

外来入侵植物对环境梯度和天敌逃逸的适应进化

冯玉龙^{1*} 廖志勇^{1,2} 张 茹^{1,2} 郑玉龙^{1,2} 李扬苹¹ 类延宝¹

1 (中国科学院热带森林生态学重点实验室, 西双版纳热带植物园, 昆明 650223)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 进化假说认为, 在入侵地外来种能发生遗传变化, 以适应新的环境, 最终成功定殖和扩散。种内或种间杂交、遗传漂变、新环境带来的新的选择压力等是促使外来种发生进化的重要原因。在入侵地, 响应来自非生物和生物因素的选择压力是外来种发生适应进化的主要原因。本文主要介绍外来植物如何通过进化适应入侵地的纬度、海拔等非生物环境和天敌逃逸等生物环境。关于外来入侵植物对纬度和海拔等环境梯度的适应进化, 本文在强调表型进化研究应与分子标记研究相结合的基础上, 介绍了一些同质种植园实验和交互移植实验。关于外来入侵植物对天敌逃逸的适应进化, 本文主要介绍增强竞争能力的进化假说和修正的增强竞争能力的进化假说, 及其在理论上和验证方法上存在的问题。最后, 本文介绍了氮分配的进化假说, 该假说认为天敌逃逸可使外来入侵植物降低叶氮向防御的分配, 同时增加氮向光合的分配。

关键词: 生物入侵, 进化, 局域适应, 遗传多样性, 修正的EICA假说, 氮分配的进化假说

Adaptive evolution in response to environmental gradients and enemy release in invasive alien plant species

Yulong Feng^{1*}, Zhiyong Liao^{1,2}, Ru Zhang^{1,2}, Yulong Zheng^{1,2}, Yangping Li¹, Yanbao Lei¹

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

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

Abstract: Evolution hypothesis predicts that alien species may experience genetic changes in introduced ranges, facilitating adaptation to new habitats and range expansion. Responses to the selection pressures incurred by the novel abiotic and biotic factors in introduced ranges are primary causes for alien species evolution, although other factors such as intra- and inter-specific hybridizations, genetic shifts can also cause evolution. In this paper, we mainly analyze how alien plant species evolutionarily adapt to environmental changes related to different latitudes and altitudes, and to enemy release in introduced ranges. With respect to evolutionary adaptation to abiotic environments, we introduce some important common garden experiments and reciprocal transplant experiments, emphasizing the necessity to integrate the studies on evolution of phenotypic traits with those on neutral molecular markers. With respect to evolutionary adaptation to enemy release, we mainly discuss evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis, the refinement of EICA hypothesis, and their weaknesses in theory and practices. Finally, we introduce the hypothesis of the evolution of nitrogen allocation, which predicts that invasive plants may decrease leaf nitrogen allocations to defenses but increase allocations to photosynthesis in response to enemy release in introduced ranges.

Key words: biological invasions, refinement of EICA hypothesis, genetic diversity, local adaptation, the hypothesis of the evolution of nitrogen allocation

随着全球经济一体化进程的加快、人类交往的增加以及对环境干扰的加剧, 外来生物入侵已成为

全球性的社会经济和环境问题, 全球变化的重要组成部分。入侵种的扩散严重威胁着全球生物多样性

收稿日期: 2009-04-30; 接受日期: 2009-07-07

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30830027)、面上项目(30670394)和云南省应用基础研究计划项目(2007C107M)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

安全、生态系统的结构和功能、农林牧渔业生产,甚至危害人类健康。但目前人们还不很清楚为什么入侵种具有如此强的入侵能力。进化假说认为,在入侵地外来种能发生遗传变化,以适应新的环境,最终成功定殖和扩散(Maron *et al.*, 2004; Bossdorf *et al.*, 2005; Hierro *et al.*, 2005)。大量研究表明外来入侵种在抵达新生境后,其形态、行为和遗传特征等都会发生明显的变化,这种变化甚至在几代内就可以观察到(Dlugosch & Parker, 2008a; Whitney & Gabler, 2008)。种内或种间杂交(Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Prentis *et al.*, 2008)、遗传漂变(Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Dlugosch & Parker, 2008a)、新环境带来的新的选择压力(Leger & Rice, 2007; Maron *et al.*, 2007)等是促使外来种发生进化的重要原因。在入侵地,响应来自非生物和生物环境的新的选择压力是入侵种发生适应进化的主要原因。非生物环境因素指温度、光周期和水分(Weber & Schmid, 1998; Huey *et al.*, 2000; Kollmann & Banuelos, 2004; Maron *et al.*, 2004),生物环境因素是指新环境中新的竞争者、天敌(Filchak *et al.*, 2000)和原产地专性天敌的缺乏(天敌逃逸)。

大量研究表明,入侵植物能通过遗传分化适应纬度和海拔等环境梯度变化,即对不同环境作出局域适应,这可能是引入后适应进化的结果,也可能是预适应基因型引入的结果,也可能与遗传漂变等偶然过程有关(Colautti *et al.*, 2008; Keller & Taylor, 2008)。本文在介绍局域适应实验证据的基础上,讨论了如何确定入侵种引入后是否发生了响应环境压力的适应进化。关于外来植物对入侵地天敌环境的进化响应,本文介绍了增强竞争能力的进化假说(Evolution of Increased Competitive Ability, EICA)假说和修正的EICA假说,重点分析了EICA假说在理论上和验证方法上存在的问题。最后本文介绍了近年提出的氮分配的进化假说,并分析了其优缺点。

1 对纬度和海拔等环境梯度的适应进化

表型可塑性和遗传分化是植物适应异质环境的两种不同策略,但二者并不矛盾和排斥,均有利于外来植物适应入侵地的新环境(耿宇鹏等, 2004; Williams *et al.*, 2008; Feng *et al.*, 2009; Li & Feng, 2009; 张常隆等, 2009)。表型可塑性能增加植物的生态幅和耐受力,从而使植物占据多样化的生境,

不仅如此,表型可塑性还能缓冲选择压力,使种群(尤其是建立初期的种群)保留更高的遗传多样性,这对入侵十分有利。当表型可塑性足以缓冲新环境带来的选择压力时,外来植物可不必(不等于不能)通过遗传变异来适应各种新环境。Geng等(2007)研究表明,来自入侵地中国的不同种群喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)没有发生遗传分化,而是通过表型可塑性变化适应从陆地到水域的多种生境。Maron等(2007)也发现,可塑性较大的性状(如比叶面积)在贯叶连翘(*Hypericum perforatum*)入侵地和原产地多个种群间的差异不大。

如果表型可塑性不能缓冲新环境带来的选择压力,那么在入侵的时滞阶段和后续的生境扩展阶段,外来植物还会通过遗传变异来适应新环境。许多研究表明,地理分布范围广的植物能对其生存地的纬度或海拔等环境梯度作出适应,从而在某些性状上表现出地理尺度上的渐变群(cline)格局(Winn & Gross, 1993; Li *et al.*, 1998; Jonas & Geber, 1999);而植物对新生境的降雨、温度、生长季长度等的适应,也会使某些性状表现出具有遗传基础的地理渐变群格局,即表现出局域适应特征(Weber & Schmid, 1998; Maron *et al.*, 2007; Dlugosch & Parker, 2008a; Etterson *et al.*, 2008; Montague *et al.*, 2008)。上述分析表明,在入侵的早期,表型可塑性可以帮助奠基者适应环境、建立种群,维持遗传多样性,而在入侵的时滞阶段和后续的生境扩展阶段,表型可塑性和适应进化共同起作用,甚至适应进化的作用更大(Lambrinos, 2004)。

Montague等(2008)调查了千屈菜(*Lythrum salicaria*)在入侵地不同纬度的25个种群,发现始花时间和开花时植株大小表现出明显的纬度渐变群格局:高纬度种群开花早、开花时植株更小。把采自不同种群的千屈菜种子种植于同质种植园中,这种纬度渐变群格局仍然存在,且与在野外表现出的渐变群格局一致,与在原产地检测到的纬度渐变群格局也类似,表明千屈菜对入侵地不同纬度环境作出了局域适应。Kollmann和Banuelos(2004)将入侵欧洲的具腺凤仙花(*Impatiens glandulifera*)的26个种群种植于丹麦的两个同质种植园中,发现不同纬度种群的地上生物量、株高和始花时间表现出明显的渐变群格局:低纬度种群植株地上生物量是高纬度种群的2倍,但始花时间比高纬度种群晚10–15 d。具腺

凤仙花在入侵地的这种纬度渐变群格局可能是由于不同纬度生长季长度对不同基因型自然选择的结果。Weber和Schmid(1998)将采自不同纬度的北美一枝黄花(*Solidago altissima*)和巨大一枝黄花(*S. gigantea*)种植于同质种植园中,发现两种入侵植物各种群间在形态和生活史特征上均有很大的差异,且不同纬度种群也呈现渐变群式变化。Monty和Mahy(2009)把入侵地比利时(4–480 m)和法国(2–1,695 m)不同海拔梯度的窄叶黄菀(*Senecio inaequidens*)种群种植于位于比利时的同质种植园中,发现来自法国不同海拔梯度种群的株高和地上生物量表现出渐变群格局:来自高海拔种群的株高和地上生物量均低于低海拔种群,这种格局在连续两年的实验中相同且与野外种群表现一致。在实验的第一年,来自比利时不同海拔梯度种群的株高和地上生物量也表现出相似的渐变群格局,表明窄叶黄菀对不同海拔梯度的环境作出了局域适应。

Li和Feng(2009)的研究也表明,在入侵地中国,紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)种子的重量、宽度、发芽率和发芽速率均表现出明显的海拔渐变群格局,采自高海拔种群的紫茎泽兰种子大、发芽率高且发芽快。张常隆等(2009)把采自不同海拔的紫茎泽兰种子播种在高、低海拔的两个种植园中,发现在高海拔种植园中,分枝数与种源地海拔高度呈显著正相关;而在低海拔种植园中,叶片高温半致死温度与种源地海拔高度呈显著负相关,表现出局域适应特征。Alexander等(2009)最近的研究也表明,其他菊科入侵植物也能对不同海拔梯度作出局域适应。此外,外来入侵植物还能对入侵地的水分环境梯度等作出局域适应(Rice & Mack, 1991; Leger & Rice, 2007)。

交互移植实验(reciprocal transplant experiments)也为植物对生长环境作出的局域适应提供了有力的证据。例如,Rice和Mack(1991)对分布在入侵地7个不同水分环境下的旱雀麦(*Bromus tectorum*)进行交互移植实验,发现不同年份和不同的栽培条件下,来自干旱生境的旱雀麦总是比来自其他生境的旱雀麦开花早,提前开花可能是干旱生境下旱雀麦对每年早春土壤湿度降低的一种适应。他们进行的干旱盐碱和湿冷生境间的交互移植实验也表明,在干旱盐碱生境中,来自干旱盐碱生境的旱雀麦总是能在早期来临前开花结实,且净繁殖率较高;在

湿冷生境中,来自湿冷生境的旱雀麦具有更高的净繁殖率。这种格局在实验的不同年份表现一致,表明旱雀麦对分布环境作出了局域适应。Sexton等(2002)把分布在入侵地南界和北界的多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)种植于不同温度(模拟南、北部的温度)的两个生长室中,比较了气体交换和生长参数的差异,发现在不同的温度处理下北部种群株高始终低于南部种群,在低温处理下北部种群根生物量与总生物量比高于南部种群。结合多枝怪柳不同家系间植株较高的遗传多样性,作者认为北部种群将更多的生物量投入到根中,有利于降低由于霜冻等造成的植株地上部生物量损失和在相对较短的生长季中生存,促进入侵成功。他们同时还发现,两地多枝怪柳气体交换和形态参数对温度的可塑性响应也很高,表明多枝怪柳可能也通过表型可塑性来适应入侵地南界和北界的环境。

由遗传分化产生的局域适应是植物种群进化的一种形式,但是并不能仅仅根据上述研究中观察到的种群间的遗传分化而认为入侵植物发生了进化。越来越多的研究表明,一些入侵植物在被引入到新环境的过程中,存在着多次重复引入(Ellstrand & Schierenbeck, 2000; Bossdorf *et al.*, 2005; Lavergne & Molofsky, 2007; Dlugosch & Parker, 2008b)。如果入侵植物是一次性引入的,在经历瓶颈效应和奠基者效应后,入侵种群遗传多样性低于原产地种群(Amsellem *et al.*, 2000; Dlugosch & Parker, 2008a)。如果入侵植物被多次重复引入,那么入侵种群的遗传多样性并不一定比原产地种群低,因为多次引入带来了不同的基因型,使得入侵种群能保留有足够的遗传变异,甚至在原产地生殖隔离的种群可在入侵地相互接触发生种内杂交,产生新的基因型(Maron *et al.*, 2004; Keller & Taylor, 2008)。例如,由于不同地域藨草(*Phalaris arundinacea*)的多次引入,在入侵地北美,藨草的遗传多样性和可遗传的表型变异均高于原产地欧洲(Lavergne & Molofsky, 2007)。

入侵种群的遗传多样性丰富,不仅表明它具有更大的进化潜力,而且还表明它可能包含着对引入地环境预适应的基因型,恰好能适应入侵地的不同环境梯度(Neuffer & Hurka, 1986)。这样入侵种群间的遗传分化就不是由引入后的适应进化导致的,而是预适应基因型在入侵地不同环境下重新分布的

结果(Maron *et al.*, 2004; Bossdorf *et al.*, 2008; Dlugosch & Parker, 2008b)。Etterson等(2008)将采自原产地和入侵地不同纬度多个种群的北美一枝黄花种子种植于原产地的温室中,发现两地种群的株高、叶片数、叶片长度和宽度等都表现出明显的纬度渐变群式变化,且除叶片宽度外其他性状的纬度渐变群格局在两地都相似,表明入侵日本不同纬度地区的北美一枝黄花的遗传分化可能是多次引入的预适应基因型重新分布的结果。

Dlugosch和Parker(2008a, b)把加那利金丝桃(*Hypericum canariense*)的入侵种群与原产地种群种植于入侵地的同质种植园中,发现入侵种群的生长速率、存活率和繁殖能力等都比原产地种群高,并且不同纬度的入侵种群在始花时间上表现出明显的纬度渐变群格局。由于加那利金丝桃在原产地的分布范围纬度跨度很小,且在入侵过程中经历了严重的瓶颈效应,因此可以推断,在入侵地其始花时间表现出的纬度渐变群格局可能是引入后适应进化的结果。van Kleunen和Fischer(2008)把*Mimulus guttatus*的原产地种群和入侵种群种植于入侵地的同质种植园中,发现两地种群的花数量(有性繁殖)和匍匐茎长度(无性繁殖)都表现出相同的渐变群格局:高纬度种群植株比低纬度种群植株匍匐茎更长而花的数量更少,即高纬度种群无性繁殖所占的比例更高。但中性标记实验结果表明,入侵地与原产地相同纬度种群间的亲缘关系并不比不同纬度种群间的亲缘关系更近,表明*M. guttatus*对入侵地不同纬度环境的适应是引入后适应性进化的结果。

Maron等(2004)把采自原产地和入侵地不同纬度的贯叶连翘种群分别种植于原产地和入侵地的同质种植园中,发现原产地种群和入侵种群在植株大小和繁殖能力上都表现出纬度渐变群式变化,且中性标记研究结果表明入侵地北美种群并不都是来自原产地欧洲的相同纬度种群,从而证明贯叶连翘对入侵地环境梯度作出了适应性进化响应。Maron等(2007)进一步研究发现,在原产地西班牙和入侵地华盛顿的两个同质种植园中,贯叶连翘原产地种群和入侵种群的叶氮含量都表现出明显的纬度渐变群格局;在华盛顿的种植园中,两地种群叶碳含量和原产种群 $\delta^{13}\text{C}$ 含量表现出明显的纬度渐变群格局;在温室中,两地种群根生物量和总叶面积,以及入侵种群地上生物量均表现出明显的纬度

渐变群格局。入侵种群和原产地种群在不同的种植园中表现出相似且具有遗传基础的纬度渐变群格局,结合中性标记研究结果(Maron *et al.*, 2004),可以认为两地种群独立适应了当地大尺度的纬度气候变化,不同纬度环境对植株形态和生理性状的选择导致了植株大小和繁殖能力上渐变群格局的形成。

2 对天敌逃逸的适应进化

2.1 增强竞争能力的进化假说

在入侵地外来植物对天敌缺乏的进化响应更受关注,相关研究也更多。一般认为防御天敌是有成本的,资源在防御和生长繁殖间的分配具有权衡关系(Herms & Mattson, 1992; Stamp, 2003; Handley *et al.*, 2008; Ridenour *et al.*, 2008; Feng *et al.*, 2009)。EICA假说认为,在入侵地天敌逃逸使外来入侵植物失去对天敌的抗性,并把原来用于维持抗性的资源用于生长、繁殖等过程,从而提高竞争能力、促进入侵(Blossey & Nötzold, 1995)。很多研究支持该假说,如与原产地种群相比,入侵种群加利福尼亚罂粟(*Eschscholzia californica*)植株更大、繁殖能力更强(Leger & Rice, 2003),入侵种群*Hypericum canariense*的生长速率、存活率和繁殖力等更高(Dlugosch & Parker, 2008b)。Rogers和Siemann(2004)在入侵地美国的研究表明,与原产地种群相比,乌柏(*Sapium sebiferum*)入侵种群生长更快、繁殖能力更强,但化学防御能力更低;Zou等(2008a)在原产地中国的研究也表明,乌柏入侵种群的竞争能力和天敌耐性高于原产地种群,而天敌抗性低于原产地种群。Wolfe等(2004)发现,与原产地欧洲种群相比,入侵美国的白玉草(*Silene latifolia*)种群繁殖能力提高,对真菌、食果动物和蚜虫等天敌的防御力降低。Meyer等(2005)发现在原产地北美,巨大一枝黄花的入侵种群更易受天敌的危害,但排除天敌影响后,入侵种群的繁殖能力强于原产地种群。

然而,并不是所有的研究都支持EICA假说(Bossdorf *et al.*, 2005; Colautti *et al.*, 2008)。Willis等(2000)把4种植物的原产地种群和入侵种群同时种植于原产地的同质种植园中,并未发现入侵种群植株比原产地种群更大。van Kleunen和Schmid(2003)甚至发现,在同质种植园中加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)入侵种群株高小于原产地种群,开花数量和无性繁殖后代也更少,两地种群对

人工模拟取食的耐性的差异也不显著。Bossdorf等(2004)发现,在没有竞争的情况下,葱芥(*Alliaria petiolata*)入侵种群和原产地种群表现差异不显著,但在有竞争的情况下,原产地种群的株高和果实产量分别比入侵种群高22%和48%,并据此提出降低竞争能力的进化假说。野外葱芥在入侵地很少被天敌取食,其生长和繁殖能力也高于原产地,但其防御能力并未降低(Lewis *et al.*, 2006);类似地,入侵地野外自然状态下生长的豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)的天敌少于原产地,但在同质种植园中入侵种群的天敌防御能力并不低,且植株小于原产地种群(Genton *et al.*, 2005)。Franks等(2008)发现,白千层(*Melaleuca quinquenervia*)入侵种群和原产地种群的天敌耐性和竞争能力差异不显著。Cripps等(2009)发现群心菜(*Lepidium draba*)入侵种群和原产地种群对专性天敌*Psylliodes wrasei*的防御能力差异不显著。Joshi和Vrieling(2005)发现,新疆千里光(*Senecio jacobaea*)入侵种群的生长和繁殖能力高于原产地种群,但其对广谱天敌的防御能力也强于原产地种群。Ridenour等(2008)的研究表明斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的入侵种群具有高的竞争力,但同时其对广谱天敌的抗性显著强于原产地种群,对专性天敌的抗性也稍有增强。Caño等(2009)也发现窄叶黄菀(*Senecio inaequidens*)和非洲雏菊(*Senecio pterophorus*)入侵种群对广谱天敌散大蜗牛(*Helix aspersa*)的抗性要强于原产地种群。

可见,尽管验证EICA假说的研究很多,但无论是在入侵种群和原产地种群竞争能力,还是在天敌防御能力的差异方面都没取得一致的结论,而同时从这两个角度验证EICA假说的研究还很少(Bossdorf *et al.*, 2005; Feng *et al.*, 2009)。一方面,这与不同外来植物可能有不同的入侵机制有关。外来植物入侵是一个复杂的过程,入侵成功与否取决于外来植物和被入侵群落的相互作用,并不一定所有的入侵都需要外来植物发生增强竞争能力的进化。有研究表明,入侵植物的竞争能力并不一定比本地植物强(Vilà & Weiner, 2004)。天敌逃逸也未必一定导致入侵种群降低防御能力,当入侵地资源比原产地匮乏时,即使从天敌取食压力中释放出来,入侵种群防御能力还是向着增强的方向进化(Zhang & Jiang, 2006)。另一方面,这也可能与研究方法有关,方法不同,得到的结果可能也不同。下面我们详细

讨论验证EICA假说时应注意的问题。

2.1.1 种内竞争实验

绝大多数同质种植园实验都是在没有竞争的单种条件下进行的,这种情况下测定的生长指标等不足以说明外来植物入侵种群和原产地种群竞争力的强弱(Bossdorf *et al.*, 2005; Ridenour *et al.*, 2008),研究结果也不能对外来植物的入侵潜力作出合理的预测(Bossdorf *et al.*, 2004, 2005)。即使少数研究采用了竞争实验方法,也多采用种间竞争实验(两地种群分别与其他物种竞争),而很少采用种内竞争实验(不同种群间的竞争)方法。外来植物在入侵地和原产地所遇到的竞争对象是不同的,入侵种群和原产地种群可能更适应各自分布地的竞争者(Callaway & Aschehoug, 2000; Hierro *et al.*, 2005),与入侵地和原产地的本地种竞争时可能会出现不同的结果。而种内不同种群间的竞争实验则可克服种间竞争实验的不足(Bossdorf *et al.*, 2004)。Rogers和Siemann(2004)把乌桕的入侵种群和原产地种群分别同多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)进行竞争,两地种群的生物量都没有因为竞争而受影响;Zou等(2008a)在乌桕原产地进行的种内竞争实验表明,入侵种群竞争能力强于原产地种群。但到目前为止,采用种内竞争实验方法验证EICA假说的研究还很少(Bossdorf *et al.*, 2004; Zou *et al.*, 2008a)。

2.1.2 入侵地和原产地多地点的长期研究

绝大多数相关研究只在一个同质种植园、一个生长季内比较入侵种群和原产地种群的差异,难以全面揭示两地种群间的异同,甚至会得出错误的结论。不同的种植园和不同的年份间土壤、气温、降雨等环境条件不同,而环境条件是影响植物生长、竞争等的重要因素(van Dijk *et al.*, 1997; Sexton *et al.*, 2002),一种植物或种群的表现难以在任何条件下都优于另一种植物或种群。如果外来植物入侵种群和原产地种群的表型可塑性相差较大,那么在不同条件下两类种群的表现优劣可能截然相反。基因型和环境的交互作用已被大量研究所证实(Colautti *et al.*, 2008)。

实验时间的效应与研究对象所处的生长发育时期有关:一种植物可能在生活史的某一阶段表现优于另一种植物,但在生活史的另一阶段表现可能不如另一种植物。如植物所含的次生代谢产物及营养成分的质和量直接影响天敌的取食行为,而这些

成分也常常随着植物的发育阶段而变化。

此外, 只在一个同质种植园开展研究, 也难以排除奠基者效应或者预适应基因型的引入对实验结果的可能影响。假如入侵植物源于原产地的部分种群, 且这部分种群在原产地的生境与种植园的环境相似; 而原产地种群来自相对多样的生境, 且部分种群的生境与种植园的环境不同, 那么在种植园内, 整体上入侵种群的表现就可能要好于原产地种群(Williams *et al.*, 2008)。而且, 入侵种群和原产地种群可能更适应各自分布地的生物和非生物环境, 开展研究的地点不同, 得到的结论可能也不同。因此, 有必要在入侵地和原产地同时开展研究 (van Kleunen & Schmid, 2003; Hierro *et al.*, 2005)。

2.1.3 入侵种群和原产地种群的可比性

供比较的入侵种群和原产地种群选择不当也会影响实验结果, 当种群表现与地理位置或环境直接相关时更是如此。而入侵种群和原产地种群表型性状的纬度或海拔等渐变格局非常普遍, 如一些菊科植物的繁殖能力在原产地和入侵地表现出相似的海拔渐变格局(负相关)(Alexander *et al.*, 2009)。此时, 当用于比较的入侵种群和原产地种群来自相近的海拔高度时, 两地种群繁殖能力相似; 当入侵种群来自相对低的海拔高度时, 其繁殖能力高于原产地种群; 而当入侵种群来自相对高的海拔高度时, 其繁殖能力低于原产地种群。Colautti等(2008)通过对28种植物、32个同质园实验结果的深入分析发现, 如不考虑纬度的影响, 入侵种群植株大于原产地种群, 繁殖能力相似; 如考虑纬度的影响(分析时以纬度、纬度和产地的交互作用作为因子), 入侵种群植株小于原产地种群但差异不显著, 繁殖能力高于原产地种群。因此, 验证EICA假说时, 应考虑入侵地和原产地种群地理位置或环境等的影响, 相比较的种群数量也要适当; 而且还要考虑外来种在原产地的进化历史和奠基者效应等对入侵种群和原产地种群表型性状的可能影响, 利用适当的方法验证引入后入侵种群是否发生了适应进化, 对此Keller和Taylor (2008)已作了深入分析。

2.1.4 入侵种群和原产地种群的天敌环境

天敌环境是影响外来植物进化的重要因素, 它与外来植物引入的时间长短、专性天敌的引进与否以及本地天敌是否攻击外来植物等密切相关。例如,

引入到入侵地后互花米草(*Spartina alterniflora*)对专性天敌光蝉(*Prokelisia marginata*)的防御能力降低, 引入时间越长、脱离专性天敌控制越久, 防御能力越低(Daehler & Strong, 1997)。在引入的早期, 外来植物不仅能逃脱原产地专性天敌的控制, 入侵地的广谱天敌也可能由于对其不了解等原因而不取食或很少取食外来植物, 此时外来植物可能防御能力降低而竞争力增强。但随着入侵时间的延长, 入侵地广谱天敌可能逐渐开始取食入侵植物, 其专性天敌也可能因有意或无意引入而逐渐增多, 此时入侵植物可能又通过进化增强防御能力。

例如, 欧洲防风(*Pastinaca sativa*)于1609年被引入到北美, 1869年在北美首次发现其专一性天敌欧洲防风草结网毛虫(*Depressaria pastinacella*)(无意引入)。Zangerl和Berenbaum(2005)研究发现, 1850–1889年采自美国的欧洲防风标本均未遭受欧洲防风草结网毛虫攻击, 种子中化学防御物质呋喃氧杂萘邻酮含量显著低于同时期的原产地标本种子; 1890–2001年采自美国的欧洲防风标本受到了欧洲防风草结网毛虫不同程度的攻击, 此时其标本种子中呋喃氧杂萘邻酮的含量显著升高, 甚至超过了1889年前采自原产地欧洲的防风种子。虽然以标本为材料影响了研究结果的说服力, 但Zangerl和Berenbaum(2005)的工作无疑为后人提供了很好的借鉴。Zangerl等(2008)的进一步研究表明, 结网毛虫被引入到新西兰两年后, 欧洲防风种子中的化防物质含量就显著升高。然而, Handley等(2008)把与天敌白车轴草单孢锈菌(*Puccinia lagenophorae*)互作时间长短不同的欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)的澳大利亚种群(互作时间长)、瑞士种群(时间中等, 约50年)和美国种群(无互作)种植于温室中, 发现不同种群的天敌防御能力差异不显著, 表明与天敌的互作时间长短对欧洲千里光的防御能力影响不大。在同质种植园中进一步开展类似研究不仅有助于揭示外来植物的入侵机制, 而且对外来入侵植物生物防治等也有重要指导意义。

2.1.5 专性天敌和广谱天敌的不同影响

没有区分专性天敌和广谱天敌的作用也是导致研究结果不一致的重要原因。在入侵地外来植物摆脱的只是专性天敌(Joshi & Vrieling, 2005), 但仍有可能受到入侵地的广谱天敌的攻击(Maron & Vilà, 2001), 因此, 它们对广谱天敌的抗性未必降

低。植物防御专性天敌和广谱性天敌的机制不同(Müller-Schärer *et al.*, 2004; Joshi & Vrieling, 2005; Ridenour *et al.*, 2008; Caño *et al.*, 2009)。量的防御(quantitative defense)主要通过高含量的纤维素、半纤维素、木质素、单宁和酚类等原生和次生代谢产物降低叶片等植物材料的可消化性(digestibility), 用于防御专性天敌和适应了植物毒素的广谱天敌(Müller-Schärer *et al.*, 2004)。质的防御(qualitative defense)主要是通过低含量高毒性的生物碱、生氰糖苷和芥子油苷等次生代谢产物来防御广谱天敌, 但适应了其毒性的专性天敌可利用它们作为化学信号识别寄主植物或作为自己的防御物质。例如, 飞机草(*Chromolaena odorata*)中的吡咯生物碱能防御植食性昆虫和微生物, 而西非臭腹腺蝗(*Zonocerus variegates*)可利用吡咯生物碱作为自身的防御物质(Boppré, 1991; Thoden *et al.*, 2007); 芥子油苷对不取食十字花科植物的昆虫如黑凤蝶(*Papilio polyxenes*)等幼虫有毒性, 但对取食此类植物的大菜粉蝶和小菜蛾等反而有引诱幼虫取食和成虫产卵的作用, 对菜蚜(*Brevicoryne brassicae*)也有诱食作用(Erickson & Feeny, 1974)。

量的防御物质含量高, 合成成本高, 对适合度影响较大; 而质的防御物质含量低, 合成成本低, 对适合度影响相对较小。因此, 在入侵地外来植物可以通过进化把原来防御专性天敌的物质和能量用于生长和(或)防御广谱天敌, 竞争能力提高, 而量的防御能力并不降低, 甚至可能增强(Genton *et al.*, 2005; Ridenour *et al.*, 2008; Caño *et al.*, 2009)。

2.2 修正的增强竞争能力的进化假说

结合入侵植物引入后天敌环境的变化情况, 以及植物防御专性天敌和广谱天敌的不同机制, Müller-Schärer等(2004)提出了修正的EICA假说。该假说认为, 在原产地, 天敌和竞争者都会给植物带来选择压力, 广谱天敌使植物提高质的防御能力, 专性天敌在使植物提高量的防御能力的同时降低质的防御能力(因引诱专性天敌), 竞争者使植物降低量的防御能力(因量的防御成本高), 最终权衡的结果是使植物质的防御能力和量的防御能力都维持在中等水平。在入侵地, 外来植物缺少专性天敌, 但仍然有广谱天敌和竞争者, 在广谱天敌的选择压力下, 外来植物将提高质的防御能力, 在竞争者的选择压力下, 外来植物将降低量的防御能力。因此,

在入侵地观察到的一些植物活力的提高可能是资源从高成本的量的防御向生长重新分配的结果, 低成本的质的防御可能会提高。

很多研究证实入侵种群的确降低了对专性天敌的防御能力(Müller-Schärer *et al.*, 2004; Wolfe *et al.*, 2004; Joshi & Vrieling, 2005; Müller & Martens, 2005; Stastny *et al.*, 2005)。例如, Daehler和Strong(1997)比较了专性天敌光蝉对互花米草华盛顿Willapa海湾种群(入侵1个世纪)、加利福尼亚旧金山种群(入侵仅20年)和原产地马里兰种群的取食情况, 发现光蝉更喜欢取食入侵时间长的华盛顿种群, 表明入侵种群对专性天敌的抗性降低。Joshi和Vrieling(2005)研究发现, 专性天敌朱砂蛾(*Tyria jacobaeae*)和*Platyptilia isodactylus*喜欢取食新疆千里光的入侵种群, 且取食入侵种群的朱砂蛾存活率高, 幼虫和蛹更大。Stastny等(2005)也发现专性天敌甲虫*Longitarsus jacobaeae*更喜欢取食新疆千里光的入侵种群。Zou等(2008b)在原产地中国的同质种植园中观察到, 专性天敌*Bikasha collaris*更喜欢取食乌柏入侵种群。Siemann和Rogers(2001)在美国的同质种植园实验表明, 乌柏入侵种群单宁含量低于原产地种群。类似地, Willis等(1999)发现, 千屈菜(*Lythrum salicaria*)入侵种群叶片中的酚类化合物含量也低于原产地种群。但也有研究表明, 外来植物入侵种群对专性天敌的防御能力并不比原产地种群低(Ridenour *et al.*, 2008; Cripps *et al.*, 2009)。

与修正的EICA假说一致, 很多研究表明在入侵地外来植物对广谱天敌的抗性提高。Leger和Forister(2005)用加利福尼亚罂粟的原产地种群和入侵种群饲养鳞翅目的两种广谱天敌粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)和西部栎柳毒蛾(*Orgyia vetusta*), 发现用原产地种群饲养的粉纹夜蛾的蛹较大, 西部栎柳毒蛾生长也较好。Wikström等(2006)研究表明, 在入侵地很少有广谱天敌取食*Fucus evanescens*, 且入侵种群苯三酚鞣质含量也高。Bossdorf等(2008)发现, 与原产地种群相比窄叶黄菀入侵种群能更有效地防御广谱天敌茄无网蚜(*Aulacorthum solani*)。Caño等(2009)也发现, 窄叶黄菀和非洲雏菊入侵种群吡咯生物碱含量、对广谱天敌散大蜗牛的防御能力均比原产地种群高, 并且窄叶黄菀的入侵种群比原产地种群生长好。Joshi和Vrieling(2005)发现, 与原产地种群相比, 新疆千里光入侵种群能更好地防

御广谱天敌, 吡咯生物碱类含量也更高。Müller和Martens(2005)发现, 群心菜(*Lepidium draba*)入侵种群芥子油苷化合物种类多, 且芥子油苷的主要成分白芥子硫苷含量和黑芥子酶的活性均比原产地种群高。

上述研究表明, 在入侵地外来植物可以通过提高防御能力来防止广谱天敌取食, 促进入侵, 这与新防卫假说(Novel Defense Hypothesis)一致(Lankau *et al.*, 2004)。

行为限制假说(Behavioural Constrain Hypothesis)认为, 外来植物的防御能力并不一定比本地植物强, 因为即使外来植物味美且营养丰富, 入侵地广谱天敌也可能因长期形成的取食习惯而不取食它(Lankau *et al.*, 2004)。那么, 依据最佳防御理论, 可以推测在入侵地外来植物对广谱天敌的防御能力降低。这与修正的EICA假说不一致, 但已被一些研究所证实。如Siemann和Rogers (2003a, b)发现, 在控制实验条件下, 广谱天敌蚜虫*Melanoplus angustipennis*更喜欢取食乌桕入侵种群叶片, 且取食入侵种群叶片的蚜虫生长也要好于取食原产地种群叶片的蚜虫; 但在入侵地的田间实验条件下, 蚜虫却很少取食无论是哪类种群的乌桕叶片。Hull-Sanders等(2007)发现, 广谱天敌甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)取食巨大一枝黄花入侵种群时生长速度比取食原产地种群快。Johnson等(2007)发现, 巨大一枝黄花入侵种群用于防御广谱天敌的双萜含量低于原产地种群。Cipollini等(2005)发现, 葱芥入侵种群芥子油苷含量低于原产地种群。

2.3 氮分配的进化假说

虽然EICA假说影响很大, 但目前还没得到很好的验证。除前面提到的问题外, 该假说还存在如下问题。首先, 尽管它强调优化“资源分配”的重要性, 但“资源”是什么并不明确, 而是笼统地指生物量(包括碳和能量)。毫无疑问, 优化生物量分配对任何植物都很重要(王俊峰和冯玉龙, 2004; 王俊峰等, 2004; 王满莲和冯玉龙, 2005; 王满莲等, 2006; Feng *et al.*, 2007b; Feng, 2008a, b), 但优化氮的分配对植物同样很重要(张亚杰和冯玉龙, 2004; Feng *et al.*, 2007a, c; Feng, 2008a, b; Feng *et al.*, 2008, 2009), 自然条件下氮常常是植物生长发育的限制因子, 植物吸收的氮在植株和叶片内分配的较小变化都可能导致生物量积累的很大变化。研究表明, 氮分配

特性与不同物种或同一物种不同环境下的资源捕获能力和利用效率密切相关, 但到目前为止, 有关外来入侵植物氮分配特性的研究还很少。

其次, EICA假说没有明确资源的分配部位, 而是笼统地说资源由“防御”向“生长”的再分配导致外来植物竞争能力提高。尽管目前化学防御物质的分配去向相对较明确(质和量的防御物质), 但作为资源的分配部位, “生长”还是很含糊的。

第三, EICA假说没有深入分析资源再分配导致入侵植物竞争能力提高的内在机制。验证EICA假说的文献多数只比较了外来种原产地种群和入侵种群在植株大小、生殖、天敌防御能力等方面的差异, 更关心入侵种群是否降低了天敌防御能力和提高了竞争能力, 而忽略了防御能力降低如何能够促使入侵种群竞争能力提高。文献对此的解释停留在防御(尤其是量的防御)是有成本的(Müller-Schärer *et al.*, 2004; Handley *et al.*, 2008), 因此推测降低防御的投入能导致竞争能力的提高。目前只有很少文献比较研究了外来种原产地种群和入侵种群叶片形态、生物量分配和生理特性等的差异(DeWalt *et al.*, 2004; Güsewell *et al.*, 2006; Maron, 2007; Zou *et al.*, 2007; Feng *et al.*, 2009)。因此, 外来种的功能性状(如光合能力、氮利用效率、比叶面积等)是否能发生进化、如何进化以及进化如何影响入侵植物的竞争能力等还不清楚。

最后, EICA假说没有区分专性天敌和广谱天敌对外来植物进化的可能影响。在入侵地外来植物缺少的可能只是专性天敌, 并不意味着不受广谱天敌的危害。修正的EICA假说对植物对专性天敌和广谱天敌的不同防御方式作了充分的论述, 但没有考虑到长期形成的取食习惯限制了入侵地本土昆虫取食外来植物这一因素。

针对上述问题, 一个新的理论“氮分配的进化假说”(Hypothesis of the Evolution of Nitrogen Allocation)被提出了(Feng *et al.*, 2007a, c, 2008, 2009; Feng, 2008a, b; Feng & Fu, 2008)。该假说的主要内容是氮在入侵植物的光合机构和天敌防御系统中的分配具有权衡关系, 这种权衡关系可以对入侵地的专性(广谱)天敌的缺乏作出进化响应, 即减少氮向防御系统的分配比例, 增加氮向光合机构的分配比例, 提高光合能力和氮利用效率等与资源捕获和利用相关的性状, 使入侵植物生长加快, 入侵成

功。这一假说明确了“资源”(即氮,而不是笼统地指生物量)及“资源”的分配部位(光合机构叶绿体、细胞壁中的蛋白质和含氮化学防御物质如生物碱、氰糖苷和芥子油苷等,而不是笼统地说“生长”和“防御”),首次阐明了“资源”重新分配导致外来植物成功入侵的理论基础,即提高资源捕获能力和利用效率,而不是简单地认为降低“防御”就能提高“生长”,明确指出了专性天敌和广谱天敌对假说的不同作用。该假说与EICA假说和修正的EICA假说的主要异同点见表1。

在原产地,叶氮不可避免地要分配到细胞壁和含氮化学防御物质中用于防御专性和广谱天敌,从而影响了氮向光合机构的分配。而在入侵地,外来植物逃离了原产地的专性天敌,且入侵地的本土近缘天敌尚未发生寄主转移,此时进化可能使外来植物降低对专性天敌量的防御能力,即降低木质素、纤维素、半纤维素、单宁和酚类等含量,致使细胞壁和其中的蛋白质含量降低,细胞壁占细胞总重比

例降低,细胞壁中氮占细胞总氮比例降低,把更多的氮分配到光合机构。

关于入侵地的广谱天敌,有两种情况:(1)广谱天敌不危害外来植物,进化使外来植物降低对广谱天敌质的防御能力,含氮化防物质含量可能降低,更多的氮可被分配到光合机构;(2)广谱天敌能危害外来植物,进化可能使入侵植物提高质的防御能力,含氮化防物质含量可能升高,影响氮向光合机构的分配。但质的防御物质含量较低(与“质的防御”成本低一致),况且有些植物质的防御物质还不含氮,对氮分配的影响可能较小。因此,无论广谱天敌的影响如何,氮分配的进化假说都可能成立。

为验证氮分配的进化假说,Feng等(2009)利用同质种植园实验比较研究了我国恶性入侵杂草紫茎泽兰10个入侵种群(中国和印度)和5个原产地种群(墨西哥),发现:(1)入侵种群通过进化提高了氮向光合机构的分配比例,降低了氮向细胞壁的分配比例,二者具有权衡关系;(2)氮分配的权衡关系是

表1 EICA假说、修正的EICA假说和氮分配的进化假说的比较
Table 1 Comparisons among EICA Hypothesis, the Refinement of EICA Hypothesis, and the Hypothesis of the Evolution of Nitrogen Allocation

特性 Characteristics	EICA假说 EICA Hypothesis	修正的EICA假说 The Refinement of EICA Hypothesis	氮分配的进化假说 The Hypothesis of the Evolution of Nitrogen Allocation
是否区分专性天敌和广谱天敌的作用 Whether differentiate the roles of specialist and generalist enemies	不区分 Not differentiate	区分 Differentiate	区分 Differentiate
逃逸的天敌类型 Types of enemies escaped by invasive plants	专性天敌和广谱天敌 Specialists and generalists	专性天敌 Specialists	专性天敌和广谱天敌(不总是) Specialists and generalists (not always)
专性天敌抗性(量的防御物质含量)的变化 Changes in resistance to specialists (contents of chemicals related to quantitative defense)	降低 Decrease	降低 Decrease	降低 Decrease
广谱天敌抗性(质的防御物质含量)的变化 Changes in resistance to generalists (contents of chemicals related to qualitative defense)	降低 Decrease	升高 Increase	降低(当天敌不危害入侵种时)或升高(当天敌危害入侵种时) Decrease (when enemies do not attack invaders) or increase (when enemies attack invaders)
竞争能力的变化 Changes in competitive ability	升高 Increase	升高 Increase	升高 Increase
再分配的资源 Resources reallocated	生物量(碳和能量) Bio-mass (carbon and energy)	生物量(碳和能量) Bio-mass (carbon and energy)	氮 Nitrogen
分配的部位 Where allocated	“生长”和“防御” “Growth” and “Defenses”	“生长”和“防御” “Growth” and “Defenses”	叶绿体、细胞壁中的蛋白质、含氮化学防御物质 Chloroplast, proteins in cell walls, and nitrogen-based defensive chemicals
是否阐明竞争能力提高的机制 Whether elucidate the mechanisms underlying increased competitive ability	未阐明 Not elucidate	未阐明 Not elucidate	阐明了,即通过提高资源捕获能力和利用效率 Elucidate, i.e. via increasing resource capture ability and use efficiency

验证各假说时都应注意采用适当的研究方法,包括分子生物学方法。Suitable approaches including molecular approaches should be adopted when testing these hypotheses.

由比叶面积调控的, 比叶面积与氮向光合机构的分配比例呈正相关, 与氮向细胞壁的分配比例呈负相关; (3)入侵种群高的比叶面积和低的细胞壁蛋白含量表明其天敌防御能力降低, 这与其低密度的大叶相一致; (4)氮向光合机构分配的增加提高了入侵种群的光合能力和光合氮利用效率等; (5)种植园内入侵种群的株高和地茎均大于原产地种群, 这与两地自然条件下生长的植株的差异一致。研究结果支持氮分配的进化假说。Zou等(2007)发现乌桕入侵种群的比叶面积高于原产地种群, Cipollini等(2005)发现葱芥入侵种群芥子油苷含量低于原产地种群, 间接支持氮分配的假说。

3 小结

外来植物可以通过遗传分化对入侵地的非生物环境作出局域适应, 这可能是预适应基因型引入的结果, 也可能是引入后进化的结果。要确定入侵植物是否发生了引入后的适应进化, 不仅要研究入侵种群间是否存在由遗传决定的表型分化, 并且和原产地种群相比较, 还要通过分子标记研究确定入侵地和原产地多个种群间的谱系关系、引入历史和途径等。有关入侵植物进化机制的研究还很少(Novak, 2007), 研究遗传变异如何影响适应性, 有助于了解植物是如何适应新的或变化着的环境(Barrett & Schluter, 2008)。探讨入侵植物成功入侵的遗传基础, 即适应进化的变异来源, 鉴定与入侵性相关的功能基因很可能成为今后入侵生态学研究热点之一(Prentis *et al.*, 2008)。

为更好地了解外来植物如何对入侵地的天敌环境作出进化响应, 需要考虑专性天敌和广谱天敌对外来植物进化影响的差异以及植物对专性天敌和广谱天敌防御机制的差异, 在入侵地和原产地多个同质园中, 采用种内竞争实验方法验证假说。以往研究多比较入侵种群和原产地种群受天敌危害程度或取食后天敌的表现, 进而推测不同种群对天敌抗性的差异, 只有少数研究直接测定了两地种群化防物质的差异, 但很少作防御物质的活性分析, 而只有活性成分的变化才能反映天敌环境变化引起的化防能力进化。因此, 必须对入侵种群和原产地种群的化防物质进行直接的测定分析。

针对EICA假说存在的问题, Feng等(2007,

2009)提出并较好地证实了氮分配的进化假说, Zou等(2007)和Cipollini等(2005)的研究结果也间接支持该假说。尽管如此, 氮分配的进化假说仍存在问题, 需继续加以验证。入侵地和原产地非生物环境的差异也会影响外来植物防御能力的进化(Zhang & Jiang, 2006), 进而影响氮分配的进化。与修正的EICA假说类似, 氮分配的进化假说也依赖于最佳防御理论, 而该理论还存在争议(Müller-Schärer *et al.*, 2004); 不同种群受专性天敌和广谱天敌的危害时间和程度及其介导的选择压力等对不同种群质和量的防御物质的选择等都会影响外来植物氮分配的进化。

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.
- Amsellem L, Noyer JL, Le Bourgeois T, Hossaert-McKey M (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, **9**, 443–455.
- Barrett RD, Schluter D (2008) Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 38–44.
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.
- Boppré M (1991) A non-nutritional relationship of *Zonocerus variegatus* (Orthoptera) to *Chromolaena odorata* (Asteraceae) and general implications for weed management. In: *Ecology and Management of Chromolaena odorata* (eds Muniappan R, Ferrar R), pp. 153–157. Biotrop Special Publication, Bogor, Indonesia.
- Bosssdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B (2004) Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters*, **7**, 346–353.
- Bosssdorf 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.
- Bosssdorf O, Lipowsky A, Prati D (2008) Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions*, **14**, 676–685.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**, 521–523.
- Caño L, Escarré J, Vrieling K, Sans FX (2009) Palatability to a generalist herbivore, defence and growth of invasive and na-

- tive *Senecio* species: testing the evolution of increased competitive ability hypothesis. *Oecologia*, **159**, 95–106.
- Cipollini D, Mbagwu J, Barto K, Hillstrom C, Enright S (2005) Expression of constitutive and inducible chemical defenses in native and invasive populations of *Alliaria petiolata*. *Journal of Chemical Ecology*, **31**, 1255–1267.
- 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.
- Daehler CC, Strong DR (1997) Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth. *Oecologia*, **110**, 99–108.
- DeWalt SJ, Denslow JS, Hamrick JL (2004) Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, **138**, 521–531.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008a) Invading populations of an ornamental shrub show rapid life history evolution despite genetic bottlenecks. *Ecology Letters*, **11**, 701–709.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008b) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, **17**, 431–449.
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 7043–7050.
- Erickson JM, Feeny P (1974) Sinigrin: a chemical barrier to the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Ecology*, **55**, 103–111.
- Etterson JR, Delf DE, Craig TP, Ando Y, Ohgushi T (2008) Parallel patterns of clinal variation in *Solidago altissima* in its native range in central USA and its invasive range in Japan. *Botany*, **86**, 91–97.
- 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.
- Filchak KE, Roethele JB, Feder JL (2000) Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. *Nature*, **407**, 739–742.
- 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.
- Geng YP (耿宇鹏), Zhang WJ (张文驹), Li B (李博), Chen JK (陈家宽) (2004) Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants. *Biodiversity Science (生物多样性)*, **12**, 447–455. (in Chinese with English abstract)
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B, Chen JK, Lu BR, Song ZP (2007) Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biological Invasions*, **9**, 245–256.
- Genton BJ, Kotanen PM, Cheptou PO, Adolphe C, Shykoff JA (2005) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia*, **146**, 404–414.
- Güesewell S, Jakobs G, Weber E (2006) Native and introduced populations of *Solidago gigantea* differ in shoot production but not in leaf traits or litter decomposition. *Functional Ecology*, **20**, 575–584.
- Handley RJ, Steinger T, Treier UA, Muller-Scharer H (2008) Testing the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis in a novel framework. *Ecology*, **89**, 407–417.
- Hermes DA, Mattson WJ (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, **67**, 283–335.
- 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.
- Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, Berrigan D, Serra L (2000) Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, **287**, 308–309.
- Hull-Sanders HM, Clare R, Johnson RH, Meyer GA (2007) Evaluation of the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis: loss of defense against generalist but not specialist herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, **33**, 781–799.

- Johnson RH, Hull-Sanders HM, Meyer GA (2007) Comparison of foliar terpenes between native and invasive *Solidago gigantea*. *Biochemical Systematics and Ecology*, **35**, 821–830.
- Jonas CS, Geber MA (1999) Variation among populations of *Clarkia unguiculata* (Onagraceae) along altitudinal and latitudinal gradients. *American Journal of Botany*, **86**, 333–343.
- Joshi J, Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, **8**, 704–714.
- Keller SR, Taylor DR (2008) History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters*, **11**, 852–866.
- Kollmann J, Bañuelos MJ (2004) Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity and Distributions*, **10**, 377–385.
- Lambrinos JG (2004) How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology*, **85**, 2061–2070.
- Lankau RA, Rogers WE, Siemann E (2004) Constraints on the utilisation of the invasive Chinese tallow tree *Sapium sebiferum* by generalist native herbivores in coastal prairies. *Ecological Entomology*, **29**, 66–75.
- 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.
- Leger EA, Rice KJ (2003) Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters*, **6**, 257–264.
- Leger EA, Forister ML (2005) Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*). *Diversity and Distributions*, **11**, 311–317.
- 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.
- Li B, Suzuki JI, Hara T (1998) Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, **115**, 293–301.
- Li YP, Feng YL (2009) Differences in seed morphometric and germination traits of crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) from different elevations. *Weed Science*, **57**, 26–30.
- Maron JL, Vilà M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**, 361–373.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **74**, 261–280.
- Maron JL, Elmendorf SC, Vilà M (2007) Contrasting plant physiological adaptation to climate in the native and introduced range of *Hypericum perforatum*. *Evolution*, **61**, 1912–1924.
- Meyer G, Clare R, Weber E (2005) An experimental test of the evolution of increased competitive ability hypothesis in goldenrod, *Solidago gigantea*. *Oecologia*, **144**, 299–307.
- Montague JL, Barrett SCH, Eckert CG (2008) Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 234–245.
- Monty A, Mahy G (2009) Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia*, **159**, 305–315.
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 417–422.
- Müller C, Martens N (2005) Testing predictions of the ‘evolution of increased competitive ability’ hypothesis for an invasive crucifer. *Evolutionary Ecology*, **19**, 533–550.
- Neuffer B, Hurka H (1986) Variation of growth form parameters in *Capsella* (Cruciferae). *Plant Systematics and Evolution*, **153**, 265–279.
- Novak SJ (2007) The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 3671–3672.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, **13**, 288–294.
- Rice KJ, Mack RN (1991) Ecological genetics of *Bromus tectorum*. III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia*, **88**, 91–101.
- Ridenour WM, Vivanco JM, Feng YL, Horiuchi J, Callaway RM (2008) No evidence for trade-offs: *Centaurea* plants from America are better competitors and defenders. *Ecological Monographs*, **78**, 369–386.
- 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.
- Sexton JP, McKay JK, Sala A (2002) Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications*, **12**, 1652–1660.
- 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.

- Stamp N (2003) Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 23–55.
- 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.
- Thoden TC, Boppre M, Hallmann J (2007) Pyrrolizidine alkaloids of *Chromolaena odorata* act as nematocidal agents and reduce infection of lettuce roots by *Meloidogyne incognita*. *Nematology*, **9**, 343–350.
- van Kleunen M, Schmid B (2003) No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, **84**, 2816–2823.
- van Kleunen M, Fischer M (2008) Adaptive rather than non-adaptive evolution of *Mimulus guttatus* in its invasive range. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 213–223.
- van Dijk H, Boudry P, McCombie H, Vernet P (1997) Flowering time in wild beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) along a latitudinal cline. *Acta Oecologica*, **18**, 47–60.
- Vilà M, Weiner J (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, **105**, 229–238.
- Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙) (2004) The effect of light intensity on biomass allocation, leaf morphology and relative growth rate of two invasive plants. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **28**, 781–786. (in Chinese with English abstract)
- Wang JF (王俊峰), Feng YL (冯玉龙), Liang HZ (梁红柱) (2004) Adaptation of *Eupatorium adenophorum* photosynthetic characteristics to light intensity. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **15**, 1373–1377. (in Chinese with English abstract)
- Wang ML (王满莲), Feng YL (冯玉龙) (2005) Effects of soil nitrogen levels on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **29**, 697–705. (in Chinese with English abstract)
- Wang ML (王满莲), Feng YL (冯玉龙), Li X (李新) (2006) Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **17**, 602–606. (in Chinese with English abstract)
- Weber E, Schmid B (1998) Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*, **85**, 1110–1121.
- Whitney KD, Gabler CA (2008) Rapid evolution in introduced species, ‘invasive traits’ and recipient communities: challenges for predicting invasive potential. *Diversity and Distributions*, **14**, 569–580.
- Wikström SA, Steinarsdóttir MB, Kautsky L, Pavia H (2006) Increased chemical resistance explains low herbivore colonization of introduced seaweed. *Oecologia*, **148**, 593–601.
- 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.
- Willis AJ, Thomas MB, Lawton JH (1999) Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? *Oecologia*, **120**, 632–640.
- 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.
- Winn AA, Gross KL (1993) Latitudinal variation in seed weight and flower number in *Prunella vulgaris*. *Oecologia*, **93**, 55–62.
- Wolfe LM, Elzinga JA, Biere A (2004) Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters*, **7**, 813–820.
- Zangerl AR, Berenbaum MR (2005) Increase in toxicity of an invasive weed after reassociation with its coevolved herbivore. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **102**, 15529–15532.
- Zangerl AR, Stanley MC, Berenbaum MR (2008) Selection for chemical trait remixing in an invasive weed after reassociation with a coevolved specialist. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 4547–4552.
- Zhang CL (张常隆), Li YP (李扬苹), Feng YL (冯玉龙), Zheng YL (郑玉龙), Lei YB (类延宝) (2009) Roles of phenotypic plasticity and local adaptation in *Eupatorium adenophorum* invasions in different altitude habitats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **29**, 1940–1946. (in Chinese with English abstract)
- Zhang DY, Jiang XH (2006) Interactive effects of habitat productivity and herbivore pressure on the evolution of anti-herbivore defense in invasive plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, **242**, 935–940.
- Zhang YJ (张亚杰), Feng YL (冯玉龙) (2004) The relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in seedlings of two *Ficus* species grown under different irradiance. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), **30**, 269–276. (in Chinese with English abstract)
- Zou JW, 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 JW, Rogers WE, Siemann E (2008a) Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Biological Invasions*, **10**, 291–302.
- Zou JW, Siemann E, Rogers WE, DeWalt SJ (2008b) Decreased resistance and increased tolerance to native herbivores of the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Ecography*, **31**, 663–671.

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 时意专)