

入侵植物银胶菊在不同生境下 表型可塑性和构件生物量

蒲高忠¹, 唐赛春^{1*}, 潘玉梅¹, 韦春强¹, 岑艳喜^{1,2}

(1. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541004)

摘要: 研究了入侵植物银胶菊在 4 种不同小生境间花果期形态特征变化和构件生物量特征。结果显示: 在植株密度小但土壤肥沃的小生境中, 植株各形态指标如茎长、茎直径和花序直径等都明显高于其它小生境, 在生物量结构特征上则表现为总生物量和花果生物量所占比例的升高。随着植株密度的增加以及土壤肥力下降, 上述各形态指标都发生了较明显的变化, 生物量投资也进行了优化配置, 银胶菊表现出了较高的形态可塑性。银胶菊与觅光和竞争相关的几个指标如叶和根的比例都增加, 但用于生殖构件的比例却减少了。相关分析显示, 银胶菊花果期各构件生物量与高度成正相关, 与密度为负相关, 并受环境因素的制约。表明, 较高的形态可塑性和较强的生殖配置策略可能是银胶菊成功入侵我国的重要特征。

关键词: 银胶菊; 生物入侵; 表型可塑性; 构件生物量

中图分类号: Q948.13 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2010)05-0641-06

Phenotypic plasticity and modular biomass of invasive *Parthenium hysterophorus* in different habitats in south China

PU Gao-Zhong¹, TANG Sai-Chun^{1*}, PAN Yu-Mei¹,
WEI Chun-Qiang¹, CEN Yan-Xi^{1,2}

(1. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China; 2. College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China*)

Abstract: *Parthenium hysterophorus* is a worldwide weed. In this paper, we compared the phenotypic plasticity and modular biomass among microhabitat types (farmland, grassland, forest edge and roadside), in a village community alone a road in the autumn of 2008, to answer the two specific questions that: 1) phenotypic plasticity may have played a key role in adaption to diverse habitats of *P. hysterophorus*; and 2) reproductive allocation must have adjusted to adaption diverse habitats. The results indicate that several morphological traits including stem length, stem diameter, inflorescence diameter and branch number of *P. hysterophorus* were significantly higher in farmland than others, and the proportion of biomass including flower and fruit, stem in farmland habitat have ranked the highest. With vary of the habitats soil fertility, plant density of *P. hysterophorus* decreased, all the morphological traits have showed a wide range. And biomass allocation proportion of function modules of *P. hysterophorus* have also made an optimized allocation to fit the varied habitats, for example, biomass of root and leaf related to light foraging and resource competed creased significantly from farmland

收稿日期: 2009-03-19 修回日期: 2010-07-21

基金项目: 广西自然科学基金(0728077); 国家自然科学基金(30870386) [Supported by Provincial Science Foundation of Guangxi(0728077); National Natural Science Foundation of China(30870386)]

作者简介: 蒲高忠(1980-), 男, 甘肃西和县人, 硕士, 主要从事外来入侵植物、传粉生物学和植物系统演化研究。

通讯作者 (Author for correspondence, E-mail: tangs@gxib.cn)

and roadside to grassland and especially forest edge habitats. Correlation analysis indicated that there were significant positive correlations between the biomass of function modules and stem length, but significant negative correlations between the biomass of function modules and density. The results suggest that high plasticity and strong reproduction allocation in vertical growth may facilitate the invasions of *P. hysterophorus*.

Key words: *Parthenium hysterophorus*; biological invasions; phenotypic plasticity; modular biomass

外来植物的入侵能力与其性状之间的关系是入侵生态学中的基本问题之一,成功入侵种常常能占据多样化的生境,并以广辐的环境耐受性为特征,但往往造成外来种在入侵地的遗传变异很低(Alpert 等,2000;耿宇鹏等,2004;Tsutsui 等,2000;Xu 等,2003)。因而较高的表型可塑性可能是这类入侵种成功入侵和适应新生境的重要手段,是外来种入侵性的重要特征之一(Baker,1974;Kubetin 等,2002)。一般来说,影响生物入侵的各种内外因素在一个群落内的变化要明显低于它们在不同群落间的变化,因此,在一个群落内研究外来种的入侵格局是揭示什么样的生境特征和物种特征影响和决定某个外来种成为入侵种的重要途径(Kolb 等,2002)。在一个群落的不同小生境间同时分析生境的入侵性和外来种的入侵性已逐渐成为入侵生态学研究的一类典型的研究方法(Hoopes 等,2002;潘晓云等,2006)。

银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)为菊科(Compositae)银胶菊属(*Parthenium*)一年生草本,原产于中美、南北美洲和西印度洋群岛(Picman 等,1984)。目前已在热带、亚热带地区广泛归化,成为国际性大毒草(Haseler,1976;Navie 等,1996)。我国最早于1926年在云南采到该植物标本,至今已广布于我国西南、华南大部分省区(唐赛春等,2008a, b)。银胶菊最适合在每年夏季雨水超过500 mm的地区,可在碱性土壤中、粘性土壤至重黑粘性土壤中生长,有较广的生态适应范围(Hegde & Patil, 1982;Annapurna 等,2003),最易入侵植被匮乏的地面及裸露的土壤如荒原、路边和杂草丛生的牧场等地。而银胶菊的广辐生态适应性可能是由于其生长迅速,繁殖力强,极易扩散成为优势杂草,同时较强的化感作用抑制同生境中其它物种繁殖和生长(Kohli 等,1994;Annapurna 等,2003)。此外,银胶菊有毒,植株或花粉能引起鼻炎、支气管炎及过敏性皮炎等,危害人类健康(Chippendale 等,2003)。可见,银胶菊一旦入侵成功将对入侵地人、畜等的健康、农业和环境造成严重影响。本文通过对不同小生境中银胶菊的形态特征和构件生物量特征进行研究,来确定银胶菊是否存在较高的形态可塑性以及

在不同小生境中的生殖分配策略,为银胶菊的防治提供必要的数据和理论基础。

1 研究地点和方法

1.1 研究地点

取样地点位于广西桂林市大埠(109°36'~111°29' E, 24°15'~26°23' N),平均海拔约150 m,全年平均温度19.3 °C,年平均降雨量1900 mm。在研究地,有4处基质差异显著的小生境,其基本特征如下:(1)庄稼地(Farmland, FL):土壤肥沃,以银胶菊、狗牙根(*Cynodon dactylon*)和干枯的玉米秆为主,间杂有少量的苍耳(*Xanthium sibiricum*)、三叶鬼针草(*Herba Bidentis*)、青葙(*Celosia argentea*)和决明(*Cassia tora*)等;(2)弃耕地(Grassland, GL):为弃耕2年以上田地,此段主要是狗牙根(*Cynodon dactylon*)和白羊草(*Bothriochloa ischcemum*),银胶菊呈斑块状镶嵌其中,偶见苍耳和喀西茄(*Solanum aculeatissimum*);(3)林缘(Forest edge, FE):土壤较贫乏,光照不足,生于村落路旁的马尾松(*Pinus massoniana*)和樟树(*Cinnamomum camphora*)等木本植物混生的林下或林缘,常和胜红蓟(*Ageratum conyzoides*)、黄荆(*Vitex negundo*)和地桃花(*Urena lobata*)等混生;(4)公路旁(Roadside, RS):此处土壤贫乏,但光照充足,以银胶菊为主,边缘或生长稀疏的地段常与黄花稔(*Sida acuta*)、野香草、狗牙根等混生。

1.2 研究方法

1.2.1 取样 在各样地入侵的银胶菊大都呈比较密集的斑块状分布(林缘生境除外)或带状分布于小路两侧。因此,在4个银胶菊生长和分布都比较一致的群落中,选取8个1 m×1 m的样方(斑块状分布)和随机取样(带状分布)相结合的方法。在2008年9月下旬,在每个生境中选择20个发育良好的植株来测量形态对生境的表型可塑性反应。测量每株的株高、茎直径、花序直径、花序数和分枝数。测量后,将属于该植株的全部挖出,去泥,并将根、茎、叶和花果各部分分置,然后带回实验室在80 °C下烘至恒重,

以功能构件为单位分别称重。

1.2.2 数据处理 所有统计分析都使用 SPSS11.0 进行。采用 ANOVA 分析形态及生物量分配的变异,用变异系数(CV%)的大小来比较其变异程度,使用回归分析来研究生物量与高度和密度之间的关系。

2 研究结果

2.1 银胶菊的形态变化

表 1 列出银胶菊在不同小生境下的几个形态指

表 1 银胶菊植株形态指标在小生境间的变异系数
Table 1 Coefficient of variation (CV) for several morphological of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

形态指标 Morphological parameter	密度(Plant/m ²) Density	茎长(cm) Stem length	分枝数 branch number	节间长(cm) Internode length	茎直径(mm) Stem diameter	花序直径(mm) Inflorescence diameter
平均值 Mean	34.27	91.41	12.03	4.49	7.21	4.98
标准差 SD	2.13	28.98	8.22	1.74	2.26	0.85
变异系数 CV(%)	1.23	0.32	0.68	0.39	0.31	0.17

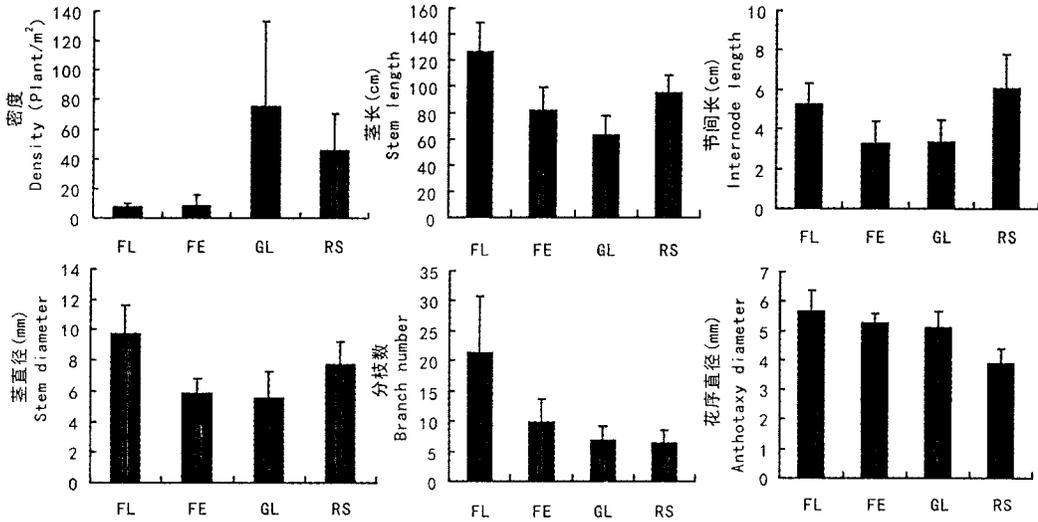


图 1 4 种小生境中银胶菊茎叶形态的变化 (平均值±标准差)

FL. 庄稼地; FE. 林缘; GL. 弃耕地; RS. 公路边。下同。

Fig. 1 Plasticity in density, stem length, internode length, stem diameter, branch number and anthotaxy diameter of *Parthenium hysterophorus* across the four microhabitats at the end of growing seasons (Mean±SE)

FL. Farmland; FE. Forest edge; GL. Grassland; RS. Roadside. The same below.

标的变异系数。很显然,各小生境间居群密度的变异最大,分枝数的变异次之,而茎长、节间长和茎直径的变异相近,花序直径变异最小。

从各形态特征来看,银胶菊除花序大小在不同生境的差异不明显外,其余形态变化都较为明显,并与生境密切相关(图 1)。在土壤肥沃的庄稼地 (FL),银胶菊植株密度是 4 个生境中最小的,但除节间长略低于公路生境的外,其茎长、分枝数、茎直径和花序直径等值均远远大于其它生境。林缘生境 (FE)中的银胶菊植株密度略高于庄稼地,且二者均与弃耕地(GL)和公路边(RS)生境的存在显著性差异($P < 0.01$);但 FE 生境中各形态指标都与 FL 中

存在显著差异($P < 0.01$),而且该生境由于受光照不足的影响,除分枝数和花序直径较 GL 和 RS 生境有所增加外,其茎长、茎直径和节间长均与 GL 相近,但都低于 RS 生境(图 1)。在地势开阔的生境地段中,银胶菊往往有较高的植株密度,如 GL 和 RS 生境中,但 GL 生境中植株的茎长、节间长、分枝数、茎直径和花序直径都较 RS 生境有显著差异($P < 0.01$)。可见,在不同生境中,银胶菊各形态特征出现比较大的变化,表现出较高的形态可塑性。这些结果说明,银胶菊可以通过植株密度和植株的形态可塑性生长来适应不同的生境和居群,如在土壤肥沃而且其它杂草较少的生境中,银胶菊通过减少植

株密度,增加茎长、茎直径,花序直径以及增加分枝数来提高光合效率和增加繁殖成功的质量和几率;而在土壤贫瘠和其它草本占优势的生态中,则以增加植株密度来扩大和占据有限的资源斑块。

2.2 不同小生境下的银胶菊生物量变化

表2列出了不同生境中银胶菊各功能构件生物量及总生物量平均值与变异系数的变化。从生物量变化来看,FL中植株根、茎、叶和花果的生物量均和其它生境存中的在显著性差异($P < 0.01$)。但不同小生境间根、茎、叶和花果的生物量平均值均为FL

$>RS > GL > FE$,表明不同小生境的银胶菊在整体水平上有一定的相似性。4个样地各功能构件生物量的平均值在RS、GL、FE中表现一致,均为茎生物量 $>$ 叶 $>$ 根 $>$ 花,但在FL中却是茎 $>$ 根 $>$ 花果 $>$ 叶。总生物量在FL和其它小生境之间均存在极显著差异($P < 0.01$),GL与FE之间存在显著差异($P < 0.5$),而在RS与GL和FE间的差异均不明显。从变异系数来看,GL生境中各功能构件生物量和总生物量的变化均最大,而在其余小生境中的变化较小且都比较相近。

表2 不同小生境中银胶菊各功能构件的数量特征

Table 2 Quantitative characteristic of functional modules of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

样地 Plots	项目 Items	根生物量(g) Biomass of root	茎生物量(g) Biomass of stem	叶生物量(g) Biomass of leaf	花果生物量(g) Biomass of flower and fruit	总生物量(g) Biomass of total
FL	平均值 Mean	5.58	20.21	4.12	5.18	35.10
	变异系数 CV	0.48	0.58	0.54	0.71	0.52
FE	平均值 Mean	1.44	3.30	1.89	0.64	7.28
	变异系数 CV	0.61	0.62	0.62	0.67	0.59
GL	平均值 Mean	1.75	5.00	2.25	1.13	10.13
	变异系数 CV	0.99	1.16	0.43	1.28	0.97
RS	平均值 Mean	1.82	6.93	2.83	1.54	13.12
	变异系数 CV	0.54	0.51	0.55	0.51	0.50

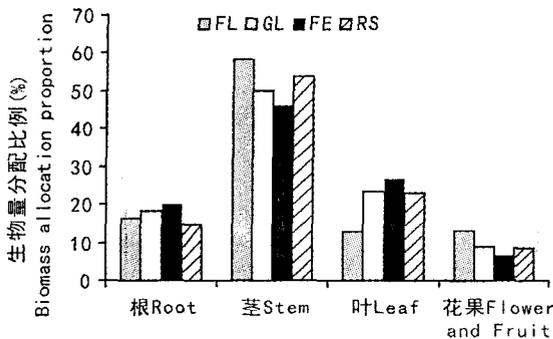


图2 银胶菊植株各构件生物量在不同生境下分配比例
Fig. 2 Biomass allocation proportion of function modules of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

上述结果说明,随着生境的不同,银胶菊总生物量和生物量的分配发生较大的变化,表现出不同的分配策略,如与其他生境相比,在土壤肥沃而光照较好的FL中,总生物量及花果和茎所占比例均最大,且与其它生境中的存在极显著差异($P < 0.01$),而分配到叶的生物量所占比例却是4个生境中最小的;相反,在土壤较为贫瘠、光照不足竞争激烈的FE生境中,总生物量最小,分配到花果和茎的生物量所占比例也最低,但将更多生物量分配到根和竞争光

合的叶部(四个生境中最高);在土壤和光照条件较为相似的GL和RS生境中,前者的总生物量和根生物量比例明显高于后者,而茎的则小于后者,但花果和叶生物量所占比例差别不大(图2)。

2.3 不同小生境中银胶菊密度和高度对生物量的影响

2.3.1 株高对植株总生物量的影响 回归分析表明,不同小生境下银胶菊植株总生物量随植株高度的增加而增加,呈显著的正相关(图3:A),它们之间存在显著的幂函数关系: $y = 40.843X^{0.2694}$ ($r = 0.7554, P = 0.000, n = 32$)式中 y 代表生物量, x 代表高度。而在不同小生境中银胶菊单株总生物量与高度的相关程度表现一致,均为正相关,其中FE和RS中达到显著差异,而FL和GL未达到显著水平的差异(表3)。

2.3.2 密度对植株生物量的影响 不同小生境下银胶菊植株总生物量随密度的增加而减小(图3:B),呈负相关,它们之间存在显著的幂函数关系: $y = 171.72X^{-0.7566}$ ($r = -0.464, P = 0.009, n = 32$)式中 y 代表生物量, x 代表密度。与高度相比,密度对生物量的影响在不同小生境中的相关性的变化更为明显,如不同小生境中银胶菊单株总生物量与密度均呈负相关,且在FL和RS中存在极显著差异,GL中存在显著差异,但在FE中的差异不显著(表3)。

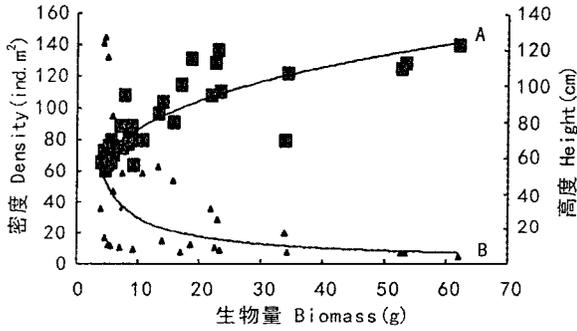


图 3 不同生境中银胶菊生物量与株高(A)及密度(B)之间的回归分析

Fig. 3 Regression analysis of the relationships between biomass and stem length(A) or density(B) of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

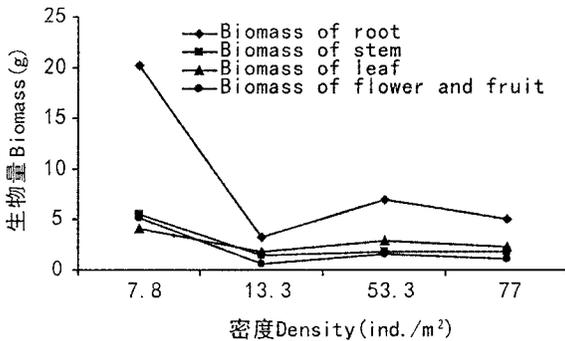


图 4 不同小生境中银胶菊生物量与密度的关系

Fig. 4 Relationships between biomass and density of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

表 3 不同生境中银胶菊生物量与株高及密度之间的相关性分析

Table 3 Correlative analysis of the relationships between biomass and stem length or density of *Parthenium hysterophorus* among different microhabitats

生境 Habitat	生物量与株高 Biomass and stem length		生物量与密度 Biomass and density	
	相关系数 Correlation coefficient	P	相关系数 Correlation coefficient	P
FL	0.637	0.090	-0.909	0.002
GL	0.540	0.167	-0.679	0.044
FE	0.810	0.015	-0.515	0.192
RS	0.761	0.028	-0.992	0.000

这表明生物量除了受密度影响外,还与环境密切相关,如根、茎、叶和花各构件生物量总体趋势虽然也是随着密度增加而减少,但在 FE 中,由于受生境的影响,其密度虽小,但各构件生物量在 4 种生境中最小(图 4)。

3 讨论

3.1 银胶菊表型可塑性的生态学意义

植物的表型是基因型与环境共同作用的结果,相同基因型控制的性状,因环境条件的差异而存在着可塑性。表型可塑性被认为是有机体对环境条件或刺激的最重要反应特征,这一特征是生物适应的表型基础(Huey, 2000; Pigliucci, 2001; Niinemets 等, 2003; 耿宇鹏等, 2004)。表型可塑性和生物的适应性密切相关,很可能是某些物种入侵的重要特征,它能拓宽外来种的生态幅,因而也扩展了其可利用的潜在资源(Baker, 1974; Sultan 等, 1993)。尤其在变化的环境中,表型可塑性有利于生物获得更多的营养和占据更加多样化的生境,因而使外来入侵种与土著种相比获得选择上的优势。表型可塑性可直接或间接地增强外来种的入侵性(Williams 等, 1995; Daehler, 2003; 耿宇鹏等, 2004; 张大勇, 2004; 潘晓云等, 2006)。可见,表型可塑性在这些外来种的入侵中可能起着重要的作用。

银胶菊虽然无克隆生殖(Clonal regeneration)现象和自交,但砍断或折断植株茎基部可进行植株再生(Navie 等, 1996; Annapurna 等, 2003),而异交多发生在很小的区域内,这必然导致种群遗传变异很低。但银胶菊可入侵很多生境类型如路边、田园、弃耕地、放牧地等人类活动频繁的地段,具有广辐生态适应性。银胶菊种子数量多而持久的土壤种子库(达 7 年)、很高的发芽率和对冬眠的强承受能力使其能够适应半干旱环境并在四周之内即可完成从萌发、生长、成熟到结实的生殖过程,在适当的条件下(如雨水、土壤湿润、温度温和等),在一年中任何时候都能生长(徐玲明, 2004; Navie 等, 2004)。可以推测,形态可塑性在银胶菊的入侵和扩张中可能起着重要作用。本研究结果表明,银胶菊可通过调节植株密度和茎叶的形态可塑性生长来入侵和适应不同的生境和居群环境:如在土壤肥沃而且其它杂草较少的生境中,银胶菊的植株密度减小而茎增长、茎直径、花序直径增大、分枝数增加,同时茎的增加和分枝数的增多,必然导致花序数增多,从而增加繁殖成功的质量和几率;而在土壤贫瘠和其它草本占优势的生境中,则以增加植株密度(如 GL),来扩大和占据有限的资源斑块。可见,银胶菊在入侵和扩散过程中,具有较强的表型可塑性,这就弥补其遗

传多样性低所带来的不足,减小了对生态型分化的依赖,从而适应多变异质的生境。

3.2 不同生境中银胶菊生物量生殖配置策略

生殖分配是植物对环境的选择适应。在整个生长季节内,环境中植物可利用资源是变化的,植物通过调节生长与生殖之间的资源分配比率来提高适合度以适应这种变化(Abrahamson, 1979; Bazzaz 等, 1987; 姚红等, 2005)。不同环境条件下,植物不同表型结构对环境选择作出反应,在植物生长与繁殖,种群生存与维持等功能方面实现种群个体各器官生物量投资的优化配置来适应多样化的环境。本文研究结果显示,银胶菊花期各构件生物量与环境密切相关,并受植株密度和高度的制约。从各群落生境条件来看,FE 中光照条件最差。资源利用学说认为,植物种群生殖分配的高低取决于生境中的利用性资源,当资源不足时,植物会将更多的资源分配给营养结构以提高资源的获取能力(Willson, 1983)。因此,FE 生境下的银胶菊将更多的资源分配到根和叶(根和叶生物量占总生物量的比例在 4 个生境中最高),而减少了分配到茎及繁殖器官的生物量,从而提高了获取资源的能力。而在土壤肥沃、光照较好的 FL 生境中,植株密度虽最小,但植株高度却增加了,从而导致了茎和花生物量的增加,产生更大的花序和更多的种子,提高了生殖成功率。在土壤较为贫瘠但光照条件好的开阔地段,如 GL 和 RS 中,二者密度均很高,但 GL 中以狗牙根和白羊草为主,地下资源的竞争必然成为繁殖成功与否的关键。因此,GL 生境中银胶菊则采取提高密度,降低茎长和节间长,减少分枝数等策略,增大根和叶的生物量,从而增加了其在短时间内占据更大的资源空间,增加了入侵的成功率。植物种群或个体的生殖分配差异是植物对环境的可塑性反应。可见,银胶菊生殖配置在不同小生境之间的差异,反应了其对环境可塑性的差异。

总之,银胶菊在花果期的形态特征和生殖配置策略在同一居群的不同小生境中表现出较强的表型可塑性,而生殖配置方面显示的可塑性反应似乎更为突出。可见,形态可塑性可能是银胶菊成功入侵我国的重要机制。

参考文献:

- 张大勇. 2004. 植物生活史进化与繁殖生态学[M]. 北京: 科技出版社
- Abrahamson WG. 1979. Pattern of resource allocation in wild flower population of fields and wood[J]. *Am J Bot*, **66**:71—79
- Alpert P, Bone E, Hozapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants[J]. *Perspectives in Plant Ecol, Evolution and Systematics*, **3**:52—66
- Annapurna C, Singh JS. 2003. Variation of *Parthenium hysterophorus* in response to soil quality: implications for invasiveness[J]. *Weed Res*, **43**(3):190—198
- Baker HG. 1974. The evolution of weeds[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**:1—24
- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley YPD, et al. 1987. Allocation resources to reproduction and defense[J]. *Biol Sci*, **37**(1):58—67
- Chippendale JF, Panetta FD. 1994. The cost of *Parthenium hysterophorus* in the Queensland cattle industry[J]. *Plant Protection Quarterly*, **9**:73—76
- Daehler CC. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration[J]. *Annual Review of Ecol, Evolution and Systematic*, **34**:183—211
- Geng YP(耿宇鹏), Zhang WJ(张文驹), Li B(李博), et al. 2004. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants(表型可塑性与外来植物的入侵能力)[J]. *Biodiversity Sci(生物多样性)*, **12**(4):447—455
- Haseler WH. 1976. *Parthenium hysterophorus* L. in Australia[J]. *Pest Articles and News Summaries*, **22**:515—517
- Hegde BA, Patil TM. 1982. Effect of salt stress on the structure and carbon flow mechanism in a noxious weed *Parthenium hysterophorus*[J]. *Weed Res*, **22**(1):51—56
- Hoopes MF, Hall LM. 2002. Edaphic factors and competition affect pattern formation and invasion in a California grassland[J]. *Ecol Appl*, **12**(1):24—39
- Hsu LM(徐玲明), Chiang MY(蒋慕琰). 2004. Seed germination and chemical control of *Parthenium weed*(*Parthenium hysterophorus*)(银胶菊发芽特性及化学防治)[J]. *Weed Sci Bull(中华民国杂草学会会刊)*, **25**(1):11—21
- Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, et al. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly[J]. *Science*, **287**(5451):308—309
- Kohli RK, Rani D. 1994. *Parthenium hysterophorus*-a review[J]. *Res Bull Panjab Univ*, **44**:105—149
- Kolb A, Alpert P, Enters D, et al. 2002. Patterns of invasion within a grassland community[J]. *J Ecol*, **90**(5):871—881
- Kubetin WR, Schaal BA. 1981. Genetic variability and reproductive effort in *Polygonum pensylvanicum*[J]. *Biochemical Systematics Ecol*, **9**:19—22
- Navie S, Panetta FD, McFadyen RE, et al. 2004. Germinable soil seedbanks of central Queensland rangelands invaded by the exotic weed[J]. *Parthenium hysterophorus* L. *Weed Biology and Management*, **4**(3):154—167
- Navie SC, McFadyen RE, Panetta FD, et al. 1996. The biology of Australian weeds 27. *Parthenium hysterophorus*[J]. *Plant Protection Quarterly*, **11**:76—88
- Niinemets F, Valladares, Ceulemans R. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites[J]. *Plant, Cell Environment*, **26**(6):941—951

(下转第 625 页 Continue on page 625)

学出版社

吴征镒. 1980. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社: 624—629

黄大燊. 1997. 甘肃植被[M]. 甘肃: 科学技术出版社

Cantrill DJ, Nichols GJ. 1996. Taxonomy and palaeoecology of Early Cretaceous(Late Albian) angiosperm leaves from Alexander Island Antarctica[J]. *Revista Paleontologica*, **92**: 1—28

Duan XH(段喜华), Sun LF(孙立夫), Ma SR(马书荣), et al. 2003. The studied of blade of *Adenophora potaninii* in different altitude(不同海拔高度泡沙参叶片形态研究)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **23**(3): 334—336

Huang YP(黄运平), Yin ZT(尹祖棠). 1994a. A study on karyotypes of 4 species of *Saussurea* from north China(四种风毛菊属植物的核型研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), **14**(4): 357—360

Huang YP(黄运平), Yin ZT(尹祖棠). 1994 a. The preliminary study on the micromorphological features of achene surfaces of *Saussurea*(风毛菊属植物果皮微形态特征及分类意义的初步研究)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **14**(4): 395—402

Li JM(李建明). 1996. The comparative study on the adaption of *Dasiphora fruticosa*'s anatomical characters in different ecological environment(不同生境的金露梅解剖特征比较)[J]. *J Qinghai Normal Univ; Nat Sci Edi*(青海师范大学学报·自然科学版), (1): 45—47

Ren YL(任玉琳), Yang JS(杨峻山). 2001. Study on chemical constituents of *Saussurea nivea*(银背风毛菊化学成分的研究)[J]. *Chin Pharm J*(中国药学杂志), **36**(2): 87—89

ROST T. 1998. Plant Biology[M]. Belmont, California: Wadsworth Publishing Company

Shen GM(沈观冕). 1998. Two new species of *Saussurea* DC. (Compositae) from Xinjiang, China(新疆风毛菊属二新种)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **36**(3): 273—275

Tai LH, (邵丽华). 1997. A study on karyotypes of *Saussurea runcinata*(碱地风毛菊的核型分析)[J]. *J Inner Mongolia*

Normal Univ(内蒙古师大学报), (2): 52—54

Wang JY(王玉金), Liu JQ(刘建全). 2004. A preliminary investigation on the phylogeny of *Saussurea* (Asteraceae: Cardueae) based on chloroplast DNA trnL-F sequences (利用叶绿体 DNA trnL-F 序列初步探讨菊科风毛菊属的系统发育)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), (2): 42—59

Wang SY(王淑云), Han QZ(韩全忠). 1995. A new variety of *Saussurea* China(中国风毛菊属一新变种)[J]. *Bull Bot Res* (植物研究), **15**(2): 187—188

Wang WH(王文和), Yu JJ(于建军), Tian HL(田晔林). 2007. Comparative studies on the anatomical structures of leaf of 3 species in *Saussurea*(风毛菊属 3 种植物叶的解剖结构比较)[J]. *Bull Bot Res*(植物研究), **27**(3): 275—278.

Wang YF(王一峰), Wang JL(王俊龙), Wu YQ(吴依茜). 2009. Floristic study on the genus *Saussurea* in Gansu and floristic relations with its adjacent regions(甘肃风毛菊属植物区系地理研究及与邻近地区区系的关系)[J]. *Guihaia*(广西植物), (1): 103—110

Wu XM(吴学明). 1996. A study on anatomical characteristics of leaves and stems of five alpine plants used for Tibetan medicine in Qinghai-Tibetan Plateau(五种高山藏医用植物茎叶的结构特征研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*(西北植物学报), **16**(1): 56—60

Yan L(燕玲), Li H(李红), Liu Y(刘艳). 2002. The anatomical ecology studies on the leaf of 13 species in *Caragana* Genus(13 种锦鸡儿属植物叶的解剖生态学研究)[J]. *J Arid Land Res Envi*(干旱区资源与环境), **16**(1): 100—105

Zhao QF(赵庆芳), Ma RJ(马瑞君), Du GZ(杜国桢), et al. 2006. Ecological signification of the leaf structure of three species of *Ligularia* in different altitudes(不同海拔三种橐吾属植物叶结构的适应意义)[J]. *J Lanzhou Normal Univ; Nat Sci Edi*(兰州大学学报·自然科学版), **42**(1): 33—39

(上接第 646 页 Continue from page 646)

Pan XY(潘晓云), Geng YP(耿宇鹏), Zhang WJ(张文驹), et al. 2006. Cover shift and morphological plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* along riparian in South China(喜旱莲子草沿河岸带不同生境的盖度变化及形态可塑性)[J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报), **30**(5): 835—843

Picman J, Picman AK. 1984. Autotoxicity in *Parthenium hysterophorus* and its possible role in control of germination[J]. *Biochemical Systematics Ecol*, **12**(3): 287—292

Pigliucci M. 2001. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture[M]. Baltimore, MD, Johns Hopkins University Press

Sultan SE, Bazzaz FA. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment[J]. *Evolution*, **47**(4): 1 050—1 071

Tang SC(唐赛春), Lü SH(吕仕洪), He CX(何成新), et al. 2008a. Distribution and harmful effects of alien invasive plant *Parthenium hysterophorus* in Guangxi(外来入侵植物银胶菊在广西的分布与危害)[J]. *Guihaia*(广西植物), **28**(6): 197—200

Tang SC(唐赛春), Lü SH(吕仕洪), He CX(何成新), et al.

2008b. The alien invasive plants in Guangxi(广西的外来入侵植物)[J]. *Guihaia*(广西植物), **28**(6): 775—779

Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, et al. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*, **97**(11): 5 948—5 953

Williams DG, Mack RN, Black RA. 1995. Ecophysiology and growth of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity[J]. *Ecology*, **76**(5): 1 569—1 580

Willson MF. 1983. Plant Reproductive Ecology[M]. John Wiley & Sons, New York.

Xu CY, Zhang WJ, Fu CZ, et al. 2003. Genetic diversity of alligator weed in China by RAPD analysis[J]. *Biodiversity Conservation*, **12**(4): 637—645

Yao H(姚红), Tan DY(谭敦炎). 2005. Size-dependent reproductive output and life-history strategies in four ephemeral species of *Trigonelia*(胡卢巴属 4 种短命植物个体大小依赖的繁殖输出与生活史对策)[J]. *J Plant Ecol*(植物生态学报), **29**(6): 954—960