

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202101023

马筱, 王桔红, 罗娅婷, 等. 不同入侵程度紫茎泽兰碳氮磷生态化学计量特征研究 [J]. 广西植物, 2022, 42(12): 2064–2074.

MA X, WANG JH, LUO YT, et al. Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different invasion degrees of *Ageratina adenophora* [J]. *Guihaia*, 2022, 42(12): 2064–2074.



不同入侵程度紫茎泽兰碳氮磷生态化学计量特征研究

马筱¹, 王桔红², 罗娅婷¹, 崔现亮^{1*}, 段富院¹

(1. 云南省高校亚热带药用食用生物资源开发与利用重点实验室, 普洱学院 生物与化学学院, 云南 普洱 665000; 2. 韩山师范学院 生命科学与食品工程学院, 广东 潮州 521041)

摘要: 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)是一种生态危害性较大的入侵植物。为探讨不同入侵程度下紫茎泽兰的化学计量特征,进一步揭示其营养策略与入侵机制,该研究以紫茎泽兰及其本土伴生种条叶猪屎豆(*Crotalaria linifolia*)为对象,测定研究了轻度入侵、中度入侵和重度入侵下紫茎泽兰根、茎、叶中碳(C)、氮(N)、磷(P)化学计量特征与其入侵地土壤养分状况,并进一步比较了紫茎泽兰和条叶猪屎豆的C、N、P化学计量特征。结果表明:(1)3种入侵程度下,紫茎泽兰叶N、P含量均显著大于根和茎N、P含量,将更多的N和P分配至叶,增加资源获取,以利快速生长。(2)3种入侵程度下,紫茎泽兰茎N:P<根N:P<叶N:P,且茎N:P在中度入侵下显著大于轻度入侵,在入侵过程中其茎呈现出较高的生长速率,可促进其获取更多环境资源,增强生长竞争优势。(3)与本土种条叶猪屎豆相比,紫茎泽兰具有更高的根P、茎P含量,根和茎C:P、N:P均显著小于条叶猪屎豆,各器官C:N均显著大于条叶猪屎豆,显示出较高的养分利用效率及较低的资源需求量。(4)紫茎泽兰茎C和叶C、茎N和叶N均呈显著正相关,茎C:P与根C:P存在极显著负相关,说明对能量和资源的分配在生长和贮存之间存在权衡。研究认为,紫茎泽兰在入侵过程中采取增加地上部分的资源分配与利用以利于快速生长,同时具有较高的资源获取能力及较低的资源需求量,进而提高竞争能力,成为一种重要的入侵策略,促进其成功入侵。

关键词: 紫茎泽兰, 生态化学计量特征, 入侵程度, 营养利用策略, 弃耕地

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2022)12-2064-11

Ecological stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in different invasion degrees of *Ageratina adenophora*

MA Xiao¹, WANG Juhong², LUO Yating¹, CUI Xianliang^{1*}, DUAN Fuyuan¹

收稿日期: 2021-08-20

基金项目: 国家自然科学基金(31770584); 普洱学院校级课题(2018xjkt01) [Supported by National Natural Science Foundation of China(31770584); University Project of Puer University(2018xjkt01)]。

第一作者: 马筱(1994-), 硕士, 研究实习员, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) maxiao1061@163.com。

*通信作者: 崔现亮, 硕士, 副教授, 主要从事植物生态学研究, (E-mail) cuixianliang1234@163.com。

(1. Key Laboratory of Subtropical Medicinal Edible Resources Development and Utilization in Yunnan Province, College of Biology and Chemistry, Puer University, Puer 665000, Yunnan, China; 2. School of Life Sciences and Food Engineering, Hanshan Normal University, Chaozhou 521041, Guangdong, China)

Abstract: *Ageratina adenophora* is an invasive plant with great ecological harm. In order to explore the stoichiometric characteristics, nutritional strategy and successful invasion mechanism of *A. adenophora* with different degrees of mild invasion, moderate invasion and severe invasion, we measured carbon(C), nitrogen(N), phosphorus(P) contents and their stoichiometric characteristics of soils, plant nutritive organs and comparing these with a coexisting native species, *Crotalaria linifolia*. The results were as follows : (1) The contents of N and P in the leaves of *A. adenophora* were significantly greater than those in the roots and stems in the three invasive degrees, indicating that N and P elements were more allocated to the leaves to increase resource acquisition and rapid growth. (2) Stem N : P < root N : P < leaf N : P of *A. adenophora* in the three invasive degrees, and the stem N : P of moderate invasion was significantly higher than that of mild invasion, suggesting that the greatest relative growth could occur in stem during invasion to absorb more resources and increase competitiveness. (3) P contents in stems and roots, C : N in nutritive organs of *A. adenophora* were significantly higher than that of *C. linifolia*. C : P, N : P in both stems and roots of *A. adenophora* were significantly lower than that of *C. linifolia*, implying that *A. adenophora* had strong utilization but low requirements of resources. (4) Significant positive correlations were found between stem C and leaf C, and between stem N and leaf N of *A. adenophora*, while there was a significant negative correlation between stem C : P and root C : P, indicating a trade-off between growth and storage of energy and resource allocation. The study suggests that *A. adenophora* may increase the allocation and utilization of the aboveground resources during invasion, which is conducive to rapid growth, and at the same time, it has higher utilization but lower requirements of resource demand, which all contribute to increase competitiveness and successful invasion of *A. adenophora*.

Key words: *Ageratina adenophora*, ecological stoichiometric characteristics, invasion degree, nutrient utilization strategy, abandoned farmland

紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora*) 为菊科 (Asteraceae) 多年生草本, 原产于美洲 (中国植物志, 1985)。紫茎泽兰作为一种在热带、亚热带地区均有分布的入侵植物, 在 30 多个国家和地区造成不良后果 (强胜, 1998; 李霞霞等, 2017)。在我国, 因紫茎泽兰的入侵而造成的林业、农业、畜牧业等产业损失巨大, 成为侵染性最强的外来植物 (Wang & Wang, 2006; 陈军等, 2010)。紫茎泽兰在中国最早报道于 20 世纪 40 年代, 来源于云南省中缅边境地区 (强胜, 1998), 我国原环保总局在 2003 年将其列入最重要的 16 种外来入侵生物名单 (肖正清等, 2009)。目前, 国内外针对紫茎泽兰开展的研究主要集中在生物生态学特征 (Sang et al., 2010; Wang et al., 2013; 张红香与周道玮, 2016)、基因与遗传 (周凌娟, 2006; 宫伟娜, 2009; 杨林秀等, 2017)、化感作用 (成思轩等, 2020; 刘朦等, 2020)、入侵的生态效应 (Xin et al., 2013; 江聪等, 2019; 柳旭等, 2019)、防治与利用 (朱文达等, 2013; 李余钊等, 2020) 等方面。

生态化学计量学的研究在于阐释生物化学元素组成及其生长繁殖之间的关系, 通过分析生态相互作用过程能量和元素的平衡来实现 (González et al., 2010)。植物的生长与生理代谢活动离不开蛋白质、核酸、磷脂、三磷酸腺苷 (triphosadenine, ATP) 等物质, 而碳 (carbon, C)、氮 (nitrogen, N)、磷 (phosphorus, P) 作为这些重要物质的主要元素, 与植物的生存息息相关 (贺金生与韩兴国, 2010)。植物在生境中的养分吸收和利用情况可以由生态化学计量特征反映出来 (Elser, 2006)。对入侵植物而言, C、N、P 化学计量特征可以表征其生长速率和入侵扩张能力 (Elser, 2006; Demars & Edwards, 2007; González et al., 2010)。在叶片 N、P 含量及其化学计量特征方面开展研究, 对明确生态系统中入侵植物及本土植物的养分分配机制 (王满莲和冯玉龙, 2005), 探究入侵物种与生境中土壤 N、P 有效性关系等方面具有重要价值 (陆建忠等, 2005; 于兴军等, 2005)。入侵物种的成功入侵与其较快的生长速率和较强的

资源竞争优势密不可分(González et al., 2010)。入侵物种在入侵过程中可能采取的策略,包括利用充足养分实现快速生长和大量繁殖的“竞争优势策略”,以及养分贫乏时的“耐受策略”或“资源保护策略”,均可促进其竞争能力的提高,最终排除本地物种(Funk & Vitousek, 2007)。国内外学者对入侵植物的化学计量学虽有较多研究(González et al., 2010; Kurokawa et al., 2010; 林威鹏等, 2014),但对于紫茎泽兰的生态化学计量学研究罕见报道。前人的研究表明,紫茎泽兰吸收和利用资源的能力较强,同时对土壤养分还具有活化作用(Niu et al., 2007; 蒋智林等, 2008)。由于紫茎泽兰对生境中C、N、P的利用和分配状况以及采取的营养策略或许与其入侵性相关,因此值得进行深入研究。

本研究测定了3种入侵程度下紫茎泽兰各器官C、N、P化学计量,分析其入侵过程中的资源利用状况以及资源分配特征,并对中度入侵紫茎泽兰和本土伴生种条叶猪屎豆(*Crotalaria linifolia*)化学计量特征进行比较,进一步分析其养分利用策略,探讨其生态化学计量与入侵性之间的关系,为紫茎泽兰的相关防控工作提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于云南省普洱市思茅区市郊废弃耕地(101°0'20.73" E、22°45'9.97" N),海拔1 250~1 299 m。该地域受亚热带季风气候影响,夏无酷暑,冬无严寒,干湿季分明,年均气温为15~20.3℃,年均降雨量为1 100~2 780 mm。境内群山起伏,山地面积占98.3%(马品等, 2020)。

1.2 样品采集和处理

1.2.1 样品采集 2020年6月在研究区内选取紫茎泽兰单种盖度在70%以上、30%~70%、30%以下,生境条件较为一致的入侵区域分别作为该入侵植物的重度(H)、中度(M)和轻度(L)入侵地。每种入侵程度区域内设置5个5 m×5 m样方,每个样方采集10~15株生长良好的紫茎泽兰完整植株。在中度入侵样方中采集伴生种条叶猪屎豆10~15株。在每一样方中取5~7株目标植物根系抖落的土,按四分法取200~300 g的土样,并做标记。

在实际采样中,采集的紫茎泽兰单种盖度在轻度入侵为10%~25%、中度入侵为42%~60%、重度入侵为80%~92%。主要的伴生植物多以入侵植物为主:轻度入侵区域有藿香蓟(*Ageratum conyzoides*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)、白茅(*Imperata cylindrica*)、飞机草(*Chromolaena odoratum*)、野茼蒿(*Crassocephalum crepidioides*)、牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)、条叶猪屎豆;中度入侵区域主要有条叶猪屎豆、棒头草(*Polypogon fugax*)、蓝花野茼蒿(*Crassocephalum rubens*)、野茼蒿、藿香蓟、白背枫(*Buddleja asiatica*);重度入侵区域主要有黄花捻(*Sida acuta*)、云南地桃花(*Urena lobata* var. *yunnanensis*)、艾(*Artemisia argyi*)等。

1.2.2 样品处理 将采集的植物带回实验室,用清水冲洗表面泥土,随后用吸水纸擦干水分,将植物根、茎、叶各部分分开,在105℃烘箱中杀青处理30 min,80℃烘干至恒重,将得到的植物样品粉碎过100目筛,贴好标签保存,以备分析用。对野外采回的土壤样品先进行自然干燥并研磨处理,再过100目筛,用铝盒干燥保存待用。

1.3 C、N、P含量的测定

植物和土壤有机碳的测定均采用中华人民共和国国家环境保护标准(HJ 695—2014)燃烧氧化-非分散红外法;土壤全氮测定采用中华人民共和国农业行业标准(NY/T 1121.24—2012)自动定氮仪法;植株全氮测定采用中华人民共和国农业行业标准(NY/T 2017—2011)硫酸-过氧化氢消煮自动定氮仪法;土壤全磷测定采用中华人民共和国农业行业标准(NY/T 88—1988)氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法;植株全磷测定采用中华人民共和国农业行业标准(NY/T 2017—2011)钼锑抗吸光光度法。

1.4 数据处理与分析

使用SPSS 25.0软件对数据进行处理,以单因素(one-way ANOVA)对紫茎泽兰各器官(根、茎、叶)之间、不同入侵程度之间C、N、P含量以及元素比(C:N、C:P、N:P)进行方差分析;用LSD法进行多重比较;采取Pearson双尾检验对紫茎泽兰各器官C、N、P含量和元素比与土壤C、N、P之间进行相关性分析;以单因素(one-way ANOVA)分析紫茎泽兰和条叶猪屎豆在中度入侵下C、N、P含量以及元素比的差异。全部数据利用Excel软件整理和作图。

表 1 3 种入侵程度紫茎泽兰土壤 C、N、P 含量特征
Table 1 Soil C, N, P content characteristics in three invasion degrees for *Ageratina adenophora*

入侵程度 Invasion degree	有机碳 Organic C (g · kg ⁻¹)	全氮 Total N (g · kg ⁻¹)	全磷 Total P (g · kg ⁻¹)
L	4.865±0.478a	0.512±0.023a	0.306±0.033a
M	6.598±0.927ab	0.643±0.073a	0.292±0.040a
H	6.929±0.567b	0.639±0.046a	0.245±0.002a

注: 不同小写字母表示不同入侵程度之间土壤 C、N、P 含量差异显著 ($P < 0.05$); 表中数据为平均值 ± 标准误差; L、M、H 分别表示 3 种入侵程度(轻度、中度、重度)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in soil C, N, P contents between three invasion degrees ($P < 0.05$); data is $\bar{x} \pm s_x$; L, M, H respectively indicate mild, moderate, severe invasive degrees.

2 结果与分析

2.1 3 种入侵程度土壤 C、N、P 含量特征

由表 1 可知, 土壤有机碳随着入侵程度的加深而逐渐升高, 且紫茎泽兰重度入侵地土壤有机碳含量 ($6.929 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) 显著高于轻度入侵地 ($4.865 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$) ($P < 0.05$); 而土壤全氮含量与全磷含量在 3 种入侵程度下均未表现出显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 3 种入侵程度的紫茎泽兰各器官 C、N、P 含量特征

由表 2 可知, 不同入侵程度下, N 含量在根、茎中均未表现出显著性差异 ($P > 0.05$); 叶中 N 含量表现出中度入侵 > 重度入侵 > 轻度入侵 ($P < 0.05$)。根中 P 含量表现出重度入侵显著小于轻度和中度入侵 ($P < 0.05$); 茎、叶中 P 含量差异均不显著 ($P > 0.05$)。不同入侵程度下根中有机 C 含量差异不显著 ($P > 0.05$), 茎、叶中有机 C 在重度入侵下显著下降 ($P < 0.05$)。

3 种入侵程度下, 紫茎泽兰叶 N > 根 N > 茎 N ($P < 0.05$); 轻度入侵和中度入侵下, 叶 P > 根 P > 茎 P ($P < 0.05$), 茎有机 C > 叶有机 C > 根有机 C ($P < 0.05$); 重度入侵下, 叶 P 显著大于茎 P 和根 P ($P < 0.05$), 叶有机 C 和茎有机 C 显著大于根有机 C ($P < 0.05$)。

2.3 3 种入侵程度的紫茎泽兰各器官碳、氮、磷元素比

由图 1:A 可知, 不同入侵程度下的紫茎泽兰 C : N 值在根中均无明显差别 ($P > 0.05$), 在茎、叶中均表现为轻度入侵显著大于中度和重度入侵 ($P < 0.05$)。由图 1: B 可知, C : P 在根中表现为

表 2 不同入侵程度紫茎泽兰各器官 C、N、P 含量特征
Table 2 C, N, P content characteristics of nutritive organs for *Ageratina adenophora* in different invasion degrees

器官 Organ	入侵程度 Invasion degree	有机碳 Organic C (g · kg ⁻¹)	氮 N (g · kg ⁻¹)	磷 P (g · kg ⁻¹)
根 Root	L	385.017± 5.717Ca	5.502± 0.406Ba	1.981± 0.100Ba
	M	396.398± 3.667Ca	5.278± 0.498Ba	1.903± 0.097Ba
	H	393.877± 3.134Ba	5.274± 0.325Ba	1.629± 0.042Bb
茎 Stem	L	475.143± 2.851Aa	2.834± 0.156Ca	1.545± 0.025Ca
	M	477.766± 1.795Aa	4.060± 0.271Ba	1.750± 0.050Ba
	H	436.067± 2.744Ab	3.501± 0.184Ca	1.709± 0.041Ba
叶 Leaf	L	443.159± 4.332Ba	21.958± 0.534Ac	2.640± 0.085Aa
	M	437.250± 2.760Bab	27.543± 1.375Aa	3.061± 0.028Aa
	H	428.097± 2.574Ab	24.646± 0.259Ab	2.601± 0.027Aa

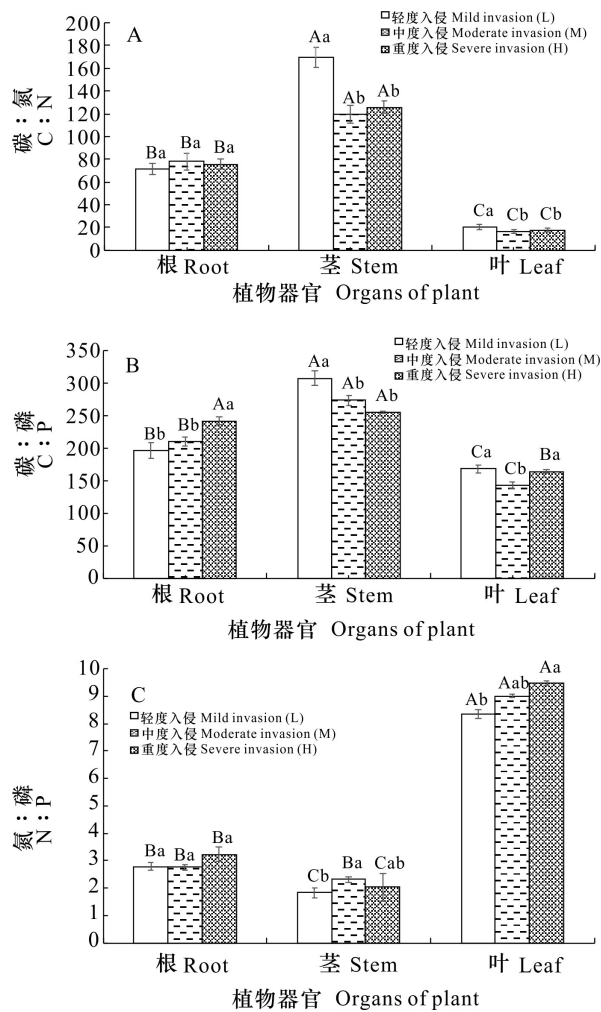
注: 不同小写字母表示不同入侵程度之间根(或茎或叶)有机 C、N、P 含量差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一入侵程度根、茎、叶之间有机 C、N、P 含量差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in root (or stem or leaf) organic C, N, P contents between three invasion degrees ($P < 0.05$); different capital letters indicate significant differences in organic C, N, P contents between organs (root, stem and leaf) ($P < 0.05$).

重度入侵显著大于轻度和中度入侵 ($P < 0.05$), 茎 C : P 在轻度入侵下最大且显著大于中度和重度入侵 ($P < 0.05$), 叶 C : P 在中度入侵下显著小于轻度入侵和重度入侵 ($P < 0.05$)。根 N : P 在不同入侵程度间差异不显著 ($P > 0.05$), 茎 N : P 为中度入侵显著大于轻度入侵 ($P < 0.05$), 叶 N : P 在重度入侵下最大且显著大于轻度入侵 ($P < 0.05$) (图 1:C)。3 种入侵程度下, 紫茎泽兰 C : N 及 C : P 均为茎 > 根 > 叶 ($P < 0.05$), N : P 均为叶 > 根 > 茎 ($P < 0.05$)。

2.4 紫茎泽兰与条叶猪屎豆根、茎、叶化学计量特征比较

由表 3 可知, 在中度入侵生境下, 入侵种紫茎泽兰与伴生种条叶猪屎豆相比较, 紫茎泽兰各器官中 N 含量均显著较小 ($P < 0.05$), P 含量在各器官中均表现为紫茎泽兰大于条叶猪屎豆, 且在根、茎中差异显著 ($P < 0.05$), 紫茎泽兰叶有机 C 含量



不同小写字母表示不同入侵程度之间根(或茎或叶)C:N、C:P、N:P 差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一入侵程度根、茎、叶之间 C:N、C:P、N:P 差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences of root (or stem or leaf) C:N, C:P, N:P between different invasion degrees ($P < 0.05$); different capital letters indicate extremely significant differences in C:N, C:P, N:P between organs (root, stem and leaf) ($P < 0.05$).

图 1 不同入侵程度紫茎泽兰根茎叶 C:N(A)、C:P(B)和 N:P(C)

Fig. 1 C:N (A), C:P (B) and N:P (C) of organs for *Ageratina adenophora* in three invasion degrees

显著小于条叶猪屎豆 ($P < 0.05$), 其余器官中两者差异不显著 ($P > 0.05$)。由图 2:A 可知, 紫茎泽兰各器官中 C:N 均显著大于条叶猪屎豆 ($P < 0.05$), 各器官 N:P (图 2:C) 及根与茎 C:P (图 2:B) 均显著小于条叶猪屎豆 ($P < 0.05$)。

表 3 紫茎泽兰与条叶猪屎豆各器官有机碳、氮、磷含量比较

Table 3 Comparison of organic C, N and P contents in nutritive organs between *Ageratina adenophora* and *Crotalaria linifolia*

物种 Species	器官 Organ	有机碳 Organic C ($g \cdot kg^{-1}$)	氮 N ($g \cdot kg^{-1}$)	磷 P ($g \cdot kg^{-1}$)
紫茎泽兰 <i>Ageratina adenophora</i>	根 Root	396.398± 3.667Ca	5.278± 0.498Bb	1.903± 0.097Ba
	茎 Stem	477.766± 1.795Aa	4.060± 0.271Cb	1.750± 0.050Ca
	叶 Leaf	437.250± 2.760Bb	27.543± 1.375Ab	3.061± 0.028Aa
条叶猪屎豆 <i>Crotalaria linifolia</i>	根 Root	403.732± 2.979Ba	16.798± 0.401Ba	1.297± 0.042Bb
	茎 Stem	479.906± 16.253Aa	14.102± 0.788Ca	1.208± 0.121Bb
	叶 Leaf	455.368± 4.767Aa	52.408± 0.558Aa	2.971± 0.483Aa

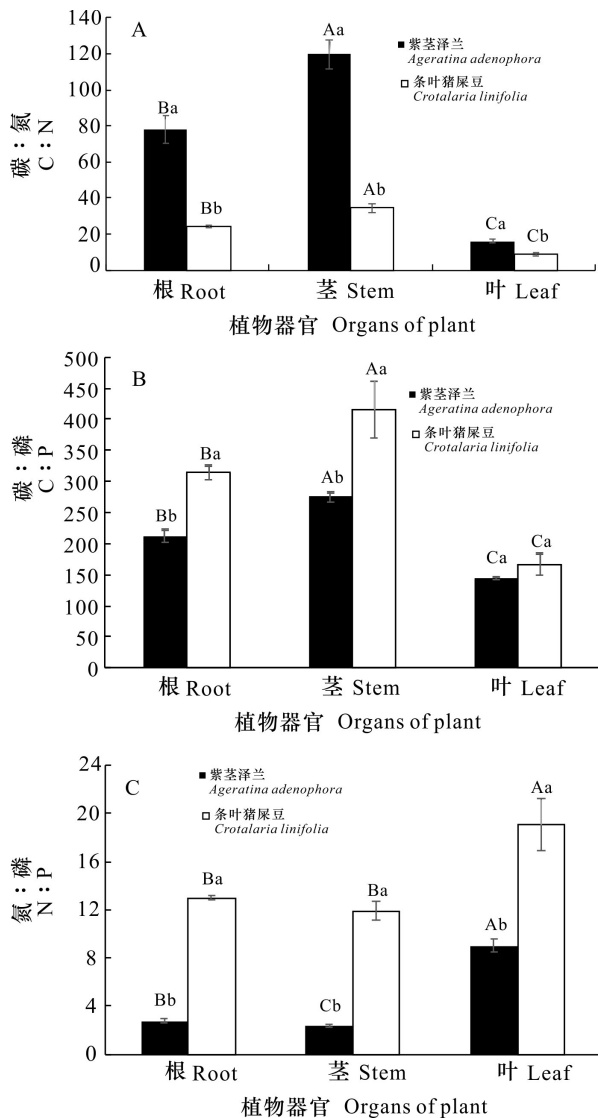
注: 不同小写字母表示紫茎泽兰和条叶猪屎豆之间各器官化学计量差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一植物不同器官(根、茎、叶)之间化学计量差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences in element ratios of organs between *Ageratina adenophora* and *Crotalaria linifolia* ($P < 0.05$); different capital letters indicate significant differences in element ratios between organs (root, stem and leaf) ($P < 0.05$).

2.5 紫茎泽兰不同器官 C、N、P 及其计量比相关性

由表 4 可知, 紫茎泽兰化学计量与土壤元素之间的相关性分析显示, 紫茎泽兰叶 C 含量以及叶 C:N 与土壤有机 C 含量之间显著负相关 ($P < 0.05$), 其余各器官的 C、N、P 与土壤有机 C、全 N、全 P 均无显著相关关系 ($P > 0.05$)。

由表 5 可知, 紫茎泽兰 C、N 在茎、叶中呈显著或极显著正相关。根 P 与根 N、叶 C、茎 C 之间显著或极显著正相关。叶 P 和茎 C、叶 N 之间显著正相关 ($P < 0.05$), 茎 P 和茎 N、叶 N 之间极显著正相关 ($P < 0.01$)。由表 6 可知, 同一计量比, 根 C:P 与茎 C:P 极显著负相关 ($P < 0.01$), 茎 C:N 与叶 C:N 极显著正相关 ($P < 0.01$)。不同计量比, 根 C:P 与根 C:N、叶 N:P 显著正相关 ($P < 0.05$), 叶 C:N 与叶 C:P、茎 C:P, 茎 C:N 与茎 C:P 之间极显著正相关 ($P < 0.01$)。根 C:N 与根 N:P, 叶 C:N 与茎和叶 N:P, 茎 C:N 与茎 N:P、叶 N:P, 叶 N:P 与茎 C:P 之间显著或极显著负相关。



不同小写字母表示紫茎泽兰和条叶猪屎豆之间各器官化学计量差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示同一植物不同器官(根、茎、叶)之间化学计量差异显著 ($P < 0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences in element ratios of organs between *Ageratina adenophora* and *Crotalaria linifolia* ($P < 0.05$); different capital letters indicate significant differences in element ratios between organs (root, stem and leaf) ($P < 0.05$).

图 2 紫茎泽兰和条叶猪屎豆根、茎、叶化学计量特征
Fig. 2 Stoichiometric characteristics of roots, stems and leaves of *Ageratina adenophora* and *Crotalaria linifolia*

3 讨论与结论

土壤 C、N、P 含量代表着生境的营养水平 (Sitters et al., 2015)。研究外来植物对入侵地土

壤养分循环的改变有助于指导对于入侵植物引起的自然生态影响的全面评估 (Windham, 2001)。相关研究表明,紫茎泽兰入侵后,土壤养分含量会发生明显变化,入侵地的有机碳、硝态氮、铵态氮、有效磷和速效钾含量均显著上升,而总氮、总磷水平未发生明显改变(牛红榜等, 2007)。本研究结果基本与其相符,即不同入侵程度的紫茎泽兰对土壤全氮、全磷的影响均不显著,重度入侵情况下有机碳含量发生显著增加,相关性分析也显示其叶 C 及叶 C : N 与土壤 C 有显著负相关。这说明紫茎泽兰入侵后可能造成土壤养分发生变化,使土壤中可直接吸收利用的资源增加,进而有利于在入侵地中的生长与竞争。

N、P 作为重要的养分因子,对大多数生态系统中的植物生长都具有限制作用 (Vitousek & Howarth, 1991)。植物叶 N : P 值对探讨生态系统的限制性元素具有指向性作用 (Makino et al., 2003; González et al., 2010)。Koerselman 和 Arthur (1996) 研究表明,当植物 N : P < 14 时,植物生长的限制性元素为 N; 当植物 N : P > 16 时,植物生长的限制性元素为 P; 当 N : P 介于两者之间时,为两者共同限制或两者都不限制。由该理论可知,本研究中紫茎泽兰各入侵程度下的叶 N : P < 14, 表明 N 对该生境中紫茎泽兰的生存具有限制作用。生态系统中 N 资源的增加对外来物种的入侵是有利的 (Maron & Connors, 1996), 王满莲和冯玉龙 (2005) 对紫茎泽兰的研究发现,氮元素增加对其生长具有很大促进效应,在氮资源较少的环境下,紫茎泽兰生长较慢,竞争能力较弱,而当环境中氮资源较充足的情况下,紫茎泽兰生长变快,株高与分枝数增加,叶面积指数上升,竞争能力明显得到加强,可促进其在与本地物种的竞争过程中占领生境; 本研究结果也表明 N 在紫茎泽兰入侵扩张中具有决定性作用。

入侵植物在对资源的利用方面具有较大优势,其获取与积累 N、P 元素较多,是其具有的一种入侵策略,帮助其顺利入侵 (王维奇等, 2011; 马明睿等, 2014; 张梅等, 2019)。本研究中,随着入侵程度的加深,紫茎泽兰根、茎中的 N 含量无显著变化,叶 N 含量在中度和重度入侵下显著升高。紫茎泽兰的重要入侵策略之一是 N 在光合机构和防御系统间的权衡分配,入侵过程中会将更多的 N 分配到叶 (Feng et al., 2009; Lei et al., 2011), 本

表 4 紫茎泽兰根、茎、叶和生境土壤 C、N、P 及其化学计量的相关性

Table 4 Relationship of C, N, P contents among roots, stems, leaves and habitat soil of *Ageratina adenophora*

测量指标 Index	相关性 指数 Correlation index	根 Root						茎 Leaf						叶 Leaf					
		C	N	P	C : N	C : P	N : P	C	N	P	C : N	C : P	N : P	C	N	P	C : N	C : P	N : P
土壤有机碳 Soil organic carbon	Pearson 相关系数 Pearson correlation	0.379	0.094	-0.243	-0.078	0.317	0.351	-0.237	0.355	0.472	-0.487	-0.495	0.29	-0.539*	0.431	0.08	-0.521*	-0.2	0.481
土壤全氮 Soil total nitrogen	Pearson 相关系数 Pearson correlation	0.342	-0.062	-0.317	0.077	0.356	0.222	-0.138	0.245	0.418	-0.364	-0.41	0.163	-0.484	0.394	0.151	-0.472	-0.252	0.371
土壤全磷 Soil total phosphorus	Pearson 相关系数 Pearson correlation	-0.164	-0.207	-0.034	0.123	-0.028	-0.213	0.446	-0.265	-0.037	0.38	0.241	-0.367	0.059	0.215	0.156	-0.148	-0.138	0.097

注: *表示 0.05 水平上差异显著; **表示 0.01 水平上差异显著。下同。

Note: * indicates significant differences at 0.05 level; ** indicates extremely significant differences at 0.01 level. The same below.

表 5 紫茎泽兰根、茎、叶化学元素含量相关性

Table 5 Correlations between chemical element contents of roots, stems and leaves of *Ageratina adenophora*

指标 Index	根 C Root C	根 N Root N	根 P Root P	茎 C Stem C	茎 N Stem N	茎 P Stem P	叶 C Leaf C	叶 N Leaf N	叶 P Leaf P
根 C Root C	1								
根 N Root N	0.114	1							
根 P Root P	-0.253	0.602 *	1						
茎 C Stem C	-0.208	-0.015	0.659**	1					
茎 N Stem N	0.190	0.017	0.004	0.040	1				
茎 P Stem P	0.265	-0.218	-0.390	-0.152	0.880**	1			
叶 C Leaf C	-0.469	0.281	0.542*	0.524*	-0.100	-0.338	1		
叶 N Leaf N	0.385	-0.207	-0.228	0.078	0.720**	0.768**	-0.304	1	
叶 P Leaf P	0.284	-0.156	0.273	0.555*	0.398	0.231	-0.102	0.585*	1

研究得到的结果与其一致;较高的叶片氮含量代表了植物具有较高的资源捕获能力(Jo et al., 2015),说明紫茎泽兰以此增加竞争优势。P 含量在紫茎泽兰各器官中的分配表现出中度入侵下,茎 P、叶 P 含量未发生显著变化,重度入侵时根 P 含量显著下降,说明伴随着紫茎泽兰的入侵,P 对地下部分的分配发生减少,表明不同入侵程度下紫茎泽兰的资源分配策略有所不同。植物生长过程中,面对有限资源,在生长与防御之间存在权衡

分配的机制,C、N、P 在体内的组成及分配具有相关性(Daniel & William, 1992; Mole, 1994; Yoshida, 2006)。本研究中,紫茎泽兰不同器官 C、N、P 含量及其计量比存在显著耦合关系。其中,茎和叶中的 C、N 均达到显著正相关,表明紫茎泽兰地上器官对 C、N 元素是均衡分配的;而根 C : P 与茎 C : P 存在极显著负相关,说明紫茎泽兰在入侵过程中,出现了地上部分和地下部分资源分配的调整,对于能量和资源的分配在生长和贮存之

表 6 紫茎泽兰根、茎、叶化学元素计量比的相关性

Table 6 Correlations between chemical element ratios of roots, stems and leaves of *Ageratina adenophora*

指标 Index	根 Root C : N	根 Root C : P	根 Root N : P	茎 Stem C : N	茎 Stem C : P	茎 Stem N : P	叶 Leaf C : N	叶 Leaf C : P	叶 Leaf N : P
根 C : N Root C : N	1								
根 C : P Root C : P	0.572*	1							
根 N : P Root N : P	-0.618*	0.281	1						
茎 C : N Stem C : N	-0.018	-0.264	-0.239	1					
茎 C : P Stem C : P	-0.187	-0.672**	-0.410	0.836**	1				
茎 N : P Stem N : P	-0.088	-0.152	-0.027	-0.892**	-0.521*	1			
叶 C : N Leaf C : N	-0.311	-0.396	-0.014	0.674**	0.650**	-0.569*	1		
叶 C : P Leaf C : P	-0.295	0.040	-0.354	0.253	0.060	-0.389	0.663**	1	
叶 N : P Leaf N : P	0.125	0.556*	0.358	-0.637*	-0.795**	0.372	-0.694**	0.073	1

间存在权衡,可能是其入侵过程中的一种内在机制。3种入侵程度下,紫茎泽兰均表现出叶 N、P 含量显著大于根和茎 N、P 含量,这与在入侵植物红毛草(陈文等, 2020)上的研究结果相似,进一步反映出紫茎泽兰在入侵地,将更多的 N 和 P 分配至叶,增加资源获取,快速生长。本研究中,紫茎泽兰叶 N 含量(21.96~27.54 g·kg⁻¹)和叶 P 含量(2.60~3.06 g·kg⁻¹)与胡超臣等(2016)研究中紫茎泽兰的叶片 N、P 的含量结果相近,与前人研究中的其他入侵植物相比,叶 N 含量和叶 P 含量高于黄顶菊(N 含量为 16.46~21.20 g·kg⁻¹, P 含量为 0.73~1.85 g·kg⁻¹)(屠臣阳等, 2013);而叶 P 含量低于加拿大一枝黄花(3.31 g·kg⁻¹)(马明睿等, 2014),但总体相差不大,说明入侵植物在养分吸收利用方面具有的共同特征。另外,与已有研究中关于中国东部 654 种陆地植物(任书杰等, 2007),以及中国 753 种植物(Han et al., 2005)的化学计量特征进行比较,也发现紫茎泽兰叶 N 含量、叶 P 含量均更高,不难看出紫茎泽兰对于 N、P 元素的较高吸收利用能力,对其入侵成功至关重要。

通过对植物的化学计量元素比进行测定可推知其采取的营养对策与其生长过程的速度(Elser et al., 2010; Penuelas et al., 2010; Sardans & Penuelas, 2012)。Elser 等(2003)研究表明,生长

速率的改变可通过 C、N、P 的比值反映出来,特别是低 N : P 及低 C : P,指示高生长速率。本研究中,3种入侵程度下,紫茎泽兰的茎 N : P < 根 N : P < 叶 N : P,且中度入侵下的茎 N : P 显著高于轻度入侵,说明随着紫茎泽兰的入侵,其茎呈现出较高的生长速率,这可能还与其茎上的须状气生根具有萌发根芽的特性有关,使其能够进行无性繁殖(向业勋, 1991),可促进其获取更多环境资源,增强生长竞争优势。

外来种具有比本土种更高的环境资源吸收和利用率,且较少的资源需求量以战胜本土种(James & Drenovsky, 2007; González et al., 2010; 袁伟影等, 2017)。胡超臣等(2016)对西双版纳外来入侵植物飞机草和紫茎泽兰及其共存种叶片氮、磷化学计量特征研究发现,紫茎泽兰和飞机草 N、P 的含量与本地种相比显著更高,入侵植物对 N、P 较强的获取与富集能力,对其在生境中的竞争有利,使其最终能成功定殖,扩大种群,排除本地物种;而本研究中也发现了类似的现象,与本土伴生种茶叶猪屎豆相比,入侵种紫茎泽兰具有更高根 P、茎 P 的含量。植物组织低 N : P、C : P 可表征其快速生长(Makino et al., 2003; González et al., 2010),植物 C : N 高表明其碳同化效率较大,而生长速度较慢,所需要的养分较少(Rahmat et al., 2009)。紫茎泽兰根和茎的 C : P、N : P 均显

著小于条叶猪屎豆,各器官 C : N 均显著大于条叶猪屎豆,反映出紫茎泽兰具有较高的生长速率,较少的资源需求量,采取了生长竞争策略,帮助其在入侵过程中迅速占据优势。

综上所述,通过对轻度、中度、重度入侵程度下紫茎泽兰根、茎、叶生态化学计量特征进行探究发现,紫茎泽兰在入侵过程中采取增加地上部分的资源分配与利用以利于快速生长,从而提高竞争能力,与本土伴生种条叶猪屎豆相比,紫茎泽兰吸收和利用养分的效率较高,且具有较低的资源需求量,均有助于其获取更多环境资源,以生长竞争策略促进其成功入侵。本研究结果从化学计量学角度反映了紫茎泽兰的入侵机制,可以为紫茎泽兰入侵的预测和防控提供思路。

参考文献:

- CHEN J, QUAN WT, ZHOU GH, et al., 2010. The spectrum characteristics of an invasion plant: *Eupatorium Adenophorum* Spreng [J]. Spectrosc Spectr Anal, 30(7): 1853-1857. [陈军, 权文婷, 周冠华, 等, 2010. 外来物种紫茎泽兰光谱特征 [J]. 光谱学与光谱分析, 30(7): 1853-1857.]
- CHEN W, WANG JH, CHEN XY, et al., 2020. The carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of invasive species *Rhynchelytrum repens* and their nutrition strategy [J]. J Ecol Rural Environ, 36(10): 1293-1300. [陈文, 王桔红, 陈晓芸, 等, 2020. 入侵植物红毛草碳、氮、磷化学计量特征及其营养策略 [J]. 生态与农村环境学报, 36(10): 1293-1300.]
- CHENG SX, LONG WC, YANG YJ, et al., 2020. Effect of *Eupatorium adenophorum* powder on the growth of *Bacillus subtilis* [J]. J Sichuan For Sci Technol, 41(4): 106-109. [成思轩, 龙文聪, 杨瑶君, 等, 2020. 紫茎泽兰干粉对枯草芽孢杆菌生长的影响 [J]. 四川林业科技, 41(4): 106-109.]
- DANIEL AH, WILLIAM JM, 1992. The dilemma of plants: to grow or defend [J]. Quart Rev Biol, 67(3): 283-335.
- DEMARS BOL, EDWARDS AC, 2007. Tissue nutrient concentrations in freshwater aquatic macrophytes: high inter-taxon differences and low phenotypic response to nutrient supply [J]. Freshwater Biol, 52(11): 2073-2086.
- Editorial Committee of Flora of Chinese Academy of Sciences, 1985. Flora Reipublicae Popularis Sinicae: Vol. 74 [M]. Beijing: Science Press, 74: 55-56. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1985. 中国植物志: 第七十四卷 [M]. 北京: 科学出版社, 74: 55-56.]
- ELSER J, 2006. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology [J]. Am Nat, 168(Suppl.): S25-S35.
- ELSER JJ, ACHARYA K, KYLE M, et al., 2003. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. Ecol Lett, 6: 936-943.
- ELSER JJ, PEACE AL, KYLE M, et al., 2010. Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton [J]. Ecol Lett, 13(10): 1256-1261.
- FENG YL, LEI YB, WANG RF, et al., 2009. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 106(6): 1853-1856.
- FUNK JL, VITOUSEK PM, 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems [J]. Nature, 446(7139): 1079-1081.
- GONG WN, 2009. The effect of the heat shock protein genes of invasive alien weed *Ageratina adenophora* (Compositae) under low temperature stress [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences. [宫伟娜, 2009. 低温胁迫过程中入侵植物紫茎泽兰热激蛋白基因的作用 [D]. 北京: 中国农业科学院.]
- GONZÁLEZ AL, KOMINOSKI JS, DANGER M, et al., 2010. Can ecological stoichiometry help explain patterns of biological invasions? [J]. Oikos, 119(5): 779-790.
- HAN WX, FANG JY, GUO DL, et al., 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytol, 168(2): 377-385.
- 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.]
- HU CC, LIU XY, LEI YB, et al., 2016. Foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry of alien invasive plants and co-occurring natives in Xishuangbanna [J]. Chin J Plant Ecol, 40(11): 1145-1153. [胡朝臣, 刘学炎, 类延宝, 等, 2016. 西双版纳外来入侵植物及其共存种叶片氮、磷化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 40(11): 1145-1153.]
- JAMES JJ, DRENOVSKY RE, 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forb seedlings [J]. Rangeland Ecol Manag, 60(4): 395-400.
- JIANG C, SHUI W, JIAN XM, et al., 2019. Soil microbial community characteristics in degraded karst tiankeng invaded by *Eupatorium adenophorum* [J]. Chin J Appl Ecol, 30(6): 2002-2010. [江聪, 税伟, 简小枚, 等, 2019. 紫茎泽兰入侵下喀斯特退化天坑的土壤微生物群落特征 [J]. 应用生态学报, 30(6): 2002-2010.]
- JIANG ZL, LIU WX, WAN FH, et al., 2008. Comparative studies on seasonal dynamics of soil enzymatic activities and soil nutrient availability in mono- and mixed-culture plant communities of *Ageratina adenophora* and *Seiaria sphaclata* [J]. Chin J Plant Ecol, 32(4): 900-907. [蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等, 2008. 紫茎泽兰与非洲狗尾草单、混种群落土壤酶活性和土壤养分的比较 [J]. 植物生态学报, 32(4): 900-907.]
- JO I, FRIDLEY JD, FRANK DA, 2015. Linking above- and below-ground resource use strategies for native and invasive

- species of temperate deciduous forests [J]. *Biol Invasions*, 17(5): 1545–1554.
- KOERSELMAN W, ARTHUR FMM, 1996. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. *J Appl Ecol*, 33(6): 1441–1450.
- KUROKAWA H, PELTZER 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(3): 513–523.
- LEI YB, FENG YL, ZHENG YL, et al., 2011. Innate and evolutionarily increased advantages of invasive *Eupatorium adenophorum* over native *E. japonicum* under ambient and doubled atmospheric CO₂ concentrations [J]. *Biol Invasions*, 13(12): 2703–2714.
- LI XX, ZHANG QD, ZHU XZ, 2017. Progress of the research on invasive plant species *Eupatorium adenophorum* over the last decade [J]. *Pratac Sci*, 34(2): 283–292. [李霞霞, 张钦弟, 朱珣之, 2017. 近十年入侵植物紫茎泽兰研究进展 [J]. *草业科学*, 34(2): 283–292.]
- LI YZ, WEN YZ, YANG XZ et al., 2020. Chemical constituents from ethyl acetate extract of *Eupatorium adenophorum* [J]. *Chin Trad Herb Drugs*, 51(4): 932–936. [李余钊, 文琰章, 杨新洲, 等, 2020. 紫茎泽兰醋酸乙酯部位化学成分研究 [J]. *中草药*, 51(4): 932–936.]
- LIN 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.]
- LIU M, WANG Q, LU YW, et al., 2020. Inhibition effect of *Eupatorium adenophorum* extracts on pathogens of tomato diseases [J]. *Shanxi Agric Sci*, 48(5): 784–788. [刘朦, 王琦, 鲁一薇, 等, 2020. 紫茎泽兰提取物对番茄病害致病菌的抑制作用 [J]. *山西农业科学*, 48(5): 784–788.]
- LIU X, KONG LJ, YANG K, et al., 2019. Comparative study on soil bacterial community diversity in different invasive regions of *Ageratina adenophora* [J]. *J Biol Saf*, 28(1): 49–58. [柳旭, 孔令杰, 杨康, 等, 2019. 紫茎泽兰不同入侵区域土壤细菌群落多样性比较研究 [J]. *生物安全学报*, 28(1): 49–58.]
- LU JZ, QIU W, CHEN JK, et al., 2005. Impact of invasive species on soil properties: Canadian goldenrod (*Solidago canadensis*) as a case study [J]. *Biodivers Sci*, 13(4): 347–356. [陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 等, 2005. 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响 [J]. *生物多样性*, 13(4): 347–356.]
- MA MR, YANG J, WANG Q, et al., 2014. Nitrogen and phosphorus stoichiometry and invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L. in riparian zone [J]. *Sci Environ Sin*, 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.]
- MA P, GUO SJ, ZHOU QF, et al., 2020. Evaluation of ecosystem quality in Puer City based on GIS [J]. *Ecol Econ*, 36(2): 188–195. [马品, 郭三杰, 周芹芳, 等, 2020. 基于 GIS 的普洱市生态系统质量评价 [J]. *生态经济*, 36(2): 188–195.]
- 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.
- MARON JL, CONNORS PG, 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion [J]. *Oecologia*, 105(3): 302–312.
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Determination of nitrogen, phosphorus and potassium in plants: NY/T 2017–2011 [S]. Beijing: China Agriculture Press, 2011: 1. [中华人民共和国农业部. 植物中氮、磷、钾的测定: NY/T 2017—2011 [S]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 1.]
- Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Method for determination of soil total phosphorus: NY/T 88–1988 [S]. Beijing: China Agriculture Press, 1988: 1. [中华人民共和国农业部. 土壤全磷测定法: NY/T 88—1988 [S]. 北京: 中国农业出版社, 1988: 1.]
- Ministry of agriculture of the People's Republic of China. Soil Testing — Part 24: Determination of total nitrogen in soil — Automatic kjeldahl apparatus method: NY/T 1121.24–2012 [S]. Beijing: China Agriculture Press, 2012: 1. [中华人民共和国农业部. 土壤检测 第 24 部分: 土壤全氮的测定 自动定氮仪法: NY/T 1121.24—2012 [S]. 北京: 中国农业出版社, 2012: 1.]
- Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China. Soil-Determination of organic carbon-Combustion oxidation nondispersive infrared absorption method: HJ 695–2014 [S]. Beijing: China Environmental Science Press, 2014: 1. [中华人民共和国环境保护部. 土壤 有机碳的测定 燃烧氧化-非分散红外法: HJ 695—2014 [S]. 北京: 中国环境科学出版社, 2014: 1.]
- MOLE S, 1994. Trade-offs and constraints in plant-herbivore defense theory: a life-history perspective [J]. *Oikos*, 71(1): 3–12.
- NIU HB, LIU WX, WAN FH, et al., 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives [J]. *Plant Soil*, 294(1/2): 73–85.
- NIU HB, LIU WX, WAN FH, 2007. Invasive effects of *Ageratina adenophora* Sprengel (Asteraceae) on soil microbial community and physical and chemical properties [J]. *Acta Ecol Sin*, 27(7): 3051–3060. [牛红榜, 刘万学, 万方浩, 2007. 紫茎泽兰入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响 [J]. *生态学报*, 27(7): 3051–3060.]
- PENUELAS J, SARDANS J, LLUSIÀ J, et al., 2010. Faster returns on 'leaf economics' and different biogeochemical niche in invasive compared with native plant species [J]. *Global Change Biol*, 16(8): 2171–2185.
- QIANG S, 1998. The history and status of the study on crofton weed (*Eupatorium adenophorum* Spreng.) a worst worldwide weed [J]. *J Wuhan Bot Res*, 16(4): 366–372. [强胜,

1998. 世界性恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状 [J]. 武汉植物学研究, 16(4): 366-372.]
- RAHMAT N, PETER EV, KURT P, et al., 2009. Stoichiometric constraints do not limit successful invaders: zebra mussels in Swedish lakes [J]. PLoS ONE, 4(4): e5345.
- REN SJ, YU GR, TAO B, et al., 2007. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 654 terrestrial plant species in NSTEC [J]. Environ Sci, 28(12): 2665-2673. [任书杰, 于贵瑞, 陶波, 等, 2007. 中国东部南北样带 654 种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究 [J]. 环境科学, 28(12): 2665-2673.]
- SANG W, ZHU L, AXMACHER JC, 2010. Invasion pattern of *Eupatorium adenophorum* Spreng in southern China [J]. Biol Invasions, 12(6): 1721-1730.
- SARDANS J, PENUELAS J, 2012. The role of plants in the effects of global change on nutrient availability and stoichiometry in the plant-soil system [J]. Plant Physiol, 160(4): 1741-1761.
- SITTERS J, ATKINSON CL, GUELZOW N, et al., 2015. Spatial stoichiometry: cross-ecosystem material flows and their impact on recipient ecosystems and organisms [J]. Oikos, 124(7): 920-930.
- 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.]
- VITOUSEK PM, HOWARTH RW, 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? [J]. Biogeochemistry, 13(2): 87-115.
- WANG ML, FENG YL, 2005. Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata* [J]. Chin J Plant Ecol, 29(5): 697-705. [王满莲, 冯玉龙, 2005. 紫茎泽兰和飞机草的形态、生物量分配和光合特性对氮营养的响应 [J]. 植物生态学报, 29(5): 697-705.]
- WANG R, WANG YZ, 2006. Invasion dynamics and potential spread of the invasive alien plant species *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in China [J]. Divers Distrib, 12(4): 397-408.
- WANG WB, WANG RF, LEI YB, et al., 2013. High resource capture and use efficiency and prolonged growth season contribute to invasiveness of *Eupatorium adenophorum* [J]. Plant Ecol, 214(6): 857-868.
- 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.]
- WINDHAM L, 2001. Comparison of biomass production and decomposition between *Phragmites australis* (common reed) and *Spartina patens* (salt hay grass) in brackish tidal marshes of New Jersey, USA [J]. Wetlands, 21(2): 179-188.
- XIANG YX, 1991. Distribution, hazards and prevention opinions of *Eupatorium adenophorum* [J]. J Weed Sci, (4): 10-12. [向业勋, 1991. 紫茎泽兰的分布、危害及防除意见 [J]. 杂草科学, (4): 10-12.]
- XIAO ZQ, ZHOU GH, QUAN WT, 2009. Distributive pattern of malignant invasive species, *Eupatorium adenophorum* in Yunnan [J]. J Nat Disaster, 18(5): 82-87. [肖正清, 周冠华, 权文婷, 2009. 恶性外来入侵植物紫茎泽兰在云南的分布格局 [J]. 自然灾害学报, 18(5): 82-87.]
- XIN S, CHENG G, LIANGDONG G, 2013. Changes in soil microbial community and enzyme activity along an exotic plant *Eupatorium adenophorum* invasion in a Chinese secondary forest [J]. Chin Sci Bull, 58(33): 4101-4108.
- YANG LX, CHEN JL, WANG YT, 2017. Study on spatial genetic structure of *Ageratina adenophora* in Nuijiang River drainage area [J]. J Green Sci Technol, 2017(5): 9-12. [杨林秀, 陈金龙, 王亚婷, 2017. 紫茎泽兰种群空间遗传结构研究 [J]. 绿色科技, 2017(5): 9-12.]
- YOSHIDA T, 2006. Ecological stoichiometry and the shape of resource-based tradeoffs [J]. Oikos, 112(2): 406-411.
- YU XJ, YU D, LU ZJ, et al., 2005. A new mechanism of invader success: Exotic plant inhibits natural vegetation restoration by changing soil microbe community [J]. Chin Sci Bull, 50(9): 896-903. [于兴军, 于丹, 卢志军, 等, 2005. 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, 50(9): 896-903.]
- YUAN WY, FENG J, ZHANG XY, et al., 2017. Responses of growth of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* to soil nutrients [J]. Chin J Ecol, 36(4): 962-970. [袁伟影, 冯进, 张晓雅, 等, 2017. 入侵植物南美蟛蜞菊和本土蟛蜞菊生长对土壤养分的响应 [J]. 生态学杂志, 36(4): 962-970.]
- ZHANG HX, ZHOU DW, 2016. Current status in seed ecology [J]. Pratac Sci, 33(11): 2221-2236. [张红香, 周道玮, 2016. 种子生态学研究现状 [J]. 草业科学, 33(11): 2221-2236.]
- ZHANG M, MA KX, TANG LL, et al., 2019. The effects of invasive species *Amaranthus retroflexus* on functional traits of native plant species [J]. Chin J Ecol, 38(10): 2925-2933. [张梅, 马可心, 唐丽丽, 等, 2019. 外来入侵植物反枝苋对本地植物功能性状的影响 [J]. 生态学杂志, 38(10): 2925-2933.]
- ZHOU LJ, 2006. Genetic variation, clone diversity of invasive species *Eupatorium adenophorum* [D]. Beijing: Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences. [周凌娟, 2006. 入侵植物紫茎泽兰遗传变异及克隆多样性研究 [D]. 北京: 中国科学院植物研究所.]
- ZHU WD, CAO AC, YAN DD, et al., 2013. Evaluation the efficacy and influence of herbicides on flowering and fruitification of *Eupatorium adenophorum* Spreng [J]. Ecol Environ Sci, 22(5): 820-825. [朱文达, 曹焯程, 颜冬冬, 等, 2013. 除草剂对紫茎泽兰防治效果及开花结实的影响 [J]. 生态环境学报, 22(5): 820-825.]