

外来种-本地种亲缘关系对外来植物归化和入侵的影响

郑珊珊 陈旭波 许微楠 骆争荣* 夏更寿

丽水学院生态学院, 浙江丽水 323000

摘要 达尔文归化难题描述了外来种-本地种亲缘关系促进(预适应假说)或阻止(达尔文归化假说)外来种成功入侵的悖论。目前, 在中国仍缺少针对达尔文归化难题的研究。为系统研究外来种-本地种亲缘关系对中国外来植物入侵的影响, 该文利用线性混合效应模型从省级、市级和群落3个空间尺度以及归化、扩散和入侵3个阶段探究了外来种-本地种谱系距离和外来植物表现的关系。结果表明: 在省级和市级(区域)尺度上, 与本地种亲缘关系较近的外来植物更有可能在当地归化和扩散, 符合预适应假说的预期; 而在群落(局域)尺度上, 外来种-本地种亲缘距离与外来种是否在群落中成功定居及其入侵程度无关。该研究结果表明与本地区系亲缘较近的外来种和本地种的竞争并不强烈, 却能较好地适应本地气候环境而具有更强的归化和入侵潜力。因此, 在今后的外来植物管理和治理中需要尤其重视与本地区系亲缘关系较近的外来植物。

关键词 谱系距离; 尺度; 生态位重叠; 生境过滤; 入侵阶段

郑珊珊, 陈旭波, 许微楠, 骆争荣, 夏更寿 (2018). 外来种-本地种亲缘关系对外来植物归化和入侵的影响. 植物生态学报, 42, 990–999. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0101

Effects of exotic-native species relationship on naturalization and invasion of exotic plant species

ZHENG Shan-Shan, CHEN Xu-Bo, XU Wei-Nan, LUO Zheng-Rong*, and XIA Geng-Shou

College of Ecology, Lishui University, Lishui, Zhejiang 323000, China

Abstract

Aims Darwin's naturalization conundrum describes the paradox that the relationship of exotic species to native residents could either promote or hinder invasion success through opposing mechanisms: niche pre-adaptation or competitive interactions. Previous Darwin's naturalization studies have showed invasion success could vary at stages, sites, and spatial and phylogenetic scales. Our objective was to assess the effects of exotic-native species relationship on invasion process of exotic plant species in China, where related research is still lacking.

Methods Generalized linear mixed models were used to examine relationship between exotic-native species relationship and performance of exotic species at different spatial scale (provincial, municipal and community) and invasion stages (naturalization, dispersal and invasion). At community scale, we measured environmental factors of communities we investigated to control the effect of habitat heterogeneity among them.

Important findings At the provincial and municipal scales, exotic species closely related to native flora were more likely to be naturalized and distributed, which is more consistent with the expectation of the pre-adaptation hypothesis. On the community scale, the exotic-native species relationship was not related to establishment and abundance of exotic species in the community. The results suggested that exotic species did not strongly compete with their close native relatives in communities, but were better adapted to areas where their close relatives had lived. Considering their high potential of naturalization and invasion, special attention should be paid to those exotic species that closely related to the native flora in the management of invasive species.

Key words phylogenetic distance; scale; niche overlap; habitat filtering; stages of invasion

Zheng SS, Chen XB, Xu WN, Luo ZR, Xia GS (2018). Effects of exotic-native species relationship on naturalization and invasion of exotic plant species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 990–999. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0101

收稿日期Received: 2018-05-04 接受日期Accepted: 2018-09-21

基金项目: 浙江省自然科学基金(LY14C030003和LY18C020002)。Supported by the Zhejiang Provincial Natural Science Foundation of China (LY14C030003 and LY18C020002).

* 通信作者Corresponding author (extra@lsu.edu.cn)

随着全球经济一体化进程的加快,生物扩散的自然屏障被打破,地区间物种交换的比例和空间范围大大增加(Campbell & Mandrak, 2017)。部分外来物种到达新的分布区域后在生态、经济和社会等方面给当地造成了严重的后果(Mack *et al.*, 2000; Pejchar & Mooney, 2009)。面对生物入侵的严峻挑战,预测外来种的潜在入侵性和生态影响已经成为生态学家需要解决的重要研究议题(Mack *et al.*, 2000)。早期的研究从归纳入侵种的功能特征(特别是资源利用、生殖潜力和扩散能力有关的特征)入手,总结入侵物种的共性特征(Baker, 1965; Rejmanek & Richardson, 1996)。然而,这些方法仍不能得出一致的结论,与高入侵性有关的生活史特征在不同类群和生境中存在很大差异(Bezeng *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2015)。而且一些重要的功能性状很难鉴别和测量,需要投入大量的人力和物力(Bezeng *et al.*, 2015)。

早在1859年,达尔文就注意到了外来物种和本地物种亲缘关系对外来种成功归化的影响(Darwin, 1859)。这为入侵种特性的研究提供了简单的方法学框架;只需对外来种-本地种亲缘和外来种入侵关系进行研究,就可以方便地预测哪些物种容易在哪些生态系统中入侵(Strauss *et al.*, 2006; Marx *et al.*, 2016),因此一直受到入侵生态学家的重视。达尔文归化假说认为由于同属的物种间存在强烈竞争,在含有同属本地种的地方,被引入的外来植物建立自我维持的野生种群的可能性将减少(Daehler, 2001)。尽管如此,达尔文同时也认识到外来种在含有同属本地种的生境成功归化也是有可能的,因为它们和本地种具有相似的特征,使其对当地环境有更好的适应性而有利于成功归化,即预适应假说(Daehler, 2001; Diez *et al.*, 2008)。随着谱系生态学的发展,这两个假说也逐渐扩展为描述外来种-本地群落谱系距离与外来物种成功归化(或入侵)的关系(Strauss *et al.*, 2006; Thuiller *et al.*, 2010)。近20年来,学者们对这两个对立的假说进行了很多实证研究,但得到了很不一致的结果(Thuiller *et al.*, 2010; Jones *et al.*, 2013; Ma *et al.*, 2016)。达尔文归化假说和预适应假说也因此被合称为达尔文归化难题(Diez *et al.*, 2008)。

前人针对达尔文归化难题的研究得到的矛盾结果常被归因于这些研究在研究区域、类群以及在概念框架和研究方法(如不同的空间和谱系尺度、入侵阶段、量度的参数和生境条件)上存在巨大差异

(Thuiller *et al.*, 2010; Richardson & Pysek, 2012; Li *et al.*, 2015)。空间尺度和入侵阶段被认为对入侵过程的生态学机制具有重要的影响(Ma *et al.*, 2016)。学者们普遍认为达尔文归化假说主要在较小空间尺度和入侵危害(或扩散)阶段起作用,而预适应假说可能在大尺度和归化阶段起主导作用(Diez *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2010; Bezeng *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2015),但同时也存在很多不同意见(Jones *et al.*, 2013; Ma *et al.*, 2016; Campbell & Mandrak, 2017)。由于外来种和本地种间稳定共存的潜力并不是随谱系距离线性(而是S形曲线)增加的,因此研究对象间的谱系距离取值范围(即谱系尺度)对外来种和本地种互作的结果也具有重要影响(Thuiller *et al.*, 2010)。另外,外来种的入侵过程常受多种因素影响,其中生境条件起着基础性作用。生境条件不仅影响外来种的入侵过程,而且同样影响本地物种的组成(Chesson & Huntly, 1997; Shea & Chesson, 2002; Richardson & Pysek, 2012),从而影响外来种-本地种亲缘与外来种归化、扩散和危害的关系。虽然目前有不少学者已经在同一研究中考虑了空间尺度和入侵阶段的影响,但在调查性实证研究中仍很少考虑谱系尺度和生境条件差异。

此外,达尔文归化难题具有较高的情景依赖性(Jones *et al.*, 2013; Campbell & Mandrak, 2017)。目前大部分针对达尔文归化难题的研究来自北美洲、大洋洲和西欧,少数来自非洲和南美洲(附录I)。欧亚大陆作为面积最大,人类文明发展起步较早的大陆,开展的针对达尔文归化难题的研究十分稀少。已有的研究表明,在亚洲归化的外来种数量和造成入侵的归化种比例明显低于世界其他地方(尤其是岛屿区域)(Richardson & Pysek, 2012)。Rejmanek等(2013)指出原住类群在历史上和史前对其他生物群的暴露程度很可能对外来物种入侵具有重要影响。自然历史上的区域间物种(或基因)交流可以影响现阶段本地植物的类群(或基因型)组成,从而对外来种-本地种亲缘和外来种入侵产生影响。中国植物区系与世界其他植物区系存在广泛联系(吴征镒等, 2010)的特点可能会影响中国的外来种-本地种亲缘关系以及外来种在我国的归化和入侵,从而产生有别于世界其他地方得到的研究结果。因此,有必要在中国开展针对达尔文归化难题的研究。

本研究从省级、市级和群落3个空间尺度以及归

化、扩散和危害3个阶段探究了外来种-本地种谱系距离和植物入侵过程的关系(由于数据的限制,扩散只在市级尺度进行了研究,危害只在群落尺度进行了研究)。同时,在省级尺度上我们分析了改变谱系尺度对同属本地种数量与外来种归化关系的影响;在群落尺度上我们通过调查不同群落的外在生境因素,充分控制了生境条件对外来种-本地种谱系距离和植物入侵关系的影响。本文将通过多尺度多阶段的综合分析,探讨外来种-本地种亲缘关系对我国外来植物入侵的影响,为我国入侵植物防治工作提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 省级尺度分析的数据来源

外来植物种类名录采用闫小玲等(2014a)和马金双(2013)的报道数据。他们基于文献报道、野外调查、标本记录和必要的分类学考证,整理出我国外来植物515种,并进一步根据外来种的生物学与生态学特性、自然地理分布、分布范围以及所产生的危害,将其划分为恶性入侵、严重入侵、局部入侵、一般入侵和有待观察等5类。在马金双(2013)主编的《中国入侵植物名录》中详细列出了这些外来种的入侵等级和分布省份。由于第5类外来植物(有待观察类)出现时间较短,还没有足够充分的时间在全国范围传播以及与本地植物互作,本研究将该类别的物种排除在外(247种)。

针对含有第1–4类外来植物的152个属,我们统计了每个属的外来种数量,以及分布在每个省、自治区或直辖市的该属的外来种数和本地种数。本地种数量统计根据《Flora of China》(Editorial Committee of Flora of China, 2013)的记载。

1.2 市级尺度分析的数据来源

关于市级尺度的分析,我们采用《温州野生维管束植物名录》(丁炳扬, 2016),研究所有外来植物在温州地区($1.1784 \times 10^4 \text{ km}^2$, 年降水量1 113–2 494 mm, 年平均气温18 °C)的归化情况。为检验分布于浙江省的外来植物是否随机归化到温州地区,我们根据《浙江省外来入侵植物研究》(闫小玲等, 2014b)以及《温州野生维管束植物名录》(丁炳扬, 2016)整理了在浙江省有归化的外来植物名录,作为可在温州归化的潜在外来物种库。

高末等(2011)与胡仁勇等(2011) 2005–2006年对

温州地区11个县(市)、区的174个乡镇进行全面调查,共布置285个调查点,详细记录了每个调查点外来植物的种类和多度。在这些原始调查资料的基础上,我们统计了每种外来植物的出现次数(分布的调查点数),作为这些归化种(64种)在温州地区扩散程度的指标。

1.3 群落尺度调查和数据收集

2014–2016年(每年的5–12月),我们在浙江省丽水市莲都区($1 502.1 \text{ km}^2$, 年降水量1 395.5 mm, 年平均气温18.5 °C)的乡村路边、弃耕地、溪边、林缘等处调查了109个1 m × 1 m的植物群落样方。我们在野外收割每个样方的所有地上部分植物材料,带回实验室后对他们进行归类、称鲜质量、计数并鉴定。物种定名根据《Flora of China》(Editorial Committee of Flora of China, 2013)。

同时,我们现场调查了每个样方的部分环境数据,包括土壤干湿度(5级,标准参照高末等, 2011)、坡度(坡度坡向仪)、坡向(坡度坡向仪)、海拔(手持GPS仪)和受光率;记录调查日期。受光率为样方正上方的光照强度(用照度计在4个角和中心各测1次,取平均值)和附近无任何遮阴处的光照强度(同一地点测3次取平均值,每次间隔约30 s)的比值。在样方的4个顶点和中心处取10 cm深的土壤,剔除石块和较大的植物残体后合并为该样方的土样。在实验室分析土壤的pH值(pH计法)、全氮含量(凯氏蒸馏法)、水解氮含量(碱解扩散法)、有效磷含量(Bray法)、有效钾含量(乙酸铵浸提-火焰光度法)和有机质含量(重铬酸钾氧化法)。上述土壤理化性质的具体分析步骤按照《土壤分析技术规范》(全国农业技术推广服务中心, 2006)进行。

1.4 系统进化树的构建和谱系距离的测度

在构建进化树之前,我们先将所有种下分类单位合并到种。我们对莲都区群落调查数据进行整理得到一个包含279种维管束植物(蕨类4种,被子植物275种)的物种名录(其中外来植物34种);将温州地区种子植物名录和入侵浙江的外来种名录合并得到一个市级尺度的物种名录。由于《Flora of China》认定的植物学名和世界被子植物系统发育树的物种学名存在一定差异,我们用R语言软件包“Taxonstand”(Cayuela, 2012)对物种名录进行了检查核对。利用Qian和Jin (2015)建立的PhytoPhylo大型系统发育树作为骨架,我们构建了上述279个物

种的进化树和温州地区市级尺度的进化树(2 457种, 含全省的归化种)。PhytoPhylo大型进化树是在Zanne等(2014)建立的进化树上提出的。该进化树是使用了7个基因的序列数据和化石数据构建的目前最大且最新的具时间标定的物种水平的种子植物进化树(Zanne *et al.*, 2014)。

我们使用了Qian和Jin (2015)编译的R语言函数S.PhyloMaker和R软件包“phytools”(Revell, 2012)来产生上述两个进化树。当大型进化树缺少本名录部分物种时, 我们使用了S.PhyloMaker函数提供的第3种情景: 用BLADJ算法将这些物种(或属)插入到他们所在的属(或科)中。温州地区的进化树和莲都区群落的进化树中分别有1 135个(占总数的46.2%)和89个(占总数的31.9%)物种用该方法插入。

由于没有构建全国性和各省的种子植物进化树, 在省级尺度分析中, 我们以外来种所在属的本地植物种数作为衡量外来种与本地种亲缘距离 (Diez *et al.*, 2008)。在市级尺度和群落尺度的分析中, 我们采用外来种与群落(或区系)中亲缘最近的本地种的谱系距离(DNNS)和外来种与其在群落(或区系)中所有本地种的平均谱系距离(MDNS)作为衡量外来种与本地种亲缘距离的测度(Thuiller *et al.*, 2010)。Thuiller等(2010)认为可以直接用DNNS、MDNS等谱系相似性指标或者分类等级来衡量谱系尺度, 即谱系相似性越低或者物种间共同归属的分类等级越高则谱系尺度越大。

1.5 入侵阶段的标准

入侵过程可以分为一系列阶段。本研究主要关注归化、扩散和危害3个阶段。归化(为了符合表达习惯, 在群落尺度上我们用“侵入”代替)是指外来种引入后在本地建立能自我维持的种群(Diez *et al.*, 2008)。本研究涉及的外来种都符合在相应地区建立自我维持的种群的标准, 因此我们以某外来种是否在本地出现来衡量该种是否在该地成功归化。扩散是指外来种在某地区归化后, 以最初落脚点为中心向外扩展, 占据更多的生境。本研究以某外来种在某地区出现的频次(占据的生境数量)表征其在该地区的扩散程度。而危害是指外来种在群落中逐渐占据优势, 并产生危害的阶段。本研究以外来种在群落中的多度来衡量其对群落的危害程度。归化和扩散的定义与空间尺度有关, 如较大区域内的扩散, 也可以被看成是外来种在更多新的小区域中实现

归化。

1.6 统计模型和零假设

统计模型和零假设的选择对于正确研究外来种-本地种谱系关系对外来种入侵过程的作用具有重要的影响(Thuiller *et al.*, 2010)。我们统一采用广义线性混合效应模型对各尺度下的数据进行分析:

$$\eta_i = x_i^T \beta + z_i^T u + \varepsilon_i$$

η_i 为经关联函数转化的响因变量, x_i^T 为已知解释变量矩阵(T 表示矩阵), β 是固定效应的回归系数向量, z_i^T 为已知的相关方差-协方差矩阵, u 是随机效应的回归系数向量, ε_i 是随机误差, u 和 ε_i 相互独立。关联函数 $\eta_i = g(\mu_i)$ 可将因变量 y_i 的条件期望值 μ_i 与 η_i 联结起来, 并根据 y 的不同分布采用不同的形式。

在省级尺度上, 我们以各属在各省(自治区或直辖市)成功归化的外来种数作为因变量, 以各属在各省分布的本地种数量作为解释变量, 研究外来种-本地种亲缘对归化的影响。由于各类群在进化上并不相互独立, 各省份在空间上也存在自相关且面积也存在较大差异, 我们以科名和省份(自治区或直辖市)作为影响回归截距的协方差变量, 计算随机效应。由于因变量符合Poisson分布, 这里的关联函数 $g(\mu_i) = \log(\mu_i)$ 。该分析的潜在零假设是全国的1-4类外来种(种库)进入到具体某个省份与该省的本地种数量无关。在本研究尺度上, 一些外来种与某些省份的本地植物区系间可能存在较大的谱系距离(谱系尺度较大), 会因适应不良而导致无法定植(Thuiller *et al.*, 2010)。为了检验这种假设, 我们首先将所有含有外来种的属纳入分析, 然后排除各省既无本地种也无外来种的属(即排除解释变量和因变量都是0的数据)后再做一次模型分析, 比较两者固定效应系数的差异(Diez *et al.*, 2008)。

在市级尺度上, 首先我们以DNNS或MDNS作为解释变量, 以浙江有分布的1-4类外来种是(1)否(0)在温州归化作为因变量, 以科名作为影响回归截距的协方差变量建立混合效应模型(Diez *et al.*, 2008)。因变量数据为二项分布, 关联函数 $g(\mu_i) = \log\left(\frac{\mu_i}{1-\mu_i}\right)$, 即logit转换。该分析的潜在零假设是浙江的外来种(种库)可以自由扩散进入温州。然后, 我们以高末等(2011)在温州调查到的64个外来种的出现频度作为因变量, 研究外来种-本地种亲缘对这些外来种在温州扩散的影响。因为外来植物扩散

的广度或频度与归化的时间有关(Diez *et al.*, 2008),除了 *DNNS*或*MDNS*外,我们将64个物种在中国归化的年代一并作为解释变量。我们将归化时间分成5个时期: 1) 1840年以前; 2) 1840–1910; 3) 1911–1949; 4) 1950–1979; 5) 1980年及以后。该分析的因变量数据为Poisson分布, 关联函数用对数转换, 同样以科名作为影响回归截距的协方差变量。

在群落尺度上, 我们首先以每个在莲都区群落调查到的外来种(共34个)是否出现在样方中作为因变量, 以外来种和每个群落本地种的谱系距离(*DNNS*和*MDNS*)、归化年代和环境变量作为混合效应模型的解释变量, 建立Logistic回归模型。然后, 我们以外来种在其出现的样方中的鲜质量作为因变量, 与外来种-本地种的谱系距离(*DNNS*和*MDNS*)以及环境变量建立线性混合效应模型, 研究外来种-本地种亲缘关系和环境对外来种在这些群落中的危害程度的影响。在这两个模型中, 科名同样作为影响回归截距的随机效应。为了减少环境变量的参数数量 and 多重共线性, 在环境参数放入回归模型之前, 我们先对12个环境因子进行了主分量分析(PCA), 并选取前5轴(包含了12个环境因子75.53%的变异)整合到该尺度的上述回归模型中(张金屯, 2012)。

2 结果和分析

省级尺度上的分析结果显示, 在我国有外来种的属在各省实现归化的外来种数量与该属在该省分布的本地种数量呈显著正相关关系(图1A), 即在当地有较多近亲本地种的外来种更容易在该省实现归化。但是, 当我们把在省内既无外来种也无本地种的属(双“0”数据)排除后, 一般线性混合效应模型的分析结果表明, 各属在各省归化的外来种数量与该属在该省的本地种数量无关(图1B)。该尺度的分析结果还表明, 不管是否排除各省既无本地种也无外来种的属, 各属在各省的外来种数量与该属在全国尺度上的外来种数量显著正相关(图1A、1B)。

在市级尺度上, 一般线性混合效应模型分析结果显示在浙江的外来种是否在温州归化以及它们在温州的扩散程度与*DNNS*和外来种的归化年代呈负相关, 而与*MDNS*无关(图1C、1D)。这说明在温州存在与外来种亲缘关系较近的本地种时, 外来种更容易在温州归化并广泛扩散。由于我们用1–5分别代表归化的5个时期, 数值越大归化时间越短, 因此我

们的分析结果表明归化年代越久的物种越容易在温州归化, 分布也越广。

在群落尺度上, 一般线性混合效应模型分析表明, 外来种和群落本地种的谱系距离(*DNNS*和*MDNS*)与其是否侵入该群落无关; 归化年代与外来种是否成功侵入群落呈负相关关系(图1E)。这表明, 归化年代越久的物种越容易侵入本地植物群落。偏差分析显示, 环境因子在该模型中解释的偏差为14.48 ($df = 6$, χ^2 检验 $p = 0.02$), 作用显著。我们的分析结果还显示, 外来种和群落本地种的谱系距离(*DNNS*和*MDNS*)与外来种在群落中的鲜质量, 即危害程度无显著关系(图1F)。环境因子在该模型中解释的偏差仅为5.85 ($df = 6$, χ^2 检验 $p = 0.44$), 作用也不显著。

3 讨论

外来种-本地种谱系关系或分类关系对生物入侵和归化的影响是近20年来入侵生态学中争论最多的问题之一(Thuiller *et al.*, 2010; Ma *et al.*, 2016)。前人的许多研究表明在较大尺度(如区域)上, 与本地种亲缘关系较近的外来种更易归化或入侵; 而在较小尺度(如局域或者同一生境水平)上, 成功归化或入侵的外来种与本地种的亲缘关系较远(Diez *et al.*, 2008; Carboni *et al.*, 2013; Campbell & Mandrak, 2017)。我们多尺度多入侵阶段的研究表明, 在省级和市级(区域)尺度上, 与本地种亲缘关系较近的外来植物更有可能在当地归化和扩散, 符合预适应假说的预期; 而在群落(局域)尺度上, 外来种-本地种亲缘距离与外来种是否在群落中成功定居及其危害程度无关。

由于在大尺度上存在更高的生境异质性, 生境过滤作用也主要发生在较大的空间尺度上, 大多数生态学家认为预适应假说应主要表现在大尺度上(Diez *et al.*, 2008; Nathan *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2010)。本研究的结果表明在省级和市级尺度上, 与本地种亲缘关系较近有利于外来植物在当地归化和扩散, 有力地支持了上述观点。我国本地植物区系较为古老且与世界其他植物区系存在广泛联系(吴征镒等, 2010), 从而有利于与当地植物亲缘相近的外来种归化到相应地区。例如, 东亚和北美地区存在紧密的生物地理学联系, 原产北美的植物非常适应我国的生存环境, 造成在我国的大量入侵(闫小

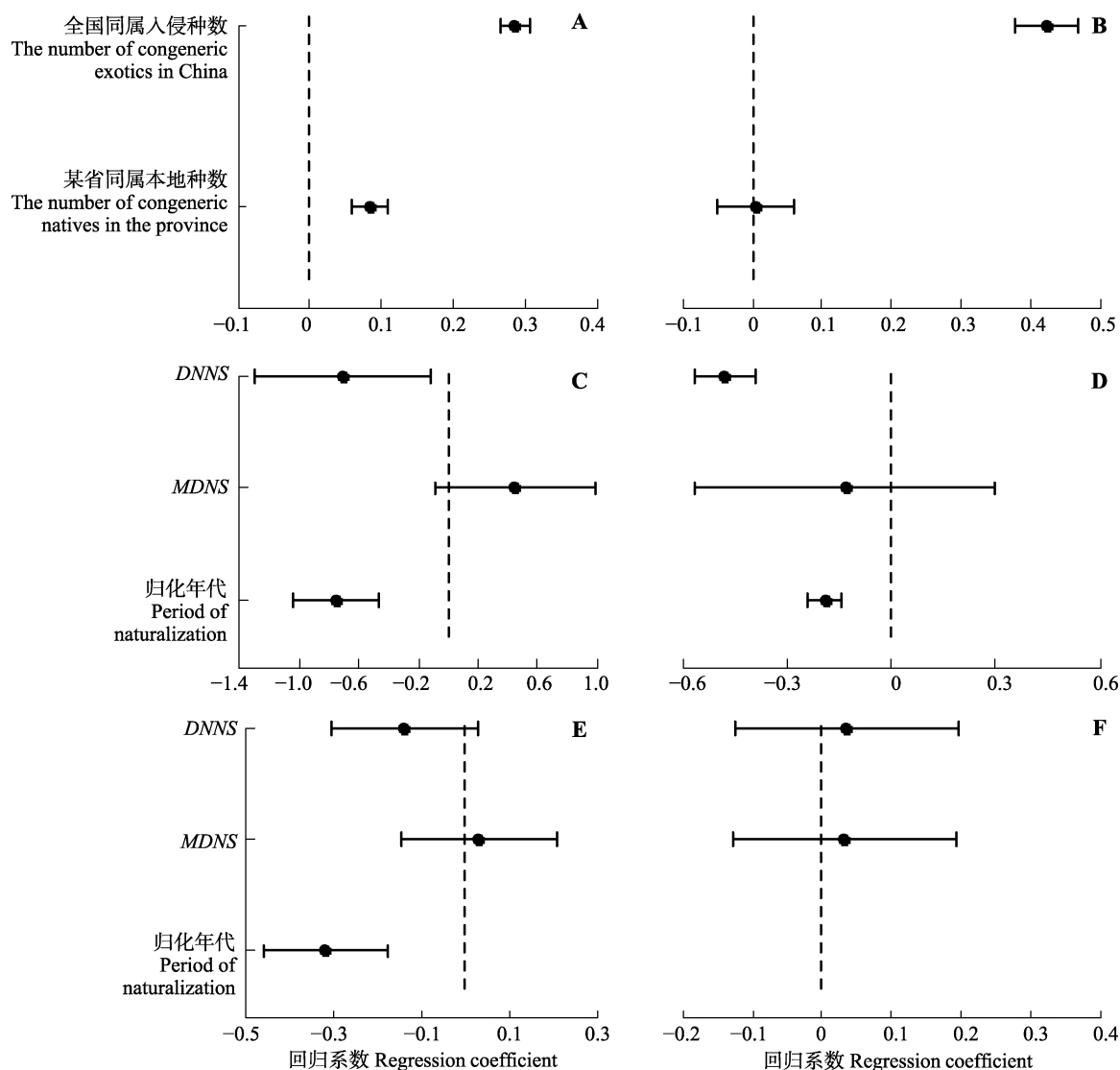


图1 同属本地植物种数、外来种-本地群落最近谱系距离(DNNS)和外来种-本地群落平均谱系距离(MDNS)在不同尺度上对外来植物归化、扩散和危害的影响。**A**, 对各省同属归化种数量的影响。**B**, 对各省同属归化种数量的影响(除双0数据)。**C**, 对外来种在温州归化成功率的影响。**D**, 对入侵种在温州出现频度的影响。**E**, 对外来种成功入侵群落的影响。**F**, 对群落内入侵种多度的影响。实线段表示各参数的95%置信区间。虚线为0线。虚线与实线段相交表示相应的回归系数不显著。物种水平的归化年代为1-5级, 数值越大归化年代越近, 因此回归参数为负值时表示归化时间越短的外来种在相应阶段的表现越差。

Fig. 1 The effects of the number of congeneric natives, phylogenetic distance to the nearest native species (DNNS) and mean phylogenetic distance (MDNS) to all native species in the same community (or flora) on naturalization, dispersal and invasion at different scales. **A**, Effects on the number of exotics naturalized in a province. **B**, Effects on the number of exotics naturalized in a province without double-zero records. **C**, Effects on probability of exotics successfully naturalized in Wenzhou. **D**, Effects on frequency of exotics naturalized in Wenzhou. **E**, Effects on exotics successfully invade in communities we examined. **F**, Effects on invasive species abundance in communities we examined. Solid line segments are 95% credible intervals of parameter distribution. Dash lines are zero lines. If a solid line intersects with a dash line, it means the corresponding coefficient was not significant. Period of naturalization, evaluated at the species level, ranges from 1 to 5, with 5 being more recent naturalization, so a negative coefficient indicates that species introduced more recently perform inferior.

玲等, 2014a)。

Wu等(2010)对中国入侵植物的格局研究表明年内温差显著影响省级尺度上的入侵指数。冯建孟等(2009)对中国外来植物区系组成的省级尺度格局分析表明温带区系的属所占比重从南到北呈递增趋

势, 而热带区系的属所占比重呈递减趋势。年平均气温是该格局的主要影响因素。这说明外来植物传播到新的栖息地以后, 仍无法突破其所在属的地理分布区系限制; 外来种和本地种相似的气候适应性是造成与本地种具有较近的亲缘有利于外来植物

归化的重要原因。

除了空间尺度以外,谱系尺度也是影响入侵生态过程及其所形成的格局的关键因素,在研究中需要同时考虑。在谱系尺度较大(如传入地不存在外来种同属甚至同科的本地种)的情况下外来植物会出现适应不良,因生境过滤效应而大大提高灭绝的可能(Thuiller *et al.*, 2010)。为了排除外来种因气候不适应导致的无法定植,我们排除了各省既无本地种也无外来种的分布属后(即缩小谱系尺度)重新分析,结果表明省级尺度上同属外来种数量与该属的本地种数量无关。这说明在这一尺度下,气候的过滤效应对外来种归化起着决定性作用。

高末等(2011)的研究结果表明温州地区外来植物分布格局主要受交通频度、聚居程度和地形的影响,而与土壤条件无关。我们的研究结果显示与本地种亲缘关系较近有利于外来植物在温州的归化和扩散。这凸显除了交通、人口和地形等自然社会因素外,外来种对入侵地生境的预适应机制对外来种在温州的入侵过程具有重要的作用。Diez等(2008)的研究表明在新西兰奥克兰地区外来种-本地种亲缘关系较近仅提高外来植物归化概率,但不影响外来种的扩散。然而,本研究显示与本地种亲缘关系较近不仅有利于外来植物在温州地区的归化而且有利于其扩散。这说明即使在扩散阶段,外来种与其本地种近亲对生态因子的相似反应仍对外来种在温州入侵过程具有重要影响。

由于达尔文归化假说以近缘种间具有较大的生态位重叠以及随之而来的竞争为理论基础,生态学家一般认为该假说主要在小尺度上表现(Diez *et al.*, 2008; Thuiller *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2015; Ma *et al.*, 2016)。然而,我们的研究结果表明,在群落尺度上控制生境差异后,外来种-本地种亲缘距离与外来种在群落中侵入成功与否及其危害程度无关。这种差异可能与本研究的谱系尺度有关(Castro *et al.*, 2014)。Thuiller等(2010)认为如果谱系尺度适中(如与本地种间的谱系距离接近),外来种和本地种会因生态位分化而实现共存,且不受空间尺度影响。我们比较了34种外来植物对各群落的DNNS值和每个本地种与其所在群落内其他本地种之间的最近谱系距离(NTD),并发现在这一尺度上DNNS值的变异范围略小于NTD值的变异范围(附录II)。这说明本研究调查的群落中,外来种-本地种谱系尺度接近本

地植物间真实的谱系距离。莲都区的外来植物在生态位分化上已经和本地种类似;外来种和本地种之间保持了合理的生态位分化,从而保证了这些外来植物和本地植物能够长期共存。

总体上看,本研究的结果表明,在同一尺度下外来种-本地种亲缘关系对整个入侵过程的影响没有因入侵阶段不同而不同。在温州,外来种-本地种亲缘关系较近不仅有利于外来种归化也有利于其扩散;而在莲都区的群落中,外来种-本地种亲缘关系对外来种的侵入和危害程度都无影响。这和来自世界其他地方的研究结果不太一致(Diez *et al.*, 2008; Bezeng *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2015),说明中国地区的外来种-本地种亲缘关系对入侵过程的影响可能具有自身特点。

和前人的研究结果类似,本研究的结果显示无论在区域还是局域尺度上,无论是归化、扩散还是危害程度,MDNS与外来种入侵过程都没有显著关系(Carboni *et al.*, 2013; Skóra *et al.*, 2015)。理论上来说,在群落中(尤其是多样性较高的群落)很少会存在极其相似或差异极大的物种,大部分物种仅存在中等程度的功能差异(Skóra *et al.*, 2015)。Skóra等(2015)指出在不同情况下,外来种可能仅和少量本地种近似也可能与许多本地种近似,从而使MDNS的变异非常大;当多样性增加时,MDNS会变得更加不确定。另一方面,达尔文提出的归化假说和预适应假说表述的都是外来种归化与近缘物种(同属物种)存在与否的关系(Darwin, 1859),而MDNS衡量的是外来种与整个本地群落(或区系)所有物种的平均谱系距离。因此,MDNS可能是一个弱指标,在达尔文归化难题研究中,应该与其他谱系距离的测度指标结合使用,以确保准确反映外来种-本地种亲缘关系对外来植物入侵过程的影响。

黄乔乔(2009)针对中国的外来植物的研究表明外来种(尤其是对高入侵性的入侵植物)所占据的省份和其引入时间的长短正相关。这是因为引入时间越长的外来种在引入地扩散的时间也越长(Diez *et al.*, 2008)。然而,本研究的结果显示,即使在市级尺度和群落尺度,在中国归化的年代越近,外来植物在温州归化的可能性越低,扩散的范围越小,同时在莲都区不同群落中定植成功的可能性越小。这样的结果可能不只是扩散时间导致的。那些较早在中国归化的植物,有更多时间通过表型可塑性和适应

性进化来适应中国多样的生存环境, 从而使它们在各种环境中具有更高的适合度(宫伟娜等, 2011)。因此, 归化较早的物种在各个尺度和各个入侵阶段都具有更好的表现。

4 结论

本研究从不同空间和谱系尺度、不同入侵阶段, 探究了外来种-本地种亲缘关系对我国外来植物入侵过程的影响, 发现区域(省级和市级)尺度上, 在本地具有近亲的外来种更容易在当地实现归化和扩散, 但没有在局域(群落)尺度上检测到外来种-本地种亲缘关系对外来种归化和危害程度的影响。该研究结果明确提示我们与本地区系亲缘较近的外来种可能具有更强的潜在入侵风险。因此, 在今后的外来植物管理和治理中需要尤其重视那些在本地具有近亲的外来植物。考虑到达尔文归化难题具有较高的情景依赖性(Jones *et al.*, 2013; Campbell & Mandrak, 2017), 有必要在省级以下不同尺度和不同生态系统中对我国生物入侵的谱系格局进行更系统的研究。

致谢 浙江大学金毅博士在构建谱系树的过程中提供了很大帮助, 温州大学丁炳扬教授和胡仁勇教授分别提供了《温州野生维管束植物名录》数据和温州地区外来植物调查的原始数据, 丽水学院杨辉、戴彬彬、雷彩霞和张圣坚等同学在莲都区外来植物群落调查工作中付出了辛勤劳动, 在此一并致谢。感谢浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划项目(2018R434005)资助。

参考文献

- Baker HG (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG, Stebbins GL eds. *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York. 147–172.
- Bezeng SB, Davies JT, Yessoufou K, Maurin O, van der Bank M (2015). Revisiting Darwin's naturalization conundrum: Explaining invasion success of non-native trees and shrubs in southern Africa. *Journal of Ecology*, 103, 871–879.
- Campbell SE, Mandrak NE (2017). Dissecting spatiotemporal patterns of functional diversity through the lens of Darwin's naturalization conundrum. *Ecology and Evolution*, 7, 3861–3869.
- Carboni M, Munkemüller T, Gallien L, Lavergne S, Acosta A, Thuiller W (2013). Darwin's naturalization hypothesis: Scale matters in coastal plant communities. *Ecography*, 36, 560–568.
- Castro SA, Escobedo VM, Aranda J, Carvallo GO (2014). Evaluating Darwin's naturalization hypothesis in experimental plant assemblages: Phylogenetic relationships do not determine colonization success. *PLOS ONE*, 9, e105535. DOI: 10.1371/journal.pone.0105535.
- Cayuela L, Granzow-de la Cerda I, Albuquerque FS, Golicher JD (2012). Taxonstand: An R package for species names standardization in vegetation databases. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 1078–1083.
- Chesson P, Huntly N (1997). The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist*, 150, 519–553.
- Daehler CC (2001). Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158, 324–330.
- Darwin C (1859). *On the Origin of Species*. John Murray, London.
- Diez JM, Sullivan JJ, Hulme PE, Edwards G, Duncan RP (2008). Darwin's naturalization conundrum: Dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11, 674–681.
- Ding BY (2016). *List of Wild Vascular Plants in Wenzhou*. Science and Technology Press of Zhejiang, Hangzhou. [丁炳扬 (2016). 温州野生维管束植物名录. 浙江科技出版社, 杭州.]
- Editorial Committee of Flora of China (2013). *Flora of China*. Science Press, Beijing.
- Feng JM, Dong XD, Xu CD (2009). Spatial patterns of floristic composition of invasive alien plants in large scale and their climatic interpretation. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 159–164. [冯建孟, 董晓东, 徐成东 (2009). 中国外来入侵植物区系组成的大尺度格局及其气候解释. 武汉植物学研究, 27, 159–164.]
- Gao M, Hu RY, Chen XX, Li WC, Ding BY (2011). Effects of disturbance, topography, and soil conditions on the distribution of invasive plants in Wenzhou. *Biodiversity Science*, 19, 424–431. [高末, 胡仁勇, 陈贤兴, 李伟成, 丁炳扬 (2011). 干扰、地形和土壤对温州入侵植物分布的影响. 生物多样性, 19, 424–431.]
- Gong WN, Xie BY, Wan FH (2011). Basic theory of phenotype plasticity and adaptive evolution in invasive species. In: Wan FH, Xie BY, Yang GQ eds. *Invasion Biology*. Science Press, Beijing. 124–138. [宫伟娜, 谢丙炎, 万方浩 (2011). 入侵物种表型可塑性与适应性进化的基本理论. 万方浩, 谢丙炎, 杨国庆主编. 入侵生物学. 科学出版社, 北京. 124–138.]
- Hu RY, Ding BY, Chen XX, Cai YB, Lei ZP (2011). Study on species composition and flora characteristics of alien invasive plants in Wenzhou. *Journal of Wenzhou University*

- (*Natural Sciences*), 32(3), 18–25. [胡仁勇, 丁炳扬, 陈贤兴, 蔡延奔, 雷祖培 (2011). 温州地区外来入侵植物的种类组成及区系特点. 温州大学学报(自然科学版), 32(3), 18–25.]
- Huang QQ (2009). *Patterns of Plant Invasions in China: Role of Species Traits, Environment and Human Activities*. PhD dissertation, Zhejiang University, Hangzhou. 46–54. [黄乔乔 (2009). 外来植物在中国的入侵模式: 物种特性、环境因子、人类活动的作用. 博士学位论文, 浙江大学, 杭州. 46–54.]
- Jones EI, Nuismer SL, Gomulkiewicz R (2013). Revisiting Darwin's conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 20627–20632.
- Li S, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua Z, Shu H, Li J, Shu W (2015). The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18, 1285–1292.
- Ma C, Li S, Pu Z, Tan J, Liu M, Zhou J, Li H, Jiang L (2016). Different effects of invader-native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: A meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160663. DOI: 10.1098/rspb.2016.0663.
- Ma JS (2013). *The Checklist of the Chinese Invasive Plants*. Higher Education Press, Beijing. [马金双 (2013). 中国入侵植物名录. 高等教育出版社, 北京.]
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000). Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Application*, 10, 689–710.
- Marx HE, Giblin DE, Dunwiddie PW, Tank DC (2016). Deconstructing Darwin's naturalization conundrum in the San Juan Islands using community phylogenetics and functional traits. *Diversity and Distributions*, 22, 318–331.
- Nathan JB, Kraft B, Ackerly DD (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- National Agricultural Technology Extension Service Center (2006). *The Technical Manual of Soil Analysis*. China Agriculture Press, Beijing. [全国农业技术推广中心 (2006). 土壤分析技术规范. 中国农业出版社, 北京.]
- Pejchar L, Mooney HA (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 497–504.
- Qian H, Jin Y (2015). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies, and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 9, 233–239.
- Rejmanek M, Richardson DM (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1655–1661.
- Rejmanek M, Richardson DM, Pysek P (2013). Plant invasions and invasibility of plant communities. In: van der Maarel E, Franklin J eds. *Vegetation Ecology*. 2nd edn. John Wiley & Sons, New York. 387–424.
- Revell LJ (2012). Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 217–223.
- Richardson DM, Pysek P (2012). Naturalization of introduced plants: Ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytologist*, 196, 383–396.
- Shea K, Chesson P (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasion. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 170–176.
- Skóra F, Abilhoa V, Padial AA, Vitule JRS (2015). Darwin's hypotheses to explain colonization trends: Evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Diversity and Distributions*, 21, 583–594.
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 103, 5841–5845.
- Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, de Bello F, Munkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010). Resolving Darwin's naturalization conundrum: A quest for evidence. *Diversity and Distributions*, 16, 461–475.
- Wu SH, Sun HT, Teng YC, Rejmanek M, Chaw SM, Yang TYA, Hsieh CF (2010). Patterns of plant invasions in China: Taxonomic, biogeographic, climatic approaches and anthropogenic effects. *Biological Invasions*, 12, 2179–2206.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2010). *Floristics of Seed Plants from China*. Science Press, Beijing. [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2010). 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]
- Yan XL, Liu QR, Shou HY, Zeng XF, Zhang Y, Chen L, Liu Y, Ma HY, Qi SY, Ma JS (2014a). The categorization and analysis on the geographic distribution patterns of Chinese alien invasive plants. *Biodiversity Science*, 22, 667–676. [闫小玲, 刘全儒, 寿海洋, 曾宪锋, 张勇, 陈丽, 刘演, 马海英, 齐淑艳, 马金双 (2014a). 中国外来入侵植物的等级划分与地理分布格局分析. 生物多样性, 22, 667–676.]
- Yan XL, Shou HY, Ma JS (2014b). The alien invasive plants in Zhejiang Province, China. *Plant Diversity and Resources*, 36, 77–88. [闫小玲, 寿海洋, 马金双 (2014b). 浙江省外来入侵植物研究. 植物分类与资源学报, 36, 77–88.]
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright

IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.

Zhang JT (2012). *Quantitative Ecology*. 3rd edn. Science Press, Beijing. 145–152. [张金屯 (2012). 数量生态学. 第3版. 科学出版社, 北京. 145–152.

责任编辑: 彭少麟 责任编辑: 李 敏

附录I 来自不同地区的关于达尔文归化难题的观测研究

Supplement I Observational studies of Darwin's naturalization conundrum at different regions

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0101-S1.pdf>

附录II 群落内本地种间最近谱系距离和外来种-本地物种最近谱系距离的差异比较

Supplement II Comparisons of nearest phylogenetic distance between native-native and exotic-native species

<http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0101-S2.pdf>



扫码加入读者圈
听语音, 看问答