

# 外来植物入侵的全境性研究进展与展望

牛红玉<sup>1,2</sup> 沈 浩<sup>1</sup> 叶万辉<sup>1\*</sup>

1 (中国科学院华南植物园, 广州 510650)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 由于外来种入侵地一般都远离其自然分布区(原产地), 如果只在其入侵地或者原产地进行研究, 很难真正发现其入侵性形成和成功入侵的根本原因。目前, 许多学者开始关注和倡导对入侵种在原产地和入侵地的表现同时进行研究, 即入侵种的全境性研究(whole-range studies), 为入侵生物现有地理分布格局的形成原因和入侵机制等提供解释。本文结合国内外关于入侵植物全境性研究的进展和成果, 分别针对研究的主要目的、内容、意义等进行了全面的阐述, 探讨了存在的问题与不足, 并对未来相关研究进行了展望。目前已有的全境性研究主要是通过野外直接观测和同质种植园实验来比较入侵种在入侵地和原产地的生长、繁殖和生理生态等表型性状的差异, 以及应用分子标记方法比较入侵种群和原产地种群遗传多样性的差异, 进行入侵植物的分子系统地理学研究, 从而有效检验生物入侵机制的理论和假说, 深入阐明植物入侵的机制, 为制定入侵植物的防控策略提供指导。值得注意的是, 由于外来植物入侵的全境性研究起步较晚, 现有研究的方法和内容还不够完善, 今后需要在加强国际合作的基础上进一步改善。

**关键词:** 生物入侵, 全境性研究, 同质种植园, 遗传多样性, 分子系统地理学

## Whole-range studies on alien plant invasion: recent progress and future prospects

Hongyu Niu<sup>1,2</sup>, Hao Shen<sup>1</sup>, Wanhui Ye<sup>1\*</sup>

1 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** The regions invaded by alien species are normally disjunct from their native ranges, so it is difficult to understand the reasons for successful invasion through studies conducted only in native or invasive ranges. Many researchers have engaged in whole-range studies of invasive species, i.e. studying the exotics both in their introduced and native ranges, in order to explain the present geographical patterns and invasion mechanisms of alien plants. Here, we review progress in whole-range studies on invasive plants by summarizing their main contents, achievements and significance. We also point out the problems and shortcomings of existing studies and provide prospects for further studies. There are two main approaches in whole-range studies: (1) comparison of phenotypic traits (e.g. growth, reproduction, and ecophysiology) between invasive and native populations through direct observation and common garden experiments; (2) genetic diversity analysis and phylogeographic research using molecular markers. Such studies have tested major hypotheses of plant invasion mechanisms, and provided advice for management and control of invasive plants. However, the methods and contents of existing whole-range studies are imperfect, and further improvements based on increased international cooperation are needed.

**Key words:** biological invasion, whole-range studies, common garden experiment, genetic diversity, molecular phylogeography

生物入侵是指某种生物从其自然分布区域扩展到一个新的(通常也是遥远的)地区,在新的区域里,其后代可以繁殖、扩散并维持下去,给入侵地带来了巨大的生态和经济损失(Elton, 1958; 徐汝梅和叶万辉, 2003)。当前,随着人类活动对自然界影响的不断加剧,以及世界范围内经济贸易交往的日趋密切,生物入侵的发生也日渐频繁,外来种入侵所带来的环境、经济、生物安全等问题比以往任何时候都更加严峻,已引起了公众、科学家、社会团体和政府部门的高度重视(徐汝梅和叶万辉, 2003)。有关外来生物入侵的研究工作也已成为当前全球关注的热点,目前研究主要集中在外来种的入侵潜力与入侵性(invasiveness)、生境或生态系统的可入侵性(invasibility)和生物入侵的危害与管理三个方面(Pimentel *et al.*, 1984; 徐汝梅和叶万辉, 2003)。

明确生物入侵发生的原因和机制可以有效地控制和减少其入侵危害,目前已有许多相关研究(Barrett & Richardson, 1986; Maron & Vila, 2001; Bais *et al.*, 2003)。然而,早期研究多是关注入侵生物在入侵地的行为与危害及其防控等内容,对其在原产地的研究却相当缺乏。近年来一些学者开始关注和倡导对入侵种在原产地和入侵地的表现同时进行比较研究(郭勤峰, 2002; Bossdorf *et al.*, 2005; Hierro *et al.*, 2005; Callaway & Maron, 2006),即全境性研究(whole-range studies),这样才能从根本上了解入侵后物种的变化,揭示生物入侵的内在规律和特点。有关生物入侵机制的主要假说(如天敌释放假说、增强竞争能力的进化假说、新武器假说等),都需要在全境性研究基础上进行比较生物地理学验证(Hierro *et al.*, 2005)。全境性研究的重要性近年来在入侵生物学研究领域已得到广泛认可,并且已成为今后入侵生物学研究的重要趋势。

入侵植物在其原产地经过长期与生物和非生物之间的相互作用,已经形成相对稳定的种群密度和形态特征。但是,当植物入侵到新的生境后,周围的物种以及其赖以生存的非生物环境等都发生了改变,自然选择作用可能会导致该植物原有的一些表型性状或遗传特征发生改变,进而更加有利于在新环境下的定居和扩散(Maron *et al.*, 2004; Bossdorf *et al.*, 2005)。因此,比较入侵地种群和原产地种群的生长、繁殖和生理生态等表型性状(如植株大小、种子重量、开花时间、种子萌发率等)、遗

传多样性和遗传结构、以及其他物种(天敌或竞争者)或环境因素等各个方面的差异,可以明确植物进入新环境后哪些特征发生了改变,以及改变程度有多大,进而推测入侵植物新的地理分布格局形成的原因和导致入侵过程发生的关键因素,为生物入侵的管理和防治提供指导和帮助。

近几年来,针对外来植物入侵机制的全境性比较研究逐渐增多(如Reinhart *et al.*, 2003; Vila *et al.*, 2005; Lavergne & Molofsky, 2007; Alexander *et al.*, 2009; Seifert *et al.*, 2009)。本文结合国内外关于入侵植物全境性研究的研究成果,阐述现有的研究进展状况,以期为进一步加强国内入侵植物的研究提供参考。

## 1 植物入侵全境性研究的主要内容

植物入侵的全境性研究是比较入侵地种群和原产地种群的差异,主要包括生长、繁殖和生理生态等表型性状的差异和遗传多样性、基因型特征等遗传基础的差异。

### 1.1 表型性状的比较研究

目前主要通过野外直接观测和同质种植园实验这两种方法来比较研究入侵物种在入侵地和原产地各种表型性状的差异,从表型特征方面解释入侵性形成的原因和机制。

#### 1.1.1 野外观测方法

应用野外观测的方法比较物种在入侵地和原产地的各种表型性状的差别,能直观地发现入侵地种群的优势,有助于了解其引种和定居的过程,还可以揭示入侵物种对环境梯度的响应是否影响其自身的扩散(Bossdorf *et al.*, 2005; Hierro *et al.*, 2005; Alexander *et al.*, 2009)。很多研究已经发现,外来入侵植物在入侵地比原产地拥有更大的植株,较强的繁殖力和较高的种群密度。例如,大叶醉鱼草(*Buddleja davidii*)入侵地种群与原产地种群相比,植株显著增高,茎较粗,花较大,种子较重(Ebeling *et al.*, 2008);黑樱桃(*Prunus serotina*)入侵地种群密度相比原产地种群显著增大,在原产地的成熟个体之间以及幼树个体之间的最小距离分别是其在入侵地的6.18和8.73倍(Reinhart *et al.*, 2003)。

但是,这一规律并不适用于所有入侵植物。Thebaud和Simberloff (2001)分别统计了欧洲和加利福尼亚植物的株高状况,并未发现相同的趋势,当

然这可能是因为选择样地时没有考虑区域特异效应(region-specific effect), 如气候、海拔和土地利用等因素。Alexander等(2009)的研究也发现, 4种原产于欧洲的植物在北美的入侵地Wallowas的生长活力都较其在原产地低, 他们认为Wallowas的气候相对干旱, 影响了大部分植物的生长。

因此, 我们应该综合考虑区域特异效应, 使用更为全面的方法来研究植物表型性状改变的情况及原因。例如可以在入侵地和原产地都尽量选择多个区域来进行比较研究, 增强研究结果的正确性; 如果条件有限, 则比较气候和地理环境相似的入侵地和原产地区域的植物特征, 尽可能排除区域特异效应的影响。另外, 一个较为准确的方法是首先通过分子标记确定入侵地种群在原产地的源种群, 然后对两者开展有针对性的比较研究。

此外, 由于不同物种本身的能量分配和应对伤害的策略不同, 入侵地种群并不一定会拥有所有的生长和繁殖优势。比如, Lewis等(2006)发现葱芥(*Alliaria petiolata*)虽然在入侵后受食草动物的影响显著减少, 但并没有把多余的能量投入到生长方面, 而是转移到提高繁殖力上, 表现为美国入侵地种群的种子显著大于欧洲原产地种群。Vila等(2005)也发现, 从欧洲入侵到美国的贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)在入侵地遭受食草动物的采食比原产地显著减少, 种群密度增大, 但其植株大小反而变小。他们还发现, 在北美入侵地内遭受草食昆虫伤害的植株大于不受伤害的植株, 这说明该物种采用增大体型的策略来应对食草动物的伤害, 导致其受到的危害越大, 体型就越大。

### 1.1.2 同质种植园实验方法

早期研究认为, 物种入侵到新环境后繁殖力和种群密度增加的原因是表型可塑性的作用, 表型可塑性甚至被认为是外来种成功入侵的最关键因素(Williams *et al.*, 1995; Sultan, 2000)。但最近一些研究发现, 物种入侵到一个新的环境下可以发生快速的适应性进化, 证明表型变化是进化适应的结果(Lee, 2002; Leger & Rice, 2007)。因此, 野外直接观测虽然能比较出入侵种在原产地和入侵地的生长和生理生态特征的差异, 但是难以推测入侵地种群的优势是基于表型可塑性还是遗传物质改变, 而可以解决这个问题的最直接方法就是同质种植园实验(Wolfe *et al.*, 2004; Ebeling *et al.*, 2008)。

在同质种植园相同的环境下种植来自入侵地和原产地的植株, 如果两者表型性状没有表现出差异, 说明观测到的入侵地种群的优势不是基于遗传改变; 相反, 如果两者的表型差异仍显著, 则被认为是遗传改变的结果(Wolfe *et al.*, 2004)。如千屈菜(*Lythrum salicaria*)和叉枝蝇子草(*Silene latifolia*)种植于同质种植园后, 入侵个体仍然比原产个体拥有较大形态和较强的繁殖力, 说明其入侵优势是基于遗传改变的结果(Blossey & Nötzold, 1995; Blair & Wolfe, 2004)。但是Willis等(2000)在一个同质种植园中种植4种植物, 并没有发现入侵个体比原产个体具有优势, 因此认为它们的表型差异可能只是来源于表型可塑性。Lavergne和Molofsky(2007)也发现蔊草(*Phalaris arundinacea*)入侵后经历了多次遗传重组, 发生遗传改变, 形成了新的基因型, 然后在不同湿度梯度的同质种植园实验中又发现入侵地的新基因型的表型可塑性显著大于原产地, 证明其向着增加可塑性的方向进化。可见, 不同入侵种为了适应新环境, 可能通过表型可塑性, 也可能是通过遗传改变, 而且这两个方面并不冲突, 甚至可以共同促进物种定居于新环境。

同质种植园实验比野外观测容易操作, 通过合理安排控制实验, 可以检测生物或非生物因素对表型的影响。促进外来入侵物种适应性进化的因素包括生物和非生物两个方面(Maron *et al.*, 2004; 冯玉龙等, 2009)。其中一个非常重要的生物因素是天敌, 脱离协同进化的天敌能促进入侵植物的能量向增加生长和繁殖力的方向快速进化, 这就是增强竞争能力的进化假说(Evolution of Increased Competitive Ability, EICA) (Blossey & Nötzold, 1995)。许多同质种植园研究也都是为了检验这个假说, 在检测入侵地种群是否是基于遗传基础上表型改变的同时, 设计了入侵种对天敌的响应实验, 平行比较了原产地种群和入侵地种群与其天敌之间的关系。比如, 千屈菜和叉枝蝇子草的入侵地种群基于遗传改变的生长和繁殖优势与其对天敌的抵御力下降有关(Blossey & Nötzold, 1995; Blair & Wolfe, 2004)。

除了天敌这个生物因素外, 入侵物种周围竞争者的改变也能影响其表型性状发生改变, 促进它向不同的方向适应进化。比如土壤微生物可以直接作用于植物本身, 也可以间接地促进化感物质在植物间传递, 是研究植物间相互作用的一个关键因素

(Sanon *et al.*, 2009)。Reinhart等(2003)利用控制实验比较了黑樱桃与其所在地的土壤微生物的关系,发现原产地美国的土壤微生物群落抑制了黑樱桃个体的定植,降低了幼苗的成活率;相反,入侵地的土壤微生物群落却促进了幼苗的成活。Seifert等(2009)也发现贯叶连翘的入侵地种群减少了对共生的真菌的依赖,向增加繁殖分配的方向进化。

另外,气候、地理梯度等非生物因素也会促进入侵物种在新环境下快速地适应性进化。Leger和Rice(2007)采集加利福尼亚不同环境梯度下的入侵植物花菱草(*Eschscholzia californica*),种植于一个同质种植园内,发现海岸的花菱草比内陆的矮小,种子和花朵也比较小,种子萌发和开花较晚,说明入侵后植物对新环境作出了局部的适应性进化。

可见,入侵植物在新环境中生物因素和非生物因素的共同作用下,其生长、繁殖和生理生态性状确实会发生一定的适应性进化,以采取较为合适的生存策略,达到成功定居和生长的目的。

但是值得注意的是,只在原产地或入侵地进行的同质种植园实验可能会忽视遗传和环境因素对植物表型的影响潜力,从而导致两地的同质种植园的结果差异很大(Williams *et al.*, 2008)。Williams等(2008)同时在红花琉璃草(*Cynoglossum officinale*)的原产地和入侵地建立同质种植园,发现不同地点的实验结果完全不同,只在原产地的同质种植园中发现入侵地种群拥有较大植株和较高繁殖力,而入侵地的种植园未出现此种结果。因此,同质种植园实验研究需要在入侵地和原产地多地点同时开展,甚至还需要将植物在两地的同质种植园内交互移植,来明确检测入侵植物的变化是否缘于对不同环境产生的适应性响应(Sultan *et al.*, 1998)。当然,同野外直接观测一样,同质种植园实验也最好针对入侵地种群和其源种群开展比较研究,以明确植物入侵后产生的适应性变化。

## 1.2 遗传基础的比较研究

随着分子生物学技术的发展和广泛应用,利用分子标记手段对入侵生物遗传基础的深入研究逐渐增多。相关研究主要是从遗传多样性和分子系统地理学两个方面,对入侵种的原产地种群和入侵地种群开展全境性的遗传变异比较研究。

遗传多样性的比较研究常借助于随机扩增多态性DNA(RAPD)、扩增片段长度多态性(AFLP)、

微卫星(SSR)等核DNA的分子标记,通过分析种群间和种群内的遗传多样性,比较入侵后的遗传多样性或遗传结构是否发生改变,来推断奠基者效应的影响、是否发生多次引种事件、种群间基因流,以及入侵发生的时间和空间格局等信息(Sakai *et al.*, 2001),进而推测成功入侵的原因和机制。

目前,通过入侵地和原产地的遗传多样性的比较,研究者主要提出了两个不同的机理来解释物种成功入侵的原因。其一,有些植物入侵地种群的遗传多样性显著低于原产地种群,说明其经历了显著的奠基者效应。在这些植物中,有很多是通过克隆繁殖或近交亲和的有性繁殖快速地定居和扩散。例如,自交亲和的三芒山羊草(*Aegilops triuncialis*)和主营克隆繁殖的蒲苇(*Cortaderia jubata*)的入侵地种群的遗传多样性显著低于原产地种群(Meimberg *et al.*, 2006; Okada *et al.*, 2009)。此类植物在原产地的长期进化过程中,自交亲和产生的有害基因已经被清除,降低了自交衰退的风险,因此可在缺乏授粉者的新环境内成功繁殖,即便只有少数个体也能定居生长(Baker, 1965, 1974; Husband & Schemske, 1996)。此外,由于遗传基础薄弱,这类植物可能主要是通过强大的表型可塑性而不是遗传变异来适应新的环境(Ward *et al.*, 2008)。

其二,有些物种表现出在入侵地的遗传多样性高于或等于原产地。这些物种很可能经历过多次引种,发生了种群间杂交或者与土著近缘种的种间杂交现象,从而产生了丰富的遗传多样性,减弱了奠基者效应,为在入侵地的适应提供了更多的机会(Lavergne & Molofsky, 2007)。例如,Genon等(2005)发现多次引种导致豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)入侵地种群的遗传多样性并不低于原产地种群;Lavergne和Molofsky(2007)也发现由于多次入侵,藜草在入侵地的遗传多样性显著高于原产地。然而,也有研究发现多次引种和杂交虽然能提高入侵地种群的遗传多样性,但不一定能超过原产地种群。例如,Henry等(2009)发现大米草(*Spartina anglica*)经过与本地同属物种杂交,染色体加倍后成为具有较强竞争能力的入侵者,但其入侵地种群的遗传多样性还是显著低于原产地种群。这可能是因为入侵地种群往往都要经历奠基者效应,而且种群建立的时间较短,杂交虽能降低奠基者效应,但较难消除其作用。

在入侵物种的核DNA分子标记研究中, 还可以根据基因型频率来推测与入侵地种群亲缘关系最近的源种群。例如, Okada等(2009)使用微卫星标记分析蒲苇的基因型频率, 推测出入侵到美国和新西兰的蒲苇的最可能来源地是厄瓜多尔南部地区。但是DNA多态性分析无法检测到DNA序列的具体变化, 如是否发生碱基突变、缺失或插入了什么碱基、具体在哪个位置发生缺失或插入等, 难以了解入侵物种的遗传变异提供更为准确的数据。随着测序技术的不断完善和测序成本的不断降低, 越来越多的学者借鉴了分子系统地理学的基础理论和方法(Avise, 2000), 以溯祖理论(Coalescence Theory)为基础, 利用统计学方法对测得的单倍型序列数据(如叶绿体DNA)分析, 追溯现有DNA序列的起源以及它们之间的进化关系, 然后和种群的地理信息结合起来, 最终推断出入侵物种的引种历史对现有地理分布格局的影响, 重建入侵历史。

由于核DNA和叶绿体DNA的遗传方式不同, 所代表的遗传信息也不同, 所以将两者结合起来研究, 可以更加准确地揭示植物不同种群间复杂的基因流和探讨入侵物种扩散的进化历史。Williams等(2005)利用核DNA和叶绿体DNA两种分子标记揭示了入侵植物巴西胡椒木(*Schinus terebinthifolius*)具有两个不同的来源, 是通过两次独立引种进入佛罗里达的; Meimberg等(2006)也通过两种分子标记发现三芒山羊草是通过两次独立引种进入加利福尼亚的; Niu等(未发表数据)利用两种分子标记也推测出入侵到美国的朱砂根(*Ardisia crenata*)的两个最可能的来源地分别是中国台湾的南投和浙江的西湖。

全面地分析入侵种的原产地和入侵地种群间的遗传变异和亲缘关系, 推断出最可能的引种来源, 可为生物防治选择天敌时提高准确度(Goolsby *et al.*, 2006; Okada *et al.*, 2009), 因而对入侵种的管理和防治具有重要的意义, 同时也对表型性状的比较研究具有指导作用(如 Zou *et al.*, 2007, 2008), 进而能准确有效地揭示外来种入侵后的适应性进化状况。因此, 采样的全面性非常重要, 如果涵盖不全, 就有可能找不到源种群, 甚至无法确定其原因是入侵植物在入侵地发生了遗传变异还是未采集到源种群的样品。

## 2 植物入侵全境性研究的意义

### 2.1 可有效检验生物入侵机制的理论假说

到目前为止, 对生物入侵机制的研究已经开展了大量工作, 并提出众多假说, 但是还没有哪个假说适用所有入侵物种。针对入侵种在原产地和入侵地开展全境性比较研究对于验证入侵机制的假说提供了证据(Hierro *et al.*, 2005)。目前开展的全境性研究主要是针对天敌逃逸假说、增加竞争能力的进化假说(EICA假说)、新武器假说等进行验证。

天敌逃逸假说(Natural Enemies Hypothesis)(Williams, 1954; Elton, 1958)认为物种能成功进入且定居于新环境, 主要是因为脱离了与其协同进化的专一性天敌。EICA假说(Blossey & Nötzold, 1995)是在总结天敌逃逸假说的基础上提出的, 它推测入侵植物由于脱离原有天敌, 能量分配发生改变, 用于抵御天敌的能量转移到生长和繁殖方面, 向着增加竞争能力的方向快速进化。验证EICA假说需要比较原产地和入侵地植物的表型性状以及天敌的影响, 这也同时检验了天敌逃逸假说。

已有许多研究者探讨和验证了EICA假说。Ebeling等(2008)通过比较玄参科的大叶醉鱼草在原产地中国和入侵地德国的10个居群的生长状况、繁殖力及其与捕食者的关系, 发现入侵地食草动物的明显减少提升了入侵种群的植株活力, 很好地论证了天敌逃逸假说和EICA假说。另外, 较全面的同质种植园实验已经验证了EICA假说也适用于乌桕(*Sapium sebiferum*) (Siemann & Rogers, 2001, 2003a, b; Rogers & Siemann, 2004; Zou *et al.*, 2007, 2008)。研究发现, 在原产地和入侵地的同质种植园内, 乌桕入侵地种群比原产地种群的体型大小和种子产量都要大, 但对食草动物防御力降低。同时, 在两地的种内竞争实验中发现, 虽然入侵地种群受到食草动物的危害较大, 但是仍然具有显著竞争优势。

然而, 目前也有一些研究结果不支持该假说。如Franks等(2008)和Cripps等(2009)发现同质种植园内白千层(*Melaleuca quinquenervia*)和群心菜(*Lepidium draba*)的入侵地种群对天敌的防御能力及竞争能力与原产地种群间没有显著差异; Stastny等(2005)在原产地的同质种植园实验也发现EICA假说并不能完全解释新疆千里光(*Senecio jacobaea*)的入侵原因。这可能是因为研究方法的差异(如不同

模拟天敌的方法、竞争实验中天敌的选择等)导致结果有误差,或者是不同的外来植物有着不同的入侵机制所致。

最近,一个新的理论——氮分配的进化假说(Hypothesis of the Evolution of Nitrogen Allocation)被提出(Feng *et al.*, 2007a, c, 2008, 2009; Feng, 2008a, b; Feng & Fu, 2008)。该假说是对EICA假说的深化,明确指出了EICA假说中重新分配的能量及其位置,认为植物入侵后,氮(能量)的分配部位发生改变,倾向于从细胞壁(防御部位)转到叶绿体(生长部位),从而使生物入侵机制的研究达到一个新的水平。Feng等(2009)通过在同质种植园对紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵地种群和原产地种群的比较研究,为这个理论的形成提供了坚实的基础。但是由于该假说提出的时间较短,目前还没有来自其他入侵植物的入侵地种群和原产地种群的研究证据。因此,未来还可以在同质种植园实验中,比较氮在其他入侵植物的原产地个体和入侵地个体细胞器内的分配,验证该假说。

新武器假说(Novel Weapon Hypothesis) (Callaway & Ridenour, 2004)认为入侵植物可以产生某些化感物质,通过土壤微生物直接或者间接地抑制入侵地的土著物种,而原产地周围的物种对这类化感物质已产生了适应性,受其影响不大。所以在验证该假说时,不仅需要通过室内实验检测外来入侵种是否能产生具有抑制作用的化感物质,而且需要在野外比较入侵植物在入侵地和原产地的化感物质浓度差异及其与周围物种之间的关系。比如,矢车菊属的铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)和斑点矢车菊(*C. maculosa*)产生的儿茶酸( $\pm$ )-catechin能明显抑制入侵地内本土物种的生长,而对原产地形态或生态位相似的物种却没有作用,野外比较实验也证明了入侵地土壤中该物质的浓度显著大于原产地(Callaway & Aschehoug, 2000; Bais *et al.*, 2003; Vivanco *et al.*, 2004; Thorpe *et al.*, 2009)。Jarchow和Cook(2009)将水烛(*Typha angustifolia*)与入侵地土著物种*Bolboschoenus fluviatilis*一起种植时,发现水烛对其产生了强烈的化感抑制,还发现该化感物质是一种酚类物质,但是和入侵地土著同属种宽叶香蒲(*T. latifolia*)产生的类型不同。这一研究在一定程度上支持了新武器假说,但是还需要对入侵地和原产地比较研究,进而更加准确地验证该

假说。

因此,植物入侵的全境性研究对于了解入侵机制,验证甚至提出新的假说有着重要的意义。但是,关于各种入侵假说的研究起步较晚,实验方法还不完善,而且所有假说都既有支持者也有质疑者,从根本上研究外来植物的入侵机制还存在较多的局限。所以我们需要对多种入侵植物进行系统的研究,不断调整出最合适的实验方法和完善假说内容。然而,现有的入侵假说并不冲突,某些物种可能通过多种机制综合作用才成功入侵,例如He等(2009)已证明斑点矢车菊同时符合新武器假说和EICA假说。所以我们还应将各种已经论证的假说相互联系,在全境性研究的实验设计中要考虑多个假说,综合分析植物本身特征和周围生物及环境等多个方面。

## 2.2 为制定入侵植物的防控策略提供指导

一些入侵植物成功入侵后,由于脱离了原有天敌,从而对这类天敌的防御能力显著降低,这就为入侵植物的生物防治提供了条件。一个有效的方法就是引入合适的专一性天敌,抑制其进一步扩散(van Driesche & Bellows, 1996)。目前虽然已有一些成功的例子,但是仍有许多天敌并不能有效控制入侵植物的扩散,只有约三分之一的生物防治是成功的(Hulme, 2006)。此外,选择不当的天敌还可能成为新的入侵物种,造成更大的生态危害。因此,在选择天敌时一定需要先做预实验,了解入侵植物的来源地,在其来源地寻找专一性天敌,然后通过模拟实验确定该天敌对入侵植物种群的控制力,同时确认对入侵地其他本地种不会产生影响时才可以引种(Halpern & Underwood, 2006)。

遗传多样性的比较研究发现,基因型不同的入侵种群之间或入侵种与本地同属物种之间发生基因交流后,遗传多样性增高,适应新环境的能力增强,促进其进一步扩散。因此,一个重要的管理策略是限制来自不同区域的基因型之间的交流,而相应的措施就是通过提高广大公众的认识来减少植物以观赏为目的的广泛传播(Mack & Erneberg, 2002; Henry *et al.*, 2009)。但是,如果某入侵种的扩散不依赖于基因交流的遗传变异,会使得这种保持遗传瓶颈的管理策略无法达到预期效果(Meimberg *et al.*, 2006),尤其对于那些营无性繁殖或自交亲和的物种,它们受奠基者效应的影响不大,可以在遗传多样性较低的情况下顺利繁殖扩散。因此,当需

要有意地引入外来植物(如经济植物、观赏植物等)时,应尽量选择繁殖压力较大的物种,尽量排除具有克隆繁殖能力的物种。

### 3 结语与展望

全境性研究完善了入侵生物学的研究方法,可以为入侵生物学研究提供更为准确、可靠的结果,有助于入侵植物的防控实践。但是,这项研究还存在一些不足之处,需要进一步的优化,我们提出以下建议:

首先,合理的实验设计需要特别注意实验材料或研究对象的可比性。无论比较哪个方面的参数(表型性状或遗传特征),如果种群选择不当,考虑的因素不全,就有可能得到有偏颇甚至错误的结论。例如,在比较原产地种群和入侵地种群的遗传多样性时,原产地或入侵地种群的取样范围不同,遗传多样性就可能不同,比较的结果就会有误,而且可能无法寻找到源种群。此外,入侵种表型的变化与进入新环境的时间和地理分布相关,将原产地种群和不同地点、不同引种时间的入侵地种群相比,结果可能完全不同(Hawkes, 2007)。例如,考虑纬度或不考虑纬度因素的两种情况下,同质种植园内原产地种群和入侵地种群的植株大小和繁殖力的比较结果是不一致的(Colautti *et al.*, 2008)。因此,比较入侵种在入侵地和原产地的差别时,一定要明确这两地的范围大小、气候条件、地理环境等,在较一致的情况下比较,并根据不同的目的综合考虑,合理安排实验。

其次,全境性研究需要综合分析入侵植物相关的多种参数。现有研究主要是用某一方法针对入侵物种的表型性状或者遗传变异做单方面研究,很少能将这几项内容综合研究。对入侵种在原产地和入侵地的野外调查,能直观地反映出这些物种是否在表型上发生变化及程度如何,然后结合同质种植园的控制实验,可以研究入侵后表型的改变是否基于遗传变异,其适应机制是否发生改变。另外,对原产地种群和入侵地种群的遗传结构和遗传多样性进行分析,能够了解各个种群的遗传背景,明确入侵植物的来源地,指导同质种植园实验的开展。例如,如果将同质种植园建立在入侵地种群的来源地,那么比较就更具有意义,可以充分地研究遗传背景一致的个体在经历了入侵后是否发生表型或

遗传改变。反过来,同质种植园实验又能为某些遗传推论提供证据。众多的种群遗传学家推测杂交能通过增加遗传多样性来提高物种的入侵性,Ridley和Ellstrand (2009)就在同质种植园中比较了杂交和非杂交种的竞争能力,确认了杂交增加了加利福尼亚野生萝卜(*Raphanus sativus*)的竞争能力。此外,遗传分析和同质种植园实验的结合还能明确入侵后的环境渐变群格局是在引入后发生了适应性进化还是适应性基因型的重新分布(冯玉龙等, 2009)。另外,如果在遗传分析或同质种植园实验中发现新的影响生物入侵的因素,就需要在野外环境中观察此因素的作用。因此,将多种参数的比较综合起来,才能深入地揭示生物入侵的机制。

第三,全境性研究需要运用先进的分子生物学手段。目前对于入侵种的遗传比较研究主要集中于用全基因组的分子标记法研究群体间的遗传分化和基因流。虽然能了解一定的种群遗传背景,但是不足以探讨出遗传改变如何影响适应性以及具体是什么基因的改变促进了入侵。既然入侵植物在入侵地发生改变主要是关于防御、生长以及繁殖的能量分配,我们可以利用已精细定位的与能量分配、繁殖力、防御力等相关的特定基因位点做分子标记来分析遗传距离,这对于入侵机制研究可能更有价值。因此,一些特定的功能基因研究将是以后的一个重要方向(Prentis *et al.*, 2008)。另外,基因芯片技术能高效率高通量地对生物学信息进行平行分析,是后基因组时代的重要技术之一(Kurian *et al.*, 1999),利用基因表达谱系芯片可以检测mRNA的种类和丰度,还可以同时分析上万个基因的表达变化,所以能从mRNA水平揭示入侵后一些基因的表达变化,为入侵机制研究提供了新的方向。

外来入侵植物的全境性研究支持或质疑已有的入侵假说,甚至可提出新的假说,为生物入侵的机制研究和管理提供了重要的理论基础。而且,由于入侵植物定居到一个新环境的时间不长,往往不足200年,为生物的快速适应进化研究提供了很好的天然模式(Thompson, 1998)。因此,入侵植物的全境性研究将会引起更多的关注,成为入侵生物学研究的重要方向之一。

### 参考文献

- Alexander JM, Edwards PJ, Poll M, Parks CG, Dietz H (2009) Establishment of parallel altitudinal clines in traits of native



- and introduced forbs. *Ecology*, **90**, 612–622.
- Avice JC (2000) *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Bais HP, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway RM, Vivanco JM (2003) Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, **301**, 1377–1380.
- Baker HG (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. In: *The Genetics of Colonising Species* (eds Baker HG, Stebbins GL), pp. 147–168. Academic Press, New York.
- Baker HG (1974) The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**, 1–24.
- Barrett SCH, Richardson BJ (1986) Genetic attributes of invading species. In: *Ecology of Biological Invasions* (eds Groves RH, Burdon JJ), pp. 21–33. Cambridge University Press, Cambridge.
- Blair AC, Wolfe LM (2004) The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology*, **85**, 3035–3042.
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E, Prati D (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, **144**, 1–11.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**, 521–523.
- Callaway RM, Maron JL (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 369–374.
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 436–443.
- Colautti RI, Maron JL, Barrett SCH (2008) Common garden comparisons of native and introduced plant populations: latitudinal clines can obscure evolutionary inferences. *Evolutionary Applications*, **2**, 187–199.
- Cripps MG, Hinz HL, McKenney JL, Price WJ, Schwarzlander M (2009) No evidence for an ‘evolution of increased competitive ability’ for the invasive *Lepidium draba*. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 103–112.
- Ebeling SK, Hensen I, Auge H (2008) The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range. *Diversity and Distributions*, **14**, 225–233.
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chapman and Hall, London.
- Feng YL, Auge H, Ebeling SK (2007a) Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, **153**, 501–510.
- Feng YL, Wang JF, Sang WG (2007b) Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels. *Acta Oecologica*, **31**, 40–47.
- Feng YL, Wang JF, Sang WG (2007c) Irradiance acclimation, capture ability, and efficiency in invasive and non-invasive alien plant species. *Photosynthetica*, **45**, 245–253.
- Feng YL (2008a) Nitrogen allocation and partitioning in invasive and native *Eupatorium* species. *Physiologia Plantarum*, **132**, 350–358.
- Feng YL (2008b) Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, **133**, 318–326.
- Feng YL, Fu GL (2008) Nitrogen allocation, partitioning and use efficiency in three invasive plant species in comparison with their native congeners. *Biological Invasions*, **10**, 891–902.
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL (2008) Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, **228**, 383–390.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li YP, Zheng YL (2009) Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 1853–1856.
- Feng YL (冯玉龙), Liao ZY (廖志勇), Zhang R (张茹), Zheng YL (郑玉龙), Li YP (李扬苹), Lei YB (类延宝) (2009) Adaptive evolution in response to environmental gradients and enemy release in invasive alien plant species. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **17**, 340–352. (in Chinese with English abstract)
- Franks SJ, Pratt PD, Dray FA, Simms EL (2008) No evolution of increased competitive ability or decreased allocation to defense in *Melaleuca quinquenervia* since release from natural enemies. *Biological Invasions*, **10**, 455–466.
- Genton BJ, Shykoff JA, Giraud T (2005) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology*, **14**, 4275–4285.
- Goolsby JA, De Barro PJ, Makinson JR, Pemberton RW, Hartley DM, Frohlich DR (2006) Matching the origin of an invasive weed for selection of a herbivore haplotype for a biological control programme. *Molecular Ecology*, **15**, 287–297.
- Guo QF (2002) Perspectives on trans-pacific biological invasions. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **26**, 724–730.
- Halpern SL, Underwood N (2006) Approaches for testing herbivore effects on plant population dynamics. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 922–929.
- Hawkes CV (2007) Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction. *The American Naturalist*, **170**, 832–843.
- He WM, Feng YL, Ridenour WM, Thelen GC, Pollock JL, Diaconu A, Callaway RM (2009) Novel weapons and



- invasion: biogeographic differences in the competitive effects of *Centaurea maculosa* and its root exudate ( $\pm$ )-catechin. *Oecologia*, **159**, 803–815.
- Henry P, Le Lay G, Goudet J, Guisan A, Jahodova S, Besnard G (2009) Reduced genetic diversity, increased isolation and multiple introductions of invasive giant hogweed in the western Swiss Alps. *Molecular Ecology*, **18**, 2819–2831.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**, 5–15.
- Hulme PE (2006) Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 835–847.
- Husband BC, Schemske DW (1996) Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, **50**, 54–70.
- Jarchow ME, Cook BJ (2009) Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*. *Plant Ecology*, **204**, 113–124.
- Kurian KM, Watson CJ, Wyllie AH (1999) DNA chip technology. *Journal of Pathology*, **187**, 267–271.
- Lavergne S, Molofsky J (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 3883–3888.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386–391.
- Leger EA, Rice KJ (2007) Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 1090–1103.
- Lewis KC, Bazzaz FA, Liao Q, Orians CM (2006) Geographic patterns of herbivory and resource allocation to defense, growth, and reproduction in an invasive biennial, *Alliaria petiolata*. *Oecologia*, **148**, 384–395.
- Mack RN, Erneberg M (2002) The United States naturalized flora: largely the product of deliberate introductions. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 176–189.
- Maron JL, Vila M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**, 361–373.
- Maron JL, Vila M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **74**, 261–280.
- Meimberg H, Hammond JJ, Jorgensen CM, Park TW, Gerlach JD, Rice KJ, McKay JK (2006) Molecular evidence for an extreme genetic bottleneck during introduction of an invading grass to California. *Biological Invasions*, **8**, 1355–1366.
- Okada M, Lyle M, Jasieniuk M (2009) Inferring the introduction history of the invasive apomictic grass *Cortaderia jubata* using microsatellite markers. *Diversity and Distributions*, **15**, 148–157.
- Pimentel D, Glenister C, Fast S, Gallahan D (1984) Environmental risks of biological pest controls. *Oikos*, **42**, 283–290.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, **13**, 288–294.
- Reinhart KO, Packer A, Van der Putten WH, Clay K (2003) Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters*, **6**, 1046–1050.
- Ridley CE, Ellstrand NC (2009) Evolution of enhanced reproduction in the hybrid-derived invasive, California wild radish (*Raphanus sativus*). *Biological Invasions*, **11**, 2251–2264.
- Rogers WE, Siemann E (2004) Invasive ecotypes tolerate herbivory more effectively than native ecotypes of the Chinese tallow tree *Sapium sebiferum*. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 561–570.
- 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.
- Sanon A, Andrianjaka ZN, Prin Y, Bally R, Thioulouse J, Comte G, Duponnois R (2009) Rhizosphere microbiota interferes with plant–plant interactions. *Plant and Soil*, **321**, 259–278.
- Seifert EK, Bever JD, Maron JL (2009) Evidence for the evolution of reduced mycorrhizal dependence during plant invasion. *Ecology*, **90**, 1055–1062.
- Siemann E, Rogers WE (2001) Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters*, **4**, 514–518.
- Siemann E, Rogers WE (2003a) Increased competitive ability of an invasive tree may be limited by an invasive beetle. *Ecological Applications*, **13**, 1503–1507.
- Siemann E, Rogers WE (2003b) Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia*, **135**, 451–457.
- Stastny M, Schaffner U, Elle E (2005) Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *Journal of Ecology*, **93**, 27–37.
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, **12**, 537–542.
- Sultan SE, Wilczek AM, Bell DL, Hand G (1998) Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia*, **115**, 564–578.
- Thebaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? *The American Naturalist*, **157**, 231–236.
- Thompson JN (1998) Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 329–332.
- Thorpe AS, Thelen GC, Diaconu A, Callaway RM (2009) Root exudate is allelopathic in invaded community but not in native community: field evidence for the novel weapons hypothesis. *Journal of Ecology*, **97**, 641–645.
- van Driesche RG, Bellows TS (1996) *Biological Control*. Chapman & Hall, New York.

- Vila M, Maron JL, Marco L (2005) Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. *Oecologia*, **142**, 474–479.
- Vivanco JM, Bais HP, Stermitz FR, Thelen GC, Callaway RM (2004) Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion. *Ecology Letters*, **7**, 285–292.
- Ward SM, Gaskin JF, Wilson LM (2008) Ecological genetics of plant invasion: what do we know. *Invasive Plant Science and Management*, **1**, 98–109.
- Williams DA, Overholt WA, Cuda JP, Hughes CR (2005) Chloroplast and microsatellite DNA diversities reveal the introduction history of Brazilian peppertree (*Schinus terebinthifolius*) in Florida. *Molecular Ecology*, **14**, 3643–3656.
- Williams DG, Mack RN, Black RA (1995) Ecophysiology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, **76**, 1569–1580.
- Williams JL, Auge H, Maron JL (2008) Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia*, **157**, 239–248.
- Williams JR (1954) The biological control of weeds. In: *Report of the Sixth Commonwealth Entomological Congress*, pp. 95–98. London.
- Willis AJ, Memmott J, Forrester RI (2000) Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters*, **3**, 275–283.
- Wolfe LM, Elzinga JA, Biere A (2004) Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters*, **7**, 813–820.
- Xu RM (徐汝梅), Ye WH (叶万辉) (2003) *Biological Invasions: Theory and Practice* (生物入侵: 理论与实践). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zou J, Rogers WE, Siemann E (2007) Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. *Functional Ecology*, **21**, 721–730.
- Zou J, Rogers WE, Siemann E (2008) Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Biological Invasions*, **10**, 291–302.

(责任编辑: 周玉荣)