

# 入侵种喜旱莲子草和莲子草的营养生长和光合作用对温度的响应

张彩云<sup>1,2</sup>, 刘卫<sup>1</sup>, 徐志防<sup>1</sup>, 曹洪麟<sup>1</sup>, 叶万辉<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:**比较温度对入侵种喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.) 和其本土近缘种莲子草 (*A. sessilis* (L.) DC.) 的营养生长、叶片光合作用及叶绿素荧光的影响。实验将生长均衡的这两种植物放在不同温度 (10℃、15℃、20℃、25℃、30℃) 的光照培养箱中处理 28 d。结果表明, 喜旱莲子草营养生长的速率和对温度的响应明显不同于莲子草, 前者主茎生长的有效积温明显低于后者, 分别是 11.6 d °C 和 27.0 d °C; 而新叶萌发的有效积温高于后者, 分别是 12.1 d °C 和 6.7 d °C。入侵种主茎和叶的发育起点温度都比本土种低, 分别是 10.4℃、11.0℃和 12.8℃、14.9℃, 表明喜旱莲子草的发育对低温反应不及莲子草敏感。对两种植物叶片的光合作用和叶绿素荧光的测定结果还表明: 入侵种比本土种有较高的最大净光合速率和光饱和点, 尤其在 25℃时; 10-30℃的温度范围内喜旱莲子草的最大光化学效率  $F_v/F_m$  没有显著变化, 而莲子草在 10℃低温条件下  $F_v/F_m$  值显著降低。较快的主茎生长速率、较宽的温度适应范围以及较高的光合能力可能使喜旱莲子草比本地种具有更强的竞争力, 从而在其入侵过程中起了重要作用。

**关键词:**入侵种; 喜旱莲子草; 莲子草; 有效积温; 光合速率; 叶绿素荧光

中图分类号: Q948.112.2

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)04-0333-07

## Responses of Vegetative Growth and Photosynthesis to Temperature in the Invasive Species *Alternanthera philoxeroides* and Its Indigenous Congener *A. sessilis*

ZHANG Cai-yun<sup>1,2</sup>, LIU Wei<sup>1</sup>, XU Zhi-fang<sup>1</sup>, CAO Hong-lin<sup>1</sup>, YE Wan-hui<sup>1\*</sup>

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** An invasive species *Alternanthera philoxeroides* and its indigenous congener *A. sessilis* were compared in the vegetative growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence. Stem tip cuttings of the herbs were cultivated for 28 d in 5 light growth chambers at 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C, respectively. Results showed that the main stems of *A. philoxeroides* developed with lower accumulated effective temperature (AET)(11.6 d °C) than that of *A. sessilis* (27.0 d °C), but the new leaves of *A. philoxeroides* emerged with more AET (12.1 d °C) than that of *A. sessilis* (6.7 d °C). Main stems and leaves of *A. philoxeroides* started to grow at lower temperatures, 10.4°C and 11.0°C, respectively, than *A. sessilis* which needed 12.8°C and 14.9°C, respectively, indicating that *A. philoxeroides* was less sensitive to low temperature than *A. sessilis*. Data of photosynthesis and chlorophyll fluorescence revealed that the maximum net photosynthetic rate (NPR) in *A. philoxeroides* was higher than that in

收稿日期: 2005-12-16 接受日期: 2006-04-10

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目专题 (G2000046803); 国家自然科学基金重点项目 (30530160); 广东省自然科学基金重点项目 (05200701) 资助

\* 通讯作者 Corresponding author

*A. sessilis*, so was light saturation point (LSP), esp. at 25°C. The maximal photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) varied slightly for *A. philoxeroides* in the range of 10–30°C, which, however, rapidly declined for *A. sessilis* at 10°C. It might be concluded that high growth rate in main stems, wide range of temperature adaptation and strong capacity for photosynthesis would be important factors for the invasion of *A. philoxeroides*.

**Key words:** Invasive species; *Alternanthera philoxeroides*; *Alternanthera sessilis*; Effective accumulated temperature; Photosynthetic rate; Chlorophyll fluorescence

外来生物入侵造成了巨大的经济损失和生态后果,仅在美国入侵种每年造成的环境损害和经济损失超过 1 370 亿美元<sup>[1]</sup>,在我国,据粗略统计,几种主要入侵种每年所造成的损失高达 574 亿元<sup>[2]</sup>。同时,生物入侵还影响群落中优势种的生存、改变了生态系统的自然面貌、营养循环及植物的生产力<sup>[3-5]</sup>;造成当地许多物种灭绝,从而使得生物多样性丧失<sup>[6-8]</sup>,以及不同地区间生物种类的均质化<sup>[9]</sup>。生物入侵已经成为全球变化的重要组成部分<sup>[10,11]</sup>,从而引起学术界和大众的广泛关注。

为什么有些外来种成为入侵种而有些则不会造成危害?了解入侵种与非入侵种的生物学、生态学特征,有助于对外来入侵种入侵机理的认识,也是有效控制和预测生物入侵的基础。近年来开展了大量的外来入侵种与外来非入侵种或本地种的对比研究<sup>[12-19]</sup>,以期发现对入侵成功起关键作用的特征或因子。

喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.) 属苋科 (Amaranthaceae), 又名水花生、革命草、空心莲子草,是一种喜光嗜水的多年生宿根草本植物;以茎节行营养繁殖,花期 5–10 月,常不结实。在水生和陆生生境中都生长良好,故又被称作两栖植物<sup>[20]</sup>。该草原产南美洲<sup>[20,21]</sup>,现广泛分布在世界温带及亚热带地区。喜旱莲子草于 1892 年在我国上海附近岛屿出现,20 世纪 50 年代作为猪饲料推广栽培,后逸生导致草害,现几乎遍及我国黄河流域以南的地区,天津近年也发现归化种。是我国首批 9 种外来入侵植物之一,对农业生态系统造成了很大的危害<sup>[22]</sup>。

莲子草 (*Alternanthera sessilis* (L.) DC.) 又名满天星、虾钳菜、节节花等,是本土种,产四川、云南、广东、广西等地,分布在东半球的热带、亚热带地区,在我国主要分布在长江流域以南各省区。它常见于水沟、田边或沼泽地<sup>[23]</sup>,是一种喜湿、阳生或半阳生的多年生草本植物,兼有有性繁殖和无性繁殖两种方式,但以有性繁殖为主。

对于喜旱莲子草的生长发育与环境因子关系的研究,以前多集中在该植物对盐<sup>[24,25]</sup>和对光<sup>[26,27]</sup>的适应性上。近年来,许凯扬等研究了喜旱莲子草对土壤水分和土壤养分的可塑性反应<sup>[28,29]</sup>;李学宝等研究了凤眼莲与喜旱莲子草在低温下的可溶性糖、酶类和根系活力<sup>[30]</sup>。但喜旱莲子草的生长和光合作用对温度的响应未见报道。

本文选取入侵种喜旱莲子草和其本土近缘种莲子草为研究对象,对比研究其营养生长以及部分生理特性对温度的响应,以进一步探索喜旱莲子草的入侵机理。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和温度处理

实验材料取自广州市华南植物园内的湿生型喜旱莲子草和莲子草的自然种群。剪取茎端部分,保留 2–3 个节、1–2 轮叶,含顶端分生组织,扦插于一次性的塑料杯(口径 6.6 cm,高 10 cm,容积 250 ml)中,每杯一棵。基质采用经清洗并高温杀菌(105°C,4 h)过的河沙,每 2–3 d 浇一次 Hoagland 培养液。培养 3–5 d 后材料生根,挑选生长均衡的两种植物,置于温度分别为 10°C、15°C、20°C、25°C、30°C 的 5 个光照培养箱(广东省医疗器械厂,LRH-250-G,温度波动性 $\pm 1^\circ\text{C}$ ;温度均匀性 $\pm 2^\circ\text{C}$ )中培养。光照时间 11 h (7:00–18:00),光强 100–120  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

每个培养箱中两个种各放 10 株,其中 5 株编号,定期测量其主茎的长度以及统计新生叶数和出芽数,其余用来测光合作用光响应曲线及叶绿素 a 荧光。

### 1.2 方法

#### 1.2.1 生长速率和有效积温的计算方法

有效积温法则可用以下公式<sup>[31]</sup>表示:

$$N(T-C) = K, \text{可转换为 } T = C + KV (V = 1/N)$$

其中 N 是发育历期;T 是发育期间的平均温

度;C是发育起点温度,可反映植物发育对温度的敏感程度;K是有效积温常数,可反映植物的发育速度;V是发育速率。

用最小刻度为1 mm的直尺测量主茎长,试验处理前测量第一次,并记录叶(包括侧枝的叶)数和侧芽数,以后每4 d测一次,连续测定7次。为了消除实验前植物的温度累积对数据的影响,取放进培养箱后第4天的测量数据为基数,以后24 d的增长量与生长时间(天数)的比值即为不同温度(10℃、15℃、20℃、25℃、30℃)下植株的平均生长速率(V, cm d<sup>-1</sup>或 number d<sup>-1</sup>),然后以T为因变量,V为自变量作直线回归求得有效积温常数(K)和发育起点温度(C)。

### 1.2.2 光响应曲线的测定方法和相关参数的计算

实验的第15-18天取植株主枝刚长成的成熟叶片(一般是上面第2、3层叶片),采用Li-6400便携式光合作用仪(Li-cor, USA)测定光合作用光响应曲线。每株测1片叶,每种测5株;光合有效辐射设定为:10、20、50、100、200、400、600、800、1000、1200、1500、1800、2000 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>;测定时温度设置与待测植株的培养温度相同(通过空调调节室内温度,以及仪器内置的温度调节器实现),测定时用CO<sub>2</sub>钢瓶将参比室的CO<sub>2</sub>浓度稳定在380 μmol mol<sup>-1</sup>。

以非直角双曲线(nonrectangular hyperbola)公式<sup>[32]</sup>来拟合光合作用光响应曲线、估算光合作用光响应曲线的参数:

$$P_n = \frac{\Phi I + P_{max} - \sqrt{(\Phi I + P_{max})^2 - 4\theta \Phi I P_{max}}}{2\theta} - R_d$$

其中:P<sub>n</sub>为净光合速率;I为光强;Φ为表观量子效率,是光响应曲线的起始斜率;P<sub>max</sub>为最大净光合速率;R<sub>d</sub>为暗呼吸速率;θ为曲度系数(0<θ<1)。以公式中P<sub>n</sub>为0时的I值估算光补偿点(LCP),以90% P<sub>max</sub>时的I值估算光饱和点(LSP)。

### 1.2.3 叶绿素荧光的测定方法

叶绿素荧光的测定在试验的第20天进行,叶片经过一夜暗适应后,于次日清晨采用Li-6400-40叶绿素荧光叶室(Li-cor, USA)手动程序测定PS II潜在的光化学效率F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>。测定时叶室温度统一设成25℃。检测光设为0.04 mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>,调制频率为0.25 kHz(用于测量暗适应最小荧光F<sub>0</sub>);饱和光脉冲约为7000 mol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>,调制频率为20 kHz,脉冲时

间0.8 s(用于测量暗适应最大荧光F<sub>m</sub>)。

## 1.3 数据统计与分析

采用SPSS13.0统计分析软件进行差异显著性检验、线性回归以及曲线的拟合。对喜旱莲子草和莲子草主茎、叶和芽的生长速率以及光响应曲线各参数的差异进行t检验。

## 2 结果

### 2.1 生长分析

在不同处理温度下,从15℃开始,喜旱莲子草主茎的生长速率就显著高于莲子草(p<0.01),且随着温度的升高呈线性增高,显示出较快速生长的特性。本土种莲子草的主茎生长速率在20℃以后就不再增加(图1a)。喜旱莲子草的侧芽产生的速率随温度的升高无显著变化;而莲子草的变化趋势起伏较大,先随温度的升高而增大并在20℃时达到最大,然后下降(图1b)。然而,这两个种的叶片生长速率对温度的响应趋势相近,均随温度的升高而升高,到25℃时达到最高(图1c)。

用温度和发育速率作线性回归计算的两物种主茎、叶和侧芽的发育起点温度和有效积温常数,结果如表1所示:侧芽发育速率与温度不成线性关系(P>0.05),在此不予讨论。就主茎和叶的发育起点温度来说,喜旱莲子草都略低于莲子草,分别是10.4℃、11.0℃和12.8℃、14.9℃,说明喜旱莲子草的主茎和叶的发育对低温反应较不敏感。就有效积温常数来说,在主茎的发育上莲子草的有效积温常数(27.0 d℃)大于喜旱莲子草(11.6 d℃)约一倍。而新叶的萌发则相反,喜旱莲子草每生成一个新叶需有效积温为12.1 d℃,而莲子草仅需6.7 d℃,即莲子草的叶芽发生较快。

上述结果表明两个物种的营养生长对温度响应方式明显不同。喜旱莲子草对温度升高的响应方式是快速增加主茎节数和节间长度而较少产生侧芽;莲子草则是增加侧芽的发生,主茎伸长不明显。

### 2.2 光合作用光响应曲线

图2显示15℃、20℃、25℃、30℃下叶片光合作用的光响应曲线(由于条件所限,10℃未测出),由曲线计算出的各个参数列于表2中。

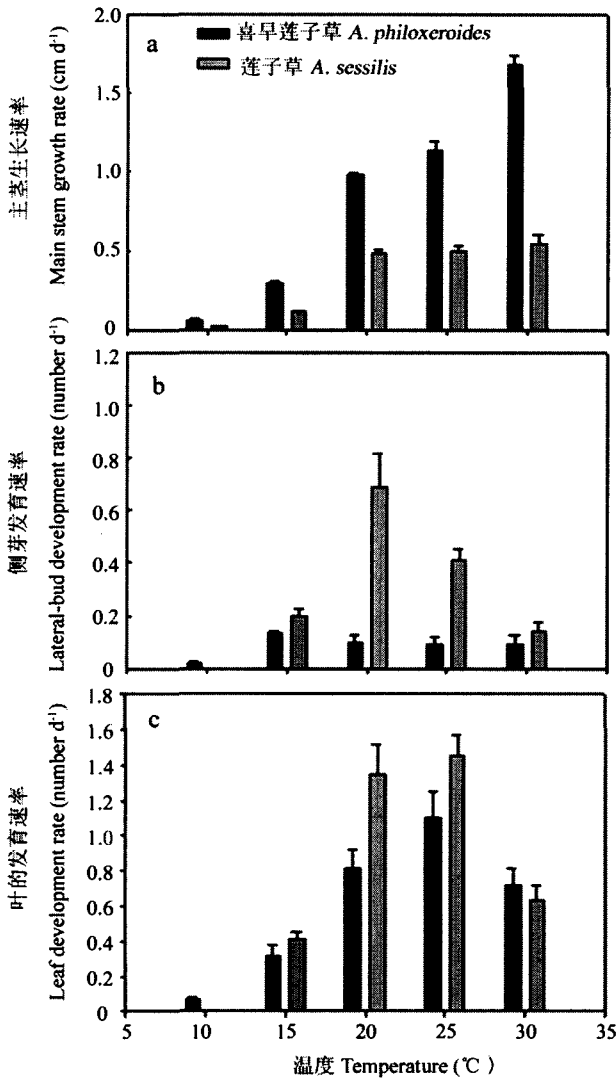


图 1 不同温度下主茎、侧芽和叶 24 d 内的平均生长速率  
Fig. 1 Average growth rates in stems, lateral-buds and leaves within 24 days at different temperatures

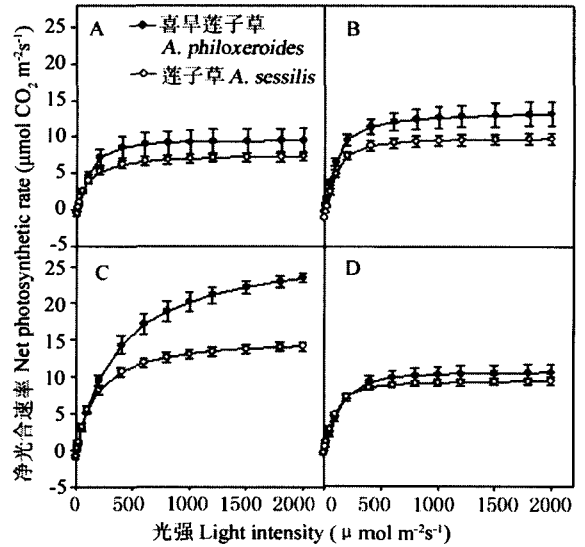


图 2 喜早莲子草和莲子草在 15°C(A)、20°C(B)、25°C(C)、30°C(D)下的光响应曲线  
Fig. 2 The light response curves of photosynthesis in leaves of *A. philoxeroides* and *A. sessilis* at 15°C(A), 20°C(B), 25°C(C) and 30°C(D)

从图 2 的光响应曲线以及表 2 的各个参数值可以看出,在各处理温度下喜早莲子草的最大净光合速率都高于莲子草。从 15–25°C 的范围内,随着温度的升高,莲子草的最大净光合速率变化不大,在 8–16 µmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> 之间,而喜早莲子草的变化幅度较大,在 10–28 µmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> 之间。在 30°C 时都有明显的下降。

两个种的光合作用的光饱和点在 25°C 之前都随着温度的升高而升高,随后下降。喜早莲子草的升幅大于莲子草,在 25°C 时,两者的差异达到极显著 (P<0.01)。

表 1 两物种的主茎、新叶和侧芽的发育起点温度和有效积温常数

Table 1 Base temperature and effective accumulated temperature of the main stem, leaf and lateral bud of *A. philoxeroides* and *A. sessilis*

	植物 Species	方程式 Equation	相关系数 R	回归显著性 P	有效积温常数 Effective accumulated temperature (d °C)	发育起点温度 Base temperature (°C)
主茎 Main stem	喜早莲子草 <i>A. philoxeroides</i>	$T=11.6V+10.4$	0.976	0.000	11.6	10.4
	莲子草 <i>A. sessilis</i>	$T=27.0V+11.0$	0.881	0.000	27.0	11.0
叶 Leaf	喜早莲子草 <i>A. philoxeroides</i>	$T=12.1V+12.8$	0.713	0.000	12.1	12.8
	莲子草 <i>A. sessilis</i>	$T=6.7V+14.9$	0.564	0.003	6.7	14.9
侧芽 Lateral bud	喜早莲子草 <i>A. philoxeroides</i>	$T=31.6V+17.4$	0.268	0.186	31.6	17.4
	莲子草 <i>A. sessilis</i>	$T=7.2V+18.1$	0.278	0.169	7.2	18.1

表 2 不同温度下喜旱莲子草 (*A. philoxeroides*) 和莲子草 (*A. sessilis*) 的光合作用光响应曲线各参数的比较  
Table 2 Comparison of some parameters in light response curves of photosynthesis at different temperatures in *A. philoxeroides* and *A. sessilis*

温度 Temperature (°C)	植物 Species	LSP ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	LCP ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$P_{\text{max}}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	$\Phi$ ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photons}$ )
15°C	<i>A. philoxeroides</i>	200±20	9.0±2.0	10.0±2.0	0.051±0.004
	<i>A. sessilis</i>	180±30	3.0±0.5	8.0±1.0	0.045±0.005
20°C	<i>A. philoxeroides</i>	280±40	21.0±5.0*	13.0±2.0	0.057±0.011
	<i>A. sessilis</i>	270±70	7.0±3.0	11.0±1.0	0.042±0.003
25°C	<i>A. philoxeroides</i>	490±10**	14.0±2.0	28.0±1.0**	0.060±0.003*
	<i>A. sessilis</i>	350±20	8.0±5.0	16.0±1.0	0.048±0.002
30°C	<i>A. philoxeroides</i>	300±50	8.0±4.0*	12.0±1.0	0.045±0.007
	<i>A. sessilis</i>	200±10	5.0±1.0	10.0±1.0	0.052±0.006

\* 和 \*\* 分别表示  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  显著水平;  $n=5$ 。\* and \*\* present significant at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.  $n=5$ . LSP: 光饱和点 Light saturation point; LCP: 光补偿点 Light compensation point;  $P_{\text{max}}$ : 最大净光合速率 Maximal net photosynthesis;  $\Phi$ : 表观量子效率 Apparent quantum yield.

光补偿点在各处理温度下入侵种喜旱莲子草都大于本地种莲子草, 在 20°C 和 30°C 时都达到显著水平。在 20°C 下喜旱莲子草和莲子草的光补偿点分别是  $21 \pm 5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  和  $7 \pm 3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; 在 30°C 下喜旱莲子草和莲子草的光补偿点分别是  $8 \pm 4.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  和  $5 \pm 1.0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。光饱和点和光补偿点的数据反映喜旱莲子草比莲子草更加喜光。

25°C 时喜旱莲子草的表观量子效率显著高于莲子草, 分别是 0.06 和 0.048, 其他温度下都相差不多, 在 0.05 左右。

### 2.3 叶绿素荧光

PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ , 表示暗适应下 PS II 反应中心完全开放后的最大量子产量; 由图 3 可以看出, 10–30°C 的温度对喜旱莲子草的 PS II 最大光化学效率没有显著的影响,  $F_v/F_m$  值大多处在 0.8 左右。而本土种莲子草在 10°C 时的  $F_v/F_m$  显著降低为 0.69 左右, 可能是受到低温影响之故。

### 3 讨论

在度量和预测一个物种入侵的潜力时, 以往的研究很多集中在入侵群体间 (或群体内) 遗传差距的显著性上<sup>[33,34]</sup>。叶万辉等<sup>[35]</sup>对入侵种喜旱莲子草在华南地区分布居群的遗传多样性进行研究发现, 喜旱莲子草居群间和居群内的遗传多样性都很低。因此, 喜旱莲子草能成功入侵的原因之一可能在于其

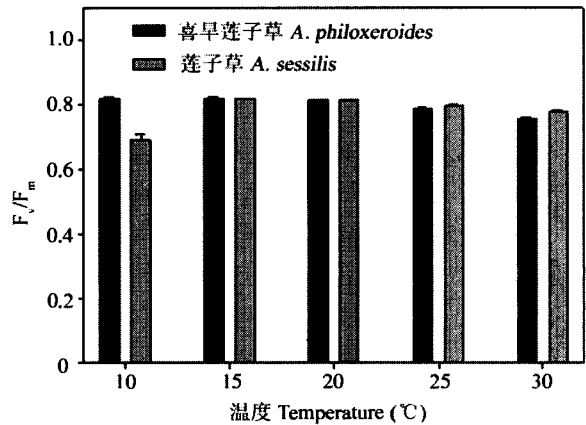


图 3 不同温度下喜旱莲子草和莲子草的 PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$

Fig. 3 Maximum photochemical efficiency of PS II ( $F_v/F_m$ ) at different temperatures for *A. philoxeroides* and *A. sessilis*

生活史的某些特征或某些生物学特征的优势和对各种生态因子的可塑性响应上, 从而使它能够在各种生境下都发挥最大的竞争潜力。

喜旱莲子草是典型的无性繁殖植物, 虽然开花, 但不结籽, 或者结籽但种子无活力<sup>[36,37]</sup>, 主要通过地面匍匐茎和地下庞大的根茎系统进行无性繁殖, 通过断裂的茎段进行传播<sup>[38]</sup>。我们的实验结果表明, 喜旱莲子草的主茎具有快速生长的能力, 主茎生长同样长度所需的有效积温约是莲子草的一半。并且, 随着温度的升高, 其主茎的生长速率呈直线上升, 表现出明显的主茎生长的优势。而芽的萌发速率却远低于莲子草。侧芽萌发少, 产生花芽的几

率也小,这样就可以将更多的生物量分配到营养生长和无性繁殖上。因此这也可能是喜旱莲子草适应于其繁殖方式的一种生长策略。另外,主茎快速生长的特性有利于入侵种迅速捕捉和占居可利用的生长空间和资源,尤其是在异质性或资源匮乏的生境中,这种特性更有利于促进其个体或种群的生长,定居和扩展。

叶绿素荧光参数 PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$  是常用来表征植物是否处在受胁迫状态的指标<sup>[38,39]</sup>,在正常条件下,健康的  $C_3$  植物叶片的  $F_v/F_m$  值都在 0.8 左右<sup>[40-42]</sup>。本实验结果显示,10℃时本土种莲子草的  $F_v/F_m$  显著降低,表明它已受到低温的胁迫,而入侵种喜旱莲子草却保持正常。这一结果表明,入侵种的光合作用并没受到 10℃低温的影响。发育起点温度的计算结果也表明喜旱莲子草的主茎和叶的发育对低温较不敏感。总的来说,入侵种喜旱莲子草比本地种有较宽的温度适应范围。这也是喜旱莲子草能广泛分布的原因之一。

入侵种成功入侵的机制之一就是有效利用光能使光合效率达到最大<sup>[43,44]</sup>。从光响应曲线的测定结果(图 2 和表 2)来看,喜旱莲子草在实验温度范围内的光饱和点和最大净光合速率都高于本土种莲子草。尤其在 25℃时喜旱莲子草的光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率都显著高于莲子草。高的光合速率总是导致高产量和高光能利用率<sup>[45]</sup>,较高的光饱和点使喜旱莲子草具有利用较强的光辐射的能力,而较高的表观量子效率表明其对弱光的利用效率较高,这些特性都表现出喜旱莲子草具有较强的光合能力,从而使其能固定更多的有效碳分配到生长和繁殖上。

在 30℃时两种植物的光饱和点和最大净光合速率都显著低于 25℃时的值,其原因一方面可能是由于培养箱内的低光照不能提供使其在高温下快速生长所需的光能。如果提供较强的光辐射,它们的光饱和点和最大净光合速率可能会比 25℃时高。另一方面也反映高温可能并非喜旱莲子草生长和进行光合作用的适合温度。这个结果似乎与自然环境中喜旱莲子草并不在热带地区造成危害相吻合。喜旱莲子草在我国长江中下游危害最为严重,而在海南等热带地区并未构成大的威胁<sup>[46]</sup>,可能是因为较高的温度抑制了它对光能的利用。Julien 等的研究也指出,喜旱莲子草在热带地区,即使在污染的水渠旁,也不

会像在温带地区那样大面积爆发形成单优种群<sup>[7]</sup>。

本文的结果表明入侵种喜旱莲子草比本土种莲子草具有更宽的温度适应范围、更强的光合能力以及主茎快速生长的特征。这些特征使喜旱莲子草比本地种具有更强的竞争力。

## 参考文献

- [1] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, et al. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States [J]. *BioScience*, 2000, 50:53-65.
- [2] Song H M (宋红敏), Xu R M (徐汝梅). Biological invasion [J]. *Chin Bull Biol (生物学通报)*, 2004, 39(4):1-3. (in Chinese)
- [3] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasions: cause, epidemiology, global consequences, and control [J]. *Ecol Appl*, 2000, 10(3):689-710.
- [4] Evans R D, Rimer R, Sperry L, et al. Exotic plant invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland [J]. *Ecol Appl*, 2001, 11: 1301-1310.
- [5] Mack M C, D'Antonio C M, Ley R E. Alteration of ecosystem nitrogen dynamics by exotic plant: a case study of  $C_4$  grasses in Hawaii [J]. *Ecol Appl*, 2001, 11:1323-1335.
- [6] Lodge D M. Biological invasions: lessons for ecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8:133-137.
- [7] Enserink M. Biological invaders sweep in [J]. *Science*, 1999, 285: 1834-1843.
- [8] Higgins S I, Richardson D M, Cowling R M, et al. Predicting the landscape scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity [J]. *Conserv Biol*, 1999, 13:303-313.
- [9] Schwartz M W, Thorne J H, Viers J H. Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions [J]. *Biol Conserv*, 2006, 127:282-291.
- [10] Vitousek P M, D'Antonio C M., Loope L L, et al. Introduced species: a significant component of human-caused global change [J]. *New Zeal J Ecol*, 1997, 21:1-16.
- [11] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders [J]. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14:135-139.
- [12] Burns J H, Winn A A. A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the *Comelinaceae* [J]. *Biol Inv*, 2006, 00:1-11.
- [13] Burns J H. A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (*Comelinaceae*) across experimental nutrient and water gradients [J]. *Diver Dist*, 2004, 10:387-397.
- [14] Kolb A, Alpert P. Effects of nitrogen and salinity on growth and competition between a native grass and an invasive congener [J]. *Biol Inv*, 2003, 5:229-238.
- [15] Doyle R D, Francis M D, Smart R M. Interference competition between *Ludwigia repens* and *Hygrophila polysperma*: two morphologically similar aquatic plant species [J]. *Aqua Bot*, 2003, 77:223-234.

- [16] Leger E A, Rice K J. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition [J]. *Ecol Lett*, 2003, 6:257-264.
- [17] Baruch Z and Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii [J]. *Oecologia*, 1999, 121:183-192.
- [18] McDowell S C L. Photosynthetic characteristics of invasive and noninvasive species of *Rubus* (Rosaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2002, 89:1431-1438.
- [19] Deng X, Ye W H, Feng H L, et al. Gas exchange characteristic of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China [J]. *Bot Bull Acad Sin*, 2004, 45:213-220.
- [20] Vogt G B, McGurie J U, Jr, et al. Probable evolution and morphological variation in South American Disonychine flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) and their Amaranthaceous hosts [J]. *USDA Tech Bull*, 1979, 1593:148.
- [21] Maddox D M. Bionomics of an alligator weed flea beetle, *Agasicles* sp. in Argentina [J]. *Ann Entomol Soc Amer*, 1968, 61:1300-1305.
- [22] 中国国家环境保护总局, 中国科学院. 中国第一批外来入侵物种名单. 2003.
- [23] Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edita (中国科学院中国植物志编辑委员会). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*, Tomus 25 (2) [M]. Beijing: Science Press, 1979. 234. (in Chinese)
- [24] Bolanos J A, Longstreth. Salinity effects on water potential components and bulk elastic modulus of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb [J]. *Plant Physiol*, 1984, 75:281-284.
- [25] Balagtas-Burow G E, Moroney J V, Longstreth D J. Growth and osmotic adjustment of cultured suspension cells from *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. after an abrupt increase in salinity [J]. *J Exp Bot*, 1993, 44 (260):673-679
- [26] Longstreth D J, Mason C B. The effect of light on growth and dry matter allocation patterns of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb [J]. *Bot Gazette*, 1984, 145:105-109.
- [27] Longstreth D J, Bolanos J A, Goddard R H. Photosynthetic rate and mesophyll surface area in expanding leaves of *Alternanthera philoxeroides* growth at two light levels [J]. *Amer J Bot*, 1985, 72 (1):14-19.
- [28] Xu K Y (许凯扬), Ye W H (叶万辉), Li J (李静), et al. Phenotypic plasticity in response to soil water content in the invasive species *Alternanthera philoxeroides* [J]. *J Cent China Nor Univ (Nat Sci)* (华中师范大学学报自然科学版), 2005, 39(1):100-103. (in Chinese)
- [29] Xu K Y (许凯扬), Ye W H (叶万辉), Li J (李静), et al. Phenotypic plasticity in response to soil nutrients in the invasive species *Alternanthera philoxeroides* [J]. *Ecol Environ (生态环境)*, 2005, 14(5):723-726. (in Chinese)
- [30] Li X B (李学宝), He G Y (何光源), Wu Z B (吴振斌), et al. Studies on some photosynthetic parameters and chilling resistant enzymes in *Eichhornia crassipes* and *Alternanthera philoxeroides* [J]. *Acta Hydro Biol Sin (水生生物学报)*, 1995, 19(4):333-337. (in Chinese)
- [31] Sun R Y (孙儒泳), Li B (李博), ZHuge Y (诸葛阳), et al. *General Ecology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 1993. 36-38. (in Chinese)
- [32] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology* [M]. New York: Springer-Verlag, 1998. 540.
- [33] Chapman H M, Parh D, Oraguzie N. Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (Asteraceae) [J]. *Heredity*, 2000, 84: 401-409.
- [34] Meekins J F, Ballard H E, Jr, et al. Genetic variation and molecular biogeography of a North American invasive plant species (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2001, 162:161-169.
- [35] Ye W H, Li J, Cao H L, et al. Genetic uniformity of *Alternanthera philoxeroides* in South China [J]. *Weed Res*, 2003, 43:297-302.
- [36] Sainty G, McCorkelle G, Julien M. Control and spread of Alligator Weed *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb, in Australia: lessons for other regions [J]. *Wet Ecol Manage*, 1998, 5:195-201.
- [37] Julien M H, Skarratt B, Maywald F. Potential geographical distribution of alligator weed and its biological control by *Agasicles hygrophila* [J]. *J Aquat Plant Manage*, 1995, 33:55-60.
- [38] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide [J]. *J Exp Bot*, 2000, 51:659-668.
- [39] Smillie R M, Hetherington S E. Stress tolerance and stress-induced injury in crop plants measured by chlorophyll fluorescence in vivo [J]. *Plant Physiol*, 1983, 72:1043-1050.
- [40] Brennan R M, Jefferies R A. The use of chlorophyll fluorescence in assessment of low temperature hardiness in blackcurrant (*Ribes nigrum* L.) [J]. *Ann Appl Biol*, 1990, 117:667-672.
- [41] Yamada M, Hidaka T, Fukamachi H. Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence [J]. *Sci Hort*, 1996, 67:9-48.
- [42] Hakam P, Khanizadeh S, DeEl J R, et al. Assessing chilling tolerance in roses chlorophyll fluorescence [J]. *HortScience*, 2000, 35: 184-186.
- [43] Baruch Z, Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO<sub>2</sub> assimilation of native and invasive species in Hawaii [J]. *Oecologia*, 1999, 121:183-192.
- [44] Durand L Z, Goldstein G. Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii [J]. *Oecologia*, 2001, 126:345-354.
- [45] Xu D Q (许大全). *Efficiency of Photosynthesis* [M]. Shanghai: Shanghai Technology Press, 2002. 2-3. (in Chinese)
- [46] Ma RY (马瑞燕), Wang R (王韧). Invasive mechanism and biological control of alligator weed, *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae), in China [J]. *Chin J Appl Environ Biol (应用与环境生物学学报)*, 2005, 11(2):246-250. (in Chinese)