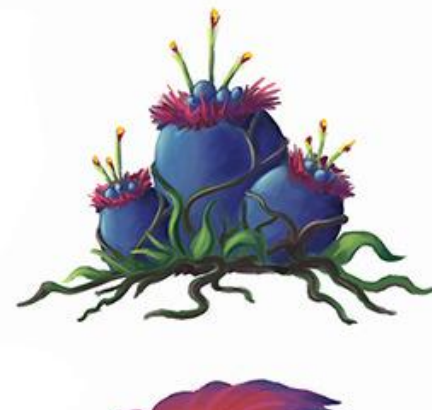


入侵生态学

北京林业大学 自然保护区学院



第三章 入侵种的生物学特性

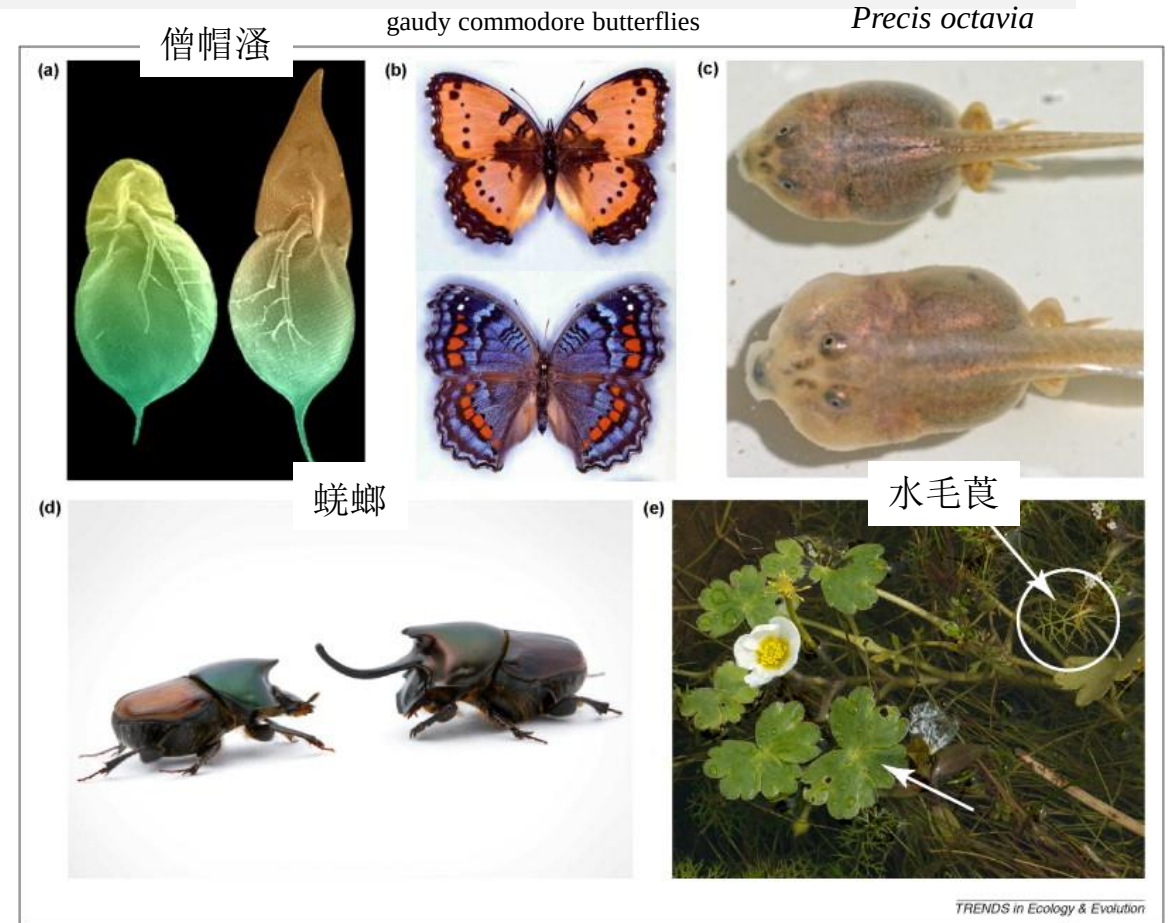
目录

- 第一节 生活史特征
- 第二节 表型可塑性
- 第三节 适应性进化
- 思考题

表型可塑性的定义

表型可塑性的定义

- 表型可塑性(phenotypic plasticity)是指生物体(物种)的一个单独基因型能在不同的环境中表达出不同的表型特征。这些表型可以是形态、生理、行为或者物候等与生物适合度相关的诸多方面。
- 其中, 适合度(fitness)也称为适应值, 是指某一基因型个体与其他基因型个体相比能够存活并把它的基因传递给下一代的能力。



表型可塑性的定义

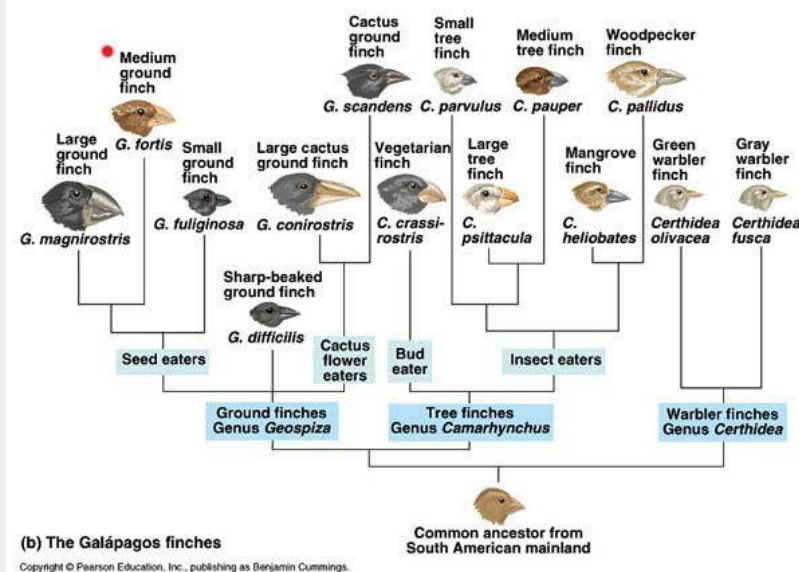
- **表型可塑性是衡量外来种潜在入侵能力大小的重要指标。**已发现不同种类的物种具有很强的表型可塑性，它们能够适应不同的环境条件，由此成为世界性的入侵种。
- **可塑性的发生将会受到多种内在和环境因子的影响。**对外来植物而言，内在影响因子包括与可塑性相关的遗传学代价、资源分配策略、发育方面的制约、可塑性反应的滞后时间长短等，环境影响因子包括环境信号的可靠程度、非生物胁迫强度、竞争者和植食者存在状况等。

表型可塑性的类型

表型可塑性的类型

- 从是否有利于提高生物适合度的角度来说，表型可塑性分为适应性与非适应性两种。

适应性可塑性(adaptive plasticity)是指在可利用的资源有限或缺乏等不利环境条件下，生物某个(些)性状所发生的可塑性变化有助于提高其存活或繁殖，从而提高适合度。这种可塑性体现了生物的一种“主动”适应环境变化的能力，它受遗传控制，可稳定遗传，并在选择压力作用下发生遗传变异而进化。

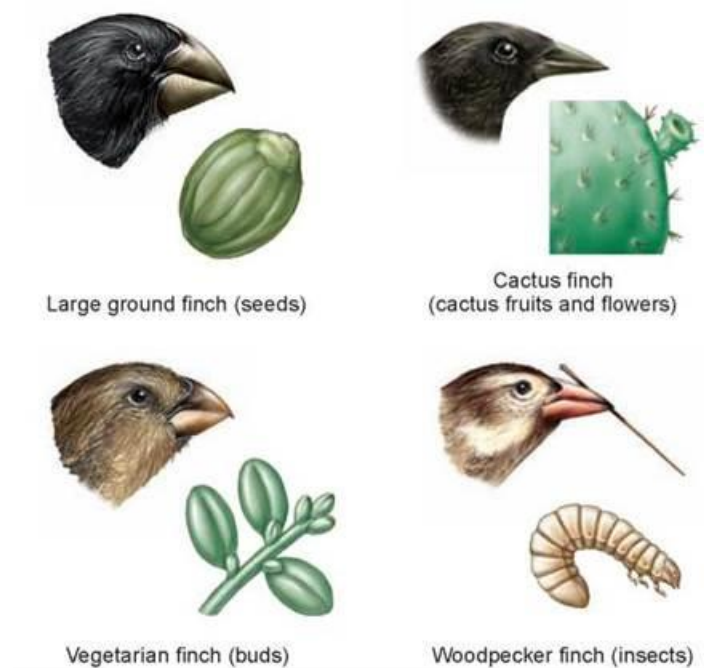


加拉巴哥岛

表型可塑性的类型

- 从是否有利于提高生物适合度的角度来说，表型可塑性分为适应性与非适应性两种。

适应性可塑性(adaptive plasticity)是指在可利用的资源有限或缺乏等不利环境条件下，生物某个(些)性状所发生的可塑性变化有助于提高其存活或繁殖，从而提高适合度。这种可塑性体现了生物的一种“主动”适应环境变化的能力，它受遗传控制，可稳定遗传，并在选择压力作用下发生遗传变异而进化。

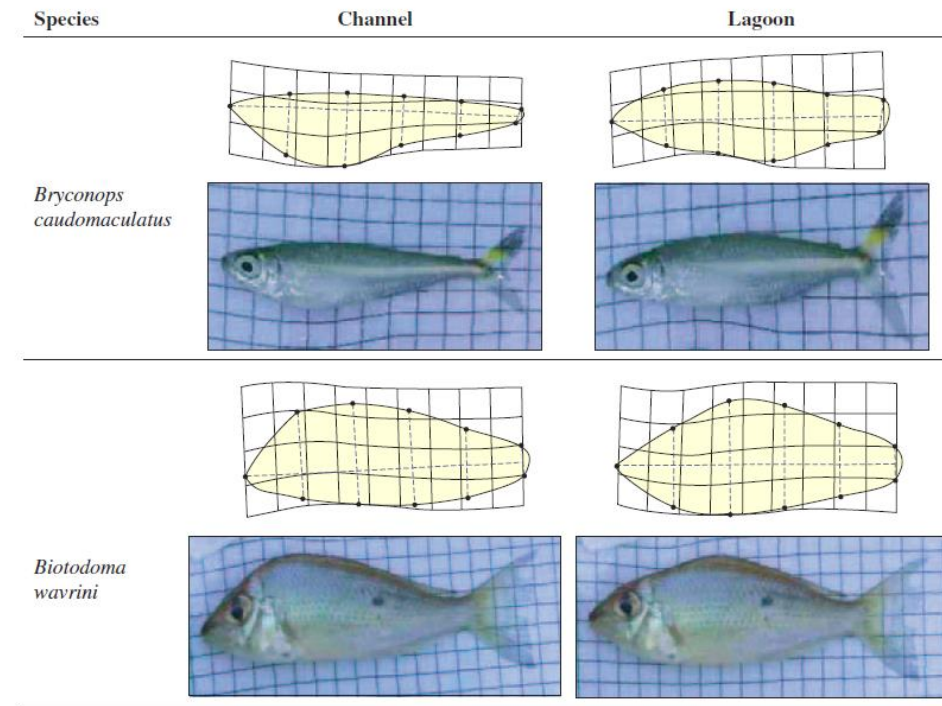


表型可塑性的类型

Flow-associated differentiation in the Orinoco River, Venezuela, channels (fast) and lagoon (slow). From DeWitt Lab, Dept. Wildlife & Fisheries Sciences, Texas A&M University

- 从是否有利于提高生物适合度的角度来说，表型可塑性分为适应性与非适应性两种。

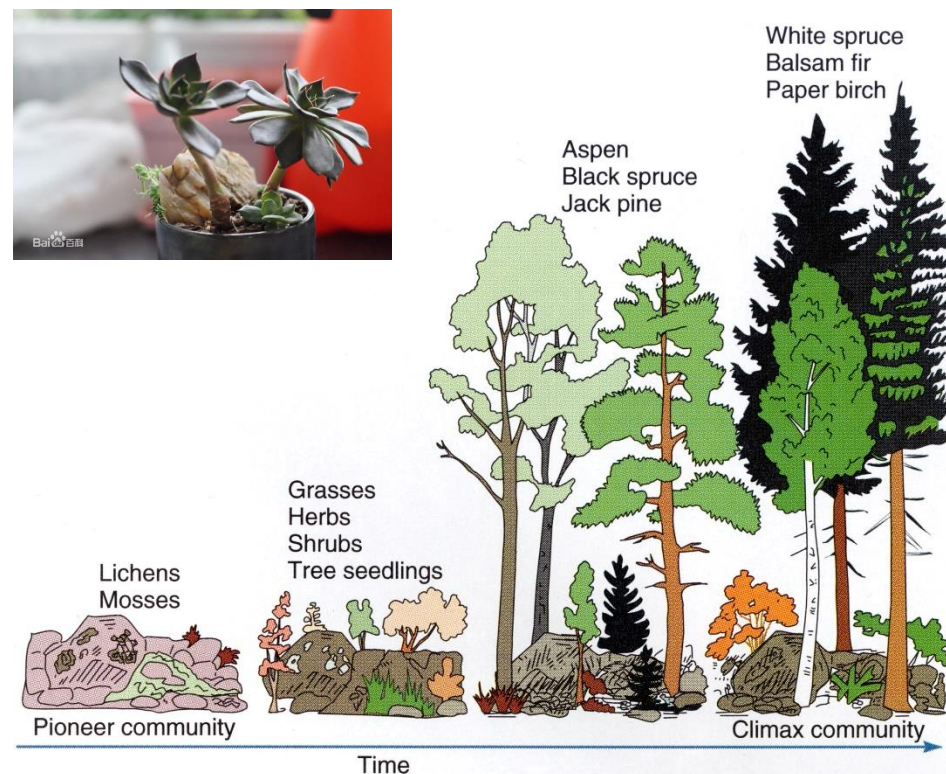
适应性可塑性(adaptive plasticity)是指在可利用的资源有限或缺乏等不利环境条件下，生物某个(些)性状所发生的可塑性变化有助于提高其存活或繁殖，从而提高适合度。这种可塑性体现了生物的一种“主动”适应环境变化的能力，它受遗传控制，可稳定遗传，并在选择压力作用下发生遗传变异而进化。



表型可塑性的类型

- 非适应性可塑性(non-adaptive plasticity)是指性状的变化不引起适合度升高，甚至反而可能对生物自身有害而降低适合度。

例如，在西班牙马德里森林中，处于底层的欧洲白栎(*Quercus robur*)、比利牛斯栎(*Quercus pyrenaica*)、长白松(*Pinus sylvestris*)和海岸松(*Pinus pinaster*)等树种若苗期对光表现出生长可塑性(如增加植株高度)，会导致很高的死亡率，这是因为它们无论如何生长均不可能超越上层植株而获得较多光照，这种情况下对光的可塑性反应是非适应性的。非适应性可塑性是在有限资源条件下生物的一种“被动”反应，不能进化，不能使生物达到一种适应性。

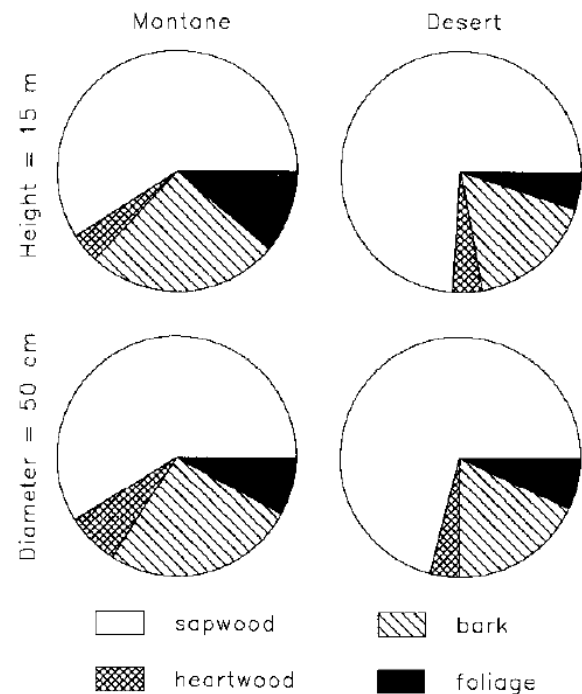
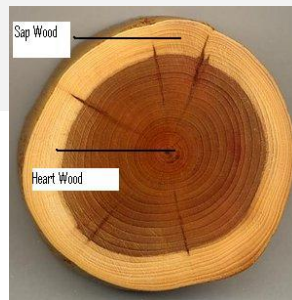


表型可塑性的类型

表型可塑性的类型

Offsetting changes in biomass allocation and photosynthesis in ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in response to climate change

EVAN H. DeLUCIA,^{1,3} RAGAN M. CALLAWAY¹ and WILLIAM H. SCHLESINGER²



- 根据可塑性提高适合度的具体方式，表型可塑性可分为以下几种。

生活史可塑性:指与生长、繁殖、营养分配等相关的一些生活史性状可随环境的变化而变化。

例如，相比较温暖的沙漠生境，生活在寒冷潮湿生境中的杰克松(*Pinus ponderosa*) 可以将更多生物量分配给叶部分，而相对少地分配到躯干部分。导致不同的树的形状。



表型可塑性的类型

- 即使是单种掘足蟾蜍(*Spea multiplicata*), 也能产生不同的生态型, 即杂食性拟态(omnivore)和肉食性拟态(carnivore)。
- 杂食性拟态蝌蚪出现在条件更优越的环境中, 且生长速率慢, 变态周期长, 存活率高。
- 肉食性拟态蝌蚪容易出现在短暂性的池塘中, 且生长速率快, 变态周期短。同时, 肉食性拟态蝌蚪拥有更大的口腔以及咬合力。

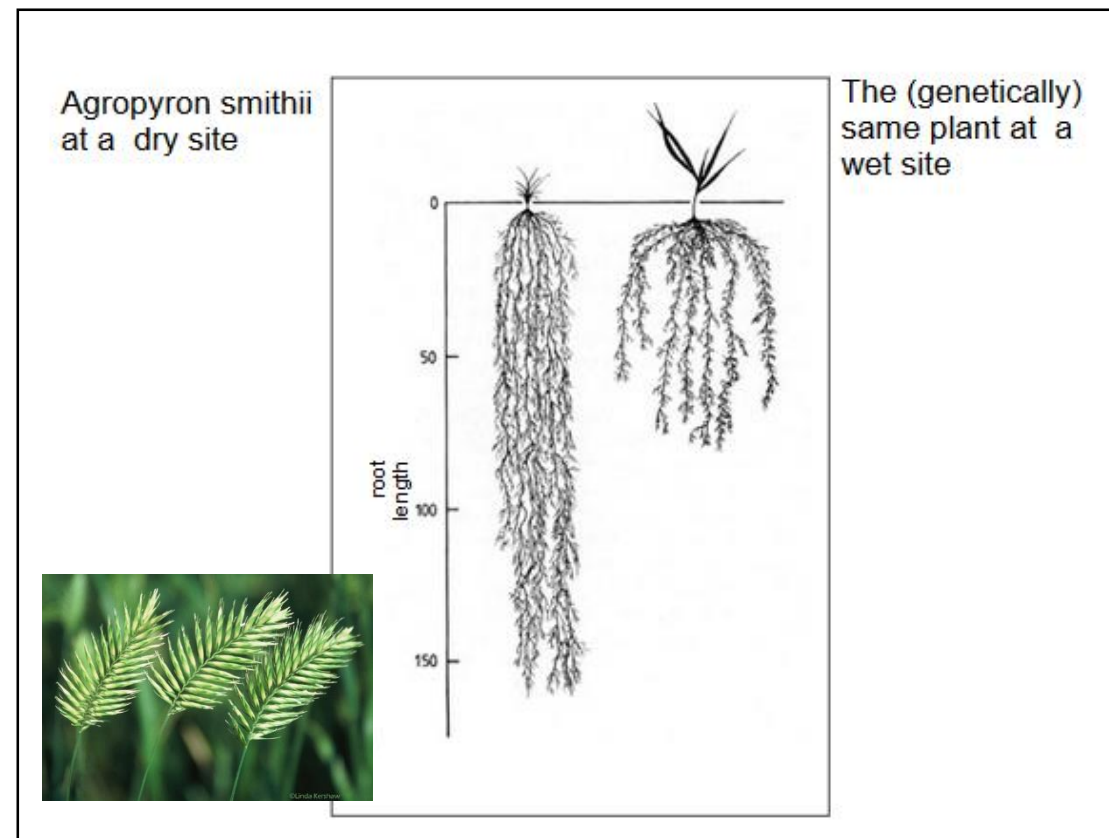
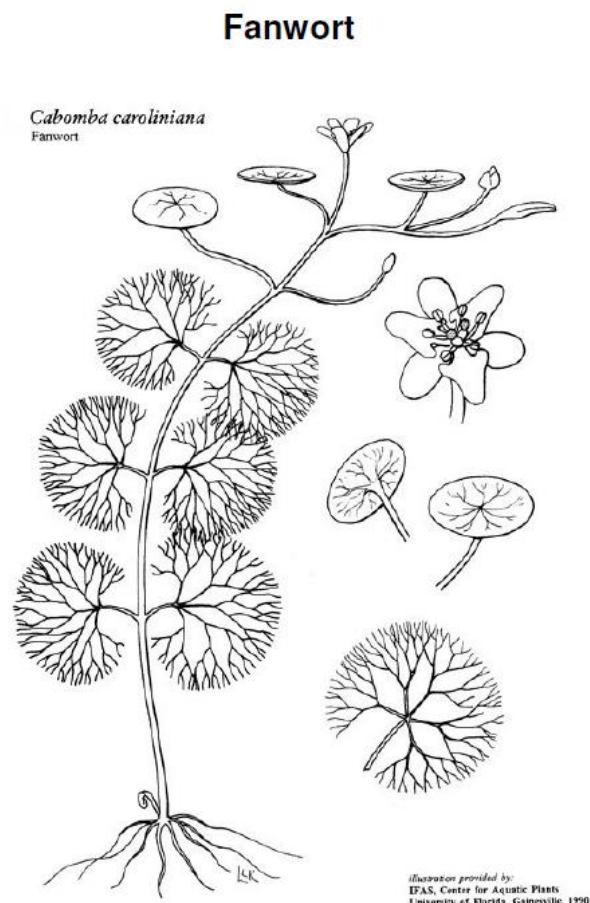
<http://slideplayer.com/slide/753965/>



- 功能特性可塑性:指与资源利用能力相关的一些性状的一可塑性。
例如，在上壤养分、水分条件较差的条件下，植物根系会伸长或增粗，根长度与植株长度之比增大以提高利用养分和水分的能力。

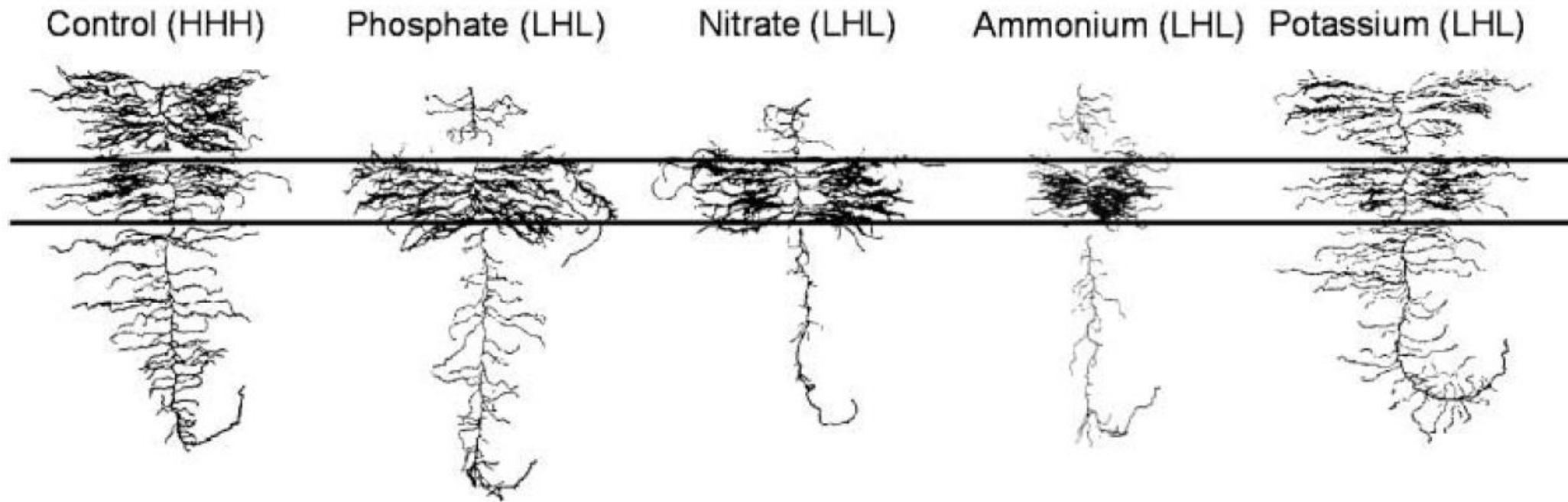


水盾草(*Cabomba caroliniana*)



扁穗冰草

- 功能特性可塑性:指与资源利用能力相关的一些性状的一可塑性。
例如，在上壤养分、水分条件较差的条件下，植物根系会伸长或增粗，根长度与植株长度之比增大以提高利用养分和水分的能力。



Tansley review

The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients

Angela Hodge
Department of Biology, Area 2, PO Box 373, University of York, York YO10 5YW, UK

Fig. 1 Proliferation of primary and secondary laterals by barley (*Hordeum vulgare*) grown in solution culture with the middle root section exposed to a 100-fold greater concentration of phosphate, nitrate, ammonium or potassium ions compared with roots above or below (LHL). Controls were supplied with high concentration of nutrients in all zones (HHH). Abbreviations: H, high; L, low, referring to nutrient concentrations experienced by the top, middle and bottom sections of the root system. From Drew (1975) with kind permission from the trustees of the *New Phytologist*.

表型可塑性的类型

- **发育可塑性：**指生物解剖学特征的可塑性，如植物大小、叶的导管面积和表皮层厚度、根的结构、或种子的大小等。

• **[ADD INSTANCES]**

表型可塑性的类型

- 由上述多种性状组成、相互间具关联关系的表型，称为“综合表型”(integrated phenotype)。生物的不同性状之间往往是相互联系的，它们组成一个个功能单元，在生物生长、发育和抵御不良环境的过程中发挥重要作用。
- 综合表型的可塑性是指生物的多、个不同性状在功能上的联系方式、联系格局表现出可塑性(Pigliucci, 2003)。在植物中，与单个表型相比，具综合表型及其可能塑性的物种，对环境变化的适应性较强，可能有助于减少不利的影响。

Water balance

WUE

- leaf photosynthesis
- low $^{12}/^{13}\text{C}$ discrimination

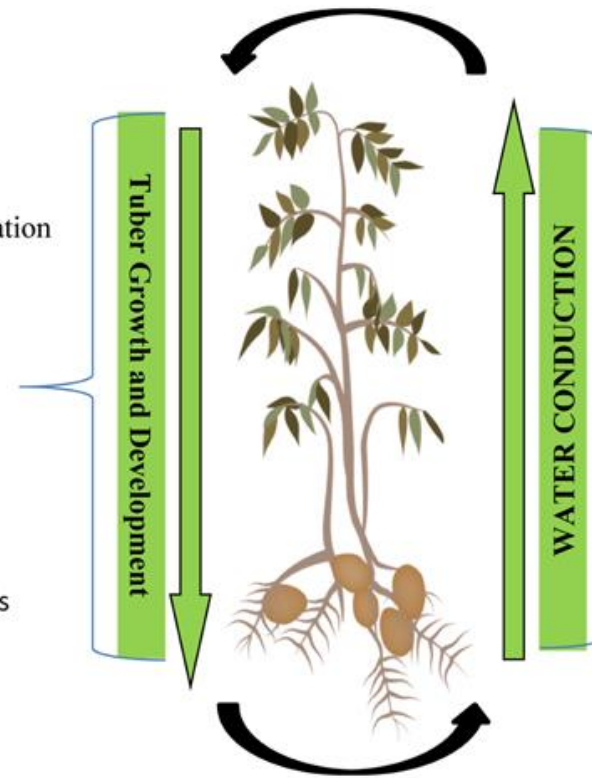
Stay functional/green

Osmotic adjustment

- leaf conductance
- leaf canopy
- leaf transpiration

Assimilate partitioning

- sucrose translocation
- phloem loading
- integrity of organic nutrients



Water Uptake

Root architecture

- root density
- root length
- root vigour)

Root hydraulics and anatomy

- root anatomy
- xylem abundance
- xylem vessel size
- root cortical aerenchyma
- number of root cells)

Vegetation

- plant establishment
- canopy coverage

Phenological stage

- seedling
- flowering
- reproductive

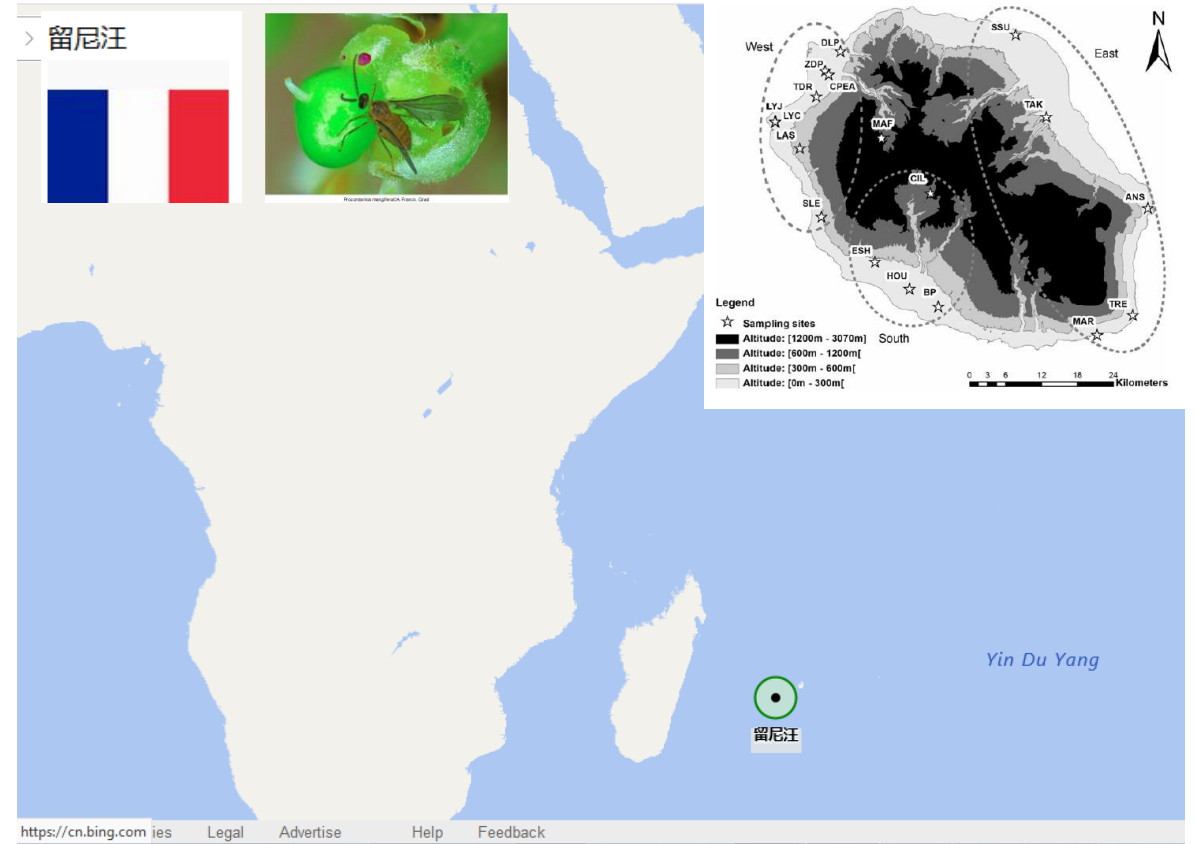
表型可塑性与遗传变异之间的关系

表型可塑性与遗传变异之间的关系

- 值得注意的是, 表型可塑性程度与遗传变异程度有关, 但两者并无必然的联系。在遗传变异程度较低的情况下, 由于许多重要表型是由多个基因控制的数量性状, 故仍有可能表现出较高的可塑性。

表型可塑性与遗传变异之间的关系

- 例如，在印度洋西南部留尼汪岛(Reunion Island)上的一种入侵性普癭蚊(*Procontarinia mangiferae*), 虽然遗传多样性低, 但表型可塑性程度很高, 能适应多种不同的生态条件, 表现之一是在食性方面对芒果的花和幼叶均能取食, 而当地同属的其他瘦蚊虽具有较高的遗传多样性却只能取食花或者幼叶(Amouroux et al., 2013)。



https://www.researchgate.net/publication/255966141_Invasive_mango_blossom_gall_midge_Procontarinia_mangiferae_Felt_Diptera_Cecidomyiidae_in_Reunion_Island_Ecological_plasticityPermanent_and_structured_populations

表型可塑性与生物入侵的关系

表型可塑性与生物入侵的关系

- 有关表型可塑性与生物入侵关系的认识大多来自植物。表型可塑性的作用在于有助于外来种适应多个地区不同的环境条件或者某一地区的环境变化，从而促进入侵。
- **(1)有利于外来种在不良环境下维持较高适合度**
一些具有表型可塑性的外来种能在多种不同的环境中均维持较高适合度，尤其是当环境不甚适合时仍表现出较强的适应能力。相比之下，弱表型可塑性的植物只能适应较窄幅度的环境，当遇到不良环境时适合度即显著下降。

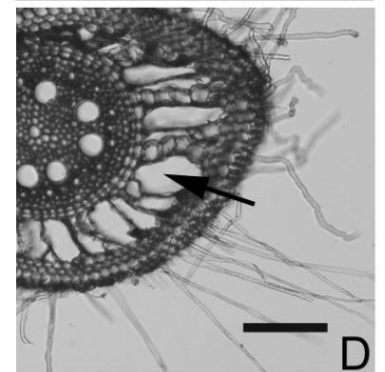
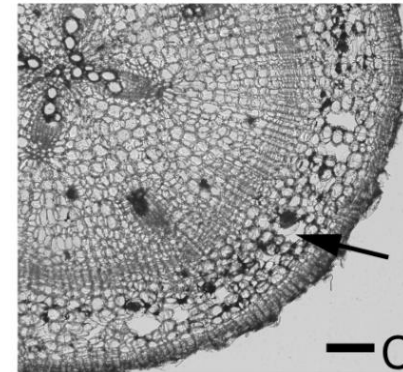
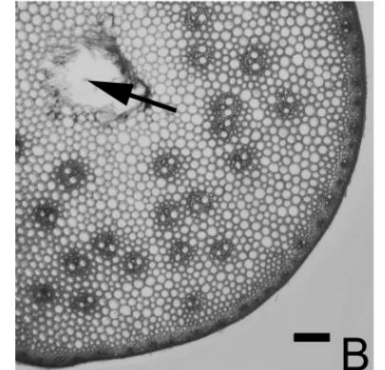
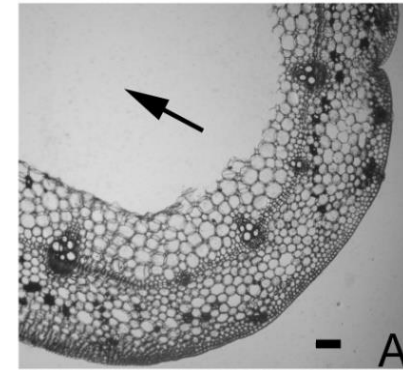
表型可塑性与生物入侵的关系

- 例如，空心莲子草在原发生地主要分布在淡水中，但在许多入侵地在旱地上也能生长，这是因为该植物能在形态结构、生理方面发生许多可塑性变化：旱生条件下茎表皮蜡质层增厚，机械组织厚角细胞层数、韧皮纤维束数显著增多，叶片角质层增厚，栅栏组织出现分层且细胞排列紧密，这些变化十分有利于空心莲子草在干旱条件下生存。

C₃: 喜旱莲子草



C₄: 牛鞭草



喜旱莲子草: 多孔性状的茎和根结构
牛鞭草: 多孔性状的根结构

表型可塑性与生物入侵的关系

- 例如，被引入北美洲的桃叶蓼 (*Polygonum persicaria*), 不论在资源充足的条件下还是不甚适宜的环境中均有很高的繁殖力, 这一可塑性为其快速扩张的一个重要原因。相比之下, 当地的一些同属植物如酸模叶蓼 (*Polygonum lapathifolium*) 和水蓼 (*Polygonum hydropiper*) 由于缺乏生殖可塑性, 当环境条件变得不适合时, 生殖力和后代数量即显著下降, 资源水平提高后其适合度也不会随之提高。



表型可塑性与生物入侵的关系

在动物方面，外来动物也会为了逃避天敌捕食，在形态、行为或者生理方面能表现出一定的可塑性。例如，入侵到美国淡水生态系统的翼弧溞(*Daphnia lumholtzi*)为了防御本地天敌蓝鳃太阳鱼(*Lepomis macrochirus*)捕食，其外部形态会发生适应性变化，形成较长的头刺(head spine)和尾刺(tail spine)，而且这两个结构具有很强的可塑性，在野外其长度可随季节变化；而在室内条件下，由于不存在天敌胁迫，长期饲养后头刺和尾刺的长度会显著缩短。溞属(*Daphnia*)的其他水溞则没有这种防御结构上的可塑性。



表型可塑性与生物入侵的关系



- 入侵到美国俄勒冈州南部的克氏原螯虾，其行为具明显的可塑性:与一种本地种信号螯虾 (*Pacifastatus leniusculus*) 处在一起时，克氏原螯虾能改变自身对隐蔽场所的占用行为，使其利用隐蔽场所的能力与信号螯虾“势均力敌”;而在单独存在时，克氏原螯虾则没有这一行为的可塑性。



• (2)在适宜环境中提高适合度

- 即使在环境条件比较适宜的条件下，一些外来种也会在表型上发生可塑性变化，以快速利用现有资源提高适合度，从而促进入侵。

例如，Leishman和Thomson (2004)比较了澳大利亚悉尼植物群落中4类植物，即本地非入侵性植物、本地入侵性植物、外来非入侵性植物和外来入侵性植物对水和肥料水平的反应。结果发现，在不提高土壤肥力或者仅向土壤加水的情况下，4类植物的存活和生长情况相似，但是当土壤肥力提高时(即提高环境适宜程度后)，以外来入侵性植物的性状变化最大，生物量增加幅度也最大，表明在适宜条件下此类植物能通过可塑性变化来提高适合度。

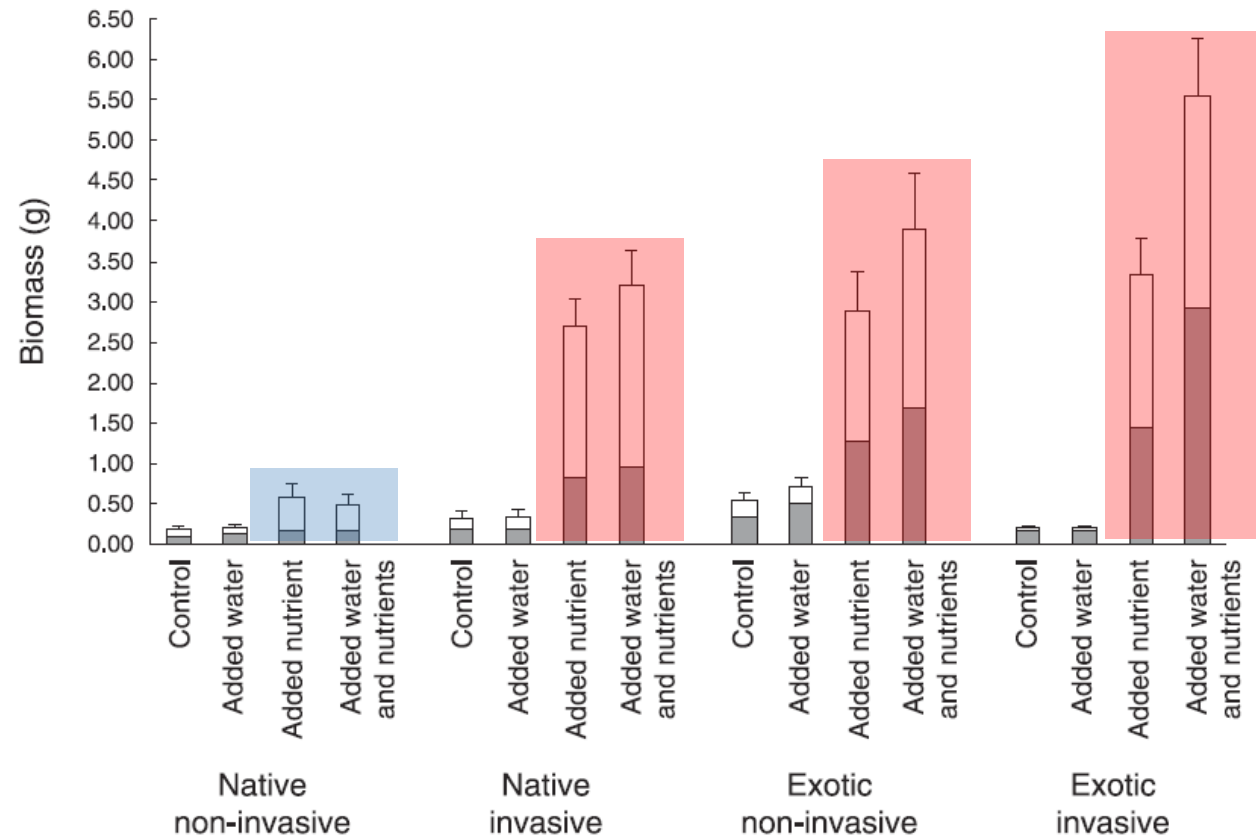
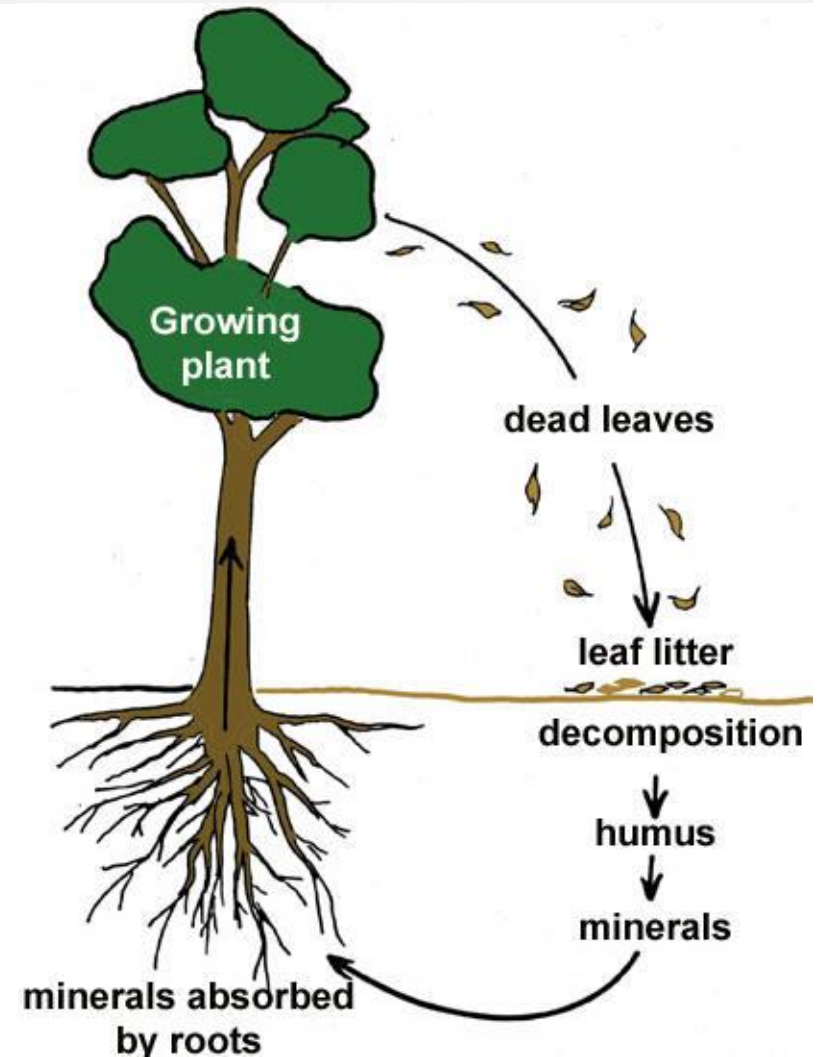


Fig. 2 Seedling biomass after 7 weeks for each plant type in each treatment in the glasshouse experiment. Shaded portion of bar represents the mean root biomass; unshaded portion of bar represents the mean shoot biomass. Error bars represent one standard error of mean total biomass.

表型可塑性与生物入侵的关系

- 又如，入侵到夏威夷的墨西哥栲(*Fraxinus uhdei*)，当地气候条件与原产地相似，但是它仍能发生一些可塑性变化来改变落叶量和碳水化合物储存量，以此增强生存能力。



表型可塑性与生物入侵的关系

- (3)在不良环境中维持适合度，也能在适宜环境中提高适合度
 - 结合上述两种情况，人们推测可能有少数入侵植物具备这种特性。但这方面的研究案例还很少见。
-
- [ADD INSTANCES]

表型可塑性的进化

表型可塑性的进化

- 如同其他性状一样，表型可塑性可在自然选择作用下发生适应性进化。其中，遗传同化(genetic assimilation)是表型可塑性进化的主要机制。
- 遗传同化是指这样一种过程:某表型特征最初由于某种环境影响而产生(即该表型在“正常”环境下不发生，只有当遇到某些“特殊”环境条件时才会在少数个体中形成)，之后通过自然选择作用该表型转变成由基因型控制，以致即使在缺乏最初所必需的环境影响时该表型也能形成。

表型可塑性的进化

- 例如，Bossdorf等(2005)分析了10个旨在比较植物入侵种群和原发生地种群之间可塑性差异的研究，发现5个研究显示入侵种群的可塑性程度要高于原发生地种群，表明入侵过程中可塑性水平得到了提高。
- 同时，Lavergne和Molofsky(2007)发现，藨草(*Phalaris arundinacea*)从欧洲引入到北美洲后许多性状出现了高水平的可塑性，而且茎秆高度、叶片数量等性状的可塑性程度要高于原发生地种群，表明引入后该植物的表型可塑性发生了进化。

[Oecologia](#). 2005 Jun;144(1):1-11. Epub 2005 May 11.

Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations.

[Bossdorf O](#)¹, [Augé H](#), [Lafuma L](#), [Rogers WE](#), [Siemann E](#), [Prati D](#).

[Proc Natl Acad Sci U S A](#). 2007 Mar 6;104(10):3883-8. Epub 2007 Feb 28.

Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass.

[Lavergne S](#)¹, [Molofsky J](#).

目录

- 第一节 生活史特征
- 第二节 表型可塑性
- 第三节 适应性进化
- 思考题

适应性进化的定义

适应性进化的定义

- 外来种的适应性进化是指外来种进入一个新的环境后，在环境压力的选择作用下遗传结构发生改变，使生长发育、繁殖或者生理性状朝着有利于提高种群适应性的方向变化。适应性进化的动力来自所处环境条件改变而导致的压力(如天敌)的变化。

• 外来种适应性进化研究简史

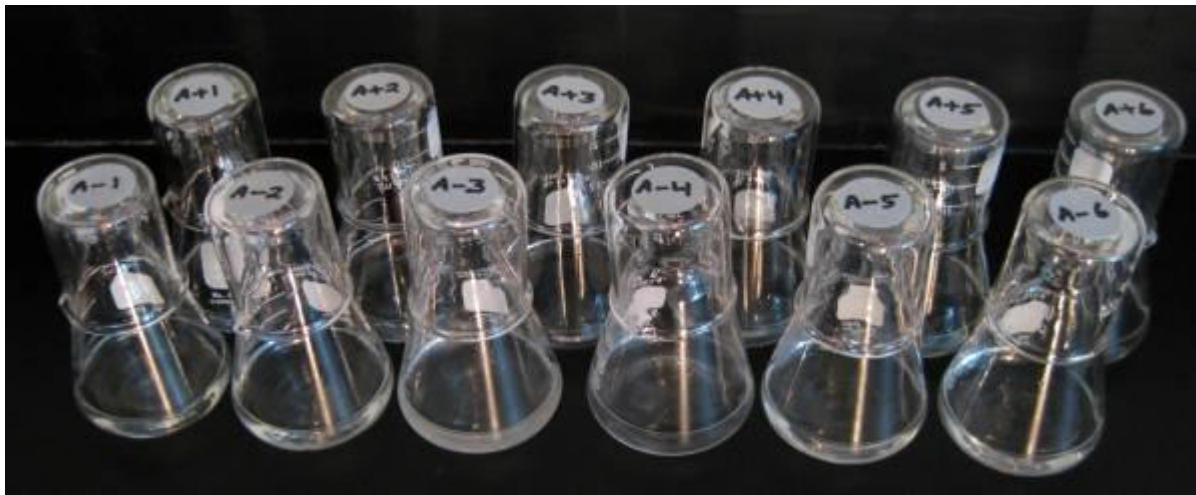
- 对外来种进化的研究始于20世纪中期，当时人们主要从发展农业生产的角度以杂草为对象开展研究，其中偶尔带有一些入侵生物学的思想，如对萝卜(*Raphanus sativus*)、玫瑰车轴草(*Trifolium hirtum*)、牻牛儿苗属(*Erodium*)植物进化的研究。20世纪70年代初，基于先前20多年的研究，人们达成共识，认为适应性变化是生物入侵的一个重要生物学过程。从90年代后期开始，有关外来种进化的报道逐渐增多。尤其是随着进化生物学、分子遗传学、数量遗传学等学科的发展，各种组学(omics)技术、生物信息技术被大量使用，涌现了大量有关外来种遗传结构、适应性进化及其生态学效应的研究案例，极大地推动了入侵生物学研究的发展。

大肠杆菌长期进化试验 (*E. coli* long-term evolution experiment)

| 时间：： 1981 至今未结束

http://daily.zhihu.com/story/9671672?utm_campaign=in_app_share&utm_medium=iOS&utm_source=weixin&from=timeline&isappinstalled=0

- 1988 年，著名的微生物学和分子遗传学教授理查德伦斯基 Richard Lenski 利用单个大肠杆菌 (*Escherichia coli*) 的后代创建了 12 支实验室菌株，观察它们的进化。这些细菌在包含有柠檬酸的底葡萄糖培养基中生长，每天 Lenski 研究组成员会将培养物以 1: 100 的比率换到新培养基中。

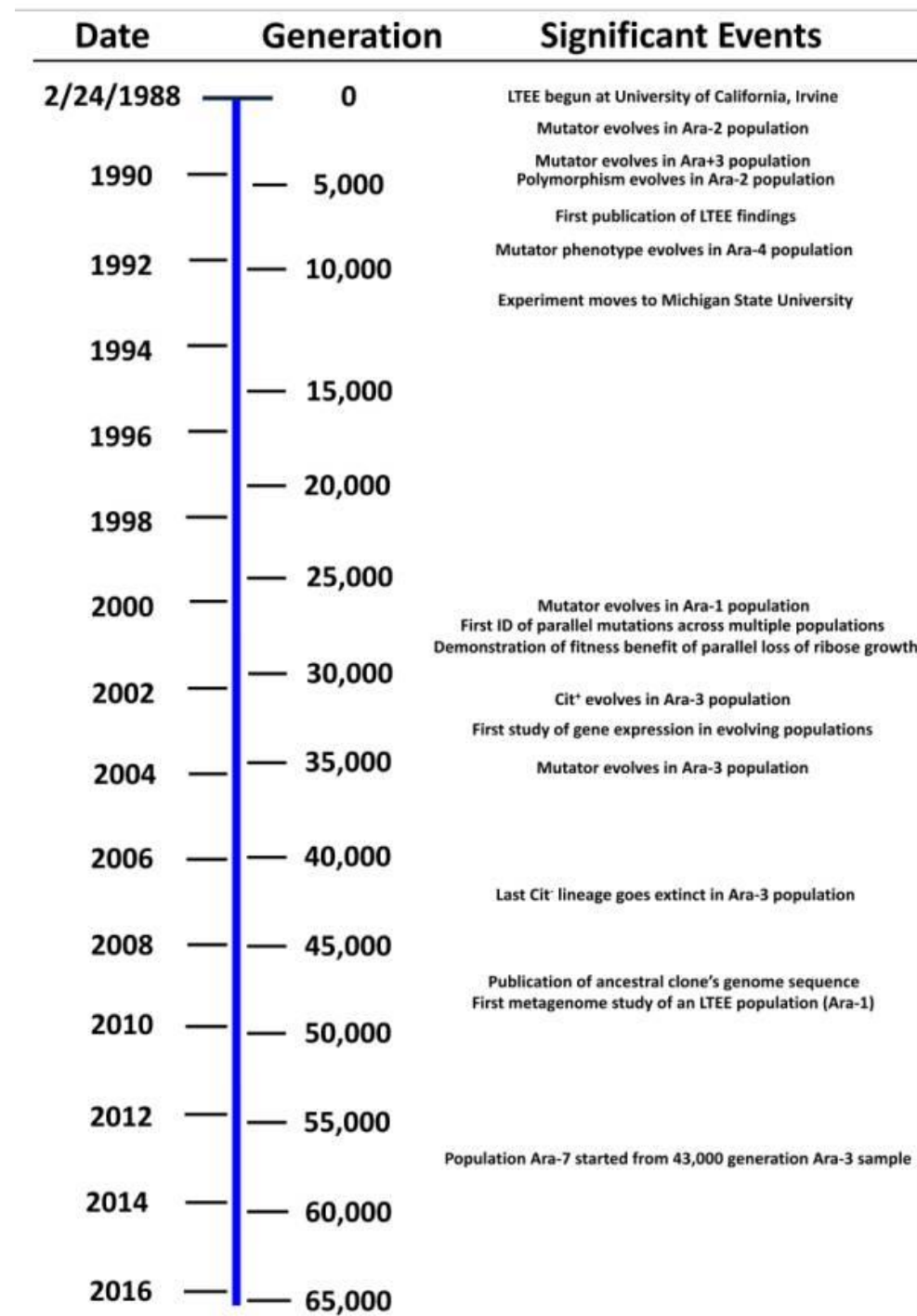


<http://myxo.css.msu.edu/ecoli/>

大肠杆菌长期进化试验 (*E. coli* long-term evolution experiment)

| 时间：： 1981 至今未结束

- 20 年后，研究组发表 PNAS 论文，公布了他们的部分发现——大约是 3.15 万代细菌出现了戏剧性的变化，突然获得了代谢柠檬酸的能力，而柠檬酸是其培养基中的第二种营养物质。大肠杆菌通常并不以柠檬酸为食，因为它们无法将其携带进细胞中。不过食柠檬酸细菌中的一个突变使其产生逆向转运蛋白 CitT。该蛋白能让柠檬酸绕过细胞膜进入细胞。这种蛋白的基因已经存在，但在氧气出现时通常会被关闭。



红狐驯化试验 (Domesticated red fox) | 时间: 1959 至今

- 该试验始于 1959 年, 由动物学家德米特里·别比利伊夫(Dmitry Belyayev)在苏联开始实施, 自那以后一直在持续运作。苏联解体后, 该项目遇到了严重的财务问题。俄罗斯科学家 Lyudmila Trut 接手继续试验, 研究项目包括细胞学和遗传学。
- 研究员们从各皮草养殖场找来 130 只狐狸, 之后, 他们开始对这些狐狸进行养殖, 希望再现从狼到狗的演化过程, 这一转变开始于 1.5 万多年前。

http://daily.zhihu.com/story/9671672?utm_campaign=in_app_share&utm_medium=iOS&utm_source=weixin&from=timeline&isappinstalled=0



红狐驯化试验（Domesticated red fox） | 时间：1959 至今

- 每繁殖出一代狐狸幼崽，别利亚伊夫与同僚便测试它们对人类接触的反应，挑选出与人最亲近的个体进行下一代的繁殖。到了 20 世纪 60 年代中期，实验进展已超出他的预料，他们培育出像马夫里克那样的狐狸，不仅对人类没有恐惧感，还积极与人建立亲密关系。小组成员甚至对另外两个物种——貂和鼠也进行了同样的实验。
- 试验结果是俄罗斯科学家获得了一群驯化的狐狸，这些狐狸在气质和行为上与野生祖先有着根本的不同，产生了肉眼可见的生理学上和形态学上的显著差异。这项试验显示演化远远比人们想象的要快得多。



<http://www.bbc.com/earth/story/20160912-a-soviet-scientist-created-the-only-tame-foxes-in-the-world?ocid=ww.social.link.twitter>

适应性进化的常见类型

适应性进化的常见类型



(1) 对物理环境的适应性进化

- 当入侵种到达一个新的地区后，所处环境的诸多物理因子(温度、光照、湿度、土壤含水量、养分水平等)中有一些或多或少地不同于来源地。在建群过程中，这些物理因子会对传入个体产生选择压力，经此作用后那些不适应入侵地物理环境的个体无法或极少留下后代，而适应的个体则留下较多后代并经过几个世代繁衍之后，所携带的等位基因在种群中逐渐扩散开，从而达到对入侵地环境的适应。
- 此类适应性进化一般发生在遗传多样性较高的入侵种群中。因此，曾发生多次传入、所传入个体存在较大遗传分化的种群由于遗传变异丰富，发生快速进化的潜力较大。

适应性进化的常见类型

(2)种间关系的适应性进化

- 种间关系的适应性进化发生在外来种与竞争者或天敌的相互作用中。

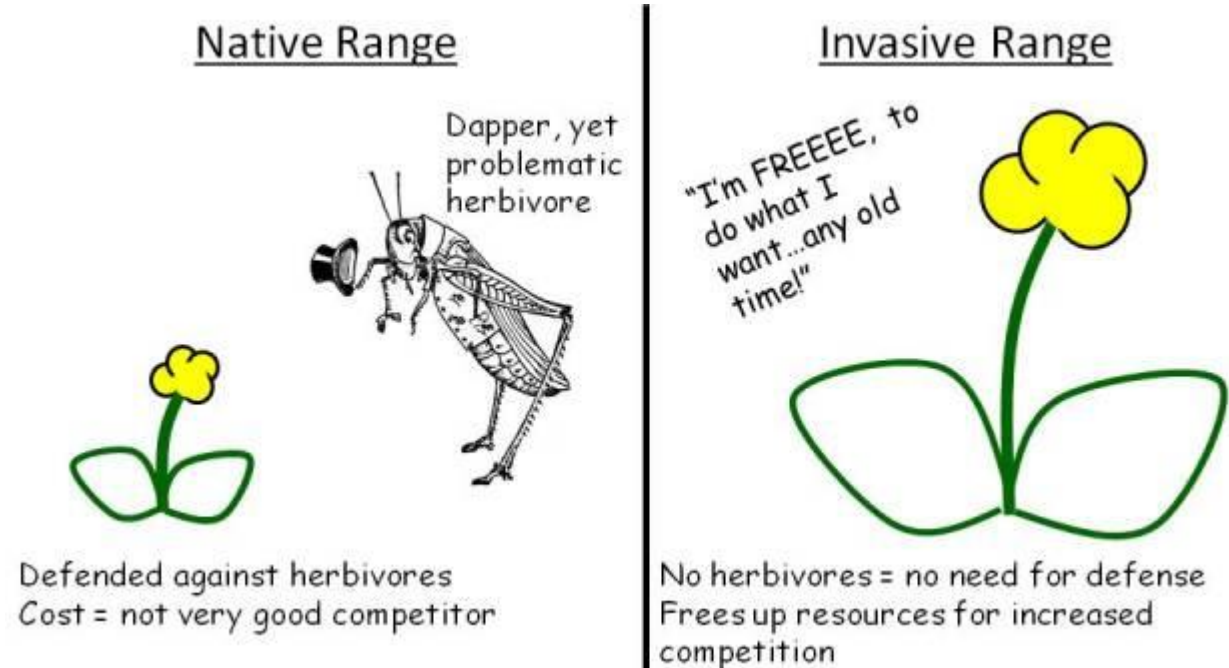
• [ADD INSTANCES]

适应性进化的常见类型

- (3)资源分配策略的适应性进化

- 这类进化是指外来种进入新的环境后，在一些非生物或生物因子的选择作用下其用于生长、生殖、防御的资源分配策略逐渐发生某些有利变化，以适应新的环境条件。

- 外来种竞争力增强进化假说(Evolution of increased competitive ability, EICA) 即描述此类进化。EICA现象的证据之一是“在排除天敌后, 许多入侵植物确实能通过资源配置转变来增强竞争力使入侵种群的生长量超过原产地种群”。



适应性进化的性状

适应性进化的性状

- 适应性进化可发生在很多性状中，包括个体生殖力、繁殖时间、(或器官和组织)大小、形态、生长速率、飞行能力等各种与生活史和种群动态相关的性状，竞争和防御能力对菌根真菌的依赖性等涉及种间关系和资源利用策略的性状，对菌根真菌的依赖性等涉及种间关系和资源利用策略的性状，以及耐寒(热)性、表型可塑性等与克服环境阻力、提高适合度相关的性状。下面列举一些例子加以说明。

适应性进化的性状

- **1. 植物生长性状和生长策略**
- 植物生长性状和生长策略在入侵植物扩张过程中，植株高度、叶的性状可发生明显变化。
- 例如，Buswel et al. (2011)分析了澳大利亚新南威尔士23种外来植物在过去150年中植株性状的变化速率，发现有70%的物种至少在一个性状上发生了变化，而且变化相当明显，有的性状在100年间变化幅度达125%;其中以植株高度的变化最为普遍，表现为在干旱、土壤营养水平低的地区植株通常变矮上发生了变化。进一步分析发现，这些生长性状的变化与全球气候变化或澳大利亚当地环境变化无关，而是引入后对环境逐步适应的结果，为快速进化所致。

适应性进化的性状

- **2.繁殖策略**
- 当入侵植物扩张到不同的生态环境中时，其繁殖策略会发生适应性进化。
- 例如，入侵植物芥(*Capsella bursa-pastoris*)在加利福尼亚不同气候区的开花时间有明显差异:在炎热沙漠地区开花较早，而在沿海红杉区、有雪森林地带则开花明显较迟，说明芥扩张到不同生态区域后繁殖策略上已适应当地的气候条件(Neuffer and Hurka, 1999)。

适应性进化的性状

- **3.资源利用策略**
- 天敌解脱等因素影响，入侵过程中植物常发生资源利用策略的适应性进化。
- 例如，紫茎泽兰已发生叶氮分配策略上的进化，与原产地(墨西哥)种群相比，许多入侵地(如中国和印度)种群降低了叶氮向细胞壁(防御系统)的分配比例，而把更多的叶氮分配到光合机构以提高光合能力和光合氮利用效率，即提高对资源的捕获和利用效率(Feng et al., 2009)。

适应性进化的性状

- 4.扩散能力
- 动物入侵过程中常发生扩散能力方面的适应性进化。
- 例如，海蟾蜍于1936年作为天敌 (用于控制甘蔗害虫)引入到澳大利亚北部后，在空间选择(spatial selection)作用下位于扩张区域前沿的一些种群已发生扩散相关性状上的进化，具体表现为:与早期种群相比，扩张前沿种群的腿较长，活动频率较高，而且每次活动的距离较远、活动速度较快，活动时还倾向于沿直线前进。这些变化对海蟾蜍的扩张十分有利，据统计，引入后的70年间其扩张速率与当初引入时相比已提高4倍(Phillips et al., 2006, 2010)。

适应性进化的途径

适应性进化的途径

- 外来种适应性进化最主要的遗传基础来自**遗传变异(genetic variation)**，即在环境选择压力作用下种群遗传结构发生变化，促使某些性状发生适应性进化。除了遗传变异，还有其他一些途径可促使外来种发生适应性进化，包括**瓶颈效应、杂交(hybridization)、多倍体化(polyploidization)**等。

适应性进化的途径

- **1.遗传变异**
- **初始传入个体的遗传多样性(遗传变异)是外来种发生进化的基础。**
- 当传入个体数量较大时，由于有利于提高遗传多样性，外来种的进化潜力相对较大;而当传入个体数量较少时，受种群遗传瓶颈影响所建立的种群可能来源于少数几个个体，基因型单一，故种群的遗传变异程度低，进化潜力有限。因此，**传入个体数量是影响外来种进化潜力的重要因素。**

适应性进化的途径

- 一般情况下，传入种群的遗传多样性往往要低于来源地种群，前者通常只占后者的一小部分，其中一些稀少的等位基因尤为缺乏。
- 例如，花蔺(*Butomus umbellatus*)被引入到北美洲后遗传多样性明显下降，种群中只能检测到6个基因型，而原产地欧洲种群中则可检测到47个(Kliber and Eckert, 2005)。

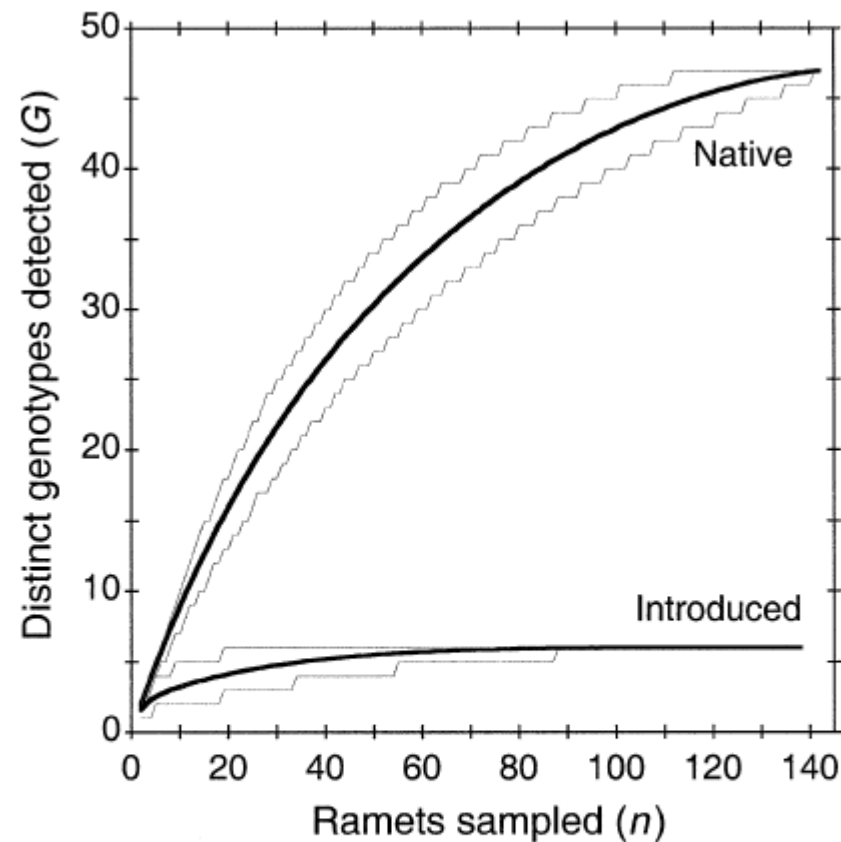


FIG. 5. The number of distinct genotypes detected (G) increases with the number of ramets sampled (n) much faster and to a much higher level for native than introduced populations of *Butomus umbellatus*. For each region, mean G and 95% confidence limits around G (dotted lines) was estimated for each possible n by randomly drawing 10,000 replicates samples of n from the full dataset.

适应性进化的途径

- 但是，也有一些外来种遗传多样性并不低于来源地种群，甚至还会高一些，并且还有可能出现来源地种群中小存在的一些遗传组分。
- 例如，我国某些地区的松材线虫属于这种情况，由于入侵来源不止一个，其遗传多样性不仅没下降，反而稍高于原发生地美洲种群。

Mechanisms of invasive population establishment and spread of pinewood nematodes in China

XIE BingYan^{1†}, CHENG XinYue², SHI Juan³, ZHANG QingWen⁴, DAI ShuMing¹,
CHENG Fei Xue² & LUO YouQing³

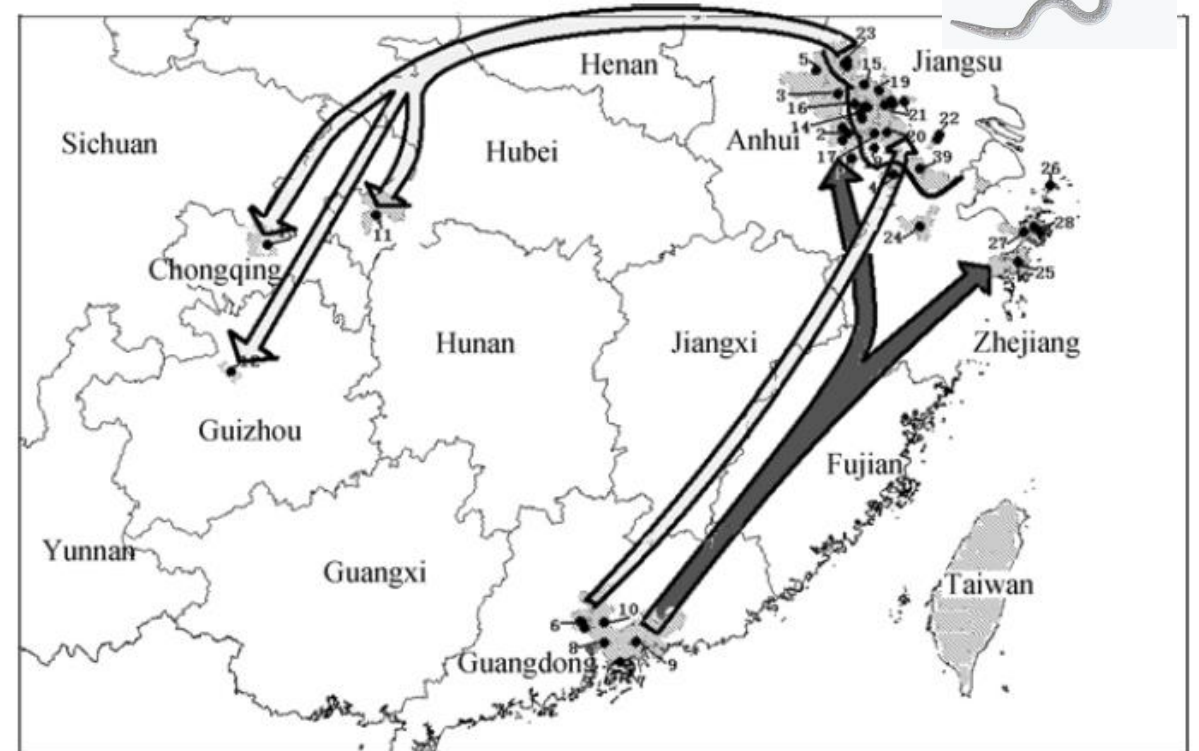


Figure 1 Two possible major spread routes of *B. xylophilus* in China^[5]

适应性进化的途径

- 值得注意的是，由于初始传入个体的遗传结构、传入后遗传结构的变化动态都有可能不同，不同外来种的进化潜力和进化过程差异较大，有的物种传入后需要300年以上才能实现进化，而有些物种传入后则只需10年。

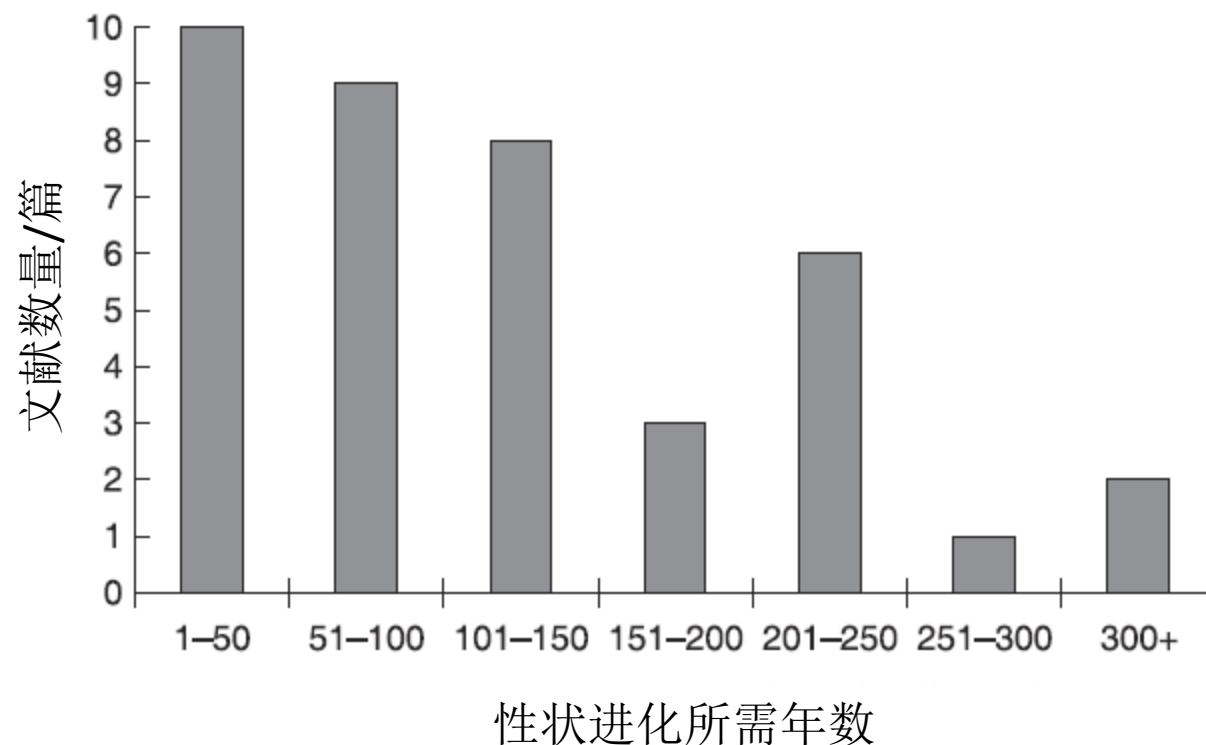
Diversity and Distributions, (Diversity Distrib.) (2008) 14, 569–580



Rapid evolution in introduced species, 'invasive traits' and recipient communities: challenges for predicting invasive potential

Kenneth D. Whitney* and Christopher A. Gabler

文献中报道的入侵种重要性状实现进化所需年数

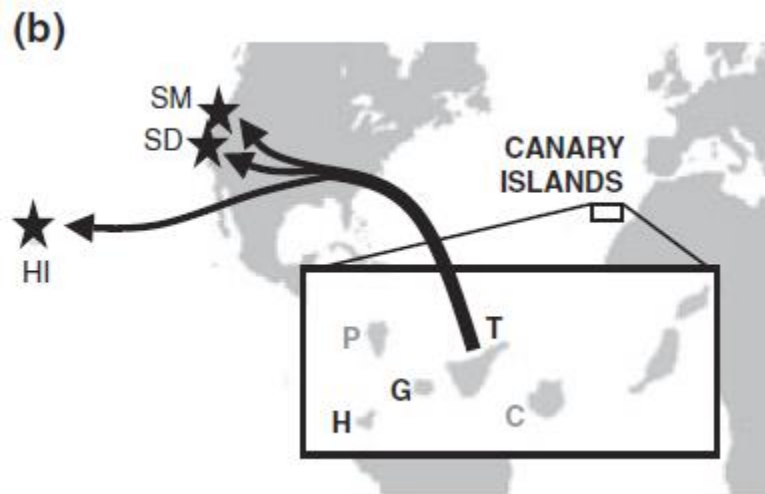


适应性进化的途径

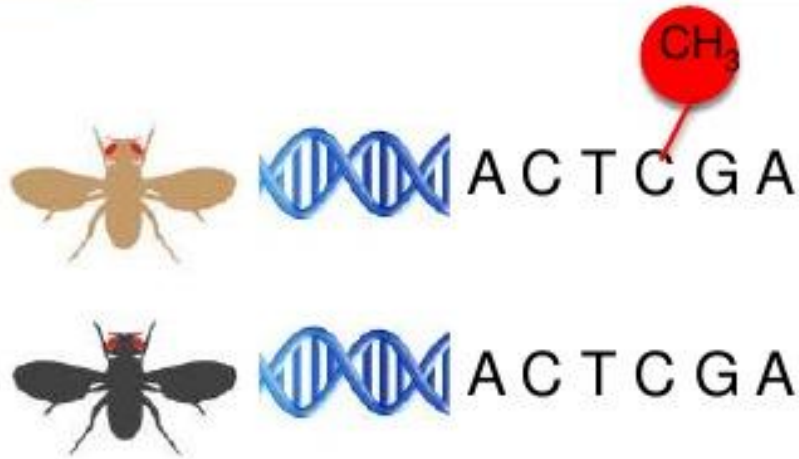
• 2.瓶颈效应

- 瓶颈效应可能会带来隐性的遗传学效应，从中减少遗传变异的丢失效应。其中一种情况是，通过瓶颈的个体近交之后导致遗传漂变，一些隐性等位基因的频率得以提高；另一种情况是，经过瓶颈后一些个体中的上位变异或显性变异(dominance variance)向加性变异转变。这两种情况均有助于提高种群遗传多样性，促进进化发生。

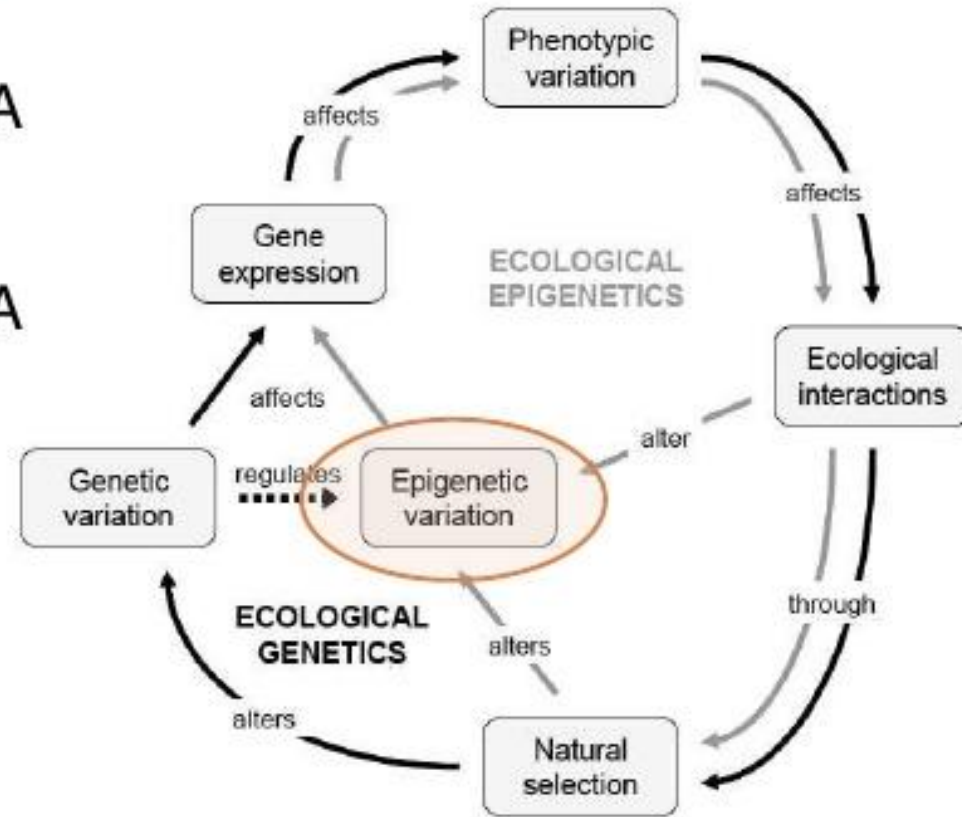
Dlugosch和Parker (2008a,b)发现，金丝桃(*Hypencum canariense*)从非洲西北部大西洋上的加那利群岛向美国夏威夷群岛、加利福尼亚州圣地亚哥和圣马地奥的引进过程中曾遭受种群瓶颈效应，导致45%的杂合性丢失。但是，各引入地种群的适合度并未因此下降，反而能生长得更快，存活力和生殖力也有所提高，开花时间还能随纬度变化进行调整，表现出较强的快速进化能力。



补充-表观遗传效应



Epigenetic mechanisms can alter gene expression and phenotypes without any change in the DNA sequence



适应性进化的途径

- **3.杂交**

- 杂交可促进外来种的进化，这是由于杂交后代的基因组来自于两个或两个以上的类群或种群，可缓解传入过程中因加性遗传变异丢失带来的不利影响，而且杂交后有可能产生新的基因型。

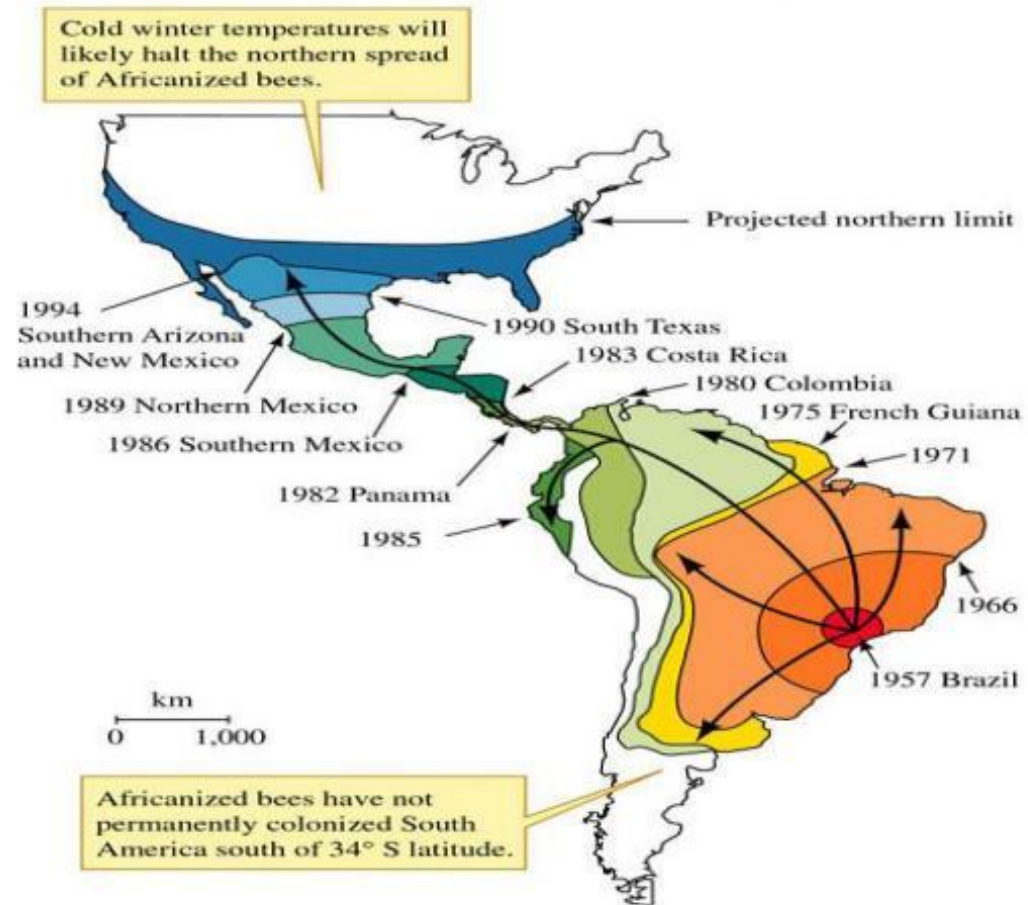
适应性进化的途径

- (1)杂交的类型
- 许多外来种传入到某一地区后可与土著种或其他外来种发生杂交。杂交既可发生在类群内部，也可发生在不同类群之间。
- **类群间杂交(inter-taxon hybridization)**是指两个不同类群之间双向或者单向的基因流动，涉及的类群可为任一分类水平，包括种、亚种、品种或者型；
- **类群内杂交(intra-taxon hybridization)**是指在种或者种以下的某一分类单元内不同种群之间发生的基因流动。

适应性进化的途径

意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)非洲亚种(*Apis mellifera scutellata*)于1956年从南非引入到巴西，用于同当地意大利蜜蜂的其他亚种(欧洲蜜蜂)杂交以提高蜂群酿蜜能力和适应性。但是引入不久，该非洲亚种即出现于自然条件下，发展成为所谓的“非洲化蜜蜂”(Africanized honeybee)，成为南美洲、中美洲及力一种入侵性很强、危害十分严重的害虫。对“非洲化蜜蜂”的形成过程曾有许多争论，但越来越多的证据表明它是意大利蜜蜂非洲亚种和美洲当地的欧洲蜜蜂杂交的结果。与欧洲蜜蜂相比，“非洲化蜜蜂”对环境条件的适应能力更强、繁殖更快、攻击性和防卫性更强，也更难于管理和饲养，因而在野外和养殖场均能建立种群并取代欧洲蜜蜂 (Pinto et al., 2005)。

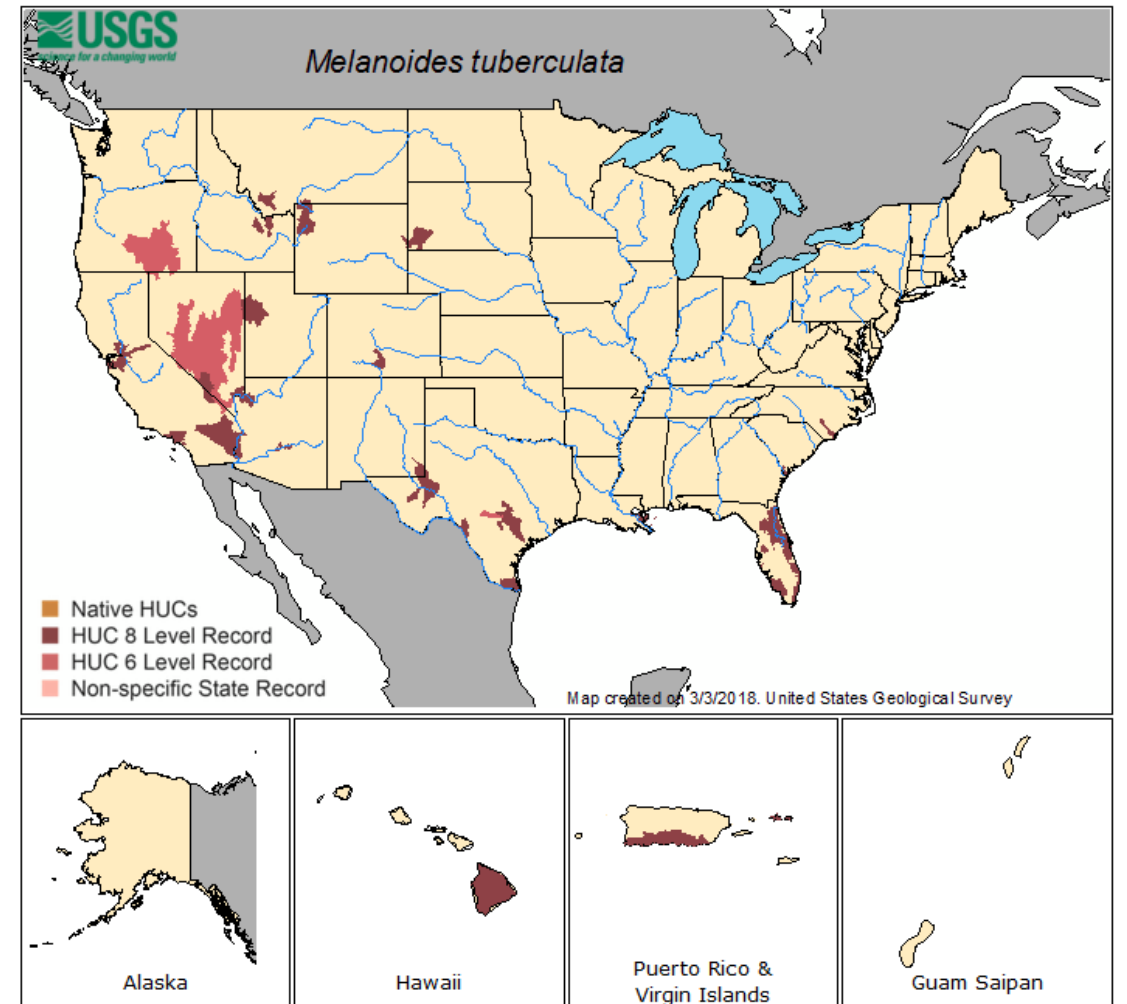
Africanized Honeybees



AFRICANIZED HONEYBEES, already in south Louisiana, are moving closer to Mississippi. — University of Florida photo

适应性进化的途径

- 瘤拟黑螺(*Melanoides tuberculata*)
在拉丁美洲马提尼克岛有7个变型，不同变型在形态、遗传结构上存在差异。其中有2个变型在该螺传入当地10多年之后才发现，故人们推测它们是其
他变型杂交之后生成的;这2个变型具一定的杂种优势，生长速度、生殖力、幼体大小及竞争力等均胜过亲本，具更强的入侵性(Fawn et al., 2005)。



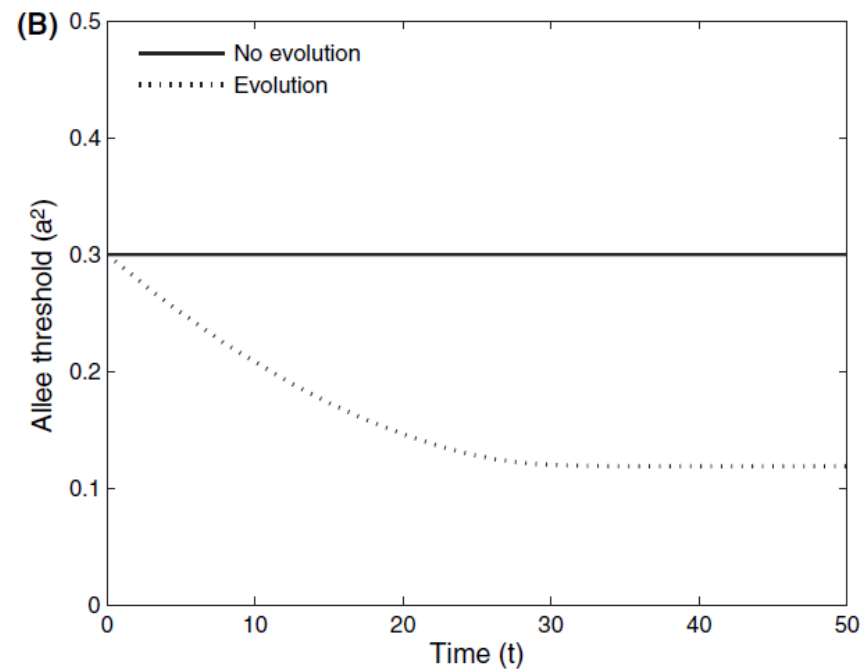
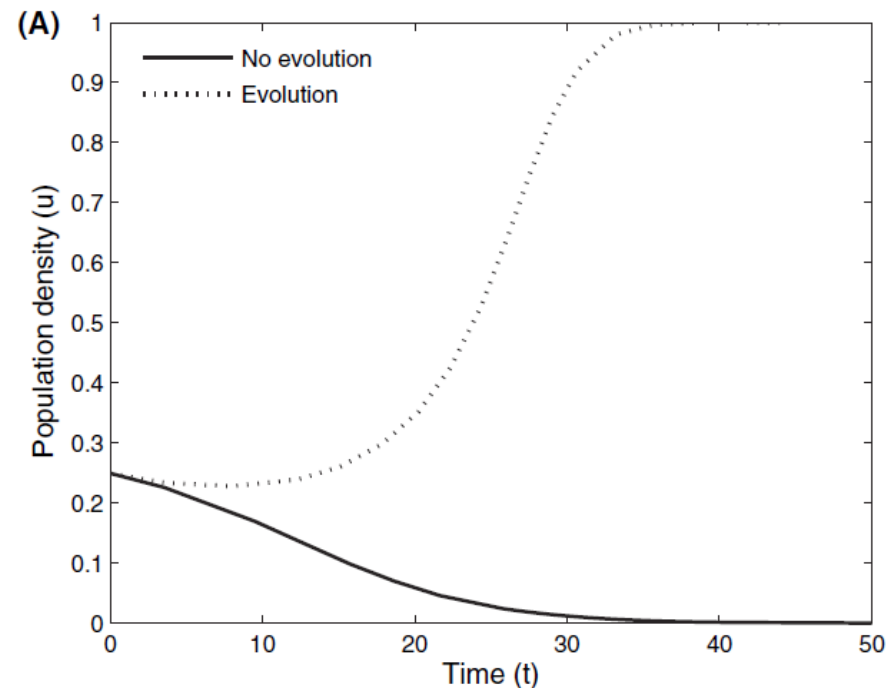
适应性进化的途径

- 4.多倍体化

- 在植物中许多物种存在多倍体，尤其一些入侵种经常在入侵地形成染色体倍数很高的种群，或者形成一些异源多倍体。
- 由于能促进适应性进化，多倍体化是影响植物入侵性强弱的一个重要因素。经过基因组倍增，植物的遗传组成、形态学，生理学和生态学特征在经历少数世代之后即可发生显著变化，其中一些多倍体在剧烈变动的环境中存活下来并经过选择获得进化，成为成功的入侵种。

适应性进化的途径

- 总体而言，上述几方面因素对适应性进化的贡献大小因入侵阶段而异。
- 遗传变异在入侵的各个阶段均可起作用，而其他类型的适应性变化则主要出现在某一个或少数几个过程中。瓶颈效应主要在传入和定殖阶段起作用，多倍体化主要要在入侵的早期起作用，杂交主要要在定殖和扩散过程中起作用。不论哪个因素均可引起外来种遗传结构发生较大的时空变化，为进化提供丰富的遗传基础。



进化和可塑性在生物入侵中的作用比较

- 表型可塑性与适应性进化是相互渗透的，两者在生物入侵过程中共同发挥作用。另外，在不同情况下这两种机制的相对作用大小存在差异，下面就此作一介绍，以说明两者分别主要在何种情况下作用于入侵。
- 有性生殖能力较低的入侵植物遗传多样性一般较低，故此类植物将表型可塑性作为一种重要的适应机制。
- 例如，入侵到美国和中国的埃格草(*Egeria densa*)、凤眼蓝和空心莲子草及入侵到新西兰的卷叶蜈蚣草(*Lagarosiphon major*)和一种伊乐藻(*Elodea canadensis*)均是如此。在仅传入一次或少数几次的情况下，种群以单个基因型为主，这种情况下外来种一般采用表型可塑性作为主要的适应机制。而多次或长时间传入的物种有可能积累起较高的遗传多样性，发生适应性进化的潜力相对较大。

进化和可塑性在生物入侵中的作用比较

- 表型可塑性与适应性进化的作用大小还因入侵阶段而异。
- 表型可塑性可使入侵植物尽早适应新环境，实现种群快速增长，因此那些入侵时滞短即引入后很快就暴发的物种，其入侵可能主要依赖于表型可塑性。相比之下，入侵时滞长的物种因具备足够的进化时间，在物理适应、资源分配策略等方面有较大的可能实现适应性进化。

思考题

- 简述入侵种的生活史特性。
- 表型可塑性强的外来入侵生物其进化潜力是否也一定强？