

# 喜旱莲子草茎叶解剖结构从原产地到入侵地的变异式样

潘晓云<sup>1</sup> 梁汉钊<sup>1</sup> Alejandro Sosa<sup>2</sup> 耿宇鹏<sup>1</sup> 李 博<sup>1</sup> 陈家宽<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> (生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

<sup>2</sup> (South American Biological Control Laboratory, USDA-ARS, Hurlingham-Buenos Aires 1868, Argentina)

**摘要:** 长期以来人们一直认为, 外来种入侵及其危害是由于一个物种从原产地到入侵地其环境因子改变(如天敌压力的减弱等)而导致的。近年来, 越来越多的研究者开始认识到, 生物入侵过程实际上是一个现代人类活动影响下的物种的快速进化过程, 生物入侵的进化遗传学已成为入侵生物学研究中最活跃的分支之一。作者比较了来自原产地(阿根廷)和入侵地(中国和美国)的喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)的11个种群在茎、叶解剖结构方面的变异式样, 发现所研究的19个性状在原产地(阿根廷)和入侵地(中国和美国)的变异情况明显不同: 在原产地种群中, 共有9个性状指标存在显著差异, 遗传率在49–89%之间, 这9个性状是气孔密度、气孔指数、茎直径、髓腔直径、维管柱直径、皮层厚度、维管柱面积比、髓腔面积比和叶形指数; 而在入侵地种群间, 19个性状指标均无明显差异。这表明喜旱莲子草从原产地到入侵地其遗传多样性降低; 入侵地喜旱莲子草种群间的形态变异主要为表型可塑性。根据19个形态指标对喜旱莲子草11个种群进行主成分分析和聚类, 结果显示: 所有入侵地种群和原产地的Ar1种群(Santa Fé, 59°49' W, 29°16' S)聚为一类, 原产地的Ar4 (Tandil, 59°03' W, 37°11' S)单独聚为一类, 原产地的其他4个种群聚为一类。表明Ar1种群可能与入侵中国的喜旱莲子草在基因型上更为接近。这一结果为进一步揭示喜旱莲子草入侵机理(如杂交适应性)和在原产地寻求对应天敌的生物防治工作提供了基础数据。

**关键词:** 生物入侵, 形态变异, 表型可塑性, *Alternanthera philoxeroides*

## Patterns of morphological variation of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*): from native to invasive regions

Xiaoyun Pan<sup>1</sup>, Hanzhao Liang, Alejandro Sosa<sup>2</sup>, Yupeng Geng<sup>1</sup>, Bo Li<sup>1</sup>, Jiakuan Chen<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science & Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433, China

<sup>2</sup> South American Biological Control Laboratory, USDA-ARS, Hurlingham-Buenos Aires 1868, Argentina

**Abstract :** The damage caused by biological invasions has traditionally been thought to result from alien species taking advantage of ecological differences between the native and introduced regions. In contrast, evidence is increasing that invasive plants can undergo rapid adaptive evolution during the process of range expansion. Using a common garden approach, we compared 19 morphological and anatomical traits of *Alternanthera philoxeroides* collected in native (Argentina) and invasive (China and USA) regions. The results show that native and invasive *A. philoxeroides* have become genetically differentiated. Populations from Argentina had significant morphological variation in nine traits, with heritability varying from 49% to 89%. The nine traits are stomatal density, stomatal index, diameter of stem, diameter of pith cavity, thickness of vascular cylinder, thickness of cortex, area ratio of vascular cylinder, area ratio of pith cavity, and leaf index. However, populations from introduced regions showed no significant variations in any of the 19 traits, indicating that the morphological differences within introduced regions might be based on phenotypic plasticity.

收稿日期: 2005-10-24; 接受日期: 2006-03-23

基金项目: 国家自然科学基金(30400052)

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jkchen@fudan.edu.cn; xypan@fudan.edu.cn

Based on the result of PCA (primary component analysis), all five introduced populations and one population from Argentina (Santa Fé, 59°49'W, 29°16'S) can be clustered as one group, implying that the Santa Fé population may have similar genotypes with the lineage introduced to China. The existence of genetically differentiation of *A. philoxeroides* between native and introduced regions should be considered in any programs that attempt management or utilization of this plant.

**Key words:** biological invasions, morphological variation, phenotypic plasticity

随着人类活动对自然界影响的日益加剧, 生物入侵已成为全球关注的问题(Vitousek *et al.*, 1997; Dukes & Mooney, 1999)。入侵种经常形成广泛的生物污染, 危及土著群落的生物多样性, 对地球生态环境造成多方面的影响, 给人类生产和生活造成巨大经济损失(Perrings *et al.*, 2000; Mack *et al.*, 2000; Ludsins & Wolfe, 2001; 陈中义等, 2004)。

生物入侵过程极其复杂, 包含着丰富而重要的科学问题。近年来, 越来越多的研究者开始认识到, 生物入侵过程实际上是一个现代人类活动影响下的物种的快速进化过程, 生物入侵的进化遗传学已成为入侵生物学研究中最活跃的分支之一(Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Siemann & Rogers, 2001; Hanfling & Kollmann, 2002; Lee, 2002; 黄建辉等, 2003; Blair & Wolfe, 2004)。生物入侵进化遗传学的研究表明: (1)由于生境改变而导致的压力(如天敌)的改变是外来种发生适应性进化的重要原因; (2)生物入侵过程伴随着丰富的遗传变异, 比如杂交、多倍化、基因“权衡”(trade-off)、一些特殊基因的作用以及染色体重组等, 这为少数基因型的成功入侵提供了自然选择的基础(Hanfling & Kollmann, 2002; Lee, 2002); (3)由于遗传漂变或繁育系统的变异等原因, 许多入侵成功的种群的遗传多样性较低(Thompson, 1991; Villablanca *et al.*, 1998; Tsutsui *et al.*, 2000; Xu *et al.*, 2003; Ye *et al.*, 2003)。同时, 大量生态学研究表明, 外来种在入侵地可以适应和占据非常多样化的生境, 表现出很高的形态可塑性(Daehler, 2003; Pan *et al.*, 2006)。总之, 外来种从原产地到入侵地的遗传特性的改变是影响其种群建立与扩展(即成功入侵)的一个重要因素(Thompson, 1991; Villablanca *et al.*, 1998; Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Tsutsui *et al.*, 2000; Lee, 2002)。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)是一种原产于南美洲的苋科多年生草本植物, 目前已经在

热带、亚热带和暖温带地区广泛归化, 包括美国、澳大利亚、新西兰、东南亚各国、印度和中国的很多地方(Julien *et al.*, 1995)。由于喜旱莲子草能够入侵多种生境且难以控制, 因而可能造成极大的生态和经济危害(Julien *et al.*, 1995; 李振宇和解焱, 2002)。根据目前的文献资料, 喜旱莲子草入侵我国后存在以下两个重要的变异特征: (1)遗传多样性非常低(Xu *et al.*, 2003; Ye *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2005); (2)不同生境下喜旱莲子草的形态, 特别是与适应不同水分条件相关的茎的形态和解剖结构的变异很大(马瑞燕和王韧, 2004; 陶勇和江明喜, 2004)。我们的研究结果(未发表数据)也证实, 喜旱莲子草的地上部分的生物量分配较恒定, 但其水分利用效率变异很大。因此, 我们选择了11个来自原产地和入侵地的喜旱莲子草种群, 研究其茎叶解剖结构的19个性状的变异式样, 并对其进行分类, 以初步探求喜旱莲子草的种内变异式样及入侵地与原产地喜旱莲子草间的亲缘关系。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

本实验共收集到包括来自原产地和入侵地的11个喜旱莲子草种群(表1)。其中来自原产地阿根廷的种群6个, 分别编号Ar1、Ar2、Ar3、Ar4、Ar5和Ar6, 由本文作者之一的Alejandro Sosa采集并邮寄到中国(有检疫证明); 来自入侵地的种群5个, 其中2个来自美国(编号为USA1、USA2), 3个来自中国(编号为SH、GX、YN)。采样时间为2004年10–12月间。样株从上述地点随机挖采, 间距大于20 m。

### 1.2 实验设计和取样

剪取每个种群的生长整齐、健壮的植株茎段进行室内扦插繁殖。2005年3月初开始扦插, 一个月后选取生长整齐的扦插苗株, 单株定植在直径25 cm、深40 cm的塑料花盆中。培养基质为沙和园艺用营养土。采用完全随机区组实验设计。在温室内进行

表1 本实验中11个喜旱莲子草种群的来源  
Table 1 Type, locality and sample size of 11 *Alternanthera philoxeroides* populations

	种群代码 Population code	采样地点 Locality	经度 Longitude	纬度 Latitude	样本量 Sample size
原产 Native	Ar1	Santa Fé, Argentina	59°49'W	29°16'S	3
	Ar2	Cauelas, Argentina	58°44'W	35°00'S	3
	Ar3	San Ignacio, Argentina	55°53'W	27°11'S	3
	Ar4	Tandil, Argentina	59°03'W	37°11'S	3
	Ar5	Tucuman, Argentina	65°32'W	26°09'S	3
	Ar6	Estero Chajá, Argentina	59°29'W	27°07'S	3
入侵 Invasive	USA1	Texas, USA	-	-	7
	USA2	Louisiana, USA	-	-	7
	SH	上海Shanghai, China	121°4'E	31°2'N	20
	YN	昆明Kunming, China	102°7'E	25°0'N	20
	GX	南宁Nanning, China	108°3'E	22°8'N	20

摆放3个长条凳作为区组, 每个种群3个重复, 分别随机摆放在3条长凳上。每隔3 d将同一长凳上的花盆随机倒换位置, 以保证同样的光照。5月上旬采集枝条和叶片进行相应实验。

从每盆中剪取植株靠近土面的第一对侧枝, 分别测量它们的第3、4、5节间的长度, 其平均值作为该株的平均节间长。分别从上述节间的中部取茎段制成徒手切片(共6个); 在解剖镜下(2×10倍)观察各切片, 记录厚角细胞束和微管束的数目; 用测微尺测量茎直径、皮层厚度、维管柱直径和髓腔的直径。根据测量数据计算皮层厚度比(皮层厚度/茎截面半径)、维管柱面积比(维管柱横切面积/茎截面面积)、髓腔面积比(髓腔面积/茎截面面积)。

从主茎茎端数第2、3节上选取3片完全展开的生长完整的叶片用于叶表皮特征的研究; 从第一对侧枝上取5–8片完全展开的生长完整的叶片, 分别测量叶长和叶宽, 计算叶形指数(叶长/叶宽)。从叶片中部靠近中脉的地方, 撕取叶片下表皮制成临时玻片, 在Olympus光学显微镜下以10 × 40倍观察。每个玻片随机选取5个视野, 统计视野中的表皮细胞和气孔的数目; 每视野中选取5个气孔器的保卫细胞测量其长度和宽度; 计算气孔密度(单位视野的气孔数目)、气孔指数(气孔数目/表皮细胞数目)和保卫细胞形态指数(保卫细胞长/宽)。

1.3 统计分析

所有的统计分析均用软件SPSS10.0完成。将各测定数据以株为重复单元(即每个种群各有3次重复)进行多元的单因子方差分析(MANOVA), 以比

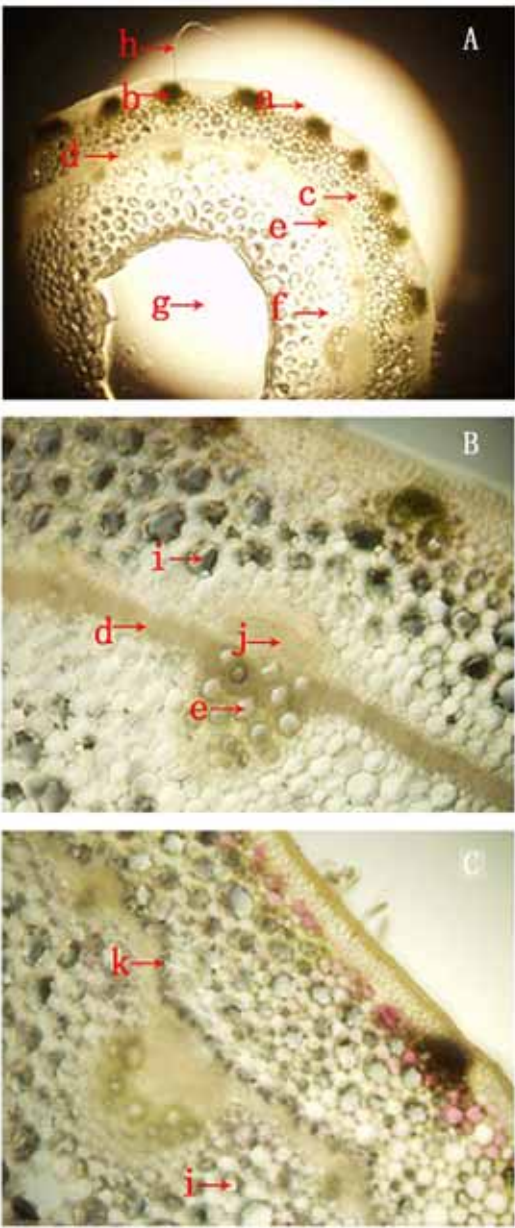
较喜旱莲子草的原产地和入侵地种群在茎叶结构方面的变异式样和幅度在总体上是否存在差异。然后, 对每类指标进行方差分析(ANOVA)。最后, 根据植物数量遗传学方法, 利用方差分析的结果分别估算原产地和入侵地种群各个性状的遗传率( $h^2$ )(马育华, 1982), 以确定遗传因素和随机环境因素对各性状变异的相对重要性。根据所测定的19个性状, 采用主成分分析对11个种群进行聚类(潘晓云等, 2000)。

2 结果

2.1 茎和叶的结构特征

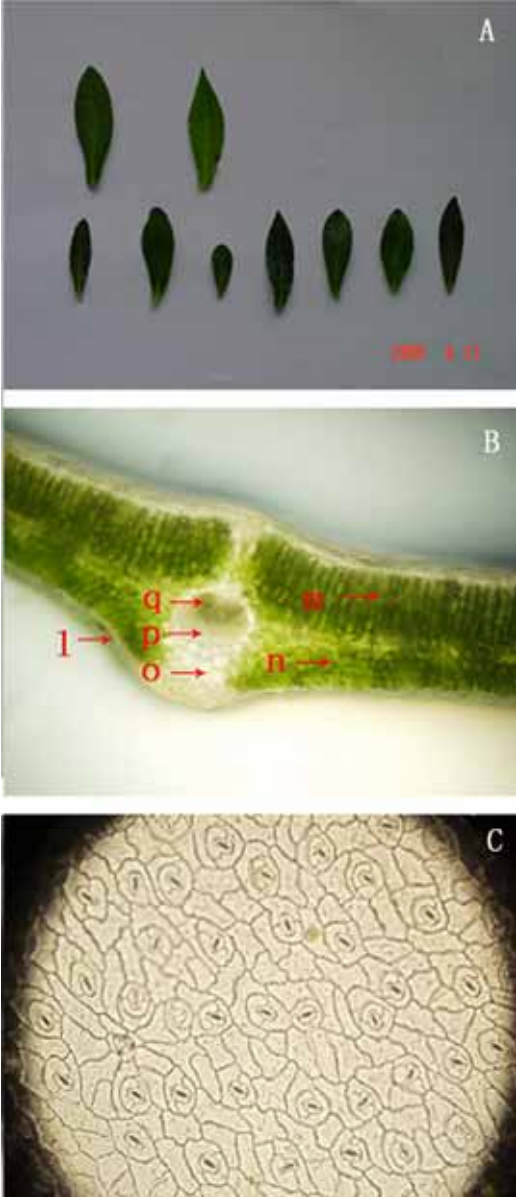
喜旱莲子草具有典型的双子叶植物茎的结构(图1)。通过对喜旱莲子草茎的结构的大量观察, 发现其明显的特征是: 输导和通气组织发达而机械支持组织较弱。比如, 维管束中木质部导管发达(较粗的导管其输导效率高, 支持力弱); 其皮层薄壁细胞中有由相邻细胞壁消失而形成的细胞腔; 整个薄壁细胞区域细胞大小不一, 象海绵室一样, 这可能与茎的通气相关; 髓部空腔的形成是茎适应水生环境的典型特征。而主要的机械支持组织是厚角组织以及木质部的一些组织, 这与喜旱莲子草适应暖温带和亚热带湿润气候的特性相关。

喜旱莲子草叶形变异很明显(图2A), 主要表现在叶尖的性状和叶长宽比的差异。叶片栅栏组织发达, 由多层排列整齐且富含叶绿体的长圆形细胞组成; 海绵组织由多层形状不规则、排列疏松的叶肉细胞组成, 细胞内富含叶绿体; 表皮细胞形状不规



**图1** 喜旱莲子草茎横切面结构示意图(A:  $\times 40$ ; B:  $\times 200$ ; C:  $\times 100$ )  
a: 表皮层; b: 厚角组织; c: 皮层薄壁细胞; d: 形成层; e: 导管; f: 髓薄壁细胞; g: 髓腔; h: 表皮毛; i: 结晶体; j: 韧皮部; k: 内皮层  
Fig. 1 The cross-section structure of stem of *Alternanthera philoxeroides* (A,  $\times 40$ ; B,  $\times 200$ ; C,  $\times 100$ ). a, Cuticular layer; b, Collenchyma cell layer; c, Paraenchymatous cell; d, Cambium; e, Vessel; f, Paraenchymatous cell of pith; g, Pith cavity; h, Epidermis hair; i, Crystal; j, Phloem; k, Endodermis.

则、排列紧密, 气孔保卫细胞为肾型(图2B、C)。



**图2** 喜旱莲子草不同居群叶形的变异(A)、叶的横切面结构(B,  $\times 40$ )和叶表皮结构(C,  $\times 400$ )  
l: 表皮层; m: 栅栏组织; n: 海绵组织; o: 厚壁细胞; p: 韧皮部; q: 木质部  
Fig. 2 Morphological variation (A), the cross-section structure of leaf (B), and leaf epidermis (C) of *Alternanthera philoxeroides*. l, Epidermis; m, Palisade tissue; n, Spongy tissue; o, Sclerenchymatous cell; p, Phloem; q, Xylem.

2.2 原产地和入侵地喜旱莲子草茎叶性状变异的差异

根据MANOVA结果, 所测度的19个性状的变异情况在原产地与入侵地间有明显不同(表2、3): Wilks'  $\lambda$ 在原产地差异显著( $P = 0.012$ ), 而在入侵地

表2 喜旱莲子草的原产地和入侵地种群间19个性状变异的MANOVA分析结果  
Table 2 MANOVA analysis of variations of 19 traits among native and invasive populations of *Alternanthera philoxeroides*

类群 Type	变异来源 Source of variation	Wilks' $\lambda$	处理间自由度 df (H)	误差项自由度 df (E)	<i>P</i>
原产 Native	种群间 Inter-population	<0.001	50	7.9	0.012
	重复 Repeat	0.014	20	2.0	0.710
入侵 Invasive	种群间 Inter-population	<0.001	32	5.3	0.077
	重复 Repeat	<0.001	16	2.0	0.109

表3 喜旱莲子草的原产地和入侵地种群间19个性状变异的ANOVA分析结果 ( $h^2$  表示有显著差异的性状的遗传率)  
Table 3 ANOVA analysis of variations of 19 traits among native and invasive populations of *Alternanthera philoxeroides* ( $h^2$  represents the heritability for traits with significant variations,  $P < 0.05$ )

性状 Traits	入侵地种群 Invasive population		原产地种群 Native population		$h^2$ (%)
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	
叶长 Leaf length (LL, cm)	1.129	0.408	1.109	0.414	—
叶宽 Leaf width (LW, cm)	0.947	0.485	1.152	0.395	—
叶形指数 Leaf index (LI)	2.098	0.173	6.936	0.005	66.5
气孔指数 Stomatal index (SI)	0.644	0.646	25.241	0.000	89.0
气孔密度 Stomatal density (SD, no. / view)	1.292	0.350	5.937	0.008	62.2
保卫细胞长度 Guard cell length (GCL, $\mu\text{m}$ )	0.740	0.590	1.355	0.318	—
保卫细胞宽度 Guard cell width (GCW, $\mu\text{m}$ )	0.511	0.730	1.732	0.214	—
保卫细胞形态指数 Guard cell index (GCI)	1.388	0.320	0.270	0.919	—
表皮细胞密度 Epidermal cell density (ECD, no. / view)	2.378	0.138	1.395	0.305	—
节长 Length of internode (LIn, cm)	0.753	0.583	1.333	0.326	—
茎直径 Diameter of stem (DS, mm)	1.003	0.460	13.738	0.000	80.9
皮层厚度 Thickness of cortex (TC, mm)	1.419	0.311	3.854	0.033	48.7
维管柱直径 Thickness of vascular cylinder (TVC, mm)	1.134	0.406	12.216	0.001	78.9
髓腔直径 Diameter of pith cavity (DPC, mm)	1.849	0.213	9.554	0.001	74.0
皮层面积比 Area ratio of cortex (ARC, %)	0.480	0.751	1.910	0.180	—
维管柱面积比 Area ratio of vascular cylinder (ARVC, %)	2.299	0.147	12.259	0.001	79.0
髓腔面积比 Area ratio of pitch cavity (ARPC, %)	2.408	0.135	9.989	0.001	73.4
维管束数 No. of vascular bundles (NVB)	1.157	0.397	0.276	0.916	—
厚角细胞束数 No. of collenchyma bundles (NCB)	0.328	0.852	0.258	0.926	—

差异不显著( $P = 0.077$ ), 表明总体上原产地种群存在明显的变异而入侵地种群的变异较小。在所研究的19个性状中, 有9个在原产地的不同种群间存在显著差异, 它们是气孔密度、气孔指数、茎直径、髓腔直径、维管柱直径、皮层厚度、维管柱面积比、髓腔面积比和叶形指数。这些性状的遗传率( $h^2$ ) 在48.7–89.0%之间, 说明在原产地这些性状的变异主要由遗传因素决定。而在入侵地种群间, 所测定的19个性状均无明显差异, 表明入侵地喜旱莲子草种群间的变异主要为表型差异。

2.3 根据茎叶性状的聚类分析

为了了解入侵地的喜旱莲子草种群与原产地的哪些种群更为接近, 我们尝试着用19个性状对11

个喜旱莲子草种群进行主成分分析和聚类。对第一主分量影响最大的依次是髓腔面积比、髓腔直径、气孔保卫细胞长度、维管柱面积比、气孔形态指数、维管柱直径和气孔保卫细胞宽度。对第二主分量影响最大的主要是茎直径、叶形指数、气孔数目、气孔指数、维管束数目。前两个主分量可以解释种群间变异的66%。喜旱莲子草种群间在气孔和茎输导组织上的较大变异也暗示出该物种对生境的水分条件的敏感性和适应性。根据第一、二主分量对11个种群聚类的结果显示(各类别的茎叶结构参数的平均值见表4): 5个入侵地的种群和1个原产地的种群(Ar1)聚为一类, 原产地的Ar5单独聚为一类, 入侵地的其他4个种群聚为另一类(图3)。暗示Ar1可能

表4 依据PCA结果分类后喜旱莲子草的19个性状的平均值及全部11个种群的平均值(±标准误)、最大值和最小值  
Table 4 Means of 19 traits from three types of *Alternanthera philoxeroides* based on the results of PCA (see Fig.3)

	Type I (n=6)	Type II (n=4)	Type III (n=1)	Mean (n=11)	Max.	Min.
叶长 LL (cm)	4.2	3.8	4.5	4.1 ± 0.13	4.8	3.5
叶宽 LW (cm)	1.5	1.3	1.1	1.4 ± 0.05	1.7	1.1
叶形指数 LI	2.8	2.9	4.0	2.9 ± 0.15	4.0	2.4
气孔指数 SI	0.24	0.24	0.31	0.25 ± 0.008	0.31	0.22
气孔密度 SD (no./ view)	35.8	52.8	91.0	47.0 ± 5.52	91	29
保卫细胞长度 GCL (μm)	34.9	29.4	29.1	32.4 ± 1.12	37.6	27.1
保卫细胞宽度 GCW (μm)	10.4	9.9	9.7	10.2 ± 0.16	11.0	9.30
保卫细胞形态指数 GCI	3.34	2.97	3.02	3.2 ± 0.07	3.6	2.9
表皮细胞密度 ECD (no. / view)	148.0	220.0	289.0	187.0 ± 16.07	289	122
节长 Lln (cm)	5.5	4.7	6.0	5.3 ± 0.25	6.9	3.9
茎直径 DS (mm)	3.6	3.7	4.7	3.7 ± 0.12	4.7	3.3
皮层厚度 TC (mm)	0.50	0.47	0.52	0.49 ± 0.011	0.55	0.43
维管柱直径 TVC (mm)	1.96	2.35	2.22	2.12 ± 0.095	2.80	1.63
髓腔直径 DPC (mm)	1.03	1.70	1.49	1.32 ± 0.135	2.23	0.59
皮层面积比 ARC (%)	0.14	0.13	0.11	0.13 ± 0.004	0.15	0.11
维管柱面积比 ARVC (%)	0.54	0.64	0.48	0.57 ± 0.021	0.68	0.48
髓腔面积比 ARPC (%)	0.27	0.46	0.32	0.35 ± 0.035	0.55	0.16
维管束数 NVB	13.7	14.0	16.0	14.0 ± 0.5	16	11
厚角细胞束数 NCB	27.7	29.3	29.0	28.0 ± 0.5	31	25

英文缩写同表3 Abbreviations see Table 3

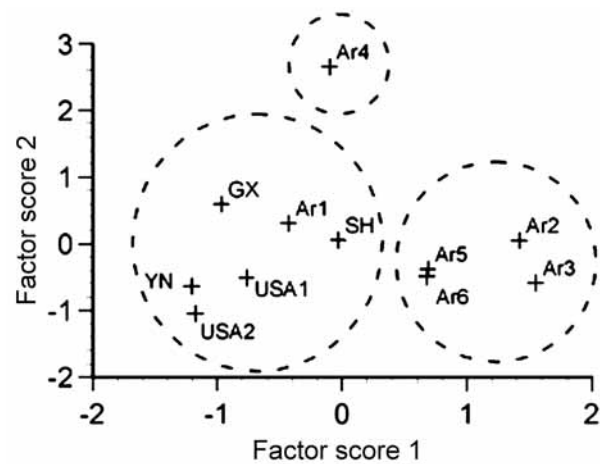


图3 根据19个茎叶性状的PCA前2位主因子对喜旱莲子草11个种群的聚类  
来自原产地的Ar1和所有入侵地的种群为第 I 类, 原产地的Ar4为单独的第 II 类, 原产地的其他4个种群为第 III 类。种群编号同表1。  
Fig. 3 Classification of the 11 populations of *Alternanthera philoxeroides* according to the first two leading factors of PCA. Native Ar1 and all populations from introduced regions belong to type I; native Ar4 is the type II, and the other native populations belong to type III. Population codes see Table 1.

是入侵中国和美国的喜旱莲子草的源种群。

3 讨论

3.1 喜旱莲子草的种内变异

对来自原产地和入侵地的喜旱莲子草的11个种群在茎、叶解剖结构方面的变异式样的研究表明喜旱莲子草从原产地到入侵地的遗传多样性降低。这一结果与文献中关于喜旱莲子草种内变异状况的报道相符。如根据标本和文献记录, Pedersen (1999)指出喜旱莲子草在南美洲存在两种类型: 具披针形叶、叶尖呈锐角的*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *angustifolia* Suess(图4A)和具卵形叶、叶尖钝圆的*A. philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *philoxeroides* (图4B)。另外, 在阿根廷, 喜旱莲子草的繁殖方式也存在变异, 有的居群开花结实通过种子繁殖, 而有的居群通过无性繁殖(Sosa *et al.*, 2003)。

对我国境内喜旱莲子草的研究表明, 其遗传多样性极低, 说明可能是来自同一基因型的无性克隆(Xu *et al.*, 2003; Ye *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2005)。外来种入侵中遗传多样性的降低并不是一个个别现象, 实际上伴随着外来种引入, 其定居过程中的奠基者效应、瓶颈效应以及小种群的遗传漂变等原因, 往往造成很多外来种在入侵地的遗传变异降





图4 喜旱莲子草的种内变异

A为原产地的*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *angustifolia* Suess; B为原产地的*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *philoxeroides*; C为来自原产地Santa Fé的变种; D为入侵中国的类型。

Fig. 4 Intraspecific variation of *A. philoxeroides*. A, Native *A. philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *angustifolia* Suess; B, Native *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *philoxeroides*; C, Native variety from Santa Fé; D, *A. philoxeroides* from China.

低。比如, 阿根廷蚂蚁等位基因多样性在入侵美国加州后约降低57%(Tsutsui *et al.*, 2000), 入侵欧洲后降低了28%(Tsutsui & Case, 2001)。以引入我国的喜旱莲子草为例, 它是在战争时期作为军马饲料随侵华日军带到上海, 然后扩散到全国其他地方; 而在我国的大多数地方喜旱莲子草都是通过根、茎来繁殖, 因而造成其遗传多样性很低(Xu *et al.*, 2003; Ye *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2005)。在美国, 喜旱莲子草存在窄茎型和宽茎型两种生物型(Kay & Haller, 1982), 它们的同工酶谱、生长和对除草剂的反应存在差异(Wain *et al.*, 1984)。本实验中所采集的显然是分布在美国两个地点的同一类型, 因而在茎叶形态上没有显著差异。

### 3.2 喜旱莲子草对水分条件差异的可塑性反应

本文的结果还表明, 喜旱莲子草与水分代谢相关的茎叶结构特征的变异较高, 但是这些变异在原产地主要由遗传因素控制, 而在入侵地主要为形态可塑性, 即同一基因型在不同环境条件下的形态变化。我国研究者对喜旱莲子草茎叶形态随水分条件发生明显变化的现象有过相关研究(马瑞燕和王韧, 2004; 陶勇和江明喜, 2004), 并且经常在研究中称之为不同的“生态型”, 如“水生型”、“陆生型”等。我们认为这种划分是不准确的, 因为它们很可能是同一基因型的不同表型。至少, 这需要同质的园(common garden)种植实验和群体遗传学的验证。

通过对喜旱莲子草茎的解剖结构的研究(马瑞燕和王韧, 2004; 陶勇和江明喜, 2004), 发现其基本的特征是: 输导和通气组织发达而机械支持组织较弱。实际上, 喜旱莲子草的分枝保持直立状态的主要支持力来自木质部的水分代谢和膨压, 而不是木质部的加厚和次生化(未发表数据)。这种不需额外增加物质投入而保持茎的输导和支持功能的特性(陶勇和江明喜, 2004), 提高了喜旱莲子草的入侵力。对水分条件的表型可塑性可能是决定喜旱莲子草入侵力的重要因素(耿宇鹏等, 2004)。

### 3.3 入侵地与原产地喜旱莲子草的亲缘关系

本研究根据19个性状对11个喜旱莲子草种群进行主成分分析和聚类, 可以将6个原产地种群划分成3个类型(图3), 这与Sosa等(2003)的研究结果一致。通过对原产地喜旱莲子草进行的野外调查和种植实验, Sosa等(2003)发现, 喜旱莲子草在原产地主要有两个类型, 即分布于阿根廷布宜诺斯艾利斯以北较低纬度的*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *angustifolia* Suess(图4A)和主要分布于较高纬度的(35°–40° S) *A. philoxeroides* (Mart.) Griseb f. *philoxeroides*(图4B); 同时他们还发现, 位于两类型交错带的 Santa Fé种群(叶尖锐角, 叶形指数约为2.9; 图4C)是一个兼具*angustifolia* (叶尖锐角, 叶形指数约为4.0)和*philoxeroides* (叶尖钝角, 叶形指数约为2.8)特征的新类型。Alejandro Sosa及其在阿根廷的合作者认为, Santa Fé可能是原有类型的杂交种。最近他们已经得到以Santa Fé种群为杂交种的染色体方面的证据(私人交流)。

本文通过茎叶解剖结构数据的聚类发现, 5个入侵地的种群和原产地的Santa Fé种群聚为同一类, 暗示Santa Fé种群可能是入侵中国和美国的喜旱莲子草的源种群。但这一结果还需进一步验证。因为我们只是选择很少的样点和19个茎叶结构性状作的分析; 另外, PCA结果的前两个主成分在解释种群间变异时的比例偏低, 这些都需要我们在今后的研究中对更多性状进行数量遗传学分析后, 才能科学地阐明入侵地与原产地喜旱莲子草的亲缘关系。虽然如此, 本文的研究结果依然为进一步揭示喜旱莲子草入侵机理和在原产地寻求天敌的生物防治工作提供了基础数据。

### 参考文献

- Blair AC, Wolfe LM (2004) The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology*, **85**, 3035–3042.
- Chen ZY (陈中义), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2004) Ecological consequences and management of *Spartina* spp. invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**, 280–289. (in Chinese with English abstract)
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **34**, 183–211.
- Dukes JA, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 135–139.
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 7043–7050.
- Geng YP (耿宇鹏), Zhang WJ (张文驹), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2004) Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants. *Biodiversity Science* (生物多样性), **12**, 447–455. (in Chinese with English abstract)
- Hanfling B, Kollmann J (2002) An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 545–546.
- Huang JH (黄建辉), Han XG (韩兴国), Yang QE (杨亲二), Bai YF (白永飞) (2003) Fundamentals of invasive species biology and ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **11**, 240–247. (in Chinese with English abstract)
- Julien M, Skarratt BH, Maywald GF (1995) Potential geographical distribution of alligator weed and its biological control by *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management*, **33**, 55–60.
- Kay SH, Haller WT (1982) Evidence for the existence of distinct alligatorweed biotypes. *Journal of Aquatic Plant Management*, **20**, 37–41.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386–391.
- Li ZY (李振宇), Xie Y (解焱) (2002) *Invasive Alien Species in China* (中国外来入侵种). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Ludsin SA, Wolfe AD (2001) Biological invasion theory: Darwin's contributions from the origin of species. *BioScience*, **51**, 780–789.
- Ma RY (马瑞燕), Wang R (王韧) (2004) Effect of morphological and physiological variations in the ecotypes of alligatorweed, *Alternanthera philoxeroides* on the population rate of its biocontrol agent *Agasicles hygrophila*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 24–30. (in Chinese with English abstract)



- Ma YH (马育华) (1982) *Quantitative Genetics for Plant Breeding*(植物育种的量遗传学基础). Jiangsu Science and Technology Press, Nanjing. (in Chinese)
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology*, **5**, 1–20.
- Pan XY (潘晓云), Wang GX (王根轩), Cao ZY (曹子义) (2000) The climatic suitable ecotypes in China for introduction of almond. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **20**, 1069–1075. (in Chinese with English abstract)
- Pan XY, Geng YP, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2006) The influence of abiotic stress and phenotypic plasticity on the distribution of invasive *Alternanthera philoxeroides* within a wetland community. *Acta Oecologica*, in press.
- Pedersen TM (1999) Amaranthaceae (*Catalogo de las plantas Vasculares de la Argentina*). II. In: *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* (eds Zuloaga FO, Morrone O). Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Perrings C, Williamson M, Cheltenham SD (2000) *The Economics of Biological Invasions*. Edward Elgar, London.
- Siemann E, Rogers WE (2001) Genetic differences in growth of an invasive tree. *Ecology Letters*, **4**, 514–518.
- Sosa AJ, Julien M, Cordo HA (2003) New research on alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in its South American native range. In: *The 6th International Symposium on Biological Control of Weeds* (eds Cullen JM, Briese DT, Kriticos DJK, Lonsdale WM, Morin L, Scott JK), pp. 180–185. CSIRO Entomology Canberra, Australia.
- Tao Y (陶勇), Jiang MX (江明喜) (2004) Study on anatomical structure adaptation of stem of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb to various water condition. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **22**, 65–71. (in Chinese with English abstract)
- Thompson JD (1991) The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience*, **41**, 393–401.
- Tsutsui ND, Case TJ (2001) Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution*, **55**, 976–985.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 5948–5953.
- Villablanca FX, Roderick GK, Palumbi SR (1998) Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. *Molecular Ecology*, **7**, 547–560.
- Vitousek PM, DAntonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1–16.
- Wain RP, Haller WT, Martin DF (1984) Genetic relationship among two forms of alligator weed. *Journal of Aquatic Plant Management*, **22**, 104–105.
- Wang BR, Li WG, Wang JB (2005) Genetic diversity of *Alternanthera philoxeroides* in China. *Aquatic Botany*, **81**, 277–283.
- Xu CY, Zhang WJ, Fu CZ, Lu BR (2003) Genetic diversity of alligator weed in China by RAPD analysis. *Biodiversity and Conservation*, **12**, 637–645.
- Ye WH, Li J, Cao HL, Ge XJ (2003) Genetic uniformity of *Alternanthera philoxeroides* in South China. *Weed Research*, **43**, 297–302.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣)