

生物入侵的适应性进化及其影响*

邓 雄, 杨期和, 叶万辉, 冯惠玲, 曹洪麟

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘 要: 生物入侵给世人提供了很多种群快速适应性进化的经典模型和生动实例。从入侵种的适应性进化的遗传学基础、生理生态特征、繁殖适应特征以及入侵种的适应性进化的影响等4个方面综述了国内外在入侵种的适应性快速进化的研究现状以及存在的问题。文中更强调入侵种的推动入侵事件进程的内在特征以及入侵种与其所处生物非生物环境的相互作用, 这些信息将有助于理解入侵事件中影响入侵成败的关键因素。

关键词: 生物入侵; 适应; 基因型; 环境

中图分类号: Q15 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2003) S1-0204-07

一个入侵成功的外来种一般要经历存活、定居 (establishment)、繁衍等几个阶段。在这个过程中有的种成功的适应了新环境, 变为归化种, 有的则由于一些不明的原因大规模的爆发^[1-3]。外来种入侵最主要的选择压力来自环境条件的变化, 入侵种需要不断适应新生境。外来种之所以能迅速扩展, 一个很重要的原因就是适应性进化, 使之更能适应和充分利用当地的环境条件, 最终在竞争中占据主导地位而得以扩散。本文将综述国内外在入侵种的适应性进化方面的研究进展以及发展趋势, 以下从以下几方面论述: ① 入侵种的适应性进化的遗传学基础; ② 入侵种的适应性生理生态特征体现; ③ 入侵种的繁殖适应特征; ④ 入侵种的适应性进化的影响。

1 入侵种适应性进化的遗传学基础

国内外有关入侵种适应的进化遗传学的研究很少, 但是这对于认识入侵种的适应性机制具有重要意义^[1-3]。最近的研究表明, 除了较宽的生理生态耐受性或可塑性 (Eco-physiological tolerance or plasticity), 入侵种的成功更大程度上依赖于它们对自然选择的适应性响应^[4]。生物入侵常常和快速适应性进化事件一起导致种群动态时空的变化。遗传特性对种群领域扩张的能力有着深远的影响^[5]。自然选择和基因漂变通过修饰入侵种的遗传结构而改变耐受行为, 而且入侵种常常能够诱导本地种的一些进化行为^[6]。入侵种适应性进化遗传学和分子遗

传学的近期发展成果使我们处于一个很有利的位置来研究影响入侵成功的因素。基因组 (如 Microarray Technical and Quantitative Trait Loci (QTL) Mapping) 和生物信息学的技术革新为研究入侵种遗传结构和基因表达模型提供了机会^[7]。

因为常常会涉及到一系列在生境快速转换过程中幸存的小种群的随机事件, 生物入侵现象展示了一些有趣的进化问题^[8-10]。大量的实例证明了遗传特性对于入侵成功的重要性如加性遗传变异 (Additive genetic variance (AGV)、上位性 (Epistasis)、杂交 (Hybridization)、基因交换 Genetic tradeoffs)、少数基因行为 (The action of small number of genes) 以及基因组重排 (Genomic rearrangements)。因此自然选择可以在源种群的遗传基础上起作用而加快生物入侵。

1.1 遗传漂变

一些事例表明, 光是遗传漂变就可以推动入侵成功, 但这很可能只是一些偶然现象而不是规律^[8]。耐受限度宽和可塑性强经常被用于解释入侵的成功, 但是在封闭性的实验中常常遭到失败。例如因为从高盐沼泽到淡水湖它们都能生长, 桡脚类动物联合体 *Eurytemora affinis* 被认为一种广盐性的物种。但是其中一些种群并不能耐受该联合体所占据的如此广的盐度范围, 而是当入侵到新的生境便表现出很强的抗性适应和可遗传的抗性变化^[9]。

1.2 加性遗传变异

对环境变化响应的适应性进化需要足够的

* 收稿日期: 2003-04-04

基金项目: 广东省自然科学基金重点资助项目 (021536); 广东省科技百项工程资助项目 (2KB068015); 深圳城市管理局计划资助项目; 国家重点基础研究发展资助项目 (G2000046803)

作者简介: 邓 雄 (1975年生), 男, 博士; 通讯联系人: 叶万辉; E-mail: why@scib.ac.cn

AGV。最近的研究表明入侵种群 AGV 程度越高则更有利于入侵成功^[10]。而成功入侵前所经历的时滞是积累足够 AGV 水平的需要而不是获得足够种群数量^[10]。但以上结论也有例外,在银色蚂蚁 *Lineithema humile* 的研究中发现缺乏遗传多样性使得该种群减少内讧更加团结更形成“超级殖民者”,加速其入侵到北美洲的进程^[8]。另外,其它一些研究表明外来种群的显性 (Dominance) 和上位变异 (Epistatic variance) 也可以通过遗传漂变转化为 AGV^[9]。因此非加性遗传变异时间上的瓶颈将被突破,更有助于入侵过程中进化的速率。但是奠基者事件中 AGV 的丧失和 AGV 增加的消长效应还需要更进一步的研究。

1.3 杂交

入侵种群与新的生境里本地种和外来种的种内和种间杂交也能够减少奠基者事件中 AGV 的损失并产生新的基因型。大量的研究证明了杂交行为有助于入侵,如导致生长更快、种群数目更多、入侵性更强等,这些可能都是因为增加了遗传变异、产生新的基因互作、掩饰或卸载有害的隐性等位基因 (Recessive alleles) 或者转移有利的基因^[8]。例如一些杂草通过与生物工程作物杂交而获得除草剂抗性和耐寒的基因^[11]。

1.4 外来种基因型与环境的相互作用

环境与基因型的互作会导致外来种在入侵不同的环境时的多样化选择^[12]。因为选择不同的寄主而导致苍蝇 *Phagoletis pomonella* 在形态和生理上的分异。因为苹果比山楂成熟早而且成熟时外部温度高,而苹果蝇的幼虫由于要提前 3~4 周的季节性分布而导致高温适应。在同园实验中,要得到苹果蝇种群等位基因则幼虫的培养温度是 26℃,而山楂蝇种群等位基因则调至 17℃。

1.5 特殊基因

少数基因能对生物的入侵产生重大影响^[13,14]。典型的例子是 60 年前从南美入侵美国东南部的火蚂蚁 *Solenopsis invicta*, 其中一个基因影响该入侵种的社会组织能力^[13]。同样,少数基因也影响一些植物的扩张范围。QTL-mapping 表明异源多倍体 *Jonsongrass Sorghum halepense* 的少数基因与影响其蔓延的特性 (如生长、分布以及生存等) 紧密相关^[14]。

1.6 基因组重排

基因组重排是入侵事件中的适应性进化的重要的基础。例如沿经度梯度三个大陆果蝇 *Drosophila subobscura* 的染色体反转呈现出相同的模型,提示这些排列的功能角色。而另一种果蝇 *D. buzzatii*

的一个特定染色体重排的频率与其温度适应性有关^[4,15]。

2 入侵事件中入侵种的适应性生理生态特征体现

入侵种进入新的生境中,一开始自然选择通过胁迫作用于它的生理耐受力 and 散布能力,例如入侵植物种适应性主要体现在一些资源吸收和利用,包括新陈代谢、气体交换、叶结构和功能、营养、生物量分配、冠层结构和生长等生理生态特征。入侵事件中入侵种在新环境的选择压力下产生适应。适应包括对环境梯度如温度、光周期、气候或者其它定居者如竞争者、捕食者以及牺牲者所作出的响应,形态、生理、物候以及可塑性改变。

2.1 耐受范围 (Range of tolerance)

生物在环境接近其最适范围 (Range of the optimum), 内才有可能生殖。随着条件进一步偏离最适范围,生物虽然还是能生长,但是其生殖能力受到胁迫。多数入侵种要比本地共生种具有更宽的耐受限,而且表型可塑性也是入侵种适应新的生境的重要手段。入侵种进入一个新的生境,刚开始也许环境条件并不在它的最适范围但是入侵生物能更快的对环境梯度作出响应,调整到最适范围。有关入侵种对环境梯度作出进化的响应的研究很多^[1,10,14]。形态渐变群 (Cline) 是基因和可塑性对外界环境梯度的响应结果。*Drosophila subobscura* 从欧洲引入北美洲时,该物种表现出形态特征对经度变化表现出很快的响应。引进后 10 年左右翅长的渐变群出现但不明显,20 年左右已经很明显,这种翅长随经度增高的模型在古欧洲已经多次出现过^[16]。同样, *Capsella bursa-pastoris* 不同的生态型的开花期惊人的差异:当多种生态型从 California 引入欧洲后,在入侵过程中的自然选择下该物种沙漠里的早开花而海边和雪林区则晚开花。表现很强的趋异适应 (Divergence adaptation)^[17]。

一旦进入新的生境,种间互作对入侵种也会造成很大的竞争压力。一些入侵种具有对未知条件可塑响应。绒毛叶 *Abutilon theophrasti* (Malvaceae) 是 1700 前从南亚引入美国的。在种间光的竞争中该入侵种针对不同的竞争条件有不同的生活史对策。当与大豆共存时,它依靠对光质有一种弹性生长响应,这样它就能在竞争中占优。相反,它与玉米竞争时生长没有优势,导致生活史晚期形成表型限向生长 (Canalized growth) 进化^[16]。Maillet J& C Lopez-Garcia (2000) 研究了外来杂草较之其共存种的一些特点:绝大多数外来种比它本地的同属种的

种子更小,花期更短^[18]。Crawley et al^[19]发现外来种个体趋于更小寿命趋于更短发展。这些不同的结果表明外来种可能采用不同的策略,而且不同生境的选择压力下的物候期将会发生改变。因为农业杂草生活型变化不多,可以通过干扰试验来预测在干扰状态下入侵种与其本地共存种特性改变。相对于它们的亲同属植物而言,入侵种幼苗具有高的相对生长速率(RGR),而高的RGR将加速定居。入侵种薇甘菊 *Mikania micrantha* 与它的同属种 *M. cordata* 的研究表明,入侵种的种子小、光呼吸低、RGR、具有高的光合能力和较宽的生态位,并且能对高养分环境迅速作出反应,且资源利用率高^[20,21]。入侵种对人为拔除很快响应,例如,农业措施导致杂草种群的多种防卫对策。一些杂草为逃脱拔除进化得与作物相似。一些杂草借助于与作物的遗传交流达到目的。与稻相似的空场草 *Echinochloa crus-galli* 则是通过长期的选择而进化形成^[26]。同样很多杂草通过与遗传工程作物的遗传交流而获得抗药性。适应也发生在因寄主物种变化而形成的环境变异。例如, *R. pomonella* 因选择不同寄主物种而形成温度耐受力 and 物候期的分歧^[1]。

2.2 对捕食的响应

当入侵种到达一个新的生境,没有以前的天敌,不用在抵抗捕食方面投入能量而把更多能量用于生长和繁殖,这样种群数目会迅速增大。虽然这种思想遭到 Willis et al^[23]的挑战,他们在同园栽培的实验基础上,没有发现本地种和入侵种群数目差异。但是提出了一个值得探讨的议题:在入侵的生境排除捕食和竞争将减轻选择压力释放防御性的限向表型(Canalization phenotype)进化特性是否导致快速进化?

2.3 物种形成(Speciation)事件

入侵将加快物种形成进程,根据理论预测,甚至很弱的适应性选择都可能大大降低物种形成的等待时间^[7,9]。隔离生境和配偶异化的喜好导致显著的基因型与环境互作,而这些将推动物种形成。入侵后配偶喜好的基因漂流也会引起物种形成。但是很少有关于繁殖隔离和物种形成和生物入侵联系起来的研究^[7]。

3 入侵种的繁殖适应特性与对策

外来植物的繁殖力大小对入侵是否成功意义很大,繁殖能力与植物的入侵能力呈正相关^[22]。入侵植物的繁殖性能类型 植物的繁殖类型可分为两大类,即有性繁殖和无性繁殖。很多入侵植物既能

进行有性繁殖,也可进行无性繁殖,且两种方式产生后代个体的能力均很惊人,如怪柳、薇甘菊和紫茎泽兰等^[20,25,26]。

3.1 入侵植物的无性繁殖适应性特点

入侵植物有许多能进行无性繁殖,特别是入侵杂草往往都是具有很强的无性繁殖能力的克隆植物,其营养体的片段能进行营养繁殖,如根或地下茎的萌生和土壤的自然压条繁殖,使种群快速增长,土壤的扰动不会影响物种的续存(Species persistence),相反还有助于其繁殖体的传播,如喜旱莲子草、加拿大一枝黄花和凤眼莲等均属于这种类型,大多数入侵植物主要是利用茎进行分蘖繁殖^[23]。在北美和加利福尼亚,入侵植物中能进行无性繁殖的种类显著多于有性繁殖,入侵植物中能进行营养繁殖的比例分别高达44%和45%,而本土植物仅有23%和14%^[23,24]。

3.2 入侵植物的有性繁殖适应性特点

植物的生长期可分为营养生长期和繁殖生长期。和本土植物比较而言,入侵植物长至成年所需的时间(即发育成熟期)较短,迅速长成成株繁殖下一代,从而有利于扩大种群数量,以避免入侵种群在新生境中灭绝^[24]。入侵植物的发育成熟期通常比本土植物要短,在北美,木本入侵植物平均为4 a,而本土植物为6.9 a;在加利福尼亚,前者3.8 a,而后者为5.6 a;入侵性的松属植物和一年生的草本植物与其本土近缘种相比,均具有发育成熟期短的特点^[24]。有些热带亚热带地区的入侵植物,如薇甘菊,只要生境中水肥条件良好,几乎全年都能进行营养生长,有利于植株扩展藤蔓,分生更多的花枝,提高结实量^[20]。入侵植物成熟期短,花期长,花数多,从而吸引更多的昆虫授粉,产生更多种子^[20,24,27]。

入侵植物的花期和结实期也长于本土植物,这有利于种子传播^[27]。木本植物结果通常有大小年现象,两次大年之间有一定的时间间隔,时间一般为三年以上,但将入侵性的木本植物与本土植物比较研究发现,前者的时间间隔通常短于后者,所以入侵种能产生比本地种更多的种子^[24]。入侵植物中它们的共同特点是营养生长期短,通过快速生长后即进入有性繁殖期,开花结实量大,但种子从开花至成熟的时间却较短,如薇甘菊、凤眼莲、紫茎泽兰^[20,24,27,28]。多数入侵植物均能产生丰富的种子,尤其对于入侵性草本植物而言,由于每年有大量的植株更新,因此每年都能产生大量的种子。

世界危害性极大的入侵植物主要分属于苋科、菊科和禾本科,种子千粒质量小^[27,28],如薇甘菊

千粒质量不足 0.1 g, 是典型的小粒种子。植物本身的营养供给是有限的, 种子千粒重小, 种子容易传播, 进入不同的生境; 种子数目多, 从而产生后代的机会也随之增多。在松属植物中, 入侵性种类千粒质量通常较本土种类小, 同时产生更多的种子^[27]。许多入侵植物特别是入侵杂草的种子萌发不需要特别的处理以打破休眠, 而且通常能在多种不同环境条件下萌发。Reichard (1997) 研究表明^[24]: 北美洲的入侵植物中, 有 51% 种类种子无休眠可直接萌发, 而本土植物中只有 30% 的种类可直接萌发; 在加利福尼亚的入侵植物中, 也有 50% 的种类无需处理打破休眠而能直接萌发。大多数本土植物需要经过低温层积或者机械处理解除休眠, 因此限制种群的迅速扩增。相对而言, 入侵植物一般具有较高的种子萌发率, 萌发速度快, 有些入侵植物有休眠特性, 但在短期的低温层积之后即可解除休眠得以萌发, 因此入侵植物通常结实率高, 发芽率高, 通常也有丰富的幼苗, 但最终的成株少, 在物种竞争中倾向于采取 “r-对策”^[24, 27]。

4 入侵种适应性进化的影响

生物学家已经注意到入侵种的适应性进化会对其当地生态系统产生巨大影响^[28]。

外来种到达一个新的生境, 就会有新的自然选择压力, 入侵种对新的生物环境和非生物环境的适应性进化, 使该物种自身能够成功定居并扩散的同时, 对与它发生关系的其它物种和环境也产生多种影响, 这其中包括直接间接和间接的影响^[16, 30, 35]。

4.1 入侵种适应性进化的直接后果

4.1.1 入侵种与被入侵区的生物的进化调整 通过同园实验可以获取一些入侵种进化影响的线索。最近的研究表明, 入侵种能够很快地适应入侵环境。Huey et al^[16]描述了北美西海岸一种果蝇的引入仅 20 年便导致明显的适应性进化: 很大的经度范围内, 从 Southern California 到 British Columbia, 产生一种翅膀大小的渐变群。北美发育的渐变种与欧洲原产地的雌蝇种群相同。有趣的是, 入侵地和原产地渐变群的发育基础是不一样的, 但是功能作用一样。还有一些其它有关入侵种快速进化适应新生境的报导^[35], 例如 1852 年引入美洲并大量定居的英国麻雀, 进化出体型大小和羽毛颜色的渐变群。Losos et al^[35]发现一种的蜥蜴被引入 Caribbean 的一些岛屿后 10 ~ 14 a 表现出一些适应性的形态调节。另外在一些隔离沟谷里外来家鼠也由于基因漂流而表现出染色体定位差异。同样基因漂流也是导致澳大利亚 *Bufo marinus* 出现地理遗传格局的重

要原因^[35]。

4.1.2 本地种对入侵产生的响应 入侵种的适应性进化完成期间以及扩展后, 本地物种也会对它的入侵产生一定的响应^[7, 8]。*Jadera hematoloma* 种群在 50 年内就可以对不同外来寄主响应而产生不同的开裂长度。而 *Euphydras* 蝴蝶可以适应不同的入侵香草而快速进化出不同的嗜食性。Zimmerman 记录了一种很有趣的针对于外来种入侵响应而快速进化的事件: 约公元 1000 年当芭蕉引入夏威夷时, 至少进化出 5 种专寄生的蛾虫^[30]。大量文献记载了杂草对人类行为 (包括农业行为) 的响应^[24, 27]。如一些杂草进化成类似作物, 不仅它们物候期和形态与其共生的作物相似, 而且它们的种子形态也相似这样就不易在收获中被区分。

4.1.3 杂交与基因渗入 除了对入侵生物的直接响应外还有一些通过入侵种与其它种发生关系而导致基因结构改变。入侵种与土著种杂交将削弱后者的适合度甚至导致后者灭绝^[11, 31]。Rhymer J 和 Simberloff D (1996) 对这个领域的研究作了综述, 其中涉及很多生物类群^[11]。McMillan 和 Wilcove 记载的被列为濒危物种的 24 个种, 其中有 3 种之后灭绝都是因为和外来种杂交的结果。不同的类群都有不少例子^[31], 例如: 鸟类, Mallard 鸭从世界不同地区引上入后具有很广的遗传影响, 它们通过杂交使得新西兰灰鸭、夏威夷鸭以及佛罗里达鸭的种群大大减少; 哺乳动物, *Cervus nippon* 100 多年前从英国引入日本后通过和本地鹿 *Cervus elephas* 杂交导致后者在一些地区濒临灭绝; 鱼类的外来种更加丰富, 因而杂交和基因渗入事件更多, 鲑就是其中的例子之一^[30]; 不列颠岛上 2 834 种新植物有 1 264 种是外来种, 其中 70 种是杂交方式是外来种与本地种之间, 21 种是外来种和外来种之间, 这些杂种几乎一半不育^[32]; 不光有很多大的入侵种群通过杂交减灭本地种群, 入侵小种群对本地种的威胁更大。大的入侵种群通过比本地种和杂种更多的花粉量和雄性适合度以占据更适的生境, 而小种群则有更多的方式包括杂种不育对本地种群生存产生威胁^[31, 33]。

4.2 入侵种适应性进化的非直接后果

4.2.1 行为和性状改变 除了适应新环境和外来入侵种而进化的特性外, 入侵生物本身以及本地种对入侵的响应也会有一些行为的改变^[34, 35]。Holway 和 Suarez 例出了一些入侵种区别于它们在原产地的特性^[34]。*Solenopsis invicta* 和 *Linepirtna humile* 是原产阿根廷的两种蚂蚁, 都出现一些不同于其原产地的行为特性, 这些变化是奠基者效应还是适应性的

进化并不清楚,但将这些行为特性放在入侵的研究中去将更有助于我们对入侵过程的理解。另外比较美洲的入侵种和它们在欧洲的原产地的个体,大多数入侵种群的个体经常要大,这是因为它们在原产地要受到捕食以及当地病菌的影响。它们把个体差异归结为捕食压力释放和不再需要产生保护性物质而增强了竞争能力的结果^[36]。虽然这种观点被提出异议,但是从南非入侵到澳大利亚以及从澳大利亚入侵到加利福尼亚的入侵种也出现类似现象^[30]。

4.2.2 生态位替代 入侵后的后果之一是生态位替代^[37]。从美洲入侵的灰松鼠来到英国的落叶混交林后替代了原有的红松鼠。这明显是两个种的食物偏好而引起的。另外还有较详细的关于加利福尼亚泥蜗牛 *Cerithidea californica* 被一种从北美大西洋入侵的蜗牛 *Ilyanassa obsoleta* 从潮滩地区替代的研究。Douglas et al 曾描述了本地鱼 *Meda fulgida* 和外来种 *Cyprinella lutrensis* 共存时发生明显的生态位替代^[38,39]。

4.2.3 竞争排斥 其中一些外来通过竞争排斥毁灭本地种^[40]。例如,入侵的火蚂蚁 *Solenopsis invicta* 对它们所遇到的节肢动物种群具的灾难性的影响。一个详细的研究表明,通过竞争火蚂蚁本地蚂蚁生物多样性 70%, 减少当地个体数 90% 以上。同样非蚂蚁的节肢动物多样性减少 30%, 个体数目减少 70%。虽然因为火蚂蚁把本地蚂蚁从入侵地驱逐出去,因而在入侵地外仍旧有其它蚂蚁存在,还不至于导致种群灭绝^[40]。

4.2.4 互利共生 (Mutualism) 互利共生是生态网络里最牢固的一种相互作用,似乎对其中一物种要想入侵成功是一个障碍。然而这种关系并不如我们所想象的那样牢固,经常在其它生境也能找到另外一物种而取代入侵种在入侵前共生种的地位。在新的环境中一些新的互利关系便很有可能建立起来。Richardson 等^[41]描述了几个这样的例子,如松树的种子在北美和欧洲主要依靠风力传播,而被鸚鵡带到一些新的地方,而在南非则主要通过外来的美洲松鼠传播种子。还有一些物种同时加快另一物种的入侵,如一种源于亚洲的鸟加速一种来自卡拉雷岛的灌木入侵至夏威夷。也有一些入侵种破坏互利共生的关系。阿根廷蚂蚁取代了南非当地蚂蚁之后,依靠本地蚂蚁散布种子的山龙眼不能正常完成种子传播,而濒临灭绝^[29]。

5 结 论

人类现在都正在见证很多重大的未能预见的生

物学实验。生物入侵为我们提供了很多快速适应性进化的经典模型。本文讨论了入侵种在新的生物与非生物环境中的适应性进化响应机制以及入侵种对本地种的进化轨迹的影响,其中适应性进化响应机制包括入侵种适应性遗传学基础、生理生态适应性体现以及适应性繁殖机制。本文更强调入侵种的推动入侵事件进程的内在特征以及入侵种与其所处生物非生物环境的相互作用,这些信息将有助于理解入侵事件中影响入侵成败的关键因素。在新生境的新的选择压力下,入侵种会相应作出一些适应性调整和进化,但是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相互作用过程中产生一系列进化、物种形成以及灭绝事件。大多数研究结果产生于作为生态进化热点的岛屿,很少能够在跨类群跨地域得到普遍化。只能得到一些试探性的结论。这些都在一定程度上反映了全球变化下的入侵种对于群落结构的功能改变后果的持久性和不确定性。

参考文献:

- [1] Reznick D N, Ghalambor C K. The population ecology of contemporary adaptations whatempirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution[J]. *Genetica*, 2001, 112: 183 - 198.
- [2] Hartl D L, Dykhuizen D E, Dean A M. Limits of adaptation: the evolution of selective neutrality [J]. *Genetics*, 1985, 111: 655 - 674.
- [3] Bush R M. Predicting adaptive evolution [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2001, 2: 387 - 392.
- [4] Carol E L. Evolutionary genetics of invasive species [J]. *Trends Eco Evol*, 2002, 17(8): 386 - 391.
- [5] Tsutsui N D, Suarez A V, Holway D A, et al. Reduced genetic variation and the success of an invasive species [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2000, 97: 5948 - 5958.
- [6] Carroll S P, Dingle H, Famula T H, et al. Genetic architecture if adaptation differentiation in evolving host race of the soapberry bug. *Jadera haematoloma* [J]. *Genetica*, 2001, 112: 257 - 272.
- [7] Ashton K, Wagoner A P, Carrillo R et al. Quantitative trait loci for the monamine-related traits heart rate and headless behavior in *Drosophila melanogaster* [J]. *Genetics*, 2001, 157: 283 - 294.
- [8] Ellstrand N C, Schierenbeck K A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2000, 97: 7043 - 7050.
- [9] Lee C E. Rapid and repeated invasions of fresh water by the saltwater copepod [J]. *Eurytemora Affinis Evolution*, 1999, 53: 1423 - 1434.

- [10] Reznick D N, Shaw F H, Rodd F H, et al. Evaluation of evolution in national populations of guppies (*Poecilia reticulata*) [J]. Science, 1997, 275: 1934 – 1937.
- [11] Rhymer J, Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression [J]. Annual Review of Ecological Systematics, 1996, 27: 83 – 109.
- [12] Weinig C. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses of polyploids [J]. Evolution, 2000, 54: 441 – 451.
- [13] Krieger M J B, Ross K G. Identification of a major gene regulating complex social behavior [J]. Science, 2000, 295: 328 – 332.
- [14] Paterson A H, Schertz K F, Lin Y R, et al. The weediness of wild plants: molecular analysis of genes influencing dispersal and persistence of johnsongrass, *Sorghum halepense* (L.) [J]. Pers. Proc Natl Acad Sci U S A, 1995, 92: 6127 – 6131.
- [15] Prevosti A, Ribó G, Serra L, et al. Colonization of America by *Drosophila subobscura*: experiment in natural populations that supports the adaptive role of chromosomal-inversion polymorphism [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 1988, 85: 5597 – 5600.
- [16] Huey R B, Gilchrist G W, et al. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly [J]. Science, 2000, 287: 308 – 309.
- [17] Neuffer B, Hurka H. Colonization history and introduction dynamics of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in North America: isozymes and quantitative traits [J]. Mol Ecol S, 1999, 1667 – 1681.
- [18] Maillet J C, Lopez G. What criteria are relevant for predicting the invasive capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France [J]. Weed Research 2000, 40: 11 – 26.
- [19] Crawley M J, Harvey P H, Purvis A. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 1996, 351: 1251 – 1259.
- [20] Hu Y J, Pavl P H. Study on life cycle and response to herbicides of *Mikania micrantha* [J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 1994, 33(1): 88 – 95 (in Chinese).
- [21] Wen D Z, Ye W H, et al. Comparison of basic photosynthetic characteristics between exotic invader weed *Mikania micrantha* and its companion species [J]. J Tropical and Subtropical Botany, 2000, 8(2): 139 – 146. (in Chinese)
- [22] Barret S C H. Crop mimicry in weeds [J]. Econ. Bot. 1983, 37: 255 – 282.
- [23] Willis A J, Thomas M B. Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? [J]. Oecologia, 1999, 120: 632 – 640.
- [24] Reichard S H. What traits distinguish invasive plants from non-invasive plants? // Lovich J J, Randall M, Kelley eds. Proceedings of the California Pest Plant Council Symposium [C]. 1997, 96: 31 – 38.
- [25] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. Studies on gas exchange of *Tamarix ramosissima* Lbd [J]. Acta Eco Sin, 2003, 23(1): 180 – 187.
- [26] Li B, HSU P S, Chen J K. Perspectives on general trends of plant invasions with special referen alien weed flora of Shanghai [J]. Biodiversity Science, 2001, 9(4): 446 – 457. (in Chinese)
- [27] Rejmanek M, Richardson D. What attributes make some plant species more invasive? [J] Ecology, 1996, 77(6): 1655 – 1661.
- [28] Vermeij G J. An agenda for invasion biology [J]. Biological Conservation, 1996, 78: 3 – 9.
- [29] Stiles E W. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the *Eastern deciduous* forest [J]. American Naturalist, 1980, 116(5): 670 – 688.
- [30] Mooney H A, Cleland E E. The evolutionary impact of invasive species [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98, 5446 – 5451.
- [31] Losos J B, Warheit K I, Schoener T W. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis lizards* [J]. Nature, 1997, 387: 70 – 73.
- [32] Abbott R J. Plant invasions, interspecific hybridisation and the evolution of new plant taxa [J]. Trends Ecol Evol, 1992, 7: 401 – 405.
- [33] McMillan M, Wilcove D S. Gone but not forgotten: Why have species protected under the Endangered Species Act gone extinct? [J]. Endangered Species Update, 1994, 11: 5 – 6.
- [34] Abbott R J, Smith L C, Milne R I, et al. Molecular analysis of plant migration and refugia in the arctic [J]. Science, 2000, 289: 1343 – 1346.
- [35] Holway D A, Suarez A V. Animal behavior: an essential component of invasion biology [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 326 – 328.
- [36] Blossey B, Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis [J]. J Ecol, 1995, 83: 887 – 889.
- [37] Kenward R E, Holm J L. On the replacement of the red squirrel in Britain: a phytotoxic explanation [J]. Proceedings of the Royal Society Series B, 1993, 251: 187 – 194.
- [38] Douglas M E, Marsh P C and Minckley W L. 1994. Indigenous fishes of western North America and the hypothesis of competitive displacement: *Meda fulgida* (Teleostei, Cyprinidae) as a case study [J]. Copeia 1994: 9 – 19.
- [39] Douglas M E, Matthews W J. Does morphology predict ecology? Hypothesis testing in a freshwater stream fish

- community[J]. *Oikos*, 1992, 65: 213 – 224.
- [40] Porter S D, Savignano D. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community[J]. *Ecology*, 1990, 71: 2095 – 2106.
- [41] Richardson D M, Allsopp N, D'Antonio C M, et al. Plant invasions-the role of mutualisms [J]. *Biol Rev*, 2000, 75: 65 – 93.

The Adaptive Rapid Evolutions of the Invasive Biology and the Impacts

DENG Xiong, YANG Qi-he, YE Wan-hui, FENG Fei-ling, CAO Hong-lin

(South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Biological invasions are quintessential models and dramatic cases for the adaptive rapid evolution. Here, the researches about the adaptive rapid evolution of the invasive biology were reviewed, which covered four aspects: ① the adaptive evolutionary genetics ② the eco-physiologic characteristics ③ the reproductive strategies ④ the evolutionary impacts of the invasive species. The status quo and problems existed in the studies of this field were summarized, and the intriguing characteristics that push the invasions and the interaction between the invasive species and the environmental factors were given more emphases on. All these may be helpful for the understanding of the key factors that affect the invasions.

Key words: biological invasion; adaption; genotype; environment