

喜旱莲子草对遮荫的可塑性反应： 入侵地与原产地种群的比较

张紫妍 张致杰 潘晓云*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部实验室, 上海 200433)

摘要: 表型可塑性可能在外来植物的成功入侵和随后的扩散中起到至关重要的作用。一些研究者推测喜旱莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 入侵地种群可能比原产地种群对光强具有更强的可塑性反应。为了验证该假说, 我们在正常光照和遮荫(30%正常光照)条件下研究了喜旱莲子草原产地(阿根廷)和入侵地(美国)种群在形态特征和生物量分配上是否存在显著差异。结果表明: (1)喜旱莲子草对光照强度具有很强的可塑性。在遮荫处理下, 其根冠比和分枝生物量比显著降低, 而比茎长和比叶面积显著增加; (2)原产地和入侵地喜旱莲子草的总生物量和比叶面积对遮荫的可塑性没有显著差异。入侵地种群的根冠比、分枝强度和比茎长的可塑性显著小于原产地种群; (3)无论在正常或低光照条件下, 入侵地种群的根冠比(−20.8%)、分枝强度(−54.6%)、比茎长(−18.5%)和比叶面积(−8.6%)均显著低于原产地种群。这些结果表明, 喜旱莲子草对光照强度具有很强的可塑性, 这可能是该物种可以分布于从河岸带草丛到疏林灌丛等各种生境的主要原因; 从原产地到入侵地, 喜旱莲子草与耐阴性有关的性状对光照的可塑性显著降低, 可能是该物种在入侵地能够形成单优势种群的主要原因。

关键词: 生物入侵, 表型可塑性, 光照强度, 根冠比, 比叶面积, 比茎长

Phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in response to shading: introduced vs. native populations

Ziyan Zhang, Zhijie Zhang, Xiaoyun Pan*

Institute of Biodiversity Science, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Fudan University, Shanghai 200433

Abstract: It is still debated whether invasive plants have superior functional traits or the ability to display increased phenotypic plasticity in the introduced area. We conducted common garden experiments using five native populations and five invasive populations of *Alternanthera philoxeroides* to look for differences in phenotypic plasticity in response to shading of functional traits between introduced and native populations. We found both native and introduced plants showed significant phenotypic plasticity in response to shading, including reduction of biomass, root / shoot ratio (RSR) and branch biomass fraction (BBF), and increasing in specific stem length (SSL) and specific leaf area (SLA). The introduced populations (from the USA) showed higher plasticity in response to shading than the native Argentina population in traits such as RSR, BBF and SSL. Introduced plants also show significant reductions in RSR (−20.8%), BBF (−54.6%), SSL (−18.5%) and SLA (−8.8%). Our results suggest that *A. philoxeroides* has evolved a lower plastic response to shading in its introduced range, which might contribute to the establishment of dense populations with high persistence and resistance to colonization by sympatric native species.

Key words: biological invasion, phenotypic plasticity, light intensity, root/shoot ratio, specific leaf area (SLA), specific stem length (SSL)

外来植物进入新的环境后往往会发生快速进化(Müller-Schärer *et al.*, 2004)。表型可塑性进化(Evolution of Plasticity)假说(下称EP假说)预测, 外来植物在进入新的地区后会进化出更高的表型可塑性(Richards *et al.*, 2006)。表型可塑性是指同一个基因型应对不同环境而产生不同表型的特性, 具有重要的生态和进化意义(Sultan, 2003)。例如, 它使得物种具有更宽的生态幅和更强的耐受性, 从而占据更广阔的地理范围和更加多样化的生境, 即成为广幅种。因而表型可塑性可能在外来植物的成功入侵和随后的扩散中起到至关重要的作用(Alpert & Simms, 2002; Richards *et al.*, 2006)。一些实验为入侵植物的EP假说提供了证据, 如非洲千里光(*Senecio pterophorus*)入侵地的种群对干扰和水分胁迫具有更高的可塑性(Caño *et al.*, 2008)。但也出现一些相反的证据, 如西洋蒲公英(*Taraxacum officinale*)入侵地的种群对水分及养分条件并没有出现可塑性的进化(Quiroz *et al.*, 2009), 毛野牡丹藤(*Clidemia hirta*)的原产地和入侵地种群对光强的可塑性没有显著差异(DeWalt *et al.*, 2004)。总的说来, 目前将入侵地和原产地种群的可塑性进行对比的研究仍很少(Caño *et al.*, 2008; Flory *et al.*, 2011)。

自然状况下植物生长所需的光照条件存在很大的时空异质性。在进化尺度上, 植物为适应不同光照强度的生境而出现阳生、阴生和耐阴植物3种类型。而在生态尺度上, 植物可以通过形态及生理功能的可塑性来适应不同的光照条件, 如在低光照下植物具有更低的根冠比和分枝强度, 但具有更高的比叶面积和节间长度等(Franklin, 2008)。本实验以外来入侵植物喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)为研究材料, 其原产于南美, 现已成为分布于北美洲、澳洲、非洲和亚洲等地区的热带、暖温带湿地生态系统的主要外来入侵种之一。喜旱莲子草多分布在河岸带, 以及湖泊、沼泽边缘等光照充足的生境, 但是在某些林缘、稀疏灌丛中也有分布(Pan *et al.*, 2007), 表明其具有喜光、耐阴的特性(Pan *et al.*, 2013b)。在美国、中国等入侵地, 人们常常可以看到不少分布于绿化带灌丛及林下的喜旱莲子草种群。此外, 也发现喜旱莲子草在入侵地较易形成单优势种群落(Pan *et al.*, 2006)。由此, 我们推测喜旱莲子草入侵地种群可能比原产地种群具有更强的耐阴性。为了验证该假说, 我们在同质园

实验下研究了原产地(阿根廷)和入侵地(美国)喜旱莲子草种群对遮荫的生长反应及其可塑性, 拟探讨以下问题: 喜旱莲子草的功能性状对光照强度是否具有可塑性? 若有, 入侵地种群对遮荫的可塑性是否比原产地种群更强?

1 材料和方法

1.1 实验材料

选取喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides* var. *obtusifolia*)原产地(阿根廷)和入侵地(美国)各5个种群。这些采样点基本覆盖了喜旱莲子草在原产地和入侵地的分布范围(Pan *et al.*, 2013a)。从每个采样点采集30个分枝, 作为一个种群, 各分枝间的距离大于20 m, 以确保它们来自不同的个体。

1.2 同质园实验

同质园实验在复旦大学北区大棚(上海, 31°17' N, 121°29' E)内进行。该地为亚热带湿润气候, 年降水量1,895 mm, 7月平均温度27.9℃, 1月平均温度4.2℃, 年均温16.1℃。我们于2013年6月18日从每个种群选取8个茎段(长约2 cm, 含1个节), 分别插入育苗穴盘(直径5 cm, 深5 cm)中。2周后将成活的植株(高约6–7 cm, 含3个节, 4片完全展开的叶)移至纸杯(直径8 cm, 深14 cm)中。对每一个种群的植株分为两组进行遮荫(shading)和对照处理(control)。每组设置4个重复, 整个实验包括2个来源地×5个种群×2种处理×4个重复, 共80株。

遮荫处理的植株外罩黑色遮荫网, 遮荫效果为70%, 即植株只能接受正常光照的30%。对照处理的植株外面包裹了白色纱网, 以防止大棚内昆虫的取食, 植株可接受正常光照的95%。幼苗共接受5周的遮荫/对照处理。植物在生长过程中供水充足, 土壤中添加有适宜的缓释肥, 保证土壤肥力充足, 不会对植物生长造成限制。

本实验研究的性状包括: (1)适合度性状: 总生物量; (2)功能性状: 根冠比、分枝生物量比、比茎长和比叶面积。收获时剪去纸杯, 轻轻抖落植株根部的基质, 并仔细冲洗后, 将根、茎、叶各部分分离, 在70℃下干燥至恒重后称重。

根冠比(root/shoot ratio, RSR)为植物地下部和地上部干重的比值。根冠比与植物对自然资源的获取能力有关, 当光照条件改变时, 植物会通过适当改变根冠比来提高适合度和竞争能力(Shipley &

Meziane, 2002)。分枝生物量比(branch biomass fraction, BBF)为分枝生物量和主枝生物量的比值,较低的分枝生物量比(或分枝强度)能够减少植物地上部分的种内竞争(Pan *et al.*, 2013b)。遮荫处理可以显著降低植物的分枝强度或分枝生物量比(Franklin, 2008),通常也会引起植物比茎长(主枝长/主枝干重, specific stem length, SSL, cm/g)和比叶面积(叶面积/叶片干重, specific leaf area, SLA, cm²/g)的增加(Pigliucci & Kolodynska, 2002)。

1.3 统计分析

采用SPSS13.0软件对数据进行统计分析。使用混合模型分析,将来源地(阿根廷或美国)和光照强度作为固定因子,将种群(与来源地嵌套)作为随机效应,对每种性状进行了以下效应的检验: (1)来源地效应的显著性表示原产地和入侵地植物的适合度性状和功能性状的遗传差异; (2)光照处理效应的显著性表示该物种对光照强度具有可塑性; (3)光照和来源地的交互作用显著则表示不同来源地种群的表型可塑性的遗传差异。所有数据呈正态分布,且方差满足齐次性,所以显著性检验都用ANOVA进行分析。

2 结果

2.1 适合度性状与功能性状

喜旱莲子草的总生物量在原产地和入侵地种群间没有明显差异(表1, 图1a)。在适应遮荫相关的功能性状方面,相对于原产地种群,入侵地种群的根冠比(-20.8%)、分枝生物量比(-54.6%)、比茎长(-18.5%)和比叶面积(-8.6%)均显著减少(表1, 图1c、d、e、f)。

2.2 适合度性状与功能性状的可塑性

喜旱莲子草适合度性状与功能性状对光照强

度都具有显著的可塑性(表1)。遮荫使喜旱莲子草的生物量(-75.7%)、根冠比(-67.4%)和分枝生物量比(-56.8%)显著减少,但使比茎长(+204.3%)和比叶面积(+48.2%)显著增加(图1)。

喜旱莲子草的总生物量和比叶面积对光强的可塑性在入侵地和原产地种群之间没有显著差异(表1, 图1a、e)。在所研究的4个功能性状中,入侵地种群的根冠比、分枝生物量比和比茎长对光强的可塑性显著小于原产地(表1, 图1b、c、d)。

3 讨论

我们的实验结果表明,喜旱莲子草对光照强度具有很强的可塑性,在遮荫处理下会出现若干典型的避免遮荫综合征(shade-avoidance syndrome, SAS)(Franklin, 2008)。例如其根冠比显著降低,表明在低光照条件下喜旱莲子草采取地上部分优先生长的策略;而且,其分枝生物量比显著降低,比茎长显著增加,这种在低光照条件下抑制侧枝生长而使主枝优先生长的策略可以使植物减少相互间的遮荫,从而提高对光的捕获率和利用效率。另外,喜旱莲子草在遮荫处理下比叶面积也显著增加,与其他植物的遮荫反应类似(Aikio & Markkola, 2002)。

原产地和入侵地喜旱莲子草的总生物量和比叶面积对遮荫的可塑性没有显著差异,但是其他3个与耐阴性有关的性状,即根冠比、分枝强度和比茎长的可塑性在原产地和入侵地之间存在显著差异(均为入侵地小于原产地)。这表明从原产地到入侵地,喜旱莲子草对光照的可塑性没有提高反而降低,这与EP假说不符。已有研究发现,柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*) (Flory *et al.*, 2011)和毛野

表1 喜旱莲子草原产地(阿根廷)和入侵地(美国)种群在两种光照条件(对照: 正常光照; 遮荫: 对照光照的30%)下适合度性状和功能性状的方差分析结果

Table 1 ANOVA of the effect of continental origin, population, and shading on total biomass, root/shoot ratio (RSR), branch biomass fraction (BBF), specific stem length (SSL) and specific leaf areas (SLA) of *Alternanthera philoxeroides*

| 参数 Source of variation | 总生物量 Total biomass | | 根冠比 RSR | | 分枝生物量比 BBF | | 比茎长 SSL | | 比叶面积 SLA | |
|---------------------------|-----------------------|--------|------------|--------|---------------|--------|------------|--------|-------------|--------|
| | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| | | | | | | | | | | |
| 来源地 Origin | 1.05 | 0.309 | 12.87 | 0.001 | 31.60 | <0.001 | 25.40 | <0.001 | 6.69 | 0.012 |
| 种群 Population | 1.23 | 0.301 | 1.59 | 0.149 | 1.99 | 0.064 | 2.84 | 0.010 | 1.33 | 0.247 |
| 光照 Shading | 408.82 | <0.001 | 216.62 | <0.001 | 35.41 | <0.001 | 624.00 | <0.001 | 125.16 | <0.001 |
| 来源地×光照 Origin×shading | 2.51 | 0.119 | 7.50 | 0.008 | 4.66 | 0.035 | 5.81 | 0.019 | 2.304 | 0.135 |
| 种群×光照 Population×shading | 0.48 | 0.863 | 1.02 | 0.435 | 0.53 | 0.829 | 2.07 | 0.054 | 1.20 | 0.314 |

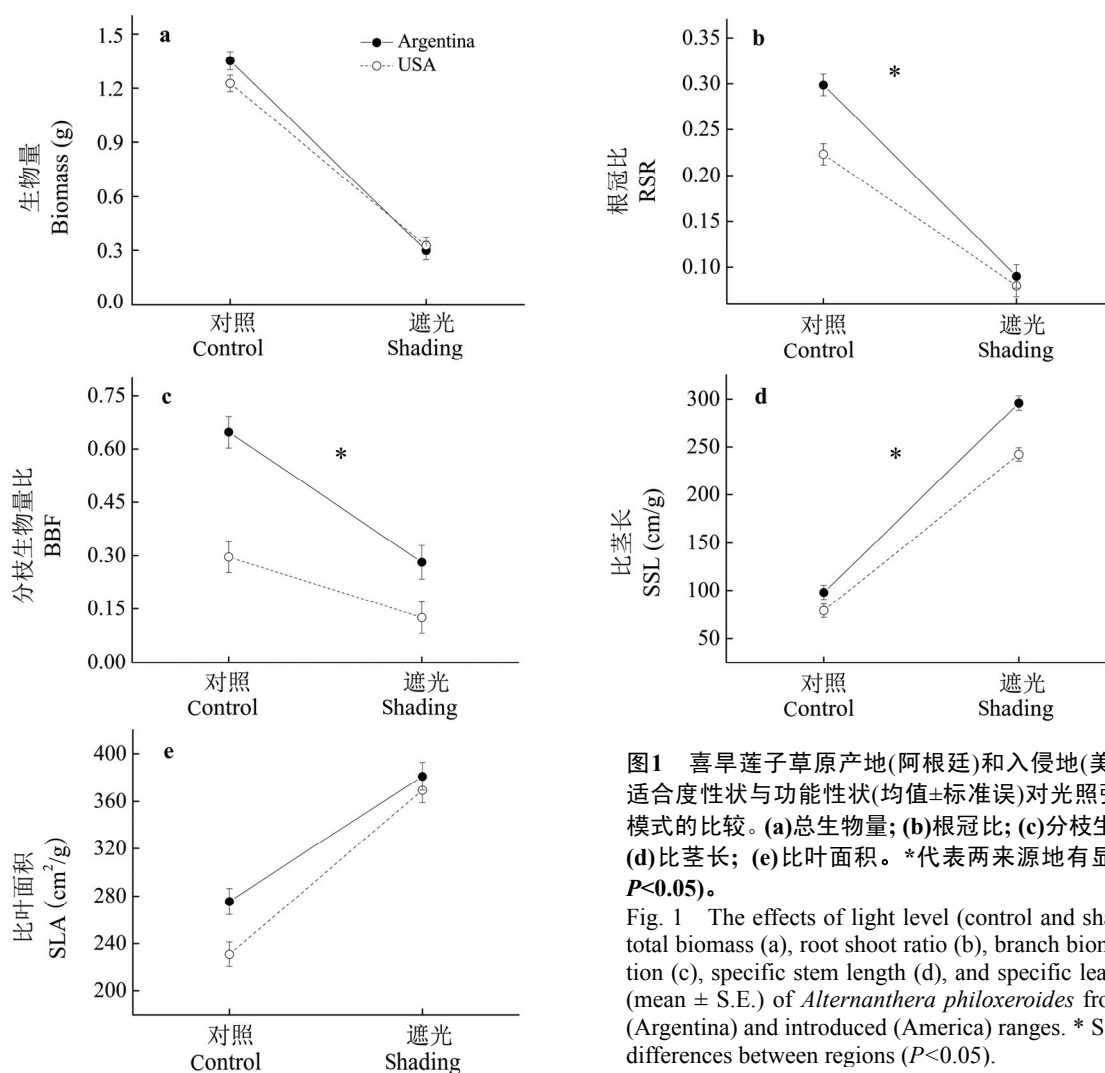


图1 喜旱莲子草原产地(阿根廷)和入侵地(美国)种群适合度性状与功能性状(均值±标准误)对光照强度响应模式的比较。(a)总生物量;(b)根冠比;(c)分枝生物量比;(d)比茎长;(e)比叶面积。*代表两来源地有显著差异, $P < 0.05$ 。

Fig. 1 The effects of light level (control and shading) on total biomass (a), root shoot ratio (b), branch biomass fraction (c), specific stem length (d), and specific leaf area (e) (mean \pm S.E.) of *Alternanthera philoxeroides* from native (Argentina) and introduced (America) ranges. * Significant differences between regions ($P < 0.05$).

牡丹藤(DeWalt *et al.*, 2004)的原产地和入侵地种群对光照强度的可塑性没有显著差异。也有一些案例支持EP假说, 如互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵地种群对养分的可塑性更高(Qing *et al.*, 2011); 非洲千里光(*Senecio pterophorus*)入侵地种群对水分的可塑性更高(Caño *et al.*, 2008)。

喜旱莲子草入侵地种群对低光照的可塑性降低究竟意味着什么? 有研究表明, 植物对高种群密度(以及由此导致的低光照强度)可塑性的降低有助于降低种内竞争, 从而导致死亡率降低, 形成较密集的种群, 以及种群繁殖输出提高等群体效应(Ballare & Scopel, 1997)。我们先前的研究发现, 入侵地喜旱莲子草对高种群密度的可塑性很低, 种内竞争较弱(表现为对光的对称竞争)(Pan *et al.*, 2013b)。在另一入侵地新西兰, 研究者在野外进行

了遮荫对喜旱莲子草与土著杂草种间竞争关系的影响实验, 发现相对于无遮荫处理的对照小区, 在严重遮荫处理的实验小区内喜旱莲子草盖度增加了45%, 而土著杂草的盖度降低了35%, 说明在低光照条件下喜旱莲子草种间竞争能力明显增加(Bassett *et al.*, 2011)。结合这些证据, 我们推测喜旱莲子草入侵地种群对低光照的可塑性降低可能是其可以形成比在原产地更为密集的单优势种群的重要原因。

我们的结果还表明, 无论在正常或低光照条件下, 喜旱莲子草原产地和入侵地种群在若干性状方面都发生了明显的分化。入侵地种群根冠比和分枝生物量比降低有可能导致其对其他土著草本植物的光竞争能力增强(Kumschick *et al.*, 2013); 入侵地种群比茎长的降低暗示其对专化天敌喜旱莲子草

叶甲(*Agasicles hygrophila*)的防御能力下降(Pan *et al.*, 2013a); 而比叶面积的大小除了与植物的光合能力有关, 还与植物对植食性昆虫的防御能力有关。研究表明, 比叶面积越小, 植株对泛化植食性昆虫的抗性越强(Agrawal & Fishbein, 2006)。这些结果暗示, 入侵地喜旱莲子草对专化天敌的抗性显著降低, 而对泛化天敌的防御能力增强(Joshi & Vrieling, 2005)。

综上所述, 喜旱莲子草对光照强度具有很强的可塑性, 这可能是该物种可以分布于从河岸带草丛到疏林灌丛等各种生境的主要原因。原产地和入侵地喜旱莲子草的总生物量和比叶面积对遮荫的可塑性没有显著差异, 但是入侵地的根冠比、分枝生物量比和比茎长对遮荫的可塑性显著降低, 这可能增强其种间竞争能力, 从而有助于形成单优势种群。

参考文献

- Agrawal AA, Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology*, **87**, 132–149.
- Aikio S, Markkola AM (2002) Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availability. *Evolutionary Ecology*, **16**, 67–76.
- Alpert P, Simms EL (2002) Relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, **16**, 285–297.
- Ballare CL, Scopel AL (1997) Phytochrome signalling in plant canopies: testing its population-level implications with photoreceptors mutants of *Arabidopsis*. *Functional Ecology*, **11**, 441–450.
- Bassett IE, Paynter Q, Beggs JR (2011) Effect of artificial shading on growth and competitiveness of *Alternanthera philoxeroides* (alligator weed). *New Zealand Journal of Agricultural Research*, **54**, 251–260.
- Caño L, Escarré J, Fleck I, Blanco-Moreno JM, Sans FX (2008) Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *Journal of Ecology*, **96**, 468–476.
- 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.
- Flory SL, Long F, Clay K (2011) Greater performance of introduced vs. native range populations of *Microstegium vimineum* across different light environment. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 350–359.
- Franklin KA (2008) Shade avoidance. *New Phytologist*, **179**, 930–944.
- Jia X (贾昕), Fu DJ (傅东静), Pan XY (潘晓云), Li J (李静), Chen JK (陈家宽) (2007) Growth pattern of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in terrestrial habitats. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 241–246. (in Chinese with English abstract)
- Joshi J, Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, **8**, 704–714.
- Kumschick S, Hufbauer RA, Alba C, Blumenthal DM (2013) Evolution of fast-growing and more resistant phenotypes in introduced common mullein (*Verbascum thapsus*). *Journal of Ecology*, **101**, 378–387.
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 417–422.
- Pan XY (潘晓云), Geng YP (耿宇鹏), Sosa Alejandro, Zhang WJ (张文驹), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2007) Invasive *Alternanthera philoxeroides*: biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **45**, 884–900. (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* along a riparian zone. *Acta Oecologica*, **30**, 333–341.
- Pan XY, Jia X, Fu DJ, Li B (2013a) Geographical diversification of growth-defense strategies in an invasive plant. *Journal of Systematics and Evolution*, **51**, 308–317.
- Pan XY, Weiner J, Li B (2013b) Size-symmetric competition in a shade-tolerant invasive plant. *Journal of Systematics and Evolution*, **51**, 318–325.
- Pigliucci M, Kolodnynska A (2002) Phenotypic plasticity to light intensity in *Arabidopsis thaliana*: invariance of reaction norms and phenotypic integration. *Evolutionary Ecology*, **16**, 27–47.
- Qing H, Yao YH, Xiao Y, Hu FQ, Sun YX, Zhou CF, An SQ (2011) Invasive and native tall forms of *Spartina alterniflora* respond differently to nitrogen availability. *Acta Oecologica*, **37**, 23–30.
- Quiroz CL, Choler P, Baptist F, Gonzale-Teuber M, Molina-Montenegro MA, Cavieres LA (2009) Alpine dandelions originated in the native and introduced range differ in their responses to environmental constraints. *Ecological Research*, **24**, 175–183.
- 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.
- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, **16**, 326–331.
- Sultan SE (2003) Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and Development*, **5**, 25–33.

(责任编辑: 于飞海 责任编辑: 周玉荣)