

表型可塑性和局域适应在紫茎泽兰入侵
不同海拔生境中的作用

张常隆^{1,2}, 李扬苹¹, 冯玉龙^{1,*}, 郑玉龙¹, 类延宝¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 紫茎泽兰是我国危害最严重的外来入侵物种之一, 为探讨表型可塑性和局域适应在其入侵中的作用, 在高、低海拔的两个样地内, 测定了来自云南南部 640~2450 m 海拔范围的 6 个种源的紫茎泽兰种群的株高、冠宽、分枝数和高温半致死温度(HSLT)。结果表明, 在高海拔样地, 各种群紫茎泽兰株高、冠宽、分枝数和 HSLT(2130 m 的哀牢山种群除外)均显著低于在低海拔样地, 紫茎泽兰各种群的株高、冠宽和分枝数的可塑性指数(0.881~0.975)均较大, 而 HSLT 的可塑性(0.052~0.200)较小。无论在高还是低海拔样地, 紫茎泽兰的株高、冠宽和分枝数在种群间的差异均不显著, 而 HSLT 在种群间的差异达极显著水平, 表现出明显的遗传分化, 但其在种群间的差异仍小于其在样地间的差异。在高海拔样地, 紫茎泽兰各种群的分枝数与种源海拔呈显著正相关; 在低海拔样地, 紫茎泽兰的 HSLT 与种源海拔呈显著负相关, 表现出明显的局域适应特征。表型可塑性和局域适应均与紫茎泽兰的入侵有关, 但前者的作用可能更大。

关键词: 表型可塑性; 遗传分化; 局域适应; 生长; 高温半致死温度; 紫茎泽兰; 入侵

文章编号: 1000-0933(2009)04-1940-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Roles of phenotypic plasticity and local adaptation in *Eupatorium adenophorum* invasions in different altitude habitats

ZHANG Chang-Long^{1,2}, LI Yang-Ping¹, FENG Yu-Long^{1,*}, ZHEN Yu-Long¹, LEI Yan-Bao¹

1 Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica 2009 29(4): 1940~1946

Abstract Phenotypic plasticity and local adaptation are two strategies with which plants acclimate to heterogeneous habitats, facilitating alien species invasions. *Eupatorium adenophorum* Sprengel is one of the worst invasive species in China. To explore the roles of phenotypic plasticity and local adaptation in *E. adenophorum* invasion, seedling height, canopy width, branch number and high semi-lethal temperature (HSLT) were measured for six *E. adenophorum* populations of different altitude origins (640–2450 m) at two common gardens located at high (1400 m) and low (2450 m) altitude, respectively. Seedling height, canopy width, branch number and HSLT (except population of 2130 m origin) were significantly lower at the high altitude garden than at the low altitude garden. The plasticity indices of seedling height (0.930–0.956), canopy width (0.881–0.952) and branch number (0.962–0.975) were relatively high, while the plasticity index of HSLT was low (0.052–0.200). At both gardens, the differences among *E. adenophorum* populations of different origins in seedling height, canopy width and branch number were not significant ($P > 0.05$), while the difference in HSLT was extremely significant ($P < 0.01$), showing genetic differentiation. However, the difference in HSLT among the studied populations was still smaller than that between gardens. At high altitude garden, branch numbers

基金项目: 云南省应用基础研究计划资助项目; 国家自然科学基金资助项目 (30670394); 中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KSCX1-SW-13-OX-0X)

收稿日期: 2007-11-22 修订日期: 2008-04-22

致谢: 在试验期间得到哀牢山生态站的支持与帮助, 在此表示感谢。

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: fy@xtbg.ac.cn

of different *E. adenophorum* populations were positively correlated with altitudes of origins. At low altitude garden, HSLT was negatively correlated with altitude of origin. The above correlations indicate local adaptation of the two variables. Our results indicate that phenotypic plasticity might be more important in *E. adenophorum* invasion in different altitude habitats than local adaptation, while both of them contribute to *E. adenophorum* invasion.

Key Words phenotypic plasticity; genetic differentiation; local adaptation; growth; high semi-lethal temperature; *Eupatorium adenophorum*; invasion

紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Sprengel) 为菊科泽兰属多年生草本或半灌木, 原产中美洲, 自 20 世纪 40 年代从中缅、中越边境传入我国云南南部, 现已蔓延于云南、广西、四川、贵州、重庆等省(市、区), 并有向北和向东蔓延的趋势, 已成为我国危害最严重的外来入侵物种之一。

从 20 世纪 70 年代开始, 科技工作者就对紫茎泽兰的分布、危害、防治、化学成分、生态学特性等进行了大量的研究, 但对其入侵机理研究较少。研究表明, 强的环境适应能力和表型可塑性^[1~7]可能与紫茎泽兰的入侵性有关。近年来的研究还表明, 虽然紫茎泽兰是无融合生殖的三倍体^[8], 但其遗传多样性较高^[9~10], 这也可能是其入侵不同生境的原因之一^[11~12]。然而, 中性标记检测到的多样性是否能体现在表型性状上还不清楚^[13]。贺俊英等发现紫茎泽兰叶片的气孔器密度、气孔器指数和上下表皮细胞数目均随植株生长海拔的变化而变化^[14], 但这并不能说明紫茎泽兰种群间发生了表型性状的遗传分化, 这些变化也可能完全是海拔不同造成的, 即表型可塑性变化的结果。到目前为止表型可塑性和局域适应在紫茎泽兰入侵中的作用还不清楚。

同质种植园试验是研究外来植物表型可塑性、表型遗传分化和局域适应的常用方法。在高、低海拔的两个同质种植园(样地)中栽培来自不同海拔的 6 个种源的紫茎泽兰种群, 测定了它们的生长参数和高温耐性, 主要探讨: (1) 紫茎泽兰是否具有高的表型可塑性? (2) 不同种群紫茎泽兰的表型性状是否发生了遗传分化? (3) 不同种群紫茎泽兰是否发生了局域适应? 即来自低海拔的种群是否具有更高的高温耐性、在低海拔样地中是否生长更好? (4) 表型可塑性和遗传分化在紫茎泽兰入侵中的相对作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2006 年 4 月下旬, 在云南省普洱市和西双版纳傣族自治州海拔不同的 6 个地点(表 1)采集了 6 个种源的紫茎泽兰种子, 每个种源地均选择相距 30 m 以上的约 20 个植株采种。2006 年 5 月下旬在云南省景东县太忠乡的温室内育苗, 40 d 后当苗高约 10 cm 时, 移栽到位于太忠乡海拔 1400 m 和 2450 m 的两个同质种植园(样地)内。每样地内设 16 个小区, 其中 8 个为破坏性取样小区, 用于测定高温半致死温度等; 另外 8 个为非破坏性取样小区, 用于调查植株生长。每个小区栽培各种源各 10 个不同家系的植株各 1 株, 共 60 株, 株间随机排列, 株距 40 cm, 幼苗移栽后, 定期除草。

表 1 紫茎泽兰种源地的背景信息

Table 1 Background information on the origins of the six studied populations of <i>Eupatorium Adenophorum</i>				
种源 Provenance	采集地点 Site	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Altitude (m)
1	勐仑 Menglin	21°57'989"	101°12'568"	640
2	景东 Jingdong	24°26'809"	100°51'310"	1150
3	哀牢山 Ailao Mountain	24°26'522"	100°54'007"	1420
4	哀牢山 Ailao Mountain	24°28'489"	100°58'760"	1750
5	哀牢山 Ailao Mountain	24°30'448"	100°59'431"	2130
6	哀牢山 Ailao Mountain	24°31'523"	101°00'821"	2450

1 2 试验方法

2007年 6月下旬对两样地的 8个非破坏性取样小区进行株高、冠宽和分枝数调查。株高为地表到植株顶部的距离;冠宽为植株两个相互垂直方向的冠幅直径的平均值;分枝数为地上 5cm以下的分枝数目。

2007年 7月下旬参照严寒静等的方法^[15],测定两块样地内来自不同海拔的 6个种源紫茎泽兰种群叶片的高温半致死温度(HSLT),每样地每种群测定来自 10个不同家系的植株各 1株,共 10株。将采回的同一株紫茎泽兰的成熟叶片用自来水冲洗、去离子水漂洗、滤纸吸干后,再用打孔器打出 40个叶圆片,分别装入 8个带刻度的具塞试管中,每管 5片,各加入 6ml去离子水,分别置于 29、31、33、35、37、39、41、43℃水中处理 1 h,取出后抽真空 15 min,25℃保温 1 h,振荡,测电导率 R 。然后将试管置沸水浴 15 min,取出,冷却到室温后,振荡,测第二次电导率 K 。以未作温度处理的叶片测得的电导率 C 作为本底,按公式 $Y = (R - C) / (K - C) \times 100\%$ 计算该温度的相对电导率。用 Logistic 方程 $y = 1 / (1 + b_0(b_{1i}))$ 拟合 8个处理温度和相对电导率的关系方程,求出曲线出现拐点时的温度 $t = -(\ln b_0) / (\ln b_1)$,以此作为叶片组织的 HSLT。

根据 Valladares 等的方法^[16],计算各参数的可塑性指数,即两个海拔样地中某参数的最大值减去其最小值再除以其最大值。

1 3 数据处理

用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验同一样地内不同种源种群间的差异;用独立样本 t 检验(Independent-samples t test)分析同一种源种群在样地间的差异;用双变量相关分析(Bivariate Correlation,采用 Pearson 相关系数)检验样地内各种群所测参数与种源海拔的相关性。所有分析均用 SPSS 12.0(SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA)软件完成。

2 结果

2 1 不同种源种群紫茎泽兰的生长参数和高温半致死温度

无论在低海拔样地还是在高海拔样地,紫茎泽兰株高、冠宽和分枝数在种群间的差异均不显著,而 HSLT 在种群间的差异达极显著水平(表 2)。在高海拔样地,各种群紫茎泽兰株高、冠宽、分枝数和 HSLT(种源 5 除外)均显著低于其在低海拔样地。在低海拔样地,紫茎泽兰的株高、冠宽和分枝数与其种源海拔相关不显著,而 HSLT 与种源海拔呈显著负相关;在高海拔样地,紫茎泽兰株高、冠宽和 HSLT 与种源海拔相关不显著,而分枝数与种源海拔呈显著正相关(图 1)。

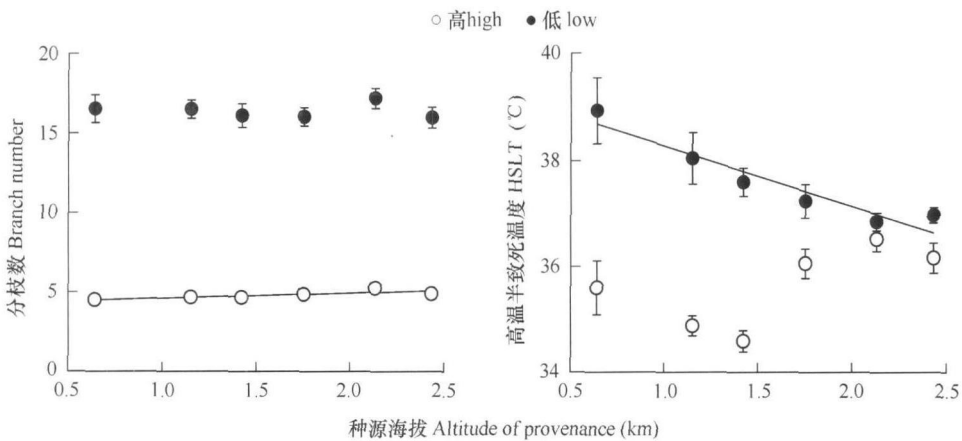


图 1 在高、低海拔样地内各种群紫茎泽兰的分枝数和高温半致死温度与种源海拔的关系

Fig 1 The correlations between branch number, high semi-lethal temperature (HSLT) and altitude of provenance in different populations of *Eupatorium adenophorum* grown at high and low altitude fields

2 2 各种源紫茎泽兰种群各参数的可塑性指数

紫茎泽兰各种群的生长参数的可塑性指数均较大,而 HSLT 的可塑性较小(图 2)。其中株高的可塑性指数在 0.930~0.956 之间;冠宽的可塑性指数在 0.881~0.952 之间;分枝数的可塑性指数在 0.962~0.975 之

间; 而 HSLT 的可塑性指数在 0.052~0.200 之间, 低海拔种源紫茎泽兰种群 HSLT 的可塑性指数明显大于高海拔种源种群。

表 2 不同种源紫茎泽兰种群在高、低海拔样地内株高、冠宽、分枝数和高温半致死温度 (HSLT) 的差异
Table 2 The differences in seedling height, canopy width, branch number and high semi-lethal temperature (HSLT) among the six studied *Eupatorium adenophorum* populations of different origins grown at high and low altitude fields

项目 Item	试验地海拔 Altitude of field	种源 1 Provenance 1	种源 2 Provenance 2	种源 3 Provenance 3	种源 4 Provenance 4	种源 5 Provenance 5	种源 6 Provenance 6	F-value among provenance
株高 Plant height (cm)	低 Low	107.4±1.7	106.0±1.2	104.2±1.1	106.0±1.4	105.1±1.5	106.2±1.2	0.601
	高 High	16.7±0.8	16.6±0.6	14.8±0.7	16.7±0.6	16.6±0.6	16.8±0.6	1.339
	***	***	***	***	***	***		
冠宽 Canopy width (cm)	低 Low	42.6±1.0	42.4±0.7	42.2±0.7	42.5±0.7	42.6±0.8	43.3±0.7	0.250
	高 High	14.2±0.6	13.7±0.5	13.0±0.6	13.7±0.5	14.4±0.5	14.2±0.5	0.979
	***	***	***	***	***	***		
分枝数 Branch number	低 Low	16.5±0.9	16.5±0.6	16.1±0.7	16.0±0.6	17.2±0.6	15.9±0.7	0.491
	高 High	4.5±0.3	4.7±0.3	4.7±0.3	4.9±0.3	5.3±0.3	4.9±0.3	0.670
	***	***	***	***	***	***		
高温半致死温度 High semi-lethal temperature	低 Low	38.9±0.6a	38.0±0.5ab	37.6±0.3bc	37.2±0.3bc	36.9±0.2c	37.0±0.1bc	4.736*
	高 High	35.6±0.5ab	34.9±0.2bc	34.6±0.2c	36.1±0.3a	36.5±0.2a	36.2±0.3a	6.363***
	**	***	***	*	*			

各参数均为平均值±标准误 (对 HSLT, $n = 10$ 对生长参数 ≥ 45); 种源海拔见表 1; 同一样地内各参数在种群间的差异用单因素方差分析 (Duncan 检验) 检验; 同一种群各参数在高、低海拔样地间的差异用独立样本 t 检验分析; 不同字母表示同一样地内各参数在种群间差异显著; 各参数后的星号表示其在高、低海拔样地间的差异显著性。Population mean values $\pm$ SE are given ($n = 10$ for HSLT, $n \geq 45$ for others); The altitude of *E. adenophorum* provenance as in Table 1. The difference in each variable among populations grown in the same field was tested with one-way ANOVA (Duncan test); The difference between fields in each variable of the same population was tested with independent-samples t test. Different letters indicates significant difference in each variable between populations grown in the same field. * following each variable indicates the difference between fields in each variable of each population. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

3 讨论

表型可塑性是同一基因型在不同环境条件下产生不同表型的特性, 是生物在没有遗传变异的情况下适应环境的一种机制。在异质生境中, 表型可塑性强的植物能通过改变其形态、生长、生物量分配和生理特性等增加对各种资源的获得、占据多样的生境。表型可塑性是外来植物适应入侵地新的环境、进而成功入侵的重要机制之一^[11-12, 17]。研究发现入侵种大米草能通过调节植株大小和种子产量等而使其在不同演替阶段的群落中立足, 占据不同发育阶段的滩涂^[18-21]。入侵种紫茎泽兰^[1-7]和喜旱莲子草^[22, 23]也具有高的表型可塑性, 它们能通过调节形态、生长、生物量分配和生理特性来适应不同的光和养分水平, 进而达到入侵不同生境的目的。本研究中, 不同种源紫茎泽兰种群对海拔环境也表现出了很高的表型可塑性, 尤其是株高、冠宽和分枝数, 它们的可塑性指数均在 0.881 以上 (图 2)。在低海拔样地, 紫茎泽兰的株高、冠宽和分枝数均极显著地高于在高海拔样地 (表 2),

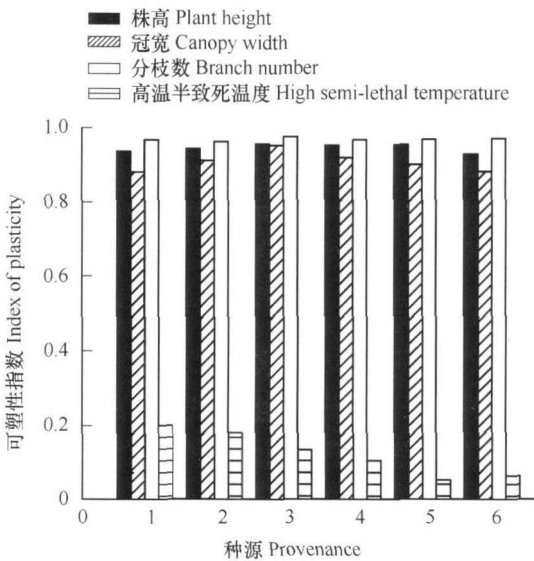


图 2 各种源种群紫茎泽兰各参数的可塑性指数
Fig. 2 The index of phenotypic plasticity of each variable in each *Eupatorium adenophorum* population of different provenance
种源编号见表 1 The number of provenance as in Table 1

表明在资源充足的低海拔样地紫茎泽兰尽量加快生长,而在资源受限或胁迫(主要是低温)的高海拔样地紫茎泽兰可以维持必要的生理功能并缓慢生长,而这种“表现最大化”和“表现维持”可能是植物通过可塑性适应环境的两种方式^[11]。Feng等^[6,7]认为,紫茎泽兰能很好地适应低光环境(表现维持),光强升高后紫茎泽兰枝叶生长加快(表现最大化)并荫蔽本地植物,这是紫茎泽兰成功入侵的重要原因之一。

另一方面,越来越多的证据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另一策略^[11, 24~31]。环境会给入侵生物带来选择压力,致使不同环境下的入侵种群间具有遗传上的差异^[30]。一般情况下,高海拔种群会比低海拔种群表现出更低的株高、更大的分枝角度、更多的分枝数和更小的叶片^[32]。从局域适应的角度看,高海拔种源种群在高海拔样地会比低海拔种源种群具有更高的适合度,而低海拔种源种群在低海拔样地会比高海拔种源种群具有更高的适合度^[33~35]。本研究发现,在高和低海拔样地内各种源种群紫茎泽兰间 HSLT 差异均显著(表 2),表现出明显的遗传分化,这种遗传分化很可能是环境选择导致的快速进化的结果,但也不能排除环境对已有基因型选择的作用。在低海拔样地, HSLT 与种源海拔呈负相关(图 1),表明各种源种群紫茎泽兰间 HSLT 的差异是局域适应的结果,低海拔种源种群高的耐高温能力有利于其适应低海拔地区的相对高温环境,对其入侵有利。在高海拔样地, HSLT 与种源海拔相关不显著,未检测到 HSLT 的局域适应,这可能与高海拔样地温度较低,低海拔种源种群的耐高温能力没有表现出来有关。虽然分枝数在种群间的差异不显著,但在高海拔样地其与种源海拔间的正相关关系(图 1)表明它有发生局域适应的趋势。

上述结果表明,在多个样地同时检测外来入侵植物表型性状遗传分化是必要的。然而,在高、低海拔样地内紫茎泽兰的株高和冠宽在不同种源种群间差异均不显著(表 2),表明这些参数未发生遗传分化,更未表现出局域适应特征。这与段惠等^[9]和桂富荣等^[10]的结果不同,她们发现在 DNA 水平上不同种群紫茎泽兰具分化。因此我们的结果还表明,利用分子标记检测到的种群间的遗传分化并不一定能体现在表型性状上,直接测定表型性状的分化能更好地解释外来植物入侵机理。

表型可塑性和遗传分化并不矛盾和相互排斥,它们是植物适应异质环境的两种策略^[25],均与外来植物的入侵有关^[12]。研究表明,某些外来种的入侵是广的生态适应性和快速进化共同作用的结果^[13, 36],表型可塑性本身也具有独立的遗传基础^[11]。在夏威夷岛的不同生境中,入侵种 *Metrosideros polymorpha* 表现出明显的形态和生理差异,通过野外和同质种植园试验发现其生理和解剖特征的差异是表型可塑性的结果;而形态学(叶片大小、叶柄长度和茎节长度等)上的差异则有一定的遗传基础,表明该物种的入侵是表型可塑性和遗传分化共同作用的结果^[36]。Premoli 和 Brewer 在安第斯山脉南部对 *Nothofagus pumilio* 的研究也发现,不同海拔种群在同化作用方面的差异是由遗传控制的,而水分利用方面的差异却是表型可塑性变化的结果^[32]。研究表明,表型可塑性和遗传分化均与紫茎泽兰的入侵有关。紫茎泽兰株高、冠宽和分枝数在不同种源种群间差异均不显著,但可塑性都很高;虽然 HSLT 在紫茎泽兰种群间差异显著,但样地间的差异(可塑性)也大于种群间的差异(分化),表明对紫茎泽兰的入侵表型可塑性可能比局域适应更重要。

References

- [1] Wang J F, Feng Y L. The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 781-786
- [2] Wang J F, Feng Y L. Allelopathy and light acclimation characteristic for *Ageratina adenophora* seedlings grown in man-made communities. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1809-1817
- [3] Zheng Y C, Feng Y L. The strategies of acclimation to growth light intensity in two exotic herbaceous species with different ecological traits in Xishuangbanna, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 727-732
- [4] Wang M L, Feng Y L. Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(5): 697-705.
- [5] Wang M L, Feng Y L, Li X. Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(4): 602-606.

- [6] Feng Y L, Wang J F, Sang W G. Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels. *Acta Oecologica*. 2007, 31: 40-47.
- [7] Feng Y L, Wang J F, Sang W G. Irradiance acclimation, capture ability and efficiency in invasive and noninvasive alien plant species. *Photosynthetica*. 2007, 45: 245-253.
- [8] Feng Y L, Wang Y H, Liu Y Y, *et al*. Karyotype of *Chromolaena odorata* and *Ageratina adenophora*. *Bulletin of Botanical Research*. 2006, 26 (3): 356-360.
- [9] Duan H, Qiang S, Su X H, *et al*. Genetic diversity of *Eupatorium adenophorum* determined by AFLP marker. *Acta Ecologica Sinica*. 2005, 25 (8): 2109-2114.
- [10] Gui F R, Guo J Y, Wan F H. Genetic variation among populations of *Ageratina adenophora* at different geographical locations in China. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*. 2006, 21(5): 72-78.
- [11] Geng Y P, Zhang W J, Li B, *et al*. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants. *Biodiversity Science*. 2004, 12(4): 447-455.
- [12] Bossdorf O, Auge H, Lafum A, *et al*. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*. 2005, 144: 1-11.
- [13] Sexton J P, McKay J K, Sala A. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications*. 2002, 12: 1652-1660.
- [14] He J Y, Qiang S, Song X L, *et al*. Comparison of the stem and leaf morphological structures of 18 communities of the foreign plant *Eupatorium adenophorum*. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*. 2005, 25(6): 1089-1095.
- [15] Yan H J, Tan F. The relation between the membrane protective system and semilethal temperature of *Gardenia jasminoides* Ellis leaves as temperature fell. *Acta Phytocologica Sinica*. 2000, 24(1): 91-95.
- [16] Valadares F, Wright S J, Lasso E, *et al*. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*. 2000, 81: 1925-1936.
- [17] Baker H G. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1974, 5: 1-24.
- [18] Marks T C, Truscott A J. Variation in seed production and germination of *Spartina anglica* within a zoned salt marsh. *The Journal of Ecology*. 1985, 73: 695-705.
- [19] Thompson J D, McNeilly T, Gray A J. Population variation in *Spartina anglica*. C. E. Hubbard. 1. Evidence from a common garden experiment. *New Phytologist*. 1991, 117: 115-128.
- [20] Thompson J D, McNeilly T, Gray A J. Population variation in *Spartina anglica*. C. E. Hubbard. 2. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytologist*. 1991, 117: 129-139.
- [21] Thompson J D, McNeilly T, Gray A J. Population variation in *Spartina anglica*. C. E. Hubbard. 3. Response to substrate variation in a glasshouse experiment. *New Phytologist*. 1991, 117: 141-152.
- [22] Xu K Y, Ye W H, Li J, *et al*. Phenotypic plasticity in response to soil nutrients in the invasive species *Alemanthera philoxeroides*. *Ecology and Environment*. 2005, 14(5): 723-726.
- [23] Xu K Y, Ye W H, Li G M, *et al*. Phenotypic plasticity in response to light intensity in the invasive species *Alemanthera philoxeroides*. *Journal of Wuhan Botanical Research*. 2005, 23(6): 560-563.
- [24] Baker H G, Stebbins G L editors. The genetics of colonizing species. Academic Press, New York, USA, 1965.
- [25] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*. 1995, 44: 363-383.
- [26] Lee C E. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*. 2002, 17: 386-391.
- [27] Hangelbroek H H, Santanaria L, de Boer T. Local adaptation of the pondweed *Potamogeton pectinatus* to contrasting substrate types mediated by changes in propagule provisioning. *Journal of Ecology*. 2003, 91: 1081-1092.
- [28] Knight T M, Miller T E. Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research*. 2004, 6: 103-113.
- [29] Lenssen J P M, van Kleunen M, Fischer M, *et al*. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology*. 2004, 92: 696-706.
- [30] Maron J L, Vilam, Bommarco R, *et al*. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*. 2004, 74(2): 261-280.
- [31] Bischoff A, Cremenieux L, Smilauerova M, *et al*. Detecting local adaptation in widespread grassland species: the importance of scale and local plant community. *Journal of Ecology*. 2006, 94: 1130-1142.
- [32] Premoli A C, Brewer C A. Environmental vs. genetically driven variation in ecophysiological traits of *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations. *Australian Journal of Botany*. 2007, 55: 585-591.
- [33] van Andel J. Intraspecific variability in the context of ecological restoration projects. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 1998, 1: 221-237.

[34] Hufford KM, Mazer S J. Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration. Trends in Ecology & Evolution (Personal edition), 2003, 18: 147-155.

[35] Kalerer S R, Leyva-Estrada N, Krebs S L, et al. Frost dehardening and rehardening of floral buds of deciduous azaleas are influenced by genotypic biogeography. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59: 264-275.

[36] Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. Oecologia, 1998, 113: 118-196.

参考文献:

[1] 王俊峰,冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响. 植物生态学报, 2004, 28(6): 781~ 786.

[2] 王俊峰,冯玉龙. 人工群落中苗期紫茎泽兰的化感作用和对光环境的适应. 生态学报, 2006, 26(6): 1809~ 1817.

[3] 郑元超,冯玉龙. 西双版纳两种生态特性不同的外来草本植物对生长环境光强的适应策略. 生态学报, 2005, 25(4): 727~ 732.

[4] 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. 植物生态学报, 2005, 29(5): 697~ 705.

[5] 王满莲,冯玉龙,李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应. 应用生态学报, 2006, 17(4): 602~ 606.

[8] 冯玉龙,王跃华,刘元元,等. 入侵物种飞机草和紫茎泽兰的核型研究. 植物研究, 2006 26(3): 356~ 360.

[9] 段惠,强胜,苏秀红,等. 用 AFLP 技术分析紫茎泽兰的遗传多样性. 生态学报, 2005, 25(8): 2109~ 2114.

[10] 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. 华北农学报, 2006, 21(5): 72~ 78.

[11] 耿宇鹏,张文驹,李博,等. 表型可塑性与外来植物的入侵能力. 生物多样性, 2004, 12(4): 447~ 455.

[14] 贺俊英,强胜,宋小玲,等. 外来植物紫茎泽兰 18 个种群的茎叶形态结构比较研究. 西北植物学报, 2005, 25(6): 1089~ 1095.

[15] 严寒静,谈锋. 自然降温过程中梔子叶片膜保护系统的变化与低温半致死温度的关系. 植物生态学报, 2000, 24(1): 91~ 95.

[22] 许凯扬,叶万辉,李静,等. 入侵种喜旱莲子草对土壤养分的表型可塑性反应. 生态环境, 2005, 14(5): 726~ 726.

[23] 许凯扬,叶万辉,李国民,等. 入侵种喜旱莲子草对光照强度的表型可塑性反应. 武汉植物学研究, 2005, 23(6): 560~ 563.