

王明娜,戴志聪,祁珊珊,等. 外来植物入侵机制主要假说及其研究进展[J]. 江苏农业科学,2014,42(12):378-382.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2014.12.127

外来植物入侵机制主要假说及其研究进展

王明娜¹,戴志聪¹,祁珊珊¹,王晓莹¹,杜道林^{1,2}

(1. 江苏大学环境与安全工程学院环境生态研究所,江苏镇江 212013;

2. 江苏大学现代农业装备与技术省部共建教育部重点实验室,江苏镇江 212013)

摘要:目前,外来植物入侵已经成为生态安全及生物多样性研究的热点。外来植物入侵过程及机制比较复杂,很难用单一的入侵假说来解释植物的入侵机制。主要就外来植物入侵的相关概念进行了总结,并从来植物本身的生物学特性、入侵种与土著种间的相互作用、新栖息地环境的可侵入性 3 个方面的机制归纳了近 10 年来外来植物入侵机制的主要相关假说及相应研究进展。

关键词:生物入侵;外来种;植物入侵;入侵机制

中图分类号:S45 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2014)12-0378-05

近几十年来,国内外许多学者对生物入侵(biological invasion)开展了大量的研究工作。随着全球变化进程的不断加快,植物入侵(plant invasion)也由于其越来越严重的危害而备受社会及相关学者们的关注。入侵植物往往分布广泛并具有较强的适应性。它们能取代本地物种,破坏本地植物群落的结构和功能,并且会进一步影响以该地植物群落为生境的各种动物或微生物的生存条件,导致局部或区域生物多样性降低,最终使得当地生态系统失衡并丧失原有功能^[1-2]。入侵植物的不断扩张,降低了本地植物区系的独特性,甚至导致全球物种组成趋于均一化^[3]。越来越严峻的植物入侵问题,不仅给生态环境带来了巨大的挑战,也带来了巨大的经济损失,如何应对这个问题已经成为各个国家的环保、农业、林业等相关部门面临的新挑战。为了从根本上有效控制外来植物的入侵趋势,对外来植物入侵机制的探讨也就成为了入侵生态学研究的核心之一。本文对植物入侵的相关概念、近 10 年来主要的入侵机制(假说)及其相关研究进行综述。

1 植物入侵

1.1 植物入侵相关概念

本地种(native species),也称土著种(indigenous species)或原生种(original species),是指分布在原生地(native range)的物种,即在其自然占领的或无需人类的直接或间接引种也

能占领的分布区内的物种、亚种或更低的物种分类单元^[4]。外来种(exotic/alien species)是指一个地区或国家由于有意或无意而引入的其历史上未曾有分布的物种,其中被有意识引入的外来种称为引入种(introduced species)^[5],如常用于园林绿化、经济栽培的园艺品种、经济作物等;外来入侵物种(exotic/alien invasive species,EIS/AIS),是指外来种进入一个新的地区并能存活、繁殖,形成驯化种群,而且其种群进一步扩散已经或即将造成明显的生态或经济后果甚至成为危害人类健康的物种,这一现象被称为生物入侵^[6],其中由外来植物引起的生物入侵即为植物入侵;非入侵种(non-invasive species)是指在引入地其种群可以自我维持但不扩散,即外来种居留成功,但只是停留在引入地,没有扩散到相邻的地区,不会引起当地群落的显著改变,并且不会显著改变当地生态系统原本相对稳定的功能^[5,7]。

1.2 外来植物入侵过程

外来植物的入侵过程一般可分为 4 个基本阶段^[8]:引入或传入、定殖、种群建立以及扩散,具体见图 1。

种群的引(传)入(transport)是指某一种植物离开原生地后经过长距离的运输到达新环境,有人为引入和偶然带入 2 种方式,由这一部分被引入的带有亲代群体中部分等位基因的少数个体重新建立的种群被称为奠基种群(founder population)。种群的定殖(colonization)是指上述外来植物刚刚传入新的地区,奠基种群中的某些个体经过传入地的非生物因子(如气候、土壤、水分等)及生物因子(如本地植物、病原物、取食动物等)的筛选后,开始适应传入地的环境而存活下来,并能依靠有性或无性繁殖形成新的种群,但是尚未建立起足够定殖的种群。种群的建立(establishment)是指个别个体在适应了传入地的生物及非生物环境后,种群数量有了一定的扩增积累,并开始归化为当地种的阶段。因而可以看出,被引入的奠基种群一般有 2 种结局:(1)奠基种群因为数量太小而缺乏足够的遗传变异或阿利效应(Allee effects)等^[9],导致其不能很好地适应引入地的环境,使得该奠基种群不能自我维持而最终消亡灭绝;(2)奠基种群在引入地居留成功,并建立了可自我维持的种群。可以看出,不是所有的外来种都会成

收稿日期:2014-02-25

基金项目:国家自然科学基金(编号:31170386);江苏省科技支撑计划(编号:BE2011369、BE2012419);江苏大学高级人才基金(编号:14JDG010);江苏省高校自然科学基金(编号:14KJB610005);江苏省普通高校研究生科研创新计划(编号:CXZZ12_0697);江苏高校大学生实践创新训练计划(编号:201310299024Z)。

作者简介:王明娜(1988—),女,山东临沂人,硕士研究生,从事生物多样性保育、环境生态学研究。Tel:(0511)88790955;E-mail:wangmingna-1103@163.com。

通信作者:杜道林,博士,教授,从事环境生物科学与工程、生物技术、植物生态学、农业生态等研究。Tel:(0511)88790955;E-mail:ddl@ujs.edu.cn。

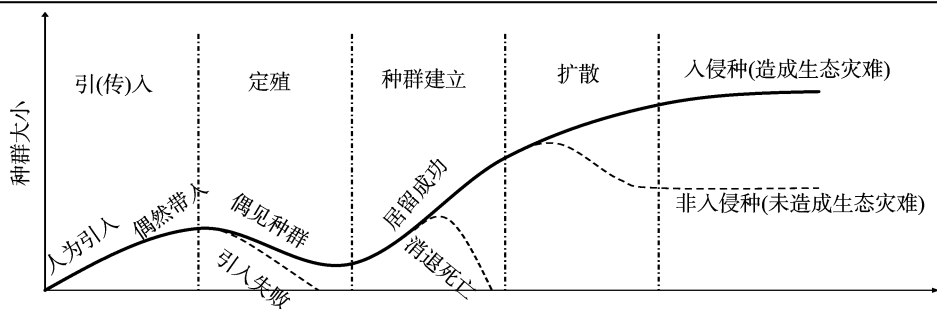


图1 外来植物的入侵扩散过程

为入侵种而造成生态灾难,其中在引入地居留成功的极少数外来植物,随即往往进入一段潜伏期(lag phase)积累种群数量而不是立即暴发;建立可自我维持的种群后,居留成功的外来植物种群数量急剧增加,种群进入了进一步向外扩散(spread)的阶段;居留成功的外来植物向外不断蔓延扩张,将会对引入地生态系统的结构和功能造成显著的破坏,这时的外来植物就成了入侵植物。一般而言,每个阶段的完成,均只有大约10%的成功率,即生物入侵的“十数定律”^[10]。

2 外来植物的主要入侵机制及假说

在外来植物入侵过程中,来自原产地种群中的少数个体可越过地理上的屏障传播到新栖息地成为外来种,并利用自身的生物特征发挥内在潜力,逐渐适应新环境以至在新栖息

地建立起一定规模的种群。近年来,不少研究从上述过程中的各个环节及相关因素出发,初步阐明了一些外来植物入侵的机制或假说^[11-13],这些假说主要涉及:(1)外来植物本身的生物特性或内在优势,如“内禀优势假说”(inherent superiority hypothesis)^[14];(2)入侵种与土著种间相互作用,如“天敌逃逸假说”(enemy release hypothesis)^[15]、“增强竞争力进化假说”(evolution of increased competitive ability hypothesis, EICA)^[16]、“新武器假说”(new weapon hypothesis)^[17]等;(3)新栖息地环境的可侵入性,如“多样性阻抗假说”(biotic resistance hypothesis)^[18]、“空生态位假说”(empty niche hypothesis)^[11]、“干扰假说”(disturbance hypothesis)^[11,19]。这些理论假说分别能解释部分入侵案例,但大多数入侵过程可能需要多种理论假说共同解释,详见图2。

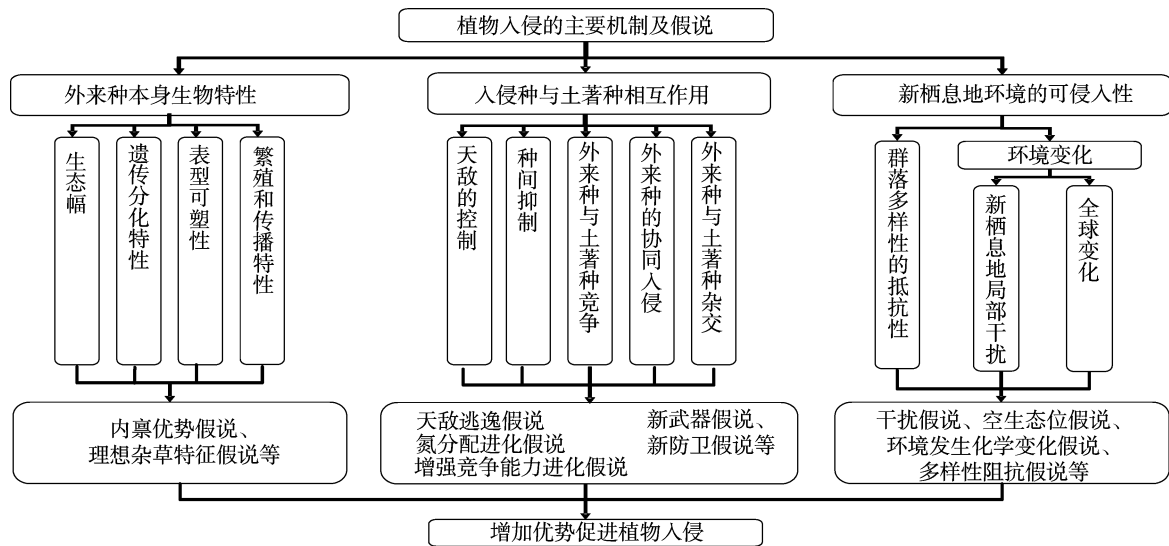


图2 植物成功入侵的主要机制及假说

2.1 外来植物的本身生物特性

一般情况下,外来入侵植物会对各种环境因子具有较宽的生态幅,在不同环境压力下有较强的适应性和忍耐力,如耐阴、耐贫瘠^[20]及低叶片建造成本、较高的资源利用效率和光合速率^[21]等。某些入侵植物还具有较强的有性繁殖能力,能产生大量的后代^[22]。这些特性使外来物种相对于土著种在一定的环境中获得相对的竞争优势,或者更易于占据某些土著种不能利用的生态位。也就是说,外来植物能够成功入侵,本身可能具有独特的生物特性或独特的内禀优势(如形态、生态、生理、行为和遗传等)。相对于土著种,具有内禀优势的外来种在进化中可能进行了更多的遗传变异,形成具有更

适应环境条件及利用更多资源的生态型,或具有更强的抵抗外界环境胁迫的能力或性状,从而最终在竞争中获得优势,进而成功入侵,即“内禀优势假说”^[13-14]。更早之前,1962年Baker提出的“理想杂草特征”假说(ideal weeds characteristics hypothesis)也有类似的描述^[23]。Sutherland对美国19960种植物的10种生活史特征进行了研究比较,结果发现与本地种相比,外来入侵种更趋向于多年生、自交不亲和、雌雄同株的物种^[24]。对华南地区入侵植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)和南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)的研究表明,相对于伴生植物本地种厚藤(*Ipomoea pescaprae*)和近缘种蟛蜞菊(*W. chinensis*),入侵种有较高的光合速率、资源利用效率和较低的叶片

建造成本^[21]。还有研究表明,许多入侵植物既可进行无性繁殖,又可进行有性繁殖,例如互花米草(*Spartina alterniflora*)在我国沿海的入侵进程中,首先主要通过种子人为引入建立种群,之后主要通过无性繁殖快速形成高密度的种群^[25]。而我国西南地区的恶性入侵杂草紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)种群建立与扩张则是通过无性生殖与有性生殖相互补充的繁殖方式进行的^[26]。以上研究均充分证明了外来入侵植物本身的生物特性或内禀优势对其成功入侵的贡献。

2.2 入侵种与土著种间的相互作用

2.2.1 天敌控制

近年来,一种较流行的观点认为,外来物种能够成功入侵到新的栖息地,是由于其脱离原产地协同进化的自然天敌(如竞争者、捕食者和病原微生物)的控制作用,而本地竞争种的专一性天敌几乎未发生寄主转移,或本地广食性天敌对入侵种的影响远小于对本地种的影响,逐渐形成竞争释放,从而导致外来种分布范围的逐渐扩大,即“天敌逃逸假说”^[13,27]。该假说最早由 Darwin 提出,用于解释一些物种为什么在其原产地较稀少,而在入侵地却有数量上的增长和空间分布上的扩大现象^[28]。近年来该假说逐渐发展成为一个相对完备的理论,比如对大叶醉鱼草(*Buddleja davidii*)的研究很好地论证了天敌逃逸假说,通过比较原产地中国和入侵地德国的大叶醉鱼草(*B. davidii*)种群的生长状况、与捕食者的关系及繁殖力,Elbeling 等发现在入侵地德国,大叶醉鱼草的捕食者明显减少,极大提升了该入侵种群的植株活力,并形成入侵^[29]。再比如,互花米草(*S. alterniflora*)也是“天敌释放假说”的很好例证,在原产地北美,有一种病原微生物麦角菌(*Claviceps purpurea*)能够在种子内形成菌核并感染互花米草的花部,降低种子的产量^[30],互花米草在被引入新栖息地时,原产地的天敌未能被一起传入,是其成功入侵的一个重要机制^[31]。

2.2.2 适应性进化

“增强竞争力进化假说”^[16]、“氮分配进化假说(evolution of nitrogen allocation hypothesis)”^[32]理论是对天敌逃避假说的扩展^[17]。前者认为由于在引进地缺乏天敌的控制,外来种本来用于防御的资源投资就可以转移到自身的生长发育上,使其在新生境中更具竞争力。该假说是关于“生长或防御”权衡的重新分配,在天敌逃避假说基础上进行了更深入的探讨,比如对千屈菜(*Lythrum salicaria*)和叉枝蝇子草(*Silene latifolia*)的研究发现,入侵地种群基于遗传改变的繁殖和生长优势与其对天敌的抵御力下降有关^[33]。Zou 等通过同质种植园试验发现,入侵地乌柏(*Sapium sebiferum*)的种群比原产地种群具有偏大体型和更高产量的种子;同时对两地的种群进行的种内竞争试验发现,入侵地乌柏(*S. sebiferum*)种群尽管受到食草动物的危害较大,但是它们仍然具有显著的竞争优势^[34-35]。Feng 等通过对紫茎泽兰(*A. adenophora*)入侵种群(中国和印度)与原产地种群(墨西哥)的研究发现,紫茎泽兰(*A. adenophora*)入侵种是通过增加氮向光合系统的分配,提高了入侵种群的光合能力和光合氮利用效率^[32]。因此在“增强竞争力进化假说”的基础上,进一步提出了“氮分配进化假说”,他们认为,天敌逃逸不仅使外来入侵植物降低体内氮元素向防御作用的分配,而且增加了氮向光合作用方向的转移^[32]。这种独特的快速偿还型能量方式能够提高叶片的光合氮利用效率、光合能量利用效

率及光合能力。此外,之后对飞机草(*Eupatorium odoratum*)的研究同样验证了这种快速偿还型能量方式对提高其生长能力的作用^[36]。

2.2.3 化感作用

外来入侵植物具有化感作用的现象也早已被广泛研究^[37],外来入侵植物与土著种之间往往存在着相互抑制的作用,这类影响也是导致入侵成功的重要因素之一。这类影响往往是由于入侵植物根系分泌物可以抑制其他植物的种子萌发和植株生长,即化感作用,由此学者们提出了“新武器假说”^[17]。从薇甘菊(*M. micrantha*)的乙酸乙酯提取物中分离得到的倍半萜类化合物对薇甘菊伴生树种大叶桉(*Eucalyptus robusta*)和马占相思(*Acacia mangium*)有较强的化感作用^[38]。飞机草(*E. odoratum*)的雨水淋溶液对一些植物的发芽有抑制作用^[39],并且其挥发油对某些蔬菜、真菌及昆虫的生长有抑制作用^[40]。外来入侵植物的化感作用不仅可以排挤本地植物,还可以通过延迟发育、拒食和毒性等作用减少植食性昆虫、大型动物及其他天敌对它们的取食,从而占据竞争优势,成功入侵。针对这种现象,研究者们又提出“新防卫假说”(novel defence hypothesis)^[17,41]。实际上,以上 2 种假说都是从种间化学关系的角度来解释外来植物的入侵,都是入侵植物通过化感作用与本土植物进行竞争或抵抗天敌来达到种群的建立及扩张的目的。

2.3 新栖息地环境的可侵入性

2.3.1 群落生物多样性的抵抗

Elton 在 1958 年提出了经典的“多样性阻抗假说”(diversity resistance hypothesis),他认为群落的生物多样性对抵抗外来种的入侵起着关键性的作用。物种组成丰富的群落对生物入侵的抵抗能力较强,而物种多样性小、结构简单的生态系统更容易受到外来物种的入侵。近年来的研究也证实,农田以及一些小岛屿等结构较单一的人工生态系统更容易遭到入侵^[42-43]。其他相类似假说还包括“空生态位假说”(empty niche hypothesis)和“资源机遇假说”(resource opportunity hypothesis)^[43]。前者认为,岛屿生态系统容易遭受生物入侵的重要原因之一是由于岛屿生态系统内物种贫乏,可为外来种提供空生态位(vacant niche),因而比大陆生态系统更容易被入侵;而“资源机遇假说”则认为,在大尺度的空间范围内,可利用的环境资源是决定生态系统可入侵性的关键因素。在新栖息地的群落一旦具有入侵种所必需的生态资源(包括营养、光照、水分、土壤营养等),且这些生态资源也大多没有被土著种有效利用,便为外来物种的入侵提供了可能的空间,事实上也就是新生境中存在空余的生态位,这与“空生态位假说”的理论也是相通的。

2.3.2 环境变化

环境变化对外来植物的入侵也有一定的影响,环境的干扰能在群落中形成空的生态位,降低这些区域中土著种对入侵种的抵抗力,使外来种易于进入定居,相关假说有“干扰假说(disturbance hypothesis)”“环境发生化学变化假说(chemical change hypothesis)”^[44]等。互花米草(*S. alterniflora*)的成功入侵,除了自身存在内在优势,很大一部分是因为我国海岸带盐沼生态系统中土著种组成单一,而高强度围垦等人类活动干扰和相对比较频繁的环境变化等有利条件促进了其生长和繁殖^[45]。水葫芦(*Eichhornia crassipes*)的种子萌发和个体生长也容易受水体中氮、磷含量的影响。因此可见,人类干扰后富营养化严重的水体更容易遭受水葫芦的

入侵^[46]。

全球环境的变化也影响入侵的进程。研究表明,温室效应引起的气候变化、大气成分的变化、不断增加的氮沉积、以及土地利用导致的生境片段化都会改变生物系统的干扰体制,从而改变物种的分布以及陆地和水生资源动态,对生物入侵产生重要影响^[44]。例如,CO₂ 浓度的升高可能减缓某些植物群落的演替恢复,从而加快外来植物的入侵过程^[47];氮沉降的加剧会使外来种入侵到一些原本土壤较贫瘠的地区,而生长缓慢的土著种会在竞争中处于不利地位^[48]。全球环境变化的确促进了植物入侵,但反过来植物入侵也极其可能会在全球范围内影响生物群落的结构与功能,继而反馈性地影响全球环境。全球变化与生物入侵彼此产生的影响是长远的,所以要具体阐明全球变化如何对生物入侵产生影响,也需要长期、全面的研究工作积累。

3 结论与讨论

综上所述,生物入侵本身是个复杂的过程,因而影响外来植物成功入侵的因素往往也是多种多样的。某些假说在一定程度上确实解释了外来种的入侵规律,但每一种理论假说都有其应用的局限性。很难判断一个生态系统受到外来种的入侵具体是由哪一个因子或哪几个因子起主导作用,也难以单独用某一种假说来解释所有的生物入侵现象,这往往需要联合多种相互关联的假说才能较好地解释入侵机理^[49]。

生物入侵已成为全球广泛关注的重大问题,然而目前对于外来植物入侵机制的研究仍处于探索阶段。一方面,大多数研究是从物种的生物学和生态学规律出发,或者经过一定的逻辑推理而形成一些假设和模型,只在部分入侵杂草类群中得到验证,不少假说也存在一定的重叠问题,有待业内学者们进一步的统一规范;另一方面,对于植物入侵机理了解的还不够系统全面,尚存在许多悬而未决的问题,因此有必要从不同方面对植物入侵机制进行详细研究。例如可以对植物的遗传学、基因组学(如一些特殊功能基因)进行全面的研^[50];也可以从入侵植物内生菌的作用(如入侵种内在性的机理对入侵的贡献方面)进行探索^[51]等。总之,入侵机制是入侵生态学研究的核心问题,掌握外来种成功入侵的原因对入侵生物学的研究是极为重要的。同时,深入研究生物入侵机制,预测生物入侵并采取适当的防御措施,对防治或降低入侵物种所造成的危害均具有重要的意义。

参考文献:

- [1] Pyšek P, Jarošík V, Hulme P E, et al. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(27): 12157–12162.
- [2] Blackburn T M, Pyšek P, Bacher S, et al. A proposed unified framework for biological invasions [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2011, 26(7): 333–339.
- [3] Orians C M, Ward D. Evolution of plant defenses in nonindigenous environments [J]. Annual Review of Entomology, 2010, 55: 439–459.
- [4] Shrader – Frechette K. Non – indigenous species and ecological explanation [J]. Biology & Philosophy, 2001, 16(4): 507–519.
- [5] Darren C J, Cheryl S W. Introduced species in Singapore: an overview [J]. Cosmos, 2010, 6(1): 23–37.
- [6] Bai F, Chisholm R, Sang W G, et al. Spatial risk assessment of alien invasive plants in China [J]. Environmental Science & Technology, 2013, 47(14): 7624–7632.
- [7] Vilà M, Weiner J. Are invasive plant species better competitors than native plant species? — Evidence from pair – wise experiments [J]. Oikos, 2004, 105(2): 229–238.
- [8] Theoharides K A, Dukes J S. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion [J]. New Phytologist, 2007, 176(2): 256–273.
- [9] Sakai A K, Allendorf F W, Holt J S, et al. The population biology of invasive species [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2001, 32: 305–332.
- [10] Williamson M, Fitter A. The varying success of invaders [J]. Ecology, 1996, 77(6): 1661–1666.
- [11] Hierro J L, Maron J L, Callaway R M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range [J]. Journal of Ecology, 2005, 93(1): 5–15.
- [12] Mitchell C E, Agrawal A A, Bever J D, et al. Biotic interactions and plant invasions [J]. Ecology Letters, 2006, 9(6): 726–740.
- [13] Hufbauer R A, Torchin M E. Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions [J]. Biological Invasions, 2007, 193: 79–96.
- [14] Sax D F, Brown J H. The paradox of invasion [J]. Global Ecology and Biogeography, 2000, 9(5): 363–371.
- [15] Torchin M E, Mitchell C E. Parasites, et al. Parasites, pathogens and invasions by plants and animals [J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2004, 2(4): 183–190.
- [16] Blossey B, Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis [J]. Journal of Ecology, 1995, 83(5): 887–889.
- [17] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2004, 2(8): 436–443.
- [18] Levine J M, Adler P B, Yelenik S G. A meta – analysis of biotic resistance to exotic plant invasions [J]. Ecology Letters, 2004, 7(10): 975–989.
- [19] Sax D F, Gaines S D, Brown J H. Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds [J]. American Naturalist, 2002, 160(6): 766–783.
- [20] Zas R, Moreira X, Sampedro L. Tolerance and induced resistance in a native and an exotic pine species: relevant traits for invasion ecology [J]. Journal of Ecology, 2011, 99(6): 1316–1326.
- [21] Shen X Y, Peng S L, Chen B M, et al. Do higher resource capture ability and utilization efficiency facilitate the successful invasion of native plants? [J]. Biological Invasions, 2011, 13(4): 869–881.
- [22] Qi S S, Dai Z C, Miao S L, et al. Light limitation and litter of an invasive clonal plant, *Wedelia trilobata*, inhibit its seedling recruitment [J]. Annals of Botany, 2014, 114: 425–433.
- [23] Baker H G. The evolution of weeds [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1974, 5: 1–24.
- [24] Sutherland S. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA [J]. Oecologia, 2004, 141(1): 24–39.

- [25] Wang Q, An S Q, Ma Z J, et al. Invasive *Spartina alterniflora*; biology, ecology and management one hour payday loan[J]. Acta Phytotaxon Sin, 2006, 44: 559 – 588.
- [26] Zhang L Y, Ye W H, Cao H L, et al. *Mikania micrantha* H. B. K. in China – an overview[J]. Weed Research, 2004, 44(1): 42 – 49.
- [27] Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2002, 17(4): 164 – 170.
- [28] Darwin C. On the origins of species by means of natural selection [M]. London; Murray, 1859.
- [29] Ebeling S K, Hensen I, Auge H. The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range[J]. Diversity and Distributions, 2008, 14(2): 225 – 233.
- [30] Wang G, Qin P, Wan S W, et al. Ecological control and integral utilization of *Spartina alterniflora* [J]. Ecological Engineering, 2008, 32(3): 249 – 255.
- [31] Qing H, Cai Y, Xiao Y, et al. Leaf nitrogen partition between photosynthesis and structural defense in invasive and native tall form *Spartina alterniflora* populations; effects of nitrogen treatments[J]. Biological Invasions, 2012, 14(10): 2039 – 2048.
- [32] Feng Y L, Lei Y B, Wang R F, et al. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(6): 1853 – 1856.
- [33] Joshi S, Tielbörger K. Response to enemies in the invasive plant *Lythrum salicaria* is genetically determined[J]. Annals of Botany, 2012, 110(7): 1403 – 1410.
- [34] Zou J W, Rogers W E, Siemann E. Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*[J]. Biological Invasions, 2008, 10(3): 291 – 302.
- [35] Zou J, Rogers W E, Siemann E. Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*[J]. Functional Ecology, 2007, 21(4): 721 – 730.
- [36] Li Y P, Feng Y L, Barclay G. No evidence for evolutionarily decreased tolerance and increased fitness in invasive *Chromolaena odorata*; implications for invasiveness and biological control [J]. Plant Ecology, 2012, 213(7): 1157 – 1166.
- [37] Thorpe A S, Thelen G C, Diaconu A, et al. Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community; field evidence for the novel weapons hypothesis [J]. Journal of Ecology, 2009, 97(4): 641 – 645.
- [38] Shao H, Peng S L, Wei X Y, et al. Potential allelochemicals from an invasive weed *Mikania micrantha* H. B. K. [J]. Journal of Chemical Ecology, 2005, 31(7): 1657 – 1668.
- [39] Kobayashi K. Factors affecting phytotoxic activity of allelochemicals in soil[J]. Weed Biology and Management, 2004, 4(1): 1 – 7.
- [40] 凌冰, 张茂新, 孔垂华, 等. 飞机草挥发油的化学组成及其对植物、真菌和昆虫生长的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(5): 744 – 746.
- [41] Jeschke J M, Aparicio L G, Haider S, et al. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining[J]. NeoBiota, 2012(14): 1 – 20.
- [42] Schaffner U, Ridenour W M, Wolf V C, et al. Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons[J]. Ecology, 2011, 92(4): 829 – 835.
- [43] Lamarque L J, Delzon S, Lortie C J. Tree invasions; a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits[J]. Biological Invasions, 2011, 13(9): 1969 – 1989.
- [44] Bradley B A, Blumenthal D M, Wilcove D S. Predicting plant invasions in an era of global change[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2010, 25(5): 310 – 318.
- [45] Li B, Liao C H, Zhang X D, et al. *Spartina alterniflora* invasions in the Yangtze River estuary, China; an overview of current status and ecosystem effects[J]. Ecological Engineering, 2009, 35(4): 511 – 520.
- [46] Chen X, Chen X X, Wan X W, et al. Water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) waste as an adsorbent for phosphorus removal from swine wastewater [J]. Bioresource Technology, 2010, 101(23): 9025 – 9030.
- [47] Ziska L H, Blumenthal D M, Runion G B, et al. Invasive species and climate change; an agronomic perspective [J]. Climatic Change, 2011, 105(1/2): 13 – 42.
- [48] He W M, Montesinos D, Thelen G C, et al. Growth and competitive effects of *Centaurea stoebe* populations in response to simulated nitrogen deposition[J]. PLOS One, 2012, 7(4): e36257.
- [49] Blumenthal D M. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion[J]. Ecology Letters, 2006, 9(7): 887 – 895.
- [50] Hodgins K A, Lai Z, Nurkowski K, et al. The molecular basis of invasiveness; differences in gene expression of native and introduced common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in stressful and benign environments[J]. Molecular Ecology, 2013, 22(9): 2496 – 2510.
- [51] 王莉莉, 戴志聪, 祁珊珊, 等. 植物内生细菌及其对入侵生态学的启示[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(3): 9 – 12.