

不同地理种群紫茎泽兰生长繁殖特征的比较研究

赵相健^{1,2}, 刘文耀^{1,3*}, 周 蒙^{1,2}, 马文章^{1,2}

(1 中国科学院 西双版纳热带植物园, 昆明 650023; 2 中国科学院 研究生院, 北京 100093; 3 澳大利亚 Curtin 理工大学, 珀斯 WA6845)

摘 要:对云南省 9 个不同地理种群紫茎泽兰的野外生长繁殖特性进行了调查, 并采集各种群种子在温室内培植, 观测比较它们在同质环境下的种子萌发、幼苗生长发育及植株开花结实情况。研究结果显示, (1) 野外不同地理种群紫茎泽兰之间其植株生长和繁殖特征均存在显著差异, 从南到北各种群植株的生长发育特征均呈现出先升后降的趋势, 符合从高温边缘区到适生区再到低温边缘区的分布格局规律。 (2) 在温室同质环境下不同地理种群紫茎泽兰之间除植株根冠比和种子发芽指数差异显著外 ($P < 0.05$), 植株生长繁殖的其他指标的差异均不显著, 说明野外不同地理种群紫茎泽兰的生长繁殖特性差异基本还不具有遗传性, 局域适应对紫茎泽兰入侵能力的影响还较小, 而较强的表型可塑性对紫茎泽兰入侵能力可能起到主要作用, 这可能与其入侵时间较短有关。表明在分布区边缘, 紫茎泽兰仍具有较强的繁殖能力, 将随着其生理抗性的适应性分化而具有更宽的入侵范围。

关键词:紫茎泽兰; 种群分化; 生长繁殖; 表型可塑性

中图分类号: Q948.118

文献标识码: A

Comparison of Growth and Reproduction Characters among Different Populations of *Eupatorium adenophorum* in Yunnan

ZHAO Xiang-jian^{1,2}, LIU Wen-yao^{1,3*}, ZHOU meng^{1,2}, MA Wen-zhang^{1,2}

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 3 Curtin University of Technology, Perth WA6845, Australia)

Abstract: Growth and reproduction characters of nine populations of *Eupatorium adenophorum* in different habitats were investigated in Yunnan Province, and the seed germination as well as the growth of the seedlings cultivated from these populations in greenhouse were observed during the growing period from April 2007 to May 2008. The results showed that: (1) There were significant differences of growth and reproduction characters among nine populations of *E. adenophorum*. From south to north, the growth traits of each population all showed the trend of declining after initial increase, which is inconsistent with the geological pattern of sites that change from high-temperature limiting area to suitable distribution area and then to low-temperature limiting area. (2) There were significant differences in the root-shoot ratio of the seedling and seed germination index, but the differences in the other indexes were not significant among the nine populations in greenhouse. These results indicated that strong phenotypic plasticity had an important effect

收稿日期: 2009-01-06; 修改稿收到日期: 2009-05-11

基金项目: 云南省自然科学基金项目 (2006C0056M); 中国科学院“百人计划”项目 (BRJ H2002098)

作者简介: 赵相健 (1979 -), 男 (汉族), 博士研究生, 主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者: 刘文耀, 研究员, 博士生导师, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: Liuwy@xtbg.ac.cn

on invasive ability of *E. adenophorum*, while the effect of local adaptation of the weed was not obvious. The weed had strong ability of sexual reproduction and vegetative propagation plants at the edge of its optimal distribution range, and it could extend into the wider areas with increase of the adaptability evolution of the weed.

Key words: *Eupatorium adenophorum* Spreng.; populations differentiation; growth and reproduction; phenotypic plasticity

通常,入侵植物具有宽广的分布范围和快速扩散能力^[1,2],其不同分布区种群生境条件差异显著,同时在其快速扩散过程中也要面对和适应不断出现的新环境.产生快速的进化适应(rapid evolutionary adaptation)和具有较强的表型可塑性是其应对异质生境及新生境的两种重要策略^[3-7].开展入侵种地理种群间遗传分化和表型可塑性研究有助于掌握其入侵机理和预测入侵范围及危害程度,而目前在中国有关入侵植物生态适应性变化及其入侵机理方面的研究还不多.

紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* Spreng.)于20世纪40~50年代进入中国,凭借其较强的入侵能力和生态适应性,在云贵高原地区迅速传播、扩散,已入侵占据了多种不同的生境,其分布范围包括从热带地区到温带地区,分布生境从干热河谷到高山山顶^[8].已有研究表明,不同地理种群间紫茎泽兰抗热性、抗寒性和抗旱性均存在显著差异^[9-12],不同地理种群间紫茎泽兰已经发生了生态型分化,这意味着其在入侵过程中发生了适应进化,存在着局域适应的现象.

云南具有多样化的气候和复杂的地理环境,几乎包含了全国主要的气候类型^[12].本文通过对云南省内不同地理种群紫茎泽兰野外生长繁殖特性调查和温室条件下各种群植株生长发育的观测研究,比较分析它们在不同环境下的生长适应情况和种群间形态指标的差异,探讨这些差异是否具有遗传性,以及表型可塑性和遗传分化情况,揭示不同地理种群紫茎泽兰的生态适应性,以期为深入研究紫茎泽兰入侵力和扩散机理以及该入侵种的预测分布和防控提供科学依据.

1 材料和方法

1.1 研究区概括

利用云南多样化的气候类型和复杂的地理条件,结合云南紫茎泽兰分布的情况,从南到北,在紫茎泽兰的适生分布区和上、下限,共设立了9个调查样地(图1),1~9号样地总体分布由南至北,气候包

括热带、亚热带和高原温带,地势逐渐升高,海拔和纬度同时升高体现着9个种群分布区温度逐渐降低的趋势(表1).干热河谷是中国西南地区特殊的气候类型,本研究在元江干热河谷边缘(干热河谷中心地带很少有紫茎泽兰分布)设立了调查样地,其纬度高于大渡岗(3号)和普洱(4号)样地,但其海拔低于后两者,而温度高于后两者,故将其列为2号样地.从普洱到大理红岩的亚热带地区区域的3~8号样地基本属于紫茎泽兰分布的适生区,而位于滇西北的剑川样地位于云南紫茎泽兰分布区的北缘地带.

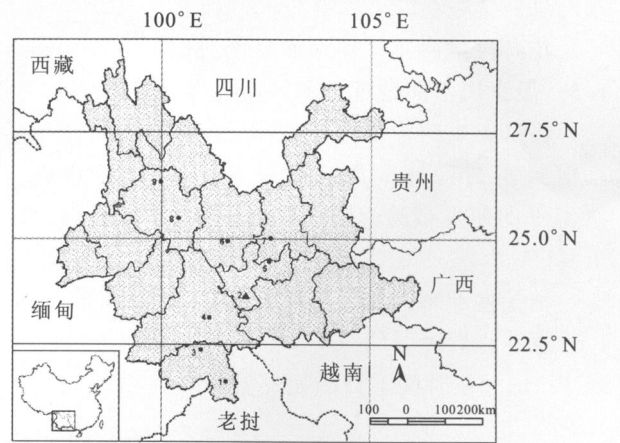


图1 野外调查样地分布图

Fig.1 The distribution map of field sampling plots of this study

1.2 野外不同地理种群紫茎泽兰生长调查

2007年4~5月在紫茎泽兰种子成熟扩散季节,调查不同样地紫茎泽兰的生长繁殖状况.每个样地设立8~10个1m×1m的样方,样方间隔距离大于20m.测量各小样方内紫茎泽兰株高(选测5株以上)、总分蘖数、开花分蘖数、每分蘖上小花数(选测8株以上)、各小花内所含种子数量(每小样方选测5朵小花)、鲜重(野外全株称量)、单分蘖湿重(野外称量后带回实验室并测其干重,每小样方选测3株分蘖).采集各样方内植株种子.实验室内植株烘干后称重,各指标计算公式为:

样方植株生物量 = 样方植株湿重 × (单分蘖干重 / 单分蘖湿重)

开花分蘖比例 = 小样方内开花分蘖数量 / 小样

表 1 野外调查样地的基本情况

Table 1 Basic information of the nine sampling plots in the field investigation

种群 Population	所处位置 Location	经纬度 Longitude/latitude	海拔 Altitude / m	年均温 Annual mean temperature/	年均降雨量 Average annual precipitation/ mm
1	勐仑 Menglun	101 35.99 'E,21 31.77 N	678	21.7	1 979
2	元江 Yuanjiang	102 00.88 'E,23 39.84 N	755	21.6	950
3	大渡岗 Dadugang	100 57.31 'E,22 22.84 N	1 293	20.2	1 600
4	普洱 Puer	101 07.28 'E,23 08.24 N	1 636	18.2	1 415
5	玉溪 Yuxi	102 33.78 'E,24 28.88 N	1 726	17.1	894
6	楚雄 Chuxiong	101 34.80 'E,24 56.87 N	1 895	14.9	929
7	昆明 Kunming	102 36.83 'E,24 58.79 N	1 981	14.5	1 050
8	红岩 Hongyan	100 26.54 'E,25 30.85 N	2 255	13.4	650
9	剑川 Jianchuan	99 59.21 'E,26 20.34 N	2 365	12.7	741

注:年均降雨量参考当地县气象局资料.各样地的年均温是根据当地县气象局年均温资料,采用海拔每升高 100 m 温度降低 0.6 的规律推算出.

Note :The annual mean precipitation was cited from local county weather bureau. The annual mean temperature at each plot was calculated based on the data of temperature and elevation of local county weather bureau and by the rule of temperature decreased by 0.6 each 100-meter increase in elevation.

方内总分蘖数量

花高比例 = 花朵离地面高度/株高.

1.3 温室内不同地理种群紫茎泽兰生长观测

将采集来的种子过筛,去除绒毛等杂质,晒干后用信封密封保持备用.2007 年 6 月初开始进行室温下的萌发试验,计算其发芽率和发芽指数,4次重复.

种子发芽率 = 种子最终发芽数/种子总数

发芽指数 = $\sum G_t / D_t$

式中, G_t 为在时间 t 日的发芽数, D_t 为相应的发芽日数^[13].

同时利用所采集的种子进行育苗,7 月把幼苗移栽至温室花盆(直径 58 cm,高度 55 cm)内,盆内土壤为腐殖土和普通土壤 1:1 混合而成,土壤 pH 6.77,有机质含量 92.81 g/kg,全 N 3.06 g/kg,全 P 1.770 g/kg,全 K 9.419 g/kg,有效 N 4.98 mg/kg,有效 P 0.289 mg/kg,有效 K 453 mg/kg.每盆内移栽 9 棵.每个种群重复 3 次,总计 27 盆,每天浇水保持土壤湿度.于 8 月中旬(幼苗期)测量植株株高,并对每株挂牌编号.随后分别在 10 月中旬(幼株期)和 2008 年 1 月中旬(成株期)测量植株株高、分蘖数,2008 年 3 月中旬(开花结实期)观测植株株高、分蘖数、生物量、根冠比、开花数和产种量等指标,并采集种子,测量其发芽率和发芽指数.

1.4 统计分析

各指标在种群间的差异均采用 Duncan 多重比较检验,所有分析在 SPSS 软件中完成,采用 Sigma-Plot 软件作图.

2 结果与分析

2.1 野外不同地理种群紫茎泽兰生长比较分析

2.1.1 营养生长特征 野外调查结果(表 2)表明不同地理种群紫茎泽兰之间生物量存在显著的差异.总体上看,1~9 号样地植株生物量呈现明显的中间高、两端低的规律.方差分析结果显示,紫茎泽兰分布的适宜区 5~8 号样地生物量最高,属于紫茎泽兰分布区的高温和低温的边缘区的 1、2、9 号样地最低,而处于紫茎泽兰由适宜分布区向高温边缘区的过渡区域的 3、4 号样地生物量居中.1~9 号样

表 2 紫茎泽兰野外不同种群营养生长比较分析

Table 2 Comparison of growth character among different populations of *E. adenophorum* in field

样地 Sample	株高 Plant height / cm	样方分蘖数 Tiller number / m ²	样方生物量 Biomass / (kg/ m ²)
1	40.60 ±2.08e	25.56 ±5.05c	0.1 ±0.02d
2	58.06 ±3.40e	23.80 ±6.54c	0.13 ±0.03d
3	100.00 ±5.43cd	56.40 ±9.51bc	0.61 ±0.15cd
4	108.63 ±4.65c	69.63 ±4.67ab	0.83 ±0.08bcd
5	143.42 ±8.50ab	97.57 ±8.03ab	1.79 ±0.15ab
6	155.24 ±4.37a	102.00 ±7.77a	1.52 ±0.18abc
7	132.83 ±5.89ab	89.00 ±9.30ab	1.98 ±0.12abc
8	133.64 ±3.29ab	84.15 ±7.09ab	1.44 ±0.12a
9	87.48 ±2.89d	20.00 ±2.23c	0.21 ±0.03d

注:表中数值为平均值 ±标准误,同一列数字后面不同字母表示差异显著 ($P<0.05$).下同.

Note :Data in the table are expressed as mean ±S. E. . Different letters after the data indicate significant difference ($P<0.05$). The same as below.

地紫茎泽兰分蘖数量以及株高的变化规律与生物量一致,适宜区植株较高的株高和分蘖数对应着其较高的样方生物量,而分布区两端植株由于其株高和分蘖均较少,样方生物量很低。

2.1.2 繁殖生长特征 不同地理种群间紫茎泽兰小样方内总产种量存在显著的差异(表 3)。与生物量变化规律相似,从 1 号至 9 号样地,样方产种量先升后降,呈现中间高两端低的规律。样方产种量两两比较分析结果显示,5~8 号样地为产种量最高的一组,1、2、9 号样地为最低的一组,而 3、4 号为中间组。小样方内开花分蘖数量、每个分蘖中花朵的数量

以及每个小花内种子的数量共同决定了样方产种量。在 9 个样地中,开花分蘖数量呈现先升高后降低的趋势,而单分蘖中小花数量也是中间高两端低,不过在中间有所波动。相对于开花分蘖数量和小花数量而言,各种群间小花内的种子数量变化程度较低,但仍达到极显著水平,种群 1 号和 9 号样地显著低于 2 号至 7 号种群,而 2 号至 7 号样地间则差异不显著。总体上看,开花分蘖数量、单分蘖中小花数量和小花内种子数量均表现出两端样地较低的特征,因此样方产种量也存在着明显的中间样地高、两端样地低的特征。

表 3 不同种群紫茎泽兰野外繁殖特征比较分析

Table 3 Comparison of reproduction characters among different populations of <i>E. adenophorum</i> in field				
样地 Sample	开花分蘖数 Flowering tiller number/plot	单分蘖中小花数量 Floret number/tiller	小花内种子数 Seed number/floret	样方产种量 Seed number (10 ³)/plot
1	5.25 ±1.01d	22.89 ±2.37d	50.44 ±2.01d	4.77 ±0.74c
2	7.60 ±2.50d	35.00 ±5.70cd	67.00 ±3.77ab	19.97 ±7.26c
3	26.40 ±3.88cd	68.04 ±7.95cd	68.14 ±2.73a	122.41 ±23.18c
4	38.75 ±8.60bcd	86.72 ±6.02bc	61.71 ±2.67abc	205.28 ±41.63bc
5	57.14 ±12.44abc	179.88 ±16.96a	62.67 ±2.16ab	640.35 ±77.46a
6	87.89 ±10.93a	133.00 ±11.17ab	66.38 ±3.27ab	745.16 ±56.75a
7	77.75 ±14.41a	145.16 ±9.17ab	62.25 ±2.54ab	597.29 ±129.56ab
8	71.92 ±9.28ab	169.39 ±13.24a	55.83 ±2.12bcd	545.75 ±63.62ab
9	12.60 ±1.65d	88.24 ±6.89bc	51.14 ±2.22cd	63.73 ±9.34c

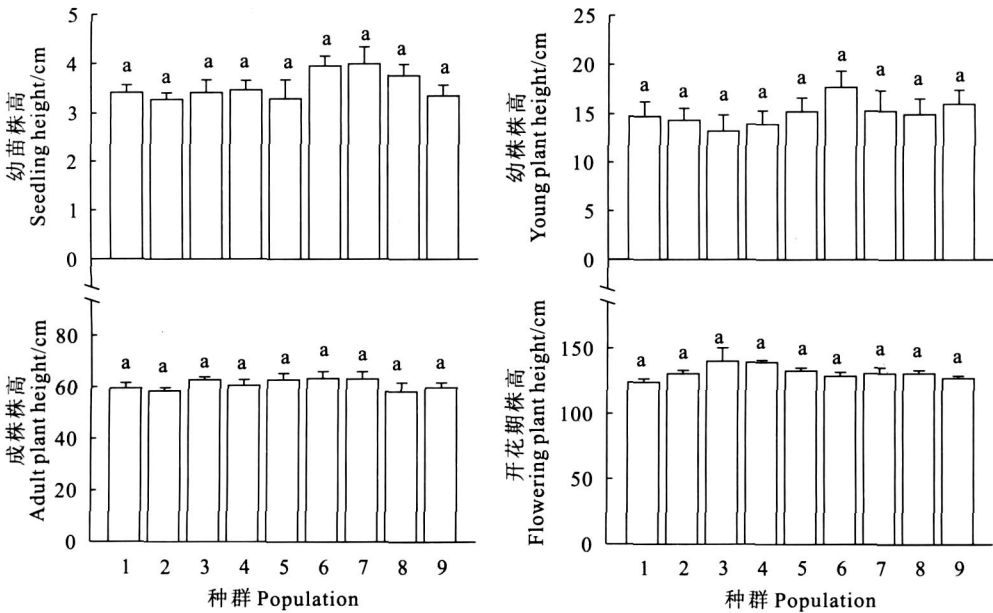


图 2 温室内不同生长时期植株高度特征种群间比较
图内相同字母表示 9 个种源间株高差异均不显著 ($P>0.05$)

Fig. 2 Comparison of plant heights of different populations of *E. adenophorum* in greenhouse
Same letter in each chart indicates not significant difference ($P>0.05$) of plant height among the nine provenances

野外调查中发现,在 1 号(勐仑)、3 号(大渡岗)和 4 号(普洱)这 3 个纬度较低的样地中植株普遍存在花序没有位于植株顶部的现象,其中 1 号样地表现最为明显,花朵分布高度不到株高的 60 %,随后随着纬度的升高花位高度比例逐渐升高,从 2 号样地(元江)开始达到约 100 %,即花朵位于植株的顶部。

2.2 温室内不同地理种群紫茎泽兰生长的比较

方差分析结果(图 2)显示,在温室内同一生境生长时,幼苗期、幼株期、成株期和开花结实期植株的株高在各种群间差异均不显著。

在植株开花结实期,温室内植株生物量和分蘖数量指标在各种群间均差异不显著。而根冠比在 9 个种群间差异达到极显著水平(图 3)。两两比较分

析结果显示 6~9 号种群的根冠比显著高于 2 号、4 号和 5 号地的种群。在繁殖生长方面,单株所含小花数量、小花内的种子数量以及推算出来的单株产种量 3 个繁殖生长指标在 9 个种群间均差异不显著。另外,各种群植株的花序均基本位于植株顶部,花位高度比例在种群间也没有显著差异。

2.3 不同地理种群紫茎泽兰种子萌发率的比较

野外采集来的种子在实验室室温条件下进行萌发实验,从表 4 可以看出,9 个种群种子在相同环境下发芽率差异显著,但是与样地变化序列相关性不强,反映出野外种子质量受到植株所处小生境影响较大。而 9 个种群在温室生长结实后,其所产种子发芽率差异不显著,说明野外各种群间种子发芽率

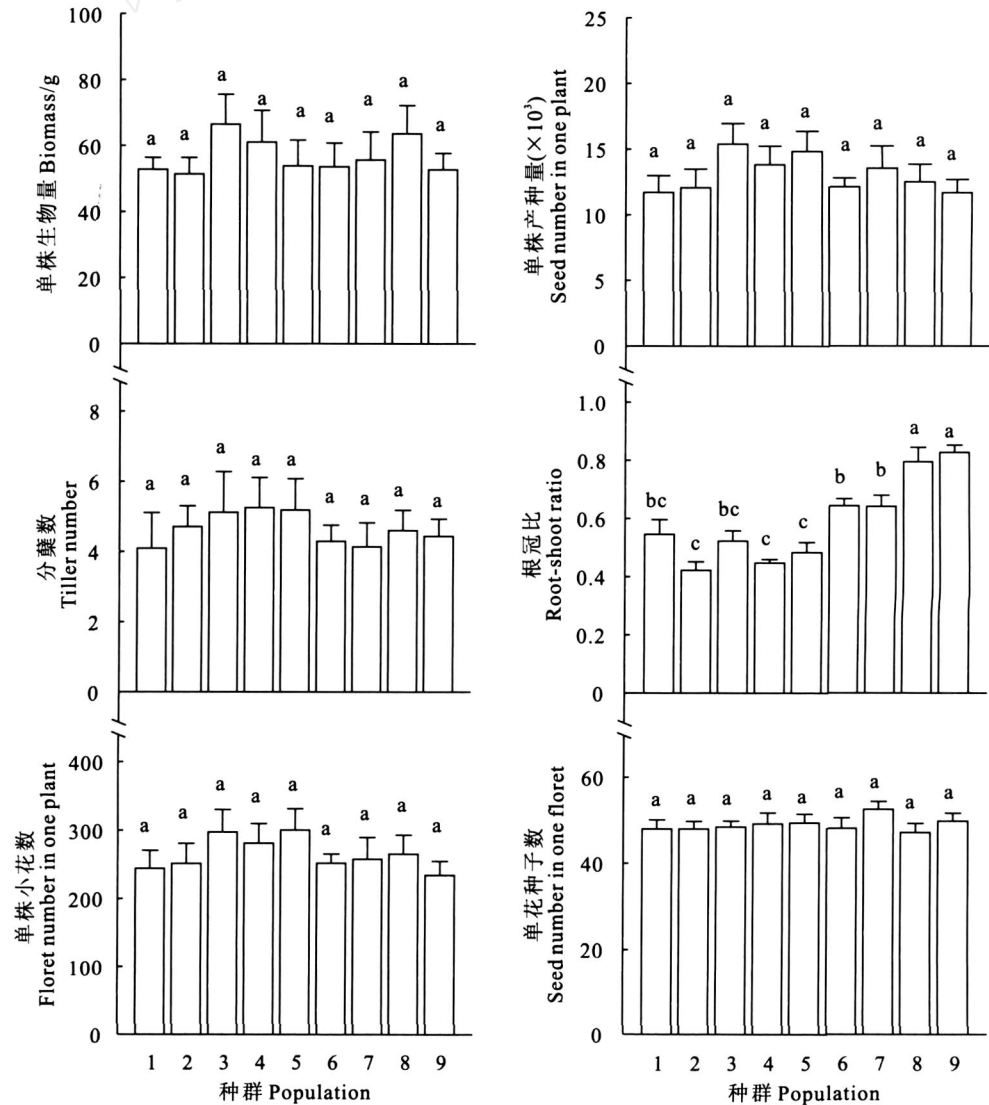


图 3 温室内开花结实期植株营养生长和繁殖生长特征种群间比较

图中柱上标有不同字母的表示差异显著 ($P < 0.05$)

Fig. 3 Growth and reproduction characters of different populations of *E. adenophorum* in greenhouse

Different letters in each chart indicate significant difference ($P < 0.05$)

表 4 不同地理种群紫茎泽兰种子发芽率和发芽指数的比较

Table 4 Comparison of germination rate and germination index of seeds from field and greenhouse among different populations of *E. adenophorum*

种群 Population	种子发芽率 Seed germination rate/ %		种子发芽指数 Seed germination index/ %	
	野外种子 Seed from field	温室种子 Seed from greenhouse	野外种子 Seed from field	温室种子 Seed from greenhouse
1	0.45 ±0.04c	0.62 ±0.09a	13.27 ±0.65bc	13.68 ±0.94ab
2	0.51 ±0.07bc	0.63 ±0.04a	13.15 ±1.22bc	14.30 ±1.07a
3	0.58 ±0.03ab	0.64 ±0.06a	18.12 ±2.08a	12.31 ±1.62ab
4	0.44 ±0.03c	0.59 ±0.02a	11.84 ±1.33c	11.79 ±0.76ab
5	0.48 ±0.04bc	0.65 ±0.07a	15.34 ±1.91ab	11.67 ±1.55ab
6	0.68 ±0.01a	0.63 ±0.03a	18.74 ±1.45a	11.90 ±0.74ab
7	0.59 ±0.04ab	0.65 ±0.03a	13.30 ±1.15bc	12.04 ±0.70ab
8	0.60 ±0.04ab	0.59 ±0.03a	17.55 ±1.20ab	10.74 ±0.35bc
9	0.68 ±0.05a	0.57 ±0.04a	18.24 ±1.04a	9.20 ±0.78c

的显著差异是生境差异造成,并未具备可遗传性.温室种子虽然其发芽率在 9 个种群间不存在显著差异,但是其发芽指数差异达到显著水平,且呈现出从 1、2 号种群到 9 号种群种子发芽指数逐渐降低的趋势,两两比较结果见图 4. 种子发芽率差异不显著,而 1、2 号种群种子发芽指数显著高于 9 号种群,1、2 号种群种子萌发具有较陡的峰,反映出种子萌发时间比较集中.而 9 号种群种子萌发峰低且宽,种子萌发时间相对分散.这些差异反映出在种子萌发时间上,不同样地间开始出现了遗传性分化.由于野外不同种群间种子发芽率差异显著,其发芽指数虽然也存在显著差异,但是未能反映出萌发时间策略上的规律.

3 讨 论

表型可塑性对入侵植物适应较宽的分布范围和异质的生境具有重要意义.在异质生境中,植株能通过改变其形态、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^[14].本研究调查结果显示,野外条件下,从热带地区到温带地区的不同紫茎泽兰种群,其植株生长和繁殖特征均存在显著差异,呈现出中间适生区生长、繁殖能力较高而两端边缘区生长、繁殖能力较低的趋势.说明紫茎泽兰在野外不同生境中表现出较强的可塑性,与以往研究结论一致^[15,16].根据生长繁殖指标进行划分,从南到北依次分为 4 个区:勐仑和元江(1、2 号样地)种群为紫茎泽兰分布的高温边缘区;大渡岗和普洱(3、4 号样地)种群为其从高温边缘区向适生区的过渡区域;玉溪、楚雄、昆明和大理红岩(5~8 号样地)为其适生区;而位于北亚热带的剑川(9 号样地)种群

为其在该经度区域的低温边缘区.

由于分布区生境的差异,物种内不同的地理种群之间的差异是普遍存在的.一方面可能是表型可塑性作用的结果,另一方面也可能是种群间遗传分化所致.已有研究表明,不同地理种群间紫茎泽兰遗传多样性较高^[17],遗传分化也可能是其入侵不同生境的原因之一^[18].本研究的温室实验结果表明,在植株生长的幼苗期、幼株期、成株期和开花结实期其生长、繁殖特征的 14 个指标在 9 个种源间均不存在显著差异(根冠比除外),说明野外所观测到的种群间的生长、繁殖特征差异基本还不具有遗传性,较强的表型可塑性对现阶段紫茎泽兰的入侵、扩散起到了主要作用,而局域适应影响则较小,这很可能与其入侵时间较短有关.随着入侵、定居时间的延长,长期处于不同环境条件的选择压力下,不同地理种群间很可能会发生适应分化而产生局域适应.已有研究表明,不同地理种群间紫茎泽兰抗热性、抗寒性和抗旱性均存在显著差异^[8,10,11],已经在生理耐性方面产生了生态型分化,在一定程度上反映出该杂草局域适应发生的趋势.在温室同质生境条件下,不同种源间根冠比仍存在显著差异,说明种群间根冠比很可能发生了遗传分化.根冠比是植物体光合作用产物分配策略的重要体现,主要受到水热条件的影响^[19].在较好的水热条件下,植株光合产物更多的分配到地上部分,根冠比通常较小;反之,在低温和干旱胁迫下,光合产物优先分配给根系,根冠比加大^[20,21].本实验中红岩(8 号)和剑川(9 号)纬度较高的样地水热条件劣于勐仑(1 号)等低纬度样地,红岩和剑川种群植株根冠比显著高于其他种群,符合水热因素对根冠比的影响规律.

种子萌发实验表明,采自温室植株种子的发芽指数在不同种源间存在显著差异,而发芽率差异不显著,说明不同种源间种子萌发时间集中程度存在显著差异。低纬度种群种子萌发时间比较集中,而高纬度种群种子则相对分散,很可能与所处地区的水热特征有关,具体关系还需进一步研究。调查同时表明,即使在紫茎泽兰分布区的高、低温边缘区样地中,1 m² 小样方内植株产种量仍达 5 000 ~ 63 000

粒,且在实验室条件下种子萌发率超过 50 %,说明即使在较为不利的环境中,紫茎泽兰仍具有较强的繁殖能力。大多数入侵植物都具有快速的适应性进化能力^[6],随着局域适应的发生,紫茎泽兰将具有更强的适应所处生境的能力,其分布区域很可能会进一步扩大。因此,对紫茎泽兰不同种群间遗传分化特征进行更长期、全面的跟踪研究是有必要的。

参考文献:

- [1] GOODWIN B J, MCALLISTER A J, FAHRIG L. Predicting invasiveness of plant species based on biological information[J]. *Conser. Bio.*, 1999, 13: 422 - 426.
- [2] ALPERT P, BONE E, HOLZAPFEL C. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants[J]. *Per. Plant Eco. Evo. Eys.*, 2000, 3: 52 - 66.
- [3] SUL TAN S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation[J]. *Acta Bot. Neerl.*, 1995, 44: 363 - 383.
- [4] MARON J L, VILA M, BOMMARCO R, et al. Rapid evolution of an invasive plant[J]. *Ecol. Monogr.*, 2004, 74(2): 261 - 280.
- [5] JOSHI J, SCHMID B, CALDEIRA M C, et al. Local adaptation enhances performance of common plant species[J]. *Ecol. Letters*, 2001, 4: 536 - 544.
- [6] PRENTIS P J, WILSON J R, et al. Adaptive evolution in invasive species[J]. *Trends Plant Sci.*, 2008, 13: 288 - 294.
- [7] GENG Y P(耿宇鹏), ZHANG W J(张文驹), LI B(李博), CHEN J K(陈家宽). Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. *Biodivers. Sci.* (生物多样性), 2004, 12(4): 447 - 455(in Chinese).
- [8] LIU L H(刘伦辉), XIE SH CH(谢寿昌), ZHANG J H(张建华). Studies on the distribution harmfulness and control of *Eupatorium adenophorum* Spreng[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 1982, 5: 1 - 6(in Chinese).
- [9] SU X H(苏秀红), QIANG SH(强胜), SONG X L(宋小玲). Comparison of *Eupatorium adenophorum* heat tolerances of different geographical populations[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2005, 25(9): 1 766 - 1 771(in Chinese).
- [10] HUIL, SHENG Q, YALING Q. Physiological response of different croftonweed (*Eupatorium adenophorum*) populations to low temperature[J]. *Weed Sci.*, 2008, 56: 196 - 202.
- [11] SU X H(苏秀红), SONG X L(宋小玲), et al. Response of seed germination of different populations of *Eupatorium adenophorum* Spreng. to drought stress[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.* (应用与环境生物学报), 2005, 11(3): 308 - 311(in Chinese).
- [12] 沈安波, 莫泰尧, 戴炽昌. 新版云南省情[M]. 昆明: 云南人民出版社, 1996: 4 - 8.
- [13] HONG Y(宏颜), JIAO SH(娇爽), ZHAO W(赵伟), et al. Effects of saline-alkaline stress on seed of *Kochia sieversiana* seedling with different heights[J]. *Acta Pratacul. Sin.* (草业学报), 2008, 17(2): 26 - 32(in Chinese).
- [14] LU X M(陆霞梅), ZHOU CH F(周长芳), AN SH Q(安树青), FANG CH(方超), et al. Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants[J]. *Chin. J. Eco.* (生态学杂志), 2007, 26(9): 1 438 - 1 444(in Chinese).
- [15] WANG M L(王满莲), FENG Y L(冯玉龙). Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*[J]. *Acta Phytoecol. Sin.* (植物生态学报), 2005, 29(5): 697 - 705(in Chinese).
- [16] WANG J F(王俊峰), FENG Y L(冯玉龙). Allelopathy and light acclimation characteristic for *Ageratina adenophora* seedlings grown in man-made communities[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 2006, 26(6): 1 809 - 1 817(in Chinese).
- [17] DUAN H(段惠), QIANG SH(强胜), SU X H(苏秀红). Genetic diversity of *Eupatorium adenophorum* determined by AFLP marker[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 2005, 25(8): 2 109 - 2 114(in Chinese).
- [18] BOSSDORF O, HUGE H, LAFUMA L, ROGERS W E, SIEMANN E, PRATI D. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations[J]. *Oecologia*, 2005, 144: 1 - 11.
- [19] COUPLAND T T. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1979: 62.
- [20] DANIEL P R, ALVIN J M, SMUCKER, DJAIL S. Alfalfa root and shoot mulching effects on soil hydraulic properties and aggregation[J]. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 2000, 64: 725 - 731.
- [21] GENG H L(耿浩林), WANG Y H(王玉辉), WANG F Y(王凤玉), JIA B R(贾丙瑞). The dynamics of root-shoot ratio and its environmental effective factors recovering *Leymus chinensis* steppe vegetation in Inner Mongolia[J]. *Acta Ecol. Sin.* (生态学报), 2008, 28(10): 4 629 - 4 634(in Chinese).