

外来植物入侵力主要理论与展望

唐 龙¹, 李绍军², 周庆诗¹, 高 扬³, 汪承焕⁴

1. 西安交通大学 人居环境与建筑工程学院, 西安 710049
2. 西北农林科技大学 生命科学学院, 杨凌 712100
3. 西安理工大学 水利水电学院, 西安 710048
4. 华东师范大学 生命科学学院, 上海 200241

摘要: 外来植物入侵是全球性环境问题。我国植物入侵态势严峻, 随着全球化的提速, 这一威胁将加剧。总结外来种入侵力的主要理论, 分析其生态学机制、常见的理解误区, 剖析入侵力的主要表现形式和产生的机制, 可为进一步明确未来研究方向, 提高预测、预警、预防和治理工作效率提供参考。通过总结分析发现: 理论间存在部分包含、支持、相悖等逻辑关系, 并且生态位在外来种和土著种之间的差异应该只是外来种定殖的一个有利条件。新的认知是, 适合度优势才是入侵种竞争排斥土著种的必要条件, 因而是入侵植物获得成功的重要原因。适合度优势表现为快速生长等一些有利于竞争、扩散的性状稳定遗传。适合度优势产生于生理、生化、解剖、形态等方面的优势, 而这些优势来自选择压力变化后外来种的进化或基因型的保留。这些研究进展说明, 外来植物入侵力产生的机制是多样化的。因此, 除去发现其他入侵力机制进而丰富完善入侵力理论体系外, 利用数据综合分析等手段, 总结我国外来植物入侵力组成的主要性状, 从而为构建外来植物入侵风险评价体系提供直接依据, 指导海关等相关部门的检查检疫工作, 是降低我国入侵植物威胁的有效方法之一。

关键词: 生物入侵; 外来植物; 入侵力; 入侵机制

Main theories and prospects of alien plant invasiveness

TANG Long¹, LI Shaojun², ZHOU Qingshi¹, GAO Yang³, WANG Chenghuan⁴

1. School of Human Settlements and Civil Engineering, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049, China
2. College of Life Science, Northwest A & F University, Yangling 712100, China
3. School of Water Resources and Hydropower Engineering, Xi'an University of Technology, Xi'an 710048, China
4. School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract: *Background, aim, and scope* Invasions of alien plants have caused severe ecological, economic and social consequences. China is heavily invaded by an array of alien plants, so to identify the forms of invasiveness and the potential mechanisms of alien plant invasion success is important for the invasive risk evaluation, invasive

收稿日期: 2020-12-31; 录用日期: 2021-04-28; 网络出版: 2021-05-10

Received Date: 2020-12-31; Accepted Date: 2021-04-28; Online first: 2021-05-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670548); 西部资源生物与现代生物技术教育部重点实验室开放基金(ZSK2018005)

Foundation Item: National Natural Science Foundation of China (31670548); Opening Foundation of Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education (ZSK2018005)

通信作者: 高 扬, E-mail: gaoyang@xaut.edu.cn

Corresponding Author: GAO Yang, E-mail: gaoyang@xaut.edu.cn

引用格式: 唐 龙, 李绍军, 周庆诗, 等. 2021. 外来植物入侵力主要理论与展望 [J]. 地球环境学报, 12(6): 585-594.

Citation: Tang L, Li S J, Zhou Q S, et al. 2021. Main theories and prospects of alien plant invasiveness [J]. *Journal of Earth Environment*, 12(6): 585-594.

spread forecast, and control of invasion. **Materials and methods** Nine theories that describe plant invasiveness and new findings are analysed to illustrate the frameworks of these theories and the relationship among these theories. **Results** The relationship among the theories includes partial support or contrary. Strikingly, the difference of niches between alien and native species could only facilitate the colonization of alien species, and the superiority of fitness that alien species show might be the essential condition for the competitive exclusion of native species by alien species. The superiority of fitness is the trait that facilitates the spread and interspecific competition of alien species. **Discussion** The superiority of fitness may often derive from the advantages of physiological, biochemical, anatomical and morphological traits. Moreover, these advantages should be the results of the rapid evolution and conservation of certain genotypes of alien species after the alteration of selective pressure. **Conclusions** The difference of niches between alien and native species is not be the only factor that influences alien plant invasion success, and such factors should be diverse. **Recommendations and perspectives** Besides the findings of new mechanisms, reviewing the main source of invasiveness by meta-analysis can be one of the effective measures for decreasing the threats of alien plants in China.

Key words: biological invasion; alien plants; invasiveness; invasive mechanism

外来植物入侵不仅是一个值得高度重视的全球化现象, 而且是我国生态、经济、社会的一个重要威胁。由于人类有意或无意的行为, 物种的个体或繁殖体进入一个不曾分布的地区, 定殖后形成可自我更新的种群, 这样的种群进一步扩散, 造成明显不利的环境或经济后果, 这一过程称之为生物入侵; 导致人类健康、生态环境或经济已经或即将发生损害的生物入侵物种称为入侵种 (全国科学技术名词审定委员会, 2007)。入侵植物是入侵生物重要的组成, Weber (2003) 调查认为包含入侵植物的外来植物约占植物总区系的 20%。我国外来植物入侵态势严峻, 马金双和李慧茹 (2018) 研究发现, 我国外来植物 845 种, 其中成功入侵的 239 种, 有待观察 225 种。随着全球化趋势的加快, 植物越过地理屏障的机会越来越多, 植物入侵的态势有可能进一步加剧。

目前, 有关外来植物入侵力的机制理论主要有九种 (表 1)。这些理论从外来种的生物学特性为出发点, 揭示成功入侵的外来种取代土著种的原因, 即外来种入侵力。追溯每个理论提出的生态学基础、忠实于理论提出的原本来总结这些理论, 并指明目前国内学术界对这些理论的常见误解, 同时剖析其相似和差异之处, 可促进入侵生态学理论研究的深入, 以及植物学、植物种群生物学和植物群落生态学认知的深化, 并因此为预测、预防和控制外来植物入侵提供理论依据。

1 揭示入侵力的理论

1.1 繁殖体压力 (十数规则)

该理论预测, 只有进入新区域的个体或繁殖体数量或次数多的植物种可以在一个大的范围良好生长, 例如引进的农作物品种。反之, 繁殖体到达数量少的物种, 其良好生长的地理范围较小 (Williamson and Fitter, 1996)。该理论将入侵分为三个阶段: 第一阶段是逃逸阶段, 外来种繁殖体或个体进入新区域到其田间小种群的形成; 第二阶段是归化建立阶段, 从零星小种群被发现到种群自我更新; 第三阶段是扩散阶段, 从种群自我更新到广泛扩散并可破坏环境、经济。归化阶段, 物种的繁殖体数量多, 繁殖体可以从捕食中有所保留或在胁迫环境中等待条件好转, 而繁殖体少的物种, 其繁殖体被环境全部杀死的可能性高。大的种群密度是引起环境和经济破坏的条件, 而高密度与繁殖体数量紧密相关。据此, 该理论指出, 由于繁殖体数量的限制, 每一个阶段大约只有十分之一的物种成功, 因此该定理也被称为十数规则 (Ten rule)。

在众多理论中, 只有该理论没有提出一个确定的驱动力量, 例如化感、天敌逃逸、亲缘差异等, 而是强调了“繁殖体一次大量地或反复地到达”在外来植物入侵成功中的作用 (Sofaer et al, 2018; Bradley et al, 2019; Pearse et al, 2019; Strayer, 2020)。这个理论被长期忽略, 原因可能是验证的困难, 例如: 不能用一个新的外来种做

一个“繁殖体一次大量地或反复地到达”的实验, 以避免造成新的入侵; 也无法证实, 入侵成功的物种是那些“繁殖体一次大量地或反复地到达”的外来种, 而没有成功的则不是。然而, “繁殖

体一次大量地或反复地到达”应该是一个重要的入侵成功机制, 因为一个物种不同个体的遗传特征并不会完全一致, 更多的个体为新环境选择提供了机会。

表1 九项外来植物入侵力机制理论
Tab. 1 Nine theories describing the mechanism of alien plant invasion success

名称 Name	预测 Predictions	参考文献 References
繁殖体压力 Propagule pressure	到达的繁殖体越多, 入侵成功的可能性越高; 从逃逸、种群建立到成为入侵种每步淘汰 9/10 外来种。 The statistical rule holds that 1 in 10 of those imported appear in the wild (introduced or casual), 1 in 10 of those introduced become established, and that 1 in 10 of those established become a pest.	Williamson and Fitter, 1996
新武器 New weapons	外来种带来的新相互作用, 如新化感物质, 破坏原有相互作用, 破坏了群落结构。 Invaders damage the construction of native communities through novel pathways, such as allelopathic chemicals.	Callaway and Aschehoug, 2000
干扰 Disturbance	外来种种子产量、质量高, 因此可耐受土著物种不能耐受的干扰类型及强度。 Invaders are abundantly available, usually grow fast, and reproduce quickly and easily. Thus, invaders can tolerate intensive disturbances.	Baker, 1974
空闲生态位 Empty niche	由于来自物种丰富度高的区域而具有低的资源需求, 或者生态位与土著种的差异显著, 外来种可利用土著物种不能利用的生态位。 Invader can occupy niche space that is unused by native plants.	Stachowicz and Tilman, 2005
地方病原体积累 Accumulation of local pathogens	入侵种积累限制土著种的土壤病原体。 Invaders can accumulate the pathogens of native plant species.	Eppinga et al, 2006
负土壤反馈 Negative soil feedbacks	由于遗传特性, 或已逃离了原产地专性病原体, 入侵成功的外来种是那些缓慢积累自己专性病原体、并从菌根真菌获益的物种。 Invaders that accumulate pathogens at a slower rate can potentially reach higher densities in nature.	Klironomos, 2002
加强竞争力的进化 Evolution of increased competitive ability	由于缺乏消费者, 高竞争能力和低天敌防御资源分配的基因型得到选择支持。 In the absence of enemy, selection will favour genotypes with improved competitive abilities and reduced resource allocation to enemy defense.	Blossey and Nötzold, 1995
进化减弱竞争力 Evolutionary reduced competitive ability	由于引入地竞争者少或弱, 而竞争性状具有适合度代价, 选择降低竞争能力而增加适合度或其他性状。 If there is less competition in the invasive range and competitive ability involves traits that have a fitness cost, then selection will reduce intraspecific competition ability.	Bosssdorf et al, 2004
气候生态位变化 Climatic niche shift	从限制因素中释放, 或有效的空闲生态位存在, 释放实际生态位; 进化可扩大基础生态位; 外来种据此具有新的气候生态位。 Invaders can occupy the climate niche that differs from the niche in home regions due to the deficiency of stressful factors.	达尔文, 1995; (Darwin, 1995) Broennimann, 2007

1.2 新武器

该理论预测, 植物间的相互作用驱动着群落中的自然选择, 而生物群落可能通过一些方式, 例如相互作用, 发展为功能有机体。外来入侵植物使用了新的相互作用, 例如新的化感物质, 瓦解了长期关联的土著种之间通过协同进化而来的固有相互作用, 进而入侵成功 (Callaway and Aschehoug, 2000; Lyttinen and Lindström, 2019)。

这个理论常常被狭义地理解为化感物质对土

著优势种或建群种生长的抑制, 即外来种分泌的化学物质对原产地物种的生长抑制能力弱, 而对被入侵群落土著种的生长遏制作用强, 因而验证试验是入侵种—土著种两物种的相互作用 (史生晶等, 2019; Khan et al, 2019)。但是, 根据原文的陈述“这些生物地理学效应与植物竞争及物种专化的理论不冲突”, 该理论强调自然群落是由协同进化的物种组成, 物种间的相互作用决定了群落具有稳定的性质, 当外来植物带来了相互

作用新的机制或形式，原有相互作用紊乱，群落结构“坍塌”，进而几乎所有的土著种被同时排斥。因此，理论中的新武器应该是指新的相互作用形式、新的相互作用物质或新的相互作用强度，而非局限于化感作用（Callaway and Aschehoug, 2000; Kulmatiski, 2018）。

1.3 干扰

该理论可以追溯到 Gray (1879) 对杂草的定义以及观点“来到或从前来到新英格兰的欧洲杂草，为了可能的竞争优势，以人类干扰的自然过程及新制造的田野为基础（定植区域）”。Baker (1974) 发展了杂草的定义——除了栽培物种，在任何地理区域，种群完全或主要生长在被人类显著干扰的地点，并将杂草的特征总结成 12 条，其中前 10 条与有性繁殖有关。在此基础上，Baker 提出外来种入侵成功的干扰理论：由于在进化阶段，遭受了各种类型和强度的干扰，杂草具备了通过种子保存种群的能力，该能力使得它们在新区域可以广泛地扩散，并对区域中的干扰有更强的耐受性，进而入侵成功（Baker, 1974; Chiquoine and Abella, 2018; Carr et al, 2019）。

干扰理论并不强调干扰事件发生后植物的恢复速度。干扰理论的核心是“种子的生产特征以及种子的数量、存活和扩散特征”，凭借这些特征，使得子代在干扰中得以保持。值的关注的是，这个理论可能是生活史策略理论的一部分雏形，增长率—环境容纳量理论（ r - K 选择理论，或 r - K 理论）和竞争型—杂草型—耐受型理论（ C - R - S 理论），均明确涉及了高种子产量的物种，即 r 型和 R 型。因此，从这个强调有性繁殖和种子特征的干扰理论出发，理解外来植物入侵成功的机制，不仅将促进有性繁殖在种群扩散中效应的认识，还有望进一步明确植物进化过程中适合度不断提高的原因，特别是理解干扰提高适合度的原因（Chiquoine and Abella, 2018; Gioria et al, 2019）。

1.4 空闲生态位

该理论指出，外来种能够利用本地种不能利用的生态位进而入侵成功（Stachowicz and Tilman, 2005）。成功入侵的外来种具有这种能力的原因有两种，一种是外来种与土著种生态位的差异大；另一种是外来种来自生物多样性高的区域。第二种原因强调了外来种对贫瘠的耐受性，该特征不

仅帮助外来种维持生长发育和繁殖，而且帮助外来种夺取土著种的生存资源，进而限制土著种生长（Gentili et al, 2017; Warren et al, 2020）。根据这些论述，该理论的重要方面是，具有更大入侵潜势的物种来自物种多样性高的区域。

空闲生态位理论应该植根于资源竞争理论。一个物种对于一种有限资源（ R_1 ）具有强竞争能力，则它对另一种有限资源（ R_2 ）的竞争能力是低的，当每个物种具有一个独特的 $R_1 : R_2$ 比率，它们都是超级竞争者，而这些比率将处于种间权衡曲线上。在物种丰富度高进而竞争激烈的区域，总体权衡面是低的（lowering the overall trade-off surface），物种总体趋向于资源利用效率高和资源需求低的方向进化，以便存活。因此，即使外来种和土著种具有相似的资源偏好（ $R_1 : R_2$ 比率），那些来自物种丰富度高的区域的外来种也可能在低资源区域维持一个相对更高的生长速度，这有利于外来种的定植以及随后对土著种的竞争取代。相反，来自物种丰富度低的区域的物种，资源需求处于一个次级的权衡面上，除非到达区域物种丰富度低且缺乏资源偏好相似的物种，这些外来种入侵成功的可能性很小。由此可见，该理论认为土著群落的可入侵性不仅取决于土著物种丰富度，而且受到外来种原产地物种丰富度的深刻影响，一般情况下，低丰富度区域对来自高丰富度区域的物种的可入侵性高。

1.5 地方病原体积累

该理论预测，入侵种在原产地积累的病原体和在外地积累的病原体不一样。原产地植物—土壤群落反馈对入侵植物和其邻居种的抑制强度相似，因而没有帮助入侵植物竞争排斥其原产地的伴生种；对照地，虽然入侵地植物—土壤群落反馈抑制入侵植物生长，但对土著物种的抑制效应更大，这样帮助入侵植物竞争排斥土著植物（Eppinga et al, 2006）。

Koorem et al (2020) 发现，入侵种，在文中被称为范围扩张者，通过间接的植物—土壤群落反馈创造了土著种不利的生长条件而获利。Koorem 指出，无论土壤的地理来源，专化的土壤群落由植物塑造；而入侵种的生长几乎不受以前土著种塑造的土壤微生物群落的影响。植物在群落中的生长主要取决于和周围植物种的相互作用，没有同属土著种伴生的入侵种既是土著种的超级竞

争种,也是那些有近源土著种伴生的外来种的竞争种(Nunes et al, 2019; Verbeek and Kotanen, 2019)。因此,积累地方病原体有利于入侵,而有利的程度依赖于入侵种与土著种亲缘关系,当这个关系远时,入侵种积累的土壤病原体对土著种危害大。

1.6 负土壤反馈

Bever et al (1997)认为,植物能够改变土壤生物群落组成,而这样的改变可反馈于自己的生长,也可影响其他植物的生长。如果两个物种形成的正反馈之和小于促进对方生长的效应之和,或者,反馈都是负的,但却有利于对方生长,两个物种的多度降低,并且共存。相反,当一个物种的正反馈大于促进对方生长的效应,而对方的正反馈小于促进该物种生长的效应;或者,一物种具有正反馈,但抑制对方生长且对方的反馈也是负的,该物种的多度增加而对方的降低,竞争排斥可能发生。这一认知是负土壤反馈机制的发源。

Klironomos (2002)系统地提出负土壤反馈理论。该理论预测:不同植物种通过改变土壤群落组成而反馈于自己多度的能力不同。一些植物种快速地积累病原体并维持低的密度,而一些植物种积累物种专性病原体的速度低,直到密度达到一个很高的水平前,没有经历负反馈。因此,负反馈响应,特别是减少植物生长和扩散的负反馈,是病原体—植物密度依赖度,以低速度积累病原体的植物可以潜在达到很高的密度。由于遗传性状,或者由于在新到达区域中已经逃离了原产地的病原体,入侵成功的外来种应该是缓慢积累自己专性病原体的物种;同时这些物种还有可能从与菌根真菌的相互作用(mycorrhizal fungi)获益。相反,那些没有入侵成功的外来种应该可以迅速积累专性病原体,形成强的负土壤反馈而限制了表现和密度增加的速度(Lau and Suwa, 2016; Müller et al, 2016; Aldorfová et al, 2020)。

1.7 加强竞争能力的进化

该理论植根于最佳防御理论,即有限资源时,植物的生物量分配将在维持、生长、储存以及防御之间权衡。据此,该理论预测,由于缺乏消费者,自然选择便支持具有高竞争能力和低天敌防御资源分配的基因型;竞争能力可以通过营养生长和繁殖努力(繁殖投入)的增加而提高,而竞争能力对于入侵成功是很重要的(Blossey and

Nötzold, 1995)。该理论进一步指出,在同样的条件下,相对于原产地个体,已经在新区域定殖的个体生长更快,并且原产地专性天敌的表现将被已经在新区域定殖的个体促进。该理论可以理解为,外来种从原产地特定取食压力下长时间逃逸会导致其降低对天敌抵抗性状的资源分配,而将这些有关抵抗的资源重新分配,促进其他性状例如生长速度、繁殖等的增加,进而促进种群尺寸的增加(Montesinos et al, 2019; Egbon et al, 2020);另一种理解为,外来种的一些个体是低抵抗力、高生长速度和高繁殖力的基因型,由于引入地没有天敌,这类个体被环境选择而得以种群扩大、入侵成功(Correia et al, 2016; Montesinos et al, 2019; Egbon et al, 2020)。

Blossey and Nötzold (1995)利用从欧亚大陆湿地引入北美的千屈菜(*Lythrum salicaria* L.)证明了进化加强竞争力理论,并在实验结果中排除了母本效应和表型可塑效应。观测样本连续生长数年,因此排除了母本效应;表型可塑性反映了当前经历的消费压力,而不能反映消费压力去除以来的进化,所以也排除了表型可塑的原因。

1.8 进化减弱竞争能力

Bossdorf et al (2004)通过验证加强竞争能力的进化理论,Blossey and Nötzold (1995)提出了进化减弱竞争能力理论。Bossdorf et al (2004)将加强竞争能力的进化理论总结为:当缺乏专性天敌,选择将支持低防御且高竞争能力的基因型,并指出了加强竞争能力的进化理论的外延预测:在同样的生长条件下,相对于原产地个体,引入地的个体对天敌抵抗能力更低、在无天敌时竞争能力更强、以及竞争排斥它们原产地的祖先。Bossdorf et al (2004)以葱芥(*Alliaria petiolate* M. Bieb.)为对象的实验发现,无竞争且适宜的生境中,葱芥的表现原产和入侵种群间无显著差异,并且原产地种群竞争排斥入侵种群。这些结果违背了加强竞争能力的进化理论的预测。据此,Bossdorf et al (2004)提出了进化减弱竞争能力理论。

进化减弱竞争能力理论预测,入侵种群竞争能力降低是直接选择的结果(Saha et al, 2016; Anderson et al, 2019; Liao et al, 2019)。由于被入侵群落中的竞争者少或弱,同时涉及资源竞争的性状具有适合度代价,如特定的生长模式、分

配策略或生理器官, 选择将会降低竞争能力; 对于外来种, 入侵群落中的种内竞争大于种间的情况下, 进化减弱竞争能力可通过削弱种内竞争能力而增加适合度, 并允许外来种将用于资源竞争的“储存”物质投资于增加入侵成功可能性的过程, 如耐受性、次生代谢等。

Bossdorf et al (2004) 排除其他相关的机制, 例如自交衰退或基因漂变产生的基因型颈瓶机制。入侵种群的多样性暗示了存在着足够的基因变化来响应进化; 当植物快速吸收资源的机制和耐受低资源水平的机制不同, 适合度不必须转化为竞争能力; 并且, 种间竞争可能来自局部适应产生的特化竞争者, 因而强调竞争能力重要性的研究具有竞争者选择的缺陷。

1.9 气候生态位变化

该理论预测, 一个成功入侵的外来种可以占据气候不同的生态位空间。这个理论可以追溯到达尔文提出的理论体系, 在著作《物种起源》(达尔文, 1995) 中, 达尔文明确提出了气候驯化这个概念, “植物的习性是遗传的, 而有证据可以证明某些少数植物在某种程度上变得自然习惯于不同的气温了; 这就说明它们变得驯化了”。

两类力量驱动着外来种在新区域扩大它们的气候生态位 (Broennimann et al, 2007)。从生物和非生物限制中释放, 例如竞争者、捕食者、病原体, 或者有效的空闲生态位, 进而释放了物种的实际生态位; 另外, 外来种可能在新区域进化, 并因此扩大了基础生态位。进化可通过遗传漂变或者引入地的选择发生在引入与入侵扩散之间的时滞之中或之后, 导致后续种群尺寸和范围的扩大。因此, 生态的和进化的变化都能潜在地使植物能够转移到新的生境和气候区。

理解这个理论, 两点需要注意 (Broennimann et al, 2007; Camenen et al, 2016)。首先, 从生态学角度, 气候因素只是间接地相关于生态位变化, 而一些非气候因素也可能扮演了更重要的角色。在新的区域, 外来种通过新武器降低竞争者压力而获利, 或者因为土壤病原体、专性消费者缺失而获利。这些过程促进生态位变化到新的气候条件。据此, 物种可以分布到以前从未分布的生境中, 占据新生态位。其次, 气候生态位变化理论不排斥以生态位为基础的生物入侵地理理论, 后者的核心是生态位保守性 (niche conservatism),

即物种维持遗传生态需求的趋势。根据这个趋势, 可以鉴定外来种定植于最初达到的区域, 但是不能够预测新区域中全部的入侵潜势, 扩散范围的理解与预测研究应该强调生态位变化的量化可能 (例如: 离散百分率), 而气候变化可创造生态位分化和进化, 因而对于扩散范围的预测是重要的。

2 比较分析

以上九项理论之间的逻辑关系包括包含、支持或相悖。新武器理论包含着地方病原体积累理论和负土壤反馈理论。需要再一次强调的是, 新武器指物种间新的相互作用形式, 而非仅限于新化感物质 (Callaway and Aschehoug, 2000), 因此当外来种能够积累有害于土著种的土壤病原体 (地方病原体积累理论) (Eppinga et al, 2006)、或缓慢积累自己专性病原体并从菌根真菌获益时 (负土壤反馈理论) (Klironomos, 2002), 土著群落长期形成的植物—土壤反馈关系被打破, 这将直接限制土著植物的生长以及竞争能力, 深刻影响土壤生化循环并因此影响双方的营养有效性, 从而有利于外来种竞争排斥土著种。

气候生态位变化理论包含着空闲生态位理论, 加强竞争力的进化理论以及进化减弱竞争力理论。气候生态位强调当有空闲生态位存在时, 外来种的基础生态位会释放而扩大。这里, 空闲生态位存在的条件既可能来自于天敌压力的释放, 也可能是外来种与土著种资源生理需求量或偏好的差异 (空闲生态位理论) (Stachowicz and Tilman, 2005)。当外来种发生了进化或者一些基因型被选择保留, 竞争能力、适合度会发生变化 (加强竞争力的进化理论以及进化减弱竞争力理论) (Blossey and Nötzold, 1995; Bossdorf et al, 2004), 这是外来种气候生态位发生变化的原因之一。

理论间的包含关系反映了一些理论可以解释的现象比较宽泛, 而那些被包含的理论则具体说明一项机制, 具有针对性。对照地, 加强竞争力的进化理论以及进化减弱竞争力理论则指明了不同的进化方向, 因此从形式上是相悖的。干扰理论是唯一一个强调有性繁殖能力重要性的理论 (Baker, 1974), 而繁殖体压力理论提高了其他理论成立的可能性, 并因此是其他理论的一项非必要条件。

3 展望

3.1 理论

根据入侵和入侵生物的定义,外来植物种和入侵植物种的区别是,前者不能替代土著植物种而改变群落组成,而后的显著特征正是对土著植被格局及其发展轨迹的改变。因此,替代土著种是入侵力的重要体现,是入侵影响产生的重要根源。根据基础生态学和入侵植物生态学的理论与观测,竞争排斥是一个植物种替代另一个的一般机制。这样,外来植物如何具有强的竞争排斥能力是入侵力的核心问题。这个核心问题的答案,除去干扰理论,包括繁殖体压力理论在内的八项理论争论焦点是,外来种与土著种之间生态位差异或适合度差异的相对重要性,以及这些差异的来源是外来种的进化还是一些基因型的选择保留。

外来种与土著种之间生态位差异和适合度差异都对定殖是重要的,而适合度的差异对竞争排斥是重要的。生态位差异可以被定义为当物种个体变得稀少,那些引起种群平均生长速度增加在植物种间的差异,或那些资源、生理环境偏好在植物种间的差异。这样的差异,引起物种限制自己比限制其他物种强,这支持共存,进而支持外来种定殖 (MacDougall et al, 2009)。适合度的差异包括普遍有限资源争夺能力的差异、消费者或病原体敏感性差异、生理胁迫(温度、土壤盐度、pH等)耐受能力或(有性)繁殖能力的差异等,这些差异引起了种群增长率的差异,进而引起竞争排斥。当外来种的适合度优势大于生态位差异,入侵发生 (MacDougall et al, 2009)。入侵力主要来自适合度差异的观点,不仅得到地方病原体积累理论、负土壤反馈理论、加强竞争力的进化理论、进化减弱竞争力理论和气候生态位变化理论的支持,也得到了空闲生态位的支持,该理论明确地指出,对贫瘠的耐受性在入侵成功中的重要作用,而贫瘠耐受性属于适合度定义的范畴 (Stachowicz and Tilman, 2005)。

适合度优势来自外来种的进化或一些原产地基因型的选择保留 (MacDougall et al, 2009)。由于新生境和原生生境之间生物和非生物条件的差异,选择压力发生了变化,这些变化引起外来种发生了遗传变化。当这些变化对适合度没有显著影响,只是分子水平上的中性漂变,对入侵力的贡献是小的;而当这些变化引起了功能性变异,

包括形态、解剖、生理、生化、生活史等,从而引起适合度的变化,对入侵力有巨大的贡献。从外来种定殖到其种群爆发成为入侵种之间一般存在时滞。这个阶段往往被认为是外来种发生进化而产生强竞争排斥能力的阶段。需要补充的是,在种群扩散进而入侵地理范围不断扩大的过程中,遗传变化也可能发生,以帮助入侵植物适应不同的环境。原产地一些基因型的保留是适合度优势的另一根源 (MacDougall et al, 2009)。尽管这一点并未被各项理论明确指出,但繁殖体压力理论潜在的预测了这一点,并且大量的繁殖体既为环境筛选提供了更多的机会也为变异提供了条件。环境间的差异,特别是土壤病原体或竞争者数量、种类在外来种与入侵种之间的差异是入侵基因型的重要筛选。这些机制应该就是内禀优势理论 (inherent superiority) 的自然基础。该理论指出,内禀优势赋予外来种更多的变异或优秀的基因型,进而胁迫耐受、资源获取以及天敌防御等能力更强,并因此在竞争中获得了优势。

值得注意的是,适合度是一个综合性的概念,高的适合度最终表现为快速的生长和高遗传保守性(遗传特征的传递)。根据九项理论的观点和上述分析,适合度优势产生的主要原因是选择压力差异引起的进化或合适基因型保留,进而导致更有利的生理、生化、解剖以及形态。因此,以可测量性状,例如光合速率、蒸腾速率、根系活性等,具体化适合度优势时,该优势是多样化的。这些说明,不仅统一的外来植物入侵力产生机制是不存在的,而且体现入侵力的统一性状是不存在的。未来的理论研究应该尽可能地发现新机制,以不断丰富完善入侵力理论。

3.2 应用

深入研究外来植物入侵能力产生的一个重要目的是,有效地分析外来植物传入、定居和扩散的风险评估系统。澳大利亚、欧洲各国以及美国研发并应用了外来种传入、定居和扩散的风险评估系统。例如:澳大利亚检疫局判定外来植物入侵风险的方法是:外来植物在本国的栽培历史、潜在气候分布区、植物类型、繁殖方式与能力、繁殖体传播方式等,根据等级得分,每项得分加和后,将物种划分为“接受”、“拒绝”、“需要更多的评估”三个等级。这样的评估系统有效地保护了澳大利亚,并经修订后,被新西兰检疫部门引入。这里,推荐

利用数据综合分析 (meta-analysis, 又译为整合分析) 等方法归类总结具体的案例, 阐明我国外来植物入侵力主要的表现形式及其产生的机制, 以便为我国农、林、牧以及园艺业引种管控原则、海关相关检测标准的制定提供依据, 是预防、预测工作取得更大进展的关键。

数据综合分析是一类统计方法。为了解决同一问题, 不同的研究者往往在不同时间地点开展实验, 对这些独立实验的结果进行比较综合, 从而寻找一个普遍的结论, 这一分析被称之为数据综合分析。该方法获得结论是否有意义, 取决于这些研究是否满足特定的条件。最初, 数据综合分析是为了解决样本数较少而统计检验力低的问题。之后, 结合概率统计检验的提出, 被认为整合分析方法被规范, 即通过对同一主题大量独立研究的结果的综合, 并依据效应大小来判断综合后各因素对主题的贡献。目前, 整合分析被认为能够最有效地找出普遍规律结论, 并可将其规律定量化。

局部的、单物种实验结果对外来植物入侵过程的解释具有局限性, 迫切需要生态学家分类整理和综合分析不同地域、不同物种的实验数据 (杨博, 2010)。当前, 关于入侵植物的野外观测和控制实验样被大量建立, 全球尺度观测网络已基本形成, 相关原始数据快速累积, 这为整合分析在植物入侵生态学领域中的应用提供了充分的条件。利用数据综合来判断我国入侵植物的主要性状, 方法可分为三步: 数据来源与筛选、数据库建立、数据统一和整合。

数据来源与筛选工作是基础。通过 SCI、中国科学引文索引 (CSCD)、中国知网 (CNKI) 等数据库中搜索研究外来植物入侵的相关文献, 分析研究目的、方法及结果, 设定数据收集筛选标准。建议具体的标准包括: 设有入侵植物处理组和土著植物对照组的实验研究, 且这些研究在实验场所、土壤类型等基础条件方面一致; 外来植物入侵农田的研究, 其实验在耕作方式、作物品种以及轮作次序等方面上一致。所有研究必须有明确的生态系统类型、实验时间和观测次数、所有测定须在相同的时、空间尺度完成。实验时间不短于一年。有关外来植物性状的参数须以平均值表示, 且具有标准差 (或标准误或置信区间)、以及样本量。

数据库建立是第二步。通过筛选, 利用收集的实验论文建立入侵植物性状数据库。一般情况下, 收集的论文数量与最终结果的可信度成正比, 因此, 应尽量收集更多的论文。通过分析入侵植物组与土著植物组的结果, 植物性状的参数将被确定。以下性状需着重分析: 化感、光合和蒸腾水平、克隆、可塑性、授粉途径、种子产量、萌发力、传播形式、存活时间、定植能力、萌生苗存活率等。所有参数的相关数据从文献中获取, 如结果以图形表示, 通过软件获取数据。同时, 数据库应包含相关的实验条件, 如地点的经纬度、生态系统类型、年平均气温和降雨量。外来植物可入侵许多生态系统, 主要有农田、森林、草地、湿地、河流、湖泊等。根据外来种个体数量, 划分为低度、中度和高度入侵程度; 而实验时间则可换分为短期、中期和长期。

数据统一和整合是最后一步。这一步主要目的是使同一性状在不同条件下的研究结果具有可比性, 同时说明外来植物入侵力的主要性状。论文中常常没有全面报道需要的数据, 则可根据其他数据有依据地判断。例如: 当论文中没有说明气候数据时, 可根据实验位置的经纬度, 通过全球气候数据库获取。或者, 没有记录光合强度, 则可根据单位时间生物量来判断净光合速率的相对大小。在数据统一之后, 分析比较相关在入侵植物和土著植物之间的差别, 对每一个性状, 通过其平均值、标准差和样本容量来计算响应比。若文献中标准差是以标准误的形式出现, 则通过标准误乘以样本量的平方根计算。性状的平均值被用来计算响应比, 具体办法是平均值的自然对数值减去对照组的自然对数值。响应比和其方差在土著种、外来入侵种之间差异的显著程度用来指明入侵力, 而那些响应比差异显著的性状可被认为是入侵力的重要组成。

《实施卫生与植物卫生措施协定》(SPS) 第 2 条第 2 款、第 5 条 (风险评估和适当的卫生与植物卫生保护水平的确定) 共 8 款; 《技术性贸易壁垒协议》(TBT) 的序言以及第二条第 2.2 款、第五条第 5.4 款; 《卡塔赫纳生物安全议定书》第 15 条第 1、2 款、附件 III; 《国际植物保护公约》(IPPC) 第 VI 条 1 款 b 项、第 VII 条 6 款均明确表达一个中心: 鼓励各缔约方政府在考虑相关国际组织的专家意见及所订立的准则基础上, 以科学、

合理的方式进行外来植物入侵风险评估,以保护本国的人身健康或安全、动物或植物的生命、健康或环境;同时指出,在没有科学证据的支持下,相同或类似情况将被视为不合理的歧视。由此可见,有无科学的风险评估基础将是判断某一检疫措施是否为任意、无理歧视或变相限制国际贸易手段的基础。因此,不断推进外来植物入侵力的研究,才能有力地保护我国农、林、牧及渔业的健康发展提供科学依据。

参考文献

- 达尔文. 1995. 物种起源 [M]. 周建人, 叶笃庄, 方宗熙, 译. 北京: 商务印书馆. [Darwin C R. 1995. The origin of species [M]. Zhou J R, Ye D Z, Fang Z X, translated. Beijing: The Commercial Press.]
- 马金双, 李慧茹. 2018. 中国外来入侵植物名录 [M]. 北京: 高等教育出版社. [Ma J S, Li H R. 2018. The checklist of the Chinese invasive plants [M]. Beijing: Higher Education Press.]
- 全国科学技术名词审定委员会. 2007. 生态学名词 [M]. 北京: 科学出版社. [China National Committee for Terms in Sciences and Technologies. 2007. Chinese terms in ecology [M]. Beijing: Science Press.]
- 史生晶, 王桔红, 陈文, 等. 2019. 入侵植物鬼针草和鳢肠的化感作用及其入侵性研究 [J]. 生态环境学报, 28(12): 2373–2380. [Shi S J, Wang J H, Chen W, et al. 2019. Allelopathy and invasiveness of invasive plants *Bidens pilosa* and *Eclipta prostrata* [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 28(12): 2373–2380.]
- 杨博. 2010. 中国外来陆生草本植物: 多样性、生物学特性及入侵风险评估研究 [D]. 上海: 复旦大学. Yang B. 2010. Terrestrial alien herbs in China: diversity, biological traits and risk assessment [D]. Shanghai: Fudan University.]
- Aldorfová A, Knobová P, Münzbergová Z. 2019. Plant-soil feedback contributes to predicting plant invasiveness of 68 alien plant species differing in invasive status [J]. *bioRxiv*, DOI: 10.1101/568048.
- Anderson M D, Davis M A, Burke C, et al. 2019. Comparison of the non-native herb *Alliaria petiolate* with dominant native herbs in microhabitats of a Midwestern forest [J]. *Ecosphere*, 10(3): e02660. DOI: 10.1002/ecs2.2660.
- Baker H G. 1974. The evolution of weeds [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1): 1–24.
- Bever J D, Westover K M, Antonovics J. 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach [J]. *Journal of Ecology*, 85(5): 561–573.
- Blossey B, Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis [J]. *Journal of Ecology*, 83(5): 887–889.
- Bossdorf O, Prati D, Auge H, et al. 2004. Reduced competitive ability in an invasive plant [J]. *Ecology Letters*, 7(4): 346–353.
- Bradley B A, Laginhas B B, Whitlock R, et al. 2019. Disentangling the abundance-impact relationship for invasive species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(20): 9919–9924.
- Broennimann O, Treier U A, Müller-Schärer H, et al. 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion [J]. *Ecology Letters*, 10(8): 701–709.
- Callaway R M, Aschehoug E T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion [J]. *Science*, 290(5491): 521–523.
- Camenen E, Porté A J, Benito Garzón M. 2016. American trees shift their niches when invading Western Europe: evaluating invasion risks in a changing climate [J]. *Ecology and Evolution*, 6(20): 7263–7275.
- Carr A N, Hooper D U, Dukes J S. 2019. Long-term propagule pressure overwhelms initial community determination of invader success [J]. *Ecosphere*, 10(8): e02826. DOI: 10.1002/ecs2.2826.
- Chiquoine L P, Abella S R. 2018. Soil seed bank assay methods influence interpretation of non-native plant management [J]. *Applied Vegetation Science*, 21(4): 626–635.
- Correia M, Montesinos D, French K, et al. 2016. Evidence for enemy release and increased seed production and size for two invasive Australian acacias [J]. *Journal of Ecology*, 104(5): 1391–1399.
- Egbon I N, Paterson I D, Compton S, et al. 2020. Evolution of growth traits in invasive *Pereskia aculeata* (Cactaceae): testing the EICA hypothesis using its specialist herbivore, *Catorhintha schaffneri* (Coreidae) [J]. *Pest Management Science*, 76(12): 4046–4056.
- Eppinga M B, Rietkerk M, Dekker S C, et al. 2006. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain

- exotic plant invasions [J]. *Oikos*, 114(1): 168–176.
- Gentili R, Montagnani C, Gilardelli F, et al. 2017. Let native species take their course: *Ambrosia artemisiifolia* replacement during natural or “artificial” succession [J]. *Acta Oecologica*, 82: 32–40.
- Gioria M, le Roux J J, Hirsch H, et al. 2019. Characteristics of the soil seed bank of invasive and non-invasive plants in their native and alien distribution range [J]. *Biological Invasions*, 21(7): 2313–2332.
- Gray A. 1879. The pertinacity and predominance of weeds [J]. *American Journal of Science*, s3-18(105): 161–167.
- Khan S, Ali K W, Shinwari M I, et al. 2019. Environmental, ecological and evolutionary effects of weeds allelopathy [J]. *International Journal of Botany Studies*, 4(5): 77–84.
- Klironomos J N. 2002. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities [J]. *Nature*, 417(6884): 67–70.
- Koorem K, Snoek B L, Bloem J, et al. 2020. Community-level interactions between plants and soil biota during range expansion [J]. *Journal of Ecology*, 108(5): 1860–1873.
- Kulmatiski A. 2018. Community-level plant-soil feedbacks explain landscape distribution of native and non-native plants [J]. *Ecology and Evolution*, 8(4): 2041–2049.
- Lau J A, Suwa T. 2016. The changing nature of plant-microbe interactions during a biological invasion [J]. *Biological Invasions*, 18(12): 3527–3534.
- Liao Z Y, Scheepens J F, Li W T, et al. 2019. Biomass reallocation and increased plasticity might contribute to successful invasion of *Chromolaena odorata* [J]. *Flora*, 256: 79–84.
- Lyytinen A, Lindström L. 2019. Responses of a native plant species from invaded and uninvaded areas to allelopathic effects of an invader [J]. *Ecology and Evolution*, 9(10): 6116–6123.
- MacDougall A S, Gilbert B, Levine J M. 2009. Plant invasions and the niche [J]. *Journal of Ecology*, 97(4): 609–615.
- Montesinos D, Graebner R C, Callaway R M. 2019. Evidence for evolution of increased competitive ability for invasive *Centaurea solstitialis*, but not for naturalized *C. calcitrapa* [J]. *Biological Invasions*, 21(1): 99–110.
- Müller G, van Kleunen M, Dawson W. 2016. Commonness and rarity of alien and native plant species—the relative roles of intraspecific competition and plant-soil feedback [J]. *Oikos*, 125(10): 1458–1466.
- Nunes K A, Fitzpatrick C R, Kotanen P M. 2019. Soil biota composition and the performance of a noxious weed across its invaded range [J]. *Ecography*, 42(10): 1671–1681.
- Pearse I S, Sofaer H R, Zaya D N, et al. 2019. Non-native plants have greater impacts because of differing per-capita effects and nonlinear abundance-impact curves [J]. *Ecology Letters*, e13284. DOI: 10.1111/ele.13284.
- Saha M, Wiese J, Weinberger F, et al. 2016. Rapid adaptation to controlling new microbial epibionts in the invaded range promotes invasiveness of an exotic seaweed [J]. *Journal of Ecology*, 104(4): 969–978.
- Sofaer H R, Jarnevich C S, Pearse I S. 2018. The relationship between invader abundance and impact [J]. *Ecosphere*, 9(9): 1–13.
- Stachowicz J J, Tilman D. 2005. Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem functioning [M]// Sax S F, Stachowicz J J, Gaines S D. Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography. Sunderland: Sinauer Associates: 41–64.
- Strayer D L. 2020. Non-native species have multiple abundance-impact curves [J]. *Ecology and Evolution*, 10(13): 6833–6843.
- Verbeek J D, Kotanen P M. 2019. Soil-mediated impacts of an invasive thistle inhibit the recruitment of certain native plants [J]. *Oecologia*, 190(3): 619–628.
- Warren R J, Candeias M, Lafferty A, et al. 2020. Regional-scale environmental resistance to non-native ant invasion [J]. *Biological Invasions*, 22(2): 813–825.
- Weber E. 2003. Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds [M]. Wallingford: CABI.
- Williamson M, Fitter A. 1996. The varying success of invaders [J]. *Ecology*, 77(6): 1661–1666.