

外来植物入侵对生物多样性的影响 及本地生物的进化响应

类延宝 肖海峰 冯玉龙*

(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)

摘要: 越来越多的证据表明, 入侵植物能通过杂交和基因渐渗等对本地种造成遗传侵蚀, 甚至产生新的“基因型”来影响本地种的遗传多样性; 通过生境片段化, 改变本地种种群内和种群间的基因交流, 造成近亲繁殖和遗传漂变, 间接影响本地种的遗传多样性。另一方面, 本地种能对入侵植物做出适应性进化响应, 以减小或消除入侵植物的危害。本地种在与入侵植物的互作过程中产生了一系列的适应进化、物种形成以及灭绝事件, 且这些事件不仅局限于地上生态系统, 土壤生物多样性同样受到影响, 甚至也能发生进化响应。为更全面地了解外来植物入侵的生态后果和本地生物的适应潜力, 本文综述了外来植物入侵对本地(地上和地下)生物(遗传)多样性的影响以及本地生物的进化响应, 讨论了外来植物入侵导致的遗传和进化变化与其入侵性的关系, 并提出了一些值得研究的课题, 如土著种与外来种的协同进化、植物—土壤反馈调节途径和全球变化其他组分与生物入侵的关系等。

关键词: 生物入侵, 进化响应, 遗传多样性, 地下生态系统

Impacts of alien plant invasions on biodiversity and evolutionary responses of native species

Yanbao Lei, Haifeng Xiao, Yulong Feng*

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

Abstract: The impacts of invasive alien species on the genetic diversity and evolutionary responses of native species are poorly understood. Accumulating evidence shows that invasive plant species can lead to genetic erosion of natives directly through hybridization and gene infiltration, or even affect genetic diversity of natives through creation of new “genotypes”. Exotic species can also alter genetic diversity of natives indirectly through habitat fragmentation and modification, processes which influence gene flow within and among populations and result in inbreeding and genetic drift. On the other hand, some studies show that native species can respond evolutionarily to invasive plants, thereby reducing or eliminating invasive impacts. While interacting with invasive species, native species in both above- and below-ground ecosystems exhibit a series of evolutionary events such as adaptation, speciation or extinction. To more comprehensively evaluate the ecological impacts of biological invasions and the adaptive potential of natives, here we review the impacts of invasive plants on biological (genetic) diversity of native species, and the evolutionary responses of natives. We also discuss relationships between the genetic and evolutionary responses of natives and the success of invasive plants, and propose topics for further research.

Key words: biological invasions, evolutionary response, genetic diversity, belowground ecosystem

21世纪全球变化趋势加剧的新形势下, 全球贸易、旅游和交通的迅速发展, 为外来种的远距离迁

移与入侵、传播与扩散创造了条件, 外来生物入侵的危险也日益增加。外来入侵物种通过改变入侵地

收稿日期: 2010-06-19; 接受日期: 2010-07-27

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(30830027)、青年项目(30900220)和中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-YW-Z-1019)

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

的自然生态系统、降低物种多样性而对当地社会、经济甚至人类的健康产生严重危害(Sala *et al.*, 2000; D'Antonio & Kark, 2002; Dennis, 2004)。然而, 人们对外来生物入侵的生态危害, 尤其是入侵对土著物种遗传多样性和进化方面的影响及其机理还不是十分清楚。越来越多的证据表明, 外来植物在入侵新栖息地的过程中会发生快速的适应性进化, 这种进化可能是遗传变异和自然选择共同作用的结果。同时, 外来植物的到来打破了生态系统原有的平衡, 通过形成新的种间关系(竞争、捕食和寄生等)直接影响土著种, 也能通过对资源的干扰和破坏间接影响土著种(Simberloff, 2009)。作为对外来种到来的响应, 土著种也会形成新的适应性进化特征(Whitney & Gabler, 2008)。因此, 伴随着生物入侵的发生, 特定生物类群的进化方向可能会发生改变(Maron *et al.*, 2004; Hierro *et al.*, 2005; Maron *et al.*, 2007; Bossdorf *et al.*, 2008; Feng *et al.*, 2009)。自然界中物种进化的时间是漫长的, 相对而言, 生物入侵中的物种进化是快速的。因此, 生物入侵为人们提供了一个对微进化(microevolution)进行研究的绝好机会(Lambdon, 2008; MacDougall *et al.*, 2009)。

长期以来, 人们更多地关注生物入侵对物种多样性(尤其是濒危物种)的影响, 而忽略了对遗传多样性的影响。在入侵的进化生物学研究中, 较多地关注外来种, 而对土著种产生的适应性进化重视不够。作为自然选择条件下适应当地生态系统的土著种, 无论对本地区的资源独特性, 还是对维持生态系统的稳定性都有重要的潜在意义。因此, 深入研究植物入侵导致的土著种遗传多样性的变化以及土著种的适应进化, 对保护遗传多样性和本地生态系统完整性都有着深远的意义。另一方面, 目前评价外来植物入侵生态后果的研究多集中在入侵对生态系统地上部分的影响, 而对生态系统地下部分的生物多样性及生态系统过程影响的研究相对较少。外来植物对本地植物群落结构的影响, 必然引起土壤生态系统结构和功能发生改变, 而这种改变很可能有利于外来植物在与土著植物的竞争中获得优势, 从而加剧外来植物的入侵危害。关于外来入侵植物的进化已有评述(冯玉龙等, 2009), 本文不再赘述。本文综述了外来植物入侵对本地生物(遗传)多样性的影响以及本地生物的进化响应, 讨论了外来植物入侵导致的遗传和进化变化与其入侵

性的关系, 并提出了一些值得研究的课题。

1 外来植物入侵对地上生物的影响及其适应进化

入侵植物可以通过竞争或占据本地物种生态位来排挤本地种, 从而使本地物种的种类和数量减少, 甚至导致物种濒危或灭绝, 最终导致生态系统单一退化, 改变或破坏当地的自然景观(李博等, 2001; 万方浩等, 2002)。如由于加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的危害, 上海已经有30多种土著物种局部消失, 占上海地区土著物种的1/10。互花米草(*Spartina alterniflora*)入侵福建等地沿海滩涂, 导致红树林湿地生态系统遭到破坏, 红树林消失, 滩涂鱼虾蟹贝类以及其他生物不能生存, 原有的200多种生物减少到20多种(左平等, 2009)。

1.1 入侵植物对本地植物遗传多样性的影响

入侵植物对本地种的遗传多样性的影响可以是直接的, 如通过杂交(hybridization)和基因渐渗(introgression)(Rhymer & Simberloff, 1996); 也可以是间接的, 如通过改变自然选择模式或本地种群内或种群间的基因交流。有些入侵植物能与同属近缘种、甚至不同属的物种杂交, 这种基因交流能改变本地物种的遗传结构和遗传多样性, 引起本地种独特的基因型消失, 导致基因侵蚀(genetic erosion)。例如, 互花米草入侵美国西海岸后, 能与本地近缘种加利福尼亚米草(*S. foliosa*)发生种间杂交, 由于互花米草具有较大的雄性适合度, 种间杂交导致加利福尼亚米草种群基因同质化, 降低了其遗传多样性(Anttila *et al.*, 2000)。入侵植物与本地种之间的杂交还能产生不育的杂合体, 与本地种竞争资源, 这对本地种来说是浪费配子(向言词等, 2001), 甚至能导致本地种的濒危与灭绝。如, McMillan和Wilcove (1994)记载的24个濒危物种中, 有3个种就是由于和外来植物杂交而灭绝。另一方面, 入侵植物和本地种的杂交也有可能增加入侵地的生物多样性。如加拿大一枝黄花能与假紫菀(*Aster ptarmicoides*)杂交, 产生一种新的花卉*Solidaster luteus*, 到目前为止, 该杂种尚未对环境产生任何不良的影响(董梅等, 2006)。New Flora of the British Isles记录的大不列颠岛上2,834种新植物中有1,264种是外来种, 91个种是外来种和本地种(70种), 或外来种和外来种(21种)间的杂交种, 这些杂交种有近

一半是不育的(Abbott, 1992)。

入侵种可以通过杂交产生新的“基因型”对本地种产生间接影响。杂交产生的后代可能兼有双亲的有利性状,还可能产生双亲都不具备的新特征,它们可以入侵到双亲不能生存的环境,从而使土著物种面临更大的压力,甚至使其濒临灭绝(Ridley & Ellstrand, 2010)。如起源于英国的入侵物种大米草就是美洲的互花米草与欧洲米草(*S. maritima*)杂交再经染色体加倍以后形成的。大米草的入侵能力极强,能占据亲本不能生长的裸滩生境,对土著种的生长、分布产生严重影响。最近,Castillo等(2010)在伊比利亚半岛发现一种新的米草杂种,即外来植物密花米草(*S. densiflora*)和本地植物欧洲米草的杂种,该杂种同样具有更广的生态幅。外来杂草和本地农作物之间的杂交也能形成新的物种,如一种外来的向日葵*Helianthus annuus*与当地的一种土著向日葵*H. debilia*杂交产生了一个新的亚种*H. annuus texanus*,造成“杂种爆发”(hybrid swarm)现象(Mooney & Cleland, 2001; Snow *et al.*, 2010)。

入侵植物也可以不经过基因交流对本地种产生影响,外来物种的入侵可导致生境片段化,大而连续的生境变成空间上相对隔离的小生境,当土著物种种群被分割成不同数目的小种群后,其杂合度和等位基因多样性迅速降低(Fitzpatrick *et al.*, 2010)。随着生境片段化,残存的次生植被常被入侵种分割、包围和渗透,使土著物种种群进一步破碎化,造成一些植物的近亲繁殖(inbreeding)和遗传漂变(genetic drift)(Mooney & Cleland, 2001)。近交会使得纯合性增加,从而导致个体的适合度和活力下降,进而形成近亲衰退(陈毅峰和严云志, 2005)。由于生境片段化的取样效应,小种群中某些稀有等位基因将不被“取样”而从后代中消失,造成遗传漂变,虽然频率较低的等位基因对遗传多样性的贡献很小,但对适应特殊环境很重要(Miller, 2010),这对本地物种的生存显然不利。

1.2 本地物种对入侵植物的适应性进化

外来种在抵达新栖息地后需要占据一定的生态位,如果它们所占用的生态位在入侵事件发生前不是空缺的,那么在外来种和土著种之间就存在生态位利用上的竞争。外来种的到来打破了当地生态系统中原有的生态平衡,通过新的种间作用关系(包括竞争、捕食和寄生等)对土著种构成了直接的

影响;也会通过对资源的干扰和破坏对土著种构成间接的影响(Mealor & Hild, 2007)。作为对外来种到来的响应,土著种也会形成新的适应性进化特征(Whitney & Gabler, 2008)。

在面对一些可食外来入侵植物时,北美的一种土著昆虫*Jadera hermtoloma*表现出生态位的分化而产生了广泛的适应性,在口器形态和摄食选择上发生了适应性进化。在美国中南部,外来植物种子比土著物种种子的体积大,这种昆虫的口器表现出延长的进化;但在美国南部的佛罗里达,外来植物种子的体积小,这种昆虫表现出相反的进化,即口器长度缩短。外来植物的到来不仅使这种昆虫在形态上发生了适应性进化,而且还导致了它在可食种子的选择上表现出明显变化,即它更倾向于选择取食外来植物的种子,这些变化都是在20–50年(40–150个世代)完成的(Carroll & Boyd, 1992; Carroll & Dingle, 1996)。Phillips和Shine (2004)发现,甘蔗蟾蜍(*Bufo marinus*)入侵澳洲80年后,取食它的本地蛇类的形态发生了显著变化,两种对蟾蜍敏感的蛇*Pseudechis porphyriacus*和*Dendrelaphis punctulatus*体型变大,而头部相对变小,而未与蟾蜍接触过的蛇类*Hemiaspis signata*和*Tropidonophis mairii*的变化很小。Kiesecker和Blaustein (1997)的研究发现,不同种群红腿蛙(*Rana aurora*)的蝌蚪对外来捕食者牛蛙(*R. catesbeiana*)做出的响应不同。在感觉到牛蛙出现的信号时,经历过牛蛙入侵的红腿蛙种群的蝌蚪主动减少了活动范围,并寻找避难所,而没有经历过牛蛙入侵的红腿蛙种群的蝌蚪行为未发生明显的改变,从而被牛蛙捕食的机率更大。同样,面对外来入侵种时,本地植物也能表现出类似动物的适应性进化。入侵北美的斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)能通过释放化感物质儿茶酚抑制本地种的生长,与未经历斑点矢车菊入侵影响的北美本地植物相比,受斑点矢车菊入侵影响20–30年后的本地植物对儿茶酚的耐受能力更强,而且也能更好地应对来自欧亚大陆的其他外来种(Callaway *et al.*, 2005)。

上述研究只涉及本地种对一种或一类外来入侵种(入侵植物)的进化响应,有关本地种对两类或多类外来入侵种(如入侵植物和入侵昆虫等)进化响应的研究还不多。Lau (2006)研究了加州草原本地种兰格尔百脉根(*Lotus wrangelianus*)在先后遭遇外

来植物南苜蓿(*Medicago polymorpha*)和外来食草昆虫象鼻虫(*Hypera brunneipennis*)入侵后的响应。南苜蓿是在19世纪入侵到加州草原的,而象鼻虫在20世纪60年代入侵到该地区。对经历过入侵和未经历过入侵的兰格尔百脉根进行的交互移植实验表明,兰格尔百脉根对外来植物和昆虫的系列入侵(serial invasion)没产生进化响应,即与未经历过入侵影响的兰格尔百脉根种群相比,经历过入侵的兰格尔百脉根种群并未表现出竞争优势。但当使用杀虫剂降低象鼻虫取食压力时,经历过入侵的兰格尔百脉根种子产量更高,显示出更好的适应性。他认为,在南苜蓿入侵的前80多年里,兰格尔百脉根已经产生了适应性进化,但是在最近的40年里,食草动物象鼻虫的入侵将这种适应性进化覆盖或抵消了。可能的解释是遭受南苜蓿入侵后,兰格尔百脉根经历了与南苜蓿的竞争,从而比未经历过入侵的兰格尔百脉根竞争能力更强,长势旺盛,而防御能力降低,这样象鼻虫入侵到该地时,更喜欢取食来自入侵生境的兰格尔百脉根,造成其适应性降低。另外,象鼻虫也取食南苜蓿,减轻了南苜蓿对兰格尔百脉根的竞争效应,降低了兰格尔百脉根的适应性进化的动力。这样,植食昆虫象鼻虫的入侵最终抵消了南苜蓿入侵对本地种带来的适应性进化。

2 外来植物入侵对地下生物的影响及其反馈作用

目前,对生态系统地下部分的生物多样性及生态系统过程影响的研究相对较少(Levine *et al.*, 2003)。随着对生态系统地下过程重要性认识的深入,越来越多的科学家开始重视研究外来植物入侵对土壤理化性质、土壤生物多样性和生态系统过程的影响(贺金生等, 2004; Callaway *et al.*, 2004; Wardle *et al.*, 2004)。外来植物入侵后,必然引起土壤生态系统结构和功能发生改变。这种改变很可能有利于外来植物在与土著植物的竞争中获得优势,从而加剧外来植物的入侵危害(陈慧丽等, 2005; Mangla *et al.*, 2008)。因此,了解外来植物入侵对土壤生态系统的影响,对于揭示入侵机制、有效管理入侵植物和恢复与重建受损生态系统都有着深远的意义。

2.1 入侵植物对土壤微生物的影响

土壤微生物直接参与凋落物分解、根系养分吸收等土壤生态系统过程,其多样性改变对生态系统

功能和稳定性有着重要的影响。由于不同植物根系分泌物(root exudates)的化学组成及根系周转(root turnover)速率存在差异,因而外来植物取代土著植物后会改变根系对土壤的营养物质输入,从而影响土壤微生物的结构与功能(Kourtev *et al.*, 2002)。外来植物与土著植物凋落物数量和质量差异也会影响土壤微生物多样性(Saggar *et al.*, 1999)。此外,外来植物会改变入侵地土壤的水分状况及土壤结构等物理特性,从而间接地影响土壤微生物的多样性(Kourtev *et al.*, 1999)。

土壤中的微生物群落结构和功能与地上植物群落联系密切(Wardle *et al.*, 2004),常表现为动态反馈关系。外来植物入侵能引起入侵地土壤微生物群落发生变化,反过来这种变化可以影响外来植物与土著植物间的竞争,进一步改变地上植物群落。这种反馈作用包括正反馈、负反馈和中性反馈,反馈的方向取决于入侵地聚集的土传病原体等产生的负效应与聚集的菌根真菌、固氮菌及其他有益土壤微生物等产生的正效应的相对强弱(Wolfe & Klironomos, 2005)。

大量研究表明外来植物入侵可以改变土壤微生物的多样性和活性。Belnap和Phillips(2001)比较了入侵美国犹他州的外来植物旱雀麦(*Bromus tectorum*)、土著C₃植物(*Stipa comata*和*S. hymenoides*)及C₄植物(*Hilaria jamesii*)群落土壤中真菌物种组成与数量及可培养细菌生物量的差异,结果表明土著C₃与C₄植物群落土壤真菌的物种种类与数量均显著高于外来植物;土著C₃植物群落土壤可培养细菌的生物量亦显著高于外来植物,但C₄植物群落土壤可培养细菌的生物量却显著低于外来植物。Duda等(2003)发现入侵美国西部的盐生草(*Halogeton glomeratus*)的土壤细菌功能多样性显著高于土著植物。Batten等(2006)采用磷脂脂肪酸法(PLFA)比较了两种入侵植物黄矢车菊(*Centaurea solstitialis*)和钩刺山羊草(*Aegilops triuncialis*)与5种本地植物的根际微生物群落结构差异,发现尽管外来植物仅入侵一年,但它们根际含有更丰富的脂肪酸多样性,有更多的硫氧化细菌和丛枝菌根真菌。牛红榜等(2007b)采用PLFA和传统培养相结合的方法研究了紫茎泽兰对入侵地土壤微生物群落结构的影响,发现紫茎泽兰入侵提高了土壤自生固氮菌和氨氧化细菌的数量,增加了植物可利用的土壤养分含量。

进一步的分离培养实验表明,紫茎泽兰根际土壤中存在着丰富的芽孢杆菌和假单胞菌,这些优势细菌类群对番茄枯萎病菌和青枯病菌有着不同程度的拮抗作用,这可能是紫茎泽兰免受土传病害侵扰的重要原因之一。

外来植物入侵导致的土壤微生物群落,尤其是某些功能微生物群落的变化可以影响土壤养分循环和转化过程,进而影响外来植物的入侵性。Li等(2006)发现薇甘菊(*Mikania micrantha*)入侵显著改变了土壤微生物群落的结构和功能,与C、N和P等代谢密切相关的9种酶中,有7种酶的活性升高。刘潮等(2007)研究发现,紫茎泽兰入侵使土壤碱性磷酸酶和脲酶活性,有机质、全氮、全磷、全钙、水解氮和有效磷含量以及pH值提高,全钾含量降低,但速效钾含量并未降低,表明紫茎泽兰入侵多年后土壤肥力水平提高,形成了对其生长有利的土壤环境(正反馈作用),这与牛红榜等人(2007a)结果相似。乌桕(*Sapium sebiferum*)入侵改变了入侵地土壤细菌的丰富度和群落组成,继而促进了土壤氮素的硝化及反硝化作用,这也许是乌桕成功入侵的原因之一(Zou *et al.*, 2006)。

入侵植物也能通过破坏土著植物与土壤微生物间的共生关系实现入侵。Vogelsang等(2006)在美国加州南部草地进行的研究表明,非菌根植物入侵降低了入侵地丛枝菌根菌(arbuscular mycorrhiza, AM)的丰富度,从而使那些强烈依赖AM真菌的本地植物种在与入侵的非菌根植物竞争过程中处于劣势,最终被排挤掉。Stinson等人(2006)发现,葱芥(*Alliaria petiolata*)入侵北美森林生态系统时明显减少了入侵地的AM真菌,削弱了依赖AM真菌的当地林冠树种的生长,从而有利于自身入侵。入侵植物也可以通过土壤真菌与入侵地的土著植物形成“寄生关系”实现入侵。如入侵美国加州中部的马耳他矢车菊(*Centaurea melitensis*)与土著植物种*Nassella pulchra*共同生长时,本地的土壤真菌把*Nassella pulchra*固定的光合产物运输给马耳他矢车菊,形成由土壤真菌介导的寄生关系,这可能是促进马耳他矢车菊成功入侵的原因之一(Callaway & Ridenour, 2004)。也有研究发现,入侵植物可以通过富集对本地植物有害的土壤病原菌影响本地植物生长,从而实现成功入侵。Mangla等(2008)发现在印度,飞机草(*Chromolaena odorata*)可以富集入侵

地土壤生态系统中的土传致病真菌半裸镰刀菌(*Fusarium semitectum*),实现对本地植物的负反馈调节作用,抑制本地植物的生长,促进入侵。

2.2 入侵植物对土壤动物的影响

由于土壤微生物在根际生态功能中具有决定作用,以往的研究一般强调土壤微生物的生态功能,而常常忽略了土壤动物在生态系统过程中的作用(Bonkowski *et al.*, 2000)。实际上,土壤动物尤其是取食微生物的土壤动物(如线虫等)和微生物之间的相互作用对土壤生态系统起着重要的调节作用,如Griffiths(1994)研究发现,大约有30%的土壤净矿化氮来源于微型土壤动物的贡献。因此,不考虑土壤动物的作用,就不可能对土壤生态过程及调控机制有全面的认识(Bonkowski, 2004)。

有研究表明,外来植物入侵可以增加土壤动物多样性或生物量。Aplet(1990)比较研究了入侵美国夏威夷的火树(*Myrica faya*)群落与土著植物群落土壤中蚯蚓的生物量,发现外来植物入侵显著增加了蚯蚓的生物量。Kourtev等(1999)发现美国新泽西州的两种外来植物群落中单位面积土壤的蚯蚓数量显著高于土著植物群落。也有一些研究发现外来植物入侵能减少土壤动物的数量。如Belnap和Phillips(2001)报道旱雀麦入侵美国犹他州导致了土壤无脊椎动物数量降低,物种数也由原先的19种减到了8种。French和Major(2001)则发现,入侵南非的伞树(*Acacia saligna*)群落与土著植物群落相比,土壤中蚂蚁的物种数虽然没有显著差异,但蚂蚁的个体数量显著减少,群落组成也发生显著变化。Samways等(1996)研究了入侵南非的6种杂草对地表无脊椎动物的影响,发现入侵植物的土壤中无脊椎动物的丰富度和多样性都略低于土著种。Ratsirarson等(2002)在南非的研究表明,入侵植物桉树和松树组成的森林凋落物中膜翅目、盲蛛目和端足目三类无脊椎动物物种数少于土著植物森林凋落物中的数量。

有关外来植物入侵对土壤动物影响的研究主要集中在大型土壤动物(如蚯蚓、白蚁)和中型土壤动物(如跳虫、螨虫)等,而对土壤微型动物,如线虫等的研究较少。线虫是土壤生物的优势类群,数量大、分布广、食性多样,在土壤食物网中扮演重要角色,其营养类群结构的变化与土壤生态系统过程联系紧密,可作为土壤健康状况的指示生物(邵元

虎和傅声雷, 2007)。Chen等(2007)发现, 与土著种芦苇(*Phragmites australis*)相比, 入侵种互花米草凋落物具有更高的N含量和低的C:N比, 分解速率更快, 促进了线虫生长, 导致线虫低的成熟度指数和结构指数, 暗示了一种更加退化的食物网状态。表明植物入侵可以通过影响土壤食物网的分解者, 如线虫等, 间接改变生态系统的结构和功能。Biederman和Boutton (2009)对入侵北美草原15–86年的豆科植物腺牧豆树(*Prosopis glandulosa*)的研究发现, 腺牧豆树的根生物量远大于土著共生植物, 但其根寄生线虫的比例却低于土著植物, 土壤中食细菌线虫的比例由入侵前的30%上升至70–80%, 表明在草原土著植物占优时能量均匀地分布到食草、食细菌和食真菌线虫中去, 而在入侵后主要是通过食细菌线虫。他们认为线虫多样性和营养结构的变化具有重要的生态意义: 首先, 根寄生线虫(食根线虫)的比例明显降低, 是腺牧豆树成功入侵的一个重要机制; 其次, 食细菌线虫的增多能加速微生物周转速率和氮矿化速率, 也能对入侵植物提供一种正反馈调节作用。

土壤生态系统食物网各营养级之间存在着捕食、竞争等复杂的相互作用, 体现出营养级联(trophic cascades)作用, 而各营养级生物类群对入侵植物的响应模式不同。Belnap和Phillips (2001)的研究指出, 由于旱雀麦的入侵, 土著C₃植物土壤中有6个属的食真菌螨类消失, 推测可能与土壤中某些真菌种类和数量的变化有关, 而螨类数量和种类的变化进一步影响更高级的捕食者的数量和种类。然而, 现有的研究对上述现象内在机制的探讨只是建立在假设和推断的基础上, 缺少深入的机制研究和验证。

3 结语与展望

生物入侵已经造成了多方面的负面影响, 同时也为新的物种进化和物种形成提供了源泉。在生物入侵过程中出现的进化可能是某些形态或习性上的细微调整, 也可能是生物学上的巨大改变, 甚至是新物种的形成。外来植物对入侵地生物和非生物环境的适应性进化已成为入侵生态学研究的重要课题之一, 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的热点(Prentis

et al., 2008)。相比之下, 有关外来植物对入侵地本地种遗传多样性的影响以及本地种的进化响应的研究很少。值得注意的是, 在很少的几代内, 很多本地种就能对入侵种作出响应, 从而在与入侵种的相互作用过程中产生一系列进化、物种形成以及灭绝事件。因此, 重视土著种与外来种的协同进化, 尤其是土著种应对双重或多重外来入侵时的适应性进化, 将为保护本地生态系统多样性, 抑制外来种的迅速扩散提供指导(Lau, 2006; Fitzpatrick et al., 2010)。

在短时间内外来入侵植物对土壤生物的影响可能是轻微的, 但长期的环境变化必然导致土壤生物群落结构和功能的改变, 甚至导致土壤生物的适应性进化。土壤微生物对污染等的适应进化已有报道。如Roane和Pepper (1999)通过DNA序列分析, 分别对受重金属Cd污染及无污染的土壤中的微生物进行检测, 发现其中一株假单孢菌随着Cd浓度的增高其抗性也增强。Mitchell等(2009)也发现微生物能通过适应性进化在细胞水平上适应环境的变化并对环境变化作出预警。遗憾的是, 尽管目前许多研究表明外来植物入侵能显著改变土壤生物群落结构和功能(如土壤微生物和线虫), 但很少把这种变化与适应性进化联系起来, 这可能成为今后入侵生态学的重要研究方向之一。

外来植物入侵导致的土传病原体等有害生物和菌根真菌、固氮菌及其他有益土壤生物等的变化将影响土壤生态系统过程, 进而影响入侵植物和本地植物间的竞争。全面分析外来植物、土壤生物和土壤生态系统过程三者间的相互关系, 尤其是入侵导致的土壤动物和微生物的相互作用及其对土壤生态系统过程和入侵植物的影响, 在种群、群落和生态系统多个层面综合研究植物—土壤反馈(plant-soil feedback)途径, 这对揭示外来植物入侵机制、危害和群落的可入侵性等具有重要的意义, 应作为入侵生态学未来的重要研究方向之一(Levine et al., 2006; Kulmatiski et al., 2008; Weidenhamer & Callaway, 2010)。

生物入侵既是全球变化的重要组分(导致全球变化), 也受全球变化其他组分的影响。土地利用变化、气温升高、二氧化碳增多、氮沉降等可加剧入侵; 反过来, 生物入侵也能改变大气温室气体排放等。如亚马逊河流域大片森林被毁后, 形成以入侵

草本植物占优势的生态系统, 这种改变对当地乃至区域大气、温度、降雨和物质循环的影响都将是深远的(Mack *et al.*, 2000; Bradley *et al.*, 2010)。全球变化不同组分间的强烈相互作用将使生物入侵与其他组分间的关系变得更为复杂, 这将成为未来研究的重点之一。

参考文献

- Abbott RJ (1992) Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 401–405.
- Anttila CK, King RA, Ferris C, Ayres DR, Strong DR (2000) Reciprocal hybrid formation of *Spartina* in San Francisco Bay. *Molecular Ecology*, **9**, 765–770.
- Aplet GH (1990) Alteration of earthworm community biomass by the alien *Myrica faya* in Hawai'i. *Oecologia*, **82**, 414–416.
- Batten KM, Scow KM, Davies KF, Harrison SP (2006) Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands. *Biological Invasions*, **8**, 217–230.
- Belnap J, Phillips SL (2001) Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*, **11**, 1261–1275.
- Biederman LA, Boutton T (2009) Biodiversity and trophic structure of soil nematode communities are altered following woody plant invasion of grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**, 1943–1950.
- Bonkowski M (2004) Protozoa and plant growth: the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, **162**, 617–631.
- Bonkowski M, Cheng W, Griffiths BS, Alpehi J, Scheu S (2000) Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology*, **36**, 135–147.
- Bossdorf O, Lipowsky A, Prati D (2008) Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity and Distributions*, **14**, 676–685.
- Bradley BA, Blumenthal DM, Wilcove DS, Ziska LH (2010) Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 310–318.
- 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.
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427**, 731–733.
- Callaway RM, Ridenour WM, Laboski T, Weir T, Vivanco JM (2005) Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *Journal of Ecology*, **93**, 576–583.
- Carroll SP, Boyd C (1992) Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history. *Evolution*, **46**, 1052–1069.
- Carroll SP, Dingle H (1996) The biology of post-invasion events. *Biological Conservation*, **78**, 207–214.
- Castillo JM, Ayres DR, Leira-Doce P, Bailey J, Blum M, Strong DR, Luque T, Figueroa E (2010) The production of hybrids with high ecological amplitude between exotic *Spartina densiflora* and native *S. maritima* in the Iberian Peninsula. *Diversity and Distributions*, **16**, 547–558.
- Chen HL (陈慧丽), Li YJ (李玉娟), Li B (李博), Chen JK (陈家宽), Wu JH (吴纪华) (2005) Impacts of exotic plant invasions on soil biodiversity and ecosystem processes. *Biodiversity Science* (生物多样性), **13**, 555–565. (in Chinese with English abstract)
- Chen HL, Li B, Fang CM, Chen JK, Wu JH (2007) Exotic plant influences soil nematode communities through litter input. *Soil Biology and Biochemistry*, **39**, 1782–1793.
- Chen YF (陈毅峰), Yan YZ (严云志) (2005) Evolutionary biology of invasions. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), **29**, 220–224. (in Chinese with English abstract)
- D'Antonio CM, Kark S (2002) Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 202–204.
- Dennis N (2004) Expanding trade with China creates ecological backlash. *Science*, **306**, 968–969.
- Dong M (董梅), Lu JZ (陆建忠), Zhang WJ (张文驹), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006) Canada goldenrod (*Salodago canadensis*): an invasive alien weed rapidly spreading in China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 72–85. (in Chinese with English abstract)
- Duda JJ, Freeman DC, Emlen JM, Belnap J, Kitchen SG, Zak JC, Sobek E, Tracy M, Montante J (2003) Differences in native soil ecology associated with invasion of the exotic annual chenopod, *Halogeton glomeratus*. *Biology and Fertility of Soils*, **38**, 72–77.
- 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)
- Fitzpatrick BM, Johnson JR, Kump DK, Smith JJ, Voss SR, Shaffer HB (2010) Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **107**, 3606–3610.
- French K, Major RE (2001) Effect of an exotic *Acacia* (Fabaceae) on ant assemblages in South African fynbos. *Austral Ecology*, **26**, 303–310.
- Griffiths BS (1994) Microbial-feeding nematodes and protozoa in soil: their effect on microbial activity and nitrogen mineralization in decomposition hotspots and the rhizosphere. *Plant and Soil*, **164**, 25–33.
- He JS (贺金生), Wang ZQ (王政权), Fang JY (方精云) (2004) Issues and prospects of belowground ecology with special

- reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **49**, 1226–1233. (in Chinese)
- 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.
- Kiesecker JM, Blaustein AR (1997) Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*, **78**, 1752–1760.
- Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Häggblom M (2002) Exotic plant species alter the microbial community structure and function in soil. *Ecology*, **83**, 3152–3166.
- Kourtev PS, Huang WZ, Ehrenfeld JG (1999) Differences in earthworm densities and nitrogen dynamics in soils under exotic and native plant species. *Biological Invasions*, **1**, 237–245.
- Kulmatiski A, Beard KH, Stevens JR, Cobbold SM (2008) Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, **11**, 980–992.
- Lambdon PW (2008) Is invasiveness a legacy of evolution? Phylogenetic pattern in the alien flora of Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, **96**, 46–57.
- Lau JA (2006) Evolutionary responses of native plants to novel community members. *Evolution*, **60**, 56–63.
- Levine JM, Vilà M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavelle S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London-Series B: Biological Series*, **270**, 775–781.
- Levine JM, Pachepsky E, Kendall BE, Yelenik SG, Lambers JHR (2006) Plant-soil feedbacks and invasive spread. *Ecology Letters*, **9**, 1005–1014.
- Li B (李博), Hsu PS (徐炳声), Chen JK (陈家宽) (2001) Perspectives on general trends of plant invasions with special reference to alien weed flora of Shanghai. *Biodiversity Science* (生物多样性), **9**, 446–457. (in Chinese with English abstract)
- Li WH, Zhang CB, Jiang HB, Xin GR, Yang ZY (2006) Changes in soil microbial community associated with invasion of the exotic weed, *Mikania micrantha* H.B.K. *Plant Soil*, **281**, 309–324.
- Liu C (刘潮), Feng YL (冯玉龙), Tian YH (田耀华) (2007) Effects of *Eupatorium adenophorum* Sprengel invasion on soil enzyme activities and physical and chemical factors. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **27**, 729–735. (in Chinese with English abstract)
- MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, **97**, 609–615.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689–710.
- Mangla S, Inderjit, Callaway RM (2008) Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, **96**, 58–67.
- 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.
- McMillan M, Wilcove D (1994) Gone but not forgotten: why have species protected by the Endangered Species Act become extinct? *Endangered Species UPDATE*, **11**, 5–6.
- Mealor BA, Hild AL (2007) Post-invasion evolution of native plant populations: a test of biological resilience. *Oikos*, **116**, 1493–1500.
- Miller JR (2010) Survival of mutations arising during invasions. *Evolutionary Applications*, **3**, 109–121.
- Mitchell A, Romano GH, Groisman B, Yona A, Dekel E, Kupiec M, Dahan O, Pilpel Y (2009) Adaptive prediction of environmental changes by microorganisms. *Nature*, **460**, 220–224.
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **98**, 5446–5451.
- Niu HB (牛红榜), Liu WX (刘万学), Wan FH (万方浩) (2007a) Invasive effects of *Ageratina adenophora* Sprengel (Asteraceae) on soil microbial communities and physical properties. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **27**, 3051–3060. (in Chinese with English abstract)
- Niu HB (牛红榜), Liu WX (刘万学), Wan FH (万方浩), Liu B (刘波) (2007b) Screening, identification, and antagonism assessment of dominant bacteria in *Ageratina adenophora* Sprengel rhizosphere soil. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **18**, 2795–2800. (in Chinese with English abstract)
- Phillips BL, Shine R (2004) Adapting to an invasive species: toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **101**, 17150–17155.
- Prentis PJ, Wilson JR, Dormontt EE, Richardson DM, Lowe AJ (2008) Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, **13**, 288–294.
- Ratsirarson H, Roberson HG, Picker MD, van Noort S (2002) Indigenous forests versus exotic eucalypt and pine plantations: a comparison of leaf-litter invertebrate communities. *African Entomology*, **10**, 93–99.
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 83–109.
- Ridley CE, Ellstrand NC (2010) Rapid evolution of morphology and adaptive life history in the invasive California wild radish (*Raphanus sativus*) and the implications for management. *Evolutionary Applications*, **3**, 64–76.
- Roane TM, Pepper IL (1999) Microbial responses to environmentally toxic cadmium. *Microbial Ecology*, **38**, 358–364.
- Saggar S, McIntosh PD, Hedley CB, Knicher H (1999) Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under *Hieracium* (*H. pilosella* L.).

- Biology and Fertility of Soils*, **30**, 232–238.
- Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Samways MJ, Caldwell PM, Osborn R (1996) Ground-living invertebrate assemblages in native, planted and invasive vegetation in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **59**, 19–32.
- Shao YH (邵元虎), Fu SL (傅声雷) (2007) The diversity and functions of soil nematodes. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 116–123. (in Chinese with English abstract)
- Simberloff D (2009) The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **40**, 81–102.
- Snow AA, Culley TM, Campbell LG, Sweeney PM, Hegde SG, Ellstrand NC (2010) Long-term persistence of crop alleles in weedy populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum*). *New Phytologist*, **186**, 537–548.
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Klironomos JN (2006) Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, **4**, e 140.
- Vogelsang KM, Reynolds HL, Bever JD (2006) Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system. *New Phytologist*, **172**, 554–562.
- Wan FH (万方浩), Guo JY (郭建英), Wang DH (王德辉) (2002) Alien invasive species in China: their damages and management strategies. *Biodiversity Science* (生物多样性), **10**, 119–125. (in Chinese with English abstract)
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629–1633.
- Weidenhamer JD, Callaway RM (2010) Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology*, **36**, 59–69.
- 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.
- Wolfe BE, Klironomos JN (2005) Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience*, **55**, 477–487.
- Xiang YC (向言词), Peng SL (彭少麟), Zhou HC (周厚诚), Fang W (方炜) (2001) Biological invasion and its impacts. *Ecological Science* (生态科学), **20**, 69–72. (in Chinese with English abstract)
- Zou JW, Rogers WE, DeWalt SJ, Siemann E (2006) The effect of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*) ecotype on soil–plant system carbon and nitrogen processes. *Oecologia*, **150**, 272–281.
- Zuo P (左平), Liu CA (刘长安), Zhao SH (赵书河), Wang CH (王春红), Liang YB (梁玉波) (2009) Distribution of *Spartina* plantations along the China’s coast. *Acta Oceanologica Sinica* (海洋学报), **31**, 101–111. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)