

# Relationship between the Development of Phenotypically Plastic Variation and Phytohormone Signaling of *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. under Different Water Habitats

Lexuan Gao

Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai  
Email: [lexuangao@hotmail.com](mailto:lexuangao@hotmail.com)

Received: May 22<sup>nd</sup>, 2014; revised: Jun. 21<sup>st</sup>, 2014; accepted: Jul. 1<sup>st</sup>, 2014

Copyright © 2014 by author and Hans Publishers Inc.  
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).  
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

---

## Abstract

*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. is a malignant invasive weed in China. It has successfully invaded both aquatic and terrestrial habitats through phenotypic plasticity. To understand the signaling pathways potentially responsible for the development of phenotypically plastic variation in response to changing environment, *A. philoxeroides* were treated by a variety of phytohormones and their inhibitors under two common gardens, which respectively simulated the typical aquatic and terrestrial habitats colonized by *A. philoxeroides* in natural environments, then morphological variations among plants under different treatments were compared. The results showed that pond habitat promoted rapid elongation of internodes and further expansion of stem pith cavity in *A. philoxeroides*, contributing to their adaptation to submergence; ethylene was involved in both internode elongation and stem pith cavity expansion process, gibberellin was only involved in the internode elongation process, and auxin was only involved in the stem pith cavity expansion process. These results suggest that the ethylene, gibberellin and auxin signaling pathways are potentially responsible for the development of phenotypically plastic variation of *A. philoxeroides* in responding to changing water habitat.

## Keywords

*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb., Phenotypically Plastic Variation, Phytohormone

---

# 不同水陆生境下入侵种喜旱莲子草表型可塑性变异的发生与植物激素信号的关系

高乐旋

上海辰山植物园, 上海

Email: [lexuangao@hotmail.com](mailto:lexuangao@hotmail.com)

收稿日期: 2014年5月22日; 修回日期: 2014年6月21日; 录用日期: 2014年7月1日

## 摘要

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.)是一种恶性入侵植物, 依赖极强的表型可塑性成功入侵不同水陆生境。为揭示喜旱莲子草响应生境条件变异发生表型可塑性反应的相关信号通路, 作者在模拟不同水陆生境的同质园环境下, 利用多种植物激素及其抑制剂设计了一系列“正反”处理实验, 比较喜旱莲子草形态特征可塑性变异式样在不同处理下的异同。结果表明: 从陆地到水生环境后, 喜旱莲子草响应环境变异发生快速的节间伸长、髓腔扩大的适应性可塑性反应; 节间伸长和髓腔扩大的形态可塑性反应都需要乙烯的参与, 而赤霉素仅参与节间伸长的形态可塑性反应, 生长素仅参与髓腔扩大的形态可塑性反应。这些结果说明, 环境因子主要通过乙烯、赤霉素和生长素信号通路介导了水陆生境变异下喜旱莲子草表型可塑性变异的发生。

## 关键词

喜旱莲子草, 表型可塑性变异, 植物激素

## 1. 引言

外来种入侵目前已成为一个世界性的生态问题, 不仅破坏入侵地生态系统的结构和功能、影响土著种的生存、造成区域生物多样性丧失、威胁生态安全, 而且在全球范围内造成了巨大的经济损失[1]-[3]。因此, 世界各国都已将外来种入侵列入亟待解决的重大问题之一, 投入大量人力和资金寻找控制生物入侵的策略, 但迄今为止尚未发展出切实有效的控制和管理办法, 其主要原因之一是对入侵种的入侵机制及其生物学基础缺乏深入了解。通常认为, 广泛的生态适应性是入侵生物的普遍特征, 因此, 研究入侵种主要适应性特征的发生机制是揭示入侵机制的关键, 也是有针对性的发展外来种控制方法的重要基础。

喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.)又名空心莲子草、水花生、革命草, 原产于南美洲, 目前其入侵范围已扩大到世界各国的温带和热带地区[4]。于20世纪30年代作为军马饲料引入中国, 50年代后作为猪羊饲料被广泛引种到南方许多地区, 自80年代开始快速的自然逸生扩散, 广泛分布于长江流域和南方各省的河流、湿地、农田和公共绿地等多种生境, 成为一种恶性入侵杂草, 对入侵地的生态和经济造成极大负面影响[5]。喜旱莲子草在入侵地很少产生有活力的种子, 主要通过茎段或根段进行营养繁殖, 因此遗传多样性很低[6][7]。喜旱莲子草适应性广、抗逆性强, 可以在从水体到陆地多种不同水分生境中生存, 表现“水陆两栖”的特点[5]-[8]。前人基于形态和发育式样的比较研究发现喜旱莲子草能够随生境条件的改变发生适应性表型变异, 提出表型可塑性能力是决定其适应性和入侵力的关

键特征[5] [7]-[9], 但对其表型可塑性变异的发生机制和快速适应不同生境的机制缺乏深入研究, 这在一定程度上阻碍了对其入侵机制的了解。

表型可塑性是指同一基因型对不同环境条件应答产生不同表型的特征[10]。目前虽已清楚地认识到基因选择性表达、表观遗传调控机制在表型可塑性反应中发挥重要作用[11]-[13], 亦已在不同生物类群的基因组中发现了一些与表型可塑性反应相关的差异表达基因[14]-[17], 但对这些基因与表型可塑性变异的内在联系的研究十分困难, 难以解释生物是如何感应环境信号的刺激、进而又通过哪些通路最终调整发育轨迹, 因此无从解释表型可塑性变异的发生机制。目前认为, 表型可塑性反应是由环境激活的激素介导的一系列发育事件而引发[18], 因此了解环境因子通过哪些植物激素信号通路介导表型可塑性变异的发生, 将会为从基因表达、表观遗传调控、发育过程等层面解析表型可塑性变异的发生机制提供指导。

本项研究在模拟不同水陆生境的同质园环境下, 利用多种植物激素及其抑制剂设计了一系列“正反”处理实验, 比较喜旱莲子草形态特征可塑性变异式样在不同处理下的异同, 揭示介导水陆生境变异下表型可塑性反应的主要植物激素信号通路, 为揭示喜旱莲子草的表型可塑性变异发生机制奠定基础。

## 2. 材料与方法

### 2.1. 植物材料

喜旱莲子草植株采集于浙江诸暨(E120°20', N29°40'), 已经在复旦大学试验田中种植了5年以上, 产生了大量分枝和储藏根。本研究中使用储藏根进一步扩繁, 以产生足够多的无性系分株。选择5 mm左右粗细的储藏根, 洗净泥土, 切成长约2 cm的根段, 播种在盛有营养土、河沙和蛭石(1:1:1)的50 × 40 × 10 cm的育苗盘中进行育苗, 每天浇足量的水, 保持土壤湿润、通气性良好。约10天后, 幼苗株高约5 cm时, 选择生长状况相似的健康幼苗从育苗盘中取出, 移栽到盛有洗净和河沙的花盆中(直径15 cm, 高15 cm), 每盆施3克奥绿(Osmocote)缓释肥301号(N:P:K = 15:11:13, 美国Scotts公司)。一个月以后, 选取生长均衡、长势良好的植株分配给不同的处理。

### 2.2. 方法

#### 2.2.1. 实验设计

##### 实验 1: 水陆环境对形态特征的影响

为了模拟喜旱莲子草在自然环境中的“水生”和“陆生”生境, 在上海辰山植物园(E121°10', N31°4')后备温室中建立了两个人工控制水分条件的同质园。两个同质园彼此相邻, 以保证相同的气候条件。水生同质园由一个15 × 10 × 1 m的人工建造池塘组成, 水深约50 cm, 水面能够将喜旱莲子草整个植株淹没; 陆生同质园由一块15 × 5 m的地势较高的陆地组成, 保证浇水后能顺利排水。处理时取10株喜旱莲子草置于水生同质园, 另外10株置于陆生同质园。处理开始前(0天)、处理后1天、2天和3天时观测茎、叶形态指标。由于叶片形态变异非常小, 因此在后续的实验设计中仅观测茎形态指标。

##### 实验 2: 水陆处理和植物激素处理下表型变异的比较

为了解喜旱莲子草在水陆环境变异下表型可塑性反应可能与哪些植物激素相关, 用五种主要植物激素: 乙烯(ethylene)、赤霉素(gibberellin, GA)、生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素(cytokinin, CK)和脱落酸(abscisic acid, ABA), 在陆生环境下分别处理植株。乙烯处理是将植株置于一个充满空气的密闭的玻璃箱内, 用注射器注入纯乙烯气体, 使终浓度为10 p.p.m, 每两小时更换一次气体; 陆生环境下的赤霉素、生长素、细胞分裂素和脱落酸处理是分别使用浓度为10 μM、20 μM、1 μM和20 μM的赤霉素、生长素、细胞分裂素和脱落酸水溶液喷洒叶面和灌根, 每天上午施用一次。每种处理包括10个植株, 处理开始前和处理后3天时观测茎形态指标, 并比较形态变异式样与水、陆处理条件下的异同。

### 实验 3: 验证不同水陆环境下表型可塑性反应中乙烯的作用

在水陆同质园中, 利用乙烯和乙烯竞争抑制剂 1-MCP 设计了五组“正反”处理实验, 包括: 陆生; 陆生+乙烯; 1-MCP→陆生+乙烯; 水生; 1-MCP→水生。陆生、水生处理方法与实验 1 中相同, 陆生+乙烯处理方法与实验 2 中相同; 1-MCP→陆生+乙烯和 1-MCP→水生的处理方法是將植株置于含有 10 p.p.m 的 1-MCP 的充满空气的密闭玻璃箱内预处理 4 天, 然后再分别分配给陆生+乙烯处理和水生处理。每种处理包括 10 个植株, 处理开始前和处理后 10 天时观测茎形态指标。

### 实验 4: 验证不同水陆环境下表型可塑性反应中赤霉素的作用

在水陆同质园中, 利用赤霉素和赤霉素合成抑制剂烯效唑(unicouazole)设计了七组“正反”处理实验, 包括: 陆生; 陆生+赤霉素; 烯效唑→陆生; 烯效唑→陆生+赤霉素; 水生; 水生+赤霉素; 烯效唑→水生。陆生、水生处理方法与实验 1 中相同, 陆生+赤霉素处理方法与实验 2 中相同; 水生+赤霉素处理方法是使用浓度为 10  $\mu\text{M}$  的赤霉素水溶液淹没植物; 烯效唑→陆生、烯效唑→陆生+赤霉素、烯效唑→水生处理是在陆地环境下用 1.5  $\mu\text{M}$  的烯效唑水溶液对植株进行预处理, 每天上午喷洒叶面和灌根一次, 预处理 4 天后分别分配给陆生、陆生+赤霉素、水生处理。每种处理包括 10 个植株, 处理开始前和处理后 10 天时观测茎形态指标。

## 2.2.2. 形态特征及其变异水平的度量

每种处理随机选取 10 根具有 10 个以上节、没有病虫害的成熟枝条, 选择每个枝条从顶端向下的第 5 到 7 个节间, 用游标卡尺测量叶长(leaf length)、叶宽(leaf width)、节间长(internode length)、茎粗(stem diameter)和髓腔管径(stem pith cavity diameter)。通过处理后与处理前的差值计算节间伸长程度(internode elongation length)和髓腔管径扩大程度(pith cavity expansion): 节间伸长程度即以不同处理中节间长的处理前的测量值减去处理后的测量值, 髓腔管径扩大程度即以不同处理中髓腔管径的处理前的测量值减去处理后的测量值。

## 2.2.3. 数据统计

利用 SPSS 13.0 统计分析软件进行差异显著性检验、均值和标准差计算。在各个处理条件下, 对喜旱莲子草植株在处理前后的形态指标的差异进行 t-检验, 推断每种处理对所观测的性状的影响。

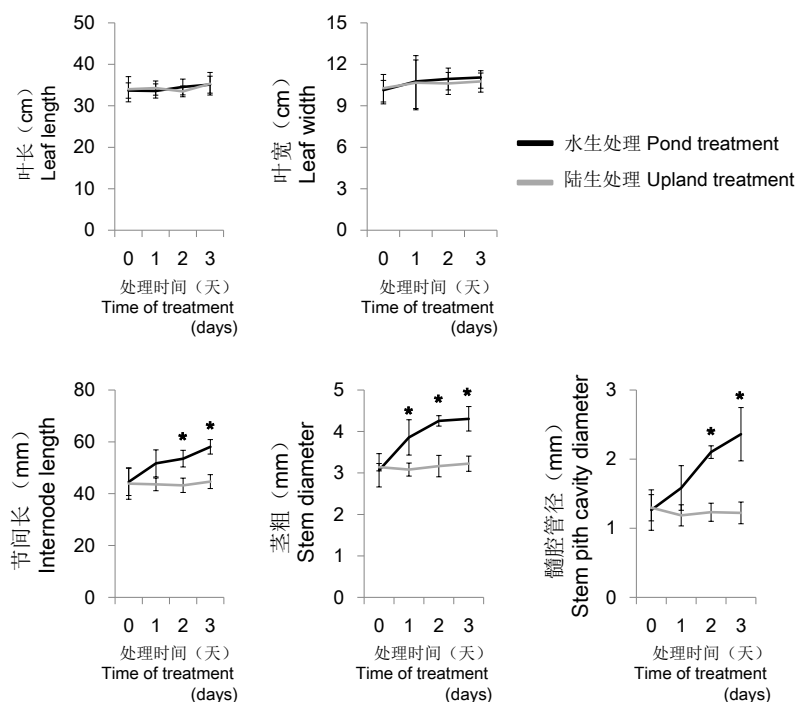
# 3. 结果与分析

## 3.1. 不同水陆处理下喜旱莲子草形态特征可塑性变异式样

喜旱莲子草从陆生生境转移到水生生境后, 表现出明显的表型可塑性反应。在水生处理的 1 至 3 天内, 节间长表现逐渐伸长的趋势, 茎直径和髓腔管径均表现逐渐增大的趋势(图 1)。而且, 响应环境刺激的表型可塑性反应非常迅速: 在水生处理 1 天后, 茎直径就显著增大; 在水生处理 2 天后, 茎节间和茎髓腔也开始出现显著性形态变异: 节间长显著伸长、髓腔管径明显增大(图 1)。然而, 不同水陆处理下, 其叶长和叶宽在 3 天内没有显著变异(图 1)。表明喜旱莲子草对环境变异十分敏感, 在短期的水生处理过程中, 其茎能够响应环境的刺激发生快速的表型可塑性反应, 而叶片形态几乎没有变化。

## 3.2. 植物激素对喜旱莲子草形态可塑性变异的调控作用

为揭示喜旱莲子草在不同水陆生境下的形态可塑性变异与植物激素调控作用的关联, 在此通过一系列的“正反”处理实验, 比较水、陆处理与植物激素处理下的表型变异式样。喜旱莲子草的茎在不同水陆生境下表现出明显的表型可塑性反应(图 1), 其节间迅速伸长、髓腔迅速扩大, 这对于植物从陆地转移到淹水环境后快速适应新生境有重要意义[19]-[23]。因此, 在这步研究中, 重点观测节间长和髓腔管径在



星号：代表在该时间点该处理造成了显著的形态变异( $P < 0.05$ , t-检验)。

**Figure 1.** Variation of morphological traits of *A. philoxeroides* under upland and pond conditions

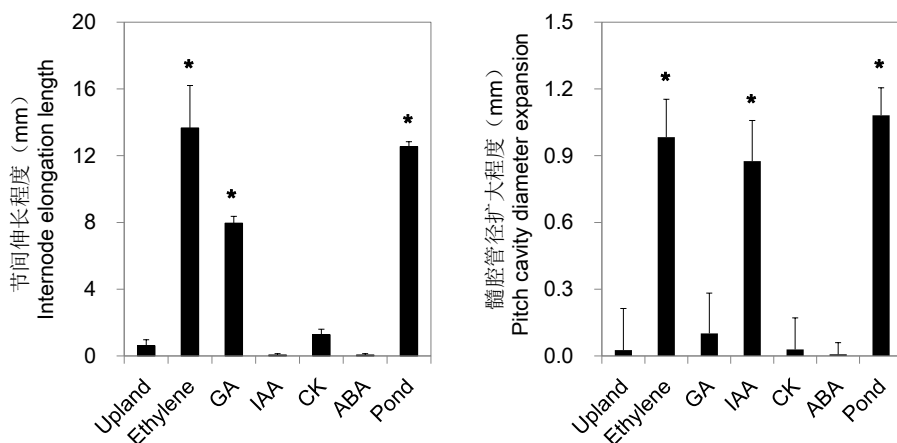
**图 1.** 喜旱莲子草在水陆环境下的形态变异

不同处理条件下的变异趋势。

用五种主要植物激素(乙烯、赤霉素、生长素、细胞分裂素和脱落酸)处理3天后,比较表型变异式样与水、陆处理条件下的异同。乙烯处理下,植物在陆地环境中也表现出茎节间的显著伸长和髓腔管径的显著扩大,表型变异式样与在水生处理下相似;赤霉素处理下,陆生植株的茎表现出节间显著伸长的趋势,伸长程度小于水生处理和乙烯处理,而髓腔管径没有表现出显著变化;生长素处理下,植株在陆地环境下也表现出髓腔管径显著扩大,其扩大程度略小于水生处理和乙烯处理,而其茎节间长度没有显著变异;细胞分裂素和脱落酸处理,对陆生植物茎表型没有显著影响(图2)。

通过设计一系列的“正反”处理实验,进一步验证乙烯在喜旱莲子草表型可塑性反应中的作用。在陆地环境下,施用乙烯10天后,植株被诱导产生与在水生处理下相似的表型可塑性反应,与上文处理3天时的表型变异趋势相同:茎节间显著伸长、髓腔管径明显扩大;在陆地环境下,用乙烯竞争性抑制剂1-MCP预处理4天后,再施用乙烯,处理10天后,植株也表现出茎节间伸长、髓腔管径扩大的变异趋势,但变异程度较未经1-MCP预处理时弱的多;用1-MCP预处理4天后,再置于水生环境中,处理10天后,虽然植株的茎节间显著伸长、髓腔管径也显著增大,但变异程度明显小于未经1-MCP预处理而直接进行水生处理的植株(图3)。

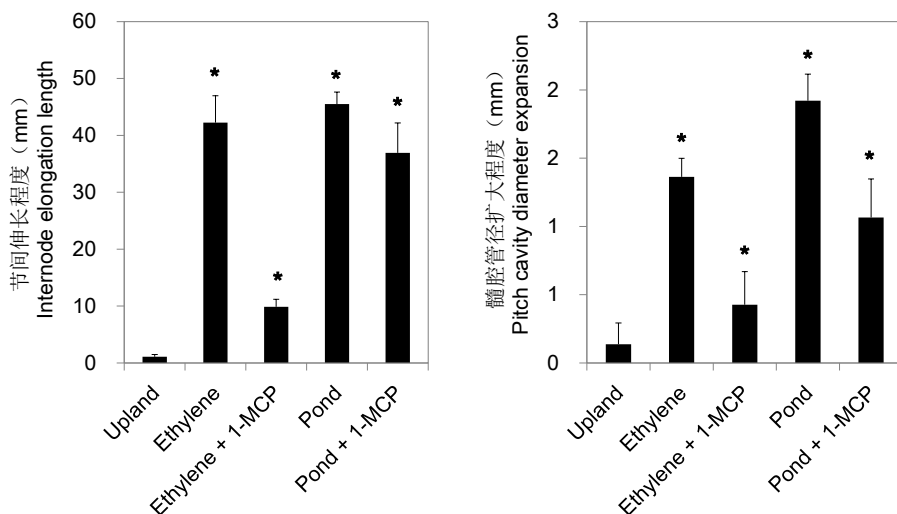
通过设计一系列的“正反”处理实验,进一步验证赤霉素在喜旱莲子草表型可塑性反应中的作用。在陆地环境下,用赤霉素处理10天后,植株节间显著伸长,伸长程度与在水生处理下相似,而髓腔管径几乎没有变化,这与上文处理3天后的表型变异趋势相同;在陆地环境下,用赤霉素合成抑制剂烯效唑预处理4天后,再施用赤霉素处理10天后,茎节间虽然也表现伸长趋势,但其伸长程度相对于未经烯效唑预处理时明显受到抑制,髓腔管径也几乎没有变化(图4)。值得注意的是,用烯效唑预处理4天后,再



横轴：不同处理条件，其中 Upland 为陆生处理，Ethylene、GA、IAA、CK 和 ABA 分别表示在陆生环境下分别用乙烯、赤霉素、生长素、细胞分裂素和脱落酸处理，Pond 为水生处理。处理时间：3 天。星号：代表该处理造成了显著的形态变异( $P < 0.05$ , t-检验)。

**Figure 2.** Comparison of stem morphological variations under phytohormones treatments and under pond and upland treatments in *A. philoxeroides*

**图 2.** 比较喜旱莲子草在水陆处理和植物激素处理下茎表型的变异



横轴：不同处理条件，其中 Upland、Ethylene 和 Pond 代表的含义与图 2 相同，Ethylene + 1-MCP 和 Pond + 1-MC 分别表示先用 1-MCP 预处理 4 天后再分配给陆生乙烯处理和水生处理。处理时间：10 天。星号：代表该处理造成了显著的形态变异( $P < 0.05$ , t-检验)。

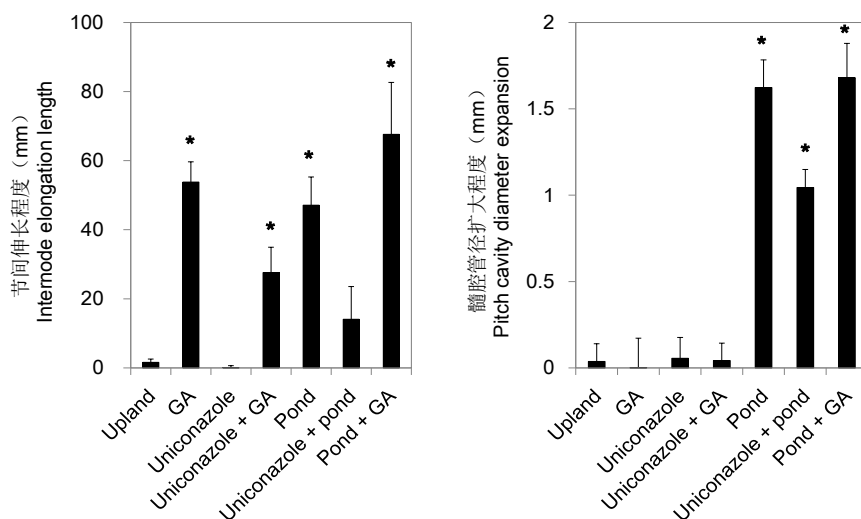
**Figure 3.** Ethylene responsiveness of stem morphologies in *A. philoxeroides*

**图 3.** 乙烯在喜旱莲子草茎表型变异中的作用

转入水生环境中处理 10 天后，茎节间的伸长程度明显受到抑制，而髓腔管径的扩大仍然非常显著，接近于未经烯效唑预处理的水生处理下的水平(图 4)，说明在水生环境下抑制赤霉素的合成，能够显著抑制茎节间伸长，而对髓腔管径的抑制作用较小。

#### 4. 讨论

喜旱莲子草随生境条件的改变发生迅速且明显的适应性表型可塑性反应。在从陆生生境到水生生境后，喜旱莲子草的茎节间迅速伸长、茎直径和髓腔管径都迅速扩大(图 1)，这些表型变异对于喜旱莲子草快速适应新生境有明显的生态适应性意义：喜旱莲子草茎节间的快速伸长能够帮助其顶端叶片和顶



横轴: 不同处理条件, 其中 Upland、GA 和 Pond 代表的含义与图 2 相同, Uniconazole、Uniconazole + GA 和 Uniconazole + pond 分别表示先用烯效唑预处理 4 天后再分配给陆生处理、陆生赤霉素处理和水生处理, Pond + GA 表示用含有赤霉素的水进行水生处理。处理时间: 10 天。星号: 代表该处理造成了显著的形态变异( $P < 0.05$ , t-检验)。

**Figure 4.** Gibberellin responsiveness of stem morphologies in *A. philoxeroides*

**图 4.** 赤霉素在喜旱莲子草茎表型变异中的作用

芽组织露出水面以“逃避”淹水环境造成的光照和氧气不足, 这是保证植物在淹水缺氧环境下长期生存并正常生长的一个关键可塑性变异, 在很多以“逃逸机制”长期适应淹水环境的植物中被观察到[19]-[21]; 喜旱莲子草髓腔管径快速扩大, 这是植物在水生缺氧环境下强化通气组织的一种表现, 从而加强氧气向被水淹没的植物组织的运输, 扩大的髓腔也有助于气体(如氧气、二氧化碳、乙烯、甲烷等)在植物体内(根、茎、叶内)的运输, 有效的气体交换对于植物在水生环境下生存也尤为关键[22] [23]。入侵地的喜旱莲子草主要进行营养繁殖, 在缺乏遗传分化的情况下[7] [24], 随生境变异快速发生适应性表型变异的能力, 显著提高了其快速适应不同生境的能力, 是帮助种群快速扩张的重要特征; 同时也赋予了喜旱莲子草一定的适应性弹性, 有利于抵御动荡环境, 提高种群的稳定性和生存能力[25]。

环境因子通过多种植物激素信号通路介导喜旱莲子草表型可塑性变异的发生。比较喜旱莲子草在不同水陆生境下、不同植物激素和抑制剂处理下的表型变异式样发现, 由乙烯处理所诱导的陆生植株的茎节间和茎髓腔形态变异与在水生环境中最为同步且程度相近, 且乙烯竞争抑制剂能显著抑制水生植株的茎节间伸长和髓腔管径扩大, 表明水生环境刺激通过乙烯信号通路介导了喜旱莲子草茎表型可塑性变异的发生(图 2, 图 3)。在以往对其他多种植物的研究中也得到了相似的结果, 即乙烯作为触发信号在淹水或缺氧环境下诱导植物发生伸长生长或通气组织发育的适应性形态变异[26]-[31]。有关乙烯在此过程中的作用机制目前已有一些研究: 在植物在响应淹水环境的过程中, 乙烯作为上游触发因子会大量积累, 一方面, 通过诱导细胞壁松弛关键酶——伸展蛋白(expansin, EXP)基因的上调和质外体酸化, 提高 EXP 的活性, 从而增加细胞壁的延展性, 伴随细胞在低水势下的吸水膨胀, 使细胞伸长生长, 这是植物在淹水环境下伸长生长的重要基础[29] [32]-[34]; 另一方面, 乙烯的积累也能诱导启动细胞程序性死亡过程, 这是植物在淹水或缺氧环境下通气组织发生和髓腔扩大的基础[26] [27] [35]。据此推测, 喜旱莲子草在水生环境下, 通过乙烯信号通路诱导的细胞伸长生长和细胞程序性死亡过程分别介导节间伸长和髓腔扩大的表型可塑性反应。

赤霉素处理诱导的陆生植株的茎节间长度的变异式样与在水生环境中也十分相似, 然而与在水生环境中不同的是, 赤霉素处理不能促进茎髓腔的扩大, 并且抑制赤霉素的合成能显著抑制水生植株的茎节

间伸长, 却对由于水生环境诱导的髓腔管径扩大的抑制作用相对弱得多(图 2, 图 4), 说明水生环境刺激通过赤霉素信号通路介导了喜旱莲子草茎节间伸长的表型可塑性反应, 而赤霉素信号通路可能不参与茎髓腔扩大的表型变异过程。赤霉素信号通路在淹水环境下介导伸长生长的作用在多种植物中得到证实, 并且被认为是乙烯信号通路的下游通路。例如, 深水稻响应淹水环境表现出茎节间的迅速伸长, 研究发现乙烯是该过程的上游信号分子, 通过淹水环境所导致的乙烯快速积累而激活赤霉素信号通路, 从而介导节间伸长生长的“逃避反应”[28]; 在酸膜(*Rumex palustris*)响应淹水环境叶柄伸长的反应中, 乙烯通过促进赤霉素的合成而介导伸长生长[29]。目前对赤霉素在介导植物伸长生长中的具体作用机制还缺乏了解, 但研究表明该过程也是基于对细胞壁松弛度的调整[36]。根据以上分析, 赤霉素信号通路是乙烯下游通路之一, 喜旱莲子草在水生环境下, 乙烯作为触发信号可能通过促进赤霉素合成促进节间伸长。

生长素处理能够诱导陆生植株产生与水生处理相似的髓腔管径扩大的变异趋势, 与水生处理不同的是, 生长素不能促进茎节间伸长(图 2), 表明生长素信号通路可能参与了水生环境刺激诱导的喜旱莲子草茎髓腔扩大的表型可塑性变异, 而不参与茎节间伸长的表型变异过程。目前关于生长素信号通路在淹水或缺氧环境下介导髓腔扩大或通气组织发育的研究几乎还是空白。生长素介导髓腔扩大的作用机制、以及与其他植物激素信号通路的关系尚需要深入研究。

## 5. 结论

该研究结果表明喜旱莲子草主要通过乙烯、赤霉素和生长素信号通路应答水陆环境变异、介导表型可塑性反应发生, 为后续发掘关键调控基因、阐明其“喜旱又耐淹”两栖特性的机理和表型可塑性变异的发生机制提供了有用信息, 也是制定有针对性防治措施的基础。

## 项目基金

本研究工作由国家自然科学基金青年科学基金项目(31300189)和辰山科研专项项目(G142431)资助。

## 参考文献 (References)

- [1] 李博, 徐炳生, 陈家宽 (2001) 从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征. *生物多样性*, **9**, 217-219.
- [2] Lodge, D.M. (1993) Biological invasions—Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **8**, 133-137.
- [3] Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T. and Tsomondo, T. (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture Ecosystems & Environment*, **84**, 1-20.
- [4] Julien, M.H., Skarratt, B. and Maywald, G.F. (1995) Potential geographical-distribution of alligator weed and its biological-control by *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management*, **33**, 55-60.
- [5] 马瑞燕, 王韧 (2005) 喜旱莲子草在中国的入侵机理及其生物防治. *应用与环境生物学报*, **11**, 246-250.
- [6] Julien, M.H. and Stanley, J.N. (1999) The management of an alligator weed, a challenge for the new millennium. *Proceedings of the 10th Biennial Noxious Weed Conference*, New South Wales Department of Agriculture, Ballina, 20-22 July 1999, 2-13.
- [7] Geng, Y.P., Pan, X.Y., Xu, C.Y., Zhang, W.J., Li, B., Chen, J.K., Lu, B.R. and Song, Z.P. (2007) Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biological Invasions*, **9**, 245-256.
- [8] 潘晓云, 耿宇鹏, Alejandro, S.O.S.A., 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.
- [9] Geng, Y.P., Pan, X.Y., Xu, C.Y., Zhang, W.J., Li, B. and Chen, J.K. (2006) Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*, **30**, 380-385.
- [10] Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155.
- [11] van Kleunen, M. and Fischer, M. (2005) Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, **166**, 49-60.



- [12] Grant-Downton, R.T. and Dickinson, H.G. (2006) Epigenetics and its implications for plant biology 2. The “epigenetic epiphany”: Epigenetics, evolution and beyond. *Annals of Botany*, **97**, 11-27.
- [13] Marden, J.H. (2008) Quantitative and evolutionary biology of alternative splicing: how changing the mix of alternative transcripts affects phenotypic plasticity and reaction norms. *Heredity*, **100**, 111-120.
- [14] Venturini, L., Ferrarini, A., Zenoni, S., Torielli, G.B., Fasoli, M., Dal Santo, S., Minio, A., Buson, G., Tononi, P., Zago, E.D., Zamperin, G., Bellin, D., Pezzotti, M. and Delledonne, M. (2013) De novo transcriptome characterization of *Vitis vinifera* cv. Corvina unveils varietal diversity. *BMC Genomics*, **14**, 41.
- [15] Landry, C.R., Oh, J., Hartl, D.L. and Cavalieri, D. (2006) Genome-wide scan reveals that genetic variation for transcriptional plasticity in yeast is biased towards multi-copy and dispensable genes. *Gene*, **366**, 343-351.
- [16] Smith, S., Bernatchez, L. and Beheregaray, L.B. (2013) RNA-seq analysis reveals extensive transcriptional plasticity to temperature stress in a freshwater fish species. *BMC Genomics*, **14**, 375.
- [17] Stern, S., Dror, T., Stolovicki, E., Brenner, N. and Braun, E. (2007) Genome-wide transcriptional plasticity underlies cellular adaptation to novel challenge. *Molecular Systems Biology*, **3**, 106.
- [18] Pigliucci, M. (2001) Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- [19] Bailey-Serres, J. and Voesenek, L. (2008) Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, **59**, 313-339.
- [20] Bailey-Serres, J. and Voesenek, L. (2010) Life in the balance: A signaling network controlling survival of flooding. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**, 489-494.
- [21] Pierik, R., Millenaar, F.F., Peeters, A.J.M. and Voesenek, L. (2005) New perspectives in flooding research: the use of shade avoidance and *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, **96**, 533-540.
- [22] Carr, S.M., Seifert, M., Delabaere, B. and Jaffe, M.J. (1995) Pith autolysis in herbaceous dicotyledonous plants—A physiological ecological study of pith autolysis under native conditions with special attention to the wild plant *Impatienscapensis* Meerb. *Annals of Botany*, **76**, 177-189.
- [23] Tao, Y., Chen, F., Wan, K.Y., Li, X.W. and Li, J.Q. (2009) The structural adaptation of aerial parts of invasive *Alternanthera philoxeroides* to water regime. *Journal of Plant Biology*, **52**, 403-410.
- [24] Gao, L.X., Geng, Y.P., Li, B., Chen, J.K. and Yang, J. (2010) Genome-wide DNA methylation alterations of *Alternanthera philoxeroides* in natural and manipulated habitats: Implications for epigenetic regulation of rapid responses to environmental fluctuation and phenotypic variation. *Plant Cell and Environment*, **33**, 1820-1827.
- [25] Schlichting, C.D. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 667-693.
- [26] He, C.J., Morgan, P.W. and Drew, M.C. (1996) Transduction of an ethylene signal is required for cell death and lysis in the root cortex of maize during aerenchyma formation induced by hypoxia. *Plant Physiology*, **112**, 463-472.
- [27] Drew, M.C., He, C.J. and Morgan, P.W. (2000) Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends in Plant Science*, **5**, 123-127.
- [28] Hattori, Y., Nagai, K., Furukawa, S., Song, X.J., Kawano, R., Sakakibara, H., Wu, J.Z., Matsumoto T, Yoshimura A, Kitano, H., Matsuoka, M., Mori, H. and Ashikari, M. (2009) The ethylene response factors *SNORKEL1* and *SNORKEL2* allow rice to adapt to deep water. *Nature*, **460**, 1026-1031.
- [29] Vreeburg, R.A.M., Benschop, J.J., Peeters, A.J.M., Colmer, T.D., Ammerlaan, A.H.M., Staal, M., Elzenga, T.M., Staals, R.H.J., Darley, C.P., McQueen-Mason, S.J. and Voesenek, L.A.C.J. (2005) Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*. *Plant Journal*, **43**, 597-610.
- [30] Fukao, T. and Bailey-Serres, J. (2008) Ethylene—A key regulator of submergence responses in rice. *Plant Science*, **175**, 43-51.
- [31] Jackson, M.B. (2008) Ethylene-promoted elongation: An adaptation to submergence stress. *Annals of Botany*, **101**, 229-248.
- [32] Shieh, M.W. and Cosgrove, D.J. (1998) Expansins. *Journal of Plant Research*, **111**, 149-157.
- [33] Vriezen, W.H., De Graaf, B., Mariani, C. and Voesenek, L. (2000) Submergence induces expansin gene expression in flooding-tolerant *Rumex palustris* and not in flooding-intolerant *R. acetosa*. *Planta*, **210**, 956-963.
- [34] Koizumi, Y., Hara, Y., Yazaki, Y., Sakano, K. and Ishizawa, K. (2011) Involvement of plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase in anoxic elongation of stems in pondweed (*Potamogeton distinctus*) turions. *New Phytologist*, **190**, 421-430.
- [35] Huberman, M., Pressman, E. and Jaffe, M.J. (1993) Pith autolysis in plants. 4. The activity of polygalacturonase and cellulase during drought stress-induced pith autolysis. *Plant and Cell Physiology*, **34**, 795-801.
- [36] Pierik, R., de Wit, M. and Voesenek, L. (2011) Growth-mediated stress escape: convergence of signal transduction pathways activated upon exposure to two different environmental stresses. *New Phytologist*, **189**, 122-134.