

不同光照和水分下三叶鬼针草与本地种金盏银盘生长特征的比较研究

潘玉梅¹, 唐赛春^{1*}, 韦春强¹, 刘明超^{1,2}

(1. 广西壮族自治区中国科学院植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学, 广西 桂林 541004)

摘要: 为探讨三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)成功入侵机制, 利用盆栽试验对不同光照和水分条件下三叶鬼针草与本地种金盏银盘(*B. biternata*)的生长特征进行了比较研究。结果表明, 两物种对光和水的变化均具有较大可塑性, 但与金盏银盘相比, 在有利环境下三叶鬼针草具有较大的株高、叶面积、生物量; 在不利环境下, 三叶鬼针草具有较大的比叶面积和叶面积比; 除叶面积比和叶生物量比外, 三叶鬼针草各生理参数的可塑性指数均高于本地种。这说明三叶鬼针草具有较强的表型可塑性和入侵适应性, 这些特性促进了其成功入侵。

关键词: 三叶鬼针草; 金盏银盘; 可塑性; 入侵适应性

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2012.05.010

Comparison of Growth Traits between Invasive Species *Bidens pilosa* and Its Indigenous Congener *B. biternata* under Different Light and Water Conditions

PAN Yu-mei¹, TANG Sai-chun^{1*}, WEI Chun-qiang¹, LIU Ming-chao^{1,2}

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China; 2. Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

Abstract: In order to understand invasive mechanism, the growth traits of *Bidens pilosa* L. and native species *B. biternata* Lour. under different light and water conditions were compared by pot experiment in greenhouse. The results showed that both species appeared great plasticity to various light and water environments. However, the height, total leaf area and biomass of *B. pilosa* under favorable conditions, and the specific leaf area and leaf area ratio under unfavorable conditions were higher than those of native species *B. biternata*. Meanwhile, except for leaf area ratio or leaf mass ratio, the plasticity indices of all parameters of *B. pilosa* were greater than those of native species. These indicated that *B. pilosa* had greater phenotypic plasticity and invasion adaptability, which promoted successful invasion of *B. pilosa*.

Key words: *Bidens pilosa* L.; *Bidens biternata* Lour.; Plasticity; Invasion adaptability

外来生物入侵严重威胁着本地的生物多样性, 影响生态系统功能和发展, 已成为全球面临的严重生态问题^[1]。据国家环保部统计, 目前我国外来入侵种已有 488 种, 其中外来入侵植物就有 265 种^[2]。

随着经济的发展, 交通贸易的频繁, 我国外来入侵种的数量和种类逐年增多, 分布范围越来越广, 严重威胁着农、林业的发展, 对外来入侵生物相关问题的研究刻不容缓。

收稿日期: 2011-12-06 接受日期: 2012-04-09

基金项目: 广西植物研究所基本业务费项目(桂植业 09028;10011); 广西自然科学基金北部湾重大专项项目(2011GXNSFE 018005)资助

作者简介: 潘玉梅(1981~), 女, 硕士, 助理研究员, 从事外来入侵植物的研究。E-mail: panyumei@gxib.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tangs@gxib.cn

不同的外来种具有不同的入侵潜力,研究表明一个外来种在入侵地能够成功入侵,与其周围环境因素密切相关,有利的光照、水分和养分等环境因素能促进外来种在入侵地的爆发^[3-6],因此研究环境因素变化对入侵种生长的影响是探讨入侵种成功入侵机理的重要基础。随着对入侵植物研究的进展,越来越多的学者意识到将入侵种与近缘同属种进行比较的重要性。部分学者已进行的入侵种与同属本地种的同质园实验研究表明,外来入侵种在形态、叶构建、生物量分配等方面比同属本地种有竞争优势,例如具有较高的资源利用效率^[7-8]、较大的比叶面积^[9-10]、较高的可塑性^[11-12]及具有适应干旱环境的叶结构特征^[13]等。但也有些研究表明外来入侵种的比叶面积和表型可塑性并不比同属本地种的大^[14],可见,不同入侵植物对环境因素变化的响应方式不同。

外来入侵种三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)为菊科鬼针草属一年生草本植物,原产热带美洲,现在亚洲和美洲的热带亚热带地区均广泛分布^[15]。其花果期较长,可以不断地产生种子,萌发率高,繁殖力较强,瘦果冠毛芒状且具倒刺,易被携带而传播,现已入侵我国多个省区。入侵生境较广,路边、旱地、山坡、林下等均可生长,是对农业、林业、畜牧业等最具威胁的入侵植物之一,已被归化为入侵性较强的入侵种^[2,16]。近年来,对其分布与危害状况^[17]、化感特性^[18-19]、种子萌发^[20]及繁殖特征与入侵性的关系^[21]、繁殖生物学特性^[22-23]等方面进行了研究,而关于其如何对环境因素变化做出响应的报道较少。金盏银盘(*B. biternata* Lour.)是三叶鬼针草近缘同属本地种,该种在形态上与三叶鬼针草非常相似,容易混淆,其秋季开花,一般花期较短,生境也较广泛,路边、田边甚至林下均可见,但数量较少,一般呈单株或几株零星分布,对生境未造成危害。

为何相似的近缘同属种在同一地区分布的数量存在明显差异?三叶鬼针草的形态及生物量等对环境因素变化的适应能力是否比其同属本地种更强?哪些特征使其在入侵地能成功定居并爆发?弄清这些问题对了解三叶鬼针草的入侵机理有重要作用。光照、水分是影响植物生长的重要因素,因此本文主要探讨外来入侵植物三叶鬼针草与其同属本地种金盏银盘对环境因子光和水的生长响应差异,为研究其成功入侵的机理提供科学依据。

1 材料和方法

实验在广西桂林市雁山镇广西植物研究所温室大棚内进行,地理位置为 110°12' E, 25°11' N,海拔 170 m,属于中亚热带季风气候区,全年平均温度 19.2℃,年降雨量 1655.6 mm。

材料处理 三叶鬼针草(*Bidens pilosa* L.)和金盏银盘(*B. biternata* Lour.)的种子均从雁山镇附近不同种群中收集,于 2011 年 6 月选择两物种籽粒饱满的种子均匀播种到花盆中育苗,待幼苗长至 10 cm 左右,选取株高、基茎和叶片数(4~5 片)基本相似的幼苗移栽到内径为 23 cm,深为 18 cm 的盆中备用,每盆 1 株,栽培基质由肥土与砖红壤等体积混合而成,每盆装土 3 kg,土壤基质养分含量(广西农业科学院土壤肥料研究所测定)为: pH 为 7.65,有机质为 21.58 g kg⁻¹,全 N 为 0.096 g kg⁻¹,全 P 为 0.074 g kg⁻¹,全 K 为 0.975 g kg⁻¹,有效 N 为 91 mg kg⁻¹,有效 P 为 17 mg kg⁻¹,有效 K 为 65 mg kg⁻¹。幼苗在遮荫条件下适应性生长两周后,随机分组进行实验处理。水分处理参照 Burns^[24]和王坤等^[11]的方法设置高水和低水两个水平,高水处理为每天傍晚浇水至盆内土壤含水量达到饱和;低水处理则根据植物每天状况,发生萎蔫便浇水,使土壤湿润。光照处理参照 Zou 等^[8]的方法设置高光(全光照)和低光(覆盖两层遮阴网,光强约为全光照下的 20%)。本实验共设 4 个处理,分别为高光低水、高光高水、低光低水和低光高水,每个处理设 8 个重复。

方法 植株生长一个月后进入营养生长旺盛期,此时进行收获。由于实验过程中有个别植株部分受损,因此从每个处理选取 5 株完整植株进行测量。将每棵植株连根拔起(掉落根系单独分别收集,以测量生物量),将根部泥土冲洗干净晾干,测量株高、总叶面积(Li-3000 型叶面积仪),将植株各部位分离,分别在 70℃下烘至恒重后用电子天平(精确度 0.0001)称量每株总生物量及各部位干重,计算叶面积比(总叶面积 / 植株总重);比叶面积(总叶面积 / 总叶重);根生物量比(根重 / 植株总重)、叶生物量比(叶重 / 植株总重)、茎生物量比(茎重 / 植株总重)、根冠比(根生物量 / 地上部分生物量)。同时计算各参数的可塑性指数:不同环境中某参数的最大值减去最小值,再除以最大值。

数据统计分析 利用 Tree-way ANOVA 分

析3个因素(光照、水分和物种)对植物生长指标的影响;利用 *t*-test 方法检验在同一处理下两物种间各生长指标的差异;用 One-Way ANOVA 分析同一物种各指标在不同处理间的差异性,以上数据用 SPSS 13.0 软件分析, $P < 0.05$ 表示差异显著。

2 结果和分析

2.1 光照和水分对形态特征和生物量的影响

三因素方差分析表明,光强和水分对形态特征和生物量指标的影响显著,高光照和高水分能显著增加两物种的株高、叶面积和生物量,降低叶面积比和比叶面积(图 1);物种因素除对叶面积比和比叶面积影响显著外,对其它形态特征和生物量指标影响不明显,其中三叶鬼针草的叶面积比高于金盏银盘;光照和物种交互作用对株高影响显著,高光下三叶鬼针草的株高显著高于金盏银盘,低光下金盏银盘的株高高于三叶鬼针草;水分和物种交互以及光照、水分和物种三者交互作用对形态特征和生物量指标影响均不明显(表 1)。

对不同光照和水分处理下两物种间的形态特

征和生物量进行比较,结果表明在低光低水条件下,入侵植物三叶鬼针草的株高、叶面积和生物量均显著低于本地种金盏银盘,比叶面积和叶面积比均大于金盏银盘,且比叶面积表现得较明显;在高光高水条件下,三叶鬼针草的株高、叶面积、生物量、比叶面积及叶面积比均高于金盏银盘,其中株高较显著,且在高光低水处理下三叶鬼针草的株高也显著高于金盏银盘,其它处理两物种间各形态指标及生物量差异均不明显(图 1)。

对同一物种在不同光照和水分处理下的形态特征和生物量进行比较,结果表明两物种均对光照和水分变化表现出较大可塑性。高光照处理明显增加两物种的株高,低光低水条件下两物种的比叶面积和叶面积比均显著增加;高光高水处理下两个物种的叶面积也均显著增加,但在低光条件下,高水分能明显促进三叶鬼针草株高和叶面积的增加,金盏银盘的株高和叶面积增加得不明显;高光、高水处理均显著提高三叶鬼针草和金盏银盘的生物量;但在高光低水处理下三叶鬼针草的生物量明显高于低光高水处理,而金盏银盘在这两个处理间的

表 1 光照和水分对三叶鬼针草和金盏银盘生长性状影响的方差分析

Table 1 ANOVA analysis of growth traits of *Bidens pilosa* and *B. biternata* under light and water treatment

		H	TLA	SLA	LAR	B	RMR	SBR	LMR	R/C
L	<i>F</i>	205.309	12.257	189.991	260.678	137.213	0.469	156.707	98.098	1.230
	<i>P</i>	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.498	0.000	0.000	0.276
W	<i>F</i>	9.940	0.105	189.199	190.436	36.647	22.547	3.147	15.641	20.262
	<i>P</i>	0.004	0.748	0.000	0.000	0.000	0.000	0.086	0.000	0.000
S	<i>F</i>	2.135	0.587	8.760	4.668	0.106	20.814	19.242	1.379	21.718
	<i>P</i>	0.154	0.449	0.006	0.038	0.747	0.000	0.000	0.249	0.000
L×W	<i>F</i>	0.053	0.926	217.597	166.431	0.002	50.264	11.140	0.964	45.987
	<i>P</i>	0.819	0.343	0.000	0.000	0.968	0.000	0.002	0.334	0.000
L×S	<i>F</i>	20.584	0.078	0.959	0.102	1.295	3.707	0.178	0.456	3.864
	<i>P</i>	0.000	0.782	0.335	0.751	0.264	0.063	0.676	0.504	0.058
W×S	<i>F</i>	1.330	0.882	3.234	0.456	0.186	2.333	6.470	1.695	3.215
	<i>P</i>	0.257	0.355	0.082	0.505	0.669	0.137	0.016	0.202	0.082
L×W×S	<i>F</i>	0.001	0.390	3.526	0.003	0.071	2.523	14.504	5.378	4.001
	<i>P</i>	0.980	0.537	0.07	0.958	0.792	0.122	0.001	0.027	0.054

$n=2$. L: 光照; W: 水分; S: 物种; H: 株高; TLA: 叶面积; SLA: 比叶面积; LAR: 叶面积比; B: 生物量; RMR: 根生物量比; SBR: 茎生物量比; LMR: 叶生物量比; R/C: 根冠比。以下表同。

$n=2$. L: Light; W: Water; S: Species; H: Height; TLA: Total leaf area; B: Biomass; SLA: Specific leaf area; LAR: Leaf area ratio; RMR: Root mass ratio; SBR: Stem biomass ratio; LMR: Leaf mass ratio; R/C: Root biomass/Shoot biomass. The same are following Tables.

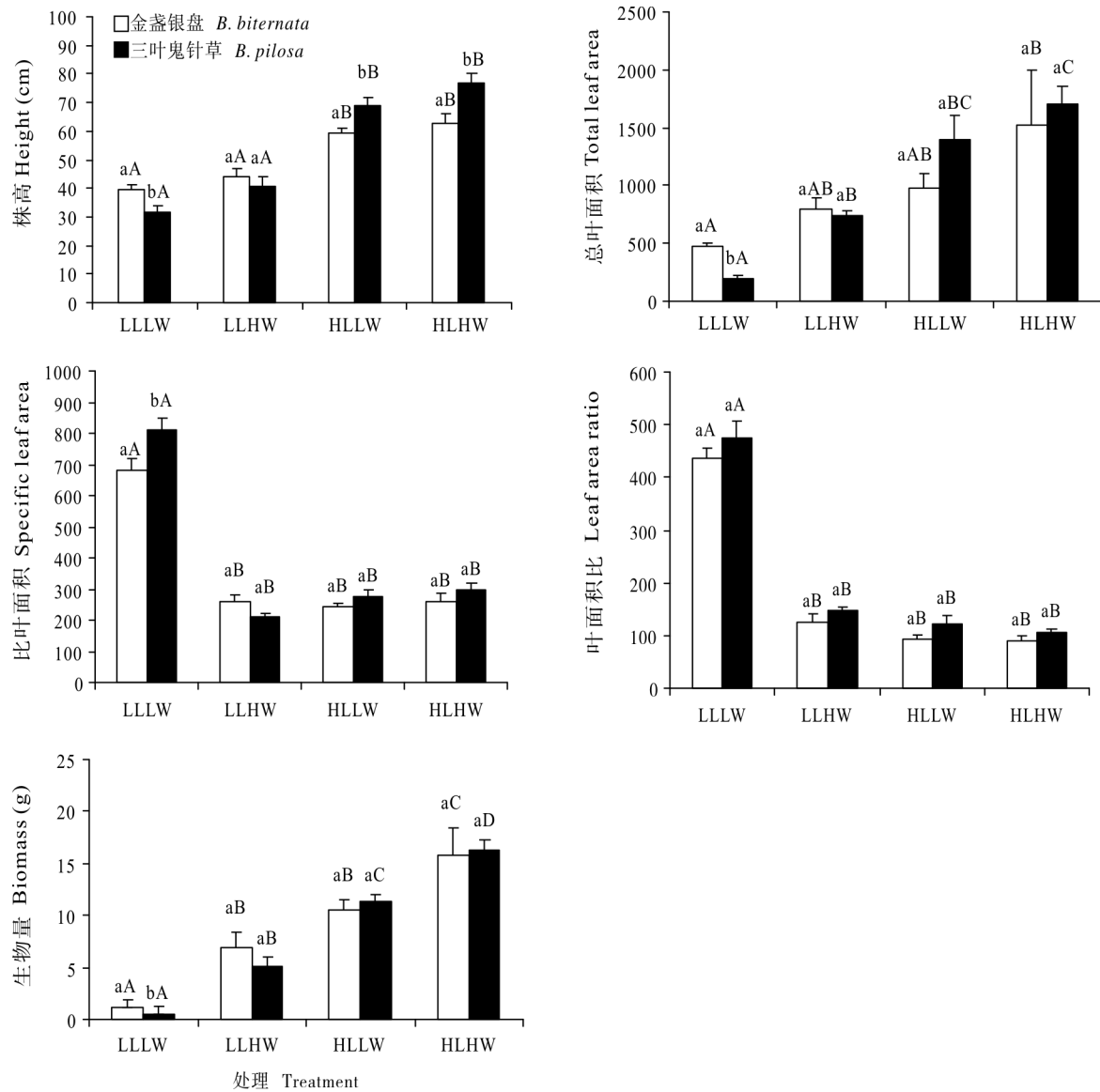


图1 不同光照和水分处理下三叶鬼针草和金盏银盘的形态特征和生物量。LLLW、LLHW、HLLW和HLHW分别表示低光低水、低光高水、高光低水和高光高水处理。柱上不同小写和大写字母分别表示相同处理下物种间和同一物种不同处理间差异显著($P < 0.05$)。以下图同。

Fig. 1 Morphological traits and biomass of *Bidens pilosa* and *B. biternata* under different light and water treatments. LLLW, LLHW, HLLW, and HLHW indicate low light and low water, low light and high water, high light and low water, and high light and high water treatments, respectively. Different small and capital letters above bars indicate significant difference at 0.05 level between two species and under different treatments, respectively. The same is following Figures.

生物量差异不明显(图1)。可见,光照和水分对两个物种的形态特征和生物量有较大影响,但二者交互作用对两物种的叶面积和生物量影响程度不同。

2.2 光照和水分对两物种生物量分配的影响

三因素方差分析结果还表明,光照对茎生物量比和叶生物量比影响显著;水分对根生物量比、叶生物量比及根冠比影响显著;物种对根生物量比、茎生物量比和根冠比影响显著;三者交互效应对茎

生物量比和根冠比影响显著(表1)。高光照显著增加两物种的茎生物量比,降低叶生物量比;低光条件下,高水分处理显著提高两物种的根生物量比和根冠比,增加金盏银盘的茎生物量比,显著降低三叶鬼针草的茎生物量比和金盏银盘的叶生物量比;高光条件下,高水分处理显著提高两个物种的茎生物量比,降低金盏银盘的根冠比(图2)。

对不同光照和水分处理下生物量分配的比较结果表明,低光高水处理下,三叶鬼针草的根生物

量比和根冠比均显著高于金盏银盘,而茎生物量比显著低于金盏银盘;高光高水处理下,三叶鬼针草的根生物量比和根冠比显著高于金盏银盘;高光低水处理下,三叶鬼针草的茎生物量比显著低于金盏银盘,其它各处理两物种间各指标均无显著差异(图2)。

对同一物种在不同光照和水分处理下进行多重比较,结果表明,除茎生物量比外,两物种其它生物量分配在不同光照和水分处理下的变化趋势相似。两物种的根生物量比和根冠比均在低光高水处理下最大,其次是高光低水,低光低水处理下最小。两物种的茎生物量比在不同处理间均表现出明显差异,其中,高光处理下金盏银盘的茎生物量比均高于低光处理,在同等光照处理下,高水分处理高于低水分处理;三叶鬼针草的茎生物量比在低光各处理均高于低光各处理,但在低光下,高水分处理小于低水分处理。高光各处理下两物种的

叶生物量比显著高于低光各处理,高光各处理间的差异不明显,但在低光下,高水分处理显著降低金盏银盘的叶生物量比,而对三叶鬼针草的影响不明显。可见,两物种生物量分配在不同光照和水分处理下的变化存在差异。

2.3 可塑性指数比较

对两物种在不同光照和水分处理下的形态特征和生物量分配指标进行可塑性指数计算,从表2可见,形态指标中,两物种的叶面积、叶面积比和比叶面积的可塑性指数均较高,除比叶面积外,其它各形态指标的可塑性指数均表现为三叶鬼针草 > 金盏银盘;两物种的生物量可塑性指数都较高,也表现为三叶鬼针草 > 金盏银盘;在生物量分配指标中,除叶生物量比外,其它各指标的可塑性指数均表现为三叶鬼针草 > 金盏银盘。

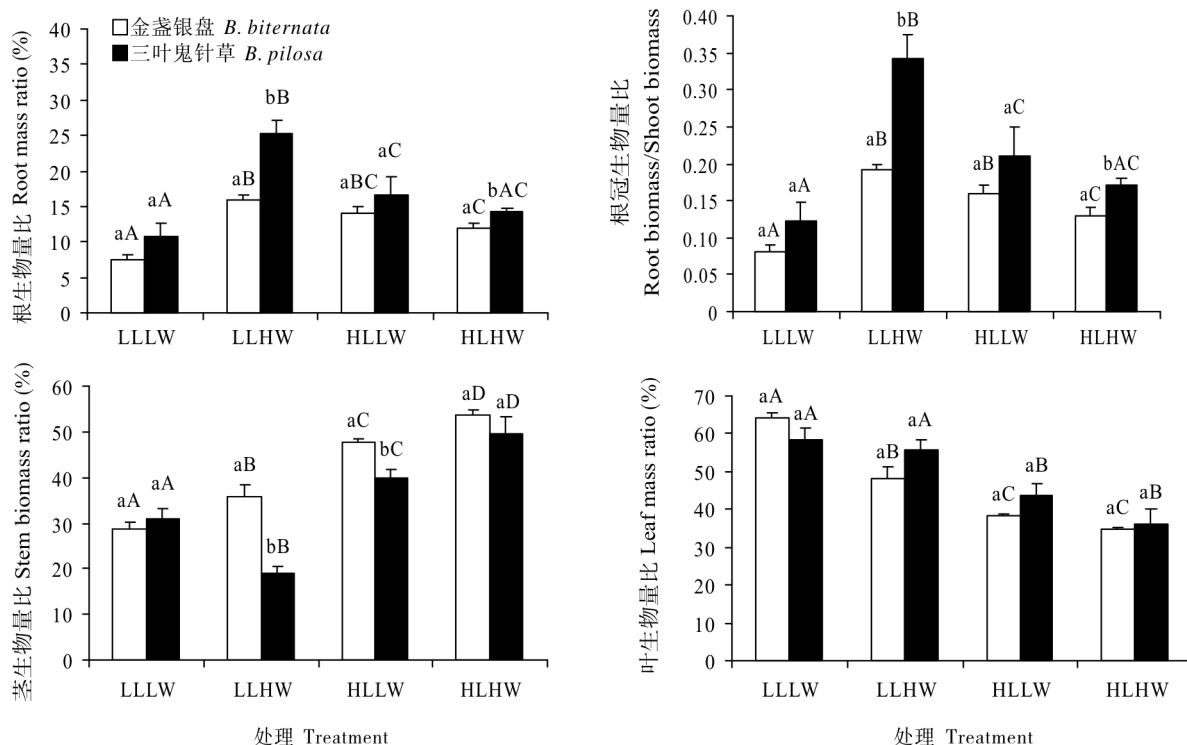


图2 不同光照和水分处理下三叶鬼针草和金盏银盘生物量分配的比较

Fig. 2 Biomass allocation of *Bidens pilosa* and *B. biternata* under different treatments

表2 金盏银盘和三叶鬼针草指标的可塑性指数

Table 2 Phenotypic plasticity indices of *Bidens pilosa* and *B. biternata*

	H	TLA	LAR	SLA	B	RMR	SBR	LMR	R/C
金盏银盘 <i>B. biternata</i>	0.366	0.693	0.793	0.643	0.932	0.527	0.466	0.459	0.571
三叶鬼针草 <i>B. pilosa</i>	0.589	0.882	0.779	0.738	0.974	0.572	0.618	0.379	0.640

3 讨论

本研究中入侵植物三叶鬼针草及其同属本地种金盏银盘的形态特征和生物量受光照和水分的影响均较明显,高光照和高水分均能提高两物种的株高、叶面积和生物量。同时,两物种均能通过增大比叶面积,降低叶构建成本,维持植株在光照和水分不足的环境下生长,说明两物种的形态和生物量对光照和水分变化都具有较大的可塑性。但在高光照条件下,水分对两物种的株高、叶面积、比叶面积等形态特征影响不明显,在低光条件下,水分仅对三叶鬼针草的株高和叶面积有显著影响,而对本地种影响不明显。可见与水分相比,光照对两物种表型特征的影响更大,这与 Zou 等^[8]报道中光照比水分对乌桕属入侵种(*Sapium sebiferum*)和本地种(*S. scoparium*)的形态特征和生物量影响更显著的结果一致。这说明相对于水分而言,光照对这两种植物的生长更加重要。

Richards 等^[25]认为具有可塑性的入侵植物对环境具有两种适应机制,既能耐受不利的环境因素,同时也能在有利的环境条件下长得更好。比叶面积是决定植物入侵性的重要特征之一^[26],遮阴条件下较高的比叶面积能增加对光能的捕获,提高光能利用效率,在一定程度上可以衡量相对生长速率和入侵性^[26-27]。入侵种喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)在高水、高肥条件下生物量比其它同属种大,在任何条件下其比叶面积都显著高于其它同属种^[11];外来种薇甘菊(*Mikania micrantha*)的比叶面积明显大于同属本地种蔓泽兰(*M. cordata*)^[9]。本研究结果表明,在有利环境下(高光高水),三叶鬼针草的株高、叶面积和生物量均高于本地种;在光照和水分都不足的条件,三叶鬼针草的比叶面积显著高于金盏银盘(图 1),说明与本地种相比,无论在有利环境还是在不利环境下,三叶鬼针草均表现出较高的资源利用效率,体现了三叶鬼针草的入侵性。同时,比本地种具有较高的资源利用效率也是外来入侵植物成功入侵的重要原因之一^[5,7],在光强受限时,最大程度地增加比叶面积,降低叶构建成本,提高对光能的捕获率,可能是三叶鬼针草应对不良环境,与本地种竞争资源而生存的主要途径之一,体现了其对环境因素变化的入侵适应性。

植物对环境变化的响应不仅表现在形态特征及总生物量方面,也表现在生物量分配对策方

面^[28-30]。外界环境因素不同,植物向各个部位分配的物质总量也不同,这是植物应对环境变化做出的自我调节策略之一。植物个体生物量分配特征在一定程度上既反映了植物种群对环境的适应能力,也反映了环境对植物种群的影响程度^[31-32]。本研究中光照和水分对三叶鬼针草与金盏银盘物质分配均有显著影响,两物种对光照和水分变化表现出的物质分配策略基本相似,即在有利环境下向支撑结构茎分配的物质比例最多,在不利环境下向光合结构叶分配的物质比例最多,说明两物种均能根据外界环境的变化改变自身的物质分配策略,体现了它们对外界环境的适应性。但在光和水都受限的条件下,三叶鬼针草向支撑结构茎分配的物质比例高于金盏银盘,而向光合结构叶分配的物质比例却低于金盏银盘,说明两物种应对有限的光照和水分条件做出的物质分配调节策略不同。

表型可塑性是指同一基因型对不同环境应答而产生不同表型的特性^[33-34],与外来物种入侵能力呈正相关关系^[35],可以通过某些形态指标的可塑性指数来衡量,可塑性指数越大,其表型可塑性相应也较大。一般认为具有较大表型可塑性是成功入侵植物的重要特征之一^[36]。入侵北美的日本忍冬(*Lonicera japonica*)的形态可塑性比土著种 *L. sempervirens* 大,因而它比土著种具有较广的生境适合度;夏威夷入侵植物羽绒狼尾草(*Pennisetum cetaceum*)具有较大的可塑性,占据了比当地草本植物更广阔的海拔分布^[35,37-38]。由于可塑性大而在入侵地成功入侵的植物还有很多,如我国入侵植物小飞蓬(*Conyza canadensis*)、钻形紫菀(*Aster subulatus*)等^[40-41]。本研究中两物种在不同光照和水分变化下,虽然形态、生物量及物质分配参数的可塑性指数均较高,但三叶鬼针草的表型可塑性指数相对更高(表 2),表现出其对环境较强的入侵适应性。

尽管与本地种金盏银盘相比,三叶鬼针草对环境因素光和水变化的变化表现出更强的可塑性,体现了其对环境较强的入侵适应性。但这仅可能是其在入侵地成功定居、分布范围较广的原因之一,并不能充分解释为何它与本地种在分布数量及种群大小间的明显差异。因为金盏银盘对环境的变化也表现出较大可塑性和较强的适应能力,尤其某些重要指标如叶面积、生物量在有利环境下与三叶鬼针草并无显著差异,在不利环境下显著高于三叶鬼针草。因此三叶鬼针草能成功入侵,分布数量比本地

种多,可能还有其它几种原因:(1)在三叶鬼针草的入侵过程中某些特征起了更重要的作用,如三叶鬼针草的花期比本地种长,种子产量高,繁殖的后代也较多^[42],且在野外我们发现其种群可以一年四季不断地开花结实,种群扩大速度较快,而本地种群一年只开花结实一次,种群扩大速度相对较慢;(2)本文只研究了光照和水分两个因素对三叶鬼针草及本地种生长的影响,可能其它环境因素对三叶鬼针草的入侵起更重要作用,如养分、温度等,这有待于进一步深入研究;(3)三叶鬼针草可能由于摆脱了原产地的天敌,在入侵地可以肆无忌惮的生长繁殖,而本地种由于天敌的存在,其种群扩散受到阻碍,因此分布地域具有局限性;(4)一般入侵植物在有利环境下比本地种更具有竞争优势^[5,7],而经济的发展,公路、厂房的修建,大量垃圾的堆放,为其提供了大量的生态位和养分,促进了其入侵。同时,频繁的贸易往来,交通工具的携带,无意中帮助了入侵植物在不同地区的传播。

参考文献

- [1] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control [J]. *Ecol Appl*, 2000, 10(3): 689–710.
- [2] Qiang S, Xu H G. Inventory Invasive Alien Species in China [M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2004: 407–409.
强胜, 徐海根. 中国外来入侵物种编目 [M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2004: 407–409.
- [3] Deng X. Morphological and physiological plasticity responding to different light environments of the invasive plant, *Mikania micrantha* H. B. Kunth [J]. *Ecol Environ Sci*, 2010, 19(5): 1170–1175.
邓雄. 不同光环境下薇甘菊形态和生理可塑性及其响应研究 [J]. *生态环境学报*, 2010, 19(5): 1170–1175.
- [4] Wu J R, Zhao H B, Pan H Y, et al. Effects of soil water regimes on the growth of the exotic invasive plant: *Chromolaena odorata* [J]. *Ecol Environ*, 2007, 16(3): 935–938.
吴锦容, 赵厚本, 潘浣钰, 等. 土壤水分变化对外来入侵植物飞机草生长的影响 [J]. *生态环境*, 2007, 16(3): 935–938.
- [5] Ehrenfeld J G. Effect of exotic plant invasion on soil nutrient cycling processes [J]. *Ecosystems*, 2003, 6(6): 503–523.
- [6] Tomassen H B M, Smolders A J P, Limpens J, et al. Expansion of invasive species on ombrotrophic bogs: Desiccation or high N deposition? [J] *J Appl Ecol*, 2004, 41(1): 139–150.
- [7] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility [J]. *J Ecol*, 2000, 88(3): 528–534.
- [8] Zou J W, Rogers W E, Siemann E. Plasticity of *Sapium sebiferum* seedling growth to light and water resources: Inter- and intraspecific comparisons [J]. *Basic Appl Ecol*, 2009, 10(1): 79–88.
- [9] Deng X. Leaf construction traits of invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China [J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*, 2010, 49(Suppl. 1): 80–82.
邓雄. 入侵植物薇甘菊与其本地同属种蔓泽兰的叶构建因子比较研究 [J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 2010, 49(增刊1): 80–82.
- [10] Feng Y L. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances [J]. *Physiol Plant*, 2008, 133(2): 318–326.
- [11] Wang K, Yang J, Chen J K. Comparison of morphological traits between alligator weed and two congeners under different water and nutrient conditions [J]. *Biodiv Sci*, 2010, 18(6): 615–621.
王坤, 杨继, 陈家宽. 不同土壤水分和养分条件下喜旱莲子草与同属种生长状况的比较研究 [J]. *生物多样性*, 2010, 18(6): 615–621.
- [12] Geng Y P, Pan X Y, Xu C Y, et al. Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener [J]. *Acta Oecol*, 2006, 30(3): 380–385.
- [13] Li S L, Sun Q, Zheng Q E, et al. Comparison of leaf anatomical characteristics of *Eupatorium odoratum*, *E. adenophorum* and two relative plants [J]. *Guangxi Agri Sci*, 2009, 40(8): 972–975.
李素丽, 孙倩, 郑启恩, 等. 飞机草、紫茎泽兰与两种近缘植物叶片解剖结构比较研究 [J]. *广西农业科学*, 2009, 40(8): 972–975.
- [14] Zheng Y L, Feng Y L, Liu W X, et al. Growth, biomass allocation, morphology, and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances [J]. *Plant Ecol*, 2009, 203(2): 263–271.
- [15] Li Z Y, Xie Y. Invasive Alien Species in China [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 1–158.
李振宇, 解焱. 中国外来入侵种 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 1–158.
- [16] Wan F H, Zheng X B, Guo J Y. Biology and Management of Invasive Alien Species in Agriculture and Forestry [M]. Beijing: Science Press, 2005: 1–774.
万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制 [M]. 北京: 科学出版社, 2005: 1–774.
- [17] Zhou G Q, Guan X, Peng Y L, et al. Research on the morphogenesis and hazard of alien species *Bidens pilosa* L. in Changde City [J]. *J Anhui Agri Sci*, 2010, 38(2): 880–882.
周国庆, 官旋, 彭友林, 等. 常德市外来物种三叶鬼针草的形态建成与危害研究 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(2): 880–882.

- [18] Du F Y, Zhang M M, Ma D W, et al. Preliminary study on the allelopathic effects of *Bidens pilosa* [J]. *China Plant Protec*, 2007, 27(9): 8–11.
杜凤移, 张苗苗, 马丹炜, 等. 三叶鬼针草化感作用的初步研究 [J]. *中国植保导刊*, 2007, 27(9): 8–11.
- [19] Jia H J, Tang S C, Li X K, et al. Allelopathic effects of *Bidens pilosa* L. on *Zenia insignis* and *Toona sinensis* in Karst Region [J]. *Guangxi Sci*, 2008, 15(4): 436–440.
贾海江, 唐赛春, 李先琨, 等. 三叶鬼针草对岩溶木本植物任豆和香椿的化感作用 [J]. *广西科学*, 2008, 15(4): 436–440.
- [20] Hong L, Shen H, Yang Q H, et al. Studies on seed germination and storage of the invasive alien species *Bidens pilosa* L. [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2004, 22(5): 433–437.
洪岚, 沈浩, 杨期和, 等. 外来入侵植物三叶鬼针草种子萌发与贮藏特性研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2004, 22(5): 433–437.
- [21] Hao J H, Liu Q Q, Qiang S. Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae) [J]. *Chin Bull Bot*, 2009, 44(6): 656–665.
郝建华, 刘倩倩, 强胜. 菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系 [J]. *植物学报*, 2009, 44(6): 656–665.
- [22] Sun M, Ganders F R. Out crossing rates and allozyme variation in rayed and rayless morphs of *Bidens pilosa* [J]. *Heredity*, 1990, 64(1): 139–143.
- [23] Grombone-Guaratini M T, Solferini V N, Semir J. Reproductive biology in species of *Bidens* L. (Asteraceae) [J]. *Sci Agri (Piracicaba, Brazil)*, 2004, 61(2): 185–189.
- [24] Burns J H. A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients [J]. *Div Distr*, 2004, 10(5/6): 387–397.
- [25] Richards C L, Bossdorf O, Muth N Z, et al. On the role of phenotypic plasticity in plant invasions [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(8): 981–993.
- [26] Grotkopp E, Rejmanek M. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: Phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms [J]. *Amer J Bot*, 2007, 94(4): 526–532.
- [27] Hamilton M A, Murray B R, Cadotte M W, et al. Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(10): 1066–1074.
- [28] Claridge K, Franklin S B. Compensation and plasticity in an invasive plant species [J]. *Biol Invas*, 2002, 4(4): 339–347.
- [29] Sultan S E. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth [J]. *Ecology*, 2001, 82(2): 328–343.
- [30] Jiang L Z, Wang D, Liu S N, et al. Effect of light and nitrogen on morphological traits and biomass allocation of an invasive weed *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb [J]. *Acta Hydro Biol Sin*, 2010, 34(1): 101–106.
姜立志, 王东, 刘树楠, 等. 光照和氮素对喜旱莲子草形态特征和生物量分配的影响 [J]. *水生生物学报*, 2010, 34(1): 101–106.
- [31] Zhou J L, Zheng S Z, Yang C. *Plant Population Ecology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 1992: 38–78.
周纪纶, 郑师章, 杨持. *植物种群生态学* [M]. 北京: 高等教育出版社, 1992: 38–78.
- [32] Wang B S, Li M G, Peng S L. *Phytopopulology* [M]. Guangzhou: Guangdong Higher Education Press, 1995: 8–27.
王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. *植物种群学* [M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995: 8–27.
- [33] Bradshaw A D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants [J]. *Advan Gene*, 1965, 13(1): 115–155.
- [34] Huey R B, Gilchrist G W, Calson M L, et al. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly [J]. *Science*, 2000, 287(5451): 308–309.
- [35] Geng Y P, Zhang W J, Li B, et al. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants [J]. *Biodiv Sci*, 2004, 12(4): 447–455.
耿宇鹏, 张文驹, 李博, 等. 表型可塑性与外来植物的入侵能力 [J]. *生物多样性*, 2004, 12(4): 447–455.
- [36] Baker H G. Characteristics and models of origin of weeds [M]// Baker H G, Stebbins G L. *The Genetics of Colonizing Species*. New York: Academic Press, 1965: 147–169.
- [37] Schweitzer J A, Larson K C. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species [J]. *J Torrey Bot Soc*, 1999, 126(1): 15–23.
- [38] Williams D G, Mack R N, Black R A. Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: The role of phenotypic plasticity [J]. *Ecology*, 1995, 76(5): 1569–1580.
- [39] Pan Y M, Tang S C, Pu G Z, et al. Module biomass structure of the alien invasive plant *Conyza canadensis* [J]. *Guihaia*, 2009, 29(4): 476–480.
潘玉梅, 唐赛春, 蒲高忠, 等. 外来入侵植物小飞蓬种群构件生物量结构特征 [J]. *广西植物*, 2009, 29(4): 476–480.
- [40] Pan Y M, Tang S C, Cen Y X, et al. Biomass allocation on the modules of *Aster subulatus* Michx. population at flowering stage [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2010, 18(2): 176–181.
潘玉梅, 唐赛春, 岑艳喜, 等. 钻形紫菀开花期种群构件的生物量分配 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2010, 18(2): 176–181.
- [41] Liu M C, Wei C Q, Tang S C, et al. Bionomics of two invasive weeds, *Bidens alba* and *B. pilosa*, and their native congeners grown under different nutrient levels [J]. *J Biosafety*, 2012, 21(1): 32–40.
刘明超, 韦春强, 唐赛春, 等. 不同土壤养分水平下2种外来鬼针草和近缘本地种的比较研究 [J]. *生物安全学报*, 2012, 21(1): 32–40.