

我国不同地理梯度下紫茎泽兰 种群遗传多样性的变化

桂富荣^{1,2,3}, 郭建英^{1,3}, 万方浩^{1,3}

(1. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100094; 2. 云南农业大学 植物保护学院, 云南 昆明 650201;

3. 农业部外来入侵生物预防与控制研究中心, 北京 100081)

摘要: 利用 ISSR 分子标记技术分析了我国不同地理梯度下的 32 个紫茎泽兰种群的遗传多样性。结果表明, 我国境内的紫茎泽兰种群内遗传多样性呈现随地理纬度由南到北而降低($R^2 = 0.1311$, $P < 0.05$), 随地理经度由西到东而增高($R^2 = 0.1677$, $p < 0.05$) 的趋势。紫茎泽兰种群遗传多样性与其生境地的年平均温度高度相关($R^2 = 0.2731$, $p < 0.01$), 但与年平均降雨量的相关性不明显($R^2 = 0.0749$, $p > 0.1$)。系统聚类分析表明, 紫茎泽兰的地缘性分布较为明显, 地理区位接近的种群遗传相似性较大, 在聚类分析中大多聚为一类。我国境内的紫茎泽兰基本可分为 2 大亚群: 第一亚群主要地处我国热带季雨林、雨林植被区域, 包括云南南部的种群、广西种群和贵州西部种群; 第二亚群则地处亚热带常绿阔叶林植被区域西部(半湿润)常绿阔叶林亚区域, 主要包括云南中、西部种群和四川种群及随长江流域扩散形成的种群。各紫茎泽兰种群间的遗传距离和地理距离之间高度相关($R^2 = 0.294$, $p < 0.001$), 说明地理距离是影响种群间基因交流的重要因素。

关键词: 紫茎泽兰; ISSR; 遗传多样性; 地理梯度

中图分类号: S54 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2006)05-0072-07

Genetic Variation among Populations of *Ageratina adenophora* at Different Geographical Locations in China

GUI Fu_rong^{1, 2, 3}, GUO Jian_ying^{1, 3}, WAN Fang_hao^{1, 3}

(1. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China;

2. College of Plant Protection, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

3. Center for Management of Invasive Alien Species, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China)

Abstract: The genetic diversity of thirty-two Chinese populations of crofton weed *Ageratina adenophora* in different altitudes was analyzed with the inter-simple sequence repeat (ISSR) technique. The result indicated that genetic diversity of Chinese *A. adenophora* populations decreased along with the increased latitude ($R^2 = 0.1311$, $p < 0.05$), whereas increased along with the longitude shift from west to east ($R^2 = 0.1677$, $p < 0.05$). Genetic diversity of *A. adenophora* correlated highly with the annual mean temperature of its habitat ($R^2 = 0.2731$, $p < 0.01$), whereas there was no significant correlation between its genetic diversity and the annual mean rainfall ($R^2 = 0.0749$, $p > 0.1$). Cluster analysis grouped the Chinese crofton weed populations into two subgroups, which were corresponding with their geographical origins. The first subgroup included the populations located in the vegetation regions of tropic seasonal rain forest and rain forest, i. e., populations in southern Yunnan, Guangxi and southwestern Guizhou. The second subgroup included the populations located in the western semi-humid subregion of the subtropical evergreen broadleaf tree vegetation region, i. e., populations in middle to western Yunnan, Sichuan and area along the Yangtze River. The Mantel

收稿日期: 2006-06-29

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(2002CB111400)

作者简介: 桂富荣(1974-), 男, 云南人, 博士, 副教授, 主要从事生物安全研究工作; 万方浩为通讯作者。

Z-statistic test showed that the genetic distance of *A. adenophora* populations was corresponded highly with their geographic distance ($R^2 = 0.294$, $p < 0.001$), indicating that the geographic isolation is a main factor to block the gene flow of *A. adenophora*.

Key words: *Ageratina adenophora*; ISSR; Genetic diversity; Geographical location

外来生物入侵导致了全球生物多样性的丧失和全球生态系统的破坏, 它和动植物栖息地丧失、全球变化一起被看作全球环境的三大问题, 其严重性仅次于栖息地丧失而位居第二, 并可能上升到第一位^[1]。外来物种的入侵给我们造成了极大的经济和生态损失, 每年全世界因外来生物入侵所造成的损失达数十亿美元^[2]。紫茎泽兰是一种世界性恶性杂草, 原产于中美洲墨西哥至哥斯达黎加一带, 于 19 世纪被作为观赏植物引入欧洲, 之后又被引入澳大利亚和亚洲, 现已广泛分布在世界热带、亚热带 30 多个国家和地区^[3], 并在澳大利亚、南非和中国等多个国家造成危害^[4~6]。20 世纪 40 年代该杂草从中缅边境传入我国云南省境内, 之后迅速扩散到西南及华南的部分省区, 目前主要分布于云南、四川、贵州、广西、西藏、重庆、湖北、台湾等省^[3], 且正以每年几十公里的速度顺风向传播, 其远距离传播借助于人为的引种、运输及携带, 近距离传播扩散经风力完成, 是我国最具侵染性和危害性的外来杂草。

为了控制紫茎泽兰的蔓延, 人们尝试了多种化学防治、生物防治、替代控制及物理防治措施, 但目前仍未找到有效控制这一恶性杂草的方法。紫茎泽兰作为一种入侵性极强的外来物种, 其入侵原因目前尚不明, 从遗传学角度揭示其入侵途径和入侵性正成为生物学界关注的热点。有害种群的扩张和爆发、资源种群的下降、濒危种群的保护失败是种群控制和管理中的三大难题, 研究种群动态的分子机制, 寻求最基本、最快捷和有效的种群遗传控制与生境管理相结合的管理方案是目前种群分子生态学研究领域中的一个重要研究方向^[7]。紫茎泽兰的分布范围较广, 生境条件多样, 从分子生态学的角度对不同侵入地区及不同生态环境中的紫茎泽兰进行遗传多样性分析, 探索其遗传变异规律, 对于解释紫茎泽兰的入侵机制有积极意义, 同时可为该外来物种的控制与根除提供理论依据^[8]。笔者利用 ISSR 技术研究了我国境内不同地理梯度下紫茎泽兰的遗传多样性变化, 并从宏观角度阐述了生态环境的变化对紫茎泽兰遗传分化的影响。

1 材料和方法

1.1 样品的采集

研究样品源于 2004 年 3—5 月采自云南、四川、贵州、广西、和重庆的 32 个种群(表 1), 每种群选取 8 个植株, 取样时各植株间尽量远离以避免采到同一植株的克隆后代。整株取样(根、茎、叶一起)后带回温室种植, 待新叶长出后取新鲜嫩叶提取 DNA。

1.2 DNA 的提取与检测

紫茎泽兰基因组 DNA 的提取采用 Singh 等^[9]的方法并略修改。DNA 定量采用紫外分光光度法与琼脂糖凝胶电泳双重定量。紫外分光光度法以 λ DNA 为标准品, 以 A_{260} 对 DNA 进行定量, 在紫外分光光度计(日本岛津公司 UV_2550 型)上进行; 电泳结果用美国伯乐公司生产的凝胶成像系统(Bio-Rad Gel Doc 1000)进行紫外观测, 与标准 DNA 分子量参照物比较进行定量。

1.3 ISSR-PCR 反应及其产物检测

从哥伦比亚大学生物技术实验室提供的引物(UBC primer)100 条 ISSR 引物中筛选出 12 条多态性和重复性好的引物对紫茎泽兰的种群结构进行研究和分析。PCR 反应体系为 20 μ L, 其中含 2.5 μ L 10 \times NEB ThermoPol Reaction Buffer (100 mmol/L KCl; 100 mmol/L $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 200 mmol/L Tris_HCl; 20 mmol/L MgSO_4 ; 1% Triton X_100 pH 8.8, 25 $^\circ\text{C}$), 250 μ mol/L dNTPs, 1.25 μ mol/L 引物, 约 30 ng 模板 DNA, 1 U Taq 聚合酶和 0.4 μ L 去离子甲酰胺。

PCR 扩增反应在 PTC_200 Thermocycler 中进行, 反应程序为: 95 $^\circ\text{C}$ 预变性 2 min, 然后进行 5 个循环: 94 $^\circ\text{C}$ 变性 30 s, 55 $^\circ\text{C}$ 退火 45 s, 每个循环-1 $^\circ\text{C}$, 72 $^\circ\text{C}$ 延伸 1 min 30 s, 接着进行 40 个循环: 94 $^\circ\text{C}$ 变性 30 s, 50 $^\circ\text{C}$ 退火 45 s, 72 $^\circ\text{C}$ 延伸 1 min 30 s, 最后 72 $^\circ\text{C}$ 延伸 7 min。扩增产物用 2.0% 的琼脂糖凝胶(含 0.5 μ g/mL EB)放入 0.5 \times TBE 缓冲液中, 以 100bp NEB DNA Ladder 作为参照标准, 在 120V 下电泳 3 h 后在凝胶成像系统中紫外观测照相。

1.4 数据统计与分析

ISSR-PCR 产物的电泳结果用凝胶成像系统进

行紫外观测并照相。琼脂糖凝胶电泳图谱上同一个 ISSR 位点上有电泳带记为 1, 无电泳带的记为 0, 所有个体在全部位点上的谱带式样 (ISSR 表型) 组成一个 (0 或 1) 矩阵, 所有个体在全部位点上谱带式样相同, 则按相同 ISSR 表型对待, 只保留一个。手检法去除因胶上亮点、加样扩增条带粘连等引起的计

算机误检, 然后将条带图像转换成匹配图, 作 0, 1 矩阵输入计算机。采用 POPGENE 1. 31 软件^[10] 计算出紫茎泽兰各地理种群的群体遗传结构参数, 种群间的遗传距离采用 Nei's 距离^[11] 计算, 相关性分析 (Mantel 检验) 在 NTSYS- pc 软件^[12] 上进行。

表 1 紫茎泽兰研究种群的地理位置及其生境信息

Tab 1 Locations and habitats of the sampled populations of *Ageratina adenophora*

种群代号 Population	分布地 Location	海拔(m) Altitude	纬度(N) Latitude	经度(W) Longitude	年均温(℃) Mean annual temperature	年均降雨量(mm) Mean annual rainfall
YNWS	云南文山	1 172	23° 46' 09"	104° 57' 03"	17. 64	1 153. 53
YNTC	云南腾冲	2 614	25° 06' 03"	98° 05' 16"	15. 90	1 437. 58
YNSM	云南思茅	1 302	23° 00' 03"	100° 41' 29"	19. 13	1 451. 43
YNSB	云南双柏	2 000	25° 09' 02"	101° 50' 11"	17. 39	895. 98
YNMH	云南勐海	1 165	21° 57' 44"	100° 26' 21"	21. 27	1 279. 58
YNKM	云南昆明	1 895	25° 03' 00"	102° 39' 33"	15. 21	1 008. 44
YNJH	云南景洪	1 072	21° 56' 14"	100° 38' 36"	22. 12	1 182. 05
YNDL	云南大理	2 500	24° 56' 44"	99° 56' 45"	16. 73	1 123. 21
YNCY	云南苍源	1 270	23° 14' 20"	99° 03' 37"	18. 94	1 376. 98
YNCX	云南楚雄	1 900	25° 07' 44"	101° 19' 09"	16. 88	926. 51
SCYY	四川盐源	1 547	27° 43' 03"	101° 57' 31"	14. 82	993. 31
SCYB	四川延边	2 050	26° 30' 11"	102° 00' 48"	18. 03	983. 00
SCXC	四川西昌	1 703	27° 53' 09"	102° 20' 46"	16. 96	1 049. 57
SCPZH	四川攀枝花	1 044	26° 33' 05"	101° 50' 54"	20. 17	892. 82
SCPG	四川普格	1 246	27° 26' 18"	102° 31' 21"	14. 67	991. 99
SCNX	四川南溪	284	28° 50' 39"	104° 59' 12"	17. 00	1 067. 30
SCNN	四川宁南	1 165	27° 04' 06"	102° 44' 57"	14. 53	971. 69
SCLS	四川庐山	2 017	27° 41' 05"	102° 10' 14"	15. 62	1 019. 16
GZXY	贵州兴义	1 257	25° 05' 39"	104° 52' 58"	15. 87	1 228. 95
GZWM2	贵州望谟	552	25° 10' 41"	106° 05' 40"	19. 27	1 249. 05
GZWM1	贵州望谟河	531	25° 11' 12"	106° 25' 14"	18. 84	1 231. 18
GZQL	贵州晴隆	1 475	25° 50' 30"	105° 13' 58"	15. 21	1 255. 90
GZLD	贵州罗甸	556	25° 19' 29"	106° 37' 07"	19. 18	1 144. 04
GZGY	贵州贵阳	1 112	26° 24' 44"	106° 40' 27"	15. 35	1 110. 18
GZBJ	贵州毕节	1 348	26° 38' 49"	105° 10' 34"	13. 81	1 060. 99
GZAS	贵州安顺	1 351	26° 12' 53"	105° 53' 14"	14. 23	1 342. 58
GXTL	广西田林	250	23° 43' 05"	106° 50' 37"	21. 17	1 221. 14
GXTD	广西田东	129	23° 37' 10"	107° 01' 53"	20. 89	1 315. 84
GXNN	广西南宁	73	22° 56' 19"	103° 03' 37"	21. 78	1 509. 93
GXBS	广西百色	236	23° 58' 02"	106° 35' 55"	21. 88	1 063. 43
CQJLP	重庆九龙坡	200	29° 50' 27"	106° 25' 51"	17. 80	1 085. 62
CQBN	重庆巴南	500	29° 30' 19"	106° 45' 40"	17. 64	1 092. 13

2 结果与分析

2.1 紫茎泽兰的遗传多样性

紫茎泽兰种群遗传多样性统计结果显示我国紫茎泽兰种群具有丰富的遗传多样性。12 条 ISSR 引物在 32 个紫茎泽兰地理种群中共扩增出 446 个条带 (片段), 其中多态性条带 417 个, 占 93. 5%。紫茎泽兰的 ISSR 标记指纹图谱如图 1 所示。在所研究的 256 个紫茎泽兰个体中, 253 个个体显示出独特的

ISSR 指纹图谱, 种群的平均多态性水平 ($P\%$) 达 46. 02%。每个种群所扩增出的多态性条带数占总扩增条带数 (446 条带) 的百分率在 36. 77% (四川延边种群) 至 60. 76% (广西田东种群) 之间。各种群的 Nei's 基因多样性在 0. 124 4 至 0. 204 1 之间, 种群水平的平均 Nei's 基因多样性为 (0. 154 1 ± 0. 019 3) (平均值 ± 标准误), 物种水平的 Nei's 基因多样性为 (0. 235 4 ± 0. 026 5)。Shannon's 信息指数在 0. 187 3 至 0. 308 6 之间, 种群水平和物种水平的

Shannon's 信息指数分别为 (0.233 0 ± 0.028 9) 和 (0.371 6 ± 0.219 4)。

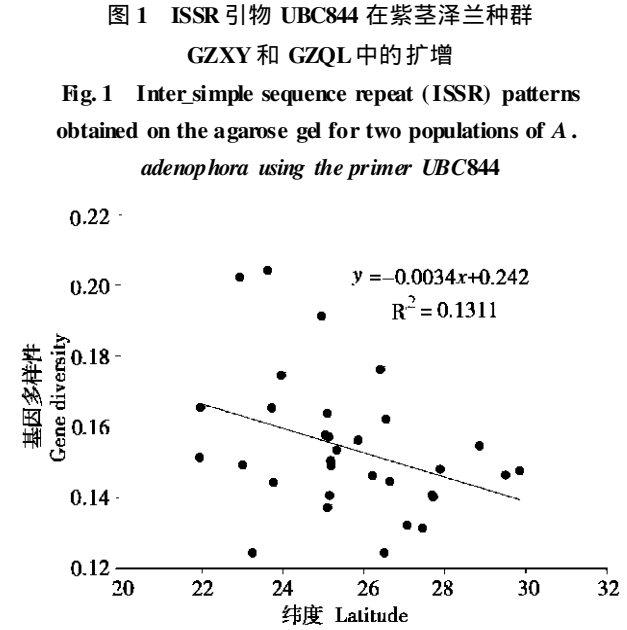
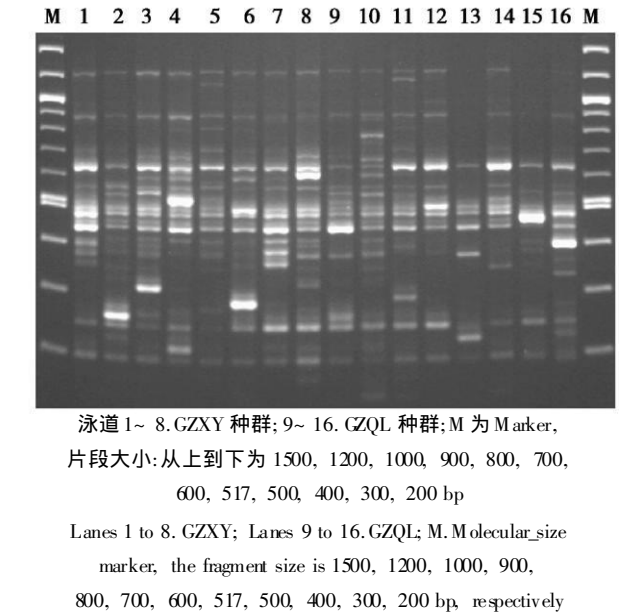


图 2 紫茎泽兰基因多样性与地理纬度的关系

Fig.2 Correlation between gene diversity of *A. adenophora* and latitude of its habitat

2.2 不同地理梯度的紫茎泽兰遗传多样性变化

紫茎泽兰在我国分布的地理位置较宽, 从本试验所研究的 32 个紫茎泽兰地理种群采样点的位置来看, 其纬度范围为北纬 22°~ 30°, 经度范围为东经 99°~ 107°。结合各个紫茎泽兰种群采集点的地理经纬度(表 1), 对我国紫茎泽兰种群的遗传多样性(Nei's 基因多样性)进行地理梯度变异分析(图 2, 3), 结果表明: 总体而言, 紫茎泽兰种群内的遗传多

样性随地理纬度由南到北而降低($R^2 = 0.1311$, $P < 0.05$), 随地理经度由西到东而增高($R^2 = 0.1677$, $P < 0.05$)。

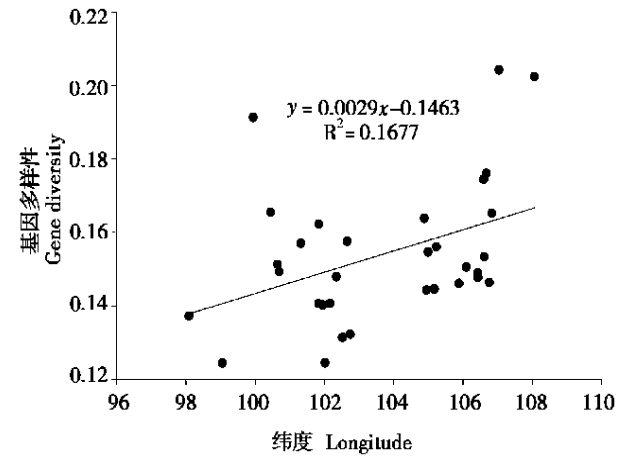


图 3 紫茎泽兰基因多样性与地理经度的关系

Fig.3 Correlation between gene diversity of *A. adenophora* and longitude of its habitat

2.3 环境因子对紫茎泽兰遗传多样性的影响

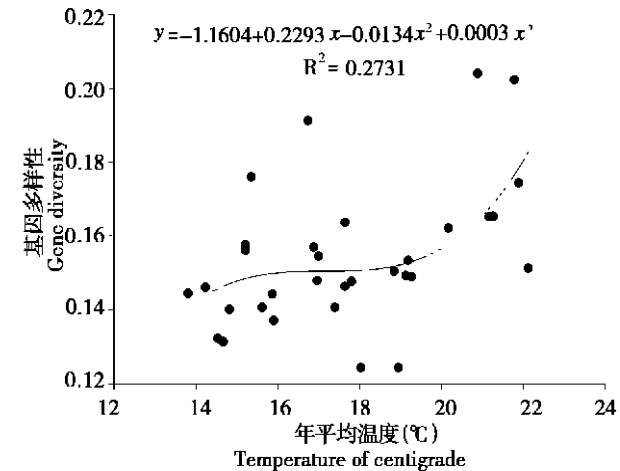


图 4 紫茎泽兰基因多样性与年平均温度的关系

Fig.4 Correlation between gene diversity of *A. adenophora* and mean annual temperature of its habitat

不同地理种群的采集地年平均温度(表 1)与各种群的 Nei's 基因多样性的相关性分析表明, 不同生境的紫茎泽兰种群遗传多样性与当地的年均温具有显著相关性($R^2 = 0.2731$, $P < 0.01$), 说明温度是影响紫茎泽兰遗传多样性的主要因素之一。年平均温度在 16~ 20℃ 的地区紫茎泽兰种群基因多样性的变化与温度相关性不明显, 而年均温在 20℃ 以上的地区紫茎泽兰的基因多样性随温度升高而增高(图 4)。不同种群的基因多样性与其生境的年平均降雨量相关性研究表明, 两者的相关性不明显(图 5, $R^2 = 0.0749$, $P > 0.1$)。

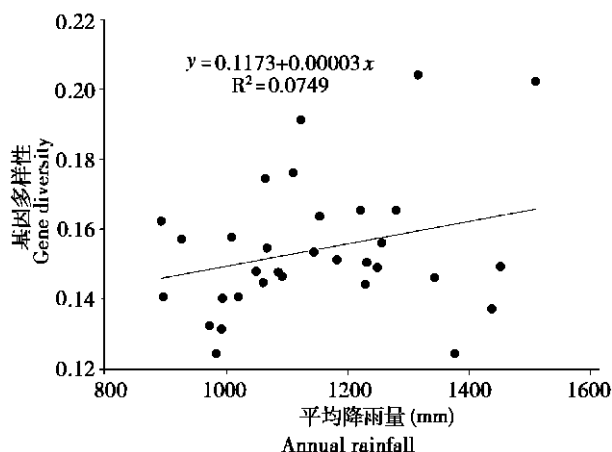


图 5 紫茎泽兰基因多样性与年平均降雨量的关系

Fig. 5 Correlation between gene diversity of *A. adenophora* and mean annual rainfall of its habitat

2.4 聚类分析

我国境内不同的紫茎泽兰种群之间可能存在一定程度的遗传分化, 采用 $Nei's$ 距离对 32 个紫茎泽兰种群的遗传距离进行计算, 结果表明紫茎泽兰的 $Nei's$ 遗传距离在 0.012(云南勐海与云南景洪种群) 至 0.160(四川宁南与云南景洪种群) 之间。采用邻接法(NJ)对各紫茎泽兰种群进行系统聚类分析(图 6), 结果表明, 紫茎泽兰的地缘性分布较为明显, 地理位置相邻的种群大多聚在同一类或相邻类群之中。地理距离与遗传距离相关性检验表明, 两者之间具有高度

正相关关系((Mantel test, $R^2 = 0.294, P < 0.0001$)。

根据紫茎泽兰各种群之间的遗传关系及其所处的地理位置, 我们对目前我国的紫茎泽兰分布区进行了初步区划, 将我国目前的紫茎泽兰分为 2 大亚群: 一个亚群包括云南南部种群、广西种群和贵州西部种群(图 6 聚类树中以遗传距离 0.008 为分割参考点所得到的上半部分), 另一亚群包括云南中、西部种群、四川种群以及从长江上游(攀枝花一带)随流水沿长江流域而扩散形成的种群(例如分布在重庆的种群)(聚类图 6 中的下半部份)。结合各种群在中国植被区划中的位置^[13]来看, 第一亚群主要地处我国热带季雨林、雨林植被区域, 第二亚群则地处亚热带常绿阔叶林植被区域西部(半湿润)常绿阔叶林亚区域, 说明不同的气候条件对紫茎泽兰的分布有显著影响。由于西南地区地形、地貌、降雨量等小生境生态条件有着明显的差别, 紫茎泽兰在长期的适应性进化过程中形成了不同的地理类型。尽管紫茎泽兰在中国从高原到平地, 从高山到河岸均有分布, 但处于热带、亚热带的不同气候区形成了其不同地理种群格局, 由于不同地区生态条件的差异, 紫茎泽兰在长期的进化过程中形成了适应性不同的地理类型, 不同地形的气候限制了紫茎泽兰在地区间的基因交流。

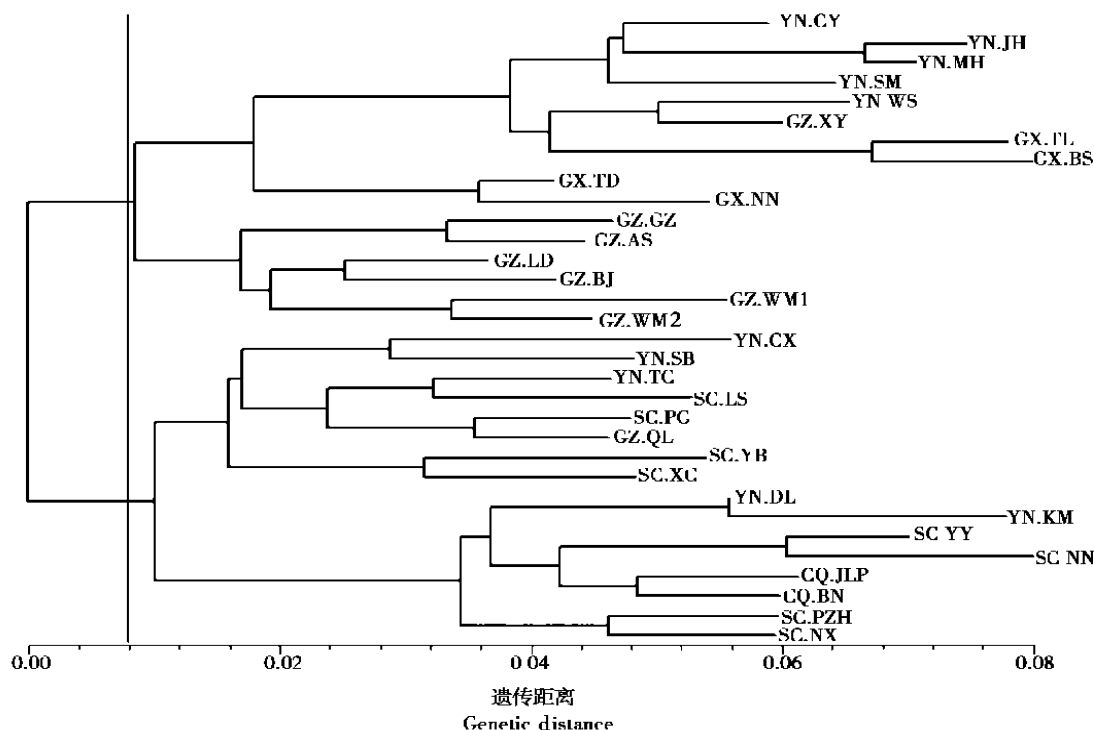


图 6 中国 32 个紫茎泽兰种群系统聚类图

Fig. 6 NJ clustering tree of thirty-two Chinese *A. adenophora* populations

3 讨论

影响自然群体遗传分化的原因有多个, 主要包括基因流、突变和自然环境的选择作用等^[14]。其中, 不同环境条件引起的隔离是导致遗传分化的主要原因, 海拔、气候、温度、土壤等方面的差异都会导致群体间的遗传组成发生差异^[15]。高水平的基因流可以防止种群的分化^[16], 而低水平的基因流可能造成种群对局部生态环境的适应, 进而促使种群间的遗传隔离^[17]。钱吉等^[18]指出, 小地区内由于光温等因素基本相同, 因此中性的随机漂变是引起群体间遗传分化的主要因素。而从大的地理范围来看, 因光温等随纬度、海拔等地理因子的梯度变化, 环境对种群的选择压力是种群间遗传变异的主导因素。紫茎泽兰种群间的基因流低($N_m = 0.474$), 不能防止由于遗传漂变而引起的种群间的分化, 因而种群之间存在一定的遗传分化, 基因分化系数 G_{ST} 达 0.345。Kolbe 等^[19]指出, 新入侵地区种群的遗传多样性高于其早期入侵地种群的物种往往具有多个入侵来源。本研究中紫茎泽兰的遗传多样性较高($H_E = 0.1541 \pm 0.0193$), 其中来源于广西的种群拥有最高的遗传多态性($P\%: 55.49\%$, $H_E: (0.1866 \pm 0.0196)$, $H_{pop}: (0.2822 \pm 0.0277)$)。结合其地理位置来看, 广西位于我国西南边境, 南部与越南、老挝接壤, 每年 3–4 月份这些地区流行西南季风气候, 而此时正是紫茎泽兰种子成熟的时期, 上述两国的紫茎泽兰种子很容易随西南风扩散进入广西境内。因此我们推测, 广西地区的紫茎泽兰种群具有多个入侵来源途径。

在陆地环境中, 温度和水分通常被视为气候因素的最重要部分, 两者各自并密切结合对生物界产生重要作用, 而经纬度、海拔、坡向、坡度等地形因素通过影响光照、温度、降水等因子, 可对生物产生间接作用^[20], 具有较明显的生态指示意义。本研究结果表明, 紫茎泽兰种群内的遗传多样性随地理纬度由南到北而降低, 随着地理经度由西到东而略有增高。卢志军等^[21]在研究地形因素对紫茎泽兰的影响时也发现, 随着纬度增加, 紫茎泽兰的盖度和多度呈现逐渐降低的趋势, 这与太阳辐射的变化趋势一致, 说明热量减少是这种变化的主要驱动力。随着经度增加, 紫茎泽兰的盖度和多度呈现钟型变化趋势, 最大值出现在 $102^\circ E$ 左右。作为一种环境梯度, 海拔高度的变化直接影响到紫茎泽兰生境的温度,

海拔每升高 100 m, 温度下降约 $0.55^\circ C$, 降雨量则随海拔的升高而有所增加^[22]。我们发现, 不同生境的紫茎泽兰种群遗传多样性与当地的年均温具有显著相关性, 而与年平均降雨量的相关性不显著。温度的下降可引起植物生活期的缩短和开花、传粉物候期的延迟, 进而影响种群间基因流以及选择的机会^[23]。因此, 紫茎泽兰垂直分布范围的主要限制因子可能是温度。

植物种群遗传的多样性与该物种的地理分布、生态特征有关^[24]。顾少华^[25]的研究认为地理距离越远, 基因频率的差异和遗传距离越大, 地理距离越近, 基因频率的差异和遗传距离越小。郎萍等^[26]对栗属的研究表明, 地理距离和遗传距离有一定的相关性。但也有学者认为, 遗传距离与地理距离之间没有相关性。李军等^[27]在研究野生大豆种群内分化时表明各样本的生化遗传结构与环境、地理距离之间不存在显著的相关性。本研究结果表明, 紫茎泽兰种群间的遗传距离和种群间的地理距离之间高度相关($R^2 = 0.294$, $P < 0.001$), 说明地理距离是阻碍基因交流的原因之一。作者在野外调查中发现: 一定海拔区间内紫茎泽兰相对适宜的海拔高度为 1 000~2 000 m, 这一海拔区间的紫茎泽兰生长最为茂盛, 分蘖强, 而且植株结实率高。卢志军等^[21]在研究地形因素对紫茎泽兰的影响时也认为, 紫茎泽兰适宜生长在海拔 2 000 m 左右的地区。但值得重视的是, 紫茎泽兰适应性极强, 在入侵我国的过程中对当地气候环境产生了一定的适应性, 随着时间的延长, 其适应性有可能会逐渐增强, 并进一步扩大其分布范围, 目前该入侵杂草正逐渐向我国北方低海拔地区扩张, 虽然还没有形成规模, 但已经有植株能够存活, 其一旦在低海拔地区适应, 后果将不堪设想, 因此, 有必要对紫茎泽兰的地区适应性和防治策略进行深入的研究, 严防其进一步的扩张和危害。

参考文献:

- [1] Sala O E, Chapin III F S, Armesto J J, *et al.* Global biodiversity scenarios for the year 2100[J]. *Science*, 2000, 287: 1770–1774.
- [2] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, *et al.* Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States [J]. *Bioscience*, 2000, 50: 53–63.
- [3] 王进军. 紫茎泽兰[A]. 见: 万方浩, 郑小波, 郭建英. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 650–661.

- [4] Dodd A P. Biological control of *Eupatorium adenophorum* in Queensland[J]. Australian Journal of Science, 1961, 23: 356–365.
- [5] Kluge R L. Biological control of Crofton weed, *Ageratina adenophora* (Asteraceae), in South Africa[J]. Agricultural Ecosystems Environment, 1991, 37: 187–191.
- [6] 刘伦辉, 谢寿昌, 张建华. 紫茎泽兰在我国的分布、危害及防除策略的探讨[J]. 生态学报, 1985, 5(1): 1–6.
- [7] 元刚, 孙梅, 康乐. 生态适应与生态进化的分子机制[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 158–169.
- [8] Sun M. Population genetic structure of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*), a colonizing weed in the western United States[J]. Canadian Journal of Botany, 1997, 75: 1470–1478.
- [9] Singh M, Shamma C, Ahuja P S. A Heterologous Chloroplast rDNA Revealed Highly Conserved RFLP Patterns in the Family Asteraceae[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 1999, 17: 1–8.
- [10] Yeh F C, Boyle T, Yang R C, *et al.* POPGENE version 1.32, Microsoft Window_based Freeware for Population Genetic Analysis. University of Alberta and Centre for International Forestry Research: Alberta, Canada. 1999. Available at <http://www.ualberta.ca/Bfeyh/index.htm>.
- [11] Nei M. Genetic distance between populations[J]. American Naturalist, 1972, 106: 283–292.
- [12] Rohlf F J. NTSYS.pc: Numerical Taxonomy System[M]. Version 2.10. Setauket, NY: Exeter Software, 2002.
- [13] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1995: 747–759.
- [14] Taylor D R, Aarssen L W. Competitive relationships among genotypes of three Perennial grasses: Implications for species coexistence[J]. American Naturalist, 1990, 136: 105–327.
- [15] 李进, 陈可咏, 李渤生. 不同海拔高度川滇高山栎群体遗传多样性的变化[J]. 植物学报, 1998, 40(8): 761–767.
- [16] Jain S K, Bradshaw A D. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis[J]. Heredity, 1966, 110: 407–441.
- [17] Slatkin M. Gene flow in natural populations[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 393–430.
- [18] 钱吉, 陈痒, 郑师章, 等. 不同纬度野生大豆种群间的遗传变异[J]. 复旦学报(自然科学版), 1998, 37(2): 208–212.
- [19] Kolbe J J, Glor R E, Schettino L R, *et al.* Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard[J]. Nature, 2004, 431: 177–181.
- [20] 李博. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1999.
- [21] 卢志军, 马克平. 地形因素对外来入侵种紫茎泽兰的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 761–767.
- [22] 赵利锋, 李珊, 潘莹, 等. 华山新麦草自然居群沿海拔梯度的遗传分化[J]. 西北植物学报, 2001, 21(3): 391–400.
- [23] Waser N M. Competition for pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers[J]. Ecology, 1978, 59: 934–944.
- [24] Loveless M D, Hamrick J L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15: 65–95.
- [25] 顾少华. 华东地区黑果蝇自然群体同工酶遗传多态性的研究[J]. 遗传学报, 1992, 19: 228–235.
- [26] 郎萍, 黄宏文. 栗属中国特有种居群的遗传多样性及地域差异[J]. 植物学报, 1999, 41(6): 651–657.
- [27] 李军, 陶芸, 郑师章, 等. 同工酶水平上野生大豆种群内分化的研究[J]. 植物学报, 1995, 37(9): 669–676.