

# 表型可塑性与外来植物的入侵能力

耿宇鹏 张文驹 李博 陈家宽\*

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

**摘要:** 外来植物的入侵能力与其性状之间的关系是入侵生态学中的基本问题之一。成功的入侵种常常能占据多样化的生境, 并以广幅的环境耐受性为特征。遗传分化(包括生态型分化)和表型可塑性是广布性物种适应变化、异质性生境的两种不同但并不矛盾和排斥的策略。越来越多的实验证据表明, 表型可塑性具有确定的遗传基础, 本身是一种可以独立进化的性状。许多入侵种遗传多样性比较低, 但同时又占据了广阔的地理分布区和多样化的生境, 表型可塑性可能在这些物种的入侵成功和随后的扩散中起到了关键作用。本文首先介绍表型可塑性的含义, 简述表型可塑性和生物适应的关系, 然后从理论分析和实验证据两个方面论述了表型可塑性与外来植物入侵能力的相关性, 最后针对进一步的研究工作进行了讨论。当然, 并非所有入侵种的成功都能归因于表型可塑性, 作者认为对于那些遗传多样性比较低同时又占据多样化生境的入侵种, 表型可塑性和入侵能力的正相关可能是一条普遍法则, 而非特例。

**关键词:** 表型可塑性, 入侵能力, 入侵种, 遗传分化

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2004)04-0447-09

## Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants

GENG Yu-Peng, ZHANG Wen-Ju, LI Bo, CHEN Jia-Kuan\*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

**Abstract:** How the traits of invasive plants determine their invasiveness is one of the major issues in invasion biology. Invasive plants usually have broad ecological amplitudes, and hence can exploit a great diversity of habitats. Genetic differentiation and phenotypic plasticity are two major strategies that invasive plants can use to invade broad geographical areas and diverse ecosystems. Phenotypic plasticity is a trait that has a certain genetic basis and can evolve independently. Although some of the invasive plants have low genetic variation, they can still invade diverse habitats. Phenotypic plasticity may play a critical role in invasion of these species into new environments. In this review, the concept of phenotypic plasticity and its significance for adaptation were introduced. The relationship between phenotypic plasticity and the invasiveness of alien plants was discussed, supported by theoretical analysis and published experimental evidence. We also suggest some issues that might be addressed in future studies for better understanding of the mechanisms of successful invasion with reference to phenotypic plasticity. Although successful invasion cannot be explained by phenotypic plasticity alone, the positive correlation between invasiveness and phenotypic plasticity seems to be a rule rather than an exception for those invasive species with low genetic diversity but a broad geographic distribution.

**Key words:** phenotypic plasticity, invasiveness, invasive plants, genetic differentiation

外来物种(alien species)是指出现在其过去或现在的自然分布范围及扩散潜力以外的物种、亚种或以下的分类单元(IUCN - The World Conservation Union, 2000)。当外来物种进入一个过去不曾分布

的地区, 能够存活、繁殖, 形成野化种群(feral population), 并且其种群的进一步扩散已经或即将造成明显的环境和经济后果时, 这一过程被称为生物入侵(biological invasion); 导致生物入侵的物种称为外

来入侵种( *invasive alien species* )(李博等, 2001)。从全球范围来看, 生物入侵已经造成巨大的经济和生态学后果( Luken & Thieret, 1997; Higgins *et al.*, 1999; Pimentel *et al.*, 2000), 并作为全球变化的重要组成部分( Vitousek *et al.*, 1997), 成为人类所面临的巨大挑战。生物入侵的生态学因此也成为当代生态学的一个新的分支和研究热点( 李博和陈家宽, 2002)。

著名的“十数定律”( *tens rule* )表明, 到达某一地区的外来种大约只有千分之一能够成为危害性的入侵种( Williamson, 1996)。物种能否入侵成功依赖于多方面的因素, 包括物种本身的入侵性( *invasiveness* ), 被入侵生境的可入侵性( *invasibility* )或敏感性( *susceptibility* ), 以及两者的相互作用( Lodge, 1993)。另外, 外来物种“引入”的具体过程和方式, 如繁殖体压力( *propagule pressure* )、引入频率等, 可能对入侵成功有直接的影响( Williamson, 1996)。在本文中, “入侵能力”是指物种固有的入侵能力( *intrinsic ability of species to invade* )或物种本身的入侵潜力( *invading potential* )。

物种的入侵能力与其生物性状的关系是入侵生态学中的基本问题之一( Alpert *et al.*, 2000)。具有哪些性状的物种最可能成为成功的入侵种? 哪些性状的差异使得有些物种可以成功入侵, 而其近缘种却会被淘汰( Ehrlich, 1989)? 这些问题不但有重大的理论意义, 而且是对外来种进行风险评估和对入侵种进行有效管理与控制的基础。

表型可塑性是生物界中普遍存在的现象。尽管存在争议, 但越来越多的证据表明, 表型可塑性具有独立的遗传基础, 并且可以承受选择而独立地进化( Scheiner, 1993; Pigliucci, 2001)。同时, 在不同的物种之间, 包括近缘种之间, 表型可塑性的式样和程度可能有相当大的变异。因此, 与其他性状一样, 表型可塑性可能会对物种的入侵能力产生影响; 如果表型可塑性和物种的入侵能力存在一定的正相关, 那么就可以把表型可塑性作为一个指标列入外来种风险评估体系。

本文首先介绍表型可塑性的定义, 然后讨论表型可塑性和适应性的关系, 并比较生物适应异质生境的两种策略: 遗传分化和表型可塑性。然后讨论表型可塑性与外来植物入侵能力的关系, 并对目前的研究现状进行了归纳和总结。最后我们对今后的

研究工作提出了一些看法。

## 1 表型可塑性的含义

表型可塑性( *phenotypic plasticity* )是指同一个基因型对不同环境应答而产生不同表型的特性( Bradshaw, 1965; Pigliucci, 2001)。这里所说的“表型”是和“基因型”相对的遗传学概念, 包括除基因内容本身之外的所有性状, 涉及形态解剖、生理生化以及生活史等各个方面。表型可塑性在生物界中是普遍存在的现象。迄今为止, 在许多生物类群中都有报道, 如陆生植物、藻类、地衣、海洋无脊椎动物、昆虫、鱼类、两栖类、爬行类和小型哺乳类等( Sultan, 1995; Pigliucci, 2001)。事实上, 可塑性是表型进化的一个基本特点( Schlichting & Pigliucci, 1998)。

特定性状的“可塑性”本身是否有独立的遗传基础? 可塑性是自然选择的直接承受者, 还是相应性状进化的副产物? 这是表型可塑性研究领域最有争议的问题( Pigliucci, 2001)。目前, 越来越多的证据表明, 特定性状的可塑性本身是可遗传的, 可以独立接受选择发生进化( Scheiner, 1993; Pigliucci, 2001)。另一方面, 不管是自然选择的直接承受者, 还是性状进化的副产品, 不同物种之间( 包括近缘物种之间) 甚至同一物种的不同种群之间, 表型可塑性存在差异却是不争的事实( Pigliucci, 2001)。表型可塑性和其他性状一样, 可能是决定外来物种入侵能力的重要因素。如果表型可塑性和入侵能力存在一定的相关性, 那么物种之间( 尤其在其他性状都很相似的近缘物种之间) 表型可塑性的差异可能就是其入侵能力差异的原因或者至少是部分原因。

## 2 表型可塑性和适应

表型可塑性在生物对异质环境的适应过程中发挥了重要作用, 这一点在植物中表现得尤其明显。其原因可能是植物固着生长, 缺少真正意义上的行为, 而且在整个生活周期中都可以进行形态建成( Bradshaw, 1965)。然而, 必须指出的是, 并非所有的可塑性反应都是适应性的。比如, 在各种环境胁迫下, 植物的生长和繁殖往往受到明显的限制, 如个体变小、种子数量减少等。这种变化其实代表了逆境胁迫下植物遭受的不可避免的伤害, 而很难说是

一种适应性反应。另外,有一些可塑性反应可能是中性的,同样不具有适应性意义。适应性可塑性(adaptive plasticity)是指那些在特定环境中能够增强生物的机能,进而可以增加适合度的可塑性反应(Sultan, 1995)。文献中所提到的表型可塑性,如果没有特别指明,大多是指适应性表型可塑性,本文也遵循了这种惯例。

表型可塑性的适应意义至少表现为以下两点。首先,表型可塑性是生物适应变化的环境的重要方式。这一点将在下面详细论述。其次,表型可塑性对于生物的分布有重要的意义。表型可塑性使得物种具有更宽的生态幅和更好的耐受性,可以占据更加广阔的地理范围和更加多样化的生境,即成为生态位理论中的广幅种(Sultan, 1995)。

表型可塑性的适应意义是通过影响适合度(fitness)来实现的。表型可塑性至少可以通过两种方式影响适合度,赋予生物适应上的灵活性。一种方式是“表现最大化”(maximizing performance),即在资源充足的情况下尽可能增加总体适合度,这种调整可能表现在时间上(Bilbrough & Caldwell, 1997),也可能表现在空间上(Wijesinghe & Hutchings, 1997)。另一种方式是“表现维持”(sustaining performance),即在资源受限、存在胁迫的条件下仍然维持必要的生理功能,确保一定的适合度(Sultan & Bazzaz, 1993)。

适合度可以理解为生物个体的存活力和繁殖成功率的度量。这是一个很抽象的概念,很难直接进行测定。个体的适合度是其经历的全部生命活动的“总产出”,几乎所有影响发育和生理过程的性状都直接或间接对适合度有所贡献。因此,理论上适合度的变异可以还原为一系列功能性状的变异,而且这些性状可以根据与适合度的相关程度组织成等级结构,将适合度分解为相对容易测定的“适合度成分”(fitness components);这样一来,可以有选择地测定某些适合度成分来获得适合度的估计值(Falconer & Mackay, 1996)。需要指出的是,表型可塑性对适合度与单个适合度成分的作用有本质区别(Taylor & Aarssen, 1988; Lortie & Aarssen, 1996)。理论上,自然选择将使适合度的平均值最大化,变异幅度最小化,而对适合度成分的作用则要复杂得多。一般说来,与适合度相关性很强的性状(比如种子数量等)的可塑性应该比较低,而其他间接影响适

合度的性状(比如叶片数量等)则可能有较高的可塑性。同时,由于各种性状之间存在着整合(integration)和权衡(trade-off),因此选择作用可能使得各种适合度成分具有不同式样和程度的可塑性。事实上,一个特定性状(比如适合度直接相关性状)在不同环境下的稳定性可能正是由于其他性状(比如间接影响适合度的性状)具有可塑性的结果,Pigliucci(2001)将这种现象称之为“Bradshaw-Sultan”效应。

关于表型可塑性适应意义的实验研究很多,此处仅以Sultan等对北美蓼属(*Polygonum*) 4种植物的研究为例加以说明。这4种一年生草本植物拥有相同的生活史特征和繁育系统,却占据了明显不同的生态位宽度。Sultan等(1998, 2001)通过“水分-养分-光照”多因子梯度栽培实验发现,广幅种桃叶蓼(*Polygonum persicaria*)和旱田蓼(*P. lapathifolium*)在光照充足的条件下,无论水分和养分如何变动,都能保持较高的光合作用水平;在资源充分时,种子产量达到“表现最大化”,资源受限时仍可维持一定水平。而狭幅种水蓼(*P. hydropiper*)只有在条件适宜时才能达到较高的光合作用水平,资源充足时种子产量仅有较小程度的改善。另一个狭幅种*P. cespitosum*光合作用绝对水平较低,但在不同条件下变化不大,而且种子产量也能维持一定水平,尽管种间竞争能力较弱、花期较晚等不利因素使得*P. cespitosum*现在只局限于遮荫、湿润的环境,光合生理和种子产量的“表现维持”却使得这种狭幅种已表现出地理分布扩大的趋势。这样,Sultan等从生理反应和适合度成分两个层次揭示了表型可塑性影响植物地理分布的机制。

### 3 生物适应异质生境的两种策略:表型可塑性 vs 遗传分化

通常认为,表型可塑性和遗传分化(包括生态型分化,下同)是生物适应异质生境的两种主要方式(Sultan, 1995; Schlichting & Pigliucci, 1998)。在经典的“新达尔文”模型中,基因型和表型是一种简单的对应关系。在这个概念模型中,种群对局部生境产生的自然选择表现出应答,通过改变群体的基因型频率形成分化的局域种群(local population)来适应异质的环境(Sultan, 1995)。这种适应是通过自然选择在群体水平实现的。遗传分化常常影响植

物在其分布范围内的异质生境中的分布和多度。因此,遗传分化在广布的物种中是常见的现象( Bradshaw, 1984 ),是生物适应多变生境的重要机制( Joshi *et al.*, 2001 )。

另一种适应则通过表型可塑性在个体水平实现。在表型可塑性的模型中,基因型和表现型的关系不再是简单的对应,表型不单由基因型决定,还受到环境因素和发育过程的影响( Pigliucci, 2001 )。在这个新的概念模型中,单个基因型可以通过对发育和生理过程的调节,在一系列不同的环境条件下通过产生不同的表型来保持正常的生理功能,进而维持其适合度。这样,除了自然选择介导的种群分化外,个体还可以通过表型可塑性来适应异质环境( Sultan, 1995 )。

需要指出的是,两种策略虽然机理不同,但并不互相矛盾和排斥( Sultan, 1995 )。首先,表型可塑性具有独立的遗传基础,因此作为独立进化的性状,表型可塑性本身能够发生遗传分化。其次,表型可塑性和遗传分化能够发生复杂的相互作用。一方面,表型可塑性对选择作用具有缓冲效果,有利于遗传变异的保存,从而为进一步遗传分化积累素材;另一方面,可塑性的遗传变异又为其本身的进化提供了可能。第三,表型可塑性和遗传分化并不是互相排斥的。理论上,同时具有丰富的遗传变异和高度的表型可塑性的生物能够最有效地适应复杂多变的环境。而现实中不管是遗传分化还是表型可塑性,都存在一定的代价和限制,因此在长期进化过程中,两者存在着取舍和权衡。实际上,这两种策略可能只是一个连续谱的两个端点,更多的物种处于中间状态。

## 4 表型可塑性与入侵能力关系的理论分析

### 4.1 表型可塑性增强物种入侵能力的可能机理

由于表型可塑性和适应性的密切联系,人们很早就提出表型可塑性可能是某些入侵物种的重要特征( Baker, 1974 )。Rejmanek( 1996 )在构建种子植物入侵能力的一般模型时,也把表型可塑性包括在内,认为表型可塑性可以直接或间接( 通过影响分布范围 )增强物种的入侵能力。

表型可塑性和入侵能力的相关性可以从入侵种和被入侵生境两个方面来分析。一方面,成功的入侵性物种( 包括一些杂草 )常常占据多样化的生境,

广幅的环境耐受性是其显著特点( Baker, 1974 );一些广布性的物种,如农作物、理想杂草以及某些入侵性植物都能在很广的地理范围和多样化的环境中很好地生存。遗传分化或表型可塑性或者两者的结合可能是这些物种能够占据广阔分布区和多样化生境的原因。另一方面,尽管所有的群落一定程度上都是可入侵的( Williamson, 1996 ),但是生境的干扰可视为入侵过程的“ 催化剂 ”,是影响群落可入侵性的一个重要因素( Hobbs, 1989 ),干扰下的生境往往具有不可预测、快速变化以及异质性等特点,在这种条件下,表型可塑性将是一个非常有利的性状( Bazzaz, 1996 )。

那么,表型可塑性是通过怎样的过程来增强物种入侵能力的?首先,表型可塑性能够拓宽外来种的生态幅,因而也扩展了其可利用的潜在资源( Sultan & Bazzaz, 1993 )。尤其在变化的环境中,表型可塑性有利于生物获得更多的营养和占据更加多样化的生境,因而使外来入侵种与土著种相比获得选择上的优势。Schweitzer 及其同事对两种忍冬的研究为此提供了很好的例证,下文将进一步介绍。其次,对于新近引入的外来种或者处于扩张中的入侵种来说,表型可塑性可以缓冲甚至在一定程度上屏蔽新生境造成的选择压力,使得种群不至于因大量个体被淘汰而导致种群数量急剧下降。一方面,从生态角度来看可以避免成为脆弱的小种群,降低种群灭绝的风险;另一方面,从遗传角度来看可以避免形成瓶颈,保存有限的遗传变异,这在一定程度上可以弥补外来种因为取样误差造成的遗传变异的匮乏。而这些遗传变异能够在以后的入侵和扩散过程中提供遗传分化的材料,使得入侵种能够更好地适应不同的生境。在这个过程中,表型可塑性和遗传分化将发生复杂的相互作用。

### 4.2 两种策略的权衡:表型可塑性对入侵性物种的特殊意义

遗传分化和表型可塑性是生物适应异质环境的两种常用策略,那么它们各自在什么条件下发展和起作用呢?两者又是如何协调的呢?哪些情况下,表型可塑性会起主导作用?遗传分化对于外来物种占据多样性生境,增强入侵力的意义是显而易见的。然而,有一些因素可能限制了自然选择的作用( Antonovics, 1976 ),使得在特定的环境中无法产生适应的生态型。比如,选择压力过小或者选择方向不稳

定,强大基因流的缓冲效应( swamping effect )以及适合度各个成分之间在遗传上负相关等( Lande , 1982 ; McGraw , 1987 ; Jain & Bradshaw , 1966 )。遗传分化遇到的最大的障碍可能就是遗传变异的匮乏( Bradshaw , 1984 )。

对一些入侵性物种来说,可能至少有两方面的因素限制了生态型分化的产生。首先是外来种群自身的不足,即缺乏足够的遗传变异。许多外来物种在入侵和随后的扩散过程中常常会经历奠基者和(或)瓶颈效应,另外还有小种群的遗传漂变等影响。因此造成外来物种种群之间分化,同时种群内的变异很低( Battett & Richardson , 1986 )。种群内部遗传变异的缺乏限制了自然选择的作用,使得有利的生态型无法产生。这种缺乏同样限制了表型可塑性的进化,但是已有的表型可塑性却不受影响。其次是干扰下的生境造成的不利。干扰下的生境往往具有“不可预测、快速变化以及异质性”等特点。在快速变化条件下,种群对自然选择往来不及应答,具有选择优势的个体没有足够的时间来固定,同时环境变化的不可预测使得选择压力在方向和强度上都不稳定,降低了自然选择的效率。

事实上,许多广布性入侵物种都可以进行无性繁殖或者自交( Baker , 1974 ),种群内遗传变异很低。尽管如此,入侵性植物常常在广阔的地理范围内分布,占据了多样的生境( Mack & Pyke , 1983 ; Groves , 1986 )。在入侵和扩散过程中,如果入侵种具有强大的表型可塑性,则可以弥补遗传多样性低所带来的不足,减小对生态型分化的依赖,从而适应多变异质的生境。因此,可以推测,表型可塑性在这些遗传多样性很低的外来物种(尤其是那些克隆植物)的入侵和扩张过程中可能起到了关键的作用。而对于那些遗传变异丰富的外来物种,遗传分化则更应该引起重视。

## 5 表型可塑性与入侵能力关系的实验证据

### 5.1 归纳统计

通过归纳统计来分析入侵性物种的共同特性,进而考察是否表型可塑性和入侵能力之间有稳定的正相关关系。

Baker ( 1965 ) 比较分析过泽兰属( *Eupatorium* )、蓟属( *Ageratum* ) 和酢浆草属( *Oxalis* ) 的草本和非草本种的特征后指出,有些草本物种可能具有

某些“普适性”的基因型( general purpose genotypes , 有“普遍用途”,即能够适应多种环境的基因型),以致于它们对环境有非常宽的耐受域,可以忍耐多种逆境胁迫,并且对异质性环境有高度的适应能力。这对于外来种刚进入新环境时的定居是至关重要的,也是入侵性物种的特点之一。“普适性”的基因型与环境综合作用的结果就是高度的表型可塑性。

Crawley( 1987 )比较了 228 种外来植物在其原产地(欧洲)和入侵地(美国加利福尼亚州)的个体差异,发现大约 43.40% 的物种在入侵地要比原产地的同种植物个体更大,相反情况的只占 28.9% ,两者达到显著差异。他认为这是由于在入侵地的环境比原产地更为优越(比如缺乏天敌、气候适宜等),资源分配的“表现最大化”效应使得这些物种能够将更多的资源用于生长,因此具有更高的活力。在这个假说中,先存的表型可塑性是外来植物入侵力增强的直接原因。而另一种假说同样认为这是资源分配调整的结果,但是强调进化在其中的主导作用,即在条件优越的入侵地,资源分配能力存在遗传变异的种群发生了进化( Blossey & Notzold , 1995 )。最近有学者提出,这种式样可能是由于取样误差( sampling bias )造成的( Simons , 2003 )。事实上,式样的形成可能有多种机制在起作用,而在具体的个案中,表型可塑性增强外来植物的入侵能力则完全可能。

## 5.2 生态遗传学实验

### 5.2.1 单物种实验

包括同质种植园( common garden )和交互移植( reciprocal plant )实验。有些入侵物种占据了广阔的分布区和多样的生境,并且常常表现出明显的表型变异。通过同质种植园实验可以检验这些表型变异是遗传分化的结果还是表型可塑性的贡献,而交互移植实验可用来考察这种变异是否是对环境的适应性反应( Sultan , 1995 )。Pigliucci( 2001 )强调,同质种植园实验和交互移植实验应该结合起来进行,因为同质种植园实验可以很好地排除非关键因素的干扰,而交互移植实验则代表了生物的真实自然环境;“没有另一方的支持,两种方法中任何一个都无法单独说明问题”。

这方面的研究很多。一个著名的例子是在英国海岸泛滥成灾的大米草( *Spartina anglica* )。该物种是由北美外来种互花米草( *S. alterniflora* )和英国本

地的土著种 *S. maritima* 杂交后染色体加倍形成的, 这种特殊的成种方式导致其在等位酶水平上的遗传多样性很低(Thompson, 1991)。然而野外观察发现, 在处于不同演替阶段的群落中, 大米草的植株个体大小和种子产量差别很大(Marks & Truscott, 1985)。Thompson 等通过同质种植园和交互移植实验证实, 这种表型变异不是遗传分化的结果, 而来源于表型可塑性。强大的表型可塑性使得遗传多样性很低的大米草能够在不同演替阶段的群落中立足, 占据不同发育阶段的滩涂(Thompson *et al.*, 1991a, 1991b, 1991c)。

相似的例子还有羽绒狼尾草(*Pennisetum setaceum*)。这种原产于非洲的  $C_4$  植物在夏威夷占据了比其他草本植物都要广阔的海拔分布。Williams 等利用交互移植实验表明, 尽管在不同的生境中(海滨草地、山区灌丛和亚高山的树林), 羽绒狼尾草的生理、生长和繁殖性状都表现出很大的变异, 但这种变异不是生态型分化的结果, 事实上这些种群间的遗传变异可能很小; 而单个性状的可塑性和“生理与形态性状的整合”的可塑性在羽绒狼尾草占领夏威夷多样生境的过程中发挥了重要的作用(Williams *et al.*, 1995)。

正如前面提到的, 表型可塑性和遗传分化是互补而非矛盾的两种策略。入侵物种的研究同样也表明了这一点。作为当地生态系统中的优势种, *Metrosideros polymorpha* 在夏威夷占据了广布而多样的生境, 并且表现出明显的形态和生理变异。Cordell 等(1998)发现, 包括生态生理和解剖学性状在内的表型变异均是表型可塑性的结果, 而叶片形态等特征则可能有确定的遗传基础, 并且表现出对特定环境的适应。因此, *M. polymorpha* 的成功是表型可塑性和遗传分化共同作用的结果。

### 5.2.2 成对物种的对比实验

对比实验可以直接地将入侵能力和表型可塑性联系起来。通常是把外来入侵种和土著种或者一般外来种作对比研究, 也可以选择入侵能力不同的种群来进行验证, 考察是否入侵能力的差异和表型可塑性的差异存在相关性。这种比较暗含了一个前提, 即入侵种的入侵能力比土著种以及一般外来种都要强。如果入侵能力不同的两个物种之间存在多种差异, 那么每种差异都可能对入侵力的差异有所贡献。因此, 为了获得可靠的结论, 应该尽量选择分

类地位相近的物种来比较(比如同属物种), 以排除复杂的进化历史的干扰(Marshall *et al.*, 1986; Travis, 1994)。从逻辑上讲, 除了所关注的性状之外, 其他相同或相似的性状越多, 结论就越有说服力。同时, 表型可塑性是性状、环境、种群等高度特异的, 因此应尽可能选取那些有适应意义、与适合度相关的性状。对具体案例而言, 不但要检验表型可塑性和入侵能力之间的相关性, 而且要阐明这种相关性的机制。

实验证明, 与土著种相比, 许多入侵种对干扰(Thompson, 1991)、啃食(Schierenbeck *et al.*, 1994)、营养(Black *et al.*, 1994)、水分(Baruch & Fernandez, 1993)以及光照(Baruch *et al.*, 1985)等条件的反应确实表现出更强的可塑性。这方面研究很多, 下面仅以日本忍冬为例加以说明。

Schweitzer 等利用同质种植园实验比较了两种同属藤本植物——入侵北美的日本忍冬(*Lonicera japonica*)和北美一种非入侵性土著种 *L. sempervirens* 的形态可塑性。对于藤本植物来说, 有没有支撑物可能是生境条件的一个重要参数。研究者通过模拟支撑物的有、无来创造两种不同的生境条件, 比较它们在形态上对不同生境条件的应答。结果表明, 外来入侵种日本忍冬表现出更大的形态可塑性。例如, 日本忍冬在有支撑物的条件下, 节间长度缩短了 15.3%, 节间数目增加了一倍, 枝条的生物量增加了 43%。相比之下, 支撑物对土著种的节间长度和生物量都没有显著影响, 只是节间数目增加了 25%。藤本植物的这种形态可塑性使得植株可以主动选择更适宜的小生境安置其构件, 并最终影响适合度(Schweitzer & Larson, 1999)。因此, 形态可塑性有助于日本忍冬占据更广泛的生境类型, 从而增加其入侵能力。

表型可塑性造成两种忍冬在入侵能力上的差异还体现在对啃食的补偿反应和生物量分配方面。Schierenbeck 及其同事研究了在“无取食”、“昆虫取食”、“昆虫和哺乳动物共同取食”3 种处理下两种忍冬生长速率和生物量的各项参数后发现, 在无取食的条件下, 土著种 *L. sempervirens* 比入侵种日本忍冬表现出更高的生长速率并积累更多的生物量; 然而在有取食的条件下, 尤其在昆虫和哺乳动物共同取食的条件下, 土著种遭受更严重的伤害, 而入侵种在受到取食后发生补偿反应, 将更多的资源分配给叶

片。这样,当两种忍冬同域生长时,外来种一方面在北美天敌较少,受到的取食压力小,另一方面即使在受到取食后又能产生显著的补偿效应,确保适合度不受太大的影响。两种因素结合起来使得外来入侵种和土著种相比获得了实质性的竞争优势(Schierenbeck *et al.*, 1994)。这个案例也表明,可塑性对入侵能力的影响可能同时通过多个途径来实现。这些途径最终都要和适合度联系起来,给出功能和生理生态的解释。

## 6 结论和展望

“遗传分化”和“表型可塑性”是广布性物种适应异质环境的两种机理不同但并不矛盾的策略。对于那些遗传变异水平比较低,同时又占据广阔的分布范围和多样化生境的入侵种来说,表型可塑性可能在其入侵成功和随后的扩散中起到了关键作用。本文主要以植物为例来论述表型可塑性和外来物种入侵能力的关系。事实上,表型可塑性和入侵能力的正相关并不局限于植物。例如,近来有研究表明,行为上的灵活性(可塑性)是入侵性鸟类的重要特征(Sol & Lefebvre, 2000)。

应用归纳统计和生态遗传学实验的方法,目前已经初步揭示出表型可塑性与外来种入侵能力的正相关趋势。但是生物入侵的过程非常复杂,就影响入侵能力的生物性状而言,可能不同的性状影响不同的入侵阶段(如引入-定居-扩散-危害等),在不同的生境、不同的类群中有不同的重要性。显而易见,并非所有的入侵种的成功都可以归因于性状的表型可塑性。我们认为,对于遗传多样性比较低的克隆植物而言,表型可塑性和入侵能力的正相关可能是一个普遍规律。

尽管许多实验已经表明表型可塑性能够增强物种的入侵能力,为了探讨这种正相关的普遍性,并最终用于指导入侵种的防范和治理,还有大量的工作需要开展。我们提出以下几点,供同行参考:

1) 表型可塑性和入侵能力之间正相关的普遍性

从总体上看,目前只对少数入侵种的表型可塑性进行了研究。为了得到普遍性的结论,需要检验更多的类群。我们认为首先应该把注意力集中到那些入侵干扰生境、遗传多样性很低的入侵物种上,例如一些水生的克隆植物。

2) 表型可塑性增强入侵能力的具体机制

表型可塑性的表现多种多样,不同性状的表型可塑性可能以不同的机制影响入侵过程的不同阶段。了解其中的机理有助于我们更好的对外来物种的入侵风险进行评估和防范。

3) 表型可塑性和遗传分化的权衡

遗传分化和表型可塑性是两种互补而非对立的策略。在具体的入侵过程中,两者可能会发生复杂的相互作用,这方面虽然有不少理论推测,但实际的例证还很少。今后应该引起足够的重视。

4) 表型可塑性在入侵及随后扩散过程中的进化

目前,我们讨论的主要是外来物种先存的表型可塑性,实际上,作为可以独立进化的性状,表型可塑性可能在外来物种的入侵及随后的扩散过程中发生快速进化。目前对此了解还很少。对外来物种入侵风险的评估,不仅要包括现存的表型可塑性程度和式样,而且还应该包括表型可塑性在种群内及种群间的变异程度,进而估计其进化潜力。

5) 表型可塑性指标和其他性状或指标的关系

在外来种入侵风险评估体系中,“在原产地的广泛分布”、“快速扩散”、“曾经发生入侵事件”(Williamson, 1996; Reichard & Hamilton, 1997)等可能是最有普遍性和指导意义的指标。表型可塑性和这些指标有着紧密而复杂的联系。例如,在原产地广泛分布的物种可能通过遗传分化,也可能通过表型可塑性来占据多样化的生境,也可能两者均有。为了进一步确证,同质种植园和交互移植实验是必不可少的。

致谢:感谢徐承远博士很有意义的建议,卢宝荣教授的热心指点以及潘晓云博士中肯的修改意见。

## 参考文献

- Alpert, P., Bone, E. and Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 52-66.
- Antonovics, J. 1976. The nature of limits to natural selection. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 63: 224-247.
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H. G. and Stebbins, G. L. (eds.), *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New

- York, 147 – 172.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 1 – 24.
- Baruch, Z. and Fernandez, D. S. 1993. Water relations of native and introduced C<sub>4</sub> grasses in a neotropical savanna. *Oecologia*, **96**: 179 – 185.
- Baruch, Z., Ludlow, M. M. and Davis, R. 1985. Photosynthetic responses of native and introduced C<sub>4</sub> grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia*, **67**: 388 – 393.
- Battett, S. C. H. and Richardson, B. J. 1986. Genetic attributes of invading species. In: Groves, R. H. and Burdon, J. J. (eds.), *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge; New York, 21 – 33.
- Bazzaz, F. A. 1996. *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Bilbrough, C. J. and Caldwell, M. M. 1997. Exploitation of springtime ephemeral N pulses by six Great Basin plant species. *Ecology*, **78**: 231 – 243.
- Black, R. A., Richards, J. H. and Manwaring, J. L. 1994. Nutrient uptake from enriched soil microsites by three Great Basin perennials. *Ecology*, **75**: 110 – 122.
- Blossey, B. and Notzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**: 887 – 889.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**: 115 – 155.
- Bradshaw, A. D. 1984. Ecological significance of genetic variation between populations. In: Dirzo, R. and Sarukhan, J. (eds.), *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Press, Sunderland, 213 – 228.
- Cordell, S., Goldstein, G., Mueller-Dombois, D., Web, D. and Vitousek, P. M. 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, **113**: 188 – 196.
- Crawley, M. J. 1987. What makes a community invisable? In: Gray, A. J., Crawley, M. J. and Edwards, P. J. (eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 429 – 453.
- Ehrlich, P. 1989. Attributes of invaders and the invading processes: vertebrates. In: Drake, J. A., Mooney, H. A. and di Castri, F. (eds.), *Biological Invasions: a Global Perspective*. John Wiley and Sons, New York, 315 – 328.
- Falconer, D. S. and Mackay, T. F. C. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics* (4th edn.). Longman Group Ltd., Earlow, Essex, England, 335 – 337.
- Groves, R. H. 1986. Plant invasions of Australia: an overview. In: Groves, R. H. and Burdon, J. J. (eds.), *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge; New York, 137 – 149.
- Higgins, S. I., Richardson, D. M., Cowling, R. M. and Trinder-Smith, T. H. 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, **13**: 303 – 313.
- Hobbs, R. J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. In: Drake, J. A., Mooney, H. A. and di Castri, F. (eds.), *Biological Invasions: a Global Perspective*. John Wiley and Sons, New York, 389 – 405.
- IUCN – The World Conservation Union. 2000. Guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. Gland, Switzerland.
- Jain, S. K. and Bradshaw, A. D. 1966. Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. *Heredity*, **21**: 407 – 441.
- Joshi, J., Schmid, B., Caldeira, M. C., Dimitrakopoulos, P. G., Good, J., Harris, R., Hector, A., Huss-Danell, K., Jumpponen, A., Minns, A., Mulder, C. P. H., Pereira, J. S., Prinz, A., Scherer-Lorenzen, M., Terry, A. C., Troumbis, A. Y. and Lawton, J. H. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters*, **4**: 536 – 544.
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Evolution*, **63**: 607 – 615.
- Li, B. (李博) and Chen, J. K. (陈家宽). 2002. Ecology of biological invasions: achievements and challenges. *World Science-Technology Research & Development* (世界科技研究与发展), **24**(2): 26 – 36. (in Chinese with English abstract)
- Li, B. (李博), Hsu, P. S. (徐炳声) and Chen, J. K. (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)
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 133 – 137.
- Lortie, C. J. and Aarssen, L. W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Sciences*, **157**: 484 – 487.
- Luken, J. O. and Thieret, J. W. 1997. *Assessment and Management of Plant Invasion*. Springer-Verlag, New York.
- Mack, R. N. and Pyke, D. A. 1983. The demography of *Bromus tectorum* L.: variation in time and space. *Journal of Ecology*, **71**: 69 – 93.
- Marks, T. C. and Truscott, A. J. 1985. Variation in seed production and germination of *Spartina anglica* within a zoned salt marsh. *Journal of Ecology*, **73**: 695 – 705.

- Marshall, D. L., Levin, D. A. and Fowler, N. L. 1986. Plasticity of yield components in response to stress in *Sesbania macrocarpa* and *S. vesicaria* (Leguminosae). *American Naturalist*, **127**: 508 – 521.
- McGraw, J. B. 1987. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. IV. Fitness responses to reciprocal transplanting in ecotypes with differing plasticity. *Oecologia*, **73**: 465 – 468.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. and Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**: 53 – 65.
- Reichard, S. H. and Hamilton, C. W. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, **11**: 193 – 203.
- Rejmanek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, **78**: 171 – 181.
- Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 35 – 68.
- Schierenbeck, K. A., Mack, R. N. and Sharitz, R. R. 1994. Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology*, **75**: 1661 – 1672.
- Schlichting, C. D. and Pigliucci, M. 1998. *Phenotypic Evolution: a Reaction Norm Perspective*. Sinauer Press, Sunderland, Massachusetts.
- Schweitzer, J. A. and Larson, K. C. 1999. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **126**: 15 – 23.
- Simons, A. M. 2003. Invasive aliens and sampling bias. *Ecology Letters*, **6**: 278 – 280.
- Sol, D. and Lefebvre, L. 2000. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos*, **90**: 599 – 605.
- Sultan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**: 363 – 383. (Special Jubilee Symposium Volume)
- Sultan, S. E. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, **82**: 328 – 343.
- Sultan, S. E. and Bazzaz, F. A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution*, **47**: 1050 – 1071.
- Sultan, S. E., Wilczek, A. M., Bell, D. L. and Hand, G. 1998. Physiological response to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia*, **115**: 564 – 578.
- Taylor, D. R. and Aarssen, L. W. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Gramineae). *American Journal of Botany*, **75**: 401 – 413.
- Thompson, J. D. 1991. The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience*, **41**: 393 – 401.
- Thompson, J. D., McNeilly, T. and Gray, A. J. 1991a. Population variation in *Spartina anglica* C. E. Hubbard. 1. Evidence from a common garden experiment. *New Phytologist*, **117**: 115 – 128.
- Thompson, J. D., McNeilly, T. and Gray, A. J. 1991b. Population variation in *Spartina anglica* C. E. Hubbard. 2. Reciprocal transplants among three successional populations. *New Phytologist*, **117**: 129 – 139.
- Thompson, J. D., McNeilly, T. and Gray, A. J. 1991c. Population variation in *Spartina anglica* C. E. Hubbard. 3. Response to substrate variation in a glasshouse experiment. *New Phytologist*, **117**: 141 – 152.
- Travis, J. 1994. Ecological genetics of life-history traits: variation and its evolutionary significance. In: Real, L. (ed.), *Ecological Genetics*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 171 – 204.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M. and Westbrooks, R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**: 1 – 16.
- Wijesinghe, D. K. and Hutchings, M. J. 1997. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, **85**: 17 – 28.
- Williams, D. G., Mack, R. N. and Black, R. A. 1995. Ecology of introduced *Pennisetum setaceum* on Hawaii: the role of phenotypic plasticity. *Ecology*, **76**: 1569 – 1580.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.