

基因组学：理解植物入侵性的重要工具

尚 蕾¹ 央金卓嘎² 杨 继¹ 李 博^{1*}

1 (复旦大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室、长江河口湿地生态系统野外科学观测研究站, 上海 200433)

2 (西藏自治区高原生物研究所, 拉萨 850001)

摘要: 入侵植物基因组学是一个新兴的研究领域, 它利用基因组学方法研究与植物入侵性相关的分子基础和表达调控机制, 甄别入侵性基因型, 进而在基因组水平上揭示外来种入侵性产生和进化的分子机制。本文扼要综述了可用于植物入侵生物学研究的主要基因组学方法, 包括比较基因组学、群体基因组学和表观基因组学等方法; 运用基因组学技术研究入侵植物除草剂抗性和根状茎发育的分子基础已取得了重要进展。然而, 入侵植物基因组学仍处于发展初期, 选择理想的入侵植物模式种, 建立入侵性研究的模式系统, 是当前亟待解决的问题。本文还提出了入侵植物基因组学研究值得关注的几个发展方向, 包括基因组信息的完善、不同环境条件下入侵植物的分子响应机制以及入侵性的系统生物学研究等。

关键词: 进化生物学, 基因组学, 入侵植物, 入侵性, 模式物种

Genomics: an important tool for understanding plant invasiveness

Lei Shang¹, Yangjin Zhuoga², Ji Yang¹, Bo Li^{1*}

1 Coastal Ecosystems Research Station of the Yangtze River Estuary, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

2 Tibet Plateau Institute of Biology, Lhasa 850001

Abstract: Invasive alien species threaten both native ecosystems and local economies and thus, considerable efforts have been expended to understand why certain alien species invade their non-native ecosystems so successfully and what consequences their successful invasions have for the invaded ecosystems. However, the mechanisms underlying the successful invasions by alien plants remain highly controversial as little is known about the determinants of plant invasiveness; this information is critical in understanding the mechanisms of successful invasions. With the development of new techniques, a new area, ‘invasive plant genomics’, emerged recently, in which genomic approaches are used for understanding plant invasiveness, and hence plant invasions at the genetic level. Here we review three genomic approaches that could be used in plant invasion biology, and discuss the selection of model invasive species and future research directions in invasive plant genomics. First, comparative genomics offers a way to analyze genome constitution and structure based on genome mapping and full sequencing. Second, functional genomics allows us to identify candidate genes that contribute to the invasive characteristics through natural selection experiments, and determine their functions using “forward ecology” methods. Third, epigenetic genomics complements to the above two approaches, and provides information on gene expression patterns, thereby helping us to understand interactions between genes and the environment. With these genomic approaches, it is possible to dissect the invasiveness-related genes and their expression and regulation patterns, identify invasive genotypes and hence understand plant invasiveness. With this information it is theoretically possible to disassemble plant invasion mechanisms and define the evolutionary patterns during plant invasions. Through use of genomic tools, much progress has already been made in two aspects of plant invasions, namely the molecular basis of weed herbicide-resistance and rhizome development in invasive plants. However, invasive plant genomics is still at an early stage. We urgently need to identify ideal model invasive plants or model systems for use in

收稿日期: 2010-07-05; 接受日期: 2010-10-14

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2006CB403305)、国家自然科学基金(30930019)和上海市科委基础研究重点项目 (10JC1400700)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bool@fudan.edu.cn

invasive plant genomics. Other important issues that need to be addressed in future research include genomic information accumulation, molecular responses to varying environmental conditions and systems biology of invasive plants.

Key words: evolutionary biology, genomics, invasive plants, invasiveness, model species

植物的入侵性是指外来植物通过与周围环境的相互作用,适应当地生境,并在新分布区逐步稳定扩展的特性,通常以适合度大小作为入侵性强弱的判断标准(Renofalt *et al.*, 2005; Richardson & Pysek, 2006; Vellend *et al.*, 2010)。大量研究表明不同外来植物的入侵性差异很大,一些外来种由于非自然因素进入一个新的地区后,能够迅速繁殖和扩张,形成野化种群,并对土著种和生态系统造成显著影响;而另一些外来植物尽管在很多地区长时间、大规模引种栽培,却未形成明显的入侵态势(Sakai *et al.*, 2001; Stohlgren *et al.*, 2002)。植物的入侵性由哪些因素决定?植物的入侵能力与其自身的生物学特征有何关系?植物的发育调控系统如何与环境相互作用从而影响外来植物的生态发育过程、进而控制入侵性的表达及其式样?这些问题是目前入侵生物研究所关注的基本问题。

早期入侵生物学研究侧重于对入侵物种的调查、入侵通道和载体的分析、入侵种的表型特征、所产生的生态效应和导致的经济损失以及控制管理等,取得了许多重要进展。业已发现,入侵植物通常具有如下一个或多个特征:兼具无性繁殖和有性繁殖,生命周期短,种子产量高且数量大,可大范围散布,萌发早,高生长速率,高光合速率,能快速进化出对除草剂的抗性,可分泌化感物质,有较强的抗逆性和耐受性等等(Basu *et al.*, 2004)。例如,斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)可分泌化感物质,从而在与本地植物爱达荷狐茅(*Festuca idahoensis*)的竞争占据优势(Ridenour & Callaway, 2001),随后Bais等(2002)经实验研究发现,斑点矢车菊的根系可分泌一种外消旋混合物(±)-儿茶素,其中(-)-儿茶素具有植物毒性,有助于该植物在新分布区环境中的入侵成功。假高粱(*Sorghum halepense*)可进行营养繁殖,同时能产生大量可休眠的种子,并可获得对多种除草剂的抗性(Gizmawy *et al.*, 1985; Foley, 2002)。黄华(2003)^①系统地分析了加

拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的繁殖生物学、光合特性等,发现其种子产量巨大、能长距离传播、萌发率高,且该植物可产生根状茎,具有较高的光合速率(Mack, 1996)。全国明等(2009)对飞机草(*Eupatorium odoratum*)的生物学特性进行了较全面、细致的探讨,认为其兼具无性和有性繁殖、对不同环境条件有较强的适应力以及存在化感作用等特性有助于其成功入侵。此外, Sutherland(2004)比较了在美国的19,960种植物的10个生活史特征,发现外来入侵杂草多为多年生、雌雄同体且自交不亲和。然而,这样的定性信息仍无法用于预测入侵种或解释植物的入侵性。

目前,对外来种入侵的生态遗传学基础、种群爆发和扩张的机制,以及入侵种快速进化等核心问题的系统研究十分匮乏(Weinig *et al.*, 2007),导致虽投入大量人力、财力,但在外来种入侵风险评估和对入侵种进行有效管理与控制方面收效甚微。随着基因组数据的积累和新一代高通量测序技术的发展,从基因组层面探讨植物入侵性相关的分子基础、认识入侵性表达的分子调控机制、揭示外来种成功入侵的机理和“后适应”进化机制已成为可能,并由此促进了“入侵植物基因组学”(invasive plant genomics)的发展,对此, Stewart (2009)在其所主编的专著《杂草性和入侵性植物的基因组学》(*Weedy and Invasive Plant Genomics*)中对该领域的一些基本问题作了阐述,并提供了大量研究案例;本文的顺利完成也大大得益于该专著。

入侵植物基因组学关注的科学问题包括: (1)哪些基因或基因型与植物的入侵性及对环境的适应性密切相关?(2)这些基因或基因型通过怎样的表达、调控途径增强植物的入侵性,并响应环境变化,最终实现对不同环境的快速适应而形成入侵?(3)入侵性(特征)如何实现进化?

入侵植物基因组学研究不仅在理论上有助于阐明植物入侵性表达的分子遗传学基础,发现遗传变异和表观遗传变异与植物入侵性之间的联系,揭示外来种入侵性产生和进化的分子机制,而且在应

^① 黄华 (2003) 外来入侵植物加拿大一枝黄花生态适应性研究. 浙江师范大学硕士学位论文

用研究方面, 能通过对基因或基因型的检测实现对杂草入侵性的预测, 并根据特殊位点的功能或作用方式发现新的除草剂作用靶点, 开发出有针对性的、环境友好的新型除草剂, 或针对不同外来入侵种设计最佳预防与管理策略, 提高生态修复和管理的水平和效率。

从研究现状看, 植物入侵性研究的基因组学方法可归为三种: 比较基因组学、功能基因组学和表观基因组学。本文将先介绍这些方法, 然后讨论入侵植物基因组学研究所面临的问题以及未来的研究方向, 以期加强该领域的研究。

1 比较基因组学(comparative genomics)及其研究方法

不同植物在基因组大小、结构和序列特点上差异很大。通常认为, 基因组大小(核DNA C-值)能影响细胞大小、减数分裂持续时间和最短世代时间等独立于编码信息的表型特征(黄建辉等, 2003; 陈建军和王瑛, 2009), 从而影响植物有机体的发育速率和适应性。有证据显示, 大基因组的物种往往存在更大的灭绝风险(Vinogradov, 2003); 而对入侵性植物而言, 较低的核DNA含量和短的世代时间则有助于其快速繁殖和扩张, 增加入侵成功的几率。目前确实已发现部分外来入侵种(如紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)、飞机草(*E. odoratum*)、假臭草(*E. catarium*)、三叶鬼针草(*Bidens pilosa*), 以及刺花莲子草(*Alternanthera pungens*))的核DNA C-值显著低于同属本地种(如泽兰属的多须公(*E. chinense*), 鬼针草属的金盏银盘(*B. biternata*)、婆婆针(*B. bipinnata*), 莲子草属的莲子草(*A. sessilis*))(付改兰和冯玉龙, 2007; 郭水良等, 2008)。Lavergne等(2010)的研究结果也显示入侵北美的藨草(*Phalaris arundinacea*)的基因组比其欧洲祖先的要小, 表明核DNA C-值可能与植物入侵性有一定关系。Kubesova等(2010)对捷克93个外来种的核DNA含量进行了定量分析, 并与植物核DNA C-值数据库中其他物种的相应值作比较, 结果显示, 入侵种的基因组显著小于同科、属非入侵种的基因组, 而与归化非入侵种的基因组无显著差异, 由此推测小的基因组有助于外来种的归化过程。

但也发现一些例外, 如草胡椒属外来入侵种草胡椒(*Peperomia pellucida*)的核DNA C-值显著高于

同属本地种蒙自草胡椒(*P. heyneana*), 莲子草属另一种外来入侵种喜旱莲子草(*A. philoxeroides*)的核DNA C-值显著高于同属本地种莲子草(付改兰和冯玉龙, 2007)。

染色体倍性变异是影响细胞DNA含量和基因组大小的重要因素, 也是早期入侵生物学研究关注较多的基因组特征, 有资料显示很多入侵植物属于多倍体。Pandit等(2006)研究了新加坡的众多入侵植物, 如假含羞草(*Neptunia plena*), 大黍(*Panicum maximum*), 巴拉草(*Urochloa mutica*)等, 发现它们全部是多倍体, 且进一步分析发现, 多倍性和有效的繁殖系统是当地众多物种成功入侵的关键。此外, 密花米草(*Spartina densiflora*)在其原产地和入侵地均为七倍体(Fortune *et al.*, 2008); 大米草(*Spartina anglica*)则是由互花米草(*S. alterniflora*)与欧洲米草(*S. maritima*)杂交后经染色体加倍形成的异源多倍体(Ainouche *et al.*, 2004)。Schlaepfer等(2008)对菊科的巨大一枝黄花(*Solidago gigantea*)在入侵地和原产地的多倍性进行了研究, 发现该植物在入侵地仅存在四倍体类型, 而在原产地具有多种倍性。董梅等(2006)通过对加拿大一枝黄花(*S. canadensis*)的生物系统学分析发现, 该植物拥有二倍体、四倍体、六倍体等多种倍性。

多倍体植物通常比其二倍体祖先具有更强的生命力、更广泛的适应性和更大的异地定居潜力, 因而它们常比其二倍体近缘种分布更广泛, 并能成功入侵和占据环境异质性更大的生境(Hegarty & Hiscock, 2008)。例如, Treier等(2009)研究了原产地和入侵地斑点矢车菊种群中2,000多个个体的多倍性水平, 发现入侵地以四倍体为主, 而原产地则以二倍体为主; 同时, 四倍体植株更适应入侵地较为干旱的环境, 且种子生产期更长, 有利于其成功入侵。其他相关研究也得出了相似的结论(Henery *et al.*, 2010)。

以基因组图谱和全基因组测序为基础的基因组组成和结构分析是比较基因组研究的中心内容。目前在公共数据库中已有包括拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、杨树(*Populus trichocarpa*)、葡萄(*Vitis vinifera*)、番木瓜(*Carica papaya*)、百脉根(*Lotus japonicus*)等一系列模式植物或重要栽培植物的全基因组序列, 为揭示植物基因组的组成和结构特点、开展比较基因组研究奠定了

基础。尽管目前还没有完整的入侵植物全基因组序列,但运用新一代高通量测序技术,目前已在缺乏基因组信息的背景下进行非模式生物(包括入侵植物)的 *de novo* 转录组和全基因组表达谱分析(Mardis, 2008),进而依靠后期强大的生物信息学分析工具,对照一个参比基因组(reference genome),筛选和鉴定在不同环境下差异表达的、与入侵性相关联的基因,并进行功能注释,从而在此基础上分析影响和控制入侵性的遗传基础及其作用机制,探讨入侵性表达及进化的分子机理。例如, Vera等(2008)利用454测序方法,对具有重要生态学意义但尚无基因组数据的庆网蛱蝶(*Melitaea cinxia*)进行了 *de novo* 转录组分析,获得了48,354个contigs和59,943个singletons,从中鉴定了约9,000个基因,并发现大量单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)位点,为深入研究该物种的适应和进化机制奠定了基础。

因此,运用基于新一代测序技术的RNA-Seq等方法(Wang *et al.*, 2009)对转录产物进行测序,不仅可直接进行基因差异表达式样的比较分析(Wheat, 2010),有助于发现具有较高代表性的表达序列标签(expressed sequence tags, ESTs)数据(Weber *et al.*, 2007),而且能在一定程度上摆脱对基因组信息的依赖,为研究非模式生物(包括外来入侵种)适应和进化的分子机制提供了一条有效途径(Bellin *et al.*, 2009)。

2 群体基因组学(population genomics)及其研究方法

遗传多态性是外来种广泛适应不同生境并成功入侵的重要基础(Ward *et al.*, 2008)。外来种群在扩张过程中常常受到不同局域性选择压力的影响,并在基因组中留下“印迹”,因此基因组水平的遗传多态性差异往往具有群体的特征。早期运用各种分子标记技术,如限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)、扩增片段长度多态性(amplified restriction fragment polymorphism, AFLP)和简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)等对入侵种不同种群的遗传多态性进行检测,其主要目的是了解外来种在入侵过程中的遗传分化式样,比较入侵种群与原产地祖先种群的遗传差异,推测入侵种群的来源、迁移路线以及是否经历了多次入侵的过程(Nissen *et al.*, 1995; Rowe

et al., 1997; Pester *et al.*, 2003)。Pester等(2003)利用RAPD和AFLP分子标记对入侵地美国和原产地欧亚大陆的山羊草(*Aegilops cylindrica*)种群进行了遗传多态性检测,结果均显示出较低的遗传多样性,因此较难获得它在北美的引入源地。但这一结果提示我们,可能较容易对它实施控制。利用RAPD分子标记, Ren等(2005)发现中国的凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)种群具有较低的遗传变异,且存在优势基因型;与北方各种群相比,南方一些种群间显示出相似但更为复杂的相互关系,因此推测在中国南部的某些地区,该物种经历了多次引入的过程。同样运用RAPD标记, Krebs等(2010)对入侵地虎杖(*Fallopia japonica* var. *japonica*)、大虎杖(*F. sachalinensis*)及其杂交体($F \times bohemica$) 3种植物种群的遗传多态性进行了研究,并结合地理分布信息,推测入侵地的杂交体个体可能来源于两个物种的杂交,并涉及杂交体的多次引种以及杂交体之间的有性繁殖。

随着后基因组时代对基因功能和作用机制的深入研究,目前不仅能够对不同入侵种群的遗传分化式样和基因组多态性组成特点进行定性的描述,而且能利用群体基因组学策略扫描不同种群特异的自然选择信号,克隆和鉴定与入侵性表达以及适应性进化直接相关的遗传调控因子,开展基因组多态性与功能的综合研究。群体基因组学作为一种新的分析策略,目前已广泛应用于自然选择研究。例如,通过构建遗传图谱, Gu等(2004)对杂草稻(*Oryza sativa*)种子休眠的遗传结构进行了研究,发现有6个数量性状的基因位点(quantitative trait locus, QTL)与之相关。Lai等(2008)运用DNA芯片,检测了向日葵(*Helianthus annuus*)野生种群和杂草种群基因表达的差异,获得了165个基因(约占芯片基因总数的5%),它们在两类种群间表现出显著差异。

对于缺乏完整基因组信息的非模式生物,可以首先运用AFLP或SSR分析技术进行全基因组扫描(Schlotterer, 2002),筛选种群特异的变异位点,再根据不同变异位点在种群间的频率差异,结合离群检测(outlier detection),鉴别“离群值”(outliers),确定“候选基因”位点,进而通过实验方法克隆相关基因(Stinchcombe & Hoekstra, 2008)。例如, Kane和Rieseberg(2008)利用微卫星序列分析方法,对向日葵(*Helianthus annuus*)的6个野生种群和4个杂草种

群中的48个个体进行了研究, 经统计检验发现杂草种群中1–6%的基因是显著的“离群值”。

群体基因组策略的重点是在全基因组范围内构建一个群体遗传指标的经验分布, 以反映特殊环境条件或特殊历史事件对种群基因组的整体影响; 基于群体基因组策略的outlier方案则能有效地揭示种群动态变化过程中自然选择的作用位点, 有助于从基因组水平认识自然选择对种群分化的影响及其功能背景。一旦确定了“候选基因”位点并克隆得到相关的基因序列, 就可以通过“正向生态学(forward ecology)”途径进一步深入研究受选择基因的功能及其与入侵性的关联(Friesen & von Wettberg, 2010)。通过序列比对和基因注释(gene ontology, GO)分析(Botton *et al.*, 2008; Bradford *et al.*, 2010), 可以初步了解“候选基因”的潜在功能, 推测其可能参与的生物学过程或代谢途径, 结合对该基因在不同环境下的表达式样的分析, 可以综合判断该基因表达式样改变对植物发育式样、适应性以及入侵性的影响, 并阐明其与自然生境条件以及其他生物因子之间的关联。尽管很多基因尚未获得功能注释, Jang等(2006)对植物根状茎中一些高量表达基因的研究乃是一次很好的尝试, 发现了一些基因可能在次级代谢、非生物刺激响应和发育过程中发挥作用。在研究思路, 正向生态学与反向遗传学(reverse genetics)有相通之处, 只是前者更强调与环境因素的关联, 强调基因差异所表达的种群效应, 而不仅仅是对个体发育过程的影响。

新一代测序技术给群体基因组学研究带来了新的机遇(Varshney *et al.*, 2009)。由于存在高通量、低价格等优势(Shendure & Ji, 2008), 这些技术正逐步得到广泛应用, 并用于帮助对目标基因的定位。如Bundock等(2009)运用454测序技术, 对甘蔗(*Saccharum officinarum*)以及甘蔗与甜根子草(*S. spontaneum*)杂交个体的307个PCR扩增产物进行测序, 分别获得了1,632和1,013个SNPs, 在最终候选的225个SNP位点中, 93%被证实具有多态性, 可进一步用于获取目标基因。

近年来, 将限制性酶切位点特异相关DNA(restriction site associated DNA, RAD)标签序列分析技术与高通量测序技术相结合, 也为从基因组层面探讨非模式生物(包括入侵植物)自然居群的遗传多态性、挖掘与适应性发展相关的基因提供了一

个有效手段(Miller *et al.*, 2007; Baird *et al.*, 2008; Emerson *et al.*, 2010; Hohenlohe *et al.*, 2010)。因此, 运用新一代测序技术在群体水平上进行大规模基因组分析, 了解遗传变异在群体内以及群体间的分布模式, 了解影响基因组多态性分布式样的各种因素, 不仅有助于阐明遗传变异在群体和基因组水平的动态变化机制, 而且通过在种群水平上检测和寻找特定环境下基因组中潜在的自然选择靶点, 可以建立遗传变异与环境、植物入侵性状及入侵性之间的关联, 进而解释入侵现象发生的分子机制。值得注意的是, 植物入侵性及入侵性状的表现并不总是与基因变异有关, 也可能是由基因转录水平或表达模式的改变所导致, 因此还需要通过研究控制基因表达的表观遗传机制, 以全面认识表型差异的分子基础(Salmon *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2008)。

3 表观基因组学(epigenomics)及其研究方法

植物的入侵性通常与其种群较高的适合度密切相关, 而特定环境下高适合度的产生有两种来源, 即基因和表型。前者是指物种具有较高的遗传多样性, 在特定环境条件下通过快速进化实现对局域生境的适应(Prentis *et al.*, 2008; Ward *et al.*, 2008); 后者指物种本身遗传多样性水平可能较低, 但可通过极强的表型可塑性产生对局域环境的适应(Pigliucci & Hayden, 2001)。以往研究生物与环境的相互作用以及物种的适应性进化都特别强调遗传变异的作用(Cheverud *et al.*, 1994), 但事实上植物也能通过基因型相同的个体在不同环境中基因表达式样的改变, 进而产生不同的表型来维持其适合度(Ghalambor *et al.*, 2007)。

有大量实验证据显示表型可塑性的变异在入侵植物中普遍存在, 并在很大程度上与其入侵性相关(如Thompson, 1991; Williams *et al.*, 1995; Hollingsworth & Bailey, 2000; Li *et al.*, 2001; Geng *et al.*, 2006)。例如, 喜旱莲子草的种内遗传多样性极低, 不同居群或个体间没有明显的遗传分化, 但其形态、结构和生理特征具有明显的可塑性, 能随生长条件的改变及时调整以适应环境的变化, 并能通过克隆生长进行快速繁殖, 因而已发展成为一种恶性入侵植物(Geng *et al.*, 2006)。虎杖虽然也只具有很低的遗传多样性, 却能产生高度可塑的耐盐表型特

征,有助于它在盐沼生境中广泛分布(Richards *et al.*, 2008)。从目前的研究结果看,多数表型可塑性变异的发生与个体发育过程中由不同环境因素诱导的基因选择性表达密切相关,表观遗传调控体系在基因选择性表达和可塑性变异的发生过程中发挥了重要作用(Grant-Downton & Dickinson, 2006; Lira-Medeiros *et al.*, 2010)。

从本质上讲,任何表型都受相关基因的控制。基因包含两方面的信息:遗传编码信息和表观遗传信息,以DNA序列组成为基础的遗传编码信息提供了合成蛋白质所需要的模板,而基于DNA修饰状态的表观遗传信息则提供了何时、何地以及如何利用遗传学信息的指令。然而,表观遗传变异与遗传变异之间并不存在明显的联系。Bossdorf等(2010)以一系列不同基因型的拟南芥为实验对象,在去甲基化处理后检测它们的表型可塑性,结果发现表观遗传变异并不依赖于遗传变异,但它会显著影响植物重要的表型及其可塑性,进而影响植物的适合度以及物种之间的相互作用。

运用现代转录组和表达谱分析技术对由环境变异信号诱导的基因差异表达式样进行高通量分析(Urano *et al.*, 2010),便能确定主要的环境应答基因;运用表观遗传学方法检测这些基因在不同环境下表观遗传修饰状态的动态变化式样(Choi & Sano, 2007; Lu *et al.*, 2007),结合同质园实验(common garden experiments) (Sultan, 1995),研究基因与环境的交互作用、发育过程对环境因子变化的敏感性和响应机制、基因差异表达与发育式样及适应性变化的关联,可以为认识表型可塑性变异发生的分子基础、揭示入侵性表达的分子机制提供很多直接证据。

我们曾通过同质园实验和表观遗传学分析,证实了喜旱莲子草基因组DNA甲基化修饰式样与地理分布区域及不同的生境条件显著相关,并与形态特征一样在同质园实验中表现出明显的与不同处理条件相关的可塑性变异(Gao *et al.*, 2010)。通过 *de novo* 转录组分析,目前已鉴定出近2,000个功能明确并在不同水、陆环境下差异表达的基因;结合种群遗传多样性分析的结果,确认了喜旱莲子草并非通过个体的遗传分化适应不同环境条件,由甲基化介导的基因表达式样的改变才是喜旱莲子草“喜旱又耐淹”两栖特性的重要分子基础。以表观遗传调控为基础的基因差异表达不仅与喜旱莲子草形

态和结构的“可塑性”变异以及对不同水、陆生境的广泛适应性相关,而且与喜旱莲子草的入侵机制密切相关。以基因差异表达为基础的对不同生境的快速适应能力在很大程度上增强了喜旱莲子草的竞争能力,加之其能通过克隆生长进行快速繁殖,因而能够迅速蔓延扩散至不同区域,从而影响土著生态系统的生物多样性和功能。

目前,新一代测序技术正在不断发展与改进中,虽然就现有情况而言,它们在非模式物种研究中的应用还远非完美(Johansson, 2009),但利用这些测序技术,结合亚硫酸氢盐处理,我们可以快速、大规模地检测生物基因组中的DNA甲基化位点(Hetzl *et al.*, 2007; Gruntman *et al.*, 2008),进而理解甲基化式样相关的调控途径,以及它所产生的表观遗传效应(Lister *et al.*, 2009),这将有助于我们对植物入侵性的深入认识。

4 研究范例

尽管基因组学方法在入侵植物研究中的应用刚刚起步,但是从为数不多的案例研究所取得的进展来看,该方法在植物入侵生物学研究中有巨大的应用潜力。这里,我们扼要介绍入侵植物抗除草剂性状的获得和克隆植物根状茎发育机制方面的研究进展。

入侵植物尤其是农田和环境杂草对除草剂的抗性主要来源于两种途径:(1)通过基因流从转基因作物中获得(Gealy *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2004; Hanson *et al.*, 2005);(2)在大量使用除草剂所形成的强大选择压力下,杂草通过快速进化适应,形成抗性种群(Warwick, 1991; Preston & Powles, 2002)。由于目前多数除草剂的靶标基因已知,因此比较容易克隆得到杂草中的相应基因序列,并研究抗性产生的分子机制。

Michel等(2004)通过对除草剂靶标酶PDS(八氢番茄红素脱氢酶)的编码基因进行克隆和序列比对证实,黑藻(*Hydrilla verticillata*)抗性植株的基因中编码精氨酸的第304个密码子存在点突变,虽然产生的PDS蛋白与敏感植株中的蛋白活性差别很小,但它对除草剂极不敏感,从而有助于其成功入侵美国南部的多个淡水水域。Patzoldt等(2006)通过cDNA测序、Southern杂交、分子标记及基因功能分析方法,研究了高水麻(*Amaranthus tuberculatus*)对

PPO(原卟啉原氧化酶)抑制型除草剂抗性的分子机制,发现PPO编码基因之一PPX2L中一个密码子整体缺失,且该基因编码的PPO亚型既可在质体又可在线粒体中发挥作用,因此这一基因的突变可同时引起在2个除草剂靶点的抗性,这一抗性机制十分罕见。Laplanche等(2009)通过对不同狗尾草(*Setaria viridis*)种群乙酰羟酸合成酶编码基因(AHAS)的测序分析发现,其抗AHAS抑制型除草剂种群中存在基因的单碱基突变,可导致氨基酸替换,而基因表达的结果与实际的植物抗性相一致,表明靶点修饰导致了植物抗性的产生。Gaines等(2010)对长芒苋(*Amaranthus palmeri*)草甘膦抗性和敏感种群进行了比较研究,运用定量PCR、定量RT-PCR以及免疫印迹等方法证实了抗性种群中除草剂靶点基因EPSPS(编码5-烯醇丙酮莽草酸-3-磷酸合酶)的拷贝数是敏感种群的5–160倍,与之相关,该基因的转录和表达量也十分丰富。

然而,并非所有抗性都源于靶点机制。例如,Yu等(2009)以黑麦草(*Lolium rigidum*)为研究对象,探讨了其对草甘膦、乙酰辅酶A羧化酶(ACCase)及乙酰乳酸合成酶(ALS)抑制型除草剂的抗性机制。研究者分别运用¹⁴C标记、ACCase基因测序、ALS体外抑制以及细胞色素P450抑制等方法,证实了植物对3种除草剂的抗性源于非靶点机制,其中对草甘膦的抗性与其移动速率的降低有关,而对另外两种除草剂的抗性则可能与细胞色素P450介导的代谢过程相关。另一项有关杂草稻对ALS抑制型除草剂抗性的研究发现,不同居群间ALS基因多态性较高,有6个碱基在居群间显示出差异,其中3个碱基的改变可导致氨基酸替换;然而,基因多态性与对除草剂的耐受水平之间并未表现出明显的关系,从侧面证实了该抗性的产生源于非靶点机制(Shivrain *et al.*, 2010)。

根状茎是植物地下茎的变态,也是多年生植物的重要繁殖器官。入侵植物可通过根状茎进行无性繁殖,有助于实现对新生境的快速侵占及领地的迅速扩张(Paterson *et al.*, 1995)。利用基因组学方法,可以对植物根状茎形成、发育等相关的基因进行定位、克隆及其表达调控的研究。Paterson等(1995)通过RFLP作图方法,检测了高粱栽培种(*Sorghum bicolor*)和野生种拟高粱(*S. propinquum*)杂交后代的杂草性特征,发现了与植物根状茎形成、数目及萌

芽有关的多个QTL。Hu等(2003)以栽培稻与野生稻(*O. longistaminata*)杂交产生的F₂代个体为研究对象,通过基于简单序列重复图谱的分子作图研究,获得了控制根状茎性状的2个主要基因——*Rhz2*和*Rhz3*,并发现它们与拟高粱中控制根状茎的主要QTL高度一致。此外,还在野生稻中发现了许多影响根状茎多度的QTL,其中多数与拟高粱中根状茎相关的QTL一致。Jang等(2006)构建了假高粱和拟高粱根状茎尖端组织的cDNA文库,并通过宏阵列杂交得到其中高表达的基因,进一步功能分析和同源片段比对发现,这些基因上游含有丰富的顺式元件,且根状茎中的多数特异性基因可能受到赤霉素的调控。针对根状茎中高量表达的基因,Jang等(2009)对高粱与拟高粱(前者无根状茎,后者有根状茎)中的相应编码基因和调控序列进行了比较研究,发现在所研究的24个基因中仅3个基因在高粱与拟高粱间存在拷贝数的差异;而在调控元件方面,两种植物在启动子核心序列丰富度上存在较大差异。这一研究暗示根状茎的功能发挥可能更多源于基因的调控。Wang等(2010)利用种间杂交、功能注释等分析方法获得了雷竹(*Phyllostachys praecox*)根状茎中芽发育的相关基因,并对其进行了克隆、测序。目前,有关入侵植物根状茎发育分子机制的研究还为数不多,但我们可从其他克隆植物的相关研究中获得启示。

5 面临的重要问题: 入侵植物模式种的选择

尽管入侵植物基因组学的研究已取得了一些初步成果,但与其他模式植物基因组学的研究状况相比还相差甚远(Vij *et al.*, 2006; Feng *et al.*, 2008; Lister *et al.*, 2008),尚处于起步阶段。究其原因,一方面,植物入侵与基因组学分属于不同的研究领域,相关研究人员较少合作,很少从入侵植物的基因组学角度开展研究;另一方面,与模式生物拟南芥或重要经济作物如水稻、玉米等的研究不同,对入侵植物的研究往往存在对象分散的问题,导致研究力量、信息资源不集中,使单个物种的基因组学研究很难在短期内取得突破性进展。因此,入侵植物模式系统的建立,是一个亟待解决的问题。

在选择入侵植物模式物种时,我们首先要考虑的问题是该物种是否具有某些适于基因组学研究的特征,包括基因组小、二倍体、易遗传转化、繁

表1 入侵基因组学研究中的候选模式草本植物
Table 1 Model herbaceous species that can be potentially used in invasive genomics research

物种 Species	生活型 Life form	基因组大小或 染色体倍性 Genome size/ chromosome ploidy	基因组信息来源 Source of genome information	典型入侵性特征 Typical traits of invasiveness	个体大小 Plant size	总体评价 Overall assessment
苋属植物 <i>Amaranthus</i> spp.	一年生 Annual	中 Medium	直接获得 Obtained directly	种子高产且可以休眠, 幼苗生长快, 具有除草剂抗性。 High seed output and dormancy, fast seedling growth and herbicide resistance	中/大 Medium/large	一般 Ordinary
杂草稻 <i>Oryza sativa</i>	一年生 Annual	小 Small	与水稻属于同一物种, 易得 The same species as rice, easily obtained	种子可休眠, 与作物间存在基因流。 Seed dormancy, and gene flow between this weed and crop	中 Medium	好 Good
假高粱 <i>Sorghum halepense</i>	多年生 Perennial	大 Large	与高粱近缘 A relative of sorghum	拥有二倍体和四倍体, 根状茎发达, 种子高产且寿命长, 具有除草剂抗性。 Diploidy and tetraploidy, well-developed rhizome system, high seed output and longevity, and herbicide resistance	大 Large	差 Bad
加拿大飞蓬 <i>Conyza canadensis</i>	冬性二年生 Wintering biennial	小/中 Small/medium	转录组已经测序完成 From sequenced transcriptome	高度自交, 具有除草剂抗性。 High selfing, and herbicide resistance	大 Large	好 Good
加拿大薊 <i>Cirsium arvense</i>	多年生 Perennial	大 Large	依赖菊科植物基因组信息 From the Composite genome information	营养繁殖, 可分泌化感物质。 Vegetative reproduction, and allelopathic effects	中 Medium	差 Bad
山羊草 <i>Aegilops cylindrica</i>	冬性二年生 Wintering biennial	四倍体 Tetraploid	从复合基因组信息 From the Composite genome information	种子休眠, 具除草剂抗性, 杂草与作物间存在基因流。 Seed dormancy, herbicide resistance and gene flow between this weed and crop	中 Medium	差 Bad
黑麦草 <i>Lolium perenne</i>	多年生 Perennial	大 Large	依赖禾本科植物基因组信息 From the Poaceae genome information	种子休眠, 繁殖力强, 具有除草剂抗性, 异种杂交。 Seed dormancy, great fecundity, herbicide resistance and interspecific hybridization	中 Medium	差 Bad
茄属植物 <i>Solanum</i> spp.	一年或多年生 Annual or perennial	多倍体复合体 Polyploid complex	依赖茄属植物基因组信息 From the <i>Solanum</i> genome information	竞争能力强, 具有除草剂抗性。 High competitiveness and herbicide resistance	中 Medium	一般 Ordinary
芜菁 <i>Brassica rapa</i>	一年生 Annual	中 Medium	与拟南芥近缘, 并与加拿大油菜共享AA基因组 A species related to <i>Arabidopsis</i> , and sharing the AA genome with canola	强基因流, 除草剂抗性。 Strong gene flow and herbicide resistance	小/中 Small/medium	好 Good
紫茎泽兰 <i>Eupatorium adenophorum</i>	多年生 Perennial	三倍体 Triploid	依赖菊科植物基因组信息 From the Composite genome information	种子高产, 根状茎发达, 可分泌化感物质。 High seed output, well-developed rhizome system and allelopathic effects	中/大 Medium/large	一般 Ordinary
藏甘菊 <i>Mikania micrantha</i>	多年生 Perennial	二倍体 Diploid	依赖菊科植物基因组信息 From the Composite genome information	繁殖能力强, 可分泌化感物质。 High fecundity and allelopathic effects	小 Small	好 Good
加拿大一枝黄花 <i>Solidago canadensis</i>	多年生 Perennial	多倍体复合体 Polyploidy complex	依赖菊科植物基因组信息 From the Composite genome information	根状茎发达。 Well-developed rhizome system	中 Medium	差 Bad
豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	一年生 Annual	四倍体 Tetraploid	依赖菊科植物基因组信息 From the Composite genome information	种子高产, 可休眠。 High seed output and dormancy	小/中 Small/medium	一般 Ordinary

基因组大小: 大: DNA长度 > 1,000 Mbp; 中: DNA长度位于500–1,000 Mbp之间; 小: DNA长度 < 500 Mbp。个体大小: 大: 株高 > 2.0 m; 中: 株高在0.3–2.0 m之间; 小: 株高 < 0.3 m。
Genome sizes: Large, DNA length > 1,000 Mbp; Medium, DNA length between 500 and 1,000 Mbp; Small, DNA length < 500 Mbp. Plant sizes: Large, plant height > 2.0 m; Medium, plant height between 0.3 and 2.0 m; Small, plant height < 0.3 m.
资料来源: Ogg *et al.*, 1981; Diarra *et al.*, 1985; Gizmawy *et al.*, 1985; Donald & Ogg, 1991; Seibert & Pearce, 1993; Footitt & Cohn, 1995; Zemetra *et al.*, 1998; 祖元刚和沙伟, 1999; 蔡从利等, 2001; Van Gessel, 2001; Vaughan *et al.*, 2001; Goff *et al.*, 2002; Patzoldt *et al.*, 2003; Bennett *et al.*, 2003; Defelice, 2003; Gealy *et al.*, 2003; Leon & Owen, 2003; Mueller *et al.*, 2003; 中华人民共和国环境保护部, 2003, 2010; Basu *et al.*, 2004; Casa *et al.*, 2005; Chao *et al.*, 2005; Patzoldt *et al.*, 2005; 董梅等, 2006; 郑启恩^①, 2006; 裴菊菊和吴玉荷, 2007; Pilipavicius, 2008; Simarmata & Penner, 2008; Warwick *et al.*, 2009; Stewart *et al.*, 2009; 郑启恩, 2006^①。

① 郑启恩 (2006) 外来种飞机草和紫茎泽兰的入侵生物学特征研究. 广西大学硕士学位论文。

殖迅速、自花授粉、株型小等(Meyerowitz, 1987); 其次, 需要考虑它是否表现明显的入侵性特征, 并对生态环境造成较大的危害和影响。此外, 模式物种最好具有一定的研究基础, 以在此基础上开展深入研究, 并容易进行遗传操作, 有助于实现杂草管理和控制的目标(Basu *et al.*, 2004; Chao *et al.*, 2005)。

在选择模式入侵种时, 菊科植物是一个值得重点考虑的对象, 其中研究较多的入侵种包括向日葵和斑点矢车菊。在菊科基因组计划的基础上, Church等(2007)以向日葵EST序列为基础, 检测正选择位点, 发现56个基因表现有选择迹象; Lai等(2006)利用3,743个向日葵EST(代表约2,897个单一基因)制作了DNA芯片, 系统分析了不同种群的遗传差异(Lai *et al.*, 2008)。另一个可作为入侵植物模式种的是大戟科的乳浆大戟(*Euphorbia esula*)。目前对这些模式入侵种的基因组学研究多集中于cDNA文库的构建及EST数据库的建立(Anderson & Horvath, 2001; Horvath & Anderson, 2002; Anderson & Davis, 2004; Anderson *et al.*, 2007), 但对相关基因的细致研究也已逐步展开(Horvath *et al.*, 2008, 2010)。除了上面所提到的潜在模式物种之外, 还有一些入侵植物也可能成为入侵植物基因组学研究的候选模式物种(表1), 但理想模式物种的确定仍需有大量针对性的研究数据的积累。

6 将来的研究方向

外来植物入侵已成为全球广泛关注的重大问题(李博等, 2001), 然而, 我们对植物入侵性的认识还很有限。现有的基因组学方法为我们深入理解入侵性的遗传学基础提供了重要工具, 也将为我们了解植物入侵性发生的机制提供新的思路, 进而推动入侵生物学的发展。可以预见, 随着基因组信息的不断积累, 基因组学与入侵生态学的结合将会进一步促进入侵基因组学这一全新领域的发展。针对目前的研究现状, 今后应加强以下几方面的研究:

(1)入侵植物基因组信息和基因功能信息的完善。由于各方面条件的限制, 不可能对所有入侵种都进行全基因组测序(Chao *et al.*, 2005)。对于单个物种而言, 随着新一代测序技术和生物信息学工具的快速发展, 基因组序列数据以及功能信息的获得必将更加全面且便捷。同时, 我们可参照同科属模式植物的基因组信息, 经同源序列比对等方法, 综

合分析获得入侵植物中相应基因的功能及可能的表达调控途径。一些杂草DNA芯片的获得(Lee & Tranel, 2008), 将为其他入侵植物(尤其是其近缘种)基因组信息的获取提供帮助。特定功能基因以及较多基因表达信息的获得, 将有利于深化对入侵性相关基因的认识。

(2)植物入侵分子机制模式生物系统的建立。由于没有任何一个入侵物种拥有所有的入侵性特征, 而且入侵种本身存在较高的变异性(Stewart *et al.*, 2009), 因此, 仅仅对一个入侵物种开展研究, 很可能只能获得片断性的结果。较理想的方法是, 选取多种入侵植物建立起一个较为全面的模式系统(Osterlund & Paterson, 2002; Stewart *et al.*, 2009), 以实现入侵分子机制的全面探索。

(3)不同环境条件下入侵植物的响应与反馈机制。杂草性植物之所以能够成功入侵到新的生境, 通常都对不同环境条件具有较强的适应能力(Gu *et al.*, 2005; Kane & Rieseberg, 2008; Leger *et al.*, 2009)。这种适应能力以入侵植物与环境的相互作用(响应与反馈)为基础: 一方面响应环境条件的变化, 通过自身的遗传或表观遗传改变, 产生适应性表型; 另一方面对环境形成反馈, 通过影响生物因子和非生物因子, 进一步增强其适合度, 从而实现成功入侵。现有的基因组学手段, 将有助于深入研究入侵植物响应和反馈的分子基础, 并进一步加深我们对植物入侵机制的认识。

(4)系统生物学研究。在获得大量数据的基础上, 有必要对入侵植物进行系统生物学研究, 将不同尺度、不同方面的信息进行有效整合, 构建系统网络, 以动态描述生物体内的不同过程及其相互关系。该类研究将有助于全面认识入侵性相关基因的功能、作用途径及其在不同组织水平产生的影响, 分析植物系统响应外界压力并作出反馈的过程, 评估入侵植物本身的适合度, 预测入侵植物可能带来的生态后果。对于多基因性状的研究, 系统生物学知识必不可少(Yuan *et al.*, 2008)。

参考文献

- Ainouche ML, Baumel A, Salmon A, Yannic G (2004) Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). *New Phytologist*, **161**, 165–172.
Anderson JV, Davis DG (2004) Abiotic stress alters transcript profiles and activity of glutathione S-transferase, glutathione

- peroxidase, and glutathione reductase in *Euphorbia esula*. *Physiologia Plantarum*, **120**, 421–433.
- Anderson JV, Horvath DP (2001) Random sequencing of cDNAs and identification of mRNAs. *Weed Science*, **49**, 590–597.
- Anderson JV, Horvath DP, Chao WS, Foley ME, Hernandez AG, Thimmapuram J, Liu L, Gong GL, Band M, Kim R, Mikel MA (2007) Characterization of an EST database for the perennial weed leafy spurge: an important resource for weed biology research. *Weed Science*, **55**, 193–203.
- Baird NA, Etter PD, Atwood TS, Currey MC, Shiver AL, Lewis ZA, Selker EU, Cresko WA, Johnson EA (2008) Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS ONE*, **3**(10), e3376.
- Bais HP, Walker TS, Stermitz FR, Hufbauer RA, Vivanco JM (2002) Enantiomeric-dependent phytotoxic and antimicrobial activity of (±)-catechin. A rhizosecreted racemic mixture from spotted knapweed. *Plant Physiology*, **128**, 1173–1179.
- Basu C, Halfhill MD, Mueller TC, Stewart CN (2004) Weed genomics: new tools to understand weed biology. *Trends in Plant Science*, **9**, 391–398.
- Bellin D, Ferrarini A, Chimento A, Kaiser O, Levenkova N, Bouffard P, Delledonne M (2009) Combining next-generation pyrosequencing with microarray for large scale expression analysis in non-model species. *BMC Genomics*, **10**, 555.
- Bennett MD, Leitch IJ, Price HJ, Johnston JS (2003) Comparisons with *Caenorhabditis* (~ 100 Mb) and *Drosophila* (~ 175 Mb) using flow cytometry show genome size in *Arabidopsis* to be ~ 157 Mb and thus ~ 25% larger than the *Arabidopsis* genome initiative estimate of ~ 125 Mb. *Annals of Botany*, **91**, 547–557.
- Bossdorf O, Arcuri D, Richards CL, Pigliucci M (2010) Experimental alteration of DNA methylation affects the phenotypic plasticity of ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. *Evolutionary Ecology*, **24**, 541–553.
- Botton A, Galla G, Conesa A, Bachem C, Ramina A, Barcaccia G (2008) Large-scale gene ontology analysis of plant transcriptome-derived sequences retrieved by AFLP technology. *BMC Genomics*, **9**, 347.
- Bradford JR, Needham CJ, Tedder P, Care MA, Bulpitt AJ, Westhead DR (2010) GO-At: *in silico* prediction of gene function in *Arabidopsis thaliana* by combining heterogeneous data. *The Plant Journal*, **61**, 713–721.
- Bundock PC, Elliott FG, Ablett G, Benson AD, Casu RE, Aitken KS, Henry RJ (2009) Targeted single nucleotide polymorphism (SNP) discovery in a highly polyploid plant species using 454 sequencing. *Plant Biotechnology Journal*, **7**, 347–354.
- Cai CL (蔡从利), Wang JB (王建波), Jing RC (景润春), Zhu YG (朱英国) (2001) RAPD analysis of the genome evolution in allopolyploid species in *Aegilops*. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), **28**, 158–165. (in Chinese with English abstract)
- Casa AM, Mitchell SE, Hamblin MT, Sun H, Bowers JE, Paterson AH, Aquadro CF, Kresovich S (2005) Diversity and selection in sorghum: simultaneous analyses using simple sequence repeats. *Theoretical and Applied Genetics*, **111**, 23–30.
- Chao WS, Horvath DP, Anderson JV, Foley ME (2005) Potential model weeds to study genomics, ecology, and physiology in the 21st century. *Weed Science*, **53**, 929–937.
- Chen JJ (陈建军), Wang Y (王璞) (2009) Recent progress in plant genome size evolution. *Hereditas(Beijing)* (遗传), **31**, 464–470. (in Chinese with English abstract)
- Chen LJ, Lee DS, Song ZP, Suh HS, Lu BR (2004) Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives. *Annals of Botany*, **93**, 67–73.
- Cheverud J, Routman E, Jaquish C, Tardif S, Peterson G, Belfiore N, Forman L (1994) Quantitative and molecular-genetic variation in captive cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Conservation Biology*, **8**, 95–105.
- Choi CS, Sano H (2007) Abiotic-stress induces demethylation and transcriptional activation of a gene encoding a glycerophosphodiesterase-like protein in tobacco plants. *Molecular Genetics and Genomics*, **277**, 589–600.
- Church SA, Livingstone K, Lai Z, Kozik A, Knapp SJ, Michelsmore RW, Rieseberg LH (2007) Using variable rate models to identify genes under selection in sequence pairs: their validity and limitations for EST sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **64**, 171–180.
- Defelice MS (2003) The black nightshades, *Solanum nigrum* L. et al., — Poison, poultice, and pie. *Weed Technology*, **17**, 421–427.
- Diarra A, Smith RJ, Talbert RE (1985) Interference of red rice (*Oryza sativa*) with rice (*Oryza sativa*). *Weed Science*, **33**, 644–649.
- Donald WW, Ogg AG (1991) Biology and control of jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*)—a review. *Weed Technology*, **5**, 3–17.
- Dong M (董梅), Lu JZ (陆建忠), Zhang WJ (张文驹), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006) Canada goldenrod (*Solidago canadensis*): an invasive alien weed rapidly spreading in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 72–85. (in Chinese with English abstract)
- Dou XJ (窦笑菊), Wu YH (吴玉荷) (2007) Chromosome karyotype analysis of *Mikania micrantha* H.B.K. *Anhui Agricultural Science Bulletin* (安徽农学通报), **13**(6), 22–23. (in Chinese with English abstract)
- Emerson KJ, Merz CR, Catchen JM, Hohenlohe PA, Cresko WA, Bradshaw WE, Holzapfel CM (2010) Resolving postglacial phylogeography using high-throughput sequencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 16196–16200.
- Feng SH, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou JL, Wang F, Chen LY, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S, Schafer E, Fu XD, Fan LM, Deng XW (2008) Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, **451**, 475–479.

- Foley ME (2002) Weeds, seeds, and buds—opportunities and systems for dormancy investigations. *Weed Science*, **50**, 267–272.
- Footitt S, Cohn MA (1995) Seed dormancy in red rice (*Oryza sativa*). IX. Embryo fructose-2, 6-bisphosphate during dormancy breaking and subsequent germination. *Plant Physiology*, **107**, 1365–1370.
- Fortune PM, Schierenbeck K, Ayres D, Bortolus A, Catrice O, Brown S, Ainouche ML (2008) The enigmatic invasive *Spartina densiflora*: a history of hybridizations in a polyploidy context. *Molecular Ecology*, **17**, 4304–4316.
- Friesen ML, von Wettberg EJ (2010) Adapting genomics to study the evolution and ecology of agricultural systems. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**, 119–125.
- Fu GL (付改兰), Feng YL (冯玉龙) (2007) Nuclear DNA C-value of alien invasive and native plants and its relationship with invasiveness. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **26**, 1590–1594. (in Chinese with English abstract)
- Gaines TA, Zhang WL, Wang DF, Bukun B, Chisholm ST, Shaner DL, Nissen SJ, Patzoldt WL, Tranel PJ, Culpepper AS, Grey TL, Webster TM, Vencill WK, Sammons RD, Jiang JM, Preston C, Leach JE, Westra P (2010) Gene amplification confers glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 1029–1034.
- Gao LX, Geng YP, Li B, Chen JK, 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.
- Gealy DR, Mitten DH, Rutger JN (2003) Gene flow between red rice (*Oryza sativa*) and herbicide-resistant rice (*O. sativa*): implications for weed management. *Weed Technology*, **17**, 627–645.
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK (2006) Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*, **30**, 380–385.
- Ghalambor CK, McKay JK, Carroll SP, Reznick DN (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Gizmarwy I, Kigel J, Koller D, Ofir M (1985) Initiation, orientation and early development of primary rhizomes in *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Annals of Botany*, **55**, 343–350.
- Goff SA, Ricke D, Lan TH, Presting G, Wang RL, Dunn M, Glazebrook J, Sessions A, Oeller P, Varma H, Hadley D, Hutchinson D, Martin C, Katagiri F, Lange BM, Moughamer T, Xia Y, Budworth P, Zhong JP, Miguel T, Paszkowski U, Zhang SP, Colbert M, Sun WL, Chen LL, Cooper B, Park S, Wood TC, Mao L, Quail P, Wing R, Dean R, Yu YS, Zharkikh A, Shen R, Sahasrabudhe S, Thomas A, Cannings R, Gutin A, Pruss D, Reid J, Tavtigian S, Mitchell J, Eldredge G, Scholl T, Miller RM, Bhatnagar S, Adey N, Rubano T, Tusneem N, Robinson R, Feldhaus J, Macalma T, Oliphant A, Briggs S (2002) A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Science*, **296**, 92–100.
- Grant-Downton RT, Dickinson HG (2006) Epigenetics and its implications for plant biology 2. The ‘epigenetic epiphany’: epigenetics, evolution and beyond. *Annals of Botany*, **97**, 11–27.
- Gruntman E, Qi YJ, Slotkin RK, Roeder T, Martienssen RA, Sachidanandam R (2008) Kismeth: analyzer of plant methylation states through bisulfite sequencing. *BMC Bioinformatics*, **9**, 371.
- Gu XY, Kianian SF, Foley ME (2004) Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*). *Genetics*, **166**, 1503–1516.
- Gu XY, Kianian SF, Foley ME (2005) Seed dormancy imposed by covering tissues interrelates to shattering and seed morphological characteristics in weedy rice. *Crop Science*, **45**, 948–955.
- Guo SL (郭水良), Chen GQ (陈国奇), Mao LH (毛俐慧) (2008) Relationship between DNA C-value and invasiveness in 539 angiosperm species in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **28**, 3698–3705. (in Chinese with English abstract)
- Hanson BD, Mallory-Smith CA, Price WJ, Shafii B, Thill DC, Zemetra RS (2005) Interspecific hybridization: potential for movement of herbicide resistance from wheat to jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Technology*, **19**, 674–682.
- Hegarty MJ, Hiscock SJ (2008) Genomic clues to the evolutionary success of review polyploid plants. *Current Biology*, **18**, R435–R444.
- Henery ML, Bowman G, Mráz P, Treier UA, Gex-Fabry E, Schaffner U, Müller-Schärer H (2010) Evidence for a combination of pre-adapted traits and rapid adaptive change in the invasive plant *Centaurea stoebe*. *Journal of Ecology*, **98**, 800–813.
- Hetzl J, Foerster AM, Raidl G, Scheid OM (2007) Cymate: a new tool for methylation analysis of plant genomic DNA after bisulphite sequencing. *The Plant Journal*, **51**, 526–536.
- Hohenlohe PA, Bassham S, Etter PD, Stiffler N, Johnson EA, Cresko WA (2010) Population genomics of parallel adaptation in threespine stickleback using sequenced rad tags. *PLoS Genetics*, **6**(2), e1000862.
- Hollingsworth ML, Bailey JP (2000) Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed). *Botanical Journal of the Linnean Society*, **133**, 463–472.
- Horvath DP, Anderson JV (2002) A molecular approach to understanding root bud dormancy in leafy spurge. *Weed Science*, **50**, 227–231.
- Horvath DP, Chao WS, Suttle JC, Thimmapuram J, Anderson JV (2008) Transcriptome analysis identifies novel responses and potential regulatory genes involved in seasonal

- dormancy transitions of leafy spurge (*Euphorbia esula* L.). *BMC Genomics*, **9**, 536.
- Horvath DP, Sung S, Kim D, Chao W, Anderson J (2010) Characterization, expression and function of dormancy associated MADS-box genes from leafy spurge. *Plant Molecular Biology*, **73**, 169–179.
- Hu FY, Tao DY, Sacks E, Fu BY, Xu P, Li J, Yang Y, McNally K, Khush GS, Paterson AH, Li ZK (2003) Convergent evolution of perenniality in rice and sorghum. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 4050–4054.
- Huang JH (黄建辉), Han XG (韩兴国), Yang QE (杨亲二), Bai YF (白永飞) (2003) Fundamentals of invasive species biology and ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **11**, 240–247. (in Chinese with English abstract)
- Jang CS, Kamps TL, Skinner DN, Schulze SR, Vencill WK, Paterson AH (2006) Functional classification, genomic organization, putatively cis-acting regulatory elements, and relationship to quantitative trait loci, of sorghum genes with rhizome-enriched expression. *Plant Physiology*, **142**, 1148–1159.
- Jang CS, Kamps TL, Tang H, Bowers JE, Lemke C, Paterson AH (2009) Evolutionary fate of rhizome-specific genes in a non-rhizomatous *Sorghum* genotype. *Heredity*, **102**, 266–273.
- Johansson ML (2009) Next generation sequencing in nonmodel organisms: has the future arrived? *Journal of Heredity*, **100**, 807.
- Kane NC, Rieseberg LH (2008) Genetics and evolution of weedy *Helianthus annuus* populations: adaptation of an agricultural weed. *Molecular Ecology*, **17**, 384–394.
- Krebs C, Mahy G, Matthies D, Schaffner U, Tiebre MS, Bizoux JP (2010) Taxa distribution and RAPD markers indicate different origin and regional differentiation of hybrids in the invasive *Fallopia* complex in central-western Europe. *Plant Biology*, **12**, 215–223.
- Kubesova M, Moravcova L, Suda J, Jarosik V, Pysek P (2010) Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora. *Preslia*, **82**, 81–96.
- Lai Z, Gross BL, Zou Y, Andrews J, Rieseberg LH (2006) Microarray analysis reveals differential gene expression in hybrid sunflower species. *Molecular Ecology*, **15**, 1213–1227.
- Lai Z, Kane NC, Zou Y, Rieseberg LH (2008) Natural variation in gene expression between wild and weedy populations of *Helianthus annuus*. *Genetics*, **179**, 1881–1890.
- Laplante J, Rajcan I, Tardif FJ (2009) Multiple allelic forms of acetohydroxyacid synthase are responsible for herbicide resistance in *Setaria viridis*. *Theoretical and Applied Genetics*, **119**, 577–585.
- Lavergne S, Muenke NJ, Molofsky J (2010) Genome size reduction can trigger rapid phenotypic evolution in invasive plants. *Annals of Botany*, **105**, 109–116.
- Lee RM, Tranel PJ (2008) Utilization of DNA microarrays in weed science research. *Weed Science*, **56**, 283–289.
- Leger EA, Espeland EK, Merrill KR, Meyer SE (2009) Genetic variation and local adaptation at a cheatgrass (*Bromus tectorum*) invasion edge in western Nevada. *Molecular Ecology*, **18**, 4366–4379.
- Leon RG, Owen MDK (2003) Regulation of weed seed dormancy through light and temperature interactions. *Weed Science*, **51**, 752–758.
- Li B (李博), Hsu PS (徐炳声), Chen JK (陈家宽) (2001) Perspectives on general trends of plant invasions with special reference to alien weed flora of Shanghai. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**, 446–457. (in Chinese with English abstract)
- Li B, Shibuya T, Yogo Y, Hara T, Yokozawa M (2001) Interclonal differences, plasticity and trade-offs of life history traits of *Cyperus esculentus* in relation to water availability. *Plant Species Biology*, **16**, 193–207.
- Li YF, Costello JC, Holloway AK, Hahn MW (2008) "Reverse ecology" and the power of population genomics. *Evolution*, **62**, 2984–2994.
- Lira-Medeiros CF, Parisod C, Fernandes RA, Mata CS, Cardoso MA, Ferreira PCG (2010) Epigenetic variation in mangrove plants occurring in contrasting natural environment. *PloS ONE*, **5**(4), e10326.
- Lister R, O'Malley RC, Tonti-Filippini J, Gregory BD, Berry CC, Millar AH, Ecker JR (2008) Highly integrated single-base resolution maps of the epigenome in *Arabidopsis*. *Cell*, **133**, 523–536.
- Lister R, Gregory BD, Ecker JR (2009) Next is now: new technologies for sequencing of genomes, transcriptomes, and beyond. *Current Opinion in Plant Biology*, **12**, 107–118.
- Lu GY, Wu XM, Chen BY, Gao GZ, Xu K (2007) Evaluation of genetic and epigenetic modification in rapeseed (*Brassica napus*) induced by salt stress. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**, 1599–1607.
- Mack RN (1996) Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, **78**, 107–121.
- Mardis ER (2008) The impact of next-generation sequencing technology on genetics. *Trends in Genetics*, **24**, 133–141.
- Meyerowitz EM (1987) *Arabidopsis thaliana*. *Annual Review of Genetics*, **21**, 93–111.
- Michel A, Arias RS, Scheffler BE, Duke SO, Netherland M, Dayan FE (2004) Somatic mutation-mediated evolution of herbicide resistance in the nonindigenous invasive plant hydrilla (*Hydrilla verticillata*). *Molecular Ecology*, **13**, 3229–3237.
- Miller MR, Dunham JP, Amores A, Cresko WA, Johnson EA (2007) Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. *Genome Research*, **17**, 240–248.
- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China (中华人民共和国环境保护部) (2003) *China's First List of Invasive Species* (中国首批外来入侵物种名单) [2010-05-28]. http://www.mep.gov.cn/gkml/zj/wj/2009-10/t20091022_172155.htm (in Chinese)

- Ministry of Environmental Protection of the People's Republic of China (中华人民共和国环境保护部) (2010) *China's Second List of Invasive Species* (中国第二批外来入侵物种名单) [2010-05-28]. http://www.zhb.gov.cn/gkml/hbb/bwj/201001/t20100126_184831.htm (in Chinese)
- Mueller TC, Massey JH, Hayes RM, Main CL, Stewart CN (2003) Shikimate accumulates in both glyphosate-sensitive and glyphosate-resistant horseweed (*Conyza canadensis* L. Cronq.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **51**, 680–684.
- Nissen SJ, Masters RA, Lee DJ, Rowe ML (1995) DNA-based marker systems to determine genetic diversity of weedy species and their application to biocontrol. *Weed Science*, **43**, 504–513.
- Ogg AG, Rogers BS, Schilling EE (1981) Characterization of black nightshade (*Solanum nigrum*) and related species in the United States. *Weed Science*, **29**, 27–32.
- Osterlund MT, Paterson AH (2002) Applied plant genomics: the secret is integration. *Current Opinion in Plant Biology*, **5**, 141–145.
- Pandit MK, Tan HTW, Bisht MS (2006) Polyploidy in invasive plant species of Singapore. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **151**, 395–403.
- Paterson AH, Bowers JE, Bruggmann R, Dubchak I, Grimwood J, Gundlach H, Haberer G, Hellsten U, Mitros T, Poliakov A, Schmutz J, Spannagl M, Tang HB, Wang XY, Wicker T, Bharti AK, Chapman J, Feltus FA, Gowik U, Grigoriev IV, Lyons E, Maher CA, Martis M, Narechania A, Otiillar RP, Penning BW, Salamov AA, Wang Y, Zhang LF, Carpita NC, Freeling M, Gingle AR, Hash CT, Keller B, Klein P, Kresovich S, McCann MC, Ming R, Peterson DG, Mehboob-ur-Rahman, Ware D, Westhoff P, Mayer KFX, Messing J, Rokhsar DS (2009) The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses. *Nature*, **457**, 551–556.
- Paterson AH, Schertz KF, Lin YR, Liu SC, Chang YL (1995) The weediness of wild plants: molecular analysis of genes influencing dispersal and persistence of johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) Pers. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **92**, 6127–6131.
- Patzoldt WL, Hager AG, McCormick JS, Tranel PJ (2006) A codon deletion confers resistance to herbicides inhibiting protoporphyrinogen oxidase. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 12329–12334.
- Patzoldt WL, Tranel PJ, Hager AG (2002) Variable herbicide responses among Illinois waterhemp (*Amaranthus rudis* and *A. tuberculatus*) populations. *Crop Protection*, **21**, 707–712.
- Patzoldt WL, Tranel PJ, Hager AG (2005) A waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*) biotype with multiple resistance across three herbicide sites of action. *Weed Science*, **53**, 30–36.
- Pester TA, Ward SM, Fenwick AL, Westra P, Nissen SJ (2003) Genetic diversity of jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*) determined with RAPD and AFLP markers. *Weed Science*, **51**, 287–293.
- Pigliucci M, Hayden K (2001) Phenotypic plasticity is the major determinant of changes in phenotypic integration in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, **152**, 419–430.
- Pilipavicius V (2008) Allelopathic effect of grounded *Cirsium arvense* L. seeds on spring barley germination. *Journal of Plant Diseases and Protection*, **21**, 341–343.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, **13**, 288–294.
- Preston C, Powles SB (2002) Evolution of herbicide resistance in weeds: initial frequency of target site-based resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Heredity*, **88**, 8–13.
- Quan GM (全国明), Zhang JE (章家恩), Xu HQ (徐华勤), Mao DJ (毛丹鹃), Xie JF (谢俊芳) (2009) Biological characteristics and control strategies of alien invasive plant *Eupatorium odoratum*. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), **25**, 236–243. (in Chinese with English abstract)
- Ren MX, Zhang QG, Zhang DY (2005) Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China. *Weed Research*, **45**, 236–244.
- Renofalt BM, Jansson R, Nilsson C (2005) Spatial patterns of plant invasiveness in a riparian corridor. *Landscape Ecology*, **20**, 165–176.
- Richards CL, Walls RL, Bailey JP, Parameswaran R, George T, Pigliucci M (2008) Plasticity in salt tolerance traits allows for invasion of novel habitat by Japanese knotweed s. l. (*Fallopia japonica* and *F. bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany*, **95**, 931–942.
- Richardson DM, Pysek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**, 409–431.
- Ridenour WM, Callaway RM (2001) The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass. *Oecologia*, **126**, 444–450.
- Rowe ML, Lee DJ, Nissen SJ, Bowditch BM, Masters RA (1997) Genetic variation in North American leafy spurge (*Euphorbia esula*) determined by DNA markers. *Weed Science*, **45**, 446–454.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305–332.
- Salmon A, Ainouche ML, Wendel JF (2005) Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Molecular Ecology*, **14**, 1163–1175.
- Schlaepfer DR, Edwards PJ, Semple JC, Billeter R (2008) Cytogeography of *Solidago gigantea* (Asteraceae) and its invasive ploidy level. *Journal of Biogeography*, **35**, 2119–2127.
- Schlotterer C (2002) A microsatellite-based multilocus screen for the identification of local selective sweeps. *Genetics*,

- 160, 753–763.
- Seibert AC, Pearce RB (1993) Growth analysis of weed and crop species with reference to seed weight. *Weed Science*, **41**, 52–56.
- Shendure J, Ji HL (2008) Next-generation DNA sequencing. *Nature Biotechnology*, **26**, 1135–1145.
- Shivrain VK, Burgos NR, Sales MA, Kuk YI (2010) Polymorphisms in the *ALS* gene of weedy rice (*Oryza sativa* L.) accessions with differential tolerance to imazethapyr. *Crop Protection*, **29**, 336–341.
- Simarmata M, Penner D (2008) The basis for glyphosate resistance in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) from California. *Weed Science*, **56**, 181–188.
- Stewart CN (2009) *Weedy and Invasive Plant Genomics*. Wiley-Blackwell, Ames.
- Stewart CN, Tranel PJ, Horvath DP, Anderson JV, Rieseberg LH, Westwood JH, Mallory-Smith CA, Zapiola ML, Dlugosch KM (2009) Evolution of weediness and invasiveness: charting the course for weed genomics. *Weed Science*, **57**, 451–462.
- Stinchcombe JR, Hoekstra HE (2008) Combining population genomics and quantitative genetics: finding the genes underlying ecologically important traits. *Heredity*, **100**, 158–170.
- Stohlgren TJ, Chong GW, Schell LD, Rimar KA, Otsuki Y, Lee M, Kalkhan MA, Villa CA (2002) Assessing vulnerability to invasion by nonnative plant species at multiple spatial scales. *Environmental Management*, **29**, 566–577.
- Sultan SE (1995) Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 363–383.
- Sutherland S (2004) What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, **141**, 24–39.
- Thompson JD (1991) The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful. *BioScience*, **41**, 393–401.
- Treier UA, Broennimann O, Normand S, Guisan A, Schaffner U, Steinger T, Mueller-Schaerer H (2009) Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, **90**, 1366–1377.
- Urano K, Kurihara Y, Seki M, Shinozaki K (2010) ‘Omics’ analyses of regulatory networks in plant abiotic stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*, **13**, 132–138.
- VanGessel MJ (2001) Glyphosate-resistant horseweed from Delaware. *Weed Science*, **49**, 703–705.
- Varshney RK, Nayak SN, Gregory D, May GD, Jackson SA (2009) Next-generation sequencing technologies and their implications for crop genetics and breeding. *Trends in Biotechnology*, **27**, 522–530.
- Vaughan LK, Ottis BV, Prazak-Havey AM, Bormans CA, Sneller C, Chandler JM, Park WD (2001) Is all red rice found in commercial rice really *Oryza sativa*? *Weed Science*, **49**, 468–476.
- Vellend M, Drummond EBM, Tomimatsu H (2010) Effects of genotype identity and diversity on the invasiveness and invasibility of plant populations. *Oecologia*, **162**, 371–381.
- Vera JC, Nayak SN, May GD, Jackson SA (2008) Rapid transcriptome characterization for a nonmodel organism using 454 pyrosequencing. *Molecular Ecology*, **17**, 1636–1647.
- Vij S, Gupta V, Kumar D, Vydianathan R, Raghuvanshi S, Khurana P, Khurana JP, Tyagi AK (2006) Decoding the rice genome. *Bioessays*, **28**, 421–432.
- Vinogradov AE (2003) Selfish DNA is maladaptive: evidence from the plant Red List. *Trends in Genetics*, **19**, 609–614.
- Wang KH, Peng HZ, Lin EP, Jin QY, Hua XQ, Yao S, Bian HW, Han N, Pan JW, Wang JH, Deng MJ, Zhu MY (2010) Identification of genes related to the development of bamboo rhizome bud. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 551–561.
- Wang Z, Gerstein M, Snyder M (2009) RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nature Reviews Genetics*, **10**, 57–63.
- Ward SM, Reid SD, Harrington J, Sutton J, Beck KG (2008) Genetic variation in invasive populations of yellow toadflax (*Linaria vulgaris*) in the western United States. *Weed Science*, **56**, 394–399.
- Warwick SI (1991) Herbicide resistance in weedy plants: physiology and population biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 95–114.
- Warwick SI, Legere A, Simard MJ, James T (2008) Do escaped transgenes persist in nature? The case of an herbicide resistance transgene in a weedy *Brassica rapa* population. *Molecular Ecology*, **17**, 1387–1395.
- Weber APM, Weber KL, Carr K, Wilkerson C, Ohlrogge JB (2007) Sampling the *Arabidopsis* transcriptome with massively parallel pyrosequencing. *Plant Physiology*, **144**, 32–42.
- Weinig C, Brock MT, Dechaine JA, Welch SM (2007) Resolving the genetic basis of invasiveness and predicting invasions. *Genetica*, **129**, 205–216.
- Wheat CW (2010) Rapidly developing functional genomics in ecological model systems via 454 transcriptome sequencing. *Genetica*, **138**, 433–451.
- Williams DG, Mack RN, Black RA (1995) Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: The role of phenotypic plasticity. *Ecology*, **76**, 1569–1580.
- Yu Q, Abdallah I, Han HP, Owen M, Powles S (2009) Distinct non-target site mechanisms endow resistance to glyphosate, ACCase and ALS-inhibiting herbicides in multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum*. *Planta*, **230**, 713–723.
- Yuan JS, Galbraith DW, Dai SY, Griffin P, Stewart CN (2008) Plant systems biology comes of age. *Trends in Plant Science*, **13**, 165–171.
- Zemetra RS, Hansen J, Mallory-Smith CA (1998) Potential for gene transfer between wheat (*Triticum aestivum*) and jointed goatgrass (*Aegilops cylindrica*). *Weed Science*, **46**, 313–317.
- Zu YG (祖元刚), Sha W (沙伟) (1999) A karyotypical study on *Ambrosia trifida* and *A. artemisiifolia* from China. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **19**(1), 48–52. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)