

第二章

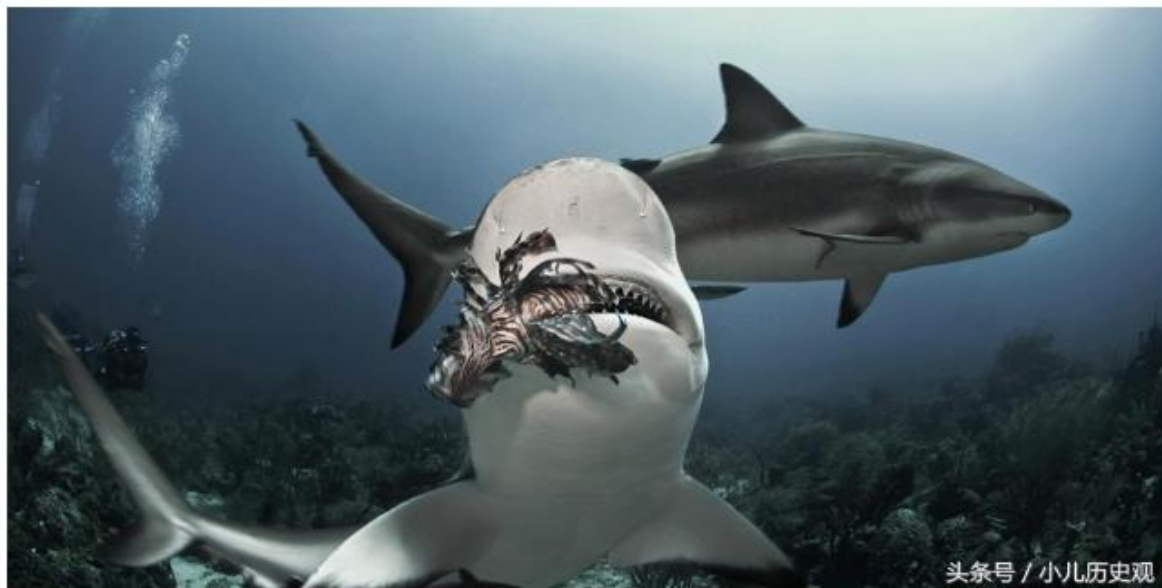
生物入侵过程中的快速进化

李红丽

北京林业大学自然保护区学院

直击全世界最恶劣的12大生物入侵事件，一个比一个恐怖

2017-11-14 10:13



10年前狮子鱼入侵了加勒比海以及美国的东南海域，在这里生存没有天敌，狮子鱼开始疯狂繁殖，也打破了当地的生态平衡，有关部门为了解决这一生物入侵的危机，他们训练鲨鱼去捕杀狮子鱼，取得了不错的成效。



原产地：
安分守己

入侵地：
过度膨胀

入侵种到底出现
了什么变化？

大家谈？

内容纲要

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.2 入侵种的快速进化

2.3 入侵种的预适应与快速进化

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.1 入侵的时滞和入侵种个体增大现象



马缨丹：直立或蔓性的灌木，高1~2米，有时藤状，长达4米；

原产美洲热带地区，我国台湾、福建、广东、广西见有逸生。常生长于海拔80~1500米的海边沙滩和空旷地区。世界热带地区均有分布。

1938年引入，被记录的时间为32，确认有害时间为40年

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.1 入侵的时滞和入侵种个体增大现象



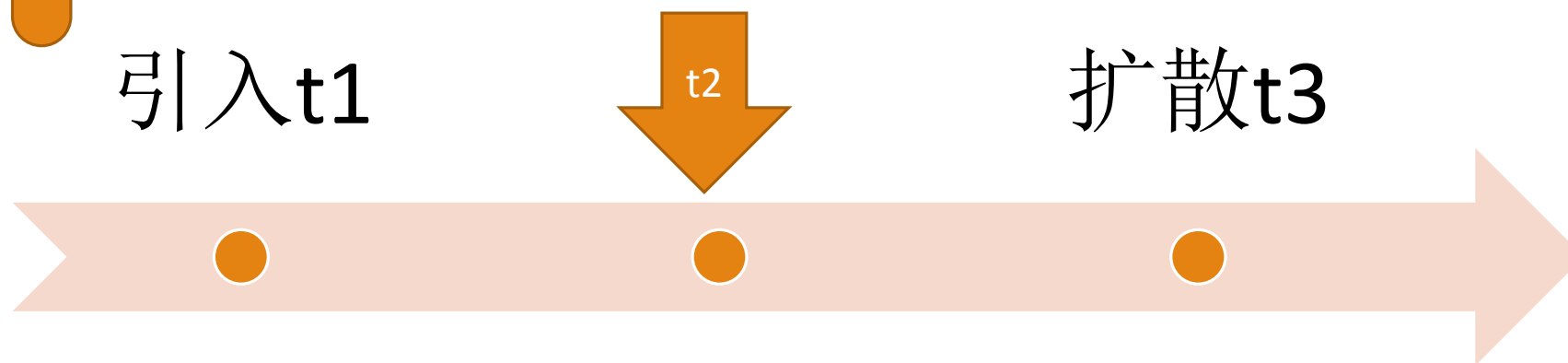
飞机草：是多年生草本植物，根茎粗壮，横走。原产中美洲，1920年代作为一种香料植物引种到泰国栽培，1934年在云南南部发现，分布于中国台湾、广东、香港、澳门、海南、广西、云南、贵州。全球性入侵物种。繁殖力极强，是一种具有竞争性的有害物种，

1955年引入，被记录的时间为7，确认有害时间为20年

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.1 入侵的时滞和入侵种个体增大现象

入侵种并不是一下就表现出入侵特性，而是出现了一段时间的时滞后现象；



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

- 时滞现象在一定的程度上解释了物种入侵性形成的一个假说-入侵后进化假说
- 入侵种入侵性是外来种在新生境中发生快速进化的结果。
- 至少对一些成功入侵种来说，拓展后的系列事件要比内在的入侵性状更重要。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

其它观点

预适应假说（**pre-adaptation hypothesis**）

入侵性的形成是预先具备某些适应性状的物种能够成为成功的入侵者。预适应为预先适应，指的是与适应相关的因素或性状早已存在于种群内。一些物种因具备了这种特性，而更可能成为入侵种。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

预适应假说

- 入侵种的预测
- 矛盾，一些性状在非入侵种也存在

入侵后进化假说

- 入侵种在入侵地和原产地种群的性状发生了变化的差别

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

乌桕

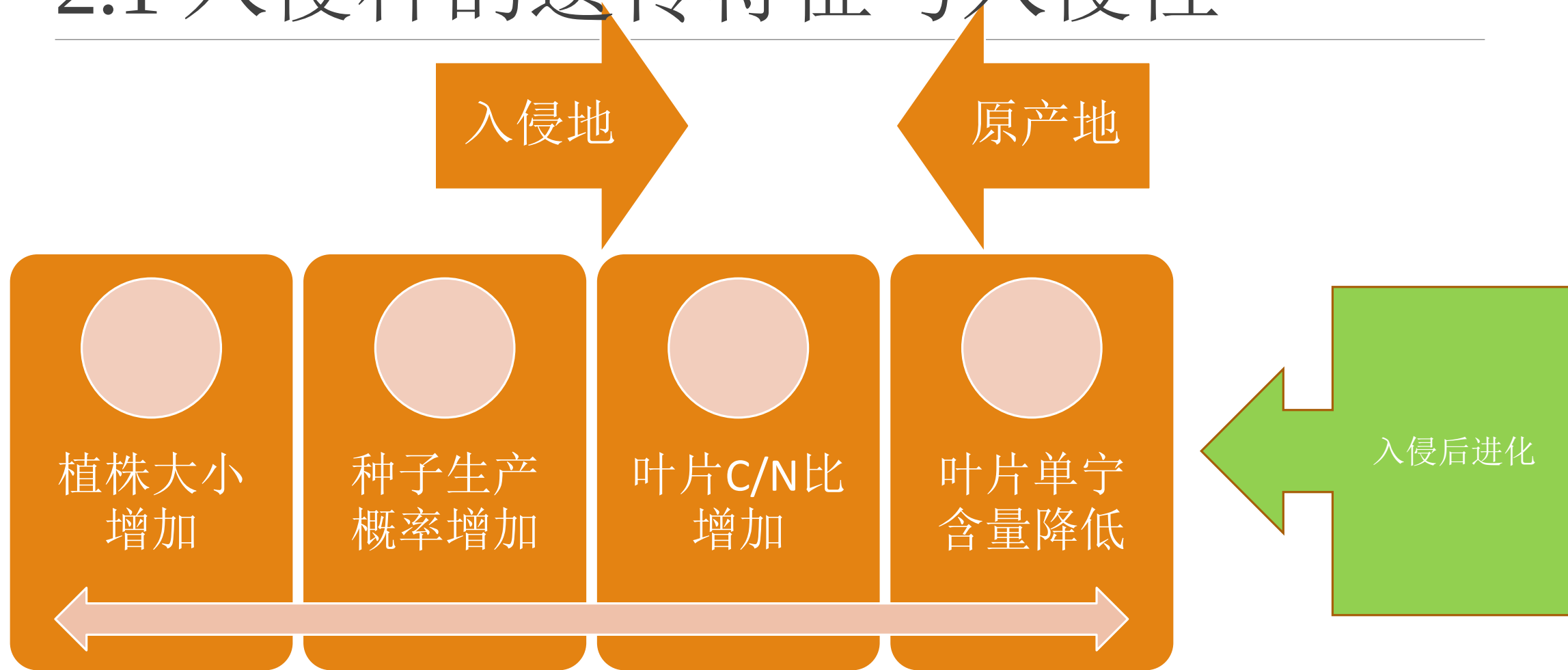
大戟科、乌桕属落叶乔木，乌桕是一种色叶树种，春秋季节叶色红艳夺目，不下丹枫。为中国特有的经济树种，已有1400多年的栽培历史。

对土壤适应性较强，沿河两岸冲积土、平原水稻土，低山丘陵粘质红壤、山地红黄壤都能生长。

在美国为入侵种



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性



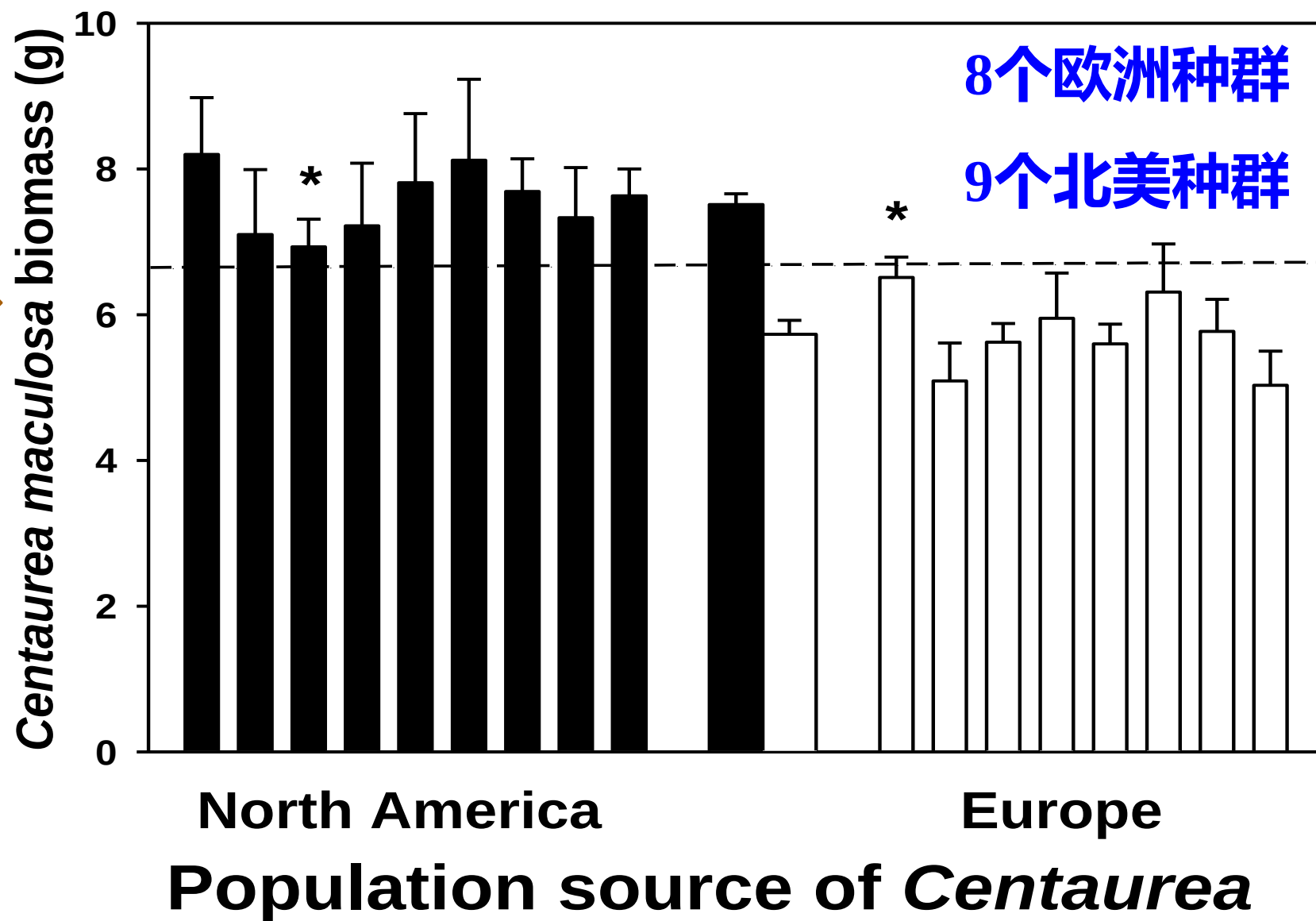
本地与入侵种群特征比较

矢车菊(*Centaurea maculosa*)

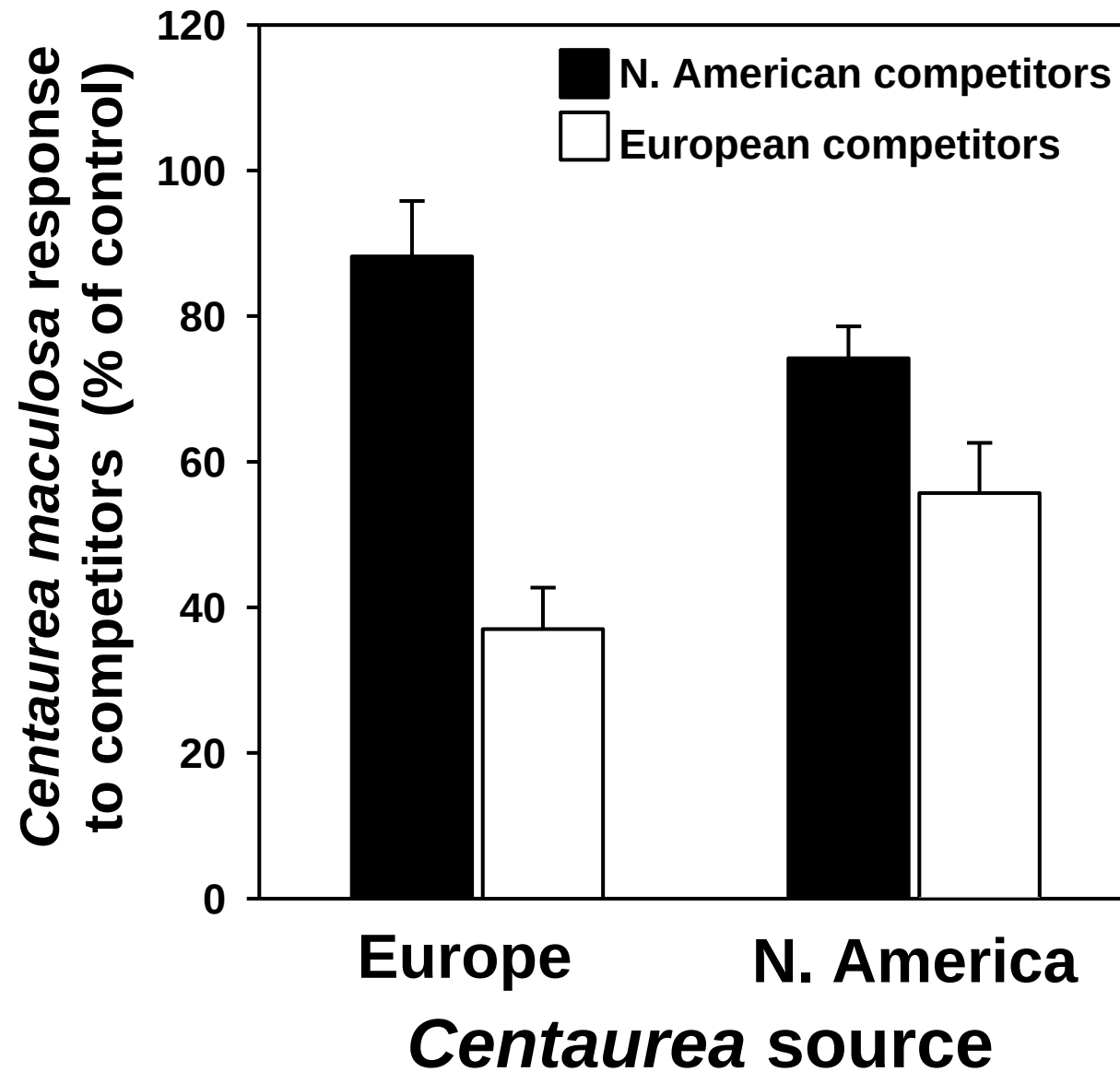
从欧洲引入美国，在美国大面积入侵



入侵地
比原地
生物量
增加

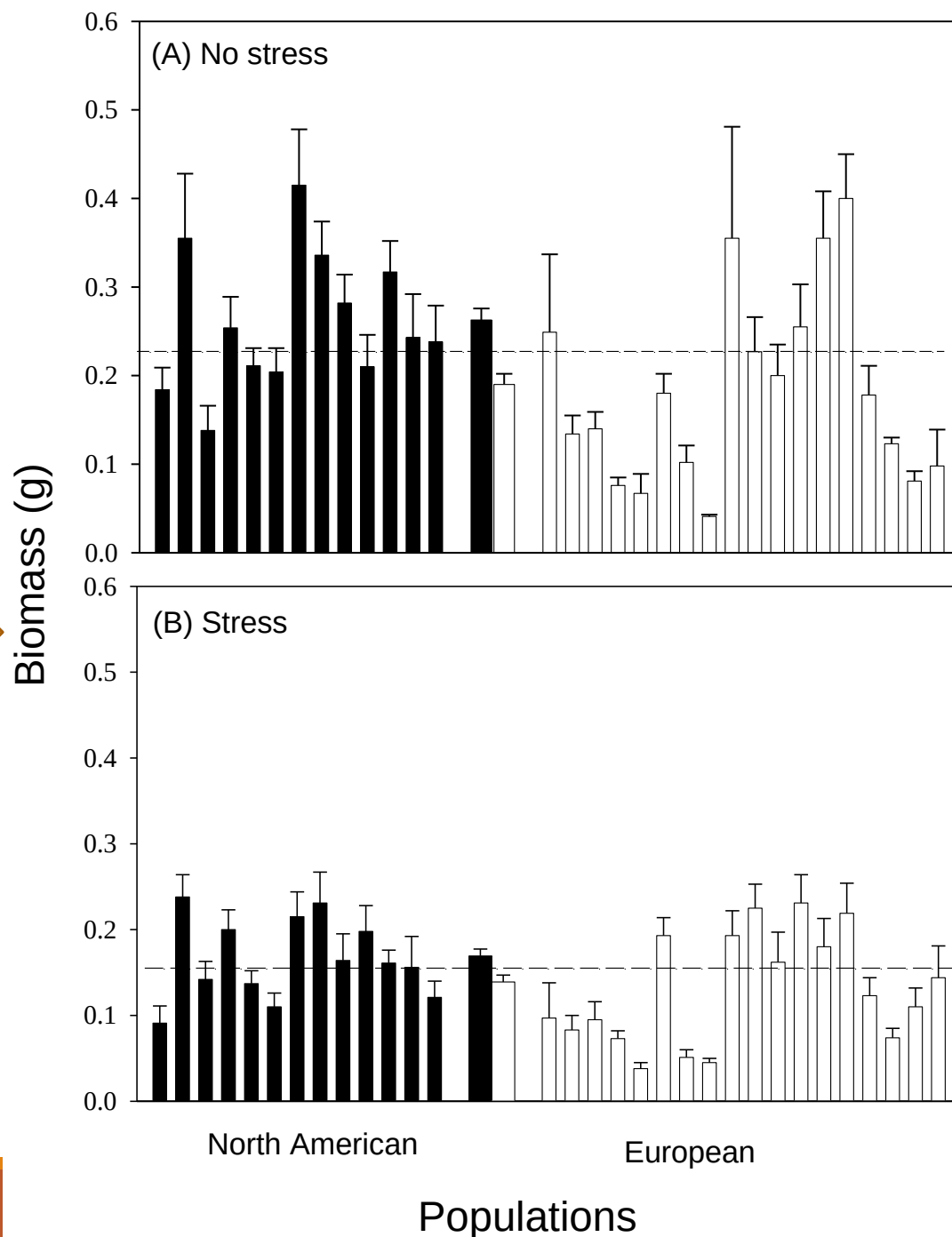


He *et al*, 2009, *Oecologia*, 159: 803-815



面对竞争者也不会出现显著降低

有无环境
胁迫，入
侵地生物
量均表现
较好；



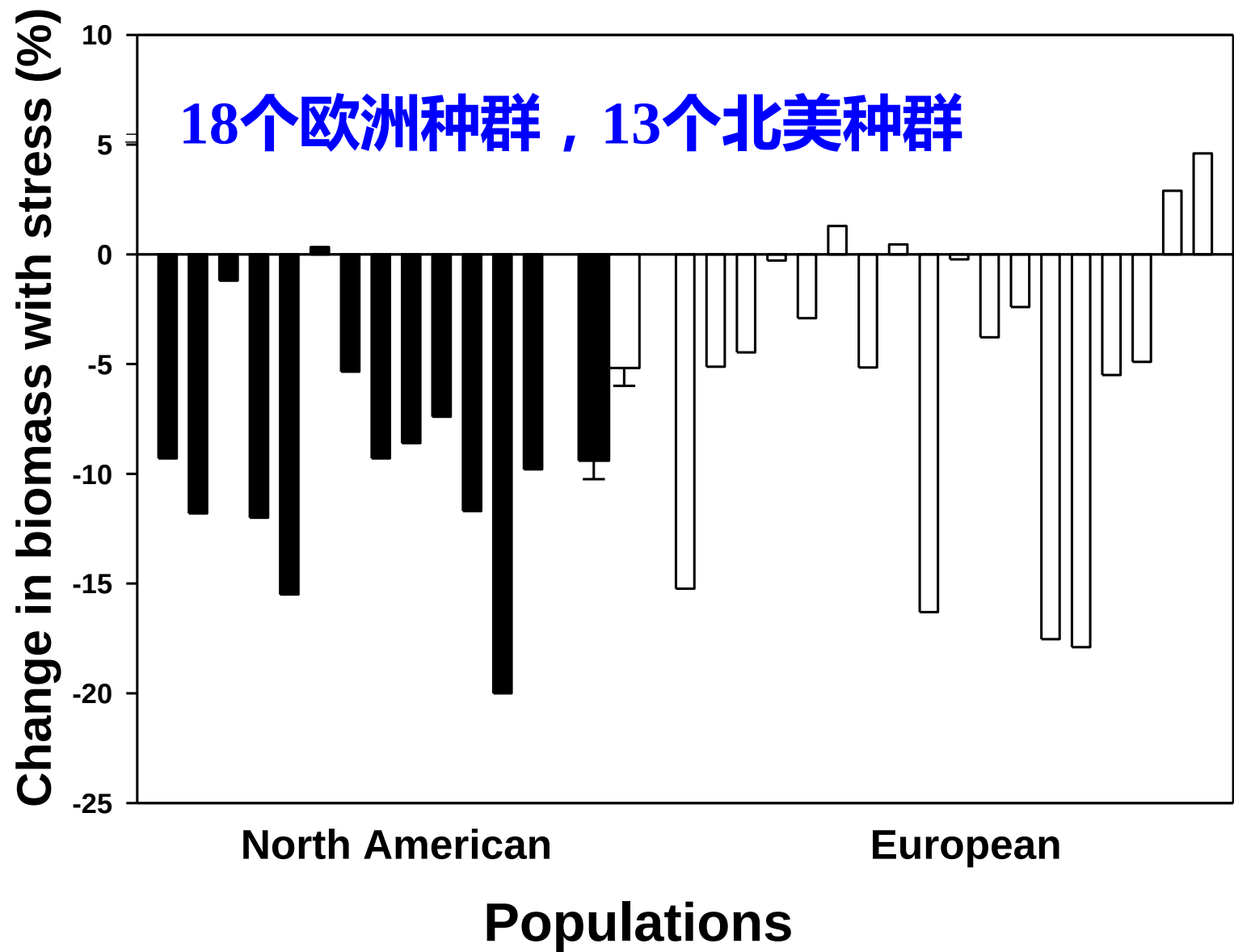
18个欧洲种群

13个北美种群

He *et al*, 2010,
Biological Invasions,

12: 3591-3598

环境胁迫，
入侵地种群具有较强的可塑性；



He *et al*, 2010, *Biological Invasions*, 12: 3591-3598

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.2 入侵种繁育系统的变化



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.2 入侵种繁育系统的变化



贝克（Herbert Baker）规律：
能够进行单亲繁殖的物种比
自交不亲和或者异交的物种
更有可能成为成功的入侵种。
对草本和木本植物都具有一定的
适应性。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.2 入侵种繁育系统的变化

具有多种方式繁殖的入侵物种，入侵后繁育方式可能发生偏移，使得不同繁育方式在入侵地和原产地对后代的贡献方面存在差异，
通常来说，无性繁殖比例加大。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

凤眼莲：

浮水草本，

原产巴西。现广布于中国长江、黄河流域及华南各省。

喜欢温暖湿润、阳光充足的环境，适应性也很强，具有一定的耐寒能力，生于海拔200-1500米的水塘、沟渠及稻田中。

看二段视频



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

凤眼莲的花柱

原产地属于异交，
种子繁育维持更新

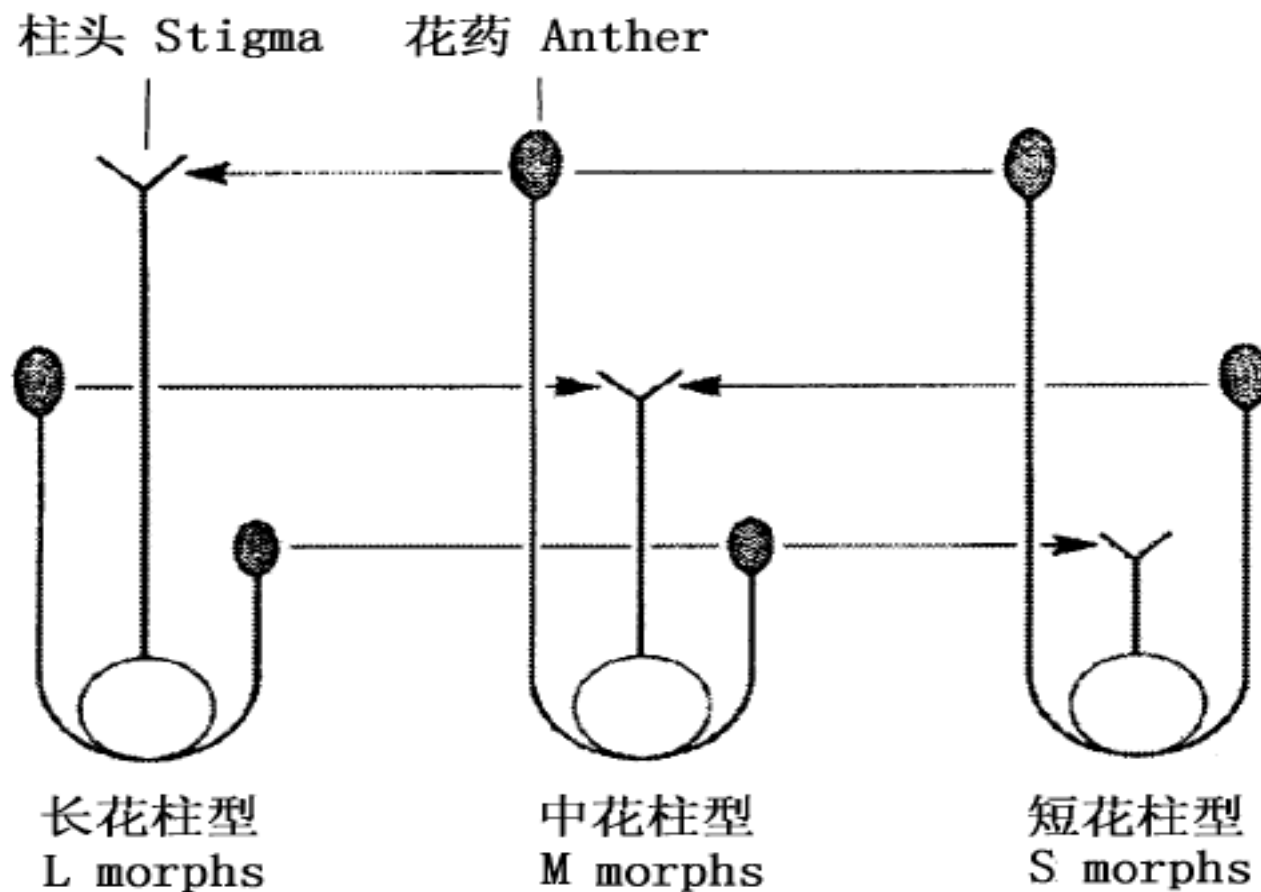
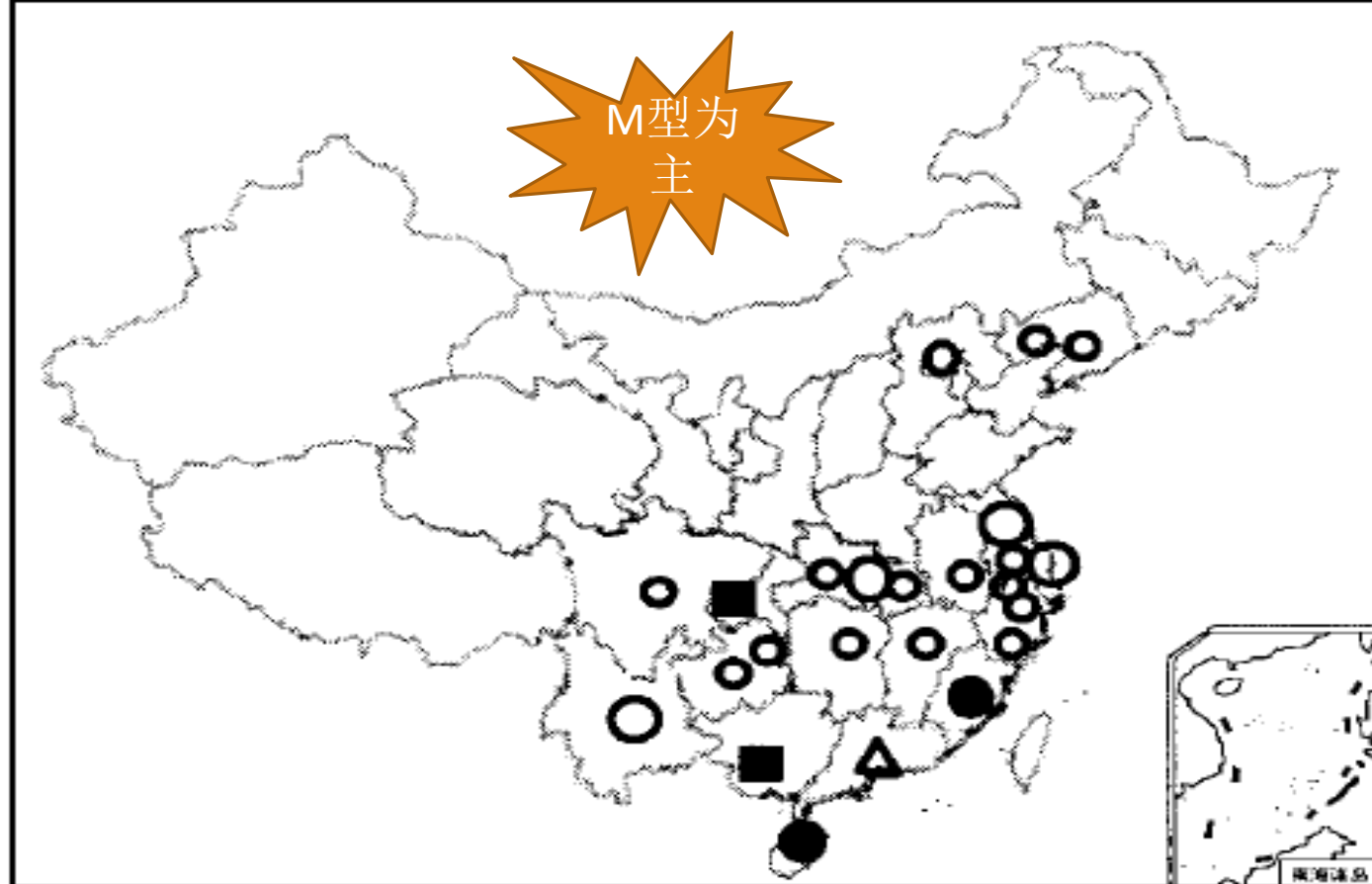


图 1 三型花柱

通常一个母体植株能
克隆发生出5个以
上的分株和次级分株
(分株产生的分株)



- 1个调查种群 (花型M)
One population surveyed (M morphs)
- 3个调查种群 (花型M)
Three populations surveyed (M morphs)
- 3个调查种群 (花型M+SH)
Three populations surveyed (M+SH morphs)
- 3个调查种群 (花型M+L+SH)
Three populations surveyed (M+L+SH morphs)
- △ 调查期间无开花个体
No flowering individuals during the survey

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

表1 重庆种群 M 花型与 L 花型个体的结实情况

Table 1 The fecundity of M and L morph individuals in Chongqing population

采集果序数 Infructescences investigated	结实果序数 Infructescences producing seeds	结实果序率 Percentage of infructescences producing seeds (%)	结实果序的种子产量(粒) No. of seeds produced per infructescence			
			果序 1 Infructescence 1	果序 2 Infructescence 2	果序 3 Infructescence 3	果序 4 Infructescence 4
M	101	4	230	213	20	199
L	50	2	13	296		

花型个体的结实个体率都约为4%
结实率很低，大多以克隆繁殖为主

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

花蔺

多年生水生
草本



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性



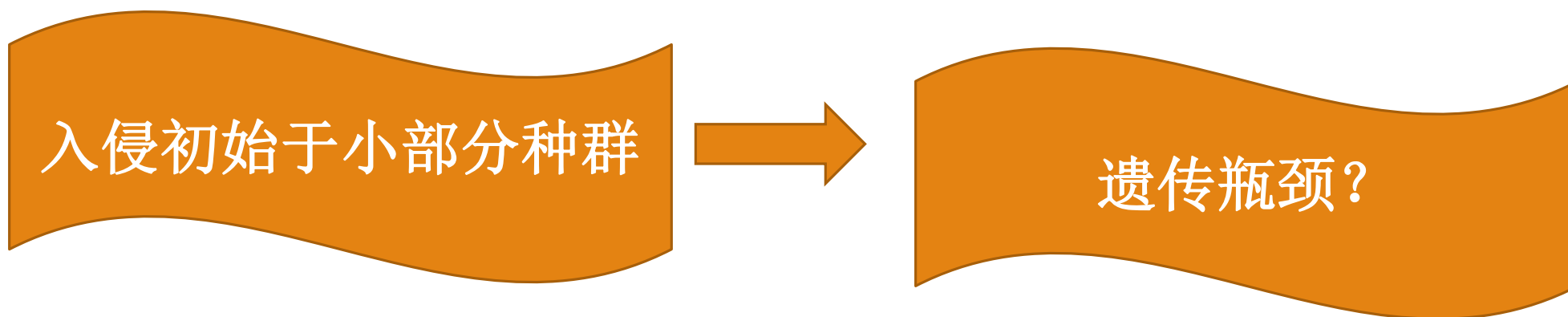
2.1 入侵种的遗传特征与入侵性



入侵地并不以种子繁殖为主，而是以无性繁殖为主。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.3 入侵种遗传多样性变化



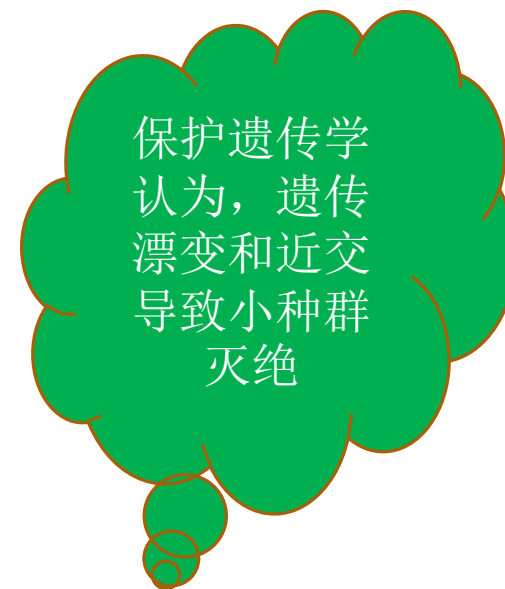
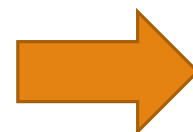
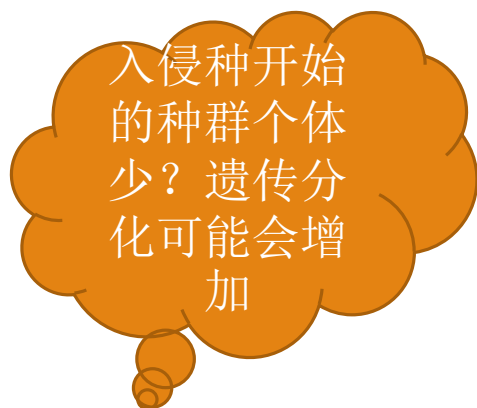
清朝强大到衰弱



皇室种群基
数可能低于
阈值



清朝强大到衰弱



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.1.3 入侵种遗传多样性变化

是否存在遗传瓶颈根据入侵种存在差异

遗传瓶颈： 指一个大的多样性群体在某种条件的限制下，只有少部分个体可以通过某一个时空到达新的繁殖地，并由这些个体进一步繁殖成一个多态性的小群体。由于这少部分的个体只代表了原有群体的遗传多样性的一小部分

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

千屈菜：千屈菜科、千
屈菜属多年生草本



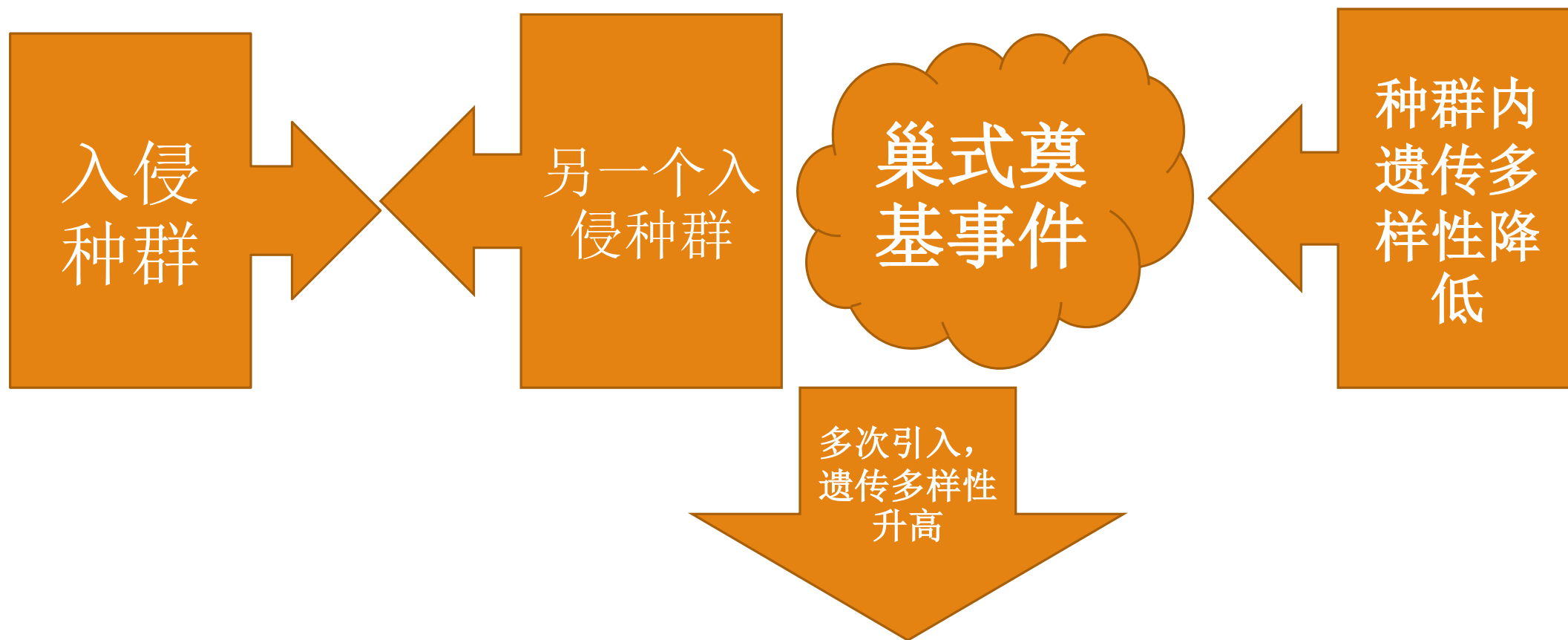
2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

入侵地北美仅存在四倍体，表明其经历了瓶颈效应

原产地欧洲存在倍性不同的个体，二倍体、四倍体和六倍体



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性



2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

互花米草存在
多次引入，对
其遗传结构和
多样性的影响

表 1 中国沿海地区互花米草采集地信息

Table 1 Locality information of *Spartina alterniflora* populations from coastal areas of China

样品编号 Sample	种群 Population	采样地 Location	省份 Province	经度 Longitude	纬度 Latitude
1	南部 Southern	雷州 Leizhou	广东 Guangdong	110.168 8° E	20.909 90° N
2	南部 Southern	北海 Beihai	广西 Guangxi	109.755 2° E	21.540 12° N
3	南部 Southern	珠海 Zhuhai	广东 Guangdong	113.613 4° E	22.427 42° N
4	南部 Southern	云霄 Yunxiao	福建 Fujian	117.419 0° E	23.924 88° N
5	中部 Middle	泉州 Quanzhou	福建 Fujian	118.666 9° E	24.921 83° N
6	中部 Middle	福州 Fuzhou	福建 Fujian	119.664 8° E	26.423 53° N
7	中部 Middle	温州 Wenzhou	浙江 Zhejiang	120.658 1° E	27.721 15° N
8	中部 Middle	乐清 Leqing	浙江 Zhejiang	121.096 5° E	28.175 52° N
9	中部 Middle	象山 Xiangshan	浙江 Zhejiang	121.802 6° E	29.476 53° N
10	中部 Middle	慈溪 Cixi	浙江 Zhejiang	121.215 4° E	30.366 4° N
11	中部 Middle	崇明 Chongming	上海 Shanghai	121.956 2° E	31.515 68° N
12	中部 Middle	启东 Qidong	江苏 Jiangsu	121.733 7° E	32.024 68° N
13	中部 Middle	射阳 Sheyang	江苏 Jiangsu	120.479 7° E	33.836 2° N
14	中部 Middle	连云港 Lianyungang	江苏 Jiangsu	119.774 5° E	34.496 95° N
15	中部 Middle	莱州 Laizhou	山东 Shandong	119.895 2° E	37.259 87° N
16	北部 Northern	东营 Dongying	山东 Shandong	118.971 8° E	38.020 90° N
17	北部 Northern	黄骅 Huanghua	河北 Hebei	117.759 9° E	38.330 73° N
18	北部 Northern	大港区 Danghang County	天津 Tianjin	117.538 6° E	38.653 18° N
19	北部 Northern	塘沽区 Tangguqu County	天津 Tianjin	117.713 2° E	38.957 55° N
20	北部 Northern	葫芦岛 Huludao	辽宁 Liaoning	120.963 7° E	40.798 33° N

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

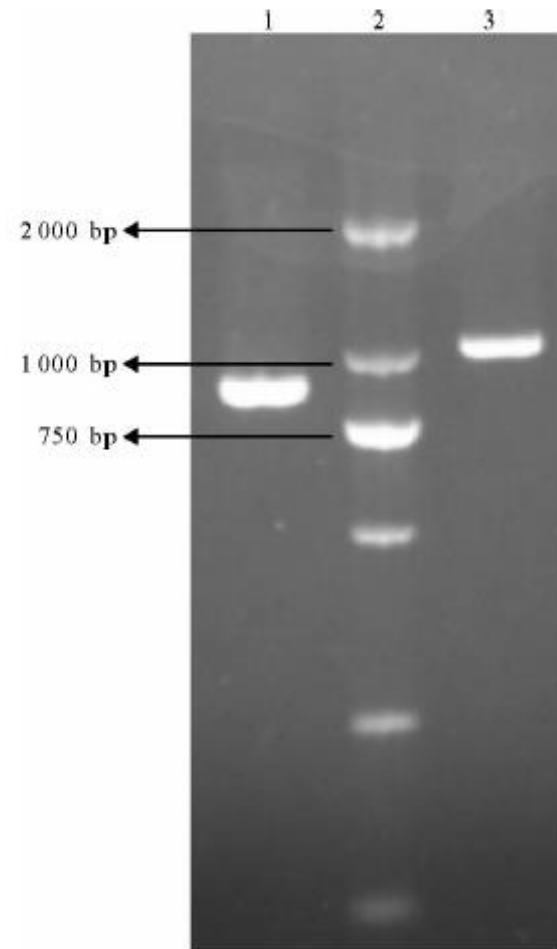


图 1 基因片段 PCR 扩增产物电泳图

Fig. 1 Electrophoresis of PCR products of two genes

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

本研究首次克隆得到互花米草线粒体的基因片段及通过对叶绿体和线粒体两个基因片段的扩增和测序互花米草种群的遗传多样性较低，变异源自种群内部，而由序列构建的分子系统树显示中国沿海地区的互花米草不呈现明显的地理聚群本研究表明中国互花米草遗传多样性低，具有明显的瓶颈效应。

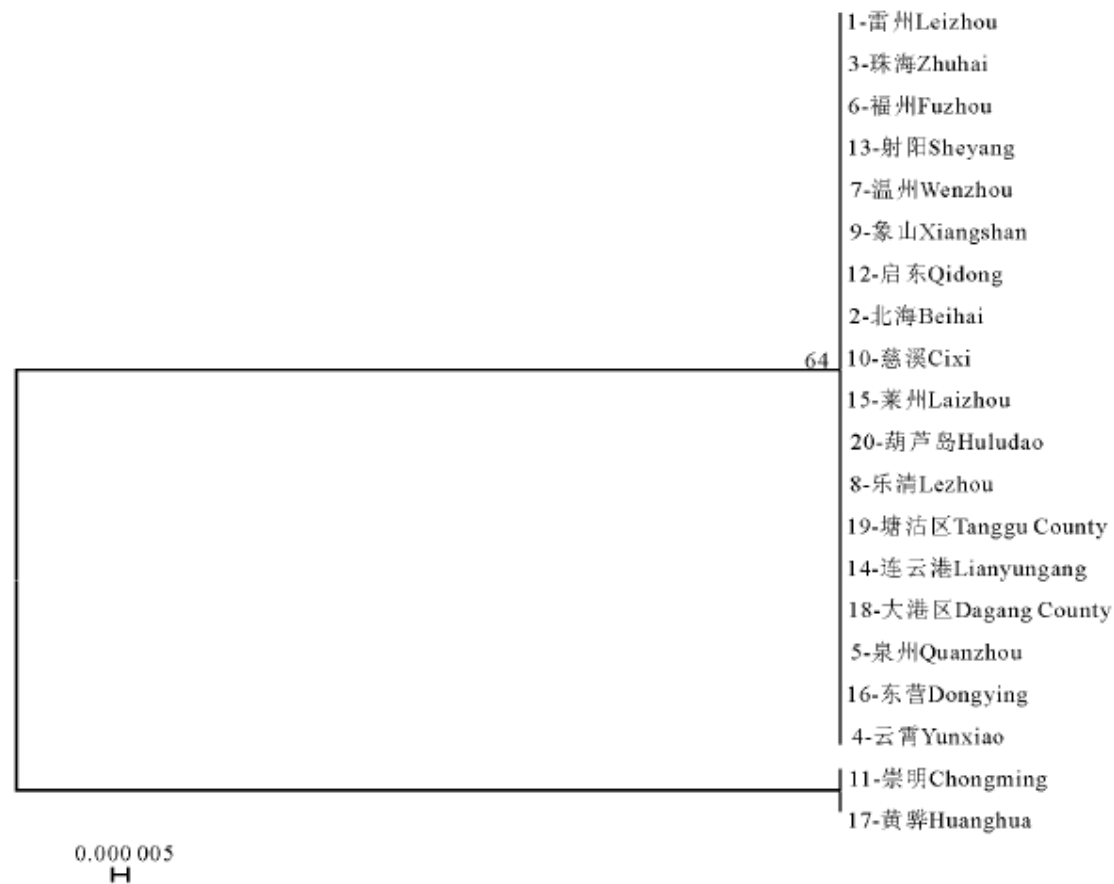


图2 基于叶绿体 *trnT-trnL* 和线粒体 *nad1* 核酸差异的互花米草聚类图

Transposable elements drive rapid phenotypic variation in *Capsella rubella*

Xiao-Min Niu^{a,b,1}, Yong-Chao Xu^{a,b,1}, Zi-Wen Li^a, Yu-Tao Bian^{a,b}, Xing-Hui Hou^{a,b}, Jia-Fu Chen^{a,b}, Yu-Pan Zou^{a,b}, Juan Jiang^{a,b}, Qiong Wu^a, Song Ge^{a,b}, Sureshkumar Balasubramanian^c, and Ya-Long Guo^{a,b,2}

^aState Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 100093 Beijing, China; ^bUniversity of Chinese Academy of Sciences, 100049 Beijing, China; and ^cSchool of Biological Sciences, Monash University, VIC 3800, Australia

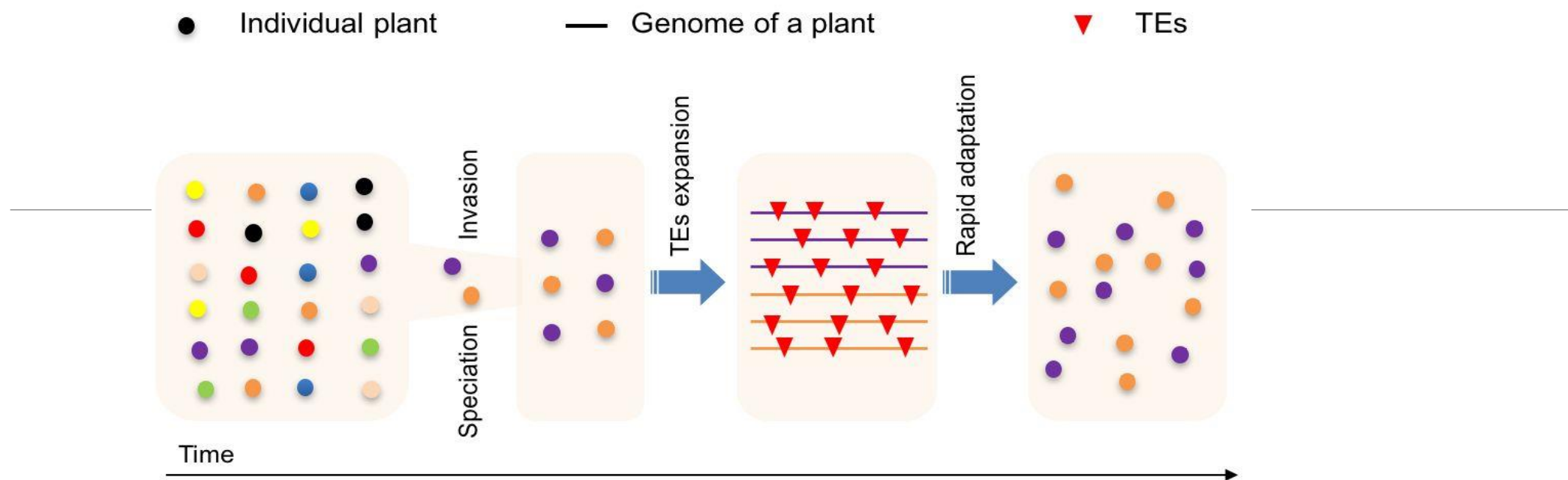
Edited by Ian T. Baldwin, Max Planck Institute for Chemical Ecology, Jena, Germany, and approved February 19, 2019 (received for review July 4, 2018)

研究揭示了“生物入侵的遗传悖论”一个可能原因，即转座子的“爆发”产生的遗传变异可以使遗传多样性很低的物种快速适应新生境。

在物种形成或物种入侵到新生境时，往往只涉及祖先物种里的少数群体或个体，从而导致形成的新物种或入侵群体的遗传多样性下降，即所谓“**瓶颈效应**”。尽管瓶颈效应使得新物种或入侵群体遗传多样性很低，但这些群体仍能够适应新生境。这种很低的遗传多样性和很强的适应能力之间的巨大反差被称为“生物入侵的遗传悖论”。对于这一问题的研究，有助于加深人们对于物种适应性进化的理解。

十字花科芥属植物*Capsella rubella*是一个新近起源的二倍体物种，为拟南芥的近缘种，其祖先物种为*C. grandiflora*。在进化过程中，*C. grandiflora*的少数个体交配系统**从异交变为自交**，从而产生了*C. rubella*。尽管*C. rubella*的遗传多样性较低，但其分布范围却比其祖先物种要大，因此成为研究“生物入侵的遗传悖论”的一个典型案例。

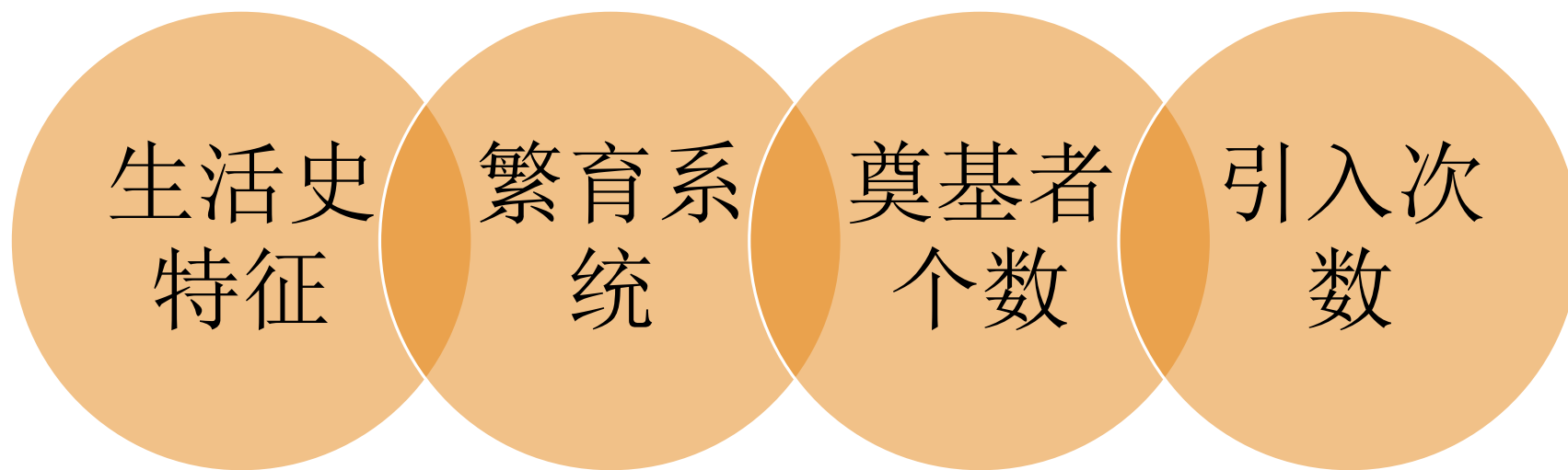
该研究通过比较*C. rubella*与*C. grandiflora*，发现了“生物入侵的遗传悖论”的一个进化机制。研究人员发现，转座子在*C. rubella*里高度富集，其变异促进了快速的表型变异。例如转座子插入到开花时间相关基因FLC区域促进开花，早开花使这个物种能够适应地中海区域夏季炎热干燥的气候。



该研究表明，遗传多样性很低的物种能够通过转座子的大量扩增，快速产生遗传变异，并导致开花时间等关键适应性状的变异，从而提高其适应能力。该研究揭示了“生物入侵的遗传悖论”一个可能原因，即转座子的“爆发”产生的遗传变异可以使遗传多样性很低的物种快速适应新生境。

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

入侵种群的遗传结构受多方面因素的影响，并不一定会出现瓶颈效应，约69%的入侵植物具有与产地种群相当或更高的遗传多样性，而这些种类中的许多在新环境表现出快速进化。



2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.1 快速适应性进化的定义

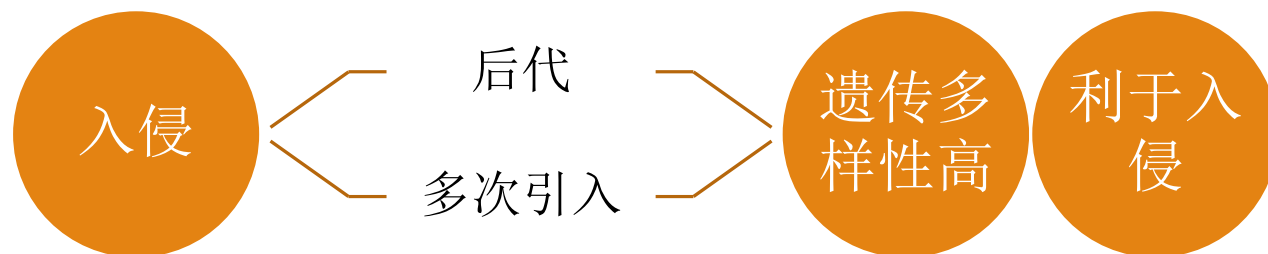
外来种进入一个新的环境后，在环境压力的选择作用下遗传结构发生改变，使生长繁育、繁殖或者生理性状朝着有利于提高种群适应性的方向变化。其动力来自环境条件改变而导致的选择压力。

2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.2 快速适应性进化的常见类型

- 对物理环境的适应性进化

适者生存的法则，只有适应新环境的个体留下较多的后代，并经过繁衍后，所携带的等位基因在种群中散开。

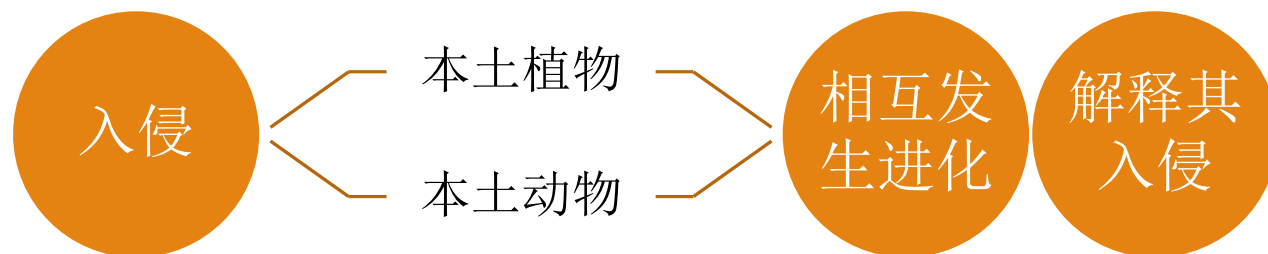


2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.2 快速适应性进化的常见类型

- 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，后边我们会继续。

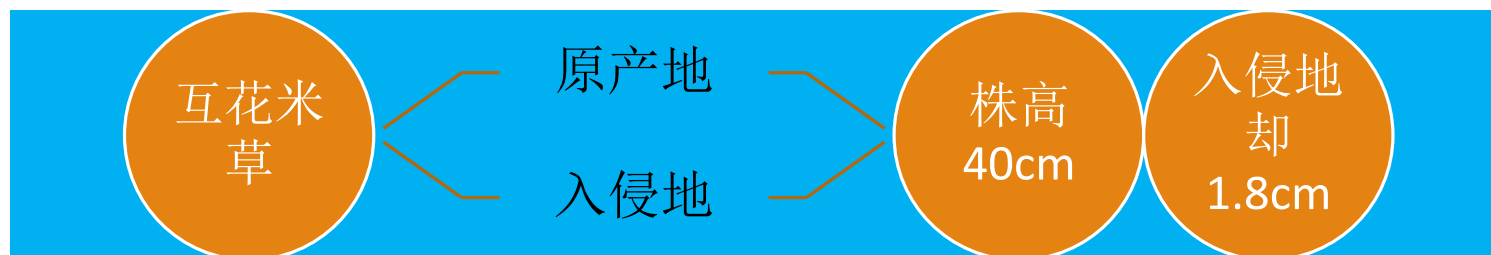


2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.3 快速适应性进化的性状

- 植物生长性状和生长策略

入侵扩散过程中，植株高度、叶的性状可发生明显变化。



2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.3 快速适应性进化的性状

●繁殖策略

入侵扩散过程中，繁殖策略可发生明显变化。

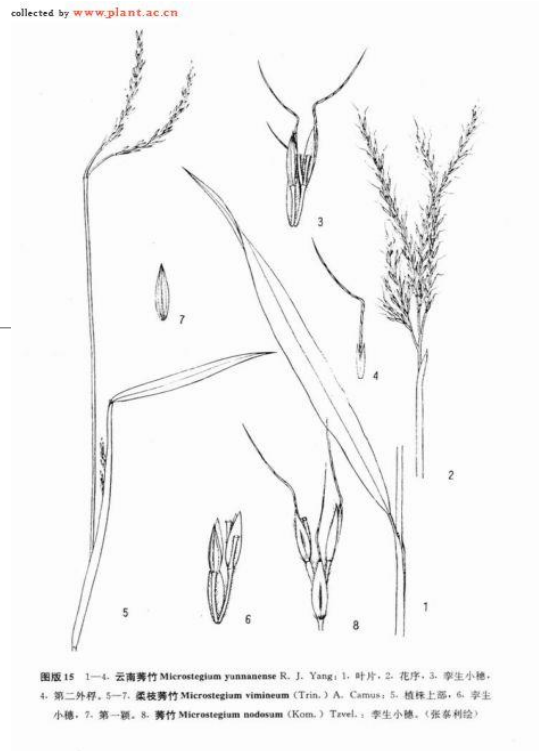
美国高纬度
地区

- 开花时间早
- 根部和地上部生物量较小

美国低纬度
地区

- 开花时间明显较迟
- 根部和地上部生物量较大

柔枝秀竹，原产东
南亚，入侵美国

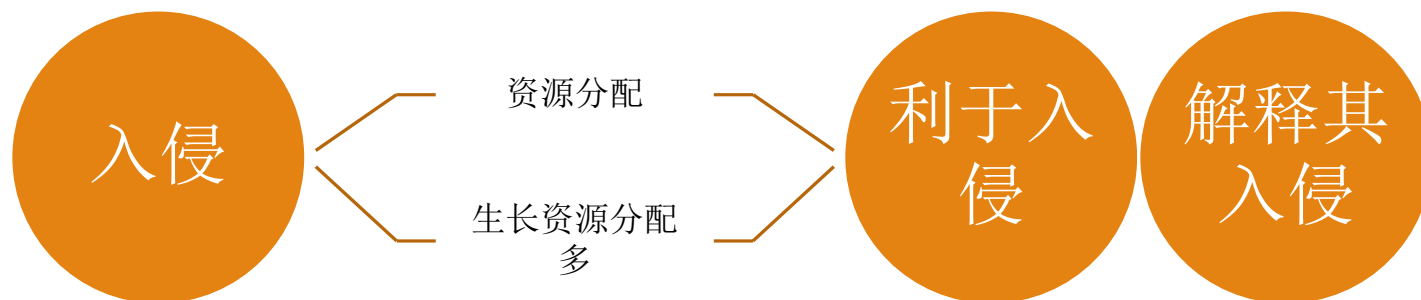


2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.2 快速适应性进化的常见类型

- 资源分配策略的适应性进化

竞争力增强假说（Evolution of increased competitive ability EICA）。



2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.3 快速适应性进化的性状

- 资源利用策略

紫茎泽兰已发生叶氮分配策略上的进化。



原产地



入侵地



降低了叶氮向细胞壁防御系统的分配，而提高光合机构以提高光合能力和光合氮利用率

2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.3 快速适应性进化的性状

- 扩散能力

动物入侵过程中常发生扩散能力方面适应性进化。

海蟾蜍



2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.4 快速进化的遗传学基础

1. 遗传变异：传入个体的数量



皇子质量

2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.1 快速进化的遗传学基础

奠基者事件对遗传组成的影响

生物入侵过程在到达新生境时，入侵种群往往由少量个体组成，并且可能与原有种群隔离，这个过程可能带来遗传瓶颈，导致遗传变异降低，因而可能降低适应进化的潜力。

但是一些理论研究表明，种群瓶颈可以通过将上位方差转变为加性方差，从而使得奠基者种群中的遗传方差增加，可能促进快速适应进化。

2.2 入侵种的快速适应进化



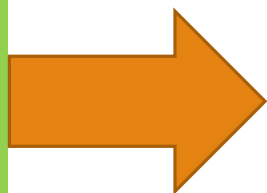
2.2 入侵种的快速适应进化

加那利金丝桃，入侵到北美和夏威夷后，严重的遗传瓶颈导致AFLP检测的入侵种群的遗传变异只有原产地的一半，但入侵种群却比源种群具有更快的生长速率和个体大小。



2.2 入侵种的快速适应进化

- 相对原产地，入侵地遗传多样性高低不同的入侵种结论存在一定的差异，
- 如花蔺相对原产地较低，
- 而松材线虫则较高，
- 这是由于入侵数量、来源以及传入次数都可能不同。

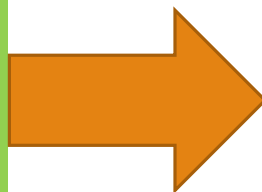


- 相对欧洲原产地，花蔺仅监测到6个基因型，花蔺入侵地北美遗传多样性下降。

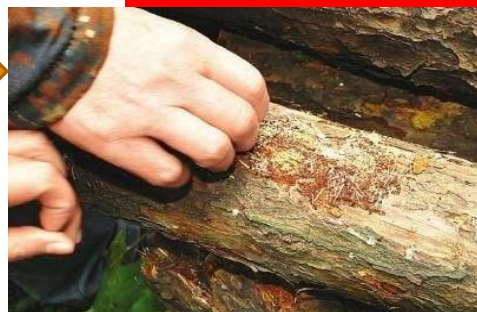


2.2 入侵种的快速适应进化

- 相对原产地，入侵地遗传多样性高低不同的入侵种结论存在一定的差异，
- 如花蔺相对原产地较低，
- 而松材线虫则较高，
- 这是由于入侵数量、来源以及传入次数都可能不同。

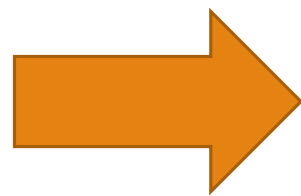


- 松材线虫的入侵来源不止一个，其遗传多样性高于原产地。



2.2 入侵种的快速适应进化

- ❑ 相对原产地，入侵地遗传多样性高低不同的入侵种结论存在一定的差异，
- ❑ 如花蔺相对原产地较低，
- ❑ 而松材线虫则较高，
- ❑ 这是由于入侵数量、来源以及传入次数都可能不同。



重建其入侵路线，重塑其入侵历史。

进化潜力和进化历程差异比较大，几十年有的上百年。

受外界环境条件的影响。

2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.1 快速进化的遗传学基础

2. 杂交

生物入侵使原来地理隔离的种群或物种分布在同一地区，增加了种间和种内再交的机会，可以缓解奠基者事件导致的遗传变异丧失，并可形成新的基因型或入侵种。

杂种一代表现出更强的杂交优势，个体比双亲更大、适合度更高。

2.2 入侵种的快速适应进化

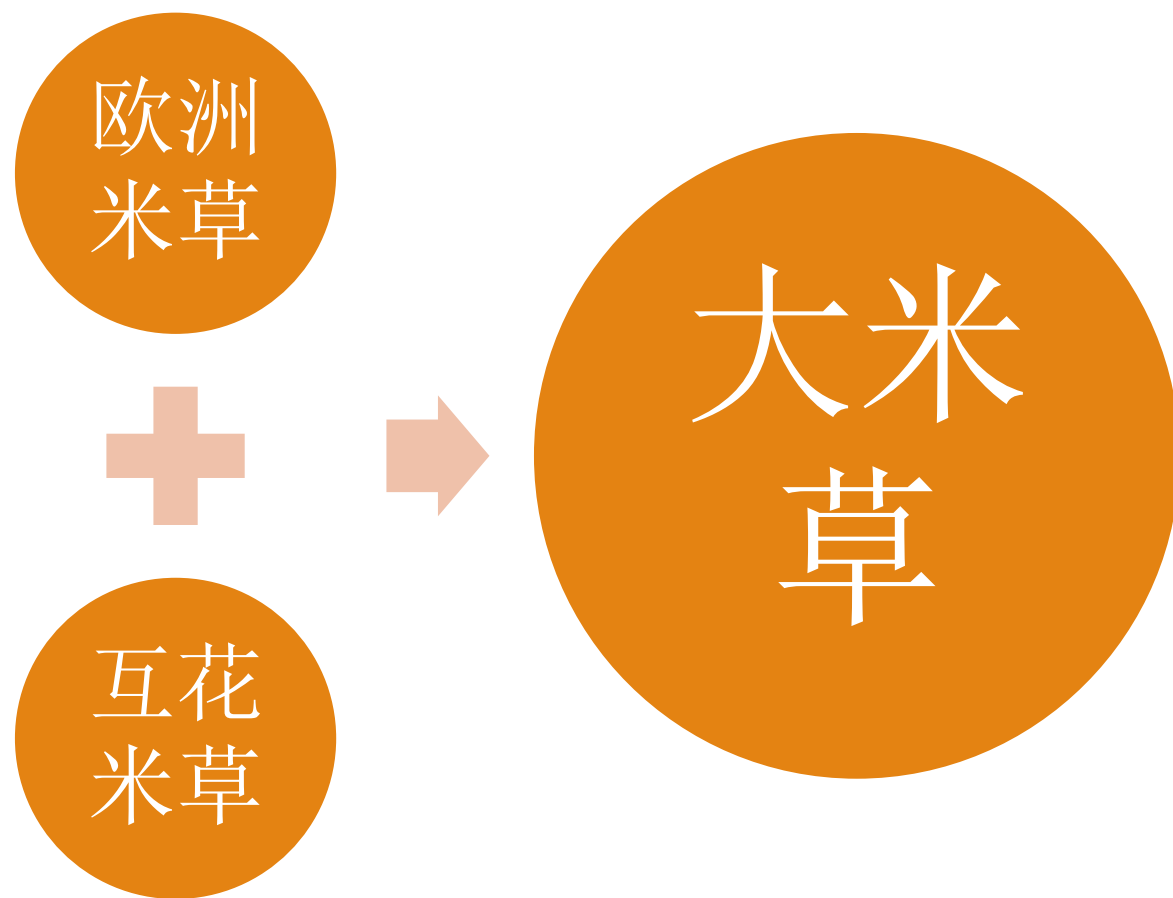


大米草：禾本科

于上世纪60-80年代分别从英美等国引入我国，初衷是抵御风浪、保滩护岸。

在江苏海滨试种，用于沿海护堤和改良土壤，同时生产饲料和造纸原料，在以后的20年中得到发展，从辽宁锦西向南达广西海滩。

2.2 入侵种的快速适应进化



2.2 入侵种的快速适应进化

1963年南京大学仲崇信教授率先从英国引种**大米草**在江苏省海涂试种并获得成功，

1979年，继续引种互花米草在滩涂，结果却变成了目前的“害草”

2.2 入侵种的快速适应进化



特别耐盐，适生于海水正常盐度为3.5%、土壤盐度为20%的中潮带。

耐碱力的初步试验表明，在碱土pH10.5-11中，茎、叶仍保持青绿。

耐水淹，每次潮水淹没时间在6小时以内生长正常。能经受一定的风浪冲击。耐淤，植株一般能随淤随长，但不耐全部特别淤埋。

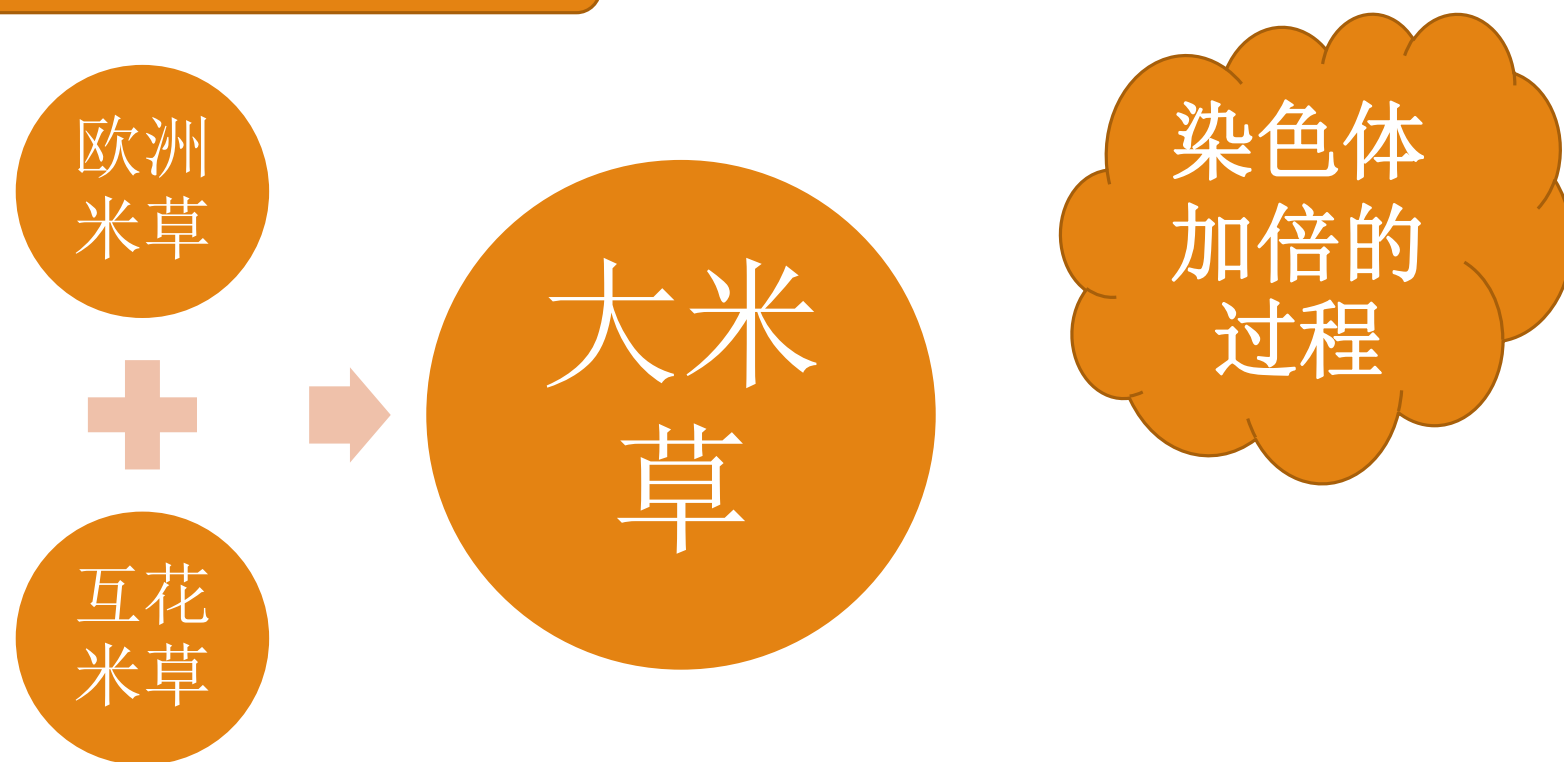
耐淤，植株一般能随淤随长，但不耐全部特别淤埋。

耐高温，草丛气温在40.5-42℃时，若水分充足仍能分蘖生长。
耐寒，在辽宁省盘锦县已安全越冬（1974年至今），该地冬季气温一般为-20℃，最冷的一年达-25℃

耐石油、朵酚油的污染，

2.2 入侵种的快速适应进化

3. 多倍体化



2.2 入侵种的快速适应进化

加拿大一枝黄花的多倍化导致在中国的成功入侵

来自知网

收藏

引用

批量引用

报错

分享

作者 李君, 马玲, 董莹雪, 陈国奇, 章超斌, ...

摘要 外来物种入侵已成为仅次于栖息地生境破坏而导致生物多样性减少的主要原因。外来植物在入侵地通常适应性强、种群数量巨大,并构成单优群落,严重影响到入侵地生物多样性...

出版源 中国植物学会植物细胞生物学学术年会, 2010

被引量 0

全部来源

求助全文 ^H

知 知网

2.2 入侵种的快速适应进化

多倍化更容易入侵的原因：

(1) 杂合优势，提高适合度



(2) 基因冗余：掩盖有害基因，提高遗传多样性

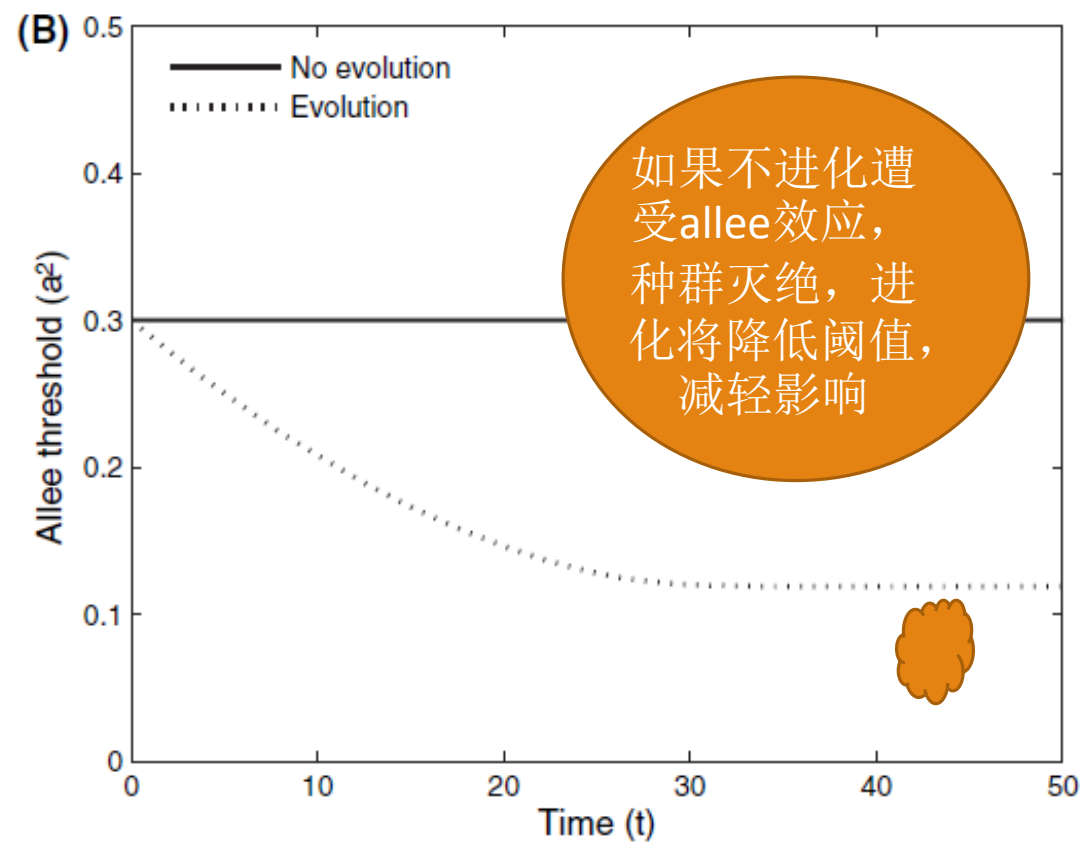
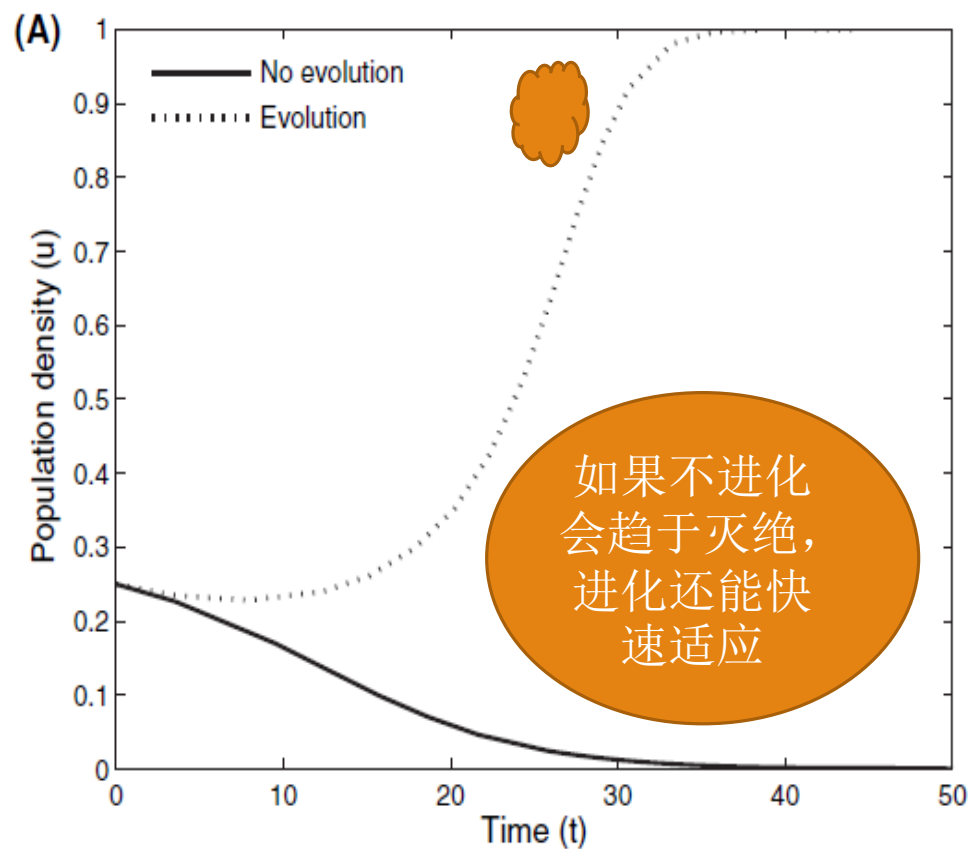


(3) 自交不亲和消失，可能恢复有性生殖



2.2 入侵种的快速适应进化

2.2.4 快速适应性进化对入侵种群增长的影响



2.3 入侵种预适应与快速适应进化



高异交率、多
次引入

不同产地种群
混合、奠基者
包括多的个体

2.3 入侵种预适应与快速适应进化



2.3 入侵种预适应与快速适应进化



2.3 入侵种预适应与快速适应进化



很难区分两者的作用，不同阶段有利于入侵种成功的机制有所不同，同一入侵种在不同的地点入侵成功的机制都可能不同，因此两者并不矛盾，而是共同解释；

小结

2.1 入侵种的遗传特征与入侵性

2.2 入侵种的快速进化（类型、性状）

2.3 入侵种的预适应与快速进化