

干扰强度对群落中紫茎泽兰种子萌发、 幼苗定居和生长的影响

牛燕芬^{1,2}, 冯玉龙^{1*}, 谢建磊³, 罗富成³

(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; 3. 云南农业大学 动物科学技术学院, 昆明 650201)

摘要: 干扰与外来植物入侵密切相关, 种子萌发和幼苗定居是植物生活史中最脆弱、也是外来植物入侵最关键的阶段。为研究干扰在恶性外来入侵植物紫茎泽兰成功入侵过程中的作用, 采用人工牧草群落代替自然群落, 人为干扰(去除不同面积的牧草)模拟自然干扰的方式, 研究了紫茎泽兰入侵初期种子萌发、幼苗定居和生长对不同干扰强度的响应与适应。结果表明: (1) 随着干扰强度的增大, 群落下层光强升高, 在直径 15、20、25、30 cm 和 35 cm 的干扰强度下, 群落下层相对光强分别为 6%、9%、16%、20% 和 28%。在各干扰强度下, 紫茎泽兰种子均能萌发(发芽率 40%~50%)、幼苗均能成活(成活率 26%~40%)和定居(定居率 11%~15%), 且差异均不显著(15 cm 和 35 cm 干扰强度下幼苗定居率除外); 在 100% 光环境下, 未发现成功定居的紫茎泽兰幼苗。(2) 随着干扰强度的增大, 紫茎泽兰株高、冠宽、叶片数、叶长、叶宽、单叶叶面积和总叶面积均有升高的趋势, 100% 光强下紫茎泽兰冠宽、叶片数和总叶面积最大。这说明紫茎泽兰耐阴性较强, 较小的干扰就可能致紫茎泽兰成功入侵; 在不利环境下能缓慢生长, 在环境改善后能充分利用资源加速生长, 这可能是紫茎泽兰成功入侵的一个重要策略。

关键词: 紫茎泽兰; 种子萌发; 幼苗定居; 生长; 入侵性; 干扰

中图分类号: Q145 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)06-0795-06

Effects of disturbance intensity on seed germination, seedling establishment and growth of *Ageratina adenophora*

NIU Yan-Fen^{1,2}, FENG Yu-Long^{1*}, XIE Jian-Lei³, LUO Fu-Cheng³

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. Graduate University, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. College of Animal Science and Technology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: Alien plant invasions are tightly correlated with disturbance, and seed germination and seedling establishment are the most vulnerable plant life-history stages, and also the key stages for alien plant invasions. To evaluate the roles of disturbance in success invasion of noxious *Ageratina adenophora*, responses to disturbance intensities of seed germination, seedling establishment and growth of this plant were studied by simulating natural invasion process into artificial pasture community after man-made disturbances (remove different area of forage grass). Irradiance under canopy increased with increasing disturbance. Relative irradiance under canopy after 15 cm, 20 cm, 25 cm, 30 cm,

* 收稿日期: 2011-03-28 修回日期: 2011-10-09

基金项目: 国家自然科学基金 (30670394); 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2-YW-Z-1019) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (30670394); Knowledge Innovation Program of the Chinese Academy of Sciences (KSCX2-YW-Z-1019)]

作者简介: 牛燕芬 (1979-), 女, 云南宣威人, 博士研究生, 专业为生物入侵生态学, (E-mail) niuyanfen@gmail.com.

* 通讯作者: 冯玉龙, 男, 博士, 研究员, 博士生导师, 主要从事植物生理生态学研究, (E-mail) fyl@xtbg.ac.cn.

and 35 cm(diameter) disturbance were 6%,9%,16%,20%,and 28% respectively. At all disturbance intensities,*Ageratina* seeds were able to germinate,and seedlings were able to survive and colonize. The percentages of seed germination(40%–50%),seedling survive(26%–40%) and establishment(11%–15%)were not significantly different between disturbances. Seedlings successfully established were not found at 100% irradiance. Plant height,crown width,leaf number,leaf length,leaf width,individual leaf area,and total leaf area increased with increasing disturbance. The crown width,leaf number,and total leaf area were the biggest at 100% irradiance. Our results indicated that *Ageratina* had a strong ability to tolerate shade,and small disturbance might lead to invasion success for this plant. The abilities to grow slowly at adverse environments and to grow fast after environments improved might be a key strategy for *Ageratina* invasion.

Key words: *Ageratina adenophora* or *Eupatorium adenophorum*; disturbance; growth; invasiveness; seed germination; seedling establishment

干扰是促进外来植物成功入侵的重要因素,受干扰后,植物群落下层光和土壤养分可利用性增加,种间竞争强度降低(Lozon 等,1997;向言词等,2002;Gendron 等,2007)。一般来说,养分有效性和光可利用性的增加均会导致植株生物量增加(Lepik 等,2004)。竞争是植物间的一种相互干扰方式,在调节植物群落动态过程中发挥着非常重要的作用(Tilman,1988)。外来植物的成功入侵取决于其对新环境的适应能力和对本地植物的竞争优势(Riccardi 等,2007)。如果外来种和本地种能均等地分享资源,入侵未必能成功(Weiner,1990);如果外来种能在与本地种的竞争中取得非对称优势,外来种就能抑制并排挤掉本地种最终实现入侵(Fagan 等,2000)。人为干扰随处可见,且已对自然生态系统产生了极大的影响(Łaska,2001),但到目前为止,很少有研究在不同干扰强度下系统地比较和监测外来物种的入侵过程(李爱芳等,2007)。

紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* 或 *Ageratina adenophora* 和 *H. Robinson*)是菊科泽兰属多年生草本植物,原产中美洲,现已成为亚洲、大洋洲、非洲、欧洲、北美洲很多国家和地区的恶性入侵杂草(Feng 等,2011),高产且易于传播的种子,较强的适应能力和化感作用,高的资源捕获能力和利用效率,天敌逃逸和快速进化等可能与紫茎泽兰的入侵性有关(Zheng 等,2005;Feng 等,2007;Tian 等,2007;Feng 等,2009;Li 等,2009;贾海江等,2009;Feng 等,2011)。野外观察发现,紫茎泽兰主要入侵受干扰较大的草地、农田、路边、林缘等,未受干扰或受干扰较小的生境很少被入侵。紫茎泽兰种子萌发需要光照(Auld,1975),干扰很可能是通过改善光环境促进种子萌发从而导致紫茎泽兰入侵。种子萌发和幼苗定居是外来植物入侵的第一步,也是关键的一

步(Good 等,1972;Hewitt 等,2004;Fang,2005;Morrison 等,2007;Li 等,2009)。但到目前为止,有关干扰和紫茎泽兰成功入侵关系的研究很少,还不清楚小到什么程度的干扰就能使紫茎泽兰种子萌发、幼苗定居,紫茎泽兰如何响应和适应干扰环境等,这些对理解紫茎泽兰的入侵性以及生态系统管理有重要的意义。为回答这些问题,我们用人工群落模拟自然群落、人为干扰模拟自然干扰的方式,系统研究了紫茎泽兰种子萌发、幼苗定居和生长对不同干扰强度的响应与适应。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

实验在昆明市北郊云南农业大学草业科学系综合实习基地(102°02' E,25°22' N,1987 m asl)进行。该地属亚热带季风气候;年均温 14.7℃,最热月(7月)平均气温 19.8℃,最冷月(1月)平均气温 7.8℃;年均降雨量 1 000 mm,全年主要降水集中分布在 5~10 月;土壤类型为红壤(牛燕芬等,2006)。

1.2 实验材料

紫茎泽兰种子于 2007 年 4 月在实验地附近采集,挑选成熟、饱满、大小一致的种子备用;伏生臂形草(*Brachiaria decumrens* Stapl)种子于 2007 年 8 月从云南省肉牛牧草研究中心购买。伏生臂形草是一种高产优质牧草,具有较强的竞争能力,在热带和亚热带地区广泛栽培,也用于替代控制紫茎泽兰。

1.3 实验方案

在开阔平整地块上人工翻地深 20 cm,之后建长 5 m,宽分别为 1.05、1.15、1.25、1.35 m 和 1.45 m 的小区各 1 个,小区间隔 50 cm。2007 年 9 月 4 日,将伏生臂形草种子均匀撒播在各小区中,当幼苗

约 8 cm 高时,通过间苗和移栽使小区中的牧草长势均匀,盖度一致。当牧草郁闭后,分别在各小区中去直径 15、20、25、30 cm 和 35 cm 的圆形范围内的全部牧草,模拟牲畜践踏、野生动物打洞、挖掘草药等导致的不同干扰强度。处理时保证干扰部位之间和干扰部位与小区边界之间的距离为 25 cm,并用竹片做成相应大小的圆柱,支撑牧草以保证干扰部位为圆柱形。2008 年 7 月 12 日,当牧草长到 70 cm 高时在各干扰部位进行紫茎泽兰种子萌发和幼苗定居实验;2008 年 8 月 12 日进行植株生长实验。为使各干扰部位的环境条件相对恒定,我们通过刈割的方式使牧草高度一致保持在 70 cm 左右。

1.3.1 种子萌发 在每个干扰强度下各选 10 个干扰部位,在每个干扰部位各放一个直径 12 cm 的培养皿,在小区外全光环境下也放 10 个 12 cm 的培养皿,每个培养皿内装高压灭菌土至容积的 2/3,用自来水浇透,在土壤表面均匀点播 100 粒饱满的紫茎泽兰种子,每 3 d 观察记录一次发芽种子数,记录均在下午没直射光的 18:00~19:00 进行,每次记录时将已经发芽的种子用镊子移除,两周之内不再有种子萌发移走培养皿,结束种子萌发实验。累计发芽种子数就是紫茎泽兰种子发芽率(%)。用灭菌土是为了排除土壤种子库中原有的紫茎泽兰种子和其它植物种子萌发对实验结果的可能影响,也可排除土壤微生物和微型动物对紫茎泽兰种子萌发的影响。

1.3.2 幼苗定居 在每个干扰强度下各选 10 个干扰部位,在小区外全光环境下也选 10 个部位,在每个部位土壤表面均匀播撒 100 粒饱满的紫茎泽兰种子,让其自然萌发和生长,当幼苗长出三片以上真叶时,2008 年 8 月 6 日,统计每个干扰部位成活幼苗的数量。幼苗成活率(%)为成活幼苗数量除以发芽率,紫茎泽兰种子发芽率为上述培养皿中的种子发芽率;幼苗定居率(%)为成活幼苗数量除以播种的种子数量(本实验为 100)。

1.3.3 植株生长 2008 年 7 月 12 日,在荫棚中的苗床上播种紫茎泽兰种子育苗,2008 年 8 月 12 日当苗高约 8 cm 时,选大小一致的幼苗移栽到各干扰部位的中央(每个干扰强度下至少 15 株)和附近的空旷地上(全光下无竞争对照)。2008 年 12 月 28 日,当牧草开始枯黄时,在每个干扰强度和全光下随机选 10 株幼苗,测量株高、冠宽(两个垂直方向的均值)、叶片数量、叶长、叶宽、单叶叶面积和总叶面积。株高和冠宽用直尺测定;叶长、叶宽和叶面积用 Li-

3000C 便携式叶面积仪(Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA)测量。叶长、叶宽和单叶面积是所测植株面积最大的叶片的对应值。

1.3.4 干扰强度的度量 干扰可以影响光强、温度、湿度、土壤水分和养分等,其中对光强的影响最大,也最容易度量。因此测定各干扰强度下的相对光强,即每天接收的光量子通量密度(PPFD)占空旷地每天接收的 PPFD 的百分比。各干扰部位中心和空旷地的 PPFD 用光量子传感器和 HOBO 气象站数据采集器(MicroDAQ, com, Ltd. Contoocook, NH, USA)测定,光量子传感器水平固定在各干扰部位中心和空旷地离地面 40 cm 高的地方,在晴朗天气,从日出到日落每 20 min 记录 1 次 PPFD。测定日空旷地的最大 PPFD 为 $1815 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.4 统计分析

各参数在不同干扰强度下的差异用单因素方差分析(a one-way ANOVA, Duncan 检验)进行检验,为了满足统计检验假设,所有变量均进行了平方根(SQRT)转换,所用分析软件为 SPSS 12.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA)。

2 结果

随着干扰强度的增加,群落下层光强升高,在直径 15、20、25、30 cm 和 35 cm 干扰部位中心离地表 40 cm 高处的相对光强分别为 6%、9%、16%、20% 和 28%,地表光强还要低。在各干扰强度下,紫茎泽兰种子均能萌发、幼苗均能成活(图 1:A, B),且差异不显著($P > 0.05$)。在直径 35 cm 的干扰强度下,紫茎泽兰幼苗定居率高于在直径 15 cm 干扰强度下的定居率;其它干扰强度下紫茎泽兰幼苗定居率差异不显著,与直径 35 cm 和 15 cm 干扰强度下的定居率差异也不显著(图 1:C)。在 100% 光环境下,紫茎泽兰种子萌发很差,只个别种子在阴雨天发芽,且在随后的强光、高温天气死亡,在每三天一次的观察过程中没发现发芽的种子和成活的幼苗。

干扰强度对紫茎泽兰株高($F = 42.81, P = 0.000$)、冠宽($F = 85.41, P = 0.000$)、叶片数($F = 435.60, P = 0.000$)、叶长($F = 22.22, P = 0.000$)、叶宽($F = 10.73, P = 0.000$)、单叶叶面积($F = 98.71, P = 0.000$)和总叶面积($F = 1538.16, P = 0.000$)影响显著。总的看来,紫茎泽兰各参数均有随干扰强度的增大而升高的趋势(图 2)。但在较高

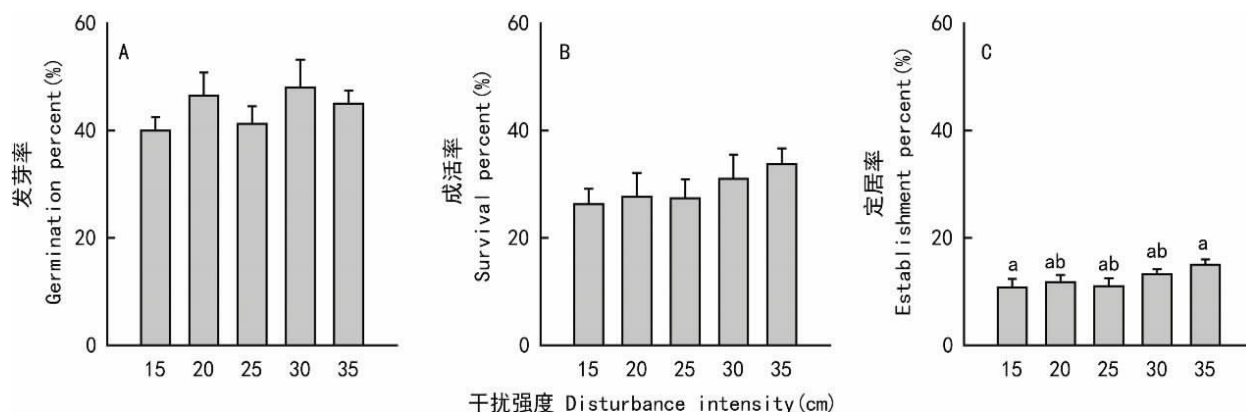


图 1 不同干扰强度下紫茎泽兰种子发芽率、幼苗成活率和定居率

Fig. 1 Percentages of seed germination, seedling survival and establishment of *Ageratina adenophora* at different disturbance levels

平均值±标准误($n=10$);不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)

Mean±standard error($n=10$);different letters indicate significant differences among treatments($P<0.05$)

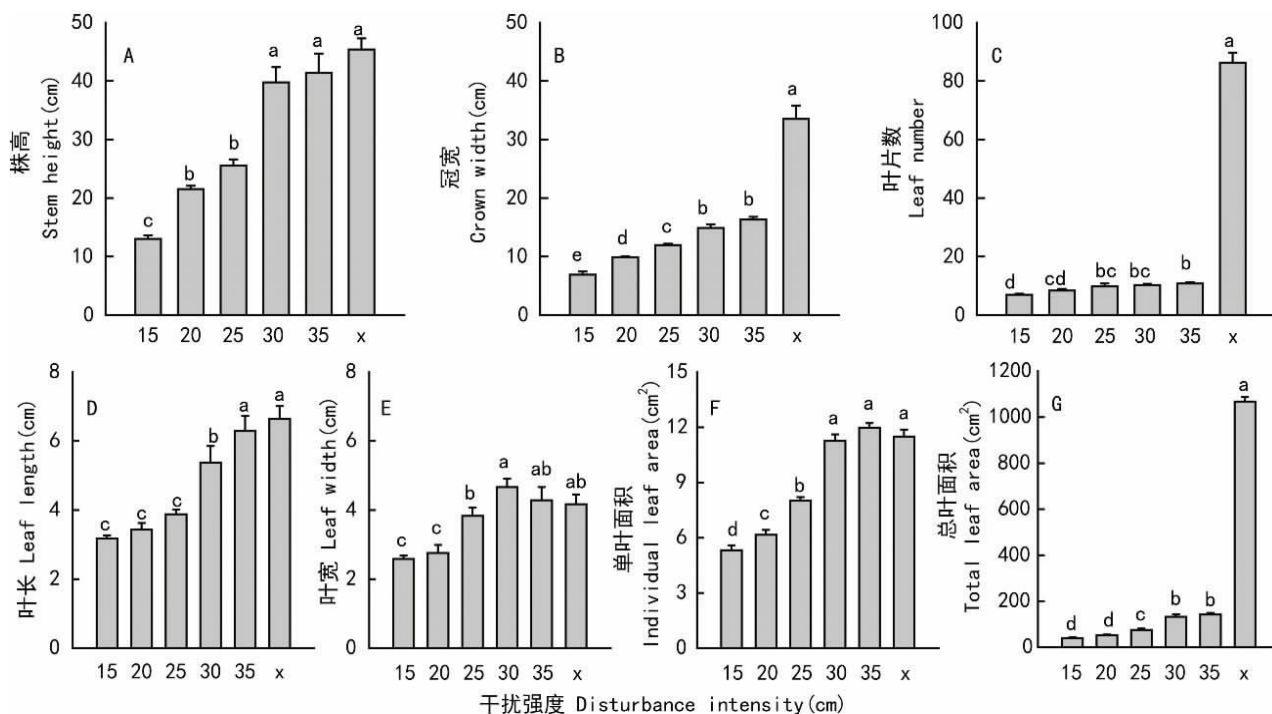


图 2 不同干扰强度下紫茎泽兰的株高、冠宽、叶片数量、叶长、叶宽、单叶面积和总叶面积

Fig. 2 Stem height, crown width, leaf number, leaf length, leaf width, individual leaf area, and total leaf area of *Ageratina adenophora* at different disturbance levels.

平均值±标准误($n=10$);“×”表示 100% 光下的无竞争对照;不同字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

Mean±standard error($n=10$);“×”depicts control without competition at 100% light; different letters indicate significant differences among treatments($P<0.05$)

干扰强度(直径 30 cm 和 35 cm)下,紫茎泽兰株高、冠宽、叶片数、叶宽、单叶面积和总叶面积差异不显著,且株高、叶宽和单叶面积与全光下无竞争对照差异也不显著;100%光强下紫茎泽兰冠宽、叶片数和总叶面积最大。

3 讨论

在各干扰(遮阴)强度下,紫茎泽兰种子均能萌发、幼苗均能定居(图 1),但在 100%光下,紫茎泽兰

种子萌发和幼苗定居很差,表明适度遮阴有利于紫茎泽兰种子萌发和幼苗定居,尽管紫茎泽兰种子萌发需要光照(Auld 等,1975;王文琪等,2006)。与王文琪等(2006)的结果不同,本研究中遮阴程度(干扰强度)对紫茎泽兰种子萌发和幼苗定居影响不显著(图 1),表明紫茎泽兰具有较强的耐阴能力。与种子萌发和幼苗定居过程不同,成功定居后紫茎泽兰能在强光和瘠薄环境下生长(王满莲等,2006),且强光下生长更好(图 2;Zheng 等,2009),甚至能形成单优群落,排挤本地种(Inderjit 等,2011)。这表明种子萌发、幼苗定居和建群是紫茎泽兰生活史上最脆弱的环节,也是对环境最敏感的时期,幼苗一旦定居成功,入侵几乎不可避免。

室内实验和无种间竞争条件下的控制实验均不能很好地说明野外自然条件下紫茎泽兰种子萌发、幼苗定居和生长情况。实验室内紫茎泽兰种子发芽率可达 90%(Li 等,2009),远高于在室外的测定值(图 1;王文琪等,2006)。本研究中紫茎泽兰幼苗的成活率在 26.3%~33.9%之间,远低于王硕等(2009;10%光下幼苗成活率为 95%)在阴处花盆中的测定值。这可能与本研究中紫茎泽兰所处的竞争环境有关,幼苗周围的牧草不仅能降低光强,也会改变红光和远红光比例、土壤生物类群和化学环境,争夺养分和水分等。植物常常能通过增加株高、比叶面积和叶片大小等对低光环境做出适应性响应,紫茎泽兰也不例外;Feng 等(2007)和 Zheng 等(2009)发现,低光下盆栽单种的紫茎泽兰株高、比叶面积和叶片大小等升高。但在本研究中,随干扰强度的降低(光强降低),紫茎泽兰株高、叶长、叶宽和单叶面积均降低(图 2),这可能是由于来自牧草的竞争限制了紫茎泽兰对低光环境做出适应性响应。干扰部位的温度、湿度不会影响紫茎泽兰幼苗对光环境的适应性,因为与外部环境相比,群落内部的环境湿度更高、温度更低且二者均较恒定(Szarzynski 等,2001;Guo 等,2006)。

本研究表明,草山(地)上较小的干扰(直径 15 cm,与牛、马蹄印大小相似,地表光强 6%以下)就能使紫茎泽兰种子萌发、幼苗定居,虽然该环境下紫茎泽兰小苗生长缓慢,但却能长期生存。例如,在直径 15 cm 干扰强度下的非洲狗尾草群落中,我们发现 2 年内紫茎泽兰幼苗很少死亡。在紫茎泽兰的入侵区域,多数本地草本植物(包括肾形草等牧草)冬季枯萎(李爱芳等,2007),此时群落下层光强和土壤养分

可利用性(本地种的利用降低)提高,有利于常绿植物紫茎泽兰生长发育。在时间和/或空间上利用本地植物不能利用的资源(光、水分和养分等)可能是紫茎泽兰成功入侵的原因之一。随着环境的改善,紫茎泽兰生长加快、叶片增多、盖度增大,最后通过遮阴和消耗养分排挤本地植物,实现入侵(Feng 等,2007;Zheng 等,2009)。这种在胁迫条件下缓慢生长,胁迫解除后充分利用资源加速生长的特性可能是紫茎泽兰成功入侵的一个重要策略。

本研究表明,强光限制了紫茎泽兰幼苗定居,但这并不表示紫茎泽兰不能入侵过度干扰生境,如火烧迹地、塌方或道路建设等形成的裸地等,事实上,过度干扰生境更容易被紫茎泽兰入侵。紫茎泽兰幼苗很小,如一片草叶、一个微地形起伏、附近灌丛、小树等都会对其起到保护作用,帮助其度过生活史早期阶段的脆弱期,之后强光和无私其它植物竞争的环境更有利于紫茎泽兰生长(Zheng 等,2009)。本研究试图寻找能抑制紫茎泽兰种子萌发和幼苗定居的最大干扰强度,以期为生态系统管理提供依据,但遗憾的是我们没能实现这一目标。较小的干扰就可能导致紫茎泽兰成功入侵,这加大了生态系统管理的难度。为保护森林、草地等免受紫茎泽兰入侵,我们不但要尽可能减小干扰强度,使群落保持足够大的盖度,防止紫茎泽兰种子萌发、幼苗定居,而且还要辅以其它管理措施,如及时清除已入侵的植株。替代控制是目前常用的紫茎泽兰防治方法之一,选择替代物种、实施替代控制、替代后生态系统管理等都要考虑地上植被的盖度、盖度的维持等。牲畜踩踏、过度啃食或选择性啃食等都可能为紫茎泽兰入侵提供机会,因此,要避免过度放牧,条件允许时尽量实行家畜圈养,发现紫茎泽兰也应及时予以清除。

参考文献:

- Auld B. 1975. The autecology of *Eupatorium adenophorum* in Australia[J]. *Weed Res*, 15(1):27-31
- Fang W. 2005. Spatial analysis of an invasion front of *Acer platanoides*: dynamic inferences from static data[J]. *Ecography*, 28(3):283-294
- Feng YL, Wang JF, Sang WG. 2007. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels[J]. *Acta Oecol*, 31(1):40-47
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, et al. 2009. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant[J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 106(6):1 853-1 856
- Feng YL, Li YP, Wang RF, et al. 2011. A quicker return energy-

- use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range; a potential mechanism for the evolution of increased competitive ability[J]. *J Ecol*, doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01843.x
- Gendron F, Wilson SD. 2007. Responses to fertility and disturbance in a low-diversity grassland[J]. *Plant Ecol*, **191**(2):199-207
- Good NF, Good RE. 1972. Population dynamics of tree seedlings and saplings in a mature eastern hardwood forest[J]. *Bull Torrey Bot Club*, **99**(4):172-178
- Guo XR, Cao KF, Xu ZF. 2006. Acclimation to irradiance in seedlings of three tropical rain forest *Garcinia* species after simulated gap formation[J]. *Photosynthetica*, **44**(2):193-201
- Hewitt N, Kellman M. 2004. Factors influencing tree colonization in fragmented forests: an experimental study of introduced seeds and seedlings[J]. *Fore Ecol Manag*, **191**(1-3):39-59
- Inderjit, Evans H, Crocoll C, et al. 2011. Volatile chemicals from leaf litter are associated with invasiveness of a neotropical weed in Asia[J]. *Ecology*, doi:10.1890/10-0400.1.
- Jia HJ(贾海江), Li XK(李先琨), Tang SC(唐赛春), et al. 2009. Allelopathic effects of *Eupatorium adenophorum* on seed germination of three woody plants in karst region(紫茎泽兰对三种岩溶地区木本植物种子萌发的化感作用)[J]. *Guihaia*(广西植物), **29**(5):631-634
- Laska G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework[J]. *Plant Ecol*, **157**(1):77-99
- Lepik M, Liira J, Zobel K. 2004. The space-use strategy of plants with different growth forms, in a field experiment with manipulated nutrients and light[J]. *Folia Geobot*, **39**(2):113-127
- Li AF(李爱芳), Gao XM(高贤明), Dang WG(党伟光), et al. 2007. Growth trends of Crofton weed(*Eupatorium adenophorum*) seedlings in different habitats(不同生境条件下紫茎泽兰幼苗生长动态)[J]. *Biodiv Sci*(生物多样性), **15**(5):479-485
- Li YP, Feng YL. 2009. Differences in seed morphometric and germination traits of crofton weed(*Eupatorium adenophorum*) from different elevations[J]. *Weed Sci*, **57**(1):26-30
- Lozon JD, MacIsaac HJ. 1997. Biological invasions: are they dependent on disturbance[J]. *Environ Rev*, **5**(2):131-144
- Morrison JA, Mauck K. 2007. Experimental field comparison of native and non-native maple seedlings: natural enemies, ecophysiology, growth and survival[J]. *J Ecol*, **95**(5):1036-1049
- Niu YF(牛燕芬), Luo FC(罗富成), Chen G(陈功). 2006. Comparative study on the next year growth of *Lolium multiflorum* Lam after mowing(一年生黑麦草刈割利用后第二年长势情况的比较研究)[J]. *J Sichuan Grassland*(四川草原), (1):13-15
- Riccardi N, Giussani G. 2007. The relevance of life-history traits in the establishment of the invader *Eudiptomus gracilis* and the extinction of *Eudiptomus padanus* in Lake Candia(Northern Italy): evidence for competitive exclusion[J]. *Aquatic Ecol*, **41**(2):243-254
- Szarzynski J, Anhuf D. 2001. Micrometeorological conditions and canopy energy exchanges of a neotropical rain forest(Surumoni-Crane Project, Venezuela)[J]. *Plant Ecol*, **153**(1):231-239
- Tian YH, Feng YL, Liu C. 2007. Addition of activated charcoal to soil after clearing *Ageratina adenophora* stimulates growth of forbs and grasses in China[J]. *Trop Grasslands*, **41**(4):285-291
- Tilman D. 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities[M]. New Jersey: Princeton Univ Press
- Wang ML(王满莲), Feng YL(冯玉龙), Li X(李新). 2006. Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*(紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **17**(4):602-606
- Wang WQ(王文琪), Wang JJ(王进军), Zhao ZM(赵志模). 2006. Seed population dynamics and germination characteristics of *Eupatorium adenophorum*(紫茎泽兰种子种群动态及萌发特性)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **17**(6):982-986
- Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant populations[J]. *Trends Ecol Evol*, **5**(11):360-364
- Xiang YC(向言词), Peng SL(彭少麟), Zhou HC(周厚诚), et al. 2002. The impacts of non-native species on biodiversity and its control(外来种对生物多样性的影响及其控制). *Guihaia*(广西植物), **22**(5):425-432
- Zheng L(郑丽), Feng YL(冯玉龙). 2005. Allelopathic effects of *Eupatorium adenophorum* on seed germination and seedling growth in ten herbaceous species(紫茎泽兰叶片化感作用对10种草本植物种子萌发和幼苗生长的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **25**(10):2782-2787
- Zheng YL, Feng YL, Liu WX, et al. 2009. Growth, biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances[J]. *Plant Ecol*, **203**(2):263-271

(上接第 774 页 Continue from page 774)

- and the moss layer[J]. *Soil Biol Biochem*, **36**:989-997
- Silver W, Miya R. 2001. Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects[J]. *Oecologia*, **129**:407-419
- Taylor BR. 1988. Does repeated freezing and thawing accelerate decay of leaf litter[J]. *Soil Biol Biochem*, **20**:657-665
- Vitousek PM, Turner DR, Parton WJ. 1994. Litter decomposition on the Mauna Loa environment matrix, Hawaii: patterns, mechanisms, and models[J]. *Ecology*, **75**:418-429
- Wang LX, Wang J, Huang JH. 2003. Comparison of major nutrient released patterns of *Quercus liaotungensis* leaf litter decomposition different climatic zones[J]. *Acta Bot Sin*, **45**(4):399-407
- Xu GP, Hu YG, Wang SP, et al. 2010. Effects of litter quality and climate change along an elevation gradient on litter mass loss in an alpine meadow ecosystem on the Tibetan plateau[J]. *Plant Ecol*, **209**:257-268
- Yang WQ(杨万勤), Deng RJ(邓仁菊), Zhang J(张健). 2007. Forest litter decomposition and its responses to global climate change(森林凋落物分解及其对气候变化的响应)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **18**(12):2889-2895