

不同微生境中入侵植物牛膝菊的表型变异^{*}

贺齐平¹, 曹丽秋¹, 闫晓慧¹, 胡世俊²

(1. 西南林业大学 云南省森林灾害预警与控制重点实验室;

2. 西南林业大学 国家林草局生物多样性保育重点实验室, 昆明 650224)

摘要:研究入侵植物牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)在不同微生境中的表型变异及适应策略。选取生长在操场边、垃圾堆、绿化带、荒地(弃耕地)、果园和人行道边的牛膝菊种群,采用单因素方差分析、多重比较、主成分分析、聚类分析等方法分析与生长、防御相关的表型性状。单因素方差分析和多重比较结果显示:反映生长状况的株高、叶片数、花序数等性状在不同微生境牛膝菊种群间有统计学意义上的差异($p < 0.05$);反映防御状况的黄酮、总酚、缩合单宁含量、叶片毛密度在不同微生境牛膝菊种群间也有统计学意义的差异($p < 0.05$);操场边牛膝菊叶、花序的总酚、黄酮、缩合单宁含量较高,叶片毛密度最大;垃圾堆牛膝菊叶、花序的总酚、黄酮、缩合单宁含量较低,叶片毛密度最小;垃圾堆牛膝菊生物量最大而操场边牛膝菊生物量较小;不同微生境中牛膝菊表型性状的变异系数较高,变异系数平均值最大的是叶柄长,变异系数平均值最小的是株高。主成分分析结果显示对第1主成分影响较大的是与生物量相关的性状,对第2主成分影响较大的是防御性状。聚类分析结果显示操场边牛膝菊种群单独聚为1支,其他5个牛膝菊种群聚为另1支。上述结果表明在较小空间范围内,牛膝菊种群生长、防御性状也能表现出较高的变异;牛膝菊会根据生境条件的不同在生长与防御间调整资源分配,不同微生境中的牛膝菊种群具有不同的防御策略,这些特性促进了牛膝菊成功入侵各类生境。

关键词:牛膝菊;表型变异;生长;防御

中图分类号:Q145⁺.1

文献标志码:A

文章编号:1672-6693(2024)03-0113-08

外来物种入侵是世界各国面临的生态难题。外来入侵物种不仅降低入侵地的生物多样性和破坏入侵地的生态系统,而且给人们造成巨大的经济损失。生物在不同生境中具有不同的形态、生理、代谢、物候等方面的表现型,且这些表现型的变化一部分是可逆的,而一部分则是永久的^[1]。表型变异越丰富,植物的适应能力越强,入侵能力越强^[2]。有研究表明,入侵植物银胶菊(*Parthenium hysterophorus*)在不同生境中的构件生物量和性状具有差异,且这些差异是该物种成功入侵的重要机制^[3]。入侵植物表型性状很容易受到环境因子的影响^[4]。同时,植物种内也拥有丰富的表型变异,甚至在很小的空间范围内即在微生境尺度上也能表现出明显的表型变异^[5]。Sanczuk 等人^[6]发现,小气候及土壤特征在塑造植株防御表型方面可以起到重要作用。

植物为了生存必须同时进行生长和防御。在贫瘠的环境中,植物的生长减慢,并在体内产生较多的防御物质以保护自己不被取食。植物也可以通过形态结构抵抗病虫害的侵袭,例如不少植物表面的毛被有防御昆虫取食的功能^[7],这是植物常用的一种物理防御策略。在自然界中,植物会遇到多种病原菌和取食昆虫侵害,天敌压力的不同使植物在防御上表现出丰富的变异。植物在不同生境中的防御投资和对物理、化学防御的取舍、能量分配等,让植物形成了丰富的防御策略。

牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)为菊科(Compositae)牛膝菊属(*Galinsoga*)植物,起源于美洲热带地区^[8]。牛膝菊在中国是一种难以被彻底去除的农业入侵杂草,于1915年在云南宁蒗和四川木里首次被发现^[9]。该物种可以进行种子繁殖,也可以进行营养繁殖;植株边开花边结实且结实量大;种子小且不休眠或休眠程度低,传播速度极快,在入侵地会形成爆发式的生长,从而排挤本地植物^[10]。目前,对牛膝菊的研究主要集中在它的光合特性^[11]等方面,有关该物种生长、防御策略方面的研究十分缺乏。本研究团队曾观察到许多昆虫可以取食牛膝菊,例如尺蠖(Geometridae)可以啃食它的叶片而飞虱(Delphacidae)常聚集在它的叶背面吸食汁液;虽然这些侵

^{*} 收稿日期:2022-11-16 修回日期:2023-04-14 网络出版时间:2023-09-18T12:25

资助项目:国家自然科学基金地区科学基金项目(No. 32160378);云南省应用基础研究计划重点项目(No. 2019FA011)

第一作者简介:贺齐平,女,研究方向为植物入侵生态学,E-mail:1684198339@qq.com;通信作者:胡世俊,男,副教授,博士,E-mail:shijunhu@126.com

网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/50.1165.N.20230915.1551.002

害不会引起牛膝菊叶片明显的损伤,但可以导致植株萎焉。入侵植物在较大的地理范围内往往表现出丰富的表型变异,但在较小空间范围内是否具有较强的变异性值得探讨,为此本研究主要从生长表型及防御表型这 2 个方面探讨了不同微生境中牛膝菊植株的生长特性和防御策略是否有差异,以便为深入了解牛膝菊的适应机制和有关牛膝菊的防治工作提供参考资料。

1 材料与方法

1.1 性状测量

2021 年 11 月在昆明市西南林业大学周边选取操场边、垃圾堆、绿化带、荒地(弃耕地)、果园、人行道边等 6 种生长有牛膝菊的微生境,它们的具体情况如表 1 所示。

表 1 牛膝菊各生境概况
Tab. 1 A general description of the habitats of *G. parviflora*

生境类型	经纬度	海拔	土壤状况	牛膝菊盖度	主要伴生植物
操场边	北纬 25.062 878° 东经 102.760 114°	1 940 m	土层薄	20%~30%	水杉(<i>Metasequoia glyptostroboides</i>)、蒲公英(<i>Taraxacum mongolicum</i>)、酢浆草(<i>Oxalis corniculata</i>)、野老鹳草(<i>Geranium carolinianum</i>)等
垃圾堆	北纬 25.060 519° 东经 102.762 939°	1 906 m		30%~40%	紫茎泽兰(<i>Ageratina adenophora</i>)等
绿化带	北纬 25.073 333° 东经 102.758 356°	1 920 m	土壤中 有碎石	15%~20%	峨眉含笑(<i>Michelia wilsonii</i>)、叶子花(<i>Bougainvillea spectabilis</i>)、金边吊兰(<i>Chlorophytum comosum</i>)
荒地(弃耕地)	北纬 25.063 917° 东经 102.762 547°	1 930 m	土质疏松	40%~50%	酢浆草、早熟禾(<i>Poa annua</i>)、碎米荠(<i>Cardamine occulta</i>)、南欧大戟(<i>Euphorbia peplus</i>)、繁缕(<i>Stellaria media</i>)等
果园	北纬 25.047 106° 东经 102.750 481°	1 918 m	土壤肥沃	50%~60%	紫茎泽兰、野燕麦(<i>Avena fatua</i>)等
人行道边	北纬 25.062 892° 东经 102.747 800°	1 895 m	土壤肥沃	70%~80%	紫茎泽兰、早熟禾等

参照文献[12-13]的方法,在每个生境中随机选取 15 株正常生长、无病虫害且正处于花期的牛膝菊植株,同时保证这些植株的间距在 2 m 以上以避免在同一克隆内取样。统计样株的叶片数和花序数,用卷尺测量株高,用游标卡尺测量叶长、叶宽和叶柄长。从每个样株上选取 1 片相同位置且成熟的叶片,在坐标纸上绘出叶片的轮廓并计算叶面积。在解剖镜下统计样株的叶片毛密度。此外,将样株的整个根系挖出,洗掉泥土后将根、茎、叶和花放入 60 ℃烘箱烘干至质量恒定,并测定它们的干质量。样株叶、花序的缩合单宁、黄酮和总多酚的含量(均以质量分数计)分别用香草醛比色法^[14]、芦丁比色法^[15]以及 Folin-Ciocalteus 法^[16]测定。参照文献[17]计算样株的比叶面积和叶干物质含量(以质量分数计)。

1.2 数据分析

计算表型性状的平均值、标准差及变异系数;在 SPSS 23.0 统计软件中采用单因素方差分析和多重比较(LSD 法)分析不同微生境中牛膝菊种群表型性状的差异,且当 $p<0.05$ 时上述统计分析结果具有统计学意义;用 R 语言 4.1.1 版中的 FactoMineR 包进行主成分分析与作图;采用欧式聚类分析对牛膝菊种群进行聚类。

2 结果与分析

2.1 不同微生境中牛膝菊种群的生长性状差异

从表 2 可见,不同微生境中牛膝菊的株高、叶片数、花序数、叶柄长、叶长、叶宽、叶片干物质含量、比叶面积、根干质量、茎干质量、叶干质量、花序干质量等 12 个生长性状的差异具有统计学意义($p<0.05$),这说明牛膝菊表型变异较为丰富。

表 2 不同微生境中牛膝菊生长性状差异的多重比较

Tab. 2 Multiple comparison of growth traits of *G. parviflora* in different microhabitats

性状	操场边	垃圾堆	绿化带	荒地(弃耕地)	果园	人行道边
株高/cm	35.71±1.64 ^a	49.14±2.88 ^b	34.46±0.83 ^a	38.79±1.61 ^a	25.64±1.22 ^c	33.86±1.30 ^a
叶片数/片	59.00±7.06 ^{ab}	153.29±23.59 ^c	41.71±3.62 ^b	119.21±7.26 ^{cd}	41.00±4.37 ^b	88.00±9.24 ^{ad}
花序数/朵	83.43±17.15 ^a	614.64±94.34 ^b	45.00±3.95 ^a	156.43±19.52 ^a	66.14±9.71 ^a	164.79±18.07 ^a
叶柄长/cm	1.01±0.22 ^{ab}	1.07±0.14 ^a	0.59±0.08 ^{bc}	0.93±0.13 ^{ab}	0.31±0.04 ^c	0.58±0.14 ^{bc}
叶宽/cm	3.66±0.31 ^{ab}	3.11±0.21 ^{abc}	2.73±0.22 ^c	3.78±0.21 ^a	2.45±0.13 ^c	2.99±0.20 ^{bc}
叶长/cm	5.55±0.41 ^a	4.89±0.25 ^{abc}	5.31±0.18 ^{ab}	5.71±0.25 ^a	4.46±0.16 ^{bc}	4.17±0.21 ^c
叶干物质含量/(g·g ⁻¹)	0.13±0.01 ^a	0.16±0.01 ^b	0.04±0.00 ^c	0.11±0.01 ^a	0.13±0.01 ^a	0.16±0.01 ^b
比叶面积/(cm ² ·g ⁻¹)	290.03±12.09 ^a	277.74±17.61 ^a	422.24±38.43 ^b	191.01±12.27 ^c	290.03±12.09 ^a	200.73±5.95 ^c
根干质量/g	0.17±0.03 ^{ab}	0.31±0.05 ^c	0.07±0.01 ^b	0.43±0.05 ^d	0.06±0.01 ^b	0.24±0.02 ^{ac}
茎干质量/g	0.73±0.17 ^{ab}	3.83±0.75 ^c	0.29±0.03 ^b	1.70±0.17 ^a	0.25±0.03 ^b	0.97±0.10 ^{ab}
叶干质量/g	0.55±0.11 ^a	2.08±0.38 ^b	0.28±0.03 ^a	1.48±0.16 ^b	0.20±0.02 ^a	0.69±0.08 ^a
花序干质量/g	0.27±0.06 ^{a^b}	1.05±0.19 ^c	0.10±0.01 ^b	0.58±0.07 ^a	0.14±0.02 ^b	0.35±0.04 ^{ab}

注:不同小写字母表示不同微生境中牛膝菊的某一生长性状数据差异具有统计学意义($p<0.05$),下同。

2.2 不同微生境中牛膝菊种群的防御性状差异

表 3 显示:1)操场边牛膝菊叶片毛密度最大,垃圾堆牛膝菊叶片毛密度最小;操场边牛膝菊的叶片毛密度与其他微生境中牛膝菊的叶片毛密度皆有统计学意义上的差异($p<0.05$)。2)操场边牛膝菊与其他微生境中牛膝菊在叶、花序的黄酮与总酚含量上的差异均有统计学意义($p<0.05$);操场边牛膝菊的上述次生代谢物质含量最高,而垃圾堆牛膝菊的上述次生代谢物质含量最低。3)操场边牛膝菊与垃圾堆、绿化带、果园、人行道边牛膝菊在叶、花序的缩合单宁含量上的差异具有统计学意义($p<0.05$);此外操场边牛膝菊叶、花序的缩合单宁含量最高。

表 3 不同微生境中牛膝菊防御性状差异的多重比较

Tab. 3 Multiple comparison of defensive traits of *G. parviflora* in different microhabitats

性状	操场边	垃圾堆	绿化带	荒地(弃耕地)	果园	人行道边
叶片毛密度/(根·cm ⁻²)	78.36±6.13 ^a	41.93±2.32 ^b	54.21±4.73 ^b	44.00±5.43 ^b	59.21±5.22 ^b	50.50±5.54 ^b
花序黄酮含量/(mg·g ⁻¹)	34.48±1.77 ^a	7.27±1.25 ^b	17.66±1.45 ^c	18.94±1.97 ^c	15.55±0.86 ^c	20.82±2.02 ^c
花序总酚含量/(mg·g ⁻¹)	11.88±0.56 ^a	3.02±0.35 ^b	5.39±0.39 ^c	6.59±0.47 ^{cd}	4.57±0.32 ^{bc}	7.06±0.44 ^d
花序缩合单宁含量/(mg·g ⁻¹)	1.21±0.14 ^a	0.47±0.05 ^b	0.46±0.06 ^b	0.79±0.03 ^c	0.79±0.06 ^c	0.60±0.03 ^{bc}
叶黄酮含量/(mg·g ⁻¹)	13.31±0.78 ^a	2.62±0.18 ^b	5.30±0.38 ^c	9.22±0.83 ^d	4.69±0.48 ^{bc}	10.58±1.05 ^d
叶总酚含量/(mg·g ⁻¹)	4.95±0.30 ^a	1.50±0.10 ^b	1.70±0.08 ^b	3.16±0.29 ^c	1.58±0.13 ^b	3.78±0.37 ^c
叶缩合单宁含量/(mg·g ⁻¹)	1.43±0.16 ^a	0.50±0.05 ^b	0.56±0.02 ^b	1.17±0.07 ^a	0.43±0.03 ^b	0.44±0.05 ^b

2.3 不同微生境中牛膝菊种群内表型性状的变异系数

从表 4 可知,各微生境中牛膝菊种群内表型性状变异系数平均值在 31.2%~43.1%之间;在不同微生境牛膝菊种群间,单个表型性状的变异系数平均值在 16.0%~61.9%之间,其中株高变异系数平均值最小而叶柄长的变异系数平均值最大。

2.4 牛膝菊表型变异的主成分分析

图 1 显示:第 1 主成分和第 2 主成分共解释了 80.09%的牛膝菊表型变异,代表了性状变异的绝大部分。第 1 主成分解释了 45.32%的牛膝菊表型变异,对第 1 主成分影响较大的有花序数、茎干质量、叶干质量和花序干质量,皆属于与生物量相关的生长性状;第 2 主成分解释了 34.77%的牛膝菊表型变异,对第 2 主成分影响较大

的有叶缩合单宁、叶总酚和叶黄酮含量,皆属于防御性状。此外叶片毛密度与第 1 主成分也具有较大的相关性。

表 4 不同微生境中牛膝菊表型性状的变异系数
Tab. 4 Phenotypic variation coefficients of *G. parviflora* in different microhabitats %

编号	性状	操场边	垃圾堆	绿化带	荒地(弃耕地)	果园	人行道边	平均值
1	株高	17.2	21.9	9.0	15.5	17.8	14.3	16.0
2	叶片数	44.8	57.6	32.5	22.8	39.8	39.3	39.5
3	花序数	76.9	57.4	32.8	46.7	54.9	41.0	51.6
4	叶柄长	81.6	48.9	50.0	54.0	46.9	89.7	61.9
5	叶宽	31.8	25.3	30.6	21.1	19.5	24.9	25.5
6	叶长	27.5	19.4	12.7	16.0	13.0	18.9	17.9
7	根干质量	61.3	56.5	40.3	39.6	36.2	35.8	45.0
8	茎干质量	85.2	73.0	35.6	36.9	45.6	39.8	52.7
9	叶干质量	73.3	68.6	42.9	40.5	31.9	40.5	49.6
10	花序干质量	83.7	68.4	35.8	47.1	44.0	44.2	53.9
11	叶片干物质	24.7	11.2	38.3	15.4	24.7	11.7	21.0
12	比叶面积	15.6	23.7	34.1	24.0	15.6	11.1	20.7
13	叶片毛密度	29.3	20.7	32.6	46.2	33.0	41.0	33.8
14	花序黄酮含量	19.2	64.3	30.8	39.0	20.7	36.3	35.1
15	花序总酚含量	17.7	43.8	27.3	26.5	26.1	23.1	27.4
16	花序缩合单宁含量	42.7	38.0	46.2	12.3	28.1	17.6	30.8
17	叶黄酮含量	21.8	26.2	26.5	33.8	38.2	37.3	30.6
18	叶总酚含量	22.4	24.2	17.8	34.9	30.7	36.8	27.8
19	叶缩合单宁含量	41.5	39.7	16.3	23.8	26.6	45.5	32.2
平均值		43.1	41.3	31.6	31.4	31.2	34.2	

2.5 不同微生境中牛膝菊种群间表型性状聚类分析

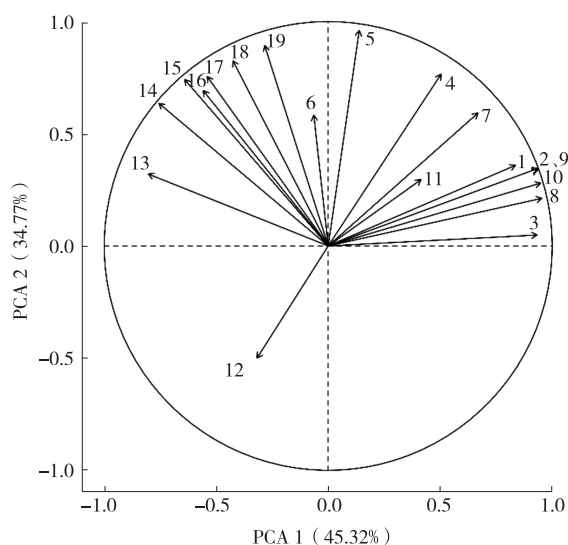
由图 2 可以看出,在欧氏距离 10 处可以将 6 个不同微生境下生长的牛膝菊种群聚为 2 支,操场边牛膝菊种群单独为 1 支,其他 5 个牛膝菊种群聚为另 1 支。

3 讨论

入侵植物往往具有丰富的形态变异,在不同生境中表现出不同的形态特征,这有利于它们成功入侵各类生境。表型变异和植物的入侵性有关,如 Zhao 等人^[18]测量了紫茎泽兰表型性状,发现所测量的性状在不同种群间皆有明显差异;严灵君等人^[19]对南京椴(*Tilia miqueliana*)的 11 个表型性状分析后发现,这些性状在种群间也都具有明显差异。本研究发现在较小的空间范围内,牛膝菊的株高、叶片数、花序数等表型性状在不同微生境种群间皆有统计学意义上的差异($p<0.05$),说明牛膝菊的表型可塑性较强。表型可塑性是生物适应多变环境的重要方式,它影响着物种的分布,且促进物种具有更宽的生态幅和更强的耐受性^[20]。叶片形状与环境的适应有关^[21]。本研究发现在生长性状中,牛膝菊叶柄长的变异系数最大,这有利于植株在不同生境中充分利用光照条件^[22]。操场边牛膝菊的株高、叶片数、花序数等表型性状的变异系数平均值最高,说明操场边牛膝菊的表型性状变异丰富,这可能与该微生境中干扰较强有关。

生物量分配是植物的一种重要生态对策,它的具体情况反应了植物种群生长规律和适应环境的能力^[23]。北美车前(*Plantago virginica*)生物量分配策略提高了自身的适应能力并促进了它的成功入侵^[24]。高的生物量有利于入侵植物占领更多的生存空间,例如喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)将更多的生物量投入到茎,这有利于它充分利用光照并扩大生存空间^[25]。本研究发现牛膝菊在茎上投入的生物量最多,和齐淑艳等人^[26]

的研究结果一致。茎具有支撑和储存营养物质的作用,有利于牛膝菊占据更多的生境空间,扩大入侵范围。此外,本研究还发现牛膝菊花序数的变异系数较大,这可能与牛膝菊灵活的繁殖策略有关。



注:各编号对应的具体表型性状名称见表4。

图1 牛膝菊表型性状主成分分析

Fig. 1 Principal component analysis of phenotypic traits of *G. parviflora*

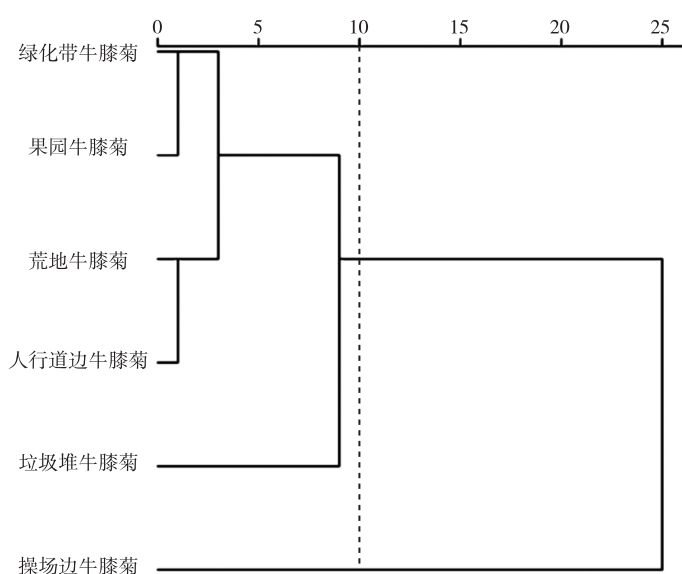


图2 牛膝菊种群间表型性状聚类图

Fig. 2 Cluster diagram of phenotypic traits among populations of *G. parviflora*

植物种内的防御性状也具有变异性,不同防御方式的组合构成了丰富的防御策略。本研究发现不同生境中的牛膝菊具有不同的防御策略:操场边牛膝菊叶、花序的缩合单宁、黄酮和总酚的含量均为最高,而根、茎、叶和花序的干质量却较小;垃圾堆牛膝菊叶、花序的缩合单宁、黄酮和总酚的含量较低,但根、茎、叶和花序的最大。由此可见牛膝菊在上述2种生境中对生长与防御的投入具有不同的侧重。不同微生境中牛膝菊叶片毛密度差异较大,操场边牛膝菊叶片毛密度与其他微生境中牛膝菊叶片毛密度都有统计学意义上的差异($p < 0.05$)。在资源有限的环境中,植物次生代谢物的含量增加更有利于保护自己;相反,植物在营养丰富环境中会降低防御投入^[27],例如空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)遭受南方菟丝子(*Cuscuta australis*)寄生时,会减少营养生长的投入而增加防御物质的投入,以增强自身防御能力^[28]。操场边生境中资源有限,植株生长慢,牛膝菊必须加强防御,而垃圾堆生境具有丰富的可利用资源,牛膝菊被昆虫取食后也能快速生长补偿。在不同生境中,黄酮、缩合单宁、总酚等次生代谢物质在不同器官中的含量不同,这种防御策略有利于植物在不同环境中生存^[29]。防御是一种高成本的付出,植物会将更多的防御物质分配到对适合度影响最大的器官^[30]。张慧等人^[31]发现,外来植物无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)叶片中总酚含量高、花序中缩合单宁含量低,而本研究则发现:不同次生代谢物质在牛膝菊不同器官之间的分配不同,花序的总酚、黄酮含量高于叶的上述次生代谢物质含量,符合最佳防御假说^[32],也与周颖等人^[33]的研究结果一致。不同微生境中植株具有不同的防御对策有利于牛膝菊在各种微生境中生存,也有利于牛膝菊在这些微生境中的成功入侵。

此外,本研究通过主成分分析发现第1主成分与植株生物量等生长性状相关性较高而第2主成分与植株防御相关性状相关性较高,这2个主成分代表了不同的维度。而聚类分析结果也显示操场边牛膝菊种群与其他微生境中牛膝菊种群的生长、防御性状差异较大,这与前者生境的特征有关。总体来看,牛膝菊表型变异丰富,即使在一个较小的空间范围内,它的生长、防御性状也能表现出较高的变异性,这也是该物种占据各种生境并成功入侵的原因之一。

参考文献:

- [1] KESSLE A. Inducible plant defences and the environmental context[J]. *Functional Ecology*, 2016, 30(11): 1738-1739.
- [2] 陈天翌, 刘增辉, 娄安如. 刺萼龙葵种群在中国不同分布地区的表型变异[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 344-353.

- CHEN T Y, LIU Z H, LOU A R. Phenotypic variation in populations of *Solanum rostratum* in different distribution areas in China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(4): 344-353.
- [3] 蒲高忠, 唐赛春, 潘玉梅, 等. 入侵植物银胶菊在不同生境下表型可塑性和构件生物量[J]. 广西植物, 2010, 30(5): 641-646.
- PU G Z, TANG S C, PAN Y M, et al. Phenotypic plasticity and modular biomass of invasive *Parthenium hysterophorus* in different habitats in south China[J]. Guihaia, 2010, 30(5): 641-646.
- [4] HIAT D, FLORY S L. Populations of a widespread invader and co-occurring native species vary in phenotypic plasticity[J]. The New Phytologist, 2020, 225(1): 584-594.
- [5] WELLSTEIN C, CHELLI S, CAMPETELLA G, et al. Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats[J]. Biodiversity and Conservation, 2013, 22(10): 2353-2374.
- [6] SANCZUK P, GOVAERT S, MEEUSSEN C, et al. Small scale environmental variation modulates plant defence syndromes of understorey plants in deciduous forests of Europe[J]. Global Ecology and Biogeography, 2021, 30(1): 205-219.
- [7] BICKFORD C P. Ecophysiology of leaf trichomes[J]. Functional Plant Biology, 2016, 43(9): 807-814.
- [8] DAMALAS C A. Distribution, biology and agricultural importance of *Galinsoga parviflora* (Asteraceae)[J]. Weed Biology and Management, 2008, 8(3): 147-153.
- [9] 贺俊英, 徐萌萌, 张子义, 等. 入侵植物牛膝菊(*Galinsoga parviflora* Cav.)对植物多样性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2019, 33(7): 147-151.
- HE J Y, XU M M, ZHANG Z Y, et al. Effects of invasive plant *Galinsoga parviflora* Cav. on plant diversity[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2019, 33(7): 147-151.
- [10] 汤东生, 董玉梅, 陶波, 等. 入侵牛膝菊属植物的研究进展[J]. 植物检疫, 2012, 26(4): 51-55.
- TANG D S, DONG Y M, TAO B, et al. Advances of research on invasive plant of *Galinsoga* spp. [J]. Plant Quarantine, 2012, 26(4): 51-55.
- [11] 董晶晶, 齐淑艳, 姚静, 等. 不同土壤水分对牛膝菊生长及光合特性的影响[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(12): 2910-2913.
- DONG J J, QI S Y, YAO J, et al. Effects of different soil moisture content on the growth and photosynthetic characteristics of *Galinsoga parviflora* [J]. Hubei agricultural Sciences, 2015, 54(12): 2910-2913.
- [12] 王洁, 杨志玲, 杨旭, 等. 方位及冠层对厚朴果实和种子形态变异的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2012, 28(4): 385-388.
- WANG J, YANG Z L, YANG X, et al. Effects of orientation and canopy on deformation of fruits and seeds of *Magnolia officinalis* [J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2012, 28(4): 385-388.
- [13] WU K S, KAO W Y. Phenotypic plasticity and genetic variation in leaf traits of *Yushania nitakayamensis* (Bambusoideae; Poaceae) in contrasting light environments[J]. Journal of Plant Research, 2021, 134(5): 1021-1035.
- [14] 袁红娥, 严善春, 佟丽丽, 等. 剪叶损伤与昆虫取食对兴安落叶松(*Larix gmelinii*)针叶中缩合单宁诱导作用的差异[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1415-1420.
- YUAN H E, YAN S C, TONG L L, et al. Content differences of condensed tannin in needles of *Larix gmelinii* by cutting needles and insect feeding[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1415-1420.
- [15] 蔡庆生. 植物生理学实验[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2014.
- CAI Q S. Experiments of plant physiology[M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2014.
- [16] SINGLETON V L, ROSSI J A. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 1965, 16: 144-158.
- [17] ASSAEED A M, AL-ROWAILY S L, EL-BANA M I, et al. Functional traits plasticity of the invasive herb *Argemone ochroleuca* sweet in different arid habitats[J]. Plants, 2020, 9(10): 1268.
- [18] ZHAO Y J, YANG X J, XI X Q, et al. Phenotypic plasticity in the invasion of crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) in China[J]. Weed Science, 2012, 60(3): 431-439.
- [19] 严灵君, 黄犀, 岳远灏, 等. 南京椴天然居群的表型性状多样性及变异分析[J]. 植物资源与环境学报, 2021, 30(3): 29-37.
- YAN L J, HUANG X, YUE Y H, et al. Analyses on diversity and variation of phenotypic traits of natural populations of *Tilia miqueliana* [J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2021, 30(3): 29-37.
- [20] 张文驹, 李博, 陈家宽, 等. 表型可塑性与外来植物的入侵能力[J]. 生物多样性, 2020(4): 447-455.
- GENG Y P, ZHANG W J, LI B, et al. Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. Biodiversity Science, 2020(4): 447-455.
- [21] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 等. 中国东部南北样带暖温带区栎属树种叶片形态性状对气候条件的响应[J]. 植物生态学报, 2013, 37(9): 793-802.

- LI D S, SHI Z M, FENG Q H, et al. Response of leaf morphometric traits of *Quercus* species to climate in the temperate zone of the North-South Transect of Eastern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(9): 793-802.
- [22] BACILIERI R, DUCOUSS A, KREMER A. Genetic, morphological, ecological and phenological differentiation between *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L. in a mixed stand of northwest of France[J]. Silvae Genetica, 1995, 44(1): 1-10.
- [23] 周兵, 闫小红, 肖宜安, 等. 不同生境下入侵植物胜红蓟种群构件生物量分配特性[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2602-2608.
- ZHOU B, YAN X H, XIAO Y A, et al. Module biomass of *Ageratum conyzoides* populations in different habitats[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2602-2608.
- [24] 张世航, 龚莉, 戈玉莹, 等. 不同密度下入侵植物北美车前生物量分配与异速生长关系[J]. 草业科学, 2021, 38(10): 1938-1949.
- ZHANG S H, GONG L, GE Y Y, et al. Biomass allocation and allometric relationships of the invasive plant species *Plantago virginica* grown at different densities[J]. Pratacultural Science, 2021, 38(10): 1938-1949.
- [25] 耿旭彦. 入侵种喜旱莲子草防御策略及资源利用效率的进化[D]. 上海: 复旦大学, 2013.
- GENG X Y. Evolution of the defense strategy and resource use efficiency in an invasive plant *Alternanthera philoxeroides*[D]. Shanghai: Fudan University, 2013.
- [26] 齐淑艳, 徐文铎, 文言. 外来入侵植物牛膝菊种群构件生物量结构[J]. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2283-2286.
- QI S Y, XU W D, WEN Y. Biomass structure of exotic invasive plant *Galinsoga parviflora* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(12): 2283-2286.
- [27] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 植物防御策略及其环境驱动机制[J]. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3542-3552.
- WANG X F, GAO W Q, LIU J F, et al. Plant defensive strategies and environment-driven mechanisms[J]. Chinese Journal of Ecology, 2015, 34(12): 3542-3552.
- [28] 郭素民, 李钧敏, 李永慧, 等. 空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长-防御权衡[J]. 生态学报, 2014, 34(17): 4866-4873.
- GUO S M, LI J M, LI Y H, et al. The trade-off between growth and defense in *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) parasitized by *Cuscuta australis* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(17): 4866-4873.
- [29] ANDRADE-ANDRADE G, DELGAD-ALVARADO A, HERRERA-CABRERA B E, et al. Variation of phenolic compounds, flavonoids and tannins in *Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews in the Huasteca Hidalguense, Mexico[J]. Agrociencia, 2018, 52(1): 55-66.
- [30] GODSCHALX A L, STADY L, WATZIG B, et al. Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis? [J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): 32.
- [31] 张慧, 刘晓伟, 李敏, 等. 无瓣海桑不同部位单宁含量及叶片单宁的结构分析[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 2008, 47(S2): 186-191.
- ZHANG H, LIU X W, LI M, et al. Tannin contents in the different parts of alien mangrove species *Sonneratia apetala* and leaf tannin structure[J]. Journal of Xiamen University (Natural Science), 2008, 47(S2): 186-191.
- [32] 张争, 杨云, 魏建和, 等. 环境因子导致的植物防御反应与药用次生代谢物的合成和积累[J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(9): 919-924.
- ZHANG Z, YANG Y, WEI J H, et al. Plant defense responses induced by environmental factors and medicinal secondary metabolites product synthesis and accumulation[J]. Plant Physiology Communication, 2009, 45(9): 919-924.
- [33] 周颖, 刘杰, 闫晓慧, 等. 模拟昆虫取食对牛膝菊防御特征的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(3): 808-812.
- ZHOU Y, LIU J, YAN X H, et al. Effects of simulated insect herbivory on defense traits of *Galinsoga parviflora* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(3): 808-812.

Phenotypic Variation of Invasive *Galinsoga parviflora* in Different Microhabitats

HE Qiping¹, CAO Liqui¹, YAN Xiaohui¹, HU Shijun²

(1. Key Laboratory of Forest Disaster Warning and Control of Yunnan Provinces, Southwest Forestry University;

2. Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China (State Forestry Administration),

Southwest Forestry University, Kunming Yunnan 650224, China)

Abstract: In order to explore the phenotypic variations and adaptive strategies of invasive *Galinsoga parviflora* in different microhabitats. The *G. parviflora* populations growing along the playground, rdump, green belts, uncultivated land (abandoned farmland), orchard, and kerbside were selected. Phenotypic traits related to growth and defense were analyzed using methods such as one-way ANOVA, multiple comparisons, principal component analysis, and cluster analysis. The results of one-way ANOVA

and multiple comparisons showed that there were statistically significant differences ($p < 0.05$) in traits reflecting growth status, such as plant height, leaf number, and inflorescence number, among *G. parviflora* populations in different microhabitats. There were also statistically significant differences ($p < 0.05$) in traits reflecting defense status, including the contents of flavonoids, total phenols, condensed tannin content, and leaf trichome density, among the *G. parviflora* populations in different microhabitats. The content of total phenols, flavonoids, and condensed tannins in the leaves and inflorescences of *G. parviflora* growing along the playground was higher, and the leaf trichome density was the largest. In contrast, the content of total phenols, flavonoids, and condensed tannins in the leaves and inflorescences of *G. parviflora* growing in the dump was lower, and the leaf trichome density was the smallest. The biomass of *G. parviflora* in the dump was the largest, while the biomass of *G. parviflora* along the playground was smaller. The coefficient of variation of phenotypic traits of *G. parviflora* in different microhabitats was high, with the maximum average coefficient of variation being that of petiole length and the minimum being that of plant height. The results of principal component analysis showed that the first principal component was mainly influenced by traits related to biomass, while the second principal component was mainly influenced by defense traits. Cluster analysis revealed that the *G. parviflora* population along the playground clustered into one group, while the other five populations clustered into another group. These results indicate that *G. parviflora* populations can exhibit high phenotypic variation in growth and defense traits within a small spatial range. *G. parviflora* adjusts resource allocation between growth and defense according to different habitat conditions, and populations in different microhabitats have different defense strategies. These characteristics promote the successful invasion of *G. parviflora* into various habitats.

Keywords: *Galinsoga parviflora*; phenotypic variation; growth; defense

(责任编辑 方 兴)