

不同 N、P 添加水平对黄顶菊叶片化学计量特征的影响

陈新微^{1,2}, 杨殿林², 刘红梅², 王 慧², 皇甫超河^{1,2*}, 屠臣阳^{2*}

(1.沈阳农业大学植物保护学院, 辽宁 沈阳 110866; 2.农业部环境保护科研监测所, 天津 300191)

摘要:黄顶菊(*Flaveria bidentis*)为新入侵我国的一种恶性杂草,研究其化学计量特征可以了解入侵植物在不同环境中的生存和适应策略。通过网室盆栽控制试验,研究了土壤 N、P 添加对黄顶菊植株生长、N、P 化学计量特征和叶绿素含量的影响。结果表明,土壤 N、P 添加比例相同条件下,养分水平对叶片 N:P 的影响显著;随着 N、P 添加量的增加,叶片 N:P 比显著下降,地上生物量较对照均显著增加,其中高 N 素比例对叶片 N:P 影响最大,当叶片 N:P 比>21.24 时,植株生长速率较低,符合生长速率假说。土壤 N 和叶片 N 含量与黄顶菊叶片叶绿素含量成正相关,黄顶菊叶片 N(P)含量和地上生物量均随着土壤 N(P)含量的增加呈现先增加后下降趋势。黄顶菊叶片 N:P<20.86 为 N 限制,叶片 N:P>21.24 为 P 限制。

关键词:黄顶菊;入侵植物;化学计量特征;生长速率假说

中图分类号:X176

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2015)02-0185-07

doi: 10.13254/j.jare.2014.0318

Effects of Different N, P Addition Levels on Leaf Stoichiometry Characteristics of *Flaveria Bidentis*

CHEN Xin-wei^{1,2}, YANG Dian-lin², LIU Hong-mei², WANG Hui², HUANGFU Chao-he^{1,2*}, TU Chen-yang^{2*}

(1.College of Plant Protection, Shenyang Agriculture University, Shenyang 110866, China; 2.Agro-Environmental Protection Institute, Ministry of Agriculture, Tianjin 300191, China)

Abstract: *Flaveria bidentis* is a worst weed newly invaded in China, studying on its stoichiometry can help us understand its strategy to invade and adapt in different environments. In a green house, we studied the effect of soil N, P addition on *F. bidentis* plant growth, N, P stoichiometry characteristics and leaf chlorophyll content. The results showed that the effect of different N or P level on leaf N:P was significantly different with equivalent N:P ratio used. Leaf N:P was reduced significantly with N, P addition increasing, but above ground biomass was decreased also, this effect was mainly attributed to the amount of N used. When leaf N:P was larger than 21.24, plant growth rate became lower, which was in line with the growth rate hypothesis. Soil N and leaf N content had a positive correlation with leaf chlorophyll content of *F. bidentis*. Both *F. bidentis* leaf N (P) content and aboveground biomass were increasing firstly and falling later with soil N (P) content increasing. N and P were regarded as growth restrictive elements, when leaf N:P was below 20.86 and above 21.24, respectively.

Keywords: *Flaveria bidentis*; invasive plant; stoichiometry characteristics; growth rate hypothesis

黄顶菊(*Flaveria bidentis*)又称二齿黄菊,属菊科堆心菊族黄菊属,原产于南美洲,主要分布于西印度群岛、墨西哥和美国的南部,后来传播到非洲的埃及和南非、欧洲的英国和法国、澳大利亚和亚洲的日本等地^[1-2]。2001年黄顶菊在我国的天津市和河北衡水市首次发现,传入年份及传入途径不祥^[3]。黄顶菊入侵我国后依靠其强大的适应性迅速传播,通过竞争或占

据生态位来排挤本地植物,形成大面积单优群落,导致植物群落结构简化、物种多样性降低和生态系统功能的衰退^[4]。有机体中氮磷比的相对恒定是植物生存的重要适应性机制,通过 N、P 添加试验可以进一步验证氮磷比的相对恒定的假说。目前,对黄顶菊的研究主要集中在其生理形态特征^[5-6],生物防治^[7],化感作用^[8-10],入侵后土壤微生物的变化^[11-12],替代控制^[13-14]等领域。

近年来,生态化学计量学理论的迅速发展和不断完善为研究土壤养分供应平衡和植物体元素组成平衡提供了一种新的思路。该理论认为有机体组成元素的比值决定其关键生物学特征和主要生态功能^[15-16],因此探讨入侵植物黄顶菊叶片 N、P 化学计量特征,

收稿日期:2014-11-10

基金项目:天津市自然科学基金项目(12JCQNJC09800);公益性行业(农业)科研专项经费项目(201103027)

作者简介:陈新微,硕士研究生,研究方向为有害生物与环境安全。

E-mail: chenxinwei1016@126.com

* 通信作者:皇甫超河 E-mail: huangfu24@163.com

屠臣阳 E-mail: 755808051@qq.com

可为研究元素在生物地球化学循环和生态过程中的计量关系和规律提供一种综合方法,也可为植物器官功能性状的生态调控提供一种视角。叶绿素是衡量叶片光合能力的一个重要功能性状,其主要受到土壤和叶片养分元素的影响。王满莲等^[17]研究了土壤养分添加对叶片叶绿素含量的影响,但目前有关叶绿素含量对叶片元素响应的研究则很少有人涉及。研究黄顶菊对 N、P 添加的生理生态响应将有助于阐明黄顶菊入侵与土壤养分状况的关系及限制因子,为探究可能采取养分调控来防控黄顶菊策略提供参考。

本试验拟以外来入侵植物黄顶菊(*Flaveria biden-tis*)为研究对象,通过向土壤中添加不同 N、P 水平的盆栽试验,研究土壤和叶片 N、P 化学计量特征与其主要功能性状(叶绿素含量)间的关系,试图验证:(1)土壤中氮磷含量对黄顶菊叶片中 N、P 化学计量特征的影响;(2)土壤和叶片 N、P 化学计量特征对黄顶菊叶片主要功能性状(叶绿素)的影响;(3)不同土壤养分条件下,黄顶菊对于生长速率假说的适用性。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于农业部环保所网室内(39°05′804″N, 117°08′805″E, 海拔 4 m),该区域年平均降水量为 550~680 mm,年平均气温 12.3 ℃。试验材料黄顶菊种子采集于河北省献县陌南村(38°15′30″N, 115°57′50″E, 海拔 5 m),为黄顶菊重发生区。为提高实验中 N、P 在土壤中的扩散和渗透,使 N、P 在土壤空间分布均匀,盆栽基质为混合均匀的网室试验土壤与河沙(质量比为 3:1),每盆基质重量为 8 kg,塑料盆规格为 38 cm×35 cm(盆高×口径)。试验前土壤基础理化性质为:土壤 pH 值 7.88,全 N 含量为 1.04 g·kg⁻¹,全 P 含量为 0.62 g·kg⁻¹。

1.2 试验设计

于 2012 年 6 月上旬播种黄顶菊种子,在苗高 5 cm 时选取长势一致的植株每盆定苗 1 株。随后开始 N、P 添加实验,以原盆栽土壤为对照(1N1P),向盆中施入 NH₄NO₃ 和 KH₂PO₄ 肥料,施入量分别为土壤全 N 和全 P 含量的 2 倍(2N2P),以此类推,2N3P、2N4P、3N2P、3N3P、3N4P、4N2P、4N3P、4N4P,共 10 个处理,见表 1。每个处理 10 次重复,共 100 盆。研究目的主要在于考察 N、P 不同施用水平对黄顶菊化学计量特征及其主要功能性状的协同影响,考虑到农业生产实际,并未设单施 N、P 处理。根据土壤中的全 N、全 P

的含量计算各组合应添加 NH₄NO₃ 和 KH₂PO₄ 的量(用精确度为 0.01 g 电子天平称取),充分溶于等量水中后浇于盆中,分 2 次均等添加,时间相隔 7 d。试验期间适时适量浇水,每盆底下放置 1 只托盘,每次浇水时用清水清洗托盘内部,并将水倒入盆中,以防止盆土中营养的流失。N、P 添加 45 d 后用混合取样法取各重复的正常叶片约 20 片放入低温采样箱带回实验室处理。同时用采样器取 0~10 cm 表层土壤,样品均带回实验室处理^[18]。

表 1 各组试验土壤的 N、P 水平及 N:P

Table 1 N, P levels and N:P ratio of soil in different treatments

土壤养分水平 Soil nutrient levels	土壤全 N Soil total N/g·kg ⁻¹	土壤全 P Soil total P/g·kg ⁻¹	土壤 N:P Soil N:P
1N1P	1.04	0.62	1.67
2N2P	2.07	1.24	1.67
2N3P	2.07	1.86	1.11
2N4P	2.07	2.48	0.83
3N2P	3.11	1.24	2.5
3N3P	3.11	1.86	1.67
3N4P	3.11	2.48	1.25
4N2P	4.14	1.24	3.34
4N3P	4.14	1.86	2.22
4N4P	4.14	2.48	1.67

1.3 测定方法

叶片 N、P 养分元素测定:植物样品 105 ℃杀青 30 min,然后 65 ℃烘干至恒重,叶片粉碎过 100 目筛,混匀后保存在纸袋中以备分析。土壤样品经自然风干后过 100 目孔筛。植物和土壤有机 C 测定采用重铬酸钾外加热法,全 N 用凯氏定氮法,全磷用钼锑抗比色法测定^[18-19]。

叶绿素含量测定:每个处理随机选取黄顶菊 3 株,每株选择中上部正常生长且叶位相同的 3 片成熟叶。采集的鲜叶带回实验室后,用去离子水清洗干净,擦干后,用打孔器切取 1 cm² 左右叶片(避开比较粗大的叶脉),切成长约 5 mm、宽约 1 mm 的细丝,然后用 80% 的丙酮浸提至细丝完全变为白色为止(过夜即可),于 663 nm 和 645 nm 处读光密度(OD),按照以下公式计算单位面积的叶绿素含量(CA, mg·dm⁻²)^[20]:

$$\text{Chl a} = 12.7 \text{ OD}_{663} - 2.69 \text{ OD}_{645};$$

$$\text{Chl b} = 22.9 \text{ OD}_{645} - 4.86 \text{ OD}_{663};$$

提取液的叶绿素质量浓度 $CV = \text{Chl a} + \text{Chl b}$ (CV, $\mu\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$);

单位面积表示的叶绿素含量($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$): $CA = CV \times$

$1/1\ 000 \times 5 \times 100/S = 0.5\ CV/S$, 其中 S 为用于提取叶绿素的叶片面积(cm^2)。

植株生物量和相对生长速率测定:随机选取盆栽试验中每个处理的 3 棵完整植株,将其根、支持结构(茎)和叶分开,各植物器官 $105\ ^\circ\text{C}$ 杀青 30 min,然后 $65\ ^\circ\text{C}$ 烘干至恒重,使用电子天平(精确度 $0.01\ \text{g}$)称量各器官生物量。相对生长速率(relative growth rate, RGR) $=(\ln W_2 - \ln W_1)/\Delta t$, 其中 W_1 表示第 1 次测定的总生物量(g); W_2 表示第 2 次测定的总生物量(g); Δt 表示 2 次测定的时间间隔(d)。

1.4 数据分析

应用 Excel 2003 和 SPSS 16.0 统计分析软件对测定数据进行分析。各统计数据以平均值及标准偏差表示,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)对黄顶菊叶片及相应土壤 N、P 和 N:P 进行显著性检验。土壤 N、P 和 N:P 与叶片 N、P、N:P 和叶片叶绿素的关系采用 Person 和非线性相关分析,同时选出与叶绿素含量具有显著相关的土壤和叶片 N、P 因子,进一步做叶绿素含量的通径分析。

2 结果与分析

2.1 土壤 N、P 水平对黄顶菊叶片 N:P 和地上生物量的影响

土壤 N、P 添加后,2P、3P 和 4P 处理黄顶菊叶片 N:P 平均值均显著低于对照(1N1P),较对照分别降低 37.46%、36.30%和 28.31%(图 1a);2N 处理时,叶片 N:P 在 2P 和 3P 间无显著差异,而 4P 显著高于两者;3N 处理时,叶片 N:P 在 2P 和 4P 间无显著差异,而 3P 显著低于两者;4N 处理时,叶片 N:P 在 3P 显著高于 2P,2P 和 4P 处理间无显著差异。2N、3N 和 4N 处理下,叶片 N:P 平均值较对照(1N1P)分别降低 43.47%、

32.93%和 25.67%,2P 时,3N 和 4N 无显著差异,但均显著高于 2N;3P 处理时,4N 显著高于 3N,3N 显著高于 2N;4P 时,2N、3N 和 4N 均无显著差异性。在土壤 N:P=1.67 条件下,2N2P、3N3P、4N4P 处理中叶片 N:P 均显著低于对照(1N1P),分别较对照降低 50.30%、40.38%和 27.55%,其中 4N4P 处理中叶片 N:P 显著高于 3N3P 处理,而 3N3P 处理显著高于 2N2P。这表明土壤 N:P 相同条件下,不同土壤 N、P 水平对叶片 N:P 的影响存在显著差异($P<0.05$)。

2P、3P 和 4P 处理条件下,黄顶菊植株地上生物量均显著高于对照(1N1P),其中 2P 和 4P 处理下,不同 N 水平对生物量的影响不显著;3P 处理下,2N 和 3N 之间无显著差异,但两者均显著低于 4N(图 1b)。

2.2 土壤 N、P 含量与黄顶菊叶片 N、P 含量的关系

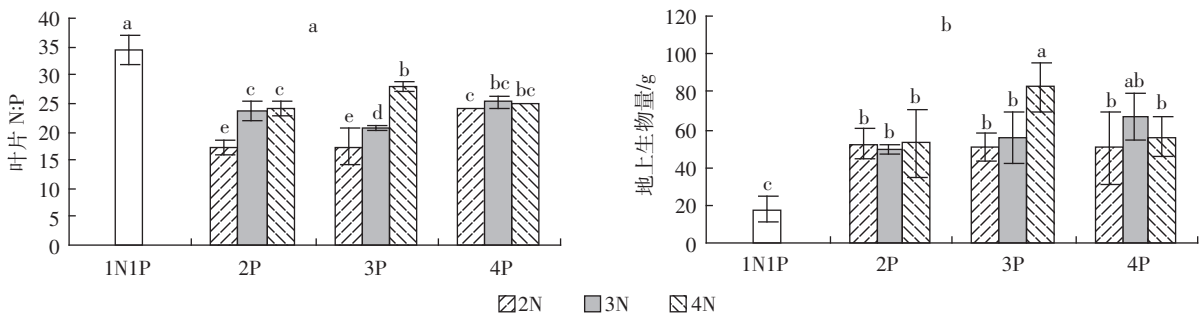
土壤 N、P 含量分别与黄顶菊叶片 N、P 含量具有显著相关性,叶片 N、P 含量均是随着土壤 N、P 含量的增加呈现相应的增加趋势,达到一定含量(即拐点)后,再呈现下降趋势(图 2a 和图 2b)。其中土壤 N 元素的拐点为 $3.42\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,相应的叶片 N 含量为 $33.14\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$;土壤 P 元素的拐点为 $1.80\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,相应的叶片 P 含量为 $1.58\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。另通过比较发现,图 2a“倒抛物线”开口($a=-1.565\ 8$)小于图 2b“抛物线”开口($a=-0.595\ 7$)。

2.3 土壤 N、P 含量与黄顶菊植株地上生物量的关系

土壤 N、P 元素均与黄顶菊地上生物量具有显著相关性,地上生物量均随着土壤 N、P 含量的增加表现出先增加后下降趋势,其中土壤 N 元素的拐点为 $3.76\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,土壤 P 元素的拐点为 $1.97\ \text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ (图 3a 和图 3b)。

2.4 黄顶菊叶片 N:P 与植株地上生物量的关系

黄顶菊植株地上生物量随叶片 N:P 呈先上升后



图中不同小写字母表示不同土壤氮磷添加水平间差异显著($P<0.05$)

Different letters above columns indicate significant differences among different levels of N, P application in the soil ($P<0.05$)

图 1 土壤不同 N、P 含量对黄顶菊叶片 N:P 和地上生物量的影响(平均值±标准差)

Figure 1 Effect of different N, P contents in the soil on leaf N:P and aboveground biomass of *F. bidensis* (mean±SD)

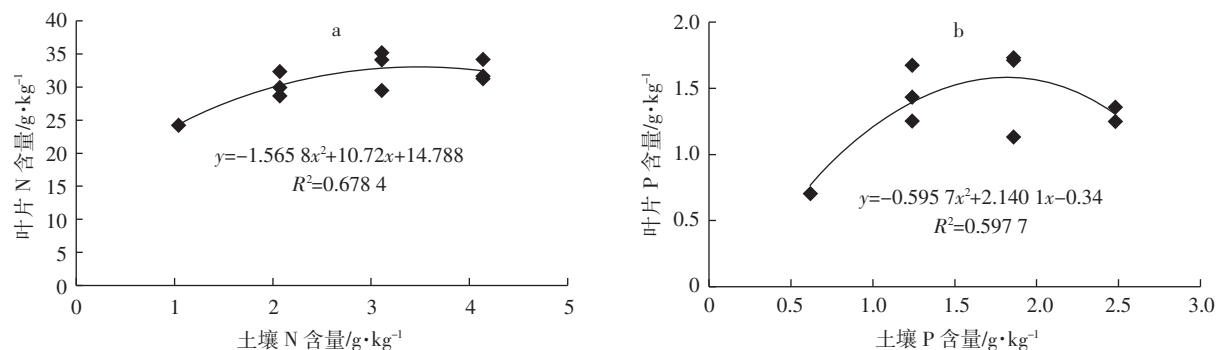


图 2 土壤 N、P 含量与黄顶菊叶片 N、P 含量的二项式关系

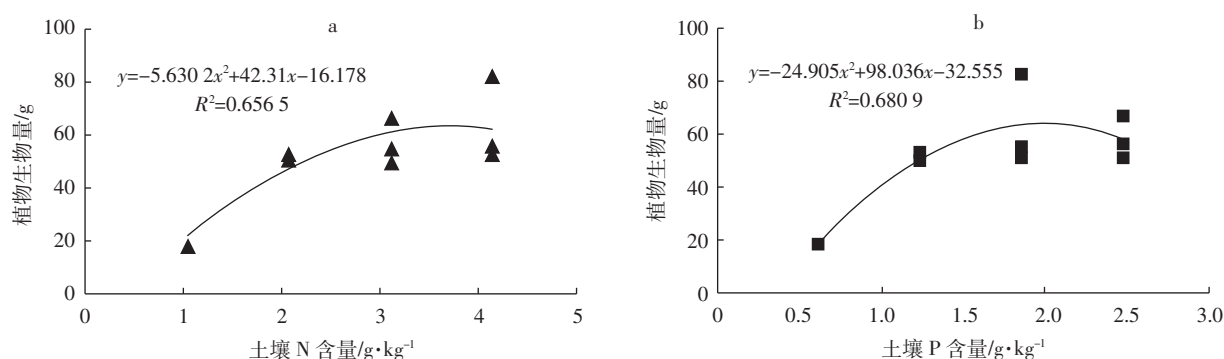
 Figure 2 Binomial relation between soil N, P contents and leaf N, P contents of *F. bidensis*


图 3 土壤 N、P 含量与黄顶菊地上生物量的二项式关系

 Figure 3 Binomial relation between soil N, P contents and aboveground biomass of *F. bidensis*

下降趋势,叶片 N:P 为 22.88 时,地上生物量达到最大值;叶片 N:P 低于 22.88 时,植株地上生物量随叶片 N:P 的增大而增大;而叶片 N:P 超过 22.88 时,植株地上生物量随叶片 N:P 的增大呈下降趋势(图 4)。

2.5 土壤和叶片 N、P 化学计量特征与叶片叶绿素含量的关系

土壤 N 含量、叶片 N 含量和叶片 P 含量对黄顶菊叶片叶绿素含量均具有显著正相关性,其中土壤 N 含

量与叶绿素含量达到极显著性,但它们对叶绿素含量的影响表现出不同的直接效应和间接效应,直接效应从大到小依次为土壤 N 含量>叶片 P 含量>叶片 N 含量,间接效应从大到小依次为叶片 N 含量>叶片 P 含量>土壤 N 含量。叶片 P 含量通过叶片 N 含量对叶片叶绿素含量的间接影响显著大于其直接影响(表 2)。

3 讨论

植物器官 N:P 是生态化学计量学研究的一个重要指标,在很大程度上对生态系统的结构、功能及稳定性等具有较好的生态指示作用^[21-22]。土壤 N:P 则对植物器官 N:P 有着重要的影响。对于同一个物种来说,在相同的生境下,植物器官中的 N:P 可反映植物的营养和生长状况。不同生境、不同植物叶片中 N:P 则存在较大差异^[23-24]。本研究中,土壤 N、P 养分含量对植物叶片 N、P 元素组成及含量有着直接的影响,土壤 N:P=1.67 条件时,2N2P、3N3P、4N4P 处理中叶片 N:P 均显著低于对照(1N1P),分别较对照降低 50.30%、40.38%和 27.55%,这表明土壤 N:P 相同条件下,随着土壤 N、P 养分含量的同步增大,黄顶菊叶片 N:P 呈

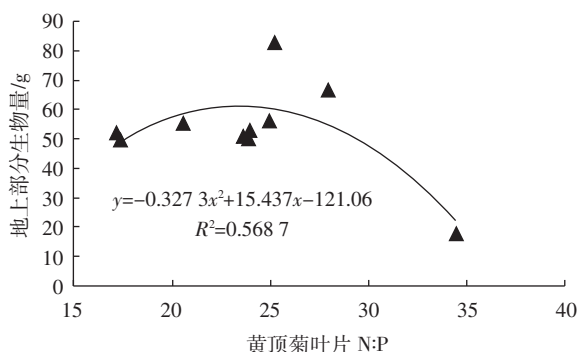


图 4 黄顶菊叶片 N:P 与地上生物量的二项式关系

 Figure 4 Binomial relation between leaf N:P and aboveground biomass of *F. bidensis*

表 2 黄顶菊叶片叶绿素含量影响因子的通径分析

Table 2 The path analysis between each influencing factor and leaf chlorophyll content of *F. bidentis*

自变量 Independent variable	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				与 Y 的简单相关系数 Simple correlation coefficient with Y
		X1→Y	X2→Y	X3→Y	总计 Total	
X1	0.608	—	-0.054	0.230	0.175	0.784**
X2	-0.063	0.519	—	0.212	0.732	0.669*
X3	0.310	0.452	-0.043	—	0.408	0.718*

注:X1、X2、X3、Y 分别代表土壤 N 含量、叶片 N 含量、叶片 P 含量和叶片叶绿素含量。
Note: X1, X2, X3 and Y indicate soil N content, leaf N content, leaf P content and leaf chlorophyll content, respectively.

下降趋势,这说明在土壤 N、P 供应充足的条件下,植物叶片 N:P 可能会保持在一个稳定的范围内^[25-26]。土壤 N、P 添加处理后,叶片 N:P 较对照(1N1P)显著下降,其中 N 处理对叶片 N:P 的影响要高于 P 处理,因此相较于土壤 P 元素,N 元素对叶片 N:P 的影响较大,表现出 N 元素限制。王雪等^[27]的研究中也证明,仅从叶片养分指标看,N 添加对植物叶片 N、P 含量的影响显著高于 P 添加的作用。

根据叶片 N:P 判断植物受养分元素限制性情况已有很多报道,但由于研究区域及植物种类的差异,叶片 N:P 的临界值也会发生相应的变化^[28],因此在使用叶片 N:P 判断植物生长限制性元素时要经过科学的试验论证,尤其对一些新物种,例如外来入侵植物。本研究中,黄顶菊叶片的 N、P 含量最高值分别为 33.14 g·kg⁻¹ 和 1.58 g·kg⁻¹。黄顶菊生长拐点时叶片 N 含量在 32.96~33.14 g·kg⁻¹,叶片 P 含量在 1.56~1.58 g·kg⁻¹,因此叶片 N:P 在 20.86~21.24 之间时,即叶片 N:P 低于 20.86 表现出 N 元素限制,高于 21.24 表现出 P 元素限制,处于两者之间为 N、P 元素均不受限制。这也能够解释本研究中,N 元素对叶片 N:P 的影响较大的原因。通过野外取样试验研究中发现黄顶菊叶片 N:P 在 11.33(水边)表现出 N 素限制,在 27.02(农田)则表现出 P 素限制^[29],符合该模型预测。

生长速率假说认为在个体水平上,植物的生长速率随叶片 N:P 比的降低而增加,随着植株生物量的增大,各器官 N 含量、P 含量和最大生长速率均出现下降,但 P 含量的下降要快于 N 含量的下降。因此,叶片 N:P 或许可以用来预测植物的生长速率^[30]。本研究中,土壤 N、P 添加后,黄顶菊叶片 N:P 较对照均有显著降低,而地上生物量较对照均有显著增加,当叶片 N:P 大于 21.24 时,高的叶片 N:P 对应的是低的植株生物量,即低的植株生长速率,该预测符合生长速率假说;而当叶片 N:P 小于 21.24 时,高的叶片 N:P 对应的是高的植株生物量,即高的植株生长速率,该预测

不符合生长速率假说。
土壤养分的供应状况对植物器官的组成结构有着强烈的影响,而结构又是植物器官功能得以发挥的基础,因此通过研究土壤和叶片 N、P 化学计量特征与叶片叶绿素含量的关系,能够深入了解土壤 N、P 养分状况对叶片光合功能影响的内在机制^[18]。N 是叶绿素的组成元素,与植物光合作用能力有着密切关系。土壤 N 含量和叶片 N、P 含量对黄顶菊叶片叶绿素含量的影响表现出不同的直接效应和间接效应,其中直接效应最大的为土壤 N 含量,间接效应最大的为叶片 N 含量。王满莲等^[17]研究发现随着 N 含量的增加,紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)和飞机草(*Chromolaena odorata*) 2 种入侵植物叶绿素含量均呈现上升趋势。万宏伟等^[31]相关分析的结果也表明,羊草(*Leymus chinensis*)、西伯利亚羽茅(*Achnatherum sibiricum*)、大针茅(*Stipa grandis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)和黄囊苔草(*Carex korshinskyi*) 6 种植物单位质量叶片的叶绿素含量与叶片含氮量均呈显著的线性正相关关系。随着氮素添加,叶片的含氮量和叶绿素含量增加,从而导致植物净光合速率的提高,说明高氮水平有利于植物光合能力的提高和对碳素的同化,增强入侵能力。

4 结论

随着土壤 N、P 添加量的增加,叶片 N:P 比显著下降,地上生物量较对照均显著增加,且高 N 素比例对叶片 N:P 影响最大。黄顶菊叶片 N:P<20.86 为 N 限制,叶片 N:P>21.24 为 P 限制。
综合以上分析,N、P 协同调控影响黄顶菊叶片计量特征,而其中 N 有可能在黄顶菊的成功入侵过程中起着重要作用。基于此,我们可以通过氮磷添加人为控制土壤中 N:P,特别是降低土壤中氮肥水平,以便创造不利于黄顶菊生长的土壤环境,实现对其有效防控。

参考文献:

- [1] 刘全儒. 中国菊科植物一新归化属—黄菊属[J]. 植物分类学报, 2005, 43(2): 178–180.
LIU Quan-ru. *Flaveria* Juss. (Compositae), a newly naturalized genus in China[J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2005, 43(2): 178–180. (in Chinese)
- [2] 高贤明, 唐廷贵, 梁宇, 等. 外来植物黄顶菊的入侵警报及防控对策[J]. 生物多样性, 2004, 12(2): 274–279.
GAO Xian-ming, TANG Ting-gui, LIANG Yu, et al. An alert regarding biological invasion, by a new exotic plant, *Flaveria bidentis*, and strategies for its control[J]. *Biodiversity Science*, 2004, 12(2): 274–279. (in Chinese)
- [3] 皇甫超河, 王志勇, 杨殿林. 外来入侵种黄顶菊及其伴生植物光合特性初步研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(4): 781–788.
HUANGFU Chao-he, WANG Zhi-yong, YANG Dian-lin. Basic photosynthetic characteristics of exotic invasive weed *Flaveria bidentis* and its companion species[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(4): 781–788. (in Chinese)
- [4] 刘宁, 付卫东, 张国良, 等. 黄顶菊入侵对不同生境地表土壤动物群落的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(1): 176–183.
LIU Ning, FU Wei-dong, ZHANG Guo-liang, et al. Impacts of *Flaveria bidentis* invasion on ground-dwelling soil animal community in different habitats[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(1): 176–183. (in Chinese)
- [5] 任艳萍, 古松, 江莎, 等. 外来植物黄顶菊营养器官解剖特征及其生态适应性[J]. 生态学杂志, 2009, 28(7): 1239–1244.
REN Yan-ping, GU Song, JIANG Sha, et al. Anatomical characters of vegetative organs and ecological adaptability of new alien species *Flaveria bidentis*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(7): 1239–1244. (in Chinese)
- [6] 杨逢建, 张衷华, 王文杰, 等. 八种菊科外来植物种子形态与生理生化特征的差异[J]. 生态学报, 2007, 27(2): 442–449.
YANG Feng-jian, ZHANG Zhong-hua, WANG Wen-jie, et al. Anatomical and physiological differences of eight exotic species from asteraceae[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 442–449. (in Chinese)
- [7] 舒易星, 施祖荣, 王连水, 等. 外来入侵植物及其生物防治[J]. 仲恺农业工程学院学报, 2012, 26(1): 64–71.
SHU Yi-xing, SHI Zu-rong, WANG Lian-shui, et al. Alien invasive plants and their biological control[J]. *Journal of Zhongkai University of Agriculture and Engineering*, 2012, 26(1): 64–71. (in Chinese)
- [8] 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.
PENG Jun, MA Yan, LI Xiang-ju, et al. Research progress in allelopathy of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze[J]. *Weed Science*, 2011, 29(1): 17–22. (in Chinese)
- [9] 芦站根, 周文杰, 郑博颖, 等. 黄顶菊对2种蔬菜种子和幼苗的化感效应[J]. 草业科学, 2011, 28(2): 251–254.
LU Zhan-gen, ZHOU Wen-jie, ZHENG Bo-ying, et al. Study on the allelopathic effects of *Flaveria bidentis* on seed germination and seedling growth of two vegetables[J]. *Pratacultural Science*, 2011, 28(2): 251–254. (in Chinese)
- [10] 皇甫超河, 陈冬青, 王楠楠, 等. 外来入侵植物黄顶菊与四种牧草间化感互作[J]. 草业学报, 2010, 19(4): 22–32.
HUANGFU Chao-he, CHEN Dong-qing, WANG Nan-nan, et al. The mutual allelopathic effect between invasive plant *Flaveria bidentis* and four forage species[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2010, 19(4): 22–32. (in Chinese)
- [11] 杨星, 张利辉, 郑超, 等. 黄顶菊入侵对土壤微生物、土壤酶活性及土壤养分的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(4): 907–914.
YANG Xing, ZHANG Li-hui, ZHENG Chao, et al. Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil microbial communities, enzyme activities and nutrients[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2012, 18(4): 907–914. (in Chinese)
- [12] 赵晓红, 皇甫超河, 曲波, 等. 黄顶菊(*Flaveria bidentis*)入侵对土壤微生物功能多样性的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2014(2): 182–189.
ZHAO Xiao-hong, HUANGFU Chao-he, QU Bo, et al. Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil microbial functional diversity[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2014(2): 182–189. (in Chinese)
- [13] 郑翔. 入侵初期黄顶菊生长、发育动态及替代植物的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2012.
ZHENG Xiang. Dynamics population occurrence and plant vicarious of new invasive plant *Flaveria bidentis*[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2012. (in Chinese)
- [14] 刘红梅, 皇甫超河, 常瑞恒, 等. 2种替代植物对黄顶菊入侵土壤养分及酶活性的影响[J]. 杂草科学, 2012, 30(2): 24–28.
LIU Hong-mei, HUANGFU Chao-he, CHANG Rui-heng, et al. Effects of two kinds of alternative plants on nutrient content and enzyme activity of soil invaded by *Flaveria bidentis*[J]. *Weed Science*, 2012, 30(2): 24–28. (in Chinese)
- [15] Schimel D S. All life is chemical[J]. *BioScience*, 2003, 53: 521–524.
- [16] Tjoelker M G, Craine J M, Wedin D, et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savanna species[J]. *New Phytologist*, 2005, 167: 493–508.
- [17] 王满莲, 冯玉龙. 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, 2005, 29(5): 697–705.
WANG Man-lian, FENG Yu-Long. Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis *Inageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2005, 29(5): 697–705. (in Chinese)
- [18] 顾大彤, 陈双林, 黄玉清. 土壤氮磷对四季竹叶片氮磷化学计量特征和叶绿素含量的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1219–1225.
GU Da-xing, CHEN Shuang-lin, HUANG Yu-qing. Effects of soil nitrogen and phosphonium on leaf nitrogen and phosphonium stoichiometric characteristics and chlorophyll content of *Oligostachyum lu-bricum*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(12): 1219–1225. (in Chinese)
- [19] Sprks D L, Page A L, Loeppert P A, et al. Methods of soil analysis, part 3: chemical methods[M]. Madison: Soil Science Society of America and

- American Society of Agronomy, 1996.
- [20] 舒展, 张晓素, 陈娟, 等. 叶绿素含量测定的简化[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(4): 399–402.
- SHU Zhan, ZHANG Xiao-su, CHEN Juan, et al. The simplification of chlorophyll content measurement[J]. *Plant Physiology Communications*, 2010, 46(4): 399–402. (in Chinese)
- [21] Yu Q, Chen Q, Elser J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 1390–1399.
- [22] Yu Q, Elser J J, He N, et al. Stoichiometric homeostasis of vascular plants in the Inner Mongolia grassland[J]. *Oecologia*, 2011, 166: 1–10.
- [23] 甘露, 陈伏生, 胡小飞, 等. 南昌市不同植物类群叶片氮磷浓度及其化学计量比[J]. 生态学杂志, 2008, 27(3): 344–348.
- GAN Lu, CHEN Fu-sheng, HU Xiao-fei, et al. Leaf N and P concentrations and their stoichiometric ratios of different functional groups of plants in Nanchang City[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(3): 344–348. (in Chinese)
- [24] 杨阔, 黄建辉, 董丹, 等. 青藏高原草地植物群落冠层叶片氮磷化学计量学分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34(1): 17–22.
- YANG Kuo, HUANG Jian-hui, DONG Dan, et al. Canopy leaf N and P stoichiometry in grassland communities of Qinghai–Tibetan Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 17–22. (in Chinese)
- [25] Nieslen S L, Enriquez S, Duarte C M, et al. Scaling maximum growth rates across photosynthetic organisms[J]. *Functional Ecology*, 1996, 10: 167–175.
- [26] McGroddy M E, Daufresne T, Hedin L O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios[J]. *Ecology*, 2004, 85: 2390–2401.
- [27] 王雪, 雒文涛, 庾强, 等. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(7): 1795–1802.
- WANG Xue, LUO Wen-tao, YU Qiang, et al. Effects of nutrient addition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of two dominant plant species in a semiarid steppe[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(7): 1795–1802. (in Chinese)
- [28] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance[J]. *New Phytologist*, 2004, 164: 243–266.
- [29] 屠臣阳, 皇甫超河, 姜娜, 等. 不同生境黄顶菊碳氮磷化学计量特征[J]. 中国农学通报, 2013, 29(17): 171–176.
- TU Chen-yang, HUANGFU Chao-he, JIANG Na, et al. Carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics of *Flaveria bidentis* in different habitats[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29(17): 171–176. (in Chinese)
- [30] Sterner R W, Elser J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere[M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [31] 万宏伟, 杨阳, 白世勤, 等. 羊草草原群落 6 种植物叶片功能特性对氮素添加的响应[J]. 植物生态学报, 2008, 32(3): 611–621.
- WAN Hong-wei, YANG Yang, BAI Shi-qin, et al. Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Ymus chinensis* steppe in Inner Mongolia[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(3): 611–621. (in Chinese)