

BOK: "P&EQAFM\*3R6! P"JPAPAPEJE

高芳磊, 郭素民, 闫明, 李钧敏, 于飞海. 不同生境下空心莲子草响应模拟昆虫采食的生长和化学防御策略. 生态学报, 2017, 37(9): 511-520.  
C-) H Y, CT) > 4, D-. 4, Y, ' 4, DT H 6&]SS' (R)S R, 3T"-P, R' (" !' ?W,a)?V). "!' +?)%!" -P (!' 3, (-' P'S', R')S <3+(! \* +1(!\* E1,3-#(!-, /(& , P, SS'?' " !-W, "-R&<(- ]O)+, (- >., (- ; 2/7 57(9) : : 511 [ : 50 : &

# 不同生境下空心莲子草响应模拟昆虫采食的生长和化学防御策略

高芳磊<sup>1</sup>, 郭素民<sup>1,5</sup>, 闫明<sup>5</sup>, 李钧敏<sup>1</sup>, 于飞海<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100081

<sup>2</sup> 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室, 台州学院, 台州 318000

<sup>5</sup> 山西师范大学生命科学学院, 临汾 041000

摘要: 外来植物往往可以入侵多种生境并受到多种昆虫的采食, 而不同生境条件将可能会影响这些入侵植物对昆虫采食的防御策略。以入侵我国的克隆植物空心莲子草为研究对象, 分别选择生长在水生生境、水陆两栖生境和陆生生境中的无性个体(分株)通过去叶处理模拟昆虫采食, 分析不同生境下空心莲子草对模拟昆虫采食处理的生长及化学防御响应的差异。模拟昆虫采食处理显著抑制了陆生生境、水陆两栖生境以及水生环境下空心莲子草的根、茎、叶和总生物量, 但对 5 种生境下空心莲子草的生物量分配(根冠比、根生物量分配、茎生物量分配和叶生物量分配)均无显著影响。陆生生境下空心莲子草根、茎和总生物量显著高于水陆两栖生境和水生环境, 根冠比显著低于水陆两栖生境和水生环境。模拟昆虫采食处理显著降低了空心莲子草的木质素含量, 而对单宁和总酚含量影响不显著。生境对木质素含量无显著影响, 但陆生生境下空心莲子草单宁含量显著高于水陆两栖生境和水生环境, 且总酚含量显著高于水陆两栖生境, 表明陆生生境中空心莲子草具有更强的防御能力。空心莲子草木质素含量与总生物量无显著相关性, 但在模拟采食情况下, 其总酚含量与总生物量呈显著负相关, 而无论模拟昆虫采食处理存在与否, 空心莲子草单宁含量与总生物量均呈显著正相关。因此, 空心莲子草存在昆虫介导的生长和化学防御之间的权衡, 在昆虫采食的情况下可通过减少生长来增加对化学防御物质的投入, 但生境对空心莲子草这种生长防御权衡的影响十分有限。

关键词: 空心莲子草; 化学防御; 去叶; 生长防御权衡; 木质素; 酚类; 单宁

收稿日期: 2017-03-25; 接受日期: 2017-05-02; 责任编辑: 李博  
基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0500100); 国家自然科学基金项目(51573001); 浙江省自然科学基金项目(DR160001)

Corresponding author: Y. F. Hai, E-mail: haifei@cau.edu.cn

© 2017 The Authors. Journal compilation © 2017 Chinese Ecological Society

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

DOI: 10.1360/17200100

空心莲子草(Alternanthera versicolor)是一种入侵性强的克隆植物, 广泛分布于我国南方地区。本研究以空心莲子草为研究对象, 分别选择生长在水生生境、水陆两栖生境和陆生生境中的无性个体(分株)通过去叶处理模拟昆虫采食, 分析不同生境下空心莲子草对模拟昆虫采食处理的生长及化学防御响应的差异。模拟昆虫采食处理显著抑制了陆生生境、水陆两栖生境以及水生环境下空心莲子草的根、茎、叶和总生物量, 但对 5 种生境下空心莲子草的生物量分配(根冠比、根生物量分配、茎生物量分配和叶生物量分配)均无显著影响。陆生生境下空心莲子草根、茎和总生物量显著高于水陆两栖生境和水生环境, 根冠比显著低于水陆两栖生境和水生环境。模拟昆虫采食处理显著降低了空心莲子草的木质素含量, 而对单宁和总酚含量影响不显著。生境对木质素含量无显著影响, 但陆生生境下空心莲子草单宁含量显著高于水陆两栖生境和水生环境, 且总酚含量显著高于水陆两栖生境, 表明陆生生境中空心莲子草具有更强的防御能力。空心莲子草木质素含量与总生物量无显著相关性, 但在模拟采食情况下, 其总酚含量与总生物量呈显著负相关, 而无论模拟昆虫采食处理存在与否, 空心莲子草单宁含量与总生物量均呈显著正相关。因此, 空心莲子草存在昆虫介导的生长和化学防御之间的权衡, 在昆虫采食的情况下可通过减少生长来增加对化学防御物质的投入, 但生境对空心莲子草这种生长防御权衡的影响十分有限。

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0500100); 国家自然科学基金项目(51573001); 浙江省自然科学基金项目(DR160001)

收稿日期: 2017-03-25; 网络出版日期: 2017-05-02

通讯作者: 于飞海, E-mail: haifei@cau.edu.cn

(331: MMNNN&-+, 0, %\$/&+4

W,)3-RR -. P ") - \* W,)3-RR )S <% E1,3-#(!-,/( & ,WT" !-P .) R,+ ,S,(-. 'SS' (" . ?))" \$R!))" ?-," , ?))" 3-RR ?-," , R" 3 3-RR ?-," ) - . P \* -S 3-RR ?-," ) & @)" W,)3-RR , R" 3 W,)3-RR , \* -S W,)3-RR -. P ") - \* W,)3-RR )S <% E1,3-#(!-,/( & %' ?' !,+! ' ? , . " ??' R" ? , \* ' . a, ?) . 3' . R " !- . , . R' 3, [-^T- , ( - . P -^T- , ( ' . a, ?) . 3' . R , WT" ?))" \$R!))" ?-," ) R , . " ??' R" ? , \* !-W, "-R %' ?' R,+ , S, (-. " \* V \* ) %' ? " !- . , . R' 3, [-^T- , ( - . P -^T- , ( !-W, "-R & > , 3T\* - " P \* -S !' ?W, a) ?V R,+ , S, (-. " \* V P' (? -R' P \* , + . . ) . " . " )S <% E1,3-#(!-,/( & , WT" !-P .) R,+ , S, (-. 'SS' (" . " !' ( ) . " . " R )S " - . . . R - . P # ! ' . ) \* R & 6-W, "- " V # ' R !-P .) R,+ , S, (-. 'SS' (" . \* , + . . ) . " . " )S <% E1,3-#(!-,/( & , WT" " - . . . ) . " . " % -R R,+ , S, (-. " \* V !,+! ' ? , . " ??' R" ? , \* !-W, "-R " !- . . R' 3, [-^T- , ( -^T- , ( - . P -^T- , ( !-W, "-R , - . P # ! ' . ) \* ( ) . " . " % -R - \* R ) R,+ , S, (-. " \* V !,+! ' ? , . " ??' R" ? , \* !-W, "-R " !- . . R' 3, [-^T- , ( !-W, "-R & N ! ' R' ?' RT \* R RT + + " R " !- " !' ( !' 3, (- \* P' S' . R' )S <% E1,3-#(!-,/( & " , . R' ( " !' ?W, a) ?V 3-V W' !,+! ' ? , . " ??' R" ? , \* !-W, "-R " !- . . -^T- , ( - . P R' 3, [-^T- , ( !-W, "-R & N) - \* W,)3-RR )S <% E1,3-#(!-,/( & % -R R,+ , S, (-. " \* V . ' + - , a' \* V ( ) ??' \* - " P % , ! # ! ' . ) \* ( ) . " . " T . P' ? R, 3T\* - " P \* -S !' ?W, a) ?V , - . P % -R R,+ , S, (-. " \* V #) R , a' \* V ( ) ??' \* - " P % , ! " - . . . ) . " . " T . P' ? W) " ! ( ) . " ? ) \* - . P R, 3T\* - " P \* -S !' ?W, a) ?V " ? - " 3' . R & 6) %' a' ? , " ) - \* W,)3-RR % -R . ) ( ) ??' \* - " P % , ! \* , + . . ) . " . " & N ! ' R' ?' RT \* R , . P, (- " " !- " , . R' ( " !' ?W, a) ?V (- . " ? , + + ? - " ? - P' DSS W' % " ' . + ?) % ! - . P ( !' 3, (- \* P' S' . R' , . <% E1,3-#(!-,/( & , & ' & , !' ?W, a) ?V ?' RT \* R , . , a' R' , + , . ( !' 3, (- \* P' S' . R' - " " !' ( ) R" )S ?' PT ( P + ?) % ! , - . P !-W, "- ( ) . P , ) . R !-a' \* , " \* " 'SS' (" . ) . RT ( ! - " ? - P' DSS &

V-) W, 25\*: - \* , + - ) ? % ' P ; ( !' 3, (- \* P' S' . R' ; P' S) \* , - , . ; + ?) % ! [ P' S' . R' " ? - P' DSS ; \* , + . . ; # ! ' . ) \* ; " - . . .

植物和昆虫是生态系统的重要组成部分<sup>[1]</sup>, 深刻地影响生态系统的结构和功能<sup>[5][1]</sup>。昆虫采食能够调节植物群落的结构、组成和功能<sup>[6]</sup>, 而植物在受到昆虫采食后可通过改变自身的形态、结构及生理生化反应进行一系列的防御<sup>[8][7]</sup>。植物与昆虫的互作关系及其演化反映了许多重要的生态和进化生物学问题, 其中的规律对生物多样性保护<sup>[1]</sup>、入侵植物防控<sup>[2]</sup>、害虫有效控制<sup>[7]</sup>及农林牧业的可持续发展有重要的参考价值<sup>[1]</sup>。

随着全球经济的发展、人类活动的增加和对环境干扰的加剧, 外来生物入侵已经成为一个全球性的问题<sup>[1]</sup>。植物入侵严重影响入侵地的生物多样性及环境、经济和人类健康<sup>[5][1]</sup>。外来植物进入入侵地后, 虽然可能逃离了原产地专性天敌的控制, 但是仍需要面对入侵地广食性天敌的采食<sup>[10][8]</sup>。一般而言, 植物响应昆虫取食主要有两种策略: ( / ) 耐受性策略( 生长策略), 即植物在被昆虫取食伤害后, 为了维持自身的适合度而进行补偿性生长<sup>[9][1]</sup>; ( : ) 抗性策略( 防御策略), 即植物在被昆虫取食伤害后, 通过改变形态和结构的物理防御和\$或产生有毒物质的化学防御等来降低昆虫对它的取食偏好, 甚至在昆虫采食后导致其发育延缓和降低, 从而影响昆虫的种群数量<sup>[2][1]</sup>。许多研究表明, 植物的生长和防御之间常存在着权衡, 即植物增加对昆虫采食防御的投入会降低其生长速率<sup>[10][10]</sup>。

植物所处的环境是异质性的, 同一种植物的不同种群往往生长在不同的生境中<sup>[8][8][9]</sup>。例如, 在我国造成严重危害的外来克隆植物\$\$\$空心莲子草( <3+(!. \* . +1(!\* E1,3-#(!-,/( & ( 4-?"&) C?R' W&) 既可以在水生生境中快速生长, 也可以在陆生生境和水陆两栖生境健康生长<sup>[17][1]</sup>。马瑞燕等<sup>[52]</sup>研究发现引入中国的原产地专性天敌对水生生境的空心莲子草种群有显著的抑制作用, 但对陆生生境空心莲子草种群影响却不显著。由于不同生境下的植物种群面临的昆虫采食压力可能不同, 那么植物对昆虫采食的生长防御权衡关系可能会不同。例如 d)T 等<sup>[51]</sup>研究了乌桕原产地和入侵地种群生长和防御的关系, 发现存在显著的权衡关系, 即乌桕原产地种群具有较高的防御能力和较低的生长速率, 而入侵地种群具有较低的防御能力和较高的生长速率。耿旭等<sup>[5]</sup>通过同质园种植实验研究了空心莲子草原产地( 阿根廷) 种群和入侵地( 美国) 种群生长和防御变化, 发现入侵地种群生物量和三萜皂苷含量均显著增加, 说明生长和防御不存在权衡关系。然而, 到目前为止, 国内外有关生境, 尤其是同一入侵地的不同生境对入侵植物生长防御权衡关系影响的研究仍相对较少。

本研究以入侵我国的外来克隆植物\$\$\$空心莲子草为研究对象, 分别选择生长在水生生境、水陆两栖生境和陆生生境中的无性个体( 分株), 通过去叶处理模拟昆虫采食, 分析不同生境下空心莲子草对模拟昆虫采食处理的生长及化学防御响应的差异。本文拟回答以下科学问题: /) 不同生境下模拟昆虫采食对空心莲子

!"#: \$%&'()\*+,-&().

草生长的影响是否存在差异? :) 不同生境下模拟昆虫采食对空心莲子草化学防御物质含量的影响是否存在差异? 5) 生境是否影响昆虫采食介导的空心莲子草生长 [化学防御权衡关系?

" 材料与方法

"&" 研究物种

空心莲子草又名喜旱莲子草,是多年生草本植物,茎基部匍匐,上部伸展,中空,节部常有不定根,叶对生,原产于南美洲,现在广泛的分布于美国、澳大利亚、中国等国家<sup>[55][51]</sup>。空心莲子草在:2世纪52年代最早作为饲料引入中国,72年代以后大面积扩散蔓延。目前,黄河流域以南地区已广泛分布<sup>[50]</sup>。空心莲子草被我国环保局列为最具危害性的/8种杂草之一<sup>[58]</sup>。在我国空心莲子草很少产生种子,主要通过无性繁殖进行扩散<sup>[59]</sup>,其可以生长在水生环境、陆生环境和水陆过渡区(水陆两栖)环境,比如:灌溉沟渠、河岸和稻田等<sup>[1:1]</sup>。空心莲子草在入侵地受到全寄生植物南方菟丝子寄生时会改变自身的生长防御策略,减少营养生长而将更多的资源投向克隆繁殖,同时增强防御投入,以有利于后代的生存与繁衍<sup>[1:5]</sup>。

"&! 温室控制实验

实验材料于:2/5年0月初采集自浙江省临海市郊外水沟(水生生境)"农田里(陆生生境)和河道消落带(水陆两栖生境),每个生境分别采集:2株个体,个体间间距在53以上。土壤基质是由泥炭土、干净的河沙以及蛭石按照8q5q/的比例均匀混合而成。我们将土壤基质装入体积为/223Y的容器中,然后在每个容器内添加2&27+的缓释肥(>()""R UR3)()", A qB qO J:2q:2q:2, N!' >()""R 4,?-(\*' [C?] G)3#-.V, 4-?VRa,\*\*', U6, l ><)!

:2/5年0月/0日,将上述采集的水生、水陆两栖和陆生5种生境下的空心莲子草分别剪取若干粗细长度一致的茎段作为营养繁殖体,扦插于上述装有基质的容器内中;每个容器内种植一个茎段,每一生境共扦插12盆,5种生境共/:2盆。将所有扦插植物个体放置在蓝框内(12(3F52(3F/0(3),并放入步入式人工智能气候室内(宁波江南仪器厂制造,浙江宁波)进行培养。对于采集自水生生境中的植物个体,将其培养于水中。对于采集自陆生环境中的植株,维持其正常浇水。对于采集自水陆两栖生境的个体,在第一天将其置于水中培养,第二天正常浇水,第三天再放入水中,第四天再正常浇水,以此类推,直到实验结束。培养/0P后,开始进行模拟昆虫采食处理。对每个生境的空心莲子草植株,随机选择:2株,去除02\的叶子,而对剩余的:2株个体不进行去叶处理(对照)!以后,每隔/2P对空心莲子草进行人工去叶,总计去叶处理8次。实验持续82P后,对植物进行测量和收获。

"&> 数据收集

实验过程中三株植物发生死亡,因此最终收获了//9株植物。将每株植物分为根、茎和叶,放入纸袋,/20p杀青2&0!后,于92p烘箱烘干至恒重,分别称量每部分的生物量。将烘干后的空心莲子草茎和叶用高速研磨仪磨成粉末混合均匀,过2&:033的筛,用于生理指标的测定。单宁含量的测定参考4)\*'等<sup>[57]</sup>的方法,总酚含量的测定采用H)\*. [E'. ,R法<sup>[5:]</sup>,木质素含量的测定采用浓硫酸法<sup>[12]</sup>。

"&A 数据分析

利用双因素方差分析,分析生境和模拟昆虫采食处理对空心莲子草根、茎、叶、总生物量、根生物量分配、茎生物量分配、叶生物量分配、根冠比、单宁含量、总酚含量和木质素含量的影响。然后,利用NT='V 6>E对同生境下各指标进行多重比较。运用回归分析,分析在模拟采食和不采食情况下空心莲子草总生物量与单宁、总酚以及木质素的关系。所有数据处理均采用B<>e >"-,R", (R:2&2完成。

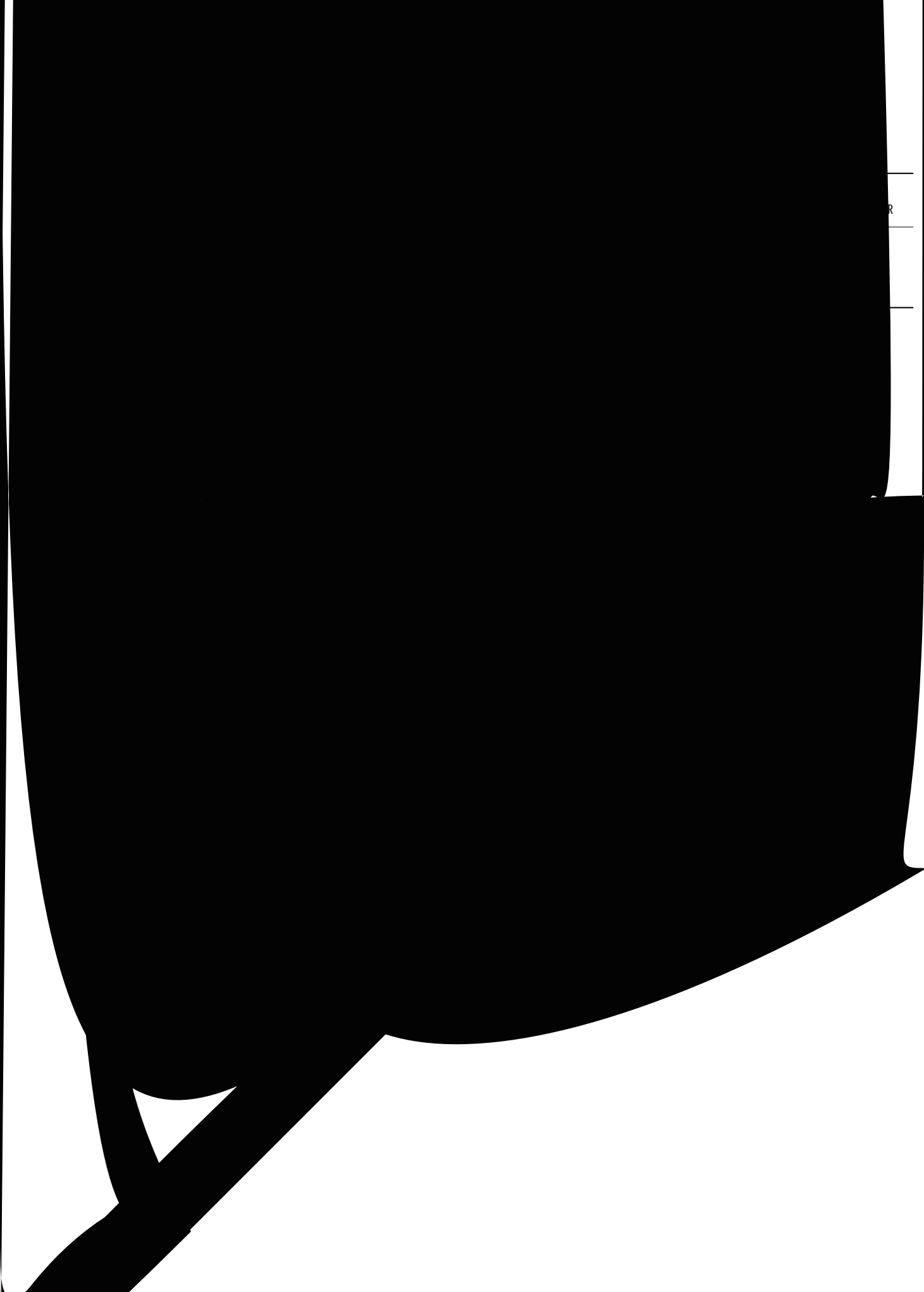
! 结果

!&" 模拟昆虫采食处理和生境对空心莲子草生长的影响

模拟昆虫采食和生境对空心莲子草的根、茎、叶和总生物量有显著影响(表/)!与对照相比,模拟昆虫采

!""#: \$\$%%&&' (\*)+,-&(&.

食处理显著降低了空心莲子草的根、茎、叶和总生物量。空心莲子草根、茎和总生物量在陆生生境下显著高于水陆两栖生境和水生生境,茎生物量在水生环境下显著高于水陆两栖生境,而根生物量、叶生物量和总生物量,



R

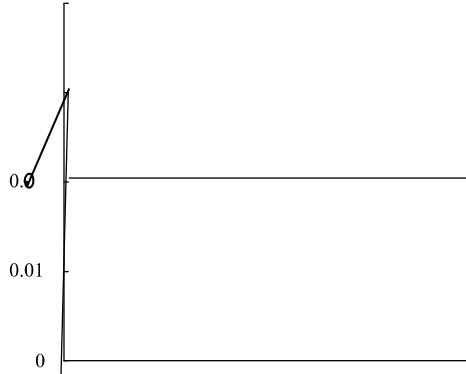
!""#: \$\$%%&' (\*)+,-&(.

表 > 模拟昆虫采食处理和生境对空心莲子单宁、总酚和木质素含量影响的双因素方差分析结果

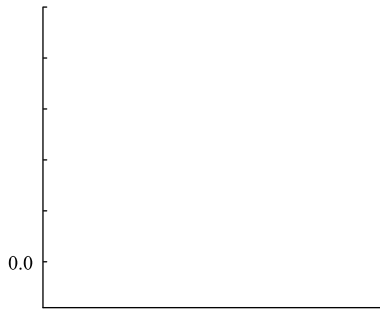
</60- > <N, SN/ > @I O\ @ 2- \*703\* , 8 -88-+3\* , 8 5-8, 05/3\$, 4 /45 (/6\$3/3 , 4 +, 4+-432/3\$, 4 , 8 3/44\$4 , 1(-4, 0 /45 0\$%4\$4 , 8 4&/, -"-. \$/," )\$%\*5/, \*%0/(

变异来源	F	单宁含量	总酚含量	木质素含量
>)T?('	/5	N-... (.'?"-").	N)"-* #!'.' )*(.'?"-").	Y,+... (.'?"-").
去叶 E'S)*,-").	/ ,///	/481 <sup>R</sup>	2415 <sup>R</sup>	;422 <sup>**</sup>
生境 6-W,"-	: ,///	: 7452 <sup>**</sup>	5417 <sup>Z</sup>	247: <sup>R</sup>
去叶F生境 E'S)*,-"). F6-W,"-	: ,///	24// <sup>R</sup>	/429 <sup>R</sup>	: 491 <sup>R</sup>

显著水平: \*\* "L242/; Z "L2420; .R " m 2420



!""#: \$\$\$%%&' (\*)+,-&(<



!""#: \$\$%%&' (\*)+,-&(.

>& 不同生境下空心莲子草生长 防御权衡对模拟昆虫采食处理的响应

植物的生长与防御之间往往存在着权衡<sup>[17]</sup>。在逆境环境下,如受到食草动物和病原体等生物因子的攻击,或是受到寒冷、干旱等非生物因子的胁迫时,可以通过减少对生长的投资,增加次生代谢产物的积累来增强对生物与非生物因子胁迫的防御<sup>[1;102]</sup>。酚类是植物体内促进植物之间的相互交流,增强主动防御的次生代谢产物<sup>[18]</sup>。在对照下,空心莲子草总酚含量与总生物量之间不存在显著者性相关,但在模拟昆虫采食处理条件下,空心莲子草总酚含量与总生物量之间存在显著者性负相关,表明人工去叶条件下,空心莲子草减少生长,增加总酚含量,增强防御能力。这一结果与郭素民等<sup>[5]</sup>发现的空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长[防御权衡策略是相似的:南方菟丝子寄生后,空心莲子草可改变生长防御权衡策略,使总生物量下降,次生代谢产物含量增加,重新将更多的资源投入到防御,减少对生长的投资。另外,空心莲子草总生物量与单宁含量存在显著正相关。耿旭彦<sup>[5]</sup>通过同质园种植的方式研究了空心莲子草入侵地种群和原产地种群防御策略的进化,发现入侵地空心莲子草个体生物量增加,且对泛化天敌的防御投入增加。本研究与该研究结果类似,表明不同物种不同次生代谢物其防御功能可能不同,从而对不同处理的响应也存在不同。进一步的研究需更加准确定量化学防御物质的含量,并且要区分防御性化学物质的种类,以更深入探讨入侵植物的生长防御的权衡策略的普遍性。另外,不同生境下,基于单宁、总酚和木质素的空心莲子草的生长防御权衡虽存在相似的趋势,但生物量与其含量之间的相关性并不存在显著性意义(结果略),这也反映了空心莲子草响应人工去叶的影响受到生境的影响较小。

参考文献(H-8-2-4+\*):

[ / ] 王琛柱, 钦俊德. 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物[铃夜蛾]寄生蜂相互作用. 昆虫知识, :229, 11(5): 5//[5/; &  
 [ : ] ]?%, . < G, duR<sup>n</sup> N, <\*, ' C, <+?-\* <& <W)a' [-?]T.P ! ' ?W,a)?V WV ?' P 3,\*=%' ' P W' ' ' ' R S-(,\*"-R -W)a' [-. P W\*)% [+?]T. P ( ). R# ' (S, ( ., R' (R  
 -. P ?' PT('R S?T, #?)PT(., . ( )33). 3,\*=%' ' Pk ' )T?. -\*)S ] ( )+V, :2/1, /2:( 1) : /257[/219&  
 [ 5 ] B)R' ], B' P?R'. G U#R), . + #'-." ( )33T, "V ?R#). R'R ( ) % -?3, . + %, ! - . P %, ! )T' ! ' ?W,a)?' R& B?)(' P, . + R)S ' ! ' A-), . - \* <(-P' 3V)S >(, (' R  
 )S ' ! ' I ., " P >"-R)S <3'?, (-, : 227, /20( 51) : /: 505[/: 507&  
 [ 1 ] ')! . R). > A, 4, "( ! ' \* G, 4(A, ( ) \* ' e , N!) 3#R). ' , O-?' V < ' E)%. R'-, ?R P?, a' ?R?)!" ! ' ?W,a)?' R R! -# ' ( )33T, ., /R)S -W)a' [-?]T. P ! ' ?W,a)?' R  
 -. P . -T?-' ' 3; /R a, - ( ! - . + ' R ., #'-." T?,' . Rk ' )T?. -\*)S <. , 3-\* ] ( )+V, :2/5, 7:( 0) : /2: /[/252&  
 [ 0 ] 李倬锴, 王煜, 金涛, 何俊, 王磊, 董慧琴, 蔡星星, 潘晓云. 入侵地喜旱莲子草的昆虫群落特征与天敌种类. 陕西林业科技, :227, ( 1) : 8[/2&  
 [ 8 ] 张泽彬, 马青, 黄金才, 梁育兴. 昆虫与植物协同进化的研究进展. 湖南林业科技, :2/2, 59( 0) : 82[8: , 88[88&  
 [ 9 ] e-. + 4 C, X, ' ?' < , f-. P? BT"" . e 6, X' ' 3' ? N 4 k > ^T". , " ' SS' (R)S ?)!" - P. S), -? ! ' ?W,a)?V . ) -W)a' +?)T. P - P. W\*)% +?)T. P . PT(' P  
 #'-." P' S' . R' ?' R#). R' R - P ., R' ( " #?S) ?3- . ( ' & U' ( )+ , - , :2/1, /90( /) : /79[/; 7&  
 [ 7 ] 6T-. + e , > / 3- . . ] , g-) Y, D-. + g H, E, . + ' h k > # ' ( ' R R# ' (S, ( P' S' . ( ' ?' R#). R' R S-(,\*"-R ( ). R# ' (S, (R - P ., !, W, " ! ' " ?)R# ' (S, (R ., -W)a' [ W'  
 W')% +?)T. P ! ' ?W,a)?' , " ?-(,). Rk A-T? ' G) 33T, .(-), R ., :2/1, 0: 170/&  
 [ ; ] d!). + d e , e-. + E Y, d! T 6 , e-. + Y, H' . + G , e-. + d A k B)R', a' , " ?-(,). R W' " % ' . \* -?+ ' ! ' ?W,a)?' R - P +? -RR!) # # ?R , - . P " ! ' ?  
 ( ). R' ^T'. ( ' R)S ?+ -RR- . P #'-." P, a' ?R, " V k ] ( )+V, :2/1, : 0( 1) : /200[/281&  
 [ /2 ] N,) @, P' \* - N)??' [4-V)?+ H k ] SS' (R)S -. -# !, P #' R). . . . a-R, a' #'-." ., " ! ' B' ?Ta, -. < . P' Rk B'-." ] ( )+V, :2/8, : /9( 9) : 7/9[7: 5&  
 [ / / ] 4-! T? f , e-+ ' . -? @ , G-, RR-?P ' G , @' PPV < > , f' ' Y ] 4, G)?" R? ) < 4 , a-. E-3 A 4 k < . ) a' \* , . P, ?' ( " P' S' . ( ' ., X? -RR, -( ' -': > ?T( T?'  
 -. P ST. ( . ) S ' i ?-S) ?- . ' ( "-?; /R ., G! \* & & 2\* I 7. 2( \* & B'-." , G' \* \* t ] . a?), . 3' . , . :2/5, 58( 5) : 0: 7[01/ &  
 [ / : ] C-\*, ' . Y, < "" ? 3- "" H , e, / 3' ?R 4 , > ( ! % , + ' ? U , d, 33' ?3- . . A ] & M. a-R, a' #'-." R " ! ?' -" . " ! ' \* -R" 3) W, \* W' "" ?S, ' R ., > %, \_ ' ?- . P k E, a' ?R, " V  
 -. P E, R? , WT' ). R , :2/9, : 5( : ) : /70[/; 0&  
 [ /5 ] 冯玉龙, 廖志勇, 张茹, 郑玉龙, 李扬苹, 类延宝. 外来入侵植物对环境梯度和天敌逃逸的适应进化. 生物多样性, :22; , /9( 1) : 512[50: &  
 [ /1 ] DT 6 , DT H 6 , 4, -) > Y, E). + 4 k 6) \* # -? -R, ( O7&27+\* 2\*) E(& !, & RT##? ' RR' R ., a-R, a' H, 0\* , \* ) . 2! \* . +1\* -. P ( ). " ?WT" R " ) . - , a' ( ) 33T, " V  
 ?' ( a' ?W k X. ) +, (-\* G). R' ?a-). ., :227, /1/( /2) : : 805[ : 88/&  
 [ /0 ] e-. + D , 6T-. + e , > / 3- . . ] , d) T ' e , e! ' ' \* ? C > , G-??, \* ) ' , E, . + ' h k Y) % ? ?' R, R'- . ( ' - . P ! , + ! ' ? " ) ?- . ( ' ) S ., a-R, a' ! ) R" #'-." R:  
 W.) ( . ?) \* -+ ' . R ?' - ( ! !, + ! P' . R, " R WT" ' i ?' %' - = ( . ) ?) \* k ] ( )+ , (-\* < # #, (-, ) . R , :2//, : / ( 5) : 9: ; [957&  
 [ /8 ] e-. + D , > / 3- . . ] , e! ' ' \* ? C > , d! T Y , CT g , E, . + ' h k C' ., ( a-?, -), . . . , [ ' ?W,a)?' ( ! ' 3, (-\* P' S' . ( ' R ., . . . a-R, a' #'-." k ' ) T?. -\*) S  
 ] ( )+V, :2/; , /22( 1) : 7; 1[ : 21&  
 [ /9 ] H) ?). , ' k ] ( )+ , (-\* -. P ' a) T' ). -?V , #3, (-, ) . R ) S #'-." " ) \* ?- . ( ' " ) ! ' ?W,a)?V k HT. ( . ) - \* ] ( )+V, :2//, : 0( : ) : 5; ; [129&

! "" #: \$ % % % & ' ( ) + , ( - & ( .



- [/7] e-. + B , Y, 6 , B-. + g D , e-. + < , E). + X G , Y' , ' B , DT H 6 , Y, 4 6& G\*). - \* , " +? - ,). ,. (? -R' R ")??- . ( ' )S - #! - \* - . i ( ' ) . - \* # \* - . " ) P' S ) , - ,). & > ( , ( ' )S '! ' N ) " - \* ] . a , ? ) . 3 ' . " , : 2 / 9 , 0 ; 5 [ 0 ; 1 : : 58 [ : 1 / &
- [ / ; ] Y , T 6 E , DT H 6 , 6 ' e 4 , G ! T D , E). + 4 & G \* ) . - \* , " +? - ,). , 3 # ? ) a ' R ( O 3 # ' . R - ) ? V + ? ) % ! ,. ! ' - a , V + ? - \_ ' P ? - 3 ' " # ) # T \* - , ) . R ) S % ) , , - . P [ PT . ' + ? - RR ' R & H ) ? - [ 4 ) ? # ! ) ) + V , E , R ? , WT , ) . , HT . ( , ) . - \* ] ( \* ) + V ) S B \* - . " R , : 22 ; , : 21 ( 1 ) : : ; 7 [ 520 &
- [ : 2 ] U ? , - . R G 4 , e - ? P E & ] a ) T \* ) . ) S # \* - . " P ' S ' . R ' R , , . . ) . , P , + ' . ) TR ' . a , ? ) . 3 ' . " R & < . . T \* @ ' a , ' % ] S . ) 3 ) ) + V , : 2 / 2 , 00 : 15 ; [ 10 ; &
- [ : / ] C - PP 4 ] , D ) T . + N B , B - \* 3 ' ? N 4 & ] S S ' ( " R ) S R , 3 T \* - " P R ! ) ) " - . P ' ' - S ! ' ? W , a ) ? V ) . a ' + ' - " , a ' + ? ) % ! - . P # \* - . " P ' S ' . R ' , , . < 2 \* 2 , \* ! ( E \* . - 3 - D , 7 ) & U , = ) R , : 22 / , ; : ( 5 ) : 0 / 0 [ 0 : / &
- [ : : ] > ? - TRR > D , @ TP + ? R ' < , Y - T ' < , M % , . @ ] & E , ? ' ( " - . P ' ( ) ) + , ( - \* ) ( R ' R ) S ? ' R , R - . ( ' " ) ! ' ? W , a ) ? V & N ? ' . PR , . ] ( \* ) + V t ] a ) T \* ) . , : 22 : , / 9 ( 8 ) : : 97 [ : 70 &
- [ : 5 ] 郭素民 , 李钧敏 , 李永慧 , 闫明 & 空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长防御权衡 & 生态学报 , : 2 / 1 , 51 ( / 9 ) : 1788 [ 1795 &
- [ : 1 ] H , . ' W T 3 e Y , @ - TR ! ' ? 4 E & N ? - P ' ) S S W ' % ' ' . ? ' R , R - . ( ' - . P " ) ' ? - . ( ' " ) ! ' ? W , a ) ? P - 3 - + ' , - 3 ) ? . , + + ) ? V & A - T ? ' , / ; : 0 , 599 ( 801 ; ) : 0 / 9 [ 0 : 2 &
- [ : 0 ] Y ' , 3 T @ , O ) ? , ( ! ' a - ' , Y - RR ) . > & < 3 ' - [ - . - VR , R ) S ? - P ' ) S S R W ' % ' ' . # \* - . " ) ' ? - . ( ' - . P ? ' R , R - . ( ' " ) ! ' ? W , a ) ? R : ( O 3 W , , + " ! ' ' a , P ' . ( ' S ? ) 3 ' ( \* ) + , ( - \* - . P - + ? , ( T " T ? - \* R " TP , ' R & U , = ) R , : 228 , / / : ( / ) : / [ ; &
- [ : 8 ] YT ) H Y , G ! ' . D , 6 T - . + Y , e - . + < , d ! - . + 4 g , DT H 6 & > ! , S , . + ' S S ' ( " R ) S # ! VR , ) + , ( - \* , " +? - , ) . ) . # ' ? ) ? 3 - . ( ' ) S - ( ' ) . - \* # \* - . " PT ? , + RTW 3 ' ? + ' . ( ' - . P P ' [ RTW 3 ' ? + ' . ( ' & < . . - R ) S X ) " - . V , : 2 / 1 , / / 5 ( 9 ) : / : 80 [ / : 91 &
- [ : 9 ] YT 6 d , Y , T e D , DT H 6 , > ) . + Y , g T g Y , e T G > , d ! ' . + D Y , Y , D B , C ) . + 6 E , G ! ' . O , Y , > T , G ! ' . g , h , ' 6 , YT > C & 6 , + ! ' ? ( ' ) . - \* , " +? - , ) . ,. " ! ' S - ( T " - , a ' ' # , # ! V , ( S ' ? . A ( 33 , 47 ( \* 41 , 55 , + 1 , \* \* + ? ) % , + ,. " ! ' S ) ? ' R ' ( - . ) # V ( O 3 # - ? P % , " ! ' ! ' S ) ? ' R ' T . P ' ? R ) ? ' V & < . . - R ) S X ) " - . V , : 2 / 0 , / / 8 ( / ) : / / 5 [ / : : &
- [ : 7 ] e - . + A , DT H 6 , Y , B g , 6 ' e 4 , Y , T ' , DT C Y , > ) . + D X , E ) . + 4 & G \* ) . - \* , " +? - , ) . RT # # ) ? ' R ' ! ' ' i # - . R ) . S ? ) 3 " " ? ? R ? , - \* " ) - ^ T - , ( ' . a , ? ) . 3 ' . " R ) S " ! ' - 3 # ! , W , ) TR R ) \* ) . S ' ? ) TR ! ' ? W < 3 + ( ! . \* . + 1 ( ! \* E 1 , 3 - # ( ! - , / ( & & B \* - . " X , ) \* ) + V , : 22 ; , / 2 ( 5 ) : 175 [ 17 ; &
- [ : ; ] E ) . + X G , < \* # ' ? B , d ! - . + h , DT H 6 & G \* ) . - \* , " +? - , ) . ,. ! ) 3 ) + ' . ' ) TR ' . a , ? ) . 3 ' . " R , . ( ? - R ' R # ' ? ) ? 3 - . ( ' ) S < 3 + ( ! . \* . + 1 ( ! \* E 1 , 3 - # ( ! - , / ( & & U ' ( \* ) + , - , : 2 / 0 , / 9 ; ( : ) : 5 ; 5 [ 125 &
- [ 52 ] 马瑞燕 , 王韧 & 旱莲子草在中国的入 .