• 研究报告 •

喜旱莲子草在青藏高原对模拟增温的可塑性：引入地和原产地种群比较

邓铭先¹, 黄河燕¹, 沈诗韵¹, 吴纪华^{1,2,3}, 拉琼^{2,3}, 斯确多吉⁴, 潘晓云^{1,2,3*}

1. 复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200438; 2. 西藏大学-复旦大学生物多样性与全球变化联合实验室, 拉萨 850000; 3. 西藏大学生命科学系与生物多样性研究所, 拉萨 850000; 4. 中国科学院青藏高原研究所青藏高原地球系统科学国家重点实验室, 北京 100101

摘要: 气候变暖背景下植物可通过关键性状的表型可塑性来适应环境温度的增加。表型可塑性增强进化假说预测定植到新环境中的入侵植物种群具有演化出更强表型可塑性的潜力。此前对可塑性进化的研究涵盖了外来植物性状对水分条件、光照变化、土壤养分、邻体根系以及天敌防御等的响应, 而较少有研究关注增温条件下植物重要性状的可塑性进化。已有的部分研究多集中在温带和热带地区, 而较少关注入侵植物在高寒地区对增温的响应; 且研究多集中在植物生长相关性状, 较少关注功能性状和防御性状。本研究采用同质园实验比较了喜旱莲子草6个引入地(中国)种群和6个原产地(阿根廷)种群, 在西藏拉萨模拟全天增温2℃处理下的适合度性状、功能性状和防御性状的响应差异。结果表明: (1)高寒地区模拟全天增温显著提高了喜旱莲子草总生物量(+36.4%)、地上生物量(+34.5%)、贮藏根生物量(+51.4%)和毛根生物量(+33.6%), 降低了分枝强度(-19.8%)和比茎长(-30.2%); (2)模拟全天增温使引入地种群的比叶面积和黄酮含量增加, 而原产地种群则相反。这些结果表明高寒地区全天增温2℃对喜旱莲子草可能是一种有利条件。引入地种群的适合度性状对模拟全天增温2℃的响应比原产地种群更强, 而其光能利用相关性状和防御性状的响应可能提升了其在高寒地区的适合度。因此, 在未来全球气候变暖的背景下, 高寒地区温度升高可能更有利于喜旱莲子草引入地种群的定植和扩散。

关键词: 增温; 表型可塑性; 植物入侵; 进化

邓铭先, 黄河燕, 沈诗韵, 吴纪华, 拉琼, 斯确多吉, 潘晓云 (2021) 喜旱莲子草在青藏高原对模拟增温的可塑性: 引入地和原产地种群比较. 生物多样性, 29, 1198–1205. doi: 10.17520/biods.2021095.

Deng MX, Huang HY, Shen SY, Wu JH, La Q, Dorji T, Pan XY (2021) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming in the Tibet Plateau in introduced vs. native populations. Biodiversity Science, 29, 1198–1205. doi: 10.17520/biods.2021095.

Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming in the Tibet Plateau in introduced vs. native populations

Mingxian Deng¹, Heyan Huang¹, Shiyun Shen¹, Jihua Wu^{1,2,3}, Qiong La^{2,3}, Tsechoe Dorji⁴, Xiaoyun Pan^{1,2,3*}

1 Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200438

2 Tibet University-Fudan University Joint Laboratory for Biodiversity and Global Change, Lhasa 850000

3 Institute of Biodiversity, Department of Biology, Tibet University, Lhasa 850000

4 State Key Laboratory of Tibetan Plateau Earth System Science, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101

ABSTRACT

Aims: Phenotypic plasticity for key traits in plants can adapt in response increasing temperatures seen through climate change. Under the evolution of increased phenotypic plasticity hypothesis, populations of invasive species have greater phenotypic plasticity than native populations. Studies of this hypothesis have mostly focused on the plasticity of invasive plants to light, water, nutrients, neighbors, and natural enemies. Studies focusing on these key plant traits under warming conditions are mostly concentrated in temperate and tropic regions, while alpine regions are overlooked. Additionally, these studies mostly focus on plant growth-related traits, while relatively little attention has been paid to

收稿日期: 2021-03-14; 接受日期: 2021-06-13

基金项目: 国家自然科学基金(41771053; 32071659; 31770524)和西藏自治区教育科学研究2020年度课题(XZJYKTZD09)

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

plant resistance and the secondary metabolites of defense traits in response to warming, especially in alpine region. Here, test for differences in plant fitness traits, important functional traits, and defense traits in response to daily warming between introduced and native populations of invasive plants. Specifically, we explore the following questions: (1) Will the phenotypic plasticity of fitness traits, functional traits and defense traits of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides* respond to daily air warming? (2) If so, does this response differ between introduced and native populations? (3) Does this response differ between alpine regions and tropic regions?

Methods: Using 6 populations of the invasive plant *A. philoxeroides* from the introduced region in China and 6 populations from their native region in Argentina, we conducted a field experiment to simulate a daily warming of 2°C in Lhasa City, Tibet Autonomous Region (Alpine region: 91.04° E, 29.64° N) from August to October 2020. We placed plants from each of the 12 populations into the control plots and the warming plots, and each treatment had three replicates. There were a total of 72 experimental units in the experiment (2 origins × 6 populations × 2 temperature treatments × 3 replicates). After 8 weeks of growth, we harvested all plants and measured the several variables. The fitness traits we measured included total biomass, ground biomass, storage root biomass and hair root biomass. The functional traits we measured included branching intensity, specific stem length, root-to-shoot ratio, and specific leaf area. The defense traits we measured included triterpenoid saponins and flavonoids.

Results: Simulated daily warming of 2°C significantly increased the total biomass of *A. philoxeroides* (+36.4%), the ground biomass (+34.5%), the storage root biomass (+51.4%), the hair root biomass (+33.6%), and reduced the specific stem length (−30.2%) and branching intensity (−19.8%). Simulated daily warming of 2°C increased the specific leaf area (+15.1%) and flavonoids (+8.9%) of the introduced populations, while the native populations showed the opposite effect (−22.9%, −30.0%).

Conclusions: These results indicate that simulated daily warming of 2°C in alpine regions is a positive condition for the invasive plant *A. philoxeroides*. The fitness traits of the introduced populations have greater plasticity to simulated daily warming, and the plasticity of some plant functional traits and defense traits of the introduced populations may have greater fitness in alpine regions. As a consequence, we conclude that increasing temperatures due to global climate change may be beneficial to colonization and spread of introduced populations of *A. philoxeroides* in the alpine region.

Key words: warming; phenotypic plasticity; plant invasion; evolution

全球变暖和生物入侵是全球生态变化的重要研究内容(Sala et al, 2000)。气候变暖对物种分布、群落组成和生态系统结构有着至关重要的影响(Shabani et al, 2020), 也为外来植物的入侵和扩张创造了条件(Sorte et al, 2013)。气候变暖条件下, 随着“热岛”的形成和物种传播方式的改变, 植物能将分布范围扩张到更高纬度和更高海拔的地区(Walther, 2002)。对于年均气温较低的生境, 气候变暖的影响更加显著(Harvey, 1995; Janion-Scheepers et al, 2018)。

对温度响应的可塑性是植物成功入侵的关键因素之一(Hyldgaard & Brix, 2012)。已有研究指出, 在气候快速变化的背景下, 表型可塑性是植物适应短期温度波动和长期温度变化的决定性策略(Nicotra et al, 2010)。表型可塑性通常被定义为个体基因型为响应环境变异而产生不同表型的能力(Pigliucci, 2001), 在生物入侵中具有重要作用(Richards et al, 2006)。表型可塑性增强进化假说(evolution of increased phenotypic plasticity hypothesis)预测, 定植到新环境的入侵植物种群相比于原产地

种群具有演化出更强表型可塑性的潜力(Richards et al, 2006)。此前对可塑性进化的研究涵盖了外来植物性状对水分条件、光照变化、土壤养分、邻体根系以及天敌防御等的响应(DeWalt et al, 2004; Hawkins, 2018; 于良瑞等, 2020; Lucob-Agustin et al, 2021; Yang et al, 2021), 而较少有研究关注增温条件下入侵植物重要性状的表型可塑性进化(Hyldgaard & Brix, 2012), 且已有的部分研究聚焦于热带和温带地区(Zhou & He, 2020; 黄河燕等, 2021), 较少关注入侵植物在高寒地区对增温的响应; 且研究多聚焦于植物适合度相关性状(He et al, 2012; Ren et al, 2020), 而植物的防御性状(特别是次生代谢抗性产物)很少报道(Bauerfeind & Fischer, 2013)。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*, 又称空心莲子草、水花生)是苋科莲子草属一种原产于阿根廷的多年生草本植物, 能适应多种生境且生长迅速(Holm et al, 1969), 现已广泛分布于欧洲和非洲以外的大陆和岛屿(Buckingham, 1995; Sainty et al, 1997)。表型可塑性在喜旱莲子草的入侵中发挥着重

要作用。此前已有研究在北热带地区对比了喜旱莲子草引入地与原产地种群重要性状对模拟全天增温响应的差异,发现热带地区温度升高可能不利于喜旱莲子草种群多度的增加(黄河燕等, 2021)。目前有研究表明喜旱莲子草已经入侵到西藏东南部林芝市察隅县(张丽等, 2018), 不排除其未来入侵到更高海拔地区的可能。另外, 将自然种群暴露在极端的环境中, 可以更清楚地预测入侵植物的潜在分布区以及未来环境变化对入侵植物的影响(Chevin & Hoffmann, 2017)。因此在气候变暖的背景下, 在青藏高原研究比较喜旱莲子草引入地和原产地种群对增温的响应, 及其结果是否与热带地区存在差异具有一定意义。

为此, 我们选用喜旱莲子草引入地(中国)和原产地(阿根廷)的各6个种群, 于西藏自治区拉萨市农业科学院实验田进行了模拟全天增温2℃的实验, 旨在探讨下列问题: (1)在高寒地区, 喜旱莲子草的适合度、功能和防御性状在模拟全天增温处理下是否具有表型可塑性? (2)这种可塑性在原产地种群和引入地种群间是否存在差异? (3)这种可塑性在热带地区与高寒地区间是否存在差异?

1 材料与方法

1.1 实验材料

喜旱莲子草原生于亚热带生境, 如今已广泛分布于热带、亚热带和暖温带的水陆生境中。其很少通过有性繁殖扩张种群, 在自然状态下主要通过贮藏根或克隆茎段无性繁殖来扩张种群(潘晓云等, 2007)。本实验选取的喜旱莲子草分别来自阿根廷(原产地)和中国(引入地)各6个采样点, 每个采样点收集20个以上茎段作为一个种群。为防止重复收集并去除母体效应, 每个茎段在采集时均间隔50 m以上, 所有茎段均在温室中培养三代以上。这些采样点基本覆盖了喜旱莲子草在中国和阿根廷的主要分布区域。

1.2 实验设计

模拟全天增温实验于西藏自治区拉萨市农业科学院(91.04° E, 29.64° N, 海拔3,651 m)进行。该地属于高原山地气候, 空气稀薄, 日照时间长, 年均气温7.4℃, 实验期间平均气温14.8℃, 年降水量650 mm。增温仪器为MRM-2420红外辐射器(Kalglo Electronics, 伯利恒, 美国宾夕法尼亚州), 用金属

架将辐射器悬挂于实验材料四周, 距地表垂直高度为2 m。该辐射器能将实验材料周围空气温度提高约2℃ (1.5–2.5℃)。在对照组样地金属架上悬挂形状大小相同的空盒以确保实验组与对照组相同的遮光条件(附录1)。实验基质为有机营养土(泥炭土、珍珠岩、蛭石和椰糠混合物, 去虫, pH值5.5–7.0, 有机质 ≥ 45%), 等量装入7.5 cm × 12 cm × 8 cm (底径 × 口径 × 高)的透明塑料杯中, 加入少量去离子水使其湿润。

从培养三代后的每株植物上切取粗细相似、长约4 cm并包含一个茎节的茎段, 用去离子水清洗后放入铺上纸巾的育苗盘, 将育苗盘放入模拟气候培养箱(光照12 h, 日间28℃, 夜间25℃, 湿度60%)中培养, 期间保持纸巾湿润至茎段萌发。将新发芽的茎段移植到盛有基质的塑料杯中, 每个容器只种植1株植株以避免邻体效应。在室内相同条件下培养2周, 以保证所有幼芽均定植成功。之后将发育良好且生长状况相似、具2对叶的幼苗移至增温实验样地。分别对每个来源地的6个种群进行增温2℃和对照(环境温度)两种处理, 每种处理设置3个重复, 实验总计72株植株。每周对每株植株施加50 mL标准霍格兰溶液, 确保植物生长发育所需营养供给。除温度外, 辐照度、降雨和草食作用等均为自然条件, 同时为了避免位置效应, 每个植株随机排列, 并且每周分别将各组植株位置重新随机排列, 以模拟在自然状态下各种群对全球变暖的响应。每日观察植株状态确保所有植株正常生长发育, 每周测量株高、分枝数并拍照。实验周期为8周, 于2020年10月17日收获所有植株。

1.3 指标测定

本实验测定的性状包括: (1)适合度性状: 总生物量(total biomass)、地上生物量(ground biomass)和地下生物量(包括贮藏根(storage root biomass)和毛根生物量(hair root biomass)); (2)主要功能性状: 根冠比(root to shoot ratio, RSR)、分枝强度(branching intensity, BI)、比茎长(specific stem length, SSL)和比叶面积(specific leaf area, SLA); (3)防御性状: 黄酮(flavonoids)含量和三萜皂苷(triterpenoid saponins)含量。喜旱莲子草主要通过无性繁殖扩张种群, 贮藏根生物量可以作为其主要的营养繁殖分配(潘晓云等, 2007)。根冠比是反映植物健康状况以及响应物理或化学胁迫的重要指标(Agathokleous et al,

2019); 分枝强度即侧枝生物量与主枝生物量的比值, 与种内竞争强度有关(Winkler & Fisher, 1999); 比茎长反映了茎段粗细程度, 与植物耐受性和昆虫取食率有关(潘晓云等, 2007); 比叶面积反映了植物光能利用率和光合作用效率(Gunn et al, 1999); 黄酮对植物抵抗紫外线具有一定作用(Treutter, 2005), 且黄酮类物质和皂苷作为植物的组成性和诱导性防御物质, 在保护植物免受食草动物侵害方面充当阻吓、毒素和消化抑制剂的角色(Faizal & Geelen, 2013)。

将植株完整挖出后清洗干净, 自茎基部剪断分为地上、地下两部分。地上部分将主枝、侧枝和叶片分开, 地下部分将贮藏根和毛根分开。分别将每株植株所有叶片平铺拍照并用软件Digimizer计算总叶面积(精确到 0.01 cm^2), 测量主枝长度(精确到 0.1 cm)。将植株各部分分别装袋, 放入烘箱中 60°C 烘干至恒重后, 用电子分析天平将各部分分别称重(精确到 0.001 g), 得到适合度性状数据, 再经计算得到各功能性状数据。取各植株叶片 20 mg 磨成粉末, 分别用 10 mg 粉末提取黄酮和三萜皂苷。用酶标仪于 395 nm 处测定黄酮吸光值, 以木犀草素为黄酮标准样品制定黄酮含量标准曲线; 于 215 nm 处测定三萜皂苷吸光值, 以齐墩果酸为三萜皂苷标准样品制定三萜皂苷标准曲线。

1.4 统计分析

用SPSS 25进行数据分析, 用Origin 2018绘图。采用夏皮罗-威尔克检验(Shapiro-Wilk test)检测数据的正态性, 为保证所有数据残差满足正态分布, 对总生物量和地上生物量进行开平方转换。以混合效应模型检测不同来源地的植物对模拟全天增温

的可塑性是否存在显著差异。将增温处理和来源地(阿根廷或中国)作为固定效应, 种群作为随机效应, 对总生物量、地上生物量、贮藏根生物量、毛根生物量、根冠比、分枝强度、比茎长、比叶面积、黄酮含量和三萜皂苷含量检验以下效应: (1)来源地效应显著表示不同来源地种群间的遗传差异; (2)增温处理效应显著表示种群对温度增加具有可塑性; (3)来源地和增温的交互作用显著则表示不同来源地种群对增温的可塑性存在差异。

2 结果

2.1 适合度性状、主要功能性状和防御性状对模拟全天增温的响应

高寒地区模拟全天增温显著提高了喜旱莲子草的总生物量(+36.4%)、地上生物量(+34.5%)、贮藏根生物量(+51.4%)和毛根生物量(+33.6%), 降低了分枝强度(-19.8%)和比茎长(-30.2%) (图1, 表1)。

2.2 引入地和原产地种群间各性状对模拟全天增温的响应的差异

喜旱莲子草引入地和原产地种群的比叶面积($F = 4.630$, $P = 0.044$)和黄酮含量($F = 5.733$, $P = 0.027$)对模拟全天增温的响应差异显著(图1, 表1)。与对照相比, 全天增温 2°C 处理下原产地种群的比叶面积减少了22.9%, 黄酮含量减少了30.0%, 而引入地种群的比叶面积增加了15.1%, 黄酮含量增加了8.9%。

其他性状对模拟全天增温的可塑性在引入地和原产地种群间虽然无显著差异, 但引入地种群的一些性状表现出了对模拟全天增温的响应更强的趋势: 包括总生物量($F = 2.928$, $P = 0.118$)、地上生

表1 喜旱莲子草在全天增温 2°C /不增温处理下的适合度性状、功能性状和防御性状在引入地(中国)和原产地(阿根廷)种群间的差异($F(P)$)。粗体表示效应显著($P < 0.05$), 斜体表示弱显著($P < 0.10$)。

Table 1 Effects of simulated daily warming on fitness traits, functional traits and defense traits between two different origins (introduced and native) of *Alternanthera philoxeroides* ($F(P)$). BI, Branching intensity; RSR, Root to shoot ratio; SLA, Specific leaf area; SSL, Specific stem length. Significant effects are marked in bold, and marginally significant effects are marked in italics.

变异来源 Source of variation	适合度性状(生物量) Fitness trait (biomass)				功能性状 Functional trait				防御性状 Defense trait	
	总 Total	地上 Ground	贮藏根 Storage root	毛根 Hair root	分枝强度 BI	比茎长 SSL	根冠比 RSR	比叶面积 SLA	黄酮 Flavonoids	三萜皂苷 Triterpenoid saponins
模拟全天增温 Simulated daily warming (W)	6.698 (0.027)	7.054 (0.024)	12.804 (0.005)	22.444 (0.001)	4.585 (0.058)	67.458 (< 0.001)	1.999 (0.188)	0.248 (0.624)	2.183 (0.155)	1.837 (0.205)
来源地 Origin (O)	0.044 (0.839)	0.008 (0.933)	0.879 (0.371)	0.549 (0.476)	1.252 (0.289)	3.883 (0.077)	0.028 (0.870)	2.407 (0.137)	0.023 (0.880)	1.677 (0.224)
W × O	2.928 (0.118)	2.334 (0.158)	2.548 (0.141)	0.199 (0.665)	0.761 (0.404)	0.365 (0.618)	0.178 (0.682)	4.630 (0.044)	5.733 (0.027)	1.675 (0.225)

图1 喜旱莲子草对模拟全天增温的响应及其在引入地和原产地种群间的差异(平均值 ± 标准误)

Fig. 1 Responses of *Alternanthera philoxeroides* to simulated daily warming and difference between introduced (China) and native (Argentina) populations (mean ± SE). BI, Branching intensity; RSR, Root to shoot ratio; SLA, Specific leaf area; SSL, Specific stem length.

物量($F = 2.334$, $P = 0.158$)、贮藏根生物量($F = 2.548$, $P = 0.141$)、毛根生物量和分枝强度、比茎长、根冠比和三萜皂苷含量($F = 1.675$, $P = 0.225$)。与对照相比,模拟全天增温使原产地种群的总生物量、地上生物量和贮藏根生物量分别增加了11.3%、6.2%和2.9%,三萜皂苷含量减少了13.4%,而引入地种群的总生物量、地上生物量和贮藏根生物量分别增加了67.1%、71.8%和73.1%,三萜皂苷含量保持不变。

另外,排除增温的影响,则喜旱莲子草引入地

种群的适合度性状、功能性状和防御性状与原产地种群相比均无显著差异。

3 讨论

3.1 喜旱莲子草适合度性状、功能性状和防御性状对模拟全天增温的响应

本研究发现,在高寒地区(拉萨市)模拟全天增温2℃的条件下喜旱莲子草所有种群的总生物量、地上生物量、贮藏根生物量和毛根生物量都显著增

加。而与之相反, 此前有研究发现, 在北热带地区, 模拟全天增温 2°C 条件下喜旱莲子草的总生物量、贮藏根生物量都显著降低(黄河燕等, 2021)。这一差异表明高寒地区温度升高对喜旱莲子草的生长是有利的, 而热带地区(实验期间平均温度 30.3°C)增温则对其产生胁迫。此外有研究表明, 增温条件下喜旱莲子草通过提高叶片和茎对光能的获取, 将更多的生物量分配在地上部分(Tang et al, 2020); 而在本研究中, 模拟全天增温虽然显著提高了喜旱莲子草的地上生物量, 但其地下生物量(贮藏根生物量和毛根生物量)增加的幅度更大。另外, 也有研究发现在亚热带地区全天增温 0.5°C 的条件下, 喜旱莲子草在无竞争状态下适合度性状的变化不显著(班芷桦和王琼, 2015)。上述结果表明, 喜旱莲子草在不同条件下对增温的响应可能不同, 甚至完全相反。

植物对增温的响应结果多样化的原因可能包括: (1)不同种群或生态型之间对温度的敏感性可能不同, 其光合作用最适温度也可能不同, 且增温方式(对称增温或不对称增温)和升温幅度的差异也可能导致不同结果(Shaw et al, 2000; Llorens et al, 2004); (2)实验初始条件(海拔、纬度和气候区)的不同也会导致增温造成的影响不同。因此我们建议之后在开展有关植物对增温的可塑性研究时, 需评估多方面因素可能造成的影响, 包括增温幅度和方式、植物物种(或种群)、性状类型和地理效应等。

本研究还发现, 除了对适合度性状的影响, 模拟全天增温 2°C 显著降低了喜旱莲子草所有种群的分枝强度和比茎长, 表明在高寒地区增温可能会提高植物的耐受性或抗性。与适合度性状多样化的结果不同, 功能性状对增温的响应结果是相似的, 例如在北热带地区模拟全天增温条件下喜旱莲子草分枝强度和茎端取食率降低(黄河燕等, 2021)。这表明同一物种在不同气候区的功能性状对增温的响应可能相同。

3.2 喜旱莲子草适合度性状、功能性状和防御性状对模拟全天增温的响应在引入地和原产地的差异

本研究发现, 喜旱莲子草的比叶面积($P = 0.044$)和黄酮含量($P = 0.027$)对模拟全天增温的响应在引入地和原产地间存在差异。和对照相比, 喜旱莲子草引入地(+15.1%、+8.9%)和原产地(-22.9%、-30.0%)种群的比叶面积和黄酮含量在模拟全天增

温处理下响应方向相反, 在气候变暖的条件下, 引入地种群能提高光能利用率以及对紫外线和草食作用的抗性, 而原产地种群降低了这种抗性。之前的研究也有相似的发现: 在热带地区喜旱莲子草引入地(+13.2%、+24.5%)和原产地(-5.6%、-22.5%)种群的比茎长和相对取食面积对模拟全天增温的响应方向也相反(黄河燕等, 2021)。表型可塑性增强进化假说描述了可塑性响应方向相同(强弱存在差异), 但没有关注可塑性响应方向相反的模式(于良瑞等, 2020)。引入地种群比叶面积和黄酮含量的增加表明在增温条件下其可能更适应高寒胁迫生境。原产地种群比叶面积的减少可能会减少草食作用, 同时也会降低其光能利用效率, 且黄酮含量降低也不利于抵抗高原紫外线。此外, 虽然差异并不显著, 但引入地种群的总生物量、地上生物量和贮藏根生物量在增温条件下的增长比例分别为原产地种群的6倍、12倍和25倍, 这表明引入地种群的适合度性状对增温的响应更强, 说明该种群适合度在更有利的环境下得到提升。这一结果支持表型可塑性增强进化假说, 与其“Master-of-Some”模型的预测吻合(Richards et al, 2006)。上述结果表明, 在全球气候变暖的背景下, 高寒地区温度升高可能更有利于喜旱莲子草引入地种群的定植和扩散。

最后, 我们发现喜旱莲子草引入地和原产地种群的适合度、功能和防御性状均无显著差异, 表明所研究的性状在两个原产地种群间没有明显的遗传分化。而在热带地区的实验中, 喜旱莲子草引入地种群的部分性状与原产地种群具有显著差异: 引入地种群的贮藏根生物量显著高于原产地种群, 比茎长、分枝强度、根冠比和比叶面积均相比原产地种群也有所提高, 而草食作用比原产地种群低(黄河燕等, 2021), 表明其种群在特定性状上出现了显著分化。造成不同原产地间种群分化差异的原因有: 首先, 可能由实验材料的差异造成, 虽然两个实验的植物材料来自同一批次采摘收集, 但选用种群不完全相同, 实验设置的种群数量也有差异; 其次, 可能是由于实验条件(高寒地区环境温度低于喜旱莲子草最适温度, 热带地区环境温度处于其最适温度区间)和实验时间上的差异(热带地区实验时间为6-8月, 高寒地区实验时间为8-10月); 最后, 可能是由于本研究中样本重复量不够导致误差过大。

ORCID

吴纪华 <https://orcid.org/0000-0001-8623-8519>
 斯确多吉 <https://orcid.org/0000-0003-3863-0748>
 潘晓云 <https://orcid.org/0000-0001-8421-8960>

参考文献

- Agathokleous E, Belz RG, Kitao M, Koike T, Calabrese EJ (2019) Does the root to shoot ratio show a hormetic response to stress? An ecological and environmental perspective. *Journal of Forestry Research*, 30, 1569–1580.
- Ban ZH, Wang Q (2015) Responses of the competition between *Alternanthera philoxeroides* and *Sambucus chinensis* to simulated warming. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 43–51. (in Chinese with English abstract) [班芷桦, 王琼 (2015) 喜旱莲子草和接骨草竞争对模拟增温的响应. *植物生态学报*, 39, 43–51.]
- Bauerfeind SS, Fischer K (2013) Increased temperature reduces herbivore host-plant quality. *Global Change Biology*, 19, 3272–3282.
- Buckingham GR (1996) Biological control of alligatorweed, *Alternanthera philoxeroides*, the world's first aquatic weed success story. *Castanea*, 61, 232–243.
- Chevin LM, Hoffmann AA (2017) Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160138.
- DeWalt SJ, Denslow JS, Hamrick JL (2004) Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138, 521–531.
- Faizal A, Geelen D (2013) Saponins and their role in biological processes in plants. *Phytochemistry Reviews*, 12, 877–893.
- Gunn S, Farrar JF, Collis BE, Nason M (1999) Specific leaf area in barley: Individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 143, 45–51.
- Harvey LDD (1995) Warm days, hot nights. *Nature*, 377, 15–16.
- Hawkins NJ (2018) Digest: Plants adapt under attack: Genotypic selection and phenotypic plasticity under herbivore pressure. *Evolution*, 72, 1184–1185.
- He WM, Li JJ, Peng PH (2012) Simulated warming differentially affects the growth and competitive ability of *Centaurea maculosa* populations from home and introduced ranges. *PLoS ONE*, 7, e31170.
- Holm LG, Weldon LW, Blackburn RD (1969) Aquatic weeds. *Science*, 166, 699–709.
- Huang HY, Zhu ZC, Wu JH, La Q, Zhou YH, Pan XY (2021) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to simulated daily warming: Introduced vs. native populations. *Biodiversity Science*, 29, 419–427. (in Chinese with English abstract) [黄河燕, 朱政财, 吴纪华, 拉琼, 周永洪, 潘晓云 (2021) 喜旱莲子草对模拟全天增温的可塑性: 引入地和原产地种群的比较. *生物多样性*, 29, 419–427.]
- Hyldgaard B, Brix H (2012) Intraspecific differences in phenotypic plasticity: Invasive versus non-invasive populations of *Ceratophyllum demersum*. *Aquatic Botany*, 97, 49–56.
- Janion-Schaepeers C, Phillips L, Sgrò CM, Duffy GA, Hallas R, Chown SL (2018) Basal resistance enhances warming tolerance of alien over indigenous species across latitude. *Proceedings of the National Academy of the Sciences, USA*, 115, 145–150.
- Llorens L, Peñuelas J, Beier C, Emmett B, Estiarte M, Tietema A (2004) Effects of an experimental increase of temperature and drought on the photosynthetic performance of two ericaceous shrub species along a north-south European gradient. *Ecosystems*, 7, 613–624.
- Lucob-Agustin N, Kawai T, Kano-Nakata M, Suralta RR, Niones JM, Hasegawa T, Inari-Ikeda M, Yamauchi A, Inukai Y (2021) Morpho-physiological and molecular mechanisms of phenotypic root plasticity for rice adaptation to water stress conditions. *Breeding Science*, 71, 20–29.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15, 684–692.
- Pan XY, Geng YP, Sosa A, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2007) Invasive *Alternanthera philoxeroides*: Biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 45, 884–900. (in Chinese with English abstract) [潘晓云, 耿宇鹏, Alejandro Sosa, 张文驹, 李博, 陈家宽 (2007) 入侵植物喜旱莲子草——生物学、生态学及管理. *植物分类学报*, 45, 884–900.]
- Pigliucci M (2001) *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ren GQ, Yang HY, Li J, Prabakaran K, Dai ZC, Wang XP, Jiang K, Zou CB, Du DL (2020) The effect of nitrogen and temperature changes on *Solidago canadensis* phenotypic plasticity and fitness. *Plant Species Biology*, 35, 283–299.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981–993.
- Sainty G, McCorkelle G, Julien M (1997) Control and spread of Alligator weed *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb., in Australia: Lessons for other regions. *Wetlands Ecology and Management*, 5, 195–201.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.

- Shabani F, Ahmadi M, Kumar L, Solhjoui-Fard S, Shafapour Tehrani M, Shabani F, Kalantar B, Esmaili A (2020) Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate. *Ecological Indicators*, 116, 106436.
- Shaw MR, Loik ME, Harte J (2000) Gas exchange and water relations of two Rocky Mountain shrub species exposed to a climate change manipulation. *Plant Ecology*, 146, 195–204.
- Sorte CJB, Ibáñez I, Blumenthal DM, Molinari NA, Miller LP, Grosholz ED, Diez JM, D'Antonio CM, Olden JD, Jones SJ, Dukes JS (2013) Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters*, 16, 261–270.
- Tang ME, Zhang QY, Zhang YC (2020) Warming affects the invasion ability and competitiveness of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. *Pratacultural Science*, 37, 1047–1057.
- Treutter D (2005) Significance of flavonoids in plant resistance and enhancement of their biosynthesis. *Plant Biology*, 7, 581–591.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Winkler E, Fischer M (1999) Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology*, 141, 191–199.
- Yang Y, Liu M, Pan YF, Huang HY, Pan XY, Sosa A, Hou YP, Zhu ZC, Li B (2021) Rapid evolution of latitudinal clines in growth and defence of an invasive weed. *New Phytologist*, 230, 845–856.
- Yu LR, Zhu ZC, Pan XY (2020) Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to root neighbors of kin: Introduced vs. native genotypes. *Biodiversity Science*, 28, 651–657. (in Chinese with English abstract) [于良瑞, 朱政财, 潘晓云 (2020) 喜旱莲子草对同基因型邻体根系的表型可塑性: 入侵地和原产地的比较. *生物多样性*, 28, 651–657.]
- Zhang L, Qiu XY, Tu YL, Weng XM, Luo J (2018) Three alien species and one new record of wild species in Tibet. *Journal of Plant Resources and Environment*, 27, 113–114. (in Chinese with English abstract) [张丽, 仇晓玉, 土艳丽, 文雪梅, 罗建 (2018) 西藏外来植物3种及野生植物新纪录1种. *植物资源与环境学报*, 27, 113–114.]
- Zhou XH, He WM (2020) Climate warming facilitates seed germination in native but not invasive *Solidago canadensis* populations. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 595214.

(责任编辑: 丁建清 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 本研究田间实验图

Appendix 1 Field experiment diagram of this study

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2021095-1.pdf>

邓铭先, 黄河燕, 沈诗韵, 吴纪华, 拉琼, 斯确多吉, 潘晓云 (2021) 喜旱莲子草在青藏高原对模拟增温的可塑性: 引入地和原产地种群的比较. 生物多样性, 29, 1198–1205. <http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2021095>

附录1 本研究田间实验图。红外辐射器位于金属横架上；砖台上塑料杯内为实验材料喜旱莲子草(旁边植物为青稞；通过垫高砖台保证喜旱莲子草始终高于周围青稞的冠幅，以保证没有遮荫和竞争影响)。

Appendix 1 Field experiment diagram of this study. Infrared radiators are located on metal cross frames; Plastic cups on the brick table are experimental materials, *Alternanthera philoxeroides* (the plants next to them are highland barley, *Hordeum vulgare*; The height brick table is used to ensure that *A. philoxeroides* are always higher than canopy of the surrounding highland barley, so as to ensure that there is no shade and competition influence).