

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201708010

引文格式: 陈文,王桔红,彭玉姣,等. 不同生境中鬼针草(*Bidens pilosa*)碳氮磷化学计量特征及其营养利用策略[J]. 广西植物, 2018, 38(3):281-288

CHEN W, WANG JH, PENG YJ, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of alien species *Bidens pilosa* from different habitats and strategy on their nutrient utilization [J]. *Guihaia*, 2018, 38(3):281-288

不同生境中鬼针草 (*Bidens pilosa*) 碳氮磷 化学计量特征及其营养利用策略

陈文¹, 王桔红^{2*}, 彭玉姣³, 吴晓蓉², 张淑柔², 汪翠丽², 马伊婷²

(1. 韩山师范学院 地理与旅游管理学院 地理学系, 广东 潮州 521041; 2. 韩山师范学院 食品工程与
生物科技学院, 广东 潮州 521041; 3. 兰州市皋兰县农牧局, 兰州 730000)

摘要: 该研究通过野外采样和实验室测定的方法, 研究了三种生境中鬼针草叶和根碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征及其与土壤养分的相关性。结果表明:(1) 鬼针草的生境具有不同的资源水平。三种生境的土壤全氮(TN)和速效氮贫乏, 有机碳(C)和全磷(TP)较充裕; 生境 I 土壤 TN 含量显著低于其它两个生境, 生境 II 土壤 TP 含量显著低于其它两个生境, 生境 III 土壤 TN、TP 含量均大于其它两个生境。(2) 不同生境的鬼针草对磷(P)分配策略不同。低 N 生境的鬼针草叶片 P 含量 > 根 P 含量, P 较多地分配到植物体地上部分; N、P 含量较高的生境中鬼针草根 P 含量 > 叶 P 含量, P 更多地分配到地下部分。(3) 不同生境的鬼针草其地上部分和根的生长速率不同。低 N 生境的鬼针草叶片 N/P 和 C/P 值小, 植物体具有较高的相对生长速率, 具有地上生长竞争优势; 低 P 生境的植物叶片 N/P 和 C/P 值大, 植物体具有较慢的相对生长速率; 高 N、高 P 生境中根 N/P 和 C/P 值小, 根具有较高的生长速率, 保证了鬼针草的地下生长竞争优势。(4) 鬼针草叶片 N/P 和根 N/P 之间呈现不显著的负相关关系, 植物地上部分和地下部分为异速生长。不同生境的鬼针草具有不同的营养利用和分配策略, 保证了植物强大的竞争力和入侵性。

关键词: 鬼针草, 化学计量特征, 营养利用策略, 生长速率, 入侵性

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2018)03-0281-08

Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of alien species *Bidens pilosa* from different habitats and strategy on their nutrient utilization

CHEN Wen¹, WANG Juhong^{2*}, PENG Yujiao³, WU Xiaorong²,
ZHANG Shurou², WANG Cuili², MA Yiting²

(1. Department of Geography, College of Geography and Tourism Management, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, Guangdong, China;
2. College of Food Technology and Life Sciences, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, Guangdong, China;
3. Agricultural and Husbandry Administration of Gaolan, Lanzhou 730000, China)

收稿日期: 2017-12-16

基金项目: 国家自然科学基金(31770584); 广东省科技厅项目(2014A070713039); 广东省省市共建专项项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31770584); Program of Institute of Science and Technology of Guangdong(2014A070713039); Co-construction Program of Guangdong Province and Cities]。

作者简介: 陈文(1963-), 男, 甘肃张掖人, 副研究员, 主要从事环境与生态学研究, (E-mail) cyw1018@sina.com。

*通信作者: 王桔红, 博士, 教授, 主要从事入侵生物学研究, (E-mail) wjuh1918@163.com。

Abstract: In order to reveal the nutrient utilization strategy of the alien species under different habitats, carbon(C), nitrogen(N) and phosphorus(P) stoichiometric characteristics of leaf and root of *Bidens pilosa* from three habitats and their relations with soil nutrients were analyzed through field sampling and laboratory measuring. Furthermore, the relative growth rate and nutrient utilization strategy under these habitats were also analyzed. The results were as follows: (1) Total nitrogen (TN) and available nitrogen (AN) contents in soils under all three habitats were low, while organic carbon (C) and total phosphorus (TP) were abundant. TN and TP contents of soil, in habitat I and II were significantly less than those of the other two habitats, respectively, and both TN and TP in soil of habitat III were significantly more than those of the other two habitats. (2) P content of leaf in low-N habitat was more than that of root, which implied that P was more distributed to aboveground of plants. P content of root in habitat with rich-N and -P was more than that of leaf, which showed that more P distributed in the root of plants. (3) There were different growth rates for aboveground part and root of *B. pilosa* under three habitats. The N/P and C/P values of leaves in low-N habitat were less than that of other two habitats, indicating that *B. pilosa* in low-N habitats had higher growth rates and more competitive advantage for aboveground part. The N/P and C/P values of leaves in low-P habitat were more than those of other habitats, showing that *B. pilosa* in low-P habitats has slower relative growth rates. The N/P and C/P of root in both rich-N and rich-P habitat were less than that of two habitats, implying that the root of *B. pilosa* in these habitats has higher growth rates, and further enables plants to increase competition for belowground part. (4) There was insignificantly negative correlation between leaf N/P and root N/P of *B. pilosa*, therefore, between aboveground and the underground part of plant were allometry. There are different nutrient utilization and allocation strategies for *B. pilosa* under different habitats to ensure plants more competitive and invasive.

Key words: *Bidens pilosa*, stoichiometric characteristics, nutrient utilization strategy, growth rate, invasion

生物入侵是当今重大的环境问题之一。什么样的物种容易形成入侵以及怎样成功入侵,成为入侵生物学的核心问题(Alpert et al, 2000)。成功的入侵者除了具有物种特异性以外(Wolfe, 2002),还具有强大的竞争能力、繁殖能力以及在新生境中较强的适应性(Callaway & Aschehoug, 2000; Grotkopp & Rejman, 2007; Pysěk & Richardson, 2007; Bachmann et al, 2012)。近年来,一些学者认为外来种在新生境中定植和扩张能力还可能取决于环境可利用资源水平、植物体对资源利用率以及对资源的需求量(González et al, 2010)。碳(C)、氮(N)、磷(P)是构成植物体蛋白质、核酸、磷脂等有机化合物以及三磷酸腺苷(ATP)和含磷酶的主要元素,三者植物的生长和机体的代谢过程中发挥着重要作用(贺金生和韩兴国, 2010)。植物体 C、N、P 含量及元素比率能够反映出植物对养分的吸收和利用状况(Elser, 2006),植物的生长速率以及土壤 N、P 的有效性,进一步反映了外来种的入侵能力和入侵的生态过程(González et al, 2010)。因此,从生态化学计量学(ecological stoichiometry)的角度来研究外来种的入侵性及其入侵生态过程中化学元素的动态变

化,已成为近年来入侵生物学的一个亮点(Lannes et al, 2012)。国内外学者对入侵植物化学计量的研究发现,入侵植物不仅对 N 元素有较强的吸收能力、对 P 元素有较高的富集能力(González et al, 2010; Kurokawa et al, 2010),而且还具有较快的生长速率或有较强的贮存同化产物的能力(王维奇等, 2011; Lannes et al, 2012; 林威鹏等, 2014; 李家兵等, 2016)。入侵植物在低 N 生境中具有较高的生长速率(屠臣阳等, 2013; 马明睿等, 2014)。其化学计量能够随着环境而发生可塑性变化(Funk & Vitousek, 2007),或者随着生长节律而发生动态变化等(赵美霞等, 2012)。以上研究充分说明植物体 C、N、P 化学计量特征能够反映入侵植物对资源的吸收、利用和分配状况,进一步反映出植物的生长速率和竞争能力。

鬼针草(*Bidens pilosa*)是菊科(Asteraceae)鬼针草属的一年生草本植物,原产热带美洲,由于其强大的繁殖、扩散和定殖能力,目前已经成为我国南北各地入侵性最强的外来种。众多学者开展了对鬼针草入侵机制的研究,发现鬼针草有极强的种子繁殖能力(洪岚等, 2004; 郝建华等, 2009a、2009b; 严文斌等, 2013)、较强的化感作用(李帅

等, 2003; 李富荣等, 2011)、较高表型可塑性和适应性(王桔红和陈文, 2014), 入侵后能够改变土壤微生物群落(陈亮等, 2011)和土壤养分尤其是土壤氮水平(潘玉梅等, 2012; 闫静等, 2016)。然而, 生长在村旁、田边、路边及荒地等不同生境的鬼针草其化学计量特征及其营养利用策略和入侵性的研究尚未见报道。本研究通过对三种不同生境中鬼针草叶片、根和土壤 C、N、P 含量及其化学计量比的测定, 探查不同生境鬼针草化学计量学特征, 进一步剖析植物在不同资源环境中对养分吸收和利用策略及其入侵机理, 旨在从化学计量角度揭示外来植物的入侵机制和进化策略, 为植物入侵的预测和防控寻求新的思路。

1 材料与方 法

1.1 研究地概况

研究地位于广东省潮州市郊(114°53′—117°08′ E, 22°31′—24°15′ N)。该地域属于亚热带海洋性季风气候, 气候温和, 日照充足, 雨量充沛, 年均气温为 21~22 °C, 日照为 1 900~2 400 h, ≥ 10 °C 的连续积温为 7 300~7 890 °C, 年均降雨量为 1 300~2 400 mm。极端最高气温为 39.6 °C, 极端最低气温为 -0.5 °C。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 2016 年 4 月在广东省潮州市郊区选取鬼针草盖度为 60%~90% 的三种重度入侵生境(生境 I、生境 II 和生境 III)作为研究样地(表 1)。所研究生境中鬼针草的主要伴生植物有赛葵(*Malvastrum coromandelianum*)、假臭草(*Praxelis clematidea*)、火炭母(*Polygonum chinense*)、霍香蓟(*Ageratum conyzoides*)、少花龙葵(*Solallum nigrum*)和白花地胆草(*Elephantopus tomentosus*)等。每个生境随机选取 5 个 1 m × 1 m 样方。每个样方内选取生长相对一致的鬼针草植株 10~20 株, 每株个体选取冠层完全伸展、没有病虫害的最大成熟且完整的叶片 3~5 片作为叶样品, 选取坚硬有弹性的全部活根作为根样品, 叶和根用水冲洗干净后, 装入纸袋于 105 °C 下杀青 30 min, 75 °C 下烘干至恒重, 共 5 个重复。同时, 采集植物根部周围表

层 0~10 cm 的土壤, 经自然风干后过 100 目筛, 保存备用。

1.2.2 碳(C)、氮(N)、磷(P)含量的测定 采用重铬酸钾外加热法测定植物和土壤有机碳(C), 以凯氏定氮法测定全氮(TN), 用钼锑抗比色法测定全磷(TP); 采用碱解—扩散法测定土壤有效氮, 以钼锑抗比色法测定土壤速效磷(鲍士旦, 2000)。

1.3 数据处理

使用 SPSS 19.00 统计分析软件对数据进行统计分析, $P < 0.05$ 时表示有统计学意义。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对三种生境中土壤、叶片、根的 C、N、P 含量及其 C/N、C/P、N/P 进行差异显著性检验, 当差异显著时以 LSD(Least significant difference, 最小显著性差异法)法对各生境的均值进行多重比较; 以 Pearson 相关性分析法对土壤 C、N、P 与植物化学计量的关联性进行分析。

2 结果与分析

2.1 土壤和植物叶片、根 C、N、P 含量特征

从表 1 可以看出, 生境 I 土壤全氮(TN)含量显著低于其它两个生境, 生境 II 土壤全磷(TP)含量显著小于另两个生境, 生境 III 土壤 TN 和 TP 含量均大于其它两个生境($P < 0.05$)。根据国家土壤肥力的分级标准, 鬼针草三个生境土壤有机质 > 40 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 速效磷 > 40 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 为 1 级; 生境 I TN 在 0.5~0.75 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 为 5 级; 生境 II 和生境 III 土壤 TN 在 1~1.5 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 为 3 级; 速效氮 < 30 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 为 6 级。这表明鬼针草三个生境土壤 TN 和速效氮贫乏, 有机碳(C)和全磷(TP)较充裕。

表 2 显示, 三个生境的鬼针草叶片 C、N 含量均无显著差异($P > 0.05$), P 含量差异显著($P < 0.01$), 生境 I 的鬼针草叶片 P 含量显著大于生境 II 和生境 III。三个生境的鬼针草根 C、N、P 含量差异显著($P < 0.05$), 根 N 和 P 含量为生境 III $>$ II $>$ I。低 N 的生境 I 中, 叶片 P 含量 $>$ 根 P 含量; TN 和 TP 水平较高的生境 III 中, 根 P 含量 $>$ 叶片 P 含量。

2.2 植物叶片、根和土壤 C、N、P 化学计量特征

生境 I 土壤的 C/N 显著大于生境 II 和生境 III, 生境 II 土壤的 N/P 和 C/P 显著大于生境 I 和

表 1 鬼针草的三个生境土壤 C、N、P 含量特征

Table 1 C, N and P contents in soils of *Bidens pilosa* from three habitats

生境 Habitat	全氮 Total nitrogen (mg · g ⁻¹)	有机碳 Organic carbon (mg · g ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (mg · g ⁻¹)	速效氮 Available nitrogen (mg · kg ⁻¹)	速效磷 Available phosphorus (mg · kg ⁻¹)
I	0.681±0.086a	103.117±1.045a	0.804±0.166b	5.591±1.912a	63.458±4.521a
II	1.279±0.093b	107.908±0.746b	0.079±0.027a	4.894±1.914a	136.554±3.097c
III	1.455±0.237b	112.603±0.790c	0.885±0.175b	5.923±1.915a	89.836±3.218b

注: 生境 I - 水田边, 生境 II - 路边, 生境 III - 杂草地。同一列不同字母为差异性显著 ($P < 0.05$)。所有数据均以平均值 ± 标准误差表示, 下同。

Note: Habitat I is water field side, habitat II is roadside, and habitat III is grassland. Different lower letters in the same column represent significant differences according to LSD analysis ($P < 0.05$). All data are shown with $\bar{x} \pm s_x$, the same below.

表 2 三个生境鬼针草叶和根 C、N、P 含量特征

Table 2 C, N, P contents in leaves and roots of *Bidens pilosa* from three habitats

样品 Sample	生境 Habitat	氮 Nitrogen (mg · g ⁻¹)	有机碳 Organic carbon (mg · kg ⁻¹)	磷 Phosphorus (mg · g ⁻¹)
叶片 Leaf	I	16.198±0.582Ba	632.390±2.835Ba	2.959±0.581Ab
	II	17.551±0.729Ba	624.453±7.254Ba	1.107±0.156Aa
	III	15.454±0.725Ba	611.805±9.292Aa	1.409±0.345Ba
根 Root	I	3.864±0.435Aa	610.332±1.397Aab	0.511±0.200Ba
	II	5.287±0.698Aab	597.881±3.481Aa	0.998±0.098Ba
	III	6.547±0.564Ab	622.601±5.834Bb	3.142±0.134Ab

注: 大写字母表示同一生境叶和根 C、N、P 的差异性, 小写字母表示不同生境叶 (或根) C、N、P 的差异性, 同列字母不同为差异性显著 ($P < 0.05$)。

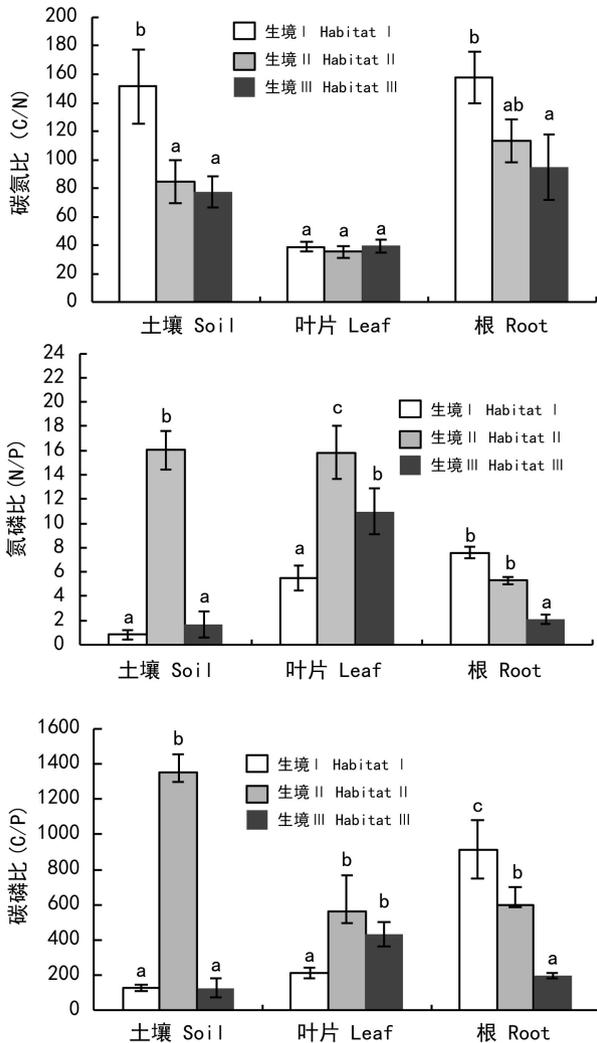
Note: Capital letters represent the differences in C, N and P between leaf and root in same habitat. Lowercase letters represent the differences in C, N and P of leaf (or root) among habitats. Different letters within the same column represent significant differences ($P < 0.05$).

生境 III ($P < 0.01$)。三个生境之间叶片的 C/N 差异不显著 ($P > 0.05$), N/P、C/P 差异显著 ($P < 0.05$), 叶片 N/P 为生境 I < III < II, 叶片 C/P 为生境 I < III < II。三个生境的鬼针草根 C/N、N/P、C/P 差异显著 ($P < 0.05$), 均为生境 III < II < I (图 1)。生境 I 和生境 III 的鬼针草叶片 N : P 分别为 5.46 和 10.96, 生境 II 叶片 N : P 为 15.85。

2.3 植物叶片、根和土壤化学计量之间的关系

相关性分析显示, 土壤 TN 与 TP 含量之间为不显著负相关关系 ($P > 0.05$)。土壤 TN 与叶片 N 含量为不显著的正相关关系 ($P > 0.05$), 与根 N 含量为极显著的正相关关系 ($P < 0.01$)。土壤 TP 与

叶片 P、根 P 含量为不显著的正相关关系 ($P > 0.05$)。土壤 C、TN 含量与叶片 P 之间为显著负相关关系 ($P < 0.01$), 与根 P 之间为显著正相关关系 ($P < 0.01$) (表 3)。土壤 TN 与叶 N/P、C/P 之间为不显著的正相关关系 ($P > 0.05$), 与根 N/P ($r = -0.769^*$, $P < 0.05$)、根 C/P ($r = -0.857^{**}$, $P < 0.01$) 为显著或极显著负相关关系 (图 2)。土壤 TP 与叶 N/P ($r = -0.587^*$, $P < 0.05$)、叶 C/P ($r = -0.556^*$, $P < 0.05$) 为显著负相关关系, 与根 N/P、根 C/P 为不显著负相关 ($P > 0.05$) (图 3)。叶片 N/P、C/P 与根 N/P、C/P 之间为不显著的负相关关系 ($P > 0.05$)。



注: 不同字母表示差异性显著 ($P < 0.05$)

Note: Different letters represent significant differences ($P < 0.05$)

图 1 三个生境鬼针草叶、根及土壤化学计量特征
Fig. 1 Ecological stoichiometry characteristics of soil, leaf and root of *B. pilosa* from three habitats

3 讨论与结论

植物体 N、P 含量及与土壤 N、P 之间的关系反映植物对 N、P 的吸收和利用率大小 (González et al, 2010), 也反映植物对元素的分配趋势。本研究中, 鬼针草叶片和根 N、P 含量与土壤 TN、TP 之间为不显著或极显著的正相关关系, 说明鬼针草对土壤中 N 和 P 元素具有较强的吸收和利用率。然而, 不同生境鬼针

草的叶片和根 N、P 元素含量显著差异, 低 N 生境的鬼针草叶片 P 含量 > 根 P 含量, N、P 水平较高的生境中, 根 P 含量 > 叶 P 含量。这说明低 N 生境的鬼针草将 P 元素更多分配到植物地上部分 (茎和叶), 保证植物的快速生长。高 N、高 P 生境的鬼针草将 P 更多分配到植物体地下部分 (根), 使植物地下部分 (根) 快速生长。这在鬼针草化学计量比的研究中得到进一步证实。

叶片 N/P 值指示着生态系统的限制性元素 (Makino et al, 2003; González et al, 2010)。鬼针草生境 I 和生境 III 的叶片 N/P (分别为 5.46 和 10.96) < 14, 植物生长受 N 限制; 生境 II 叶片 N/P (15.85) 为 14~16, 植物生长受 N、P 的共同限制 (González et al, 2010; 郭子武等, 2012)。叶片 N/P、C/P 值指示着植物生长速率大小, 低 N/P、C/P 值指示着分配到 rRNA 中 P 元素多, 以快速合成蛋白质并支持快速生长 (Makino et al, 2003; González et al, 2010)。本研究发现, 不同生境的鬼针草具有不同营养和生长策略, 低 N 且生长受 N 元素限制的生境中, 鬼针草叶片 N/P、C/P 值小, 植物有较高的相对生长速率。其原因可能是鬼针草调整了对资源的需求量和对资源的分配 (Elser, 2006; Funk & Vitousek, 2007; Young & Mangold, 2008), 使其生长对 N 元素有更低需求, 同时将吸收的 P 元素更多地分配到植物地上部分, 保证了低 N 生境的鬼针草具有高生长速率, 增大地上竞争优势。屠臣阳等 (2013) 对黄顶菊 (*Flaveria bidentis*) 的研究也发现了同样现象, 即入侵种在低 N 生境中能有效提高生长率, 增大产量, 这可能是入侵植物重要的营养策略 (González et al, 2010)。在 N、P 均受限且 P 含量低的生境中, 鬼针草由于对 P 元素的吸收量少, 因而具有较慢的生长速率。在高 N、高 P 生境中, 鬼针草将 P 元素更多地分配至根部, 根的 N/P、C/P 值小, 即高 N、高 P 生境的鬼针草其根系生长速度快, 增大了鬼针草的地下竞争力。

相关性分析显示, 鬼针草叶片 N/P、C/P 值与土壤资源水平密切相关。叶片 N/P、C/P 含量与土壤 TN 为不显著正相关关系, 与土壤 TP 为显著负相关关系。这进一步说明低 N 生境的植物叶片有低 N/P、C/P 值, 植物具有较高的相对生长速率。叶片 N/P 和根 N/P 之间呈现不显著的负相关关系, 即地上部

表 3 鬼针草叶片、根和生境土壤 C、N、P 及其化学计量的相关性

Table 3 Relationship of C, N and P contents among leaves, roots and habitat soil of *B. pilosa*

测量指标 Index	相关性指数 Correlation index	叶碳 Leaf C (C)	叶氮 Leaf N (N)	叶磷 Leaf P (P)	叶碳氮比 Leaf C : N (C/N)	叶氮磷比 Leaf N : P (N/P)	叶碳磷比 Leaf C : P (C/P)
土壤总有机碳 (C) Soil TOC	Pearson correlation	-0.407ns	-0.136ns	-0.685 **	0.051ns	0.412ns	0.434ns
土壤全氮 (TN) Soil TN	Pearson correlation	-0.315ns	0.031ns	-0.707 **	-0.090ns	0.507ns	0.503ns
土壤全磷 (TP) Soil TP	Pearson correlation	-0.378ns	-0.357ns	0.420ns	0.203ns	-0.587 *	-0.0556 *
测量指标 Index	相关性指数 Correlation index	根碳 (C) Root C	根氮 (N) Root N	根磷 (P) Root P	根碳氮比 (C/N) Root C : N	根氮磷比 (N/P) Root N : P	根碳磷比 (C/P) Root C : P
土壤总有机碳 (C) Soil TOC	Pearson correlation	0.506ns	0.821 **	0.944 **	-0.780 *	-0.926 **	-0.974 **
土壤全氮 (TN) Soil TN	Pearson correlation	0.222ns	0.819 **	0.810 **	-0.707 *	-0.769 *	-0.857 **
土壤全磷 (TP) Soil TP	Pearson correlation	0.609ns	-0.012ns	0.268ns	0.066ns	-0.244ns	-0.005ns

注: ns 表示差异不显著; * 表示 0.05 水平上差异显著; ** 表示 0.01 水平上差异显著。

Note: ns indicates no significant difference; * indicates significant differences at 0.05 level; ** indicates extremely significant differences at 0.01 level.

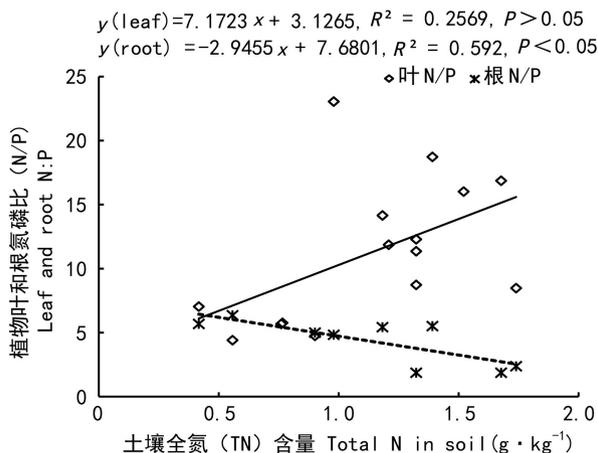


图 2 土壤全氮(TN)和植物叶、根氮磷比(N/P)之间的关系

Fig. 2 Relationship between N : P of leaf, root and total N in soil

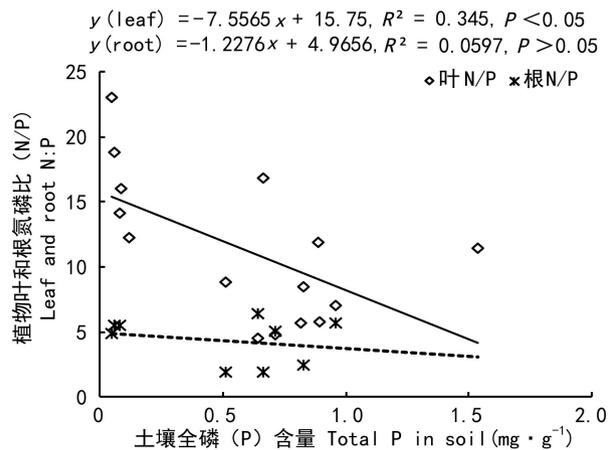


图 3 土壤全磷(TP)和植物叶、根氮磷比(N/P)之间的关系

Fig. 3 Relationship between N : P of leaf, root and total P in soil

分和地下部分表现为异速生长。

总之,鬼针草在不同资源环境中对 N、P 的吸收和利用以及分配策略不同,导致植物地上和地

下部分具有不同的生长速率的竞争力,这是植物适应生境资源变化、调整资源分配并增大竞争力的重要入侵策略。综上所述得出:(1)不同生境的

鬼针草对 N、P 的分配策略不同。低 N 生境的鬼针草将 P 元素更多地分配到植物体地上部分,高 N、高 P 生境中将 P 元素更多地分配到地下部分(根)。(2)不同生境的鬼针草具有不同的生长策略。低 N 生境的鬼针草地上部分具有较高的生长速率,增大地上竞争优势;低 P 生境的鬼针草具有较低的生长速率,高 N、高 P 生境中鬼针草的地下部分(根)具高生长速率,增大了植物地下竞争优势。(3)鬼针草地上部分(茎和叶)和地下部分(根)为异速生长,增大了对异质环境的适应性。

参考文献:

ALPERT P, BONE E, HOLLZAPFEL C, 2000. Invasiveness, invasibility, and the role of environmental stress in preventing the spread of non-native plants [J]. *Perspect Plant Ecol*, 3: 52-66.

BAO SD, 2000. The agro-chemical analysis of soil [M]. Beijing: China Agriculture Press. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 北京: 中国农业出版社.]

BACHMAND D, BOTH S, BRVELHEIDE H, et al, 2012. Functional trait similarity of native and invasive herb species in subtropical China-environment-specific differences are the key [J]. *Environ Exp Bot*, 83: 82-92.

CALLAWAY RM, ASCHEHOUG ET, 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion [J]. *Science*, 290:521-523.

CHEN L, LI HN, YANG MH, et al, 2011. The influence of invasion of *Mikania micrantha* and *Bidens pilosa* to the bacterial community in the root soils [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 27 (8):63-68. [陈亮, 李会娜, 杨民和, 等, 2011. 入侵植物薇甘菊和三叶鬼针草对土壤细菌群落的影响 [J]. 中国农学通报, 27(8):63-68.]

ELSER JJ, 2006. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology [J]. *Am Nat*, 168:25-35.

FUNK JL, VITOUSEK PM, 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems [J]. *Nature*, 446 (26):1078-1081.

GONZÁLEZ AL, KOMINOSKI JS, DANGER M, et al, 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions [J]. *Oikos*, 119:779-790.

GROTKOPP E, REJMANE KM, 2007. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms [J]. *Am J Bot*, 94:526-532.

GUO ZW, CHEN SL, YANG QP, et al, 2012. Response of N and P stoichiometry on mulching management in the stand of

Phyllostachys praecox [J]. *Acta Ecol Sin*, 32(20):6361-6368. [郭子武, 陈双林, 杨清平, 等, 2012. 雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应 [J]. 生态学报, 32(20):6361-6368.]

HAO JH, LIU QQ, QIANG S, 2009a. Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae) [J]. *Bull Bot*, 44 (6): 656-665. [郝建华, 刘倩倩, 强胜, 2009a. 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, 44 (6): 656-665.]

HAO JH, WU HR, QIANG Q, 2009b. The germination potential of seeds (achenes) and establishment attributes of seedlings of some invasive species of Asteraceae [J]. *Ecol Environ Sci*, 18(5):1851-1856. [郝建华, 吴海荣, 强胜, 2009b. 部分菊科入侵种子(瘦果)的萌发能力和幼苗建群特性 [J]. 生态环境学报, 18(5):1851-1856.]

HE JS, HAN XG, 2010. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(1):2-6. [贺金生, 韩兴国, 2010. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论 [J]. 植物生态学报, 34(1):2-6.]

HONG L, SHEN H, YANG QH, et al, 2004. Studies on seed germination and storage of the invasive alien species *Bidens pilosa* L. [J]. *J Wuhan Bot Res*, 22(5): 433-437. [洪岚, 沈浩, 杨期和, 等, 2004. 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, 22(5): 433-437.]

KUROKAWA H, PELTAER DA, WARDLE DA, 2010. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability [J]. *Funct Ecol*, 24: 513-523.

LANNES LS, BUSTAMANTE MMC, EDWARDS PJ, et al, 2012. Alien and endangered plants in the Brazilian Cerrado exhibit contrasting relationships with vegetation biomass and N : P stoichiometry [J]. *New Phytol*, 196: 816-823.

LI FR, HUANG Y, LIANG SC, et al, 2011. Compare the allelopathy of some invasive and non-invasive Asteraceae species [J]. *Ecol Environ Sci*, 20(5):813-818. [李富荣, 黄莹, 梁士楚, 等, 2011. 几种菊科入侵植物和非入侵植物的化感作用比较 [J]. 生态环境学报, 20(5):813-818.]

LI JB, ZHANG QT, ZHANG LY, et al, 2016. Effect of *Spartina alterniflora* invasion sequence on soil carbon and nitrogen distribution in a *Cyperus malaccensis* marsh of the Min River estuary in spring [J]. *Acta Ecol Sin*, 36(12):3628-3638. [李家兵, 张秋婷, 张丽烟, 等, 2016. 闽江河口春季互花米草入侵过程对短叶荻沼泽土壤碳氮分布特征的影响 [J]. 生态学报, 36(12):3628-3638.]

LI S, KUANG HX, OKADA YSHT, et al, 2003. Studies on chemical constituents of *Bidens bipinnata* I [J]. *Chin Herb Med*, 34(9):782-785. [李帅, 匡海学, 冈田嘉仁, 等, 2003. 鬼针草化学成分的研究 (I) [J]. 中草药, 34 (9):782-785.]

LING WP, FANG DD, WU XM, et al, 2014. Invasion mechanisms of *Ipomoea cairica* based on ecological stoichiometry: a

- preliminary investigation [J]. *Ecol Environ Sci*, 23(10): 1593–1599. [林威鹏, 方丹丹, 吴夏明, 等, 2014. 从生态化学计量学的角度初探五爪金龙 (*Ipomoea cairica*) 的入侵机制 [J]. *生态环境学报*, 23(10): 1593–1599.]
- MA MR, YANG J, WANG Q, et al, 2014. Nitrogen and phosphorus stoichiometry and invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L. in riparian zone [J]. *Chin Environ Sci*, 34(6): 1531–1539. [马明睿, 杨洁, 王强, 等, 2014. 河岸带加拿大一枝黄花化学计量学及入侵机理研究 [J]. *中国环境科学*, 34(6): 1531–1539.]
- MAKINO W, COTNER JB, STERNER RW, et al, 2003. Are bacteria more like plants or animals? Growth rate and resource dependence of bacterial C : N : P stoichiometry [J]. *Funct Ecol*, 17(1): 121–130.
- PAN YM, TANG SC, WEI CQ, et al, 2012. Response of growth characteristics of *Bidens pilosa* L. to soil nitrogen level [J]. *Weed Sci*, 30(1): 11–16. [潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 等, 2012. 三叶鬼针草生长特征对土壤氮素水平的响应 [J]. *杂草科学*, 30(1): 11–16.]
- PYSĚK P, RICHARDSON DM, 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? [J]. *Biol Inv*, 193: 97–125.
- TU CY, HUANGFU CH, JIANG N, et al, 2013. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Flaveria bidentis* in different habitats [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 29(17): 171–176. [屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 等, 2013. 不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征 [J]. *中国农学通报*, 29(17): 171–176.]
- WANG JH, CHEN W, 2014. Comparative study of biomass of modules and morphological plasticity of four Asteraceae species at the flowering stage [J]. *Chin J Ecol*, 33(8): 2031–2037. [王桔红, 陈文, 2014. 四种菊科植物开花期构件生物量及表型可塑性比较 [J]. *生态学杂志*, 33(8): 2031–2037.]
- WANG WQ, XU LL, ZENG CS, et al, 2011. Invasion mechanism of *Spartina alterniflora* in Minjiang river estuarine wetland [J]. *J Nat Resour*, 26(11): 1900–1907. [王维奇, 徐玲琳, 曾从盛, 等, 2011. 闽江河口湿地互花米草入侵机制 [J]. *自然资源学报*, 26(11): 1900–1907.]
- WOLFE LM, 2002. Why alien invaders succeed: Support for the Escape-from-enemy Hypothesis [J]. *Am Nat*, 160: 705–711.
- YAN J, ZHANG XY, CHEN X, et al, 2016. Effects of rhizosphere soil microorganisms and soil nutrients on competitiveness of *Bidens pilosa* with different native plants [J]. *Biodivers Sci*, 24(12): 1381–1389. [闫静, 张晓亚, 陈雪, 等, 2016. 三叶鬼针草与不同本地植物竞争对土壤微生物和土壤养分的影响 [J]. *生物多样性*, 24(12): 1381–1389.]
- YAN WB, QUAN GM, ZHANG JE, et al, 2013. Effects of environmental factors on seed germination of *Bidens pilosa* and *Bidens bipinnata* [J]. *Ecol Environ Sci*, 22(7): 1129–1135. [严文斌, 全国明, 章家恩, 等, 2013. 环境因子对三叶鬼针草与鬼针草种子萌发的影响 [J]. *生态环境学报*, 22(7): 1129–1135.]
- YOUNG K, MANGOLD J, 2008. Medusahead (*Taeniatherum caputmedusae*) outperforms squirreltail (*Elymuselymoides*) through interference and growth rate [J]. *Inv Plant Sci Manag*, 1: 73–81.
- ZHAO MX, LI DZ, PAN Y, et al, 2012. Ecological stoichiometrical analysis on the strategies of utilization of nitrogen and phosphorus in *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in Chongming Dongtan wetland [J]. *Guihaia*, 32(6): 715–722. [赵美霞, 李德志, 潘宇, 等, 2012. 崇明东滩湿地芦苇和互花米草 N、P 利用策略的生态化学计量学分析 [J]. *广西植物*, 32(6): 715–722.]