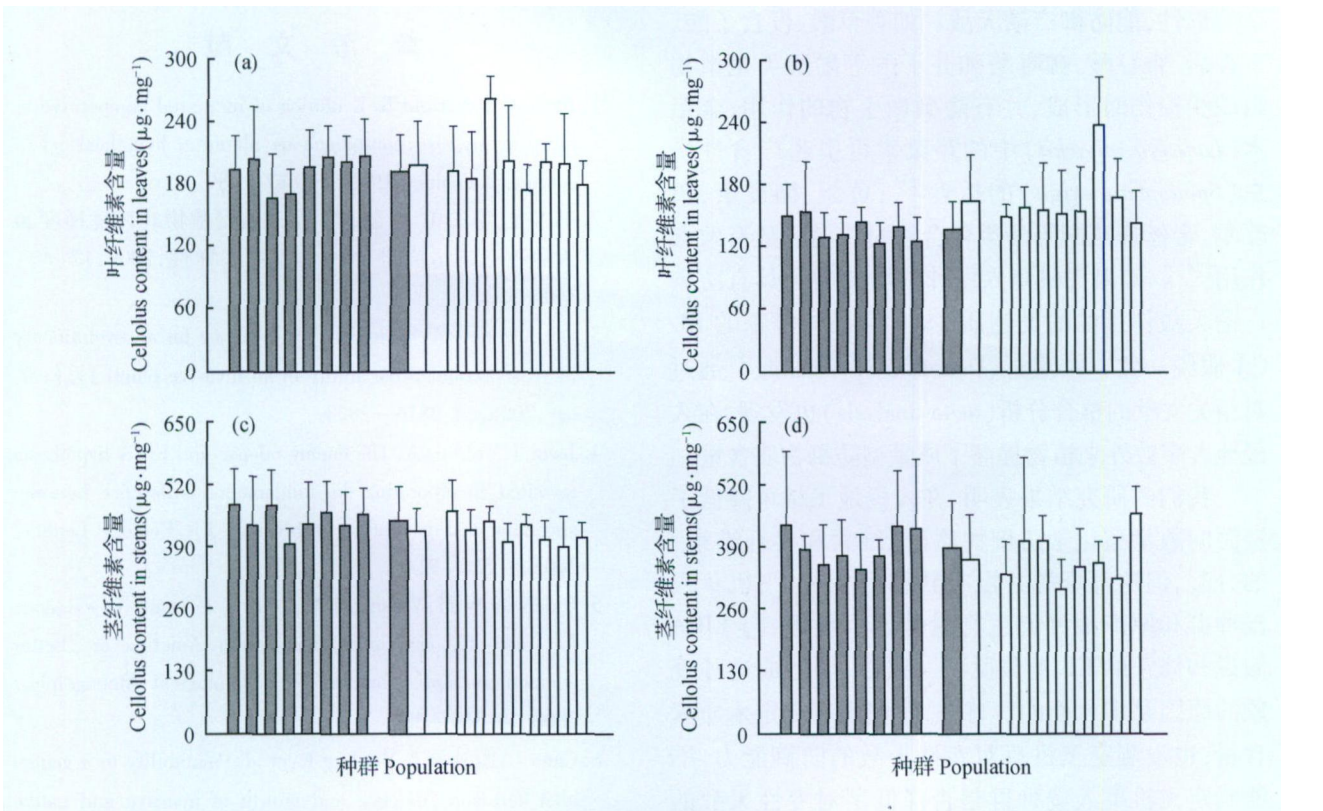


图5 低(a, c)和高(b, d)养分条件下飞机草入侵种群(黑柱)和原产地种群(白柱)种群叶片(a, b)和茎(c, d)纤维素含量。窄柱表示每个种群的平均值±标准误;中间的两个粗柱表示入侵地和原产地种群的平均值±标准误。嵌套方差分析结果:(a)产地 $F_{1,14}=0.448, P=0.514$, 种群 $F_{14,62}=1.621, P=0.099$; (b)产地 $F_{1,14}=5.694, P=0.032$, 种群 $F_{14,62}=2.453, P=0.008$; (c)产地 $F_{1,14}=3.139, P=0.097$, 种群 $F_{14,62}=0.832, P=0.633$; (d)产地 $F_{1,14}=1.073, P=0.317$, 种群 $F_{14,61}=1.061, P=0.409$ 。

Fig. 5 Leaf (a, b) and stem (c, d) cellulose concentrations in plants from invasive (black bars) and native (white bars) populations of *C. odorata* growing under low (a, c) and high (b, d) nutrient levels. Narrow bars depict means $\pm$ SE for each population; two thicker bars in the center are means $\pm$ SE for each region using the means of each population as replicates. Results from nested ANOVA: (a) range, $F_{1,14}=0.448, P=0.514$; population, $F_{14,62}=1.621, P=0.099$, (b) range, $F_{1,14}=5.694, P=0.032$; population, $F_{14,62}=2.453, P=0.008$. (c) range, $F_{1,14}=3.139, P=0.097$; population, $F_{14,62}=0.832, P=0.633$ and (d) range, $F_{1,14}=1.073, P=0.317$; population, $F_{14,61}=1.061, P=0.409$.

增大的进化; Franks 等^[25] 研究发现, 百千层 (*Melaleuca quinquenervia*) 入侵种群和原产地种群的天敌耐性和竞争力差异也不显著。van Kleunen 和 Schmid^[3] 甚至发现, 与原产地种群相比加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 入侵种群植株更矮, 开花数量和无性繁殖后代更少; Bossdorf 等^[26] 也发现, 在有竞争的情况下, 葱芥 (*Alliaria petiolata*) 入侵种群株高和果实产量低于原产地种群。这说明外来植物入侵的复杂性, 难以用一种假说解释所有的入侵案例。

在两个养分条件下, 飞机草入侵种群茎和叶片半纤维素含量均显著低于原产地种群, 高养分条件下入侵种群叶片纤维素含量也低于原产地种群 (图 4, 5), 表明在入侵地飞机草发生了降低数量型

化学防御物质含量的进化, 与 EICA 假说一致。这可能是飞机草入侵种群对天敌 (尤其是专性天敌) 逃逸做出的进化响应。在原产地, 飞机草有 200 多种天敌, 其中近 1/4 为专性天敌, 远多于其在入侵地的天敌^[19]。

在低养分条件下, 飞机草入侵种群茎和叶片总酚含量高于原产地种群 (图 3), 这与 Willis 等^[24] 的结果不同, 不支持 EICA 假说。Willis 等^[24] 发现, 千屈菜 (*Lythrum salicaria*) 原产地种群叶片酚类化合物含量高于入侵种群。酚类物质是带羟基芳香环的一类衍生物的总称, 在植物体内含量较高, 影响植物组织对昆虫的适口性和可消化性, 因而作为数量型化学防御物质影响专性昆虫取食。但有些酚类物质具有质量型化学防御物质的属性, 即具有

高的毒性,能防御广谱天敌。如香草酸、没食子酸、丁香酸、香豆酸、咖啡酸和芥子酸等酚酸类是植物组织受损伤时形成,并有防御微生物的作用;金银木(*Lonicera maackii*)中的芹菜素可引起广食性昆虫(*Spodoptera exigua*)的拒食^[27];黄酮、槲皮素、鱼藤酮、金丝梅萘酮等酚类化合物对广谱天敌有致死作用^[28]。如果飞机草入侵种群增加的是具有防御广谱天敌作用的酚类物质,本文结果与修正的 EICA 假说一致^[7]。最近,Doorduyn 和 Vrieling^[8]通过对相关文献的整合分析(meta-analysis)也发现,在入侵地大多数外来植物提高了质量型防御物质含量。

我们的研究结果表明,在入侵地飞机草降低了资源向数量型化学防御物质(纤维素和半纤维素)的分配,但这部资源并没有转移到生长,飞机草入侵种群和原产地种群生物量差异不显著,与 EICA 假说和修正的 EICA 假说不一致^[1,7]。造成这种现象的原因是多方面的。首先,我们没有测定木质素含量,也没测定飞机草对专性天敌的防御能力,不能确定飞机草入侵种群是否降低了对专性天敌的防御能力,不排除入侵种群把更多的资源分配到木质素的可能性。这表明只通过测定化学物质含量来验证 EICA 假设还是有很大局限性的。其次,我们的实验只是在一个同质种植园中进行的一次性研究,尽管设计了两个养分水平,不能排除在其他种植园、年份或环境条件下飞机草入侵种群和原产地种群生长有差异的可能性。不同的种植园、不同的研究年份间土壤、气温和降水等环境条件可能不同,而环境条件是影响植物生长、竞争等的重要因素^[15]。一种植物或种群的表现不一定在任何条件下都优于另一种植物或种群^[17-18];如果外来植物入侵种群和原产地种群的表型可塑性相差较大,在某一条条件下入侵种群的表现可能优于原产地种群,但在另一条件下则可能会得到相反的结论。此外,只在一个同质种植园开展研究,也难以排除奠基者效应或者预适应基因型的引入对试验结果的可能影响^[29]。第三,本实验是在没有竞争的单种条件下进行的,生长快慢并不说明竞争能力高低,因为植物对可获得资源的快速利用能力和对低水平资源的耐受力可能不一致^[30-32]。在无竞争的情况下测定的生长指标等不足以说明外来植物入侵种群和原产地种群竞争力的强弱^[6,33]。因此,在入侵地飞机草是否发生了增强竞争能力的进化还需要进一步研究。

参 考 文 献

1. Blossey B, Nitzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis [J]. Journal of Ecology, 1995, 83: 887-889.
2. 冯玉龙, 廖志勇, 张茹, 等. 外来入侵植物对环境梯度和天敌逃逸的适应进化 [J]. 生物多样性, 2009, 17(4): 340-352.
3. van Kleunen M, Schmid B. No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant [J]. Ecology, 2003, 84: 2816-2823.
4. Joshi J, Vrieling K. The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores [J]. Ecology Letters, 2005, 8: 704-714.
5. Ridenour W M, Vivanco J M, Feng Y L, et al. No evidence for trade-offs: *centaurea* plants from America are better competitors and defenders [J]. Ecological Monographs, 2008, 78: 369-386.
6. Cao L, Escarré J, Vrieling K, et al. Palatability to a generalist herbivore, defence and growth of invasive and native *Senecio* species: testing the evolution of increased competitive ability hypothesis [J]. Oecologia, 159: 95-106.
7. Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T. Evolution in invasive plants: implications for biological control [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2004, 19: 417-422.
8. Doorduyn L J, Vrieling K. A review of the phytochemical support for the shifting defence hypothesis [J]. Phytochemistry Reviews, 2010, 10(1): 99-106.
9. 张黎华, 冯玉龙. 飞机草的生防作用物 [J]. 中国生物防治, 2007, 23: 83-88.
10. Feng Y L, Wang J F, Sang W G. Irradiance acclimation, capture ability, and efficiency in invasive and non-invasive alien plant species [J]. Photosynthetica, 2007, 45: 245-253.
11. 余香琴, 冯玉龙, 李巧明. 外来入侵植物飞机草的研究进展与展望 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(5): 591-560.
12. 王满莲, 冯玉龙. 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应 [J]. 植物生态学报, 2005, 29: 697-705.
13. Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility [J]. Journal of Ecology, 2000, 88: 528-534.
14. Galatowitsch S M, Anderson N O, Ascher P D. Invasiveness in wetland plants in temperate North America [J]. Wetlands, 1999, 19: 733-755.
15. Sexton J P, McKay J K, Sala A. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North A-

- merica[J]. *Ecological Applications*, 2002, 12: 1652 – 1660.
16. 刘潮, 冯玉龙, 田耀华. 紫茎泽兰入侵对土壤酶活性和理化因子的影响[J]. *植物研究*, 2007, 27(6): 722 – 729.
 17. Daehler C C. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34: 183 – 211.
 18. Genton B J, Kotanen P M, Cheptou P O, et al. Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: An inter-continental reciprocal transplant experiment [J]. *Oecologia*, 2005, 46: 404 – 414.
 19. Broadhurst R B, Jones W T. Analysis of condensed tannin using acidified vanillin[J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1978, 29: 788 – 794.
 20. McDonald S, Prenzler P D, Autolovich M, et al. Phenolic content and antioxidant activity of olive extracts[J]. *Food Chemistry*, 2001, 73: 73 – 84.
 21. 熊素敏, 左秀凤, 朱永义. 稻壳中纤维素、半纤维素和木质素的测定[J]. *粮食与饲料工业*, 2005, 8: 40 – 41.
 22. 王玉万, 徐文玉. 木质纤维素固体基质发酵物中半纤维素、纤维素和木素的定量分析程序[J]. *微生物学通报*, 1987, 14: 81 – 84.
 23. Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1995, 44: 363 – 383.
 24. Willis A J, Blossey B. Benign environments do not explain the increased vigour of non-indigenous plants: a cross-continental transplant experiment [J]. *Biocontrol Science and Technology*, 1999, 9: 567 – 577.
 25. Franks S J, Pratt P D, Dray F A, et al. No evolution of increased competitive ability or decreased allocation to defense in *Melaleuca quinquenervia* since release from natural enemies[J]. *Biological Invasions*, 2008, 10: 455 – 466.
 26. Bossdorf O, Prati D, Auge H, et al. Reduced competitive ability in an invasive plant[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7: 346 – 353.
 27. Cipollini D, Stevenson R, Enright S. Phenolic metabolites in leaves of the invasive shrub, *Lonicera maackii*, and their potential phytotoxic and anti-herbivore effect [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2008, 34: 144 – 152.
 28. 钦俊德. 昆虫与植物的关系[M]. 北京: 科学出版社, 1987.
 29. Williams J L, Auge H, Maron J L. Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens[J]. *Oecologia*, 2008, 157: 239 – 248.
 30. Grime J P. Plant strategies and vegetation processes[M]. Chichester: Wiley, 1979.
 31. Tilman D. Resource competition and community structure [M]. New Jersey: Princeton University Press, 1982.
 32. Goldberg D E. Competitive ability: definitions, contingency and correlated traits[J]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 1996, 351: 1377 – 1385.
 33. Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, et al. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations[J]. *Oecologia*, 2005, 144: 1 – 11.

(上接 738 页)

7. 李锋民, 胡洪营, 门玉洁, 等. 化感物质对小球藻抗氧化体系酶活性的影响[J]. *环境科学*, 2006, 27(10): 2091 – 2094.
8. Hong Y, Hu H Y, Xie X, et al. The responses of enzymatic antioxidants and non-enzymatic antioxidants in cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) isolated from reed (*Phragmites communis*) [J]. *J Plant Physiol*, 2008, 165(12): 1264 – 1273.
9. Lewis M A. Use of freshwater plants for phytotoxicity testing: a review[J]. *Environ Pollut*, 1995, 87: 319 – 336.
10. Ma J Y, Zheng R, Xu L, et al. Differential sensitivity of two green algae, *Scenedesmus obliquus* and *Chlorella pyrenoidosa* to 12 pesticides[J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2002, 52: 57 – 61.
11. 李欲如, 操家顺. 冬季低温条件下浮床植物对富营养化水体的净化效果[J]. *环境污染与防治*, 2005, 27(7): 505 – 508.
12. 郑翀, 郑少奎, 杨志峰, 等. 水芹浮床对 NO_x-N 类富营养水体的连续小试净化[J]. *环境工程*, 2006, 24(3): 31 – 33.
13. 孙颖颖, 王长海. 球等鞭金藻生长抑制物对藻细胞的抑制效应及抗氧化剂对抑制效应的抵制作用[J]. *生物化学与生物物理进展*, 2007, 34(11): 1162 – 1168.
14. Wu Z B, Deng P, Wu X H, et al. Allelopathic effects of the submerged macrophyte *Potamogeton malaianus* on *Scenedesmus obliquus* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, 592: 465 – 474.
15. Hong Y, Hu H Y. Physiological and biochemical effects of allelochemical ethyl 2-methyl acetoacetate (EMA) on cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2008, 71: 527 – 534.
16. 马妍, 石福臣, 柴民伟, 等. 几种植物对铜绿微囊藻和莱茵衣藻的影响[J]. *南开大学学报: 自然科学版*, 2010, 43(3): 81 – 87.
17. 赵勇, 陈桢, 王科举, 等. 泡桐、杨树叶水浸液对作物种子萌发的化感作用[J]. *农业工程学报*, 2010, 26(S1): 400 – 405.