

外来入侵植物在中国的分布及入侵能力研究进展

黄乔乔, 沈奕德, 李晓霞, 程汉亭, 宋鑫, 范志伟*

中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 农业部热带作物有害生物综合治理重点实验室,
海南省热带农业有害生物监测与控制重点实验室, 海南 儋州 571737

摘要: 以近十几年来备受关注的外来植物入侵为背景, 综述关于入侵植物在我国分布和入侵能力及其相关因素的研究进展, 并探讨了未来研究需要加强的几个方面。不同起源地的入侵植物在我国分布区域不一样, 在控制了起源地的作用后, 入侵植物主要分布在经济较发达、人为活动较多的省份或地区(大尺度), 以及干扰较严重的生境(小尺度)。入侵能力强的多年生植物常有强大的无性繁殖能力、高光合速率和资源利用效率、强化感作用、以及适应异质生境的能力; 起源于美洲的入侵能力强的1年生植物常能产生大量的易传播的种子、可自交亲和、强化感作用等; 起源于欧亚大陆的入侵能力强的1年生植物常与作物非常相似, 在农田中危害严重。未来需要研究干扰促进入侵的机制、化感作用与野外实际情况相结合研究、化感物质通过改变土壤微生态环境间接促进入侵的机制研究、1年生和多年生外来植物的入侵能力与其物种特性之间的关系、以及加强对弱入侵性外来植物的预警研究。这些研究不仅能使我们深入理解外来植物发生入侵和危害的规律, 也可对入侵植物的防控和管理提供科学依据。

关键词: 入侵植物; 分布; 入侵能力; 干扰; 物种特性; 化感; 防控

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906(2012)05-0977-09

近几十年来, 随着全球变化加剧以及我国对外贸易、旅游和交通的发展, 外来植物入侵发生的频度和危害的程度都在迅速增加^[1-2]。这些入侵者严重威胁着生物多样性、经济和环境^[3]。我国每年由外来种入侵造成的经济损失超过70亿美元^[4]。然而, 并不是每一种外来植物都能成功入侵并产生较大危害, 也不是所有的区域或生境都同样容易被入侵。研究外来入侵种分布的规律、以及不同外来种入侵能力的差异, 对于预防未来的入侵种和制定关于外来种的管理政策具有重要意义。本文就我国外来入侵植物的分布及其影响因素、外来植物的入侵能力及其相关物种特性进行综述, 并对未来的研究方向提出一些建议, 以期为我国外来入侵植物的管理和预警提供科学依据。

1 外来入侵植物在我国的分布及其影响因素

1.1 大尺度上入侵植物在我国的分布模式

外来物种首次发现或引入的地点影响着接下来的扩散和分布模式。在对166种入侵物种(除植物外, 也包括动物和微生物)首次引入(无意引入)地点的分析表明, 74.6%的首次引入地点出现在沿海地区, 尤其是有较快经济发展和较多国际旅游的省份^[5]。这说明至少对无意引入的外来物种, 它们

在中国的引入和扩散模式应该是从沿海到内陆, 从经济较发达的省份到经济次发达的省份。入侵植物在中国的分布广度与其引入时间呈正相关, 并且入侵性较强的物种扩散速度也更快^[6]。

通过比较不同省份间入侵植物的数目与省份的人口经济发展状况及生物地理学因子之间的关系, 近年不少研究发现一个省份的入侵植物数目与其人口数量、经济发展、公路密度等指标呈正相关关系, 而与纬度呈负相关^[7-10], 其原因可能是: 经济发展导致干扰增强及国际交往(反映外来种引入次数)增多, 而干扰生境和引入次数增多可显著促进入侵^[1]; 南方气候良好的省份既有利于本地植物的多样性, 也有利于外来植物的多样性^[8]。一项基于我国74个市、县、保护区的研究也得出了类似结论^[11]。

然而, 一项将入侵植物自身属性(起源地、生命周期)考虑在内的研究发现: 经济发展程度与入侵植物数目正相关的关系, 主要适用于来自温带北美洲和欧亚大陆的入侵者; 纬度与入侵植物数目负相关的关系, 则主要适用于来自热带中南美洲的入侵者, 尤其是多年生植物; 并且前者的相关关系($R^2 < 44\%$)比后者小($R^2 > 70\%$)。其原因可能是:

基金项目: 国家自然科学基金项目(31071699); 公益性行业(农业)科研专项(201103027); 科技部国际合作项目(2011DFB30040); 中央级公益性科研院所基本科研业务费(No.2012hzzs1J007-1)

作者简介: 黄乔乔(1982年生), 男, 助理研究员, 博士, 主要从事植物入侵生态学的研究。E-mail: cosplete@126.com

*通信作者: 范志伟, 研究员。E-mail: fanweed@163.com

收稿日期: 2012-04-16

外来植物要在能适应省份气候条件的前提下,才能更容易出现在经济较发达的地区,而来自热带中南美洲的入侵者(尤其是多年生植物)很难适应北方较冷的气候区;气候因子在相邻省份间是连续变化的,而经济发展程度在相邻省份间则可能差别很大,考虑到植物一般是从一个省份向相邻省份扩散,因而纬度与起源于中南美洲入侵植物数目之间的相关关系应该比经济因素与起源于欧亚大陆入侵植物数目之间的相关关系强^[12]。这就使我们对入侵植物在我国不同省份间分布的规律有了更深一层的认识。其他两项研究也发现,来自中南美洲的入侵植物倾向于分布在中国南方的省份或地区^[11,13]。

对云南外来植物分布的研究表明^[14],外来植物的物种密度与交通密度和人口密度之间呈显著正相关关系,说明在省一级的尺度上,人类活动的交通和人口因素对外来植物的扩散和分布有明显的促进作用。

1.2 小尺度上入侵植物分布的区域或生境

对北京18个区域的112种外来归化植物的研究表明,具有最快人口增加、城市化发展和经济增长速度的区域也具有最多的归化物种数目^[15],说明在城市内的尺度上,人类活动也可显著促进入侵。在对温州11个县、区、市外来入侵植物的研究表明,外来入侵植物分布格局主要受交通频度、聚居程度和地形的影响,但相关关系在常见种和偶见型植物之间却不一样:常见种大多入侵时间长,已经能适应多种生境,受环境因子和人类活动的影响较小;偶见种的分布与交通频度、聚居程度的关系较大,表明人为活动造成了偶然引入或有意引进后的归化,是造成外来植物形成新种群的主要原因^[16]。同时也可能表明,植物入侵的一般顺序是,先入侵干扰严重、人为活动较强、资源较丰富的生境,其次入侵较自然的、生境较严酷的生境^[17]。

对云南两地区公路两侧紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)分布的分析表明,交通干扰越大公路两侧的紫茎泽兰入侵越严重,紫茎泽兰的盖度、株高和种子数量在距公路距离为5 m处达到峰值;紫茎泽兰在森林中的盖度与乔木盖度、物种丰富度呈显著负相关,而与光照强度呈显著正相关,表明较少干扰的自然植物群落能较好抑制紫茎泽兰的扩散和入侵^[18-19]。

干扰生境促进入侵的机制除有更多的种子数量或无性繁殖体(因更加靠近人类活动)、较少的竞争外,可能也包括土壤对植物生长的作用。对鼎湖山不同演替阶段森林群落的分析表明,演替前期、受干扰较严重的马尾松(*Pinus massoniana*)林最

易被薇甘菊(*Mikania micrantha*)入侵,而演替后期、较自然的季风常绿阔叶林对入侵的抵抗力最强^[20]。深入研究发现,演替后期季风常绿阔叶林土壤拥有较高的资源量,其对入侵的抵抗力主要是因为本地植物释放到土壤中的化感物质可抑制薇甘菊的生长,这就在一定程度上揭示了自然生境抵御入侵的机制。国外也有研究发现,相比于自然生境,干扰生境下入侵植物更易逃避土壤病原菌的取食^[21-22]。

2 外来植物的入侵能力及相关物种特性

2.1 我国强入侵性外来植物的组成及其特点

一项对中国入侵植物综合分析的研究表明,强入侵性外来植物主要包括以下3类组成:(1)13种起源于美洲(尤其是热带中南美洲)的多年生克隆植物,如薇甘菊、空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)、互花米草(*Spartina alterniflora*)等。(2)11种无意引入的来自美洲的1年生植物,如假臭草(*Eupatorium catarium*)、小飞蓬(*Conyza canadensis*)、豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)等。(3)7种无意引入的来自欧亚大陆的1年生植物,如毒麦(*Lolium temulentum*)、野燕麦(*Avena fatua*)、波斯婆婆纳(*Veronica persica*)等。除此之外,也有个别其他的强入侵者如假高粱(*Sorghum halepense*)等。不同组别的植物危害大小和方式不一样:第一类植物往往通过无性繁殖形成高密度的单优种群,在干扰及较自然的生境造成严重危害,是目前受学者和公众关注最多的1个类群;第二类植物常在农田及干扰生境形成优势种群,并通过产生大量易扩散的种子迅速传播;第三个类群主要在农田生境危害,常随作物种子引进和传播,造成农作物产量和质量下降^[23]。

2.2 与多年生克隆植物入侵能力相关的物种特性

2.2.1 克隆生长及繁殖特性

克隆生长可使营养后代由于母体的供养较为容易的度过脆弱的幼龄期。对空心莲子草的研究表明,克隆整合的存在虽不能增强幼苗竞争力,但可以显著增加其在空缺生境的生长,从而促使其迅速占据干扰造成的空缺资源空间^[24]。母体的叶片数量与幼体的节间距离与幼体的生长和存活率呈正相关关系,说明存于匍匐枝和叶片中的能量对空心莲子草的无性繁殖具有重要作用^[25]。这种克隆整合使得入侵植物可进行指数生长,从而迅速覆盖所在生境。例如,凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)成熟母株通过克隆繁殖平均3~5 d就可以产生一代幼苗,而幼苗仅需3~5 d即可成熟壮大,又可以产生新的分株^[26]。强大的无性繁殖能力也使得对其的控制往往失效,甚至起到相反的效果。例如,不适当的机械刈割方式可使被切断的空心莲子草无性繁殖体产生

出更多的无性系分株, 反而促进入侵^[27]。对加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)克隆繁殖特性的研究也表明, 如果只移除地上部分, 植物可迅速通过地下根茎萌生出新的植株; 在斩断地下部分等人为干扰条件下加拿大一枝黄花采用应激繁殖对策, 容易产生更多的克隆分株^[28]。

有性繁殖在不同植物之间所起的作用不一致。加拿大一枝黄花、互花米草、薇甘菊、紫茎泽兰既可无性繁殖, 也可种子繁殖。前 2 种长距离扩散后主要通过种子建立新种群, 之后主要通过无性繁殖形成高密度的种群^[28-29]; 后 2 种则是通过有性生殖与无性生殖相互补充的繁殖策略进行种群更新与种群扩张的^[30-31]。空心莲子草、凤眼莲、五爪金龙(*Ipomoea cairica*)、南美蟛蜞菊很少进行种子繁殖^[32-33], 尤其是空心莲子草, 完全靠营养体繁殖和扩散^[34]。在上海地区流动的水面上, 仅有不到 1% 的凤眼莲植株开花, 并且多数均不能产生成熟种子; 在静止的水面上 3%~8% 的植株开花, 但只有极少数能产生种子^[26]。

2.2.2 生理生态特性

入侵植物常有较低的叶片建造成本、较高的光合速率和资源利用效率^[35]。对华南地区入侵植物薇甘菊、南美蟛蜞菊、五爪金龙的研究表明, 相对于伴生植物或近缘本地对照种鸡屎藤(*Paederia scandens*)、蟛蜞菊(*Paederia scandens*)、厚藤(*Ipomoea pescaprae*), 入侵植物有较低的叶片建造成本^[36], 光合速率和生物量对大气 CO₂ 浓度升高的响应更积极^[37]。对五爪金龙和红花酢浆草(*Oxalis corymbosa*)的研究表明, 相对于对照种裂叶牵牛(*Pharbitis nil*)和酢浆草(*Oxalis corniculata*), 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^[38]。薇甘菊、南美蟛蜞菊的净光合速率(以 CO₂ 计)可达 21.56 和 22.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 超过了其伴生植物葛藤(*Pueraria lobata*)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)^[39]。五爪金龙(以 CO₂ 计)可达 18.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 也高于其对照种裂叶牵牛的(以 CO₂ 计) 17.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}^[39]。加拿大一枝黄花的净光合速率(以 CO₂ 计)可达 19.22 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 高于伴生杂草菊芋(*Helianthus tuberosus*)、藜(*Chenopodium album*)、车前(*Plantago asiatica*)、苦苣菜(*Sonchus oleraceus*)等^[40]。互花米草的净光合速率也高于被其排挤掉的芦苇(*Phragmites australis*)和海三菱蓼草(*Scirpus mariqueter*)^[41]。$

并不是所有的强入侵种都有更高的光合速率。例如, 紫茎泽兰的净光合速率在不同年龄、不同生境下的叶片间不一样, 最大(以 CO₂ 计)可达 17.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 大多集中在 11~15 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (以 CO₂

计), 和伴生的草本植物相比相当甚至偏低, 说明仅从叶片光合速率不容易判断这一植物的强入侵性^[42]; 但生殖器官也有较高的光合能力, 这是对叶片光合能力不足的一种补充。然而, 对在入侵地(中国、印度)和原产地(墨西哥)紫茎泽兰种群的比较研究表明, 入侵种群有较高的叶片含氮量、比叶面积以及光合速率, 说明尽管光合速率不比入侵地的伴生植物高, 但相对于原产地的种群, 紫茎泽兰在入侵地的种群进化出了更强的光合速率和资源利用效率^[43], 其原因可能是因为天敌逃避后, 紫茎泽兰将原用于抵抗天敌的叶氮资源从细胞壁转移至光合器官^[44]。

2.2.3 化感作用

强入侵性的外来植物常有较强的化感作用。在对薇甘菊、飞机草(*Eupatorium odoratum*)、紫茎泽兰、加拿大一枝黄花、凤眼莲、五爪金龙、肿柄菊(*Tithonia diversifolia*)、南美蟛蜞菊、空心莲子草的研究表明, 这些入侵植物无一例外的有较强的化感作用, 能够抑制受试植物的生长^[45-53]。

化感作用除直接干扰邻体植物的生长外, 还可能通过改变土壤微生态环境间接促进入侵植物的生长和竞争能力。许多入侵植物被报道可以改变土壤微生物群落和养分状况以利于自身的生长, 如紫茎泽兰、加拿大一枝黄花、薇甘菊、豚草、黄顶菊(*Flaveria bidentis*)等^[54-58], 但这种改变的机制目前还不清楚。对薇甘菊的研究表明, 薇甘菊的化感物质水提液可以显著改变土壤微生物群落、提高土壤氮硝化速率和养分含量, 说明化感物质作为新式武器, 可以驱动土壤微生态环境改变以利于自身生长^[56]。国外最近也有研究发现, 入侵植物多斑矢车菊(*Centaurea stoebe*)化感物质对土壤养分循环的影响在入侵地和原产地是不一样的^[59]。

2.2.4 遗传变异及表型可塑性

遗传变异及较强的表型可塑性可促进入侵植物适应多样的、可变的生境。克隆繁殖在促进入侵植物迅速占据空缺生境的同时, 有性繁殖比例的降低可能使其遗传多样性较低, 从而难以通过进化适应改变的环境。对主要靠无性繁殖的空心莲子草、凤眼莲的研究表明, 2 种植物的遗传多样性极低, 空心莲子草在全中国的种群可能来自同一个克隆^[60-62]。对可产生大量种子的薇甘菊、飞机草、紫茎泽兰、加拿大一枝黄花、互花米草的研究表明, 薇甘菊、紫茎泽兰、加拿大一枝黄花、互花米草有较高的遗传多样性^[63-66], 飞机草则遗传多样性很低^[67]。肿柄菊种子特性在不同种群之间存在变异, 表明其也具有一定的遗传多样性^[68]。

空心莲子草在水中的植株投入更多生物量在

地上部分,而在陆地上的植株投入更多生物量在地下部分。同质园种植实验表明,来自不同省份(浙江、广西、云南)、不同生境(水中与陆地)的克隆繁殖体生长没有表现出差别,说明是表型可塑性促进其入侵多样的生境和广阔的地域^[69]。在空心莲子草与本地同属植物莲子草(*Alternanthera sessilis*)的对比研究中也发现,面对水分条件的变异,前者比后者有更强的形态表型可塑性,这有利于空心莲子草适应多样的水分条件^[70-71]。凤眼莲对CO₂和养分增加也有较强的形态和生物量的可塑性反应^[72]。

紫茎泽兰在弱光下通过增加比叶面积以捕获光能,表现出较强的形态可塑性^[73]。不同海拔高度的紫茎泽兰种群的同质园种植比较表明,在同一温度下,种子大小、发芽率与发芽速度与海拔高度呈正相关关系。大种子可以帮助幼苗在高海拔生长和存活,表明局域适应在紫茎泽兰入侵不同海拔高度中起重要作用^[74]。对来自不同纬度互花米草种群的同质园种植试验表明,不同纬度种群之间存在遗传变异,随着纬度的升高,开花时间提前,相对生长速率趋于增加;不同水位处理下,互花米草在形态上(根冠比、植株高度、分蘖数)有较大的变化,表型可塑性可能对互花米草在小尺度上占据不同高程环境的过程有重要作用^[75]。

这些结果表明:遗传多样性较低的克隆植物可通过较强的表型可塑性适应多样的、可变的生境,而遗传多样性较高的克隆植物可通过遗传变异和表型可塑性相结合的方式适应多样的生境条件。

2.3 与起源于美洲无意引入的1年生植物入侵能力相关的物种特性

较强的光合和生长能力可能在一些1年生植物入侵中起重要作用。分布范围广、丰度高的杂草如1年蓬(*Erigeron annuus*)、小飞蓬、香丝草(*Conyza bonariensis*)的光合速率[(以CO₂计)大于20 μmol·m⁻²·s⁻¹]高于本地植物车前、藜、苦苣菜、黄鹌菜(*Youngia japonica*)[7~18 μmol·m⁻²·s⁻¹(以CO₂计)]等^[40]。化感作用在1年生植物入侵中可能也起重要作用。对豚草、胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)、假臭草、小飞蓬、一年蓬、黄顶菊的研究表明,这些植物有较强的化感作用,能够抑制受试植物的生长^[76-81]。

1年生植物主要靠种子繁殖和传播,因而繁殖和种子特性与其入侵能力之间可能有密切关系。一些入侵植物竞争能力并不比本地植物强,如车前的竞争能力显著大于北美车前(*Plantago virginica*),但后者繁殖能力的优势使其占据大量干扰造成的空缺资源空间,在野外的丰度显著高于车前^[82]。多数丰度高的植物能产生大量、微小的、易传播的种子。

例如,豚草平均每株可产生种子2000~8000粒^[83];胜红蓟每株有20~100个花序,每个花序有30~50个种子^[84];假臭草的种子长只有2~3 mm^[85];北美车前幼苗密度可达8000株·m⁻²^[86];这些植物的种子多有冠毛,可以随风传播。外来植物在入侵地可能因缺乏传粉者而难以结实,对10种菊科1年生入侵植物的研究表明,相对于其他菊科植物,入侵植物有更大的比例可以自花授粉和结实^[87]。

这些无意引入的1年生植物大多分布范围较广、扩散速率较快,说明其能适应广阔的生境范围^[6]。对银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)的研究表明,分布于我国不同省份的种群起源于多次、独立的引入^[88]。多次引入可能导致这些植物遗传多样性增加、适应能力增强。豚草种群也存在着丰富的遗传多样性^[89]。

2.4 与起源于欧亚大陆无意引入的1年生植物入侵能力相关的物种特性

这一类入侵植物主要在农田生境危害严重,多随作物种子引入和传播。它们的种子不一定多,但与作物极相似。例如,毒麦在上世纪40年代混杂在小麦籽粒里引入,并随小麦的运输而传播;单株结籽数14~100粒,是小麦的2.23倍^[90],但远小于假臭草、小飞蓬等。毒麦混入小麦田中,可降低小麦质量和产量、导致人畜中毒等。除不具备毒性外,节节麦(*Aegilops squarrosa*)、野燕麦的引入、传播和危害与毒麦相似^[91-92]。稗草(*Echinochloa crusgalli*)与水稻极其相似,主要在水稻田危害;氮沉降可以增加稗草相对于陆稻(*Oryza sativa*)的竞争能力^[93]。波斯婆婆纳可危害多种作物,尤其喜生于旱地夏熟作物田,如麦田、油菜田等;种子量大,千粒质量0.616 g;波斯婆婆纳常成为作物田中优势杂草,危害作物生长,降低作物产量^[94]。

3 展望

近年来,随着我国外来植物入侵发生的频度和危害的程度迅速增强,对外来植物分布及入侵能力的研究也掀起了热潮。研究尽管取得了一些进展,但总体来说,目前的研究还较为初步,对观测到的模式,在机制性或深度上的解释、涵盖的物种范围上都有待提高或更为全面。我们期待通过以下研究,使我们能深入理解中国入侵植物分布和入侵性的模式及其背后的机制,同时为对它们的管理和预防未来的强入侵性外来植物提供科学依据。

3.1 干扰促进入侵的机制

在大尺度上,控制了气候因素的作用后,人为活动强、经济较发达的省份往往有较多的入侵植物,但这里有几个可能的原因:人们引入较多的外来植物到这些省份、成功入侵的植物倾向于向这些

省份扩散、外来植物在这些干扰较严重的省份更容易归化和入侵。未来可通过比较不同省份引进外来植物的数目(包括有意引入、无意引进、临近省份或国家扩散传入)、以及外来植物(特指有意引入)在不同省份成功归化的比率回答这一问题。

在小尺度上,入侵植物常出现在干扰的生境。相对于自然生境的高入侵抵抗力,干扰生境促进入侵的因素可能包括:更多的繁殖体数量(因更接近人类活动)、更多的空缺资源空间^[95]、更容易天敌逃避^[21-22]、不易被本地植物的化感物质抑制^[20]、以及需较多的适应性进化之后才能适应自然生境^[17]等。对群落入侵抵抗力及入侵植物在不同生境条件下竞争能力进行研究,其结果对构建具高抵抗力的本地植物群落以控制植物入侵具有重要意义。

3.2 化感作用在外来植物入侵中的作用

较强的化感作用常被解释为促进植物入侵的因素之一,但这方面的研究有以下特征:(1)研究多在室内,受试植物多为标准受体如萝卜(*Raphanus sativus*)、白菜(*Brassica pekinensis*)、莴苣(*Lactuca sativa*)等,而缺少野外的研究,及与入侵植物伴生的本地植物。由于野外存在着复杂的资源竞争及其他的因素,实验室用培养皿做生物测定很难模拟野外真实的自然状况,因此不一定能客观反应野外真实情况;在野外,用本地伴生种做生物测定,才能更好地说明野外实际情况,具有更高的研究价值^[96]。

(2)研究多是针对单一的入侵植物,而缺少对照种。考虑到化感作用具一定的普遍性,检测出入侵植物有化感作用,不一定说明这种化感作用比本地植物或比弱入侵性外来植物的化感作用强。例如,空心莲子草能对莴苣和稗草产生较强的化感抑制作用,但与本地植物莲子草(*Alternanthera sessilis*)比较起来,两种植物的这种化感抑制效应差别并不显著^[53]。新式武器假说认为,相对于对原产地的伴生植物,外来植物的化感物质可以更有效的抑制入侵地的伴生植物,从而造成入侵植物竞争能力强^[97]。在无法做原产地和入侵地化感作用对比的情况下,可以比较入侵植物与本地植物的化感作用强度,或强和弱入侵性外来植物之间的化感作用强度。只有在确定入侵植物的化感作用确实强于对照植物时,才能说明化感作用促进了其入侵能力。

(3)研究多是强调化感物质在促进入侵植物竞争中的直接作用,但缺少对其间接作用的研究。化感物质除直接干扰邻体植物的生长、提升自身的竞争能力外,还可以改变土壤微生态环境如 pH、有机质含量、及微生物群落结构和功能,从而间接改变入侵植物与本地植物之间的竞争能力^[96]。目前,

薇甘菊的化感物质水提液已被发现可以提高土壤养分含量以利于自身生长^[56],但对其他入侵植物化感物质的间接作用,还未有研究。

3.3 与入侵能力相关的物种特性

鉴定与入侵能力相关的物种特性是入侵生态研究的热点之一,其结果可以帮助我们理解是什么样的物种特性促进了入侵能力,并对防控未来的植物入侵具有重要意义。对我国入侵植物的研究表明,强入侵性植物可能具备一些特殊的特性,如强光合速率和繁殖能力等;但我们的综述也表明,对不同类群的入侵植物,其与入侵能力相关的物种特性可能是不一样的。例如,对多年生植物来说,克隆繁殖能力、高光合速率和资源利用效率、低叶片建造成本等与竞争和种群扩张相关的物种特性可能起至关重要的作用;对起源于美洲的1年生植物来说,高光合速率、可自花授粉、较小的种子、迅速传播等与生长和有性繁殖相关的物种特性可能起主导作用;对起源于欧亚大陆的一年生植物来说,与作物的相似性等特性可能是其造成较大危害的关键。未来通过比较不同类群强和弱入侵性外来植物的物种特性可以回答这一科学问题,以加深对我国外来植物入侵能力的理解,及更好的预防未来的强入侵性外来植物。

3.4 加强对弱入侵性外来植物的研究

我国许多入侵植物,尤其是最具入侵性的外来植物类群,即起源于美洲的一些多年生克隆植物,多是有意引入,在爆发成灾前往往有一段潜伏期^[23]。在我们集中于解释植物成功入侵的机制的同时,却忽视了对弱入侵性外来植物的研究^[98]。我们并不知道一些外来植物为何入侵性弱,以及它们将来是否可能成为强入侵种。考虑到外来植物在爆发成灾后往往难以控制,加强对外来植物早期预警的研究就显得尤为重要。虽然从物种特性的角度可以鉴定出与入侵能力相关的特性,并具备一定的预测能力,但问题在于,一些特性可以进化,目前一些入侵性较弱的物种可能通过进化而在将来具备与强入侵性相关的物种特性。例如,高光合速率和资源利用效率的特性,可能在入侵植物经历天敌逃避后,将原用于抵抗天敌的资源转移至用于生长后而进化出来^[99];外来植物可能因缺乏合适的传粉者而不能入侵,但在进化出自交能力之后可能成为强入侵者^[100]。因此,应加强对弱入侵性外来植物的研究,评价它们的潜在入侵能力。许多来自美洲的多年生克隆植物目前入侵性不强,如羽芒菊(*Tridax procumbens*)、落葵薯(*Anredera cordifolia*)等,一些被列为全球最具入侵性的100种入侵者的物种,如马缨丹(*Lantana camara*)、仙人掌(*Opuntia stricta*)、含羞草(*Mimosa*

pigra)等,目前在我国的危害也并不严重,但这些植物的潜在入侵性值得研究。考虑到解释外来植物成功入侵最主要的两个假说是天敌逃避^[101]和新式武器^[97],我们可以通过强和弱入侵性外来植物的对比来进行这类研究。例如,如果弱入侵性外来植物和强入侵性外来植物一样有较少的天敌取食和较强的化感作用,则需进一步找出其入侵能力受到限制的原因,如在入侵初期经历低密度制约的 Allee 效应^[102]、遗传多样性及进化潜力的缺失、缺乏传粉者等,并需防止其将来成为强入侵种。

致谢: 鲁东大学侯玉平博士对本文的修改提出了宝贵建议,以及中国科学院华南植物园倪广艳博士对英文摘要做了修改,在此表示感谢。

参考文献:

- [1] DING J, MACK R N, LU P, et al. China's booming economy is sparking and accelerating biological invasions[J]. *Bioscience*, 2008, 58: 317-324.
- [2] WEBER E, LI B. Plant invasions in China: what is to be expected in the wake of economic development[J]. *Bioscience*, 2008, 58: 437-444.
- [3] XU H, DING H, LI M, et al. The distribution and economic losses of alien species invasion to China[J]. *Biological Invasions*, 2006, 8: 1495-1500.
- [4] 范晓虹, 李尉民. 保护我国生物安全的检疫对策研究[J]. *生物多样性*, 2001, 9(4): 439-445.
- FAN Xiaohong, LI Weimin, Research on quarantine strategy for biosafety protection in china[J]. *Biodiversity Science*, 2001, 9(4): 439-445.
- [5] HUANG D, ZHANG R, KIM K C, et al. Spatial Pattern and Determinants of the First Detection Locations of Invasive Alien Species in Mainland China[J]. *PloS One*, 2012, 7: 31734.
- [6] HUANG Q Q, QIAN C, WANG Y, et al. Determinants of the geographical extent of invasive plants in China: effects of biogeographical origin, life cycle and time since introduction[J]. *Biodiversity and conservation*, 2010, 19: 1251-1259.
- [7] LIU J, LIANG S C, LIU F H, et al. Invasive alien plant species in China: regional distribution patterns[J]. *Diversity and Distributions*, 2005, 11: 341-347.
- [8] LIN W, ZHOU G, CHENG X, et al. Fast economic development accelerates biological invasions in China[J]. *PLoS One*, 2007, 2: 1208.
- [9] WEBER E, SUN S G, LI B. Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights[J]. *Biological Invasions*, 2008, 10: 1411-1429.
- [10] WU S H, SUN H T, TENG Y C, et al. Patterns of plant invasions in China: Taxonomic, biogeographic, climatic approaches and anthropogenic effects[J]. *Biological Invasions*, 2010, 12: 2179-2206.
- [11] 张帅, 郭水良, 管铭, 等. 我国入侵植物多样性的区域分异及其影响因素: 以74个地区数据为基础[J]. *生态学报*, 2010, 30(16): 4241-4256.
- ZHANG Shuai, GUO Shuilang, GUAN Ming, et al. Diversity differentiation of invasive plants at a regional scale in China and its influencing factors: according to analyses on the data from 74 regions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(16): 4241-4256.
- [12] HUANG Q Q, WANG G X, HOU Y P, et al. Distribution of invasive plants in China in relation to geographical origin and life cycle[J]. *Weed Research*, 2011, 51: 534-542.
- [13] FENG J, ZHANG Z, NAN R. The roles of climatic factors in spatial patterns of alien invasive plants from America into China[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2011: 1-7.
- [14] 冯建孟, 徐成东. 云南省外来植物空间分布格局与环境因子和人类活动的关系[J]. *西南大学学报: 自然科学版*, 2009, 31(8): 78-83.
- FENG Jianmeng, XU Chengdong. Spatial distribution pattern of alien plants in Yunnan province and its relationship with environmental factors and human activities[J]. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2009, 31(8): 78-83.
- [15] WANG H F, LÓPEZ-PUJOL J, MEYERSON L A, et al. Biological invasions in rapidly urbanizing areas: a case study of Beijing, China[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2011, 20: 2483-2509.
- [16] 高末, 胡仁勇, 陈贤兴, 等. 干扰、地形和土壤对温州入侵植物分布的影响[J]. *生物多样性*, 2011, 19(4): 1-8.
- GAO Mo, HU Renyong, CHEN Xianxing, et al. Effects of disturbance, topography, and soil conditions on the distribution of invasive plants in Wenzhou[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(4): 1-8.
- [17] DIETZ H, EDWARDS P J. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence[J]. *Ecology*, 2006, 87: 1359-1367.
- [18] 付登高, 阎凯, 李博, 等. 滇中地区公路沿线紫茎泽兰的分布格局及其生境因子[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(3): 566-571.
- FU Denggao, YAN Kai, LI Bo, et al. Distribution pattern and related habitat factors of invasive plant *Eupatorium adenophorum* along the roadsides in central Yunnan province, China[J]. *Chinese journal of Ecology*, 2010, 29(3): 566-571.
- [19] 唐樱殷, 沈有信. 云南南部和中部地区公路旁紫茎泽兰土壤种子库分布格局[J]. *生态学报*, 2011, 31(12): 3368-3375.
- TANG Yingyin, SHEN Youxin. The soil seed bank of *Eupatorium adenophorum* along roadsides in the south and middle area of Yunnan, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(12): 3368-3375.
- [20] HOU Y P, PENG S L, CHEN B M, et al. Inhibition of an invasive plant (*Mikania micrantha* H.B.K.) by soils of three different forests in lower subtropical China[J]. *Biological Invasions*, 2011, 13: 381-391.
- [21] HIERRO J L, VILLARREAL D, EREN Ö, et al. Disturbance facilitates invasion: the effects are stronger abroad than at home[J]. *The American Naturalist*, 2006, 168: 144-156.
- [22] CARVALHO L M, ANTUNES P M, MARTINSLOUCÃO M A, et al. Disturbance influences the outcome of plant-soil biota interactions in the invasive *Acacia longifolia* and in native species[J]. *Oikos*, 2010, 119: 1172-1180.
- [23] HUANG Q Q, WU J M, BAI Y Y, et al. Identifying the most noxious invasive plants in China: role of geographical origin, life form and means of introduction[J]. *Biodiversity and conservation*, 2009, 18: 305-316.
- [24] WANG N, YU F H, LI P X, et al. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress[J]. *Annals of botany*, 2008, 101: 671-678.
- [25] DONG B C, YU G L, GUO W, et al. How internode length, position and presence of leaves affect survival and growth of *Alternanthera philoxeroides* after fragmentation?[J]. *Evolutionary Ecology*, 2010, 24: 1447-1461.
- [26] 金樑, 王晓娟, 高雷, 等. 从上海市凤眼莲的生活史特征与繁殖策略探讨其控制对策[J]. *生态环境*, 2005, 14(4): 498-502.
- JIN Liang, WANG Xiaojuan, GAO Lei, et al. Control methods of *Eichhornia crassipes* in Shanghai based on its life cycle and reproduce strategy[J]. *Ecology and Environment*, 2005, 14(4): 498-502.
- [27] JIA X, PAN X Y, LI B, et al. Allometric growth, disturbance regime,

- and dilemmas of controlling invasive plants: a model analysis[J]. *Biological Invasions*, 2009, 11: 743-752.
- [28] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究[J]. *生态学报*, 2005, 25(11): 2795-2803.
- HUANG Hua, GUO Shuilang. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago canadensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2795-2803.
- [29] WANG Q, AN S Q, MA Z J, et al. Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2006, 44: 559-588.
- [30] 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: 42-49.
- [31] 李爱芳, 高贤明, 党伟光, 等. 不同生境条件下紫茎泽兰幼苗生长动态[J]. *生物多样性*, 2007, 15(5): 479-485.
- LI Aifang, GAO Xianming, DANG Weiguang, et al. Growth trends of crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) seedlings in different habitats[J]. *Biodiversity Science*, 2007, 15(5): 479-485.
- [32] 吴彦琼, 胡玉佳, 陈江宁. 外来植物南美蟛蜞菊的繁殖特性[J]. *中山大学学报: 自然科学版*, 2005, 44(6): 93-96.
- WU Yanqiong, HU Yujia, CHEN Jiangning. Reproductive characteristics of alien plant *Wedelia trilobata*[J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2005, 44(6): 93-96.
- [33] 朱慧, 马瑞君. 入侵杂草五爪金龙有性繁育系统的初步研究[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2009, 37(5): 211-216.
- ZHU Hui, MA Ruijun. Preliminary studies on breeding system of invasive weed *Ipomoea cairica* L[J]. *Journal of Northwest Agricultural and Forestry University: Natural Science Edition*, 2009, 37(5): 211-216.
- [34] WANG N, YU F H, LI P X, et al. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments of the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Plant Biology*, 2009, 11: 483-489.
- [35] VAN KLEUNEN M, WEBER E, FISCHER M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 235-245.
- [36] 宋莉英, 彭长连, 彭少麟. 华南地区3种入侵植物与本地植物叶片建成成本的比较[J]. *生物多样性*, 2009, 17(4): 378-384.
- SONG Liying, PENG Changlian, PENG Shaolin. Comparison of leaf construction costs between three invasive species and three native species in South China[J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(4): 378-384.
- [37] SONG L, WU J, LI C, et al. Different responses of invasive and native species to elevated CO₂ concentration[J]. *Acta oecologica*, 2009, 35: 128-135.
- [38] 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: 869-881.
- [39] 吴彦琼, 胡玉佳. 外来植物南美蟛蜞菊、裂叶牵牛和五爪金龙的光合特性[J]. *生态学报*, 2004, 24(10): 2334-2339.
- WU Yanqiong, HU Yujia. Researches on photosynthetic characteristics of exotic plants *Wedelia trilobata*, *Pharbitis nil* and *Ipomoea cairica*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10): 2334-2339.
- [40] HU T Y, FANG F, GUO S L, et al. Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invasive weed *Solidago canadensis* and its companion species[J]. *Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Sciences*, 2007, 33: 379-386.
- [41] LIAO C, LUO Y, JIANG L, et al. Invasion of *Spartina alterniflora* enhanced ecosystem carbon and nitrogen stocks in the Yangtze Estuary, China[J]. *Ecosystems*, 2007, 10: 1351-1361.
- [42] 王文杰, 祖元刚, 孟庆焕, 等. 紫茎泽兰的CO₂交换特性[J]. *生态学报*, 2005, 25(8): 1898-1907.
- WANG Wenjie, ZU Yuangang, MENG Qinghuan, et al. CO₂ exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum* Spreng[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1898-1907.
- [43] FENG Y L, LI Y P, WANG R F, et al. 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]. *Journal of Ecology*, 2011, 99: 1116-1123.
- [44] 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*, 2009, 106: 1853.
- [45] NI G Y, LI F L, CHEN B M, et al. Allelopathic plants. 21. *Mikania micrantha* H.B.K.[J]. *Allelopathy Journal*, 2007, 19: 287-296.
- [46] 何衍彪, 张茂新, 何庭玉, 等. 飞机草化感作用的初步研究[J]. *华南农业大学学报: 自然科学版*, 2002, 23(3): 60-62.
- HE Yanbiao, ZHANG Maoxin, HE Tingyu, et al. Studies on the allelopathic effects of *Chromolaena odoratum*[J]. *Journal of South China Agricultural University: Natural Science Edition*, 2002, 23(3): 60-62.
- [47] 杨国庆, 万方浩, 刘万学. 入侵杂草紫茎泽兰的化感作用研究进展[J]. *植物保护学报*, 2008, 35(5): 463-468.
- YANG Guoqing, WAN Fanghao, LIU Wanxue. Allelopathy research progress on an invasive weed, *Ageratina adenophora* Sprengel[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2008, 35(5): 463-468.
- [48] 梅玲笑, 陈欣唐, 唐建军. 外来杂草加拿大一枝黄花对入侵植物的化感效应[J]. *应用生态学报*, 2005, 16(12): 2379-2382.
- MEI Lingxiao, CHEN Xintang, TANG Jianjun. Allelopathic effects of invasive weed *Solidago canadensis* on native plants[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(12): 2379-2382.
- [49] 胡廷彪, 王雨辰, 陈丰刚, 等. 凤眼莲对铜绿微囊藻的化感抑制作用研究[J]. *水生态学杂志*, 2010, 3(6): 47-51.
- HU Tingjian, WANG Yuchen, CHEN Fenggang, et al. Study on allelopathic effect of *Eichhornia crassipes* to *Microcystis aeruginosa*[J]. *Journal of Hydroecology*, 2010, 3(6): 47-51.
- [50] WANG R L, ZENG R S, PENG S L, et al. Elevated temperature may accelerate invasive expansion of the liana plant *Ipomoea cairica*[J]. *Weed Research*, 2011, 51: 574-580.
- [51] 徐成东, 杨雪, 陆树刚. 中国的外来入侵植物肿柄菊[J]. *广西植物*, 2007, 27(4): 564-569.
- XU Chengdong, YANG Xue, LU Shugang. The invasive plant *Tithonia diversifolia* in China[J]. *Guihaia*, 2007, 27(4): 564-569.
- [52] 聂呈荣, 骆世明, 曾任森, 等. 三裂叶蟛蜞菊对菜菔生长的抑制作用[J]. *园艺学报*, 2003, 4: 451.
- NIE Chengrong, LUO Shiming, ZENG Rensen, et al. Inhibition of *Wedelia trilobata* on the growth of *Brassica parachinensis*[J]. *Acta horticulturae Sinica*, 2003, 4: 451.
- [53] 余柳青, 傅立, 周勇军, 等. 外来入侵杂草空心莲子草与本土杂草莲子草的化感作用潜力比较[J]. *中国水稻科学*, 2007, 21(1): 84-89.
- YU Liuqing, FU Li, ZHOU Yongjun, et al. Comparison of allelopathy potential between an exotic invasive weed *Alternanthera heraphloxeroides* and a local weed *A. sessilis*[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2007, 21(1): 84-89.
- [54] 于兴军, 于丹, 卢志军, 等. 一个可能的植物入侵机制: 入侵种通过改变入侵地土壤微生物群落影响本地种的生长[J]. *科学通报*, 2005, 50(9): 896-903.
- YU Xingjun, YU Dan, LU Zhijun, et al. A potential mechanism for plant invasion: invasive species influence the growth of native species

- by changing soil microbial communities[J]. Chinese Science Bulletin, 2005, 50(9): 896-903.
- [55] 陆建忠, 裴伟, 陈家宽, 等. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响[J]. 生物多样性, 2005, 13(4): 347-356.
- LU Jianzhong, QIU Wei, CHEN Jiakuan, et al. Impact of invasive species on soil properties: canadian goldenrod (*Solidago canadensis*) as a case study[J]. Biodiversity Science, 2005, 13(4): 347-356.
- [56] CHEN B M, PENG S L, NI G Y. Effects of the invasive plant *Mikania micrantha* H.B.K. on soil nitrogen availability through allelopathy in South China[J]. Biological Invasions, 2009, 11: 1291-1299.
- [57] 于文清, 张利莉, 刘万学, 等. 土壤真菌差异影响入侵豚草与本地植物生长及互作[J]. 生态学杂志, 2010, 29(3): 523-528.
- YU Wenqing, ZHANG Lili, LIU Wanxue, et al. Soil fungi differentially affect the growth of and interaction between invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* and native plants[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(3): 523-528.
- [58] 张天瑞, 皇甫超河, 白小明, 等. 黄顶菊入侵对土壤养分和酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2010, 29(7): 1353-1358.
- ZHANG Tianrui, HUANG Fuchaohe, BAI Xiaoming, et al. Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil nutrient contents and enzyme activities[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(7): 1353-1358.
- [59] THORPE A S, CALLAWAY R M. Biogeographic differences in the effects of *Centaurea stoebe* on the soil nitrogen cycle: novel weapons and soil microbes[J]. Biological Invasions, 2011, 13: 1435-1445.
- [60] XU C Y, ZHANG W J, FU C Z, et al. Genetic diversity of alligator weed in China by RAPD analysis[J]. Biodiversity and Conservation, 2003, 12: 637-645.
- [61] YE W H, LI J, CAO H L, et al. Genetic uniformity of *Alternanthera philoxeroides* in South China[J]. Weed Research, 2003, 43: 297-302.
- [62] REN M X, ZHANG Q G, ZHANG D Y. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China[J]. Weed Research, 2005, 45: 236-244.
- [63] WANG T, SU Y, CHEN G. Population genetic variation and structure of the invasive weed *Mikania micrantha* in Southern China: consequences of rapid range expansion[J]. Journal of Heredity, 2008, 99: 22-33.
- [64] 段惠, 强胜, 苏秀红, 等. 用AFLP技术分析紫茎泽兰的遗传多样性[J]. 生态学报, 2005, 25(8): 2109-2114.
- DUAN Hui, QIANG Sheng, SU Xiuhong, et al. Genetic diversity of *Eupatorium adenophorum* determined by AFLP marker[J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(8): 2109-2114.
- [65] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花居群间遗传差异分析[J]. 植物研究, 2005, 25(2): 197-204.
- HUANG Hua, GUO Shuilang. Analysis of population genetic differences of the invasive plant *Solidago canadensis*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2005, 25(2): 197-204.
- [66] DENG Z, AN S, ZHOU C, et al. Genetic structure and habitat selection of the tall form *Spartina alterniflora* Loisel. in China[J]. Hydrobiologia, 2007, 583: 195-204.
- [67] YE W H, MU H P, CAO H L, et al. Genetic structure of the invasive *Chromolaena odorata* in China[J]. Weed Research, 2004, 44: 129-135.
- [68] 王四海, 孙卫邦, 成晓, 等. 外来植物肿柄菊(*Tithonia diversifolia*)的繁殖特性及其地理扩散[J]. 生态学报, 2008, 28(3): 1307-1313.
- WANG Sihai, SUN Weibang, CHENG Xiao, et al. Reproductive characteristics of *Tithonia diversifolia* and its geographical spread in Yunnan Province of South-West China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1307-1313.
- [69] GENG Y P, PAN X Y, XU C Y, et al. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats[J]. Biological Invasions, 2007, 9: 245-256.
- [70] 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 Oecologica, 2006, 30: 380-385.
- [71] PAN X, GENG Y, ZHANG W, et al. The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* along a riparian zone[J]. Acta Oecologica, 2006, 30: 333-341.
- [72] 赵月琴, 卢剑波, 朱磊, 等. 不同营养水平对外来物种凤眼莲生长特征及其竞争力的影响[J]. 生物多样性, 2006, 14(2): 159-164.
- ZHAO Yueqin, LU Jianbo, ZHU Lei, et al. Effects of nutrient levels on growth characteristics and competitive ability of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), an aquatic invasive plant[J]. Biodiversity Science, 2006, 14(2): 159-164.
- [73] 王俊峰, 冯玉龙, 梁红柱. 紫茎泽兰光合特性对生长环境光强的适应[J]. 应用生态学报, 2004, 15(8): 1373-1377.
- WANG Junfeng, FENG Yulong, LIANG Hongzhu. Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(8): 1373-1377.
- [74] LU P, SANG W, MA K. Effects of environmental factors on germination and emergence of Crofton weed (*Eupatorium adenophorum*)[J]. Weed Science, 2006, 54: 452-457.
- [75] 张亦默, 王卿, 卢蒙, 等. 中国东部沿海互花米草种群生活史特征的纬度变异与可塑性[J]. 生物多样性, 2008, 16(5): 462-469.
- ZHANG Yimo, WANG Qing, LU Meng, et al. Variation and phenotypic plasticity in life history traits of *Spartina alterniflora* along the east coast of China[J]. Biodiversity Science, 2008, 16(5): 462-469.
- [76] 王大力, 祝心如. 豚草的化感作用研究[J]. 生态学报, 1996, 16(1): 11-19.
- WANG Dali, ZHU Xinru. Research on allelopathy of *Ambrosia artemisiifolia*[J]. Acta Ecologica Sinica, 1996, 16(1): 11-19.
- [77] 胡飞, 孔垂华, 徐效华, 等. 胜红蓟黄酮类物质对柑桔园主要病原菌的抑制作用[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1166-1168.
- HU Fei, KONG Chuihua, XU Xiaohua, et al. Inhibitory effect of flavones from *Ageratum conyzoides* on the major pathogens in citrus orchard[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002, 13(9): 1166-1168.
- [78] 李广义, 喻龙, 灯晓, 等. 假臭草化感作用研究[J]. 杂草科学, 2006, 4: 19-21.
- [79] 高兴祥, 李美, 高宗军, 等. 外来入侵植物小飞蓬化感物质的释放途径[J]. 生态学报, 2010, 30(8): 1966-1971.
- GAO Xingxiang, LI Mei, GAO Zongjun, et al. The releasing mode of the allelochemicals in *Conyza canadensis* L[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(8): 1966-1971.
- [80] 方芳, 茅玮, 郭水良. 入侵杂草一年蓬的化感作用研究[J]. 植物研究, 2005, 25(4): 449-452.
- FANG Fang, MAO Wei, GUO Shuilang. Study on allelopathic effects of the invasive plant annual fleabane[J]. Bulletin of Botanical Research, 2005, 25(4): 449-452.
- [81] 彭军, 马艳, 李香菊, 等. 黄顶菊化感作用研究进展[J]. 杂草科学, 2011, 29(1): 17-22.
- [82] 李蕴, 肖宜安, 王春香, 等. 北美车前和车前的生长特征与相对竞争能力[J]. 生态学杂志, 2008, 27(4): 514-518.
- LI Yun, XIAO Yian, WANG Chunxiang, et al. Growth characteristics and relative competitive capacity of *Plantago virginica* and *P. asiatica*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(4): 514-518.
- [83] 吴海荣, 强胜, 段惠, 等. 豚草(*Ambrosia artemisiifolia* L.)[J]. 杂草

- 科学, 2004, 2: 50-52.
- [84] 郝建华, 强胜. 外来入侵性杂草: 胜红蓟[J]. 杂草科学, 2005, 4: 54-58.
- [85] 关海荣, 胡学难, 钟国强, 等. 外来杂草假臭草的特征特性[J]. 杂草科学, 2008, 3: 69-71.
- [86] 郭水良, 顾德兴, 刘鹏, 等. 北美车前生物与生态学特征的研究[J]. 生态学报, 1996, 16(3): 302-307.
- GUO Shuiliang, GU Dexing, LIU Peng, et al. Biological and ecological characteristics of *Plantago Virginica* L.[J]. Acta Ecologica Sinica, 1996, 16(3): 302-307.
- [87] HAO J H, QIANG S, CHROBOCK T, et al. A test of baker's law: breeding systems of invasive species of Asteraceae in China[J]. Biological Invasions, 2011, 13: 571-580.
- [88] TANG S Q, WEI F, ZENG L Y, et al. Multiple introductions are responsible for the disjunct distributions of invasive *Parthenium hysterophorus* in China: evidence from nuclear and chloroplast DNA[J]. Weed Research, 2009, 49: 373-380.
- [89] 沙伟, 周福军, 祖元刚. 东北地区豚草种群的遗传变异与遗传分化[J]. 植物研究, 1999, 19(4): 452-456.
- SHA Wei, ZHOU Fujun, ZU Yuangang. Genetic variability and differentiation of *Ambrosia artemisiifolia*[J]. Bulletin of Botanical Research, 1999, 19(4): 452-456.
- [90] 林金成, 强胜, 吴海荣, 等. 毒麦(*Lolium temulentum* L)[J]. 杂草科学, 2004, 3: 53-55.
- [91] 张金兰, 柯汉英, 蒋有良. 有害杂草: 节节麦[J]. 植物检疫, 2000, 14(1): 26.
- [92] 于廷贤. 检疫性杂草: 野燕麦[J]. 北方园艺, 1995, 3: 60.
- [93] 杨贤燕, 蒋琦清, 唐建军, 等. 两种温度下模拟氮沉降对水稻与稗草竞争的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(4): 848-852.
- YANG Xianyan, JIANG Qiqing, TANG Jianjun, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on competition of weedy species (*Echinochloa crusgalli* var. *mitis* L.) and upland rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(4): 848-852.
- [94] 吴海荣, 强胜, 段惠, 等. 波斯婆婆纳[J]. 杂草科学, 2004, 4: 46-49.
- [95] Macdougall A S, Gilbert B, Levine J M. Plant invasions and the niche[J]. Journal of Ecology, 2009, 97: 609-615.
- [96] 倪广艳, 彭少麟. 外来入侵植物化感作用与土壤相互关系研究进展[J]. 生态环境, 2007, 16(2): 644-648.
- NI Guangyan, PENG Shaolin. Research advances in the interactions between allelopathy and soil in exotic plant invasions[J]. Ecology and Environment, 2007, 16(2): 644-648.
- [97] CALLAWAY R M, ASCHEHOUG E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion[J]. Science, 2000, 290: 521-523.
- [98] PYŠEK P, RICHARDSON D M, PERGL J, et al. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2008, 23: 237-244.
- [99] BLOSSEY B, NÖTZOLD R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis[J]. Journal of Ecology, 1995, 83: 887-889.
- [100] BARRETT S C H, COLAUTTI R I, ECKERT C G. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion[J]. Molecular Ecology, 2008, 17: 373-383.
- [101] KEANE R M, CRAWLEY M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis[J]. Trends in Ecology and Evolution, 2002, 17: 164-170.
- [102] TAYLOR C M, HASTINGS A. Allee effects in biological invasions[J]. Ecology Letters, 2005, 8: 895-908.

Research progress on the distribution and invasiveness of alien invasive plants in China

HUANG Qiaoqiao, SHEN Yide, LI Xiaoxia, CHENG Hanting, SONG Xin, FAN Zhiwei*

Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences,
Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, Ministry of Agriculture, P. R. China,
Hainan Key Laboratory for Monitoring and Control of Tropical Agricultural Pests, Danzhou, Hainan 571737, China

Abstract: Based on the development of widely-concerned issue about exotic plant invasions in recent decades, this paper summarizes the research progress on factors determining the distribution and invasiveness of invasive plants in China, and proposes several key points that should be emphasized in future research. It has been found that invasive plants from different geographical origins are distributed in different provinces of China. Once the geographical origins established, invasive plants are mainly distributed in provinces with fast economic development and frequent human activities at the large spatial scale, and in habitats with strong disturbance at the small spatial scale. Highly invasive perennial plants are usually clonal plants from America, which possess some typical characteristics including high photosynthetic rate and resource-use efficiency, strong allelopathic effects, and ability in adapting to heterogeneous environments. The highly invasive annuals from America typically produce large amounts of seeds, are self-compatible, and have strong allelopathic effects. The highly invasive annuals from Eurasia usually are very similar with crops in morphology, and cause severe harm to agricultural fields. Future research needs to explore how disturbances at both large and small spatial scales promote invasions, the direct and indirect effects of allelopathy in the field, the relationship between species traits and invasiveness of annuals and perennials, and the potential invasiveness of current weak invaders. These studies may not only help us to further understand the mechanisms underlying exotic plant invasions, but also provide a scientific foundation for control of current invasions and prevention of future invasions.

Key words: invasive plants; distribution; invasiveness; disturbance; species traits; allelopathy; prevention and control