

紫茎泽兰营养生长和抗虫性的海拔差异研究

孙娜娜, 谭永钦, 马洪菊, 周兴苗, 王永模*

(华中农业大学植物科学技术学院, 昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室, 湖北武汉 430070)

摘要 通过同质种植园试验测定了昆明西山山顶和山脚紫茎泽兰的生长参数和叶片碳水化合物、蛋白质的物质含量, 并测定了山顶和山脚紫茎泽兰对广食性昆虫斜纹夜蛾的抗虫性。结果表明, 紫茎泽兰的比叶面积、叶干物质含量和叶片氮含量在山顶和山脚之间差异不显著, 但山顶的株高、叶面积、叶片干重和抗虫性均显著低于山脚, 而叶片的碳氮比山顶显著大于山脚, 表现出明显的遗传分化。株高、叶面积和叶片干重减小表明植物的营养生长减弱, 竞争力降低, 植物可利用的总资源降低; 抗虫性降低表明植物用于防御的资源减小; 而碳氮比升高表明植物用于产生种子的资源增加。由此推测山顶紫茎泽兰通过调节资源分配模式来提高有性繁殖的相对资源投入, 最终实现种群繁殖的最大化, 所以对山顶紫茎泽兰的治理不容忽视。

关键词 紫茎泽兰; 海拔; 资源分配; 斜纹夜蛾; 遗传分化

中图分类号 S451 **文献标识码** A **文章编号** 0517 - 6611(2013)14 - 06268 - 05

Variation of Vegetative Growth and Insect Resistance in Populations of *Eupatorium adenophorum* from Different Altitudes

SUN Na-na et al (College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070)

Abstract *Eupatorium adenophorum* populations from the top and the foot of Kuming Xishan, China, were planted in a field common-garden in Wuhan. The growth parameters, as well as leaf material content (carbon and protein) were compared between the two populations. The plant resistance to tobacco caterpillar *Prodenia litura* (Lepidoptera: Noctuidae) was also tested. The results showed that specific leaf area, leaf dry matter content and leaf nitrogen content did not differ significantly between the two populations of the top and the foot, but plant height, leaf area, leaf dry mass and plant resistance to insect were significantly lower population of the top than population of the foot, and the C: N of leaves in the population of the top was significantly higher than that in the population of the foot, showing genetic differentiation. Low plant height, leaf area and leaf dry mass mean low competitiveness of a resource, weak vegetative growth and decreased total resources; low plant resistance to insect means that less resources were allocated to defense; the increased C: N shows that the plant use more resources to produce seeds. Therefore, we conclude that the *E. adenophorum* population of the top has weak vegetative growth but it realized maximum reproduction through adjusting resource allocation strategy. Thus, the controlling of the population on the mountain top cannot be ignored.

Key words *Eupatorium adenophorum*; Altitude; Resource allocation; *Prodenia litura*; Genetic differentiation

紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Sprengel) 属于菊科泽兰属, 是一种草本或半灌木, 原产于南美洲的墨西哥至哥斯达黎加一带, 自 20 世纪 40 年代由缅甸、越南传入我国云南南部^[1]。根据紫茎泽兰种群的地理位置并结合聚类结果进行分析, 认为紫茎泽兰首先从中缅边境传入云南临沧沧源县一带, 然后逐渐向其东部和北部蔓延^[2], 现主要分布在我国西南山区, 有向长江中下游扩散的风险。作为一种危害严重的世界性杂草, 人们首先关注的是它的分布、危害和防除等^[1,3-4], 但对生态学方面的关注较少, 研究相对薄弱, 尤其是地形因素对该种恶性杂草的影响报道很少。研究表明, 外来物种具有较高的遗传多样性, 遗传分化是外来入侵植物适应异质生境的一种策略^[5]。紫茎泽兰能进行有性繁殖也能进行无性繁殖。繁殖是植物生活史过程中最关键的环节之一, 也是种群形成、发展和进化的核心问题之一^[5]。繁殖对策是植物在生长发育过程中通过最佳的资源分配模式去适应环境并提高植物适合度的自组织过程, 反映了植物对不同环境的适应能力和在该生境中的生殖潜能^[6], 而资源分配问题是植物繁殖对策的关键问题^[7], 所以研究紫茎泽兰在不同生境中的资源分配问题具有一定的生态学意义。

在气候恶劣、资源短缺的环境(如极地和高山)中, 有性

繁殖的比例通常下降且不可靠^[8], 植物通常采取无性繁殖方式来应对。但由于无性繁殖能降低种群的遗传多样性, 进而影响物种对变化环境的适应能力^[9], 所以有学者认为在恶劣的环境中植物可能更倾向于通过有性繁殖方式产生后代^[10]。有研究发现, 多年生草本植物的个体大小与海拔呈负相关, 随海拔升高植物生长期缩短, 植物可利用能量减少, 植物为提高生存力尽可能分配更多物质到有性繁殖器官以完成生活史^[11]。也有研究表明, 随海拔升高植株个体减小, 用于有性繁殖的资源减少而用于无性繁殖的资源增加^[12]。目前, 有关紫茎泽兰资源分配对策的热点主要集中在基于不同生境条件的研究^[13-14]。由于研究不同海拔高度的同一种植物如何调节其资源分配对策以适应环境胁迫的压力具有一定的生态学意义^[15-16], 所以有必要对紫茎泽兰进行相关研究。为此, 笔者采集了昆明西山山顶和山脚 2 个海拔的紫茎泽兰植株, 并在武汉建立同质种植园, 测定了它们的生长参数(包括株高、茎粗、叶面积、叶干物质含量和碳氮比), 还测定了不同海拔的紫茎泽兰对斜纹夜蛾的抗虫性, 旨在为更好地了解紫茎泽兰入侵和适应机理、控制其进一步扩散提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料 游标卡尺(0~125 mm 规格), 浙江杭州五金工具厂生长; 电子天平(万分之一), 梅特勒-托利多仪器(上海)有限公司; LI-3000 叶面积仪, 美国 Li-COR 公司; HP400GS 型光照恒温培养箱, 瑞华仪器厂。

基金项目 公益性行业(农业)科研专项(201103027)。
作者简介 孙娜娜(1988-), 女, 山东邹平人, 硕士研究生, 研究方向: 入侵植物与昆虫互作, E-mail: sunnana19888@163.com。
* 通讯作者, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事昆虫生态研究, E-mail: ymwang@mail.hzau.edu.cn。

1.2 方法

1.2.1 紫茎泽兰的采集与栽培。紫茎泽兰采集地点为云南省昆明市西山,该地属亚热带半湿润季风气候,年平均气温 14.9 °C,年平均降水量约为 1 000.5 mm,降雨主要集中在 5~9 月。2011 年 12 月中旬在西山山顶和山脚的阳坡面各设立 3 个点,每个点采集 5 株紫茎泽兰(表 1),剪掉上部的枝条和所有叶子,只留枝条下部(约 30 cm)和根部,采集时每个植株相距 5 m 以上。采集带回后在温室进行带土栽培,温室条件为:自然光照、温度 28 °C、相对湿度 70%。2012 年清明节

表 1 紫茎泽兰种源地背景信息

| 种源 | 采集地点 | 纬度(N) | 经度(E) | 海拔//m | 生境 |
|----|--------|------------|-------------|-------|-----|
| 1 | 云南西山山顶 | 24°57'493" | 102°38'465" | 2 157 | 针叶林 |
| 2 | 云南西山山脚 | 24°57'582" | 102°38'308" | 1 900 | 针叶林 |

1.2.3 紫茎泽兰生长参数的测定。

1.2.3.1 株高和茎粗的测定。2012 年 8 月上旬,对同质种植园内的 2 个种群进行株高、茎粗的调查。株高为地表到植株顶部的距离,用 150 cm 长的软尺测量;茎粗为距从地面数第 4 个节间数的直径,用游标卡尺测量。

1.2.3.2 比叶面积和叶干物质含量的测定。2012 年 8 月上旬,参照 Garnier 等^[17-18]的方法,采集距顶端第 4 个分节处的叶片,每株选择 3 个完全伸展、无病虫害的叶片,用剪刀剪下,置于 2 片湿润的滤纸之间,放入塑料袋内后封口,然后贮藏于黑暗容器内(底部有冰袋,内部温度小于 5 °C)。回到室内,在水下剪去叶片的叶柄,然后将叶片放入水中,在 5 °C 黑暗环境中储藏 12 h。取出后迅速用吸水纸粘去叶片表面的水分,在电子天平上称重(饱和鲜重,g)。然后 LI-3100 叶面积仪测量叶片的单叶面积。最后将叶片放入 60 °C 烘箱内烘干 48 h 后取出称重(干重,g)。植物的比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)分别用下式计算:

$$SLA(\text{cm}^2/\text{g}) = \frac{\text{叶片面积}}{\text{叶片干重}}$$

$$LDMC = \frac{\text{叶片干重}}{\text{叶片饱和鲜重}}$$

1.2.3.3 蛋白质和碳水化合物的测定。2012 年 9 月上旬,采集距顶端第 3~4 片未破坏的新鲜叶片,每株 3 片,放到冰盒中带回实验室,然后用液氮研磨成白色粉末,过 60 目筛,称 200 mg 用于化学分析。蛋白质的测定用 Bradford 的方法,以牛血清蛋白为标准品,在 595 nm 波长下测定^[19];碳水化合物的测定用蒽酮-硫酸法,在 630 nm 波长下测定^[20]。

1.2.4 紫茎泽兰抗虫性测定。2012 年 9 月下旬,参照 Huang 等^[21]的方法测定各种群对斜纹夜蛾的抗虫性。采集距枝条顶端第 3~4 片叶子放入冰盒中保鲜,带回实验室剪去叶柄,沿中脉剪成对称的 2 片叶子:一半于 80 °C 条件下烘干,烘干 2 d 后称重得初始重量(LDW1);另一半放到 200 ml 烧杯中,接入发育一致的斜纹夜蛾 3 龄幼虫 1 头,事先测量并记录每头幼虫的初始重量(m_1)。设山顶和山脚 2 个处理,每个处理 30 个重复。烧杯用白纱布封口放于 28 °C、光-暗周期 14:10

前后剪下新发的粗细一致的枝条(3 根/株),每根长约 25 cm,扦插到同质种植园内。株间随机排列,株距 30 cm,定期除草。

1.2.2 斜纹夜蛾的采集与饲养。2012 年 8 月下旬,从试验田藕塘的叶片上采集斜纹夜蛾(*Prodenia litura*)卵块,放到 90 mm 培养皿中,并在 28 °C、光暗周期 14:10 h、相对湿度 80% 条件下的光照恒温培养箱中保湿孵化,孵化后的幼虫用甘蓝(*Brassica oleracea*)叶片饲养,待其生长至 3 龄时供紫茎泽兰抗虫性测定。

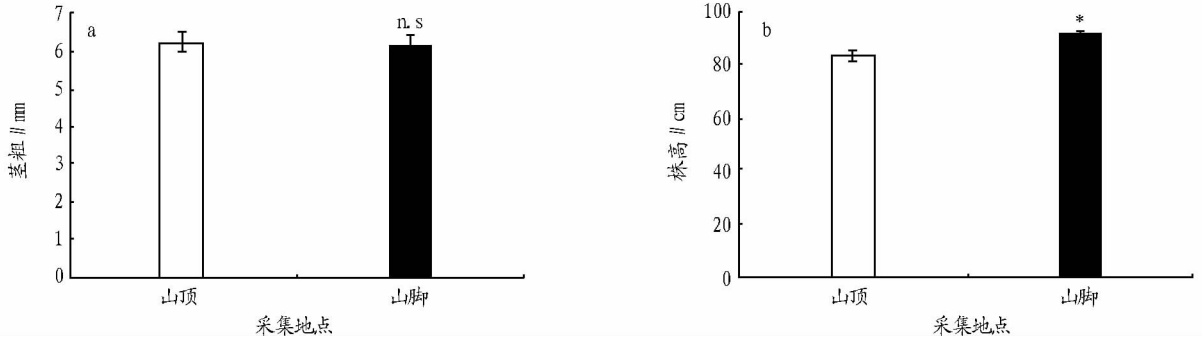
h、相对湿度 80% 的光照恒温培养箱中。持续饲喂 9 d 后,测量并记录每头幼虫的最终重量(m_2),期间每 3 d 更换一次叶片,更换下来的叶片于 80 °C 条件下烘干,烘干 2 d 后称重得剩余重量(LDW2)。计算每头幼虫叶片总消耗量: $\Sigma LDW1 - \Sigma LDW2$;每头幼虫体重增加量: $m_2 - m_1$ 。

1.3 数据处理 同一样地内山顶和山脚种群间株高、茎粗、叶面积、叶片干重、叶片饱和鲜重、比叶面积、叶干物质含量、碳含量、蛋白质含量、碳氮比、斜纹夜蛾幼虫生长速率、叶片消耗量的差异用 *t* 检测。 $P < 0.05$ 用 * 表示; $P < 0.01$ 用 ** 表示;差异不显著用 n. s. 表示。比叶面积和叶干物质含量的关系用一元线性回归方法检测。所有分析均用 SPSS 软件 V18.0 完成。

2 结果与分析

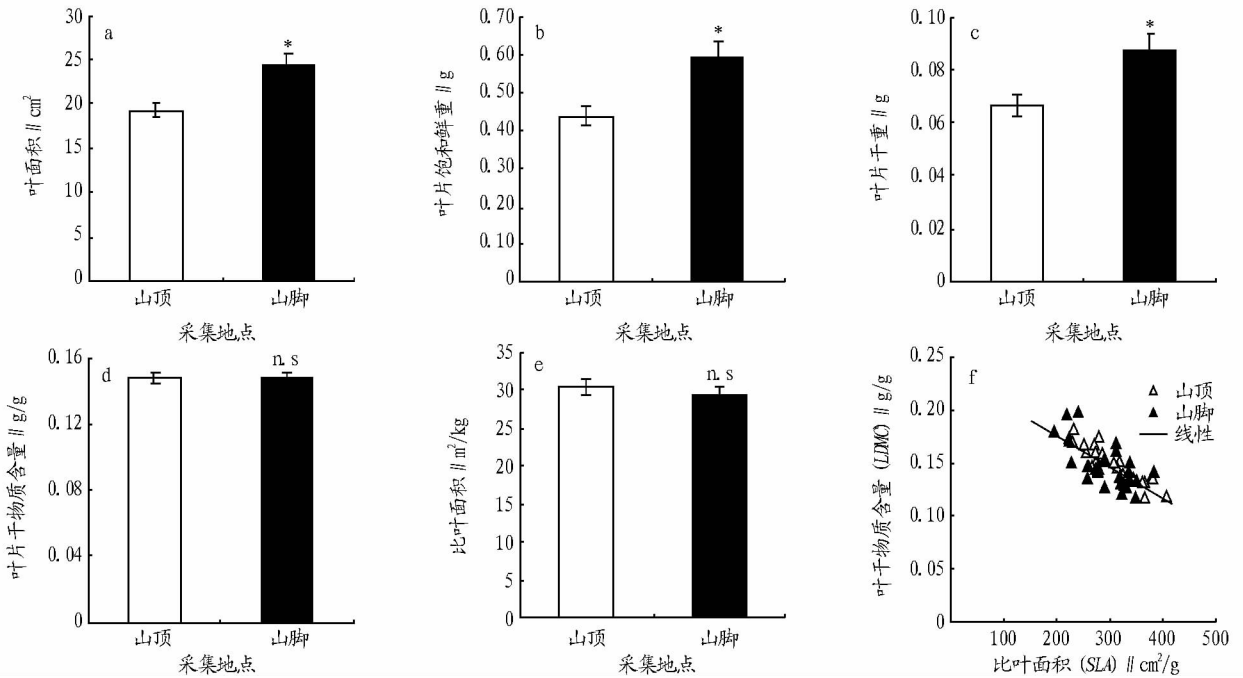
2.1 紫茎泽兰生长参数 山顶的平均株高为 83.33 cm,山脚为 91.74 cm,2 个种群之间差异显著($P < 0.05$) (图 1b),但紫茎泽兰 2 个种群的茎粗之间无显著差异($P > 0.05$) (图 1a)。山顶紫茎泽兰的叶面积、叶片饱和鲜重、叶片干重均显著($P < 0.05$) 低于山脚的紫茎泽兰(图 2a,b,c)。植株的高度和一些叶片形状组合反映了植物的生存对策和空间地上资源的竞争能力,较大的植物体意味着具有较多的资源总量。分析得出,山顶紫茎泽兰的营养生长减弱,竞争地上资源的能力减小,植物总资源降低。比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)在山顶和山脚的紫茎泽兰之间均无显著差异($P > 0.05$) (图 2d,e),但两者在山顶和山脚均呈显著负相关关系($P < 0.05$),这与李玉霖等^[18]的研究结果一致。随 LDMC 的增加,叶片含水率降低,叶片组织密度增加,从而导致 SLA 降低,方程 $y = -0.000 3x + 0.234 5 (r^2 = 0.56, P = 0.00)$ 较好地描述了 SLA 随 LDMC 的变化规律(图 2f)。SLA 和 LDMC 均能反映植物获取光照资源的能力,推测山顶和山脚间获取光照资源的能力相同。

2.2 紫茎泽兰叶片碳水化合物和蛋白质的含量 虽然紫茎泽兰叶片中蛋白质含量在山顶和山脚间不存在显著差异($P > 0.05$) (图 3b),但碳含量和碳氮比在山顶和山脚的植株



注:a. 株高;b. 茎粗。

图1 山顶和山脚间紫茎泽兰株高和茎粗的比较

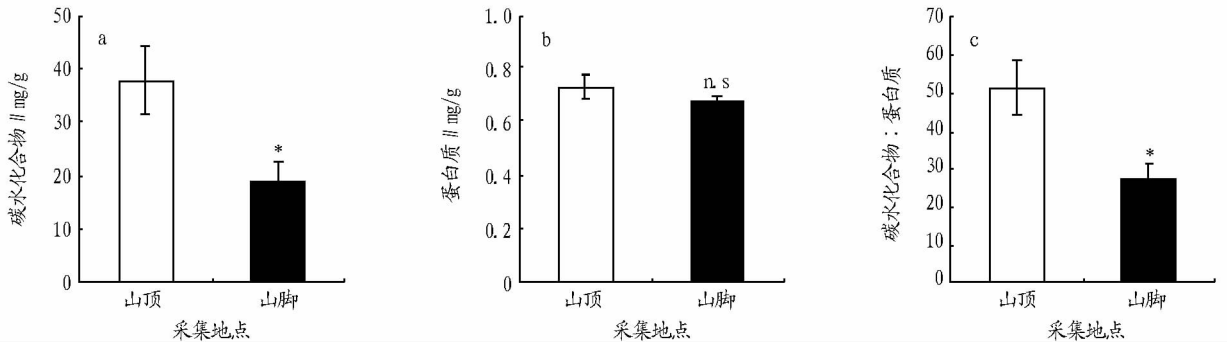


注:a. 叶面积;b. 叶片饱和鲜重;c. 叶片干重;d. 叶干物质含量;e. 比叶面积;f. 叶干物质含量和比叶面积的关系。

图2 山顶和山脚间紫茎泽兰比叶面积和叶干物质含量的比较

间差异显著($P < 0.05$) (图 3a, c)。山顶植株的平均碳氮比为 20.49, 而山脚植株的平均碳氮比仅为 9.15。叶片碳氮比作为植物生长指标之一, 能反映植物碳氮代谢的相对强弱,

对诊断和调节植物生长与产量形成具有重要作用^[22]。碳氮比高时, 植物生殖生长旺盛, 植株矮小, 叶面积减小。分析可知, 山顶紫茎泽兰用于有性繁殖的资源增加。



注:a. 碳含量;b. 蛋白质含量;c. 碳:蛋白质。

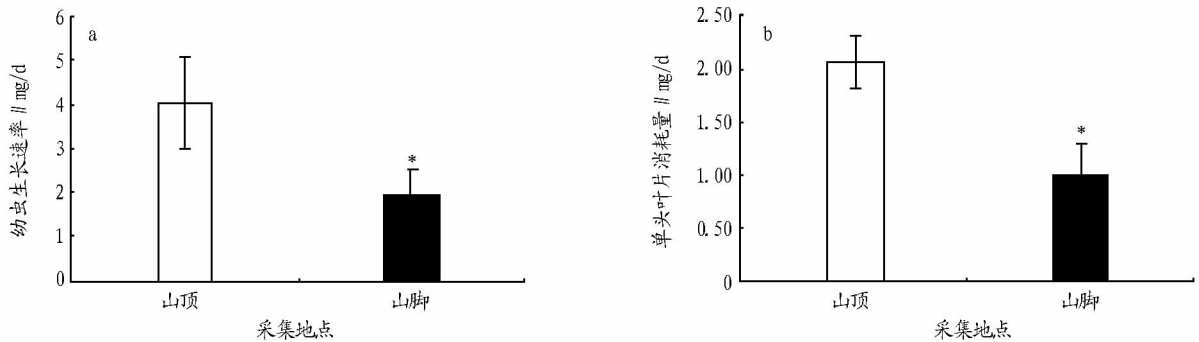
图3 山顶和山脚间紫茎泽兰叶片碳和蛋白质含量以及碳氮比的比较

2.3 紫茎泽兰叶片对斜纹夜蛾 3 龄幼虫生长发育的影响
用山顶紫茎泽兰叶片饲养的斜纹夜蛾其每头幼虫每天

平均增重 4.04 mg, 比用山脚紫茎泽兰饲养的斜纹夜蛾平均增重 2.00 mg 左右, 2 个种群间差异显著 ($P < 0.05$) (图 4a)。

就每头幼虫每天消耗的叶片总量来说,山顶叶片消耗量显著大于山脚叶片($P < 0.05$),平均每头斜纹夜蛾每天多消耗 1.06 mg(图 4b)。叶片消耗量增多和幼虫重量增加表明山顶

植株用于防御的资源减少,为了提高种群繁殖力,把更多的资源用于有性繁殖。



注:a. 幼虫生长速率;b. 单头叶片消耗量。

图 4 山顶和山脚间紫茎泽兰叶片对斜纹夜蛾幼虫生长速率和幼虫取食量的影响

3 结论与讨论

该试验结果表明,与山脚相比,山顶紫茎泽兰的营养生长减弱,竞争地上资源的能力减小,可利用的总资源降低,山顶紫茎泽兰为了提高种群繁殖力,用于营养生长和防御的资源相对减少,而用于繁殖的资源相对增加,表现出明显的遗传分化,该种遗传分化可能是环境选择导致的快速进化的结果,也可能是环境对已有基因型选择的结果。植物获取光照资源的能力在山顶和山脚间不存在显著差异,表明该参数在 2 种群之间未发生明显的遗传分化。

一般认为,植物生长的基本活动就是从环境中获取资源、利用资源,并对资源进行配置。在资源分配理论中,权衡关系普遍存在,植物的有限资源总是在生长、繁殖和防御过程中权衡^[23-24]。对于多年生草本植物,随着海拔增加,植株个体减小,生长期缩短,可利用资源减少,植物为提高生存力尽可能分配更多的物质到繁殖器官以完成生活史^[11]。某些与植物大小相关的功能性状的组合可决定一个植物种的生活史对策和竞争能力。叶片干重反映植物对养分元素的保有能力,还与植物的光合作用有关^[25];叶片面积的大小对叶的能量和水分的平衡具有重要意义^[26];植株的高度反映了植物的生存对策和空间地上资源的竞争能力;*SLA* 和 *LDMC* 则反映了植物获取光照资源的能力。在多年生植物中,*SLA* 和 *LDMC* 之间呈显著负相关关系^[18,27-28]。*SLA* 与植物幼苗的相对生长速率和净光合速率成正比,而与植物叶片的寿命成反比^[29-31]; *LDMC* 反映了叶片在自然状态下的含水量,随 *LDMC* 的增加,叶片含水率降低,叶片组织密度增加,从而导致 *SLA* 降低^[32]。作为植物体内主要营养元素之一的氮素也能反映植物获取光照资源的能力,由于氮素大部分都集中于叶绿体中,主要用于构成光合器官的组成部分,因此,氮素是决定光合作用过程中光合物质代谢和植物生长的关键性因子^[33-34]。在该试验中,紫茎泽兰的 *SLA*、*LDMC* 和叶片氮含量在山顶和山脚的差异均不显著,但 *SLA* 和 *LDMC* 之间存在明显的负相关关系,由此得出紫茎泽兰在山顶和山脚获取光照资源的能力相同。但植株高度、叶面积、叶片干重山顶均显著小于山脚,表明这些参数发生了遗传分化,同时可得山

顶紫茎泽兰种群营养生长减弱,竞争力下降,可利用的总资源减少。

由于紫茎泽兰在武汉不能正常开花结果,因此,该研究用叶片碳氮比来预测植物对繁殖器官的资源分配情况。叶片碳氮比作为植物生长指标之一,能反映植物碳氮代谢的相对强弱,对诊断和调节植物生长与产量形成具有重要作用^[22],樊朝霞等指出植物碳氮比低时,会导致植物营养生长过旺,叶面积大,植株徒长,结实率低^[35]。该研究表明,山顶紫茎泽兰的株高、叶面积均显著小于山脚紫茎泽兰,而叶片碳水化合物和蛋白质的比值山顶显著大于山脚,由于植物叶片中碳水化合物含有大量碳,蛋白质含有大量氮^[21],可得叶片碳氮比山顶显著大于山脚,即山顶用于种子繁殖的资源相对增加。Weiner 等^[36]提出,植物繁殖分配与个体大小呈线性关系模型,即个体大小与繁殖分配是一种简单的线性负相关。试验结果与 Weiner 等^[36]的研究结论一致,即紫茎泽兰用于有性繁殖的相对资源随个体减少而增大。由此表明,山顶和山脚 2 种群间发生了明显的遗传分化,山脚紫茎泽兰将更多的资源用于增加自身的有机体,而山顶紫茎泽兰为了防御寒冷气候的胁迫,将更多的资源用于自身的种子繁殖以增加种群延续几率。

对于植物对昆虫防御的资源分配情况,该研究选用斜纹夜蛾作为试验对象,虽然采样时发现了泽兰实蝇(*Procecidochares utilis*)和斜纹夜蛾,但泽兰实蝇室内饲养情况较差,所以选择斜纹夜蛾作为试验对象。有研究发现紫茎泽兰的粗提物对斜纹夜蛾有明显的拒食作用^[37],所以用紫茎泽兰叶片饲养斜纹夜蛾 3 龄幼虫,发现山顶叶片消耗量显著大于山脚叶片,得到紫茎泽兰用于防御的资源随海拔增加而减少,表现出明显的遗传分化。一般认为,防御天敌是有成本的,资源在防御和生长繁殖间的分配具有权衡关系^[38-39],由此推测山顶紫茎泽兰把用于防御的资源也投入到了种子繁殖。

综上所述,山顶和山脚的紫茎泽兰通过调节资源分配模式都达到了繁殖最大化,表现出明显的遗传分化,笔者认为这是紫茎泽兰快速占有不同海拔地区的重要原因之一。目前国内有研究将紫茎泽兰作为一种资源加以利用,以紫茎泽

兰为原料加工制成多功能生物有机肥、生物农药、草粉及草颗粒饲料,有效控制了紫茎泽兰的蔓延,但由于山路陡峭,当地农民仅限于收割山脚和路边的紫茎泽兰。该研究发现,紫茎泽兰山顶种群的营养生长虽不如山脚种群旺盛,但山顶种群可通过调节资源分配模式达到繁殖的最大化,所以笔者认为需要研究适宜的措施防控山顶的紫茎泽兰。

参考文献

- [1] WANG R, WANG Y Z. Invasion dynamics and potential spread of the invasive alien plant species *Ageratina adenophora* (Asteraceae) in China[J]. Diversity Distribution, 2006, 12:397-408.
- [2] 桂富荣, 郭建英, 万方浩. 我国不同地理梯度下紫茎泽兰种群遗传多样性的变化[J]. 华北农学报, 2006, 21(5):72-78.
- [3] 李雪瑶, 应浩. 紫茎泽兰的危害、防除及综合利用[J]. 生物质化学工程, 2009, 43(1):57-60.
- [4] 桂富荣, 蒋智林, 王瑞, 等. 外来入侵杂草紫茎泽兰的分布与区域减灾策略[J]. 广东农业科学, 2012(13):93-95.
- [5] BISCHOFF A, CREMIEUX L, SMILAUEROVA M, et al. Detecting local adaptation in widespread grassland species: the importance of scale and local plant community[J]. Journal of Ecology, 2006, 94:1130-1142.
- [6] 邓自发, 谢晓玲, 王启基, 等. 高寒草甸藏嵩草种群繁殖对策的研究[J]. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4):332.
- [7] DE WREEDE R E, KLINGER T. Reproductive strategies in algae. Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies[M]. Oxford: Oxford University Press, 1988:268-284.
- [8] KLIMES L, KLIMESOVA J, HENDRIKS R, et al. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function[C]//DE KROON H, VAN GROENENDAE J. The ecology and evolution of clonal plants. The Netherlands: SPB Academic Publishing, 1997:1-29.
- [9] ZHANG Y F, ZHANG D Y. Asexual and sexual reproductive strategies in clonal plants[J]. Frontiers of Biology in China, 2007, 2:256-262.
- [10] FABBRO T, KORNER C. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation[J]. Flora, 2004, 199:70-81.
- [11] 张林静, 石云霞, 潘晓玲. 草本植物繁殖分配与海拔高度的相关分析[J]. 西北大学学报:自然科学版, 2007, 37(1):77-80.
- [12] 马维玲, 石培礼, 李文华, 等. 青藏高原高寒草甸植株性状和生物量分配的海拔梯度变异[J]. 中国科学:生命科学, 2010, 40(6):533-543.
- [13] 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.
- [14] YU X J, MA K P. Variation in reproductive characteristics of *Eupatorium adenophorum* populations in different habitats[J]. Weed Research, 2006, 46:319-326.
- [15] 苏智先, 钟章成. 植物生殖生态学进展[J]. 生态学杂志, 1998, 17(1):39-46.
- [16] 冯丽, 张景光, 张志山, 等. 沙坡头人工固沙区油蒿繁殖分配的研究[J]. 中国沙漠, 2008(3):473-477.
- [17] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content[J]. Functional Ecology, 2001, 15:688-695.
- [18] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报, 2005, 25(2):304-311.
- [19] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding[J]. Analytical Biochemistry, 1976, 72:248-254.
- [20] TURULA V E JR, GORE T, SINGH S, et al. Automation of the anthrone assay for carbohydrate concentration determinations[J]. Analytical Chemistry, 2010, 82(5):1786-1792.
- [21] HUANG W, EVAN S. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant[J]. Journal of Ecology, 2010, 98:1157-1167.
- [22] ZHENG Z L. Carbon and nitrogen nutrient balance signaling in plants[J]. Plant Signal Behavior, 2009, 4(7):584-591.
- [23] LIND E M, BORER E, SEABLOOM E, et al. Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm[J]. Ecology Letters, 2013, 16:513-521.
- [24] MORENO J E, TAO Y, CHORY J, et al. Ecological modulation of plant defense via phytochrome control of jasmonate sensitivity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 2009, 106(12):4935-4940.
- [25] 祁建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶属性的比较[J]. 生态学报, 2008, 28(1):122-128.
- [26] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GAMIER E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51:335-380.
- [27] SHIPLEY B, THI-TAM VU. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts[J]. New Phytologist, 2002, 153:359-364.
- [28] WESTOBY M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme[J]. Plant and Soil, 1998, 199:213-227.
- [29] LAMBERS H, POORTER H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences[J]. Advances in Ecological Research, 1992, 23:188-242.
- [30] GRIME J P, THOMPSON K, HUNT R, et al. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants[J]. Oikos, 1997, 79:259-281.
- [31] WILSON P, T HOMPSON K, HODGSON J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. New Phytologist, 1999, 143:155-162.
- [32] 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(1):40-44.
- [33] 郑淑霞, 上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、LMA的关系[J]. 生态学报, 2007, 27(1):171-181.
- [34] TAKASHIMA T, HIKOSAKE K, HIROSE T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. Plant Cell & Environment, 2004, 27:1047-1054.
- [35] 樊朝霞, 乔亚莉. 辣椒落花落果原因及防治措施[J]. 农业科学, 2008(8):33.
- [36] WEINER J, ROSENMEIER L, MASSONI E S, et al. Is reproductive allocation in *Senecio vulgaris* plastic[J]. Botany, 2009, 87(5):475-481.
- [37] 孙黎玮, 元东明, 谭晓. 紫茎泽兰粗提物对斜纹夜蛾拒食活性初探[J]. 安徽师范学院学报, 2012(2):25-28.
- [38] RIDENOUR W M, VIVANCO J M, FENG Y L, et al. No evidence for trade-offs: *Centaurea* plants from America are better competitors and defenders[J]. Ecological Monographs, 2008, 78:369-386.
- [39] 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 USA, 2009, 106:1853-1856.

本刊提示 文稿题名下写清作者及其工作单位名称、邮政编码;第一页地脚注明第一作者简介,格式如下:“作者简介:姓名(出生年-),性别,籍贯,学历,职称或职务,研究方向”。提供详细通讯地址、联系电话。