

# 洲际入侵植物生态位稳定性研究进展

朱 丽 马克平\*

(中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

**摘要:** 人类活动引起的大规模洲际物种交换与生物入侵, 改变了当地生态系统结构与功能, 使生物多样性受到日益严重的威胁。本文通过综合分析主要国家和地区入侵植物的地理起源, 发现洲际入侵主要包括东亚—北美、东亚—南美、欧洲—南非、欧洲—北美、欧洲—东亚、北美—大洋洲等, 这些洲际入侵造成的后果往往比陆内入侵更为严重。利用物种分布模型(SDMs)预测入侵物种潜在分布范围是有效管理和提早预防生物入侵的重要依据, 但这些模型的一个关键假定是: 入侵物种的生态位在空间和时间上是保守的、稳定的。然而, 对于远离原产地种群并能快速适应新生境的洲际入侵植物来说, 生态位可能发生显著的变化。入侵种能否在入侵地保持原有的生态位, 取决于制约其生态分布的限制因素和生态过程在不同地区间是否发生变化。本文中作者总结了洲际入侵与陆内入侵的生态与进化过程的异同点, 认为这些限制物种原产地分布的因素如扩散限制、种间互作、适应性进化、生态可塑性和种群遗传特性等均可能导致入侵物种生态位的改变。建议下一步的研究应该重视: (1)对生态位属性进行多尺度的研究, 包括时间、空间、环境或系统发育等几个方面; (2)对比生态位稳定与发生偏移的物种特性, 确定什么样的入侵物种更容易改变原有的生态位; (3)进行生态位时间动态格局研究, 探讨生态位变化的倾向、历史速率和偏移程度, 以便判定生态位变化趋势。这些研究结果将会进一步提高物种分布模型的预测能力, 有助于更为准确地揭示气候变化和物种入侵对生物多样性的影响。

**关键词:** 洲际入侵, 生态位稳定性, 生态位偏移, 物种分布模型

## On the niche stasis of intercontinental invasive plants

Li Zhu, Keping Ma\*

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

**Abstract:** Biological invasions represent a growing threat to biodiversity. The movement of organisms among continents by humans has caused profound changes in structure and function of the ecosystem to which they have been introduced. By testing the differences in the relative contributions of the various origins of the invasive plants to each region, we found intercontinental invasions were more prevalent than intracontinental invasions, primarily including the exchange of species among Eastern Asia–North America, Eastern Asia–South America, Europe–South Africa, Europe–North America, Europe–Eastern Asia, and North America–Oceania. They have posed a higher threat than intracontinental invasions. Thus, preventing future invasions is the most cost-effective form of management. Species distribution models (SDMs) are increasingly used to estimate risks of biological invasions. Niche stasis, the tendency of a species niche to remain unchanged across space and time, is often assumed when applying these models to predict and explain biogeographical patterns. Yet, both niche change and conservatism have occurred for intercontinental invasive exotic plants, which were severely disconnected from their source populations and often adapt rapidly to conditions in the new range. To further understand the niche characteristics of invasive species, it is therefore necessary to consider which factors limit range expansion in the native region. After comparing the similarities and differences of invasive species expansion across continents to within continents, we propose that the probabilities of niche shifts occurring depended primarily on the ecological and evolutionary processes lim-

收稿日期: 2010-09-02; 接受日期: 2010-11-08

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(30900219), Australian Studies Competitive Project Funding Granted by Australia-China Council

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: kpma@ibcas.ac.cn

iting the species in its native range such as dispersal limit, species interaction, adapted evolution, ecological plasticity and population characteristics. Most limited factors of species niche properties are more consistent with there being a niche shift than niche stasis in the new range. Therefore, we suggest the following areas for future research: (1) multi-scales studies on niche attributes across spatial, temporal, environmental and phylogenetic investigations; (2) comparative studies that identify both the groups of species that are characterized by environmental niche stasis or shifts, and the traits that the species are more prone to niche change; and (3) niche dynamics over time to estimate the propensity, historical rate, and magnitude of niche shift. Such understanding will improve our confidence in SDM-based predictions of the impacts of climate change and species invasions on species distributions and biodiversity.

**Key words:** intercontinental invasion, niche stasis, niche shift, species distribution model

由于人类在间断的地理区域间频繁往来,使许多物种越过自然分布的障碍,在与其自然分布区隔离的地理区域建立新种群,成为当地的外来物种(alien species)。其中,有些物种迅速扩大新的分布区,给当地生态系统带来较大影响,成为入侵种(invasive species)。入侵种到达新生境后摆脱了原产地调节其种群分布和多度的限制因素,种群数量激增,常常会降低当地的生物多样性(Sala *et al.*, 2000),改变生态系统结构和功能(Levine *et al.*, 2003),从而对环境、农业和区域生态安全造成极大威胁和破坏。一般来讲,早期防治要比根除已经广泛建立的入侵种群更为经济、有效(Lodge *et al.*, 2006),因此,为提高入侵物种的防治效率,利用物种分布模型(species distribution model, SDM)对入侵种潜在分布生境的预测成为生物入侵研究的热点问题之一。但这些模型均假定研究物种的生态位在空间和时间上是保守的、稳定的,或是在上百万年的历史长河中变化非常缓慢。而随着研究深入,越来越多的学者开始对生态位稳定性这一假设提出质疑。

入侵种的快速进化可以直接改变物种的生态位。增强竞争力进化假说(Evolution of Increased Competitive Ability, EICA)认为外来种入侵至新生境后,经历快速进化而与原产地相比个体增大、繁殖能力增强(Blossey & Nötzold, 1995),这主要是由于外来种通过权衡生活史策略,以减少生物防御投入为代价来提高生长与繁殖投资、增强生命活力。例如Feng等(2009)利用同质种植园实验(common garden experiment)比较了紫茎泽兰入侵种群与原产地种群的氮分配策略,结果表明入侵种群降低了叶氮向细胞壁的分配比例,而把更多的氮分配到光合机构,导致其光合能力和光合氮利用效率提高,使入

侵地种群茎和株高生长均比原产地种群快,增强了其入侵能力。因此,入侵个体在群落中通常拥有强大的竞争优势,在很大程度上是因入侵种的快速进化打破了种间关系所致。近些年来,同质种植园实验和交互移植(reciprocal plant)实验在入侵生物学研究中广泛开展,试图为入侵物种在当代时间尺度内发生快速进化提供实验证据。

实际上,除快速适应性进化之外,制约物种分布的因素如扩散限制、种间作用、生态可塑性和种群遗传特性等均可能导致入侵物种生态位的改变。特别是对于远离原产地种群并能快速适应新生境造成严重危害的洲际入侵植物来说,物种原有生态位在新生境中是否具有稳定性,是否会适应入侵地生境而拓展新的生态位,不仅成为生物入侵理论研究关注的焦点,也是应用物种分布模型对入侵种能否准确预警预报的关键。本文通过对比洲际入侵(intercontinental invasion)与陆内入侵(intracontinental invasion)生态与进化过程的异同点,总结了洲际入侵种在入侵扩散中生态位发生变化的现象与案例,分析了影响洲际入侵植物生态位稳定性的因素。这些因素在以入侵种生态位稳定性为前提的物种分布模型预测中常常被忽视,严重制约着模型对洲际入侵种的预测能力。本文最后展望了该领域值得进一步探讨的几方面研究内容,以期通过这些研究来帮助理解入侵种生态位的特性,提高以此为基础的物种分布模型对洲际入侵种的预测能力。

## 1 外来植物的洲际入侵

外来种常常跨生物地理尺度入侵,包括洲际入侵与陆内入侵。洲际入侵指由于人类活动有意或无意地将外来物种从一个大洲引入到另外一个大

洲, 打破了物种扩散天然的地理屏障, 造成跨大洲之间的物种入侵。陆内入侵指外来植物通过河流、公路、铁路等途径扩散至同一大洲的其他地区引起的入侵, 因此陆内入侵的物种常常繁殖迅速, 繁殖体经风或水传播。尽管二者在扩散限制、种间作用、适应性进化能力、基因流的连续性和杂交等方面表现出很大的差异(表1), 但很少将其区分开来研究。

洲际入侵比例远远大于陆内入侵(图1), 成为全球生态和经济的主要威胁。其原因主要有三点: 首先, 就种间作用而言, 由于地上与地下物种迁移速度不同, 导致陆内入侵种土壤中的天敌比地上天敌释放程度强; 而洲际入侵种土壤中的天敌与地上天敌均完全释放, 天敌释放程度较大、维持时间较长。

而且, 本地物种对洲际入侵种分泌的化感物质常常缺乏耐受和抵御能力(Cappuccino & Arnason, 2006), 使洲际入侵种种间竞争能力增强。洲际入侵种甚至可以改变土壤腐殖质的化学组成, 影响入侵地的养分循环(Liao *et al.*, 2008)。因此, 来自更为遥远地区或大洲的洲际入侵种可能更有潜力适应全新的环境, 进行快速扩散并迅速替代本地种群变成优势物种。其次, 气候因素对入侵扩散也有重要影响, 洲际入侵通常是外来植物被引入到气候相似的地区形成入侵, 有时甚至不需要发生适应性进化就能直接“预适应”新的生境; 而陆内入侵由于受到相对较少的扩散限制, 在过去千百年中已有更多的物种交流和种间协同进化机会, 这也可能是当代陆内入侵

表1 陆内入侵与洲际入侵异同点以及影响生态位属性的主要生态过程

Table 1 Overview of similarities and differences of the ecological processes influencing niche attributes between intercontinental invasion and intracontinental invasion

	陆内入侵 Intracontinental invasion	洲际入侵 Intercontinental invasion	生态位属性 Niche attribute	参考文献 References
扩散限制 Dispersal limitation	程度低 Low	程度高 High	原产地受生态因素严重制约的物种, 其生态位更容易发生改变 Niche shifts easily occur in species which are confined in their native range by ecological factors.	Loo <i>et al.</i> , 2007; Dlugosch & Parker, 2008
种间作用 Species interaction	天敌与竞争释放程度较弱 Weak release from enemies and competitors	天敌与竞争释放程度较强 Strong release from enemies and competitors	天敌释放或适应入侵生境新的种间关系的能力导致入侵种现实生态位发生偏移 Enemy release and the ability to adapt the new specific interaction in invaded range result in a realized niche shift.	Callaway & Maron, 2006; Engelkes <i>et al.</i> , 2008
适应性进化 Adapted evolution	弱(原产地种群的连续基因流降低遗传变异) Weak (continuity of gene flow from native population decreases population variation)	强(新种群的基因流增大遗传变异) Strong (gene flow from new population increases genetic variation)	入侵种快速进化改变了原有的基础生态位 Rapid evolutionary of invasive species changes the original fundamental niche.	Müller-Schärer <i>et al.</i> , 2004
生态可塑性 Ecological plasticity	存在 Occurred	存在 Occurred	生态可塑性增强物种在新生境的适应性, 使外来种在原产地生态位以外地区存活 Ecological plasticity enable the species to persist outside of its native fundamental niche.	Levin 2009; Zou <i>et al.</i> , 2009
边缘种群 Marginal population	存在 Occurred	存在 Occurred	入侵边界的边缘种群扩展边缘生境而发生生态位偏移 Marginal populations on the invaded boundary spread beyond the margin, constituting the niche shift.	Sexton <i>et al.</i> , 2009
基因流连续性 Continuity of gene flow from original population	是 Yes	否 No	长距离扩散和种群瓶颈导致生态位偏移, 而连续基因流会缩小这种偏移 Niche shifts are associated with long-distance dispersal and population bottlenecks, but continuity of gene flow from original populations decreases the niche shift.	Alleume-Benharira <i>et al.</i> , 2006; Jakob <i>et al.</i> , 2010
杂交 Hybridization	种内、种间杂交均可 Both intraspecific and interspecific hybridization occur	种内杂交依赖于引入种群数量, 可以种间杂交 Intraspecific hybridization depends on number of introduced populations; and interspecific hybridization occurs	杂交后代比母本具有更高的适合度和更宽的生态幅 Hybrid offspring has a higher fitness and a wider niche breadth.	Raybould <i>et al.</i> , 1991

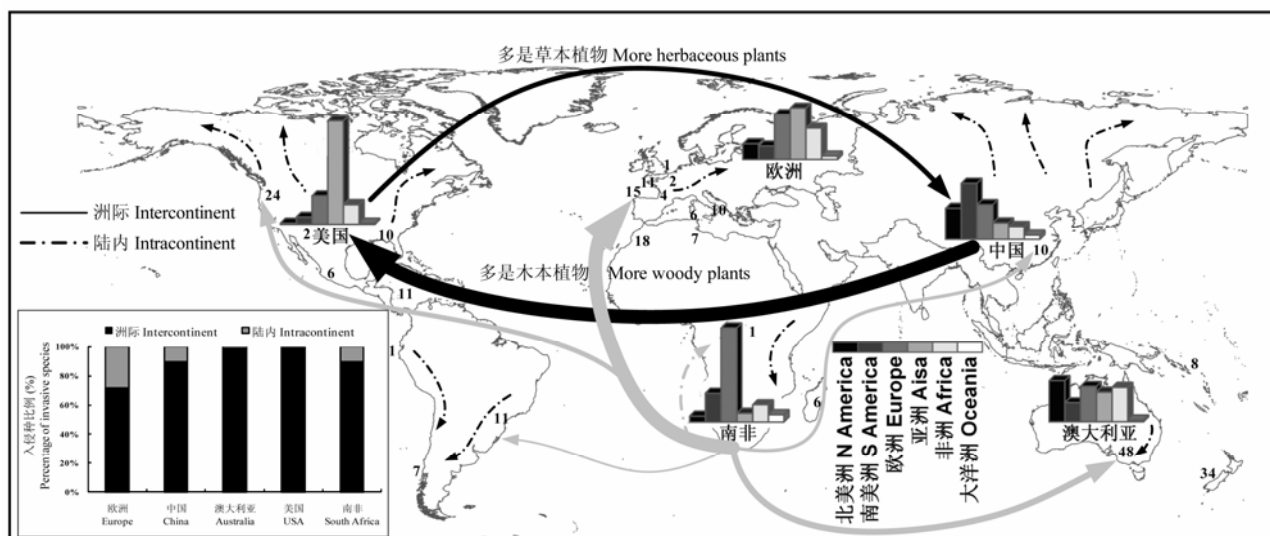


图1 各大洲与主要国家入侵植物的原产地来源比例。洲际入侵主要包括东亚—北美、东亚—南美、欧洲—南非、欧洲—北美、欧洲—东亚、北美—大洋洲，且各地区洲际入侵(实线)比例大于陆内入侵(虚线)。线粗细代表地区间贸易往来导致入侵繁殖体压力的大小，箭头代表入侵方向。黑线为东亚与北美间的植物入侵，北美入侵至东亚多为草本植物，东亚入侵至北美多为木本(Guo *et al.*, 2006); 灰线为原产于南非植物的洲际入侵，数字为当地遭受南非植物入侵的自然保护区数量(数字源于Weber, 2003); 各地区入侵植物的原产地的数据来源于Milton(2004)、Harris等(2007)、Lambdon等(2008)、Fridley(2008)、Weber等(2008)。

Fig. 1 Percentage in relative contributions of various origins of the invasive plants to each region. Intercontinental invasions (solid lines) were more prevalent than intracontinental invasions (dashed lines), primarily including the exchange of species among Eastern Asia–North America, Eastern Asia–South America, Europe–South Africa, Europe–North America, Europe–Eastern Asia, and North America–Oceania. Arrows indicating propagule pressure increased in thickness with increasing tourism and trade between regions. The black lines meant species invasion between Eastern Asia and North America suggesting that relatively more woody species migrated to North America whereas more herbaceous species migrated to Asia from North America (Guo *et al.*, 2006). The grey lines represented species invaded to other continents from South Africa. Numbers indicated the number of South African plant species recorded as invasive in natural areas in the given region (from Weber, 2003). Data of the origins of the invasive plants to each region from Milton (2004), Harris *et al.* (2007), Fridley (2008), Lambdon *et al.* (2008) and Weber *et al.* (2008)

比洲际入侵发生频率更少的原因之一。此外，洲际入侵物种与本地物种系统发育关系较远(Webb, 2000; Harrison *et al.*, 2003), Strauss等(2006)认为与本地种系统发育关系较远的物种往往更容易入侵。因此，以上诸因素共同促成了洲际入侵比陆内入侵发生频率更高，造成危害更为严重。

在过去的几个世纪里，人类活动引发了罕见的大规模洲际物种交换。对比主要国家和地区入侵植物的起源，不难发现，洲际植物入侵主要包括东亚—北美、东亚—南美、欧洲—南非、欧洲—北美、欧洲—东亚、北美—大洋洲之间的物种入侵(图1)，这些大洲之间的物种交换成为现代社会具有全球性影响的生物地理过程。

植物洲际扩散有着深远的历史渊源。早在欧洲殖民侵略时期，伴随欧洲农业生产模式不断推广，

原产于欧洲的一些作物、杂草以及作物伴生种得以在世界范围内扩散，所以如今适应性较强、协同进化的农田杂草主要源于南欧和地中海东部(di Castri, 1989)。然而值得注意的是，虽然美国外来植物也主要源自欧洲，但它们仅在人类活动频繁的生境如农田、干扰地、荒地和路边等占有优势；其入侵植物却大多源自中亚和东亚，主要入侵至森林地区。美国东部森林有超过半数(58%)的木本入侵种来自东亚 (Fridley, 2008)。来自气候、土壤或扰动条件相似地区的外来种，或者在新生境竞争中已经获得较高适合度，即“预适应”的物种更容易入侵。尽管美国东部与东亚气候相似性使物种更容易相互入侵，其他各大洲都有与美国东部相似的气候条件，但为什么只有东亚木本植物在美国东部更容易入侵呢？美国东部落叶林与日本和我国华中地区森林

植被类似, 这些地区古植被通过白令陆桥相连, 由于古地质环境变迁导致了白令陆桥断开, 从而形成了植物属级水平的间断分布(Fridley, 2008)。有趣的是, 间断分布的属主要为林下灌木类群, 与美国东部主要入侵类群非常相似。这些入侵类群多数是东亚特有属, 并且与美国东部本地植被为共有属。在东亚和北美均有分布、且至少在其中的一个地区是外来种的1,567种植物中, 东亚入侵至北美的有781种, 主要为灌木; 而北美入侵至东亚的仅有148种, 主要是草本(Guo *et al.*, 2006)。多样性阻抗假说(diversity resistance hypothesis)认为物种多样性少、结构简单的生态系统容易受到外来物种入侵。由于北美维管植物多样性低于东亚(Qian & Ricklefs, 2004), 而且北美在大量引种期间, 经历了大规模的人口迁移, 促进了外来物种的传播与快速扩散, 从而造成东亚与北美非对称的物种入侵(图1)。此外, 入侵种地理起源地区间贸易往来的程度也会影响物种扩散, 伴随东亚—北美间贸易往来增加而导致大量物种无意引进, 使得跨太平洋生物入侵成为研究的新焦点。

对比气候条件相似的入侵地区有利于揭示人类活动等非气候因素对洲际入侵的影响。例如, 欧洲西南部的大部分地区都适合南非植物入侵(Thuiller *et al.*, 2005), 再加上与南非之间繁荣的旅游业和大量植物原材料引入, 使得欧洲遭受南非植物的入侵危害严重(图1)。同样, 澳大利亚和美国也存在类似的遭受南非植物入侵的风险。虽然我国和南美也有南非植物的适生区, 但由于与南非旅游和贸易往来较少, 因而遭受南非植物入侵比例相对较小(Castro *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2005)。又如美国加利福尼亚地区和智利都具有地中海式气候区, 但源自地中海地区的外来植物在两地间的入侵程度却不同(Arroyo, 2006): 加利福尼亚地区入侵种明显多于智利, 这主要与智利交通运输廊道少、人为活动干扰少和入侵种群繁殖体压力小, 进而生物抵御入侵能力强有关。与东亚—北美、南非—欧洲洲际间入侵相似, 美国加利福尼亚地区与智利成为地中海植物二次入侵的发源地, 入侵植物从这里再次成功扩散到世界其他地区。

综上, 洲际植物的入侵和扩散主要由以下3个因素决定: 一是决定物种基础生态位的非生物环境条件, 如气候、土壤和水分等; 二是决定物种现实

生态位的生物间相互作用, 使物种偏离了原来的基础生态位; 三是物种扩散能力的限制使其无法到达所有适合的生境, 但是人类活动已经大大促进了入侵植物长距离传播的能力。明确制约洲际入侵植物分布的因素, 利用模型方法对其潜在扩散范围进行预测, 是管理洲际物种交换和提早遏制其入侵的重要依据。由于入侵种大多来自与入侵地环境条件相似的地区, 因此, 可以基于原产地的气候、生境因素预测其潜在的入侵地。起初对物种分布区的研究主要停留在气候资料的简单对比上, 随着研究的深入, 生态学家开始利用统计学方法, 根据环境因素对物种分布的影响, 将统计模型应用到物种分布区的研究中。近年来多种定量技术迅速发展, 随之产生如规则集生成的遗传算法(Genetic Algorithm for Rule-set Production, GARP)、广义加法模型(Generalized Additive Model, GAM)、分类回归树(Classification And Regression Tree, CART)和人工神经网络(Artificial Neural Network, ANN)等物种分布模型广泛应用, 能够很好地预测物种的潜在分布(Segurado & Araujo, 2004; Richardson & Thuiller, 2007)。再加上地理信息系统(GIS)技术的发展, 不仅能够通过图形展现研究结果, 而且可以作进一步的空间分析, 使得对物种分布格局的研究逐渐走向精确和简便。

然而, 物种分布模型基于的一个关键假定是所研究物种的环境生态位在空间和时间上是保守的、稳定的(Wiens & Graham, 2005), 即生态位的保守性(niche conservatism)。它有几种定义(Wiens & Graham, 2005; Losos, 2008a), 但普遍认为是物种保持其历史遗传下来的生态位属性的趋势(Wiens & Graham, 2005)。生态位的保守性可以通过系统发育进化与生态位分化的零模型来检验和度量(Losos, 2008a, Warren *et al.*, 2008)。Losos(2008a)认为生态位保守性这一术语应该与系统发育信号(phylogenetic signal)即系统发育关系相近的物种表现出相似生态特性的趋势明确地区分开。Pearman等(2008)建议用生态位稳定性(niche stasis)这一更为中性的术语来刻画没有变化的物种生态位。尽管已有证据表明物种在系统发育进化尺度(Crisp *et al.*, 2009)、时间(Martinez-Meyer & Peterson, 2006)和空间尺度(Peterson, 2003)上具有生态位稳定性, 这种特性必须经过论证而不能通过推理来假定(Losos, 2008a,

b; Wiens, 2008)。然而, 目前仅有为数不多的研究针对物种分布模型生态位稳定性这一假设做了检验 (Peterson *et al.*, 1999; Graham *et al.*, 2004; Broennimann *et al.*, 2007; Broennimann & Guisan, 2008; Warren *et al.*, 2008; Rödder & Lötters, 2009), 结果表明入侵种的生态位在入侵过程中并非总是保持稳定不变的。

2 洲际入侵植物生态位的稳定性

对于入侵物种而言, 生态位稳定意味着在入侵地能够占据与原产地相同的生态位; 而生态位偏移则意味着在入侵地生态位与原产地相比发生了变化, 使得基于原产地生境资料无法准确预测其在入侵地的分布。表2列举了洲际入侵植物分别基于新生境的实际分布与基于原产地环境分布预测的对比结果, 有些物种的生态位在两个分布区是一致的, 甚至在新生境发生局地适应的物种中, 也没有发现两地的生态位有差异, 证实了生态位的稳定性。例如, Ebeling等(2008)通过同质种植园实验发现大叶醉鱼草(*Buddleja davidii*)在欧洲入侵地对霜冻抗性发生了显著的变异, 但结合生态位模型分析却没有发现其生态位发生了变化。

尽管物种分布模型在模型拟合区域的预测是可靠的, 但当转换到新的区域进行预测时, 其预测能力可能需要谨慎看待(Randin *et al.*, 2006; Fitzpatrick *et al.*, 2007; Beaumont *et al.*, 2009)。Zhu等(2007)根据紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)在入侵地的环境生态位预测其潜在分布, 比基于原产地

生态位更符合其真实的扩散趋势, 说明入侵物种的生态位可能会发生变化。例如表2中Broennimann等(2007)和Treier等(2009)对斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的研究表明, 与基于原产地欧亚大陆的生境预测结果相比, 入侵至北美西部的种群倾向于向气候更加干旱的地区扩散; Fitzpatrick等(2007)对红火蚁(*Solenopsis invicta*)的研究也表明, 该物种在北美入侵地的分布环境与在南美原产地相比更寒冷、更干旱, 且季节波动更大。在这些案例中, 模型都只能预测种群的最初扩散, 而无法准确预测接下来的扩散趋势。这说明外来种起初入侵至新生境时生态位未变, 而接下来逐渐适应新生境而拓展了新的生态位。

当然, 利用模型方法预测得到的生态位偏移也可能会产生误导。首先, 模型中环境变量的分辨率直接影响生态位稳定与否的判定。例如, Fitzpatrick等(2007)预测红火蚁生态位产生的偏移可能与气候数据的分辨率较低有关, 它忽略了小尺度的环境变化; 采用更高分辨率的气候数据, 这种偏移便消失了(Peterson & Nakazawa, 2008)。其次, 环境变量的选择也会影响模型预测结果(Peterson & Nakazawa, 2008; Rödder & Lötters, 2009; Rödder *et al.*, 2009a, b)。由于不同地区限制物种分布的因素可能有较大的差异, 一些变量在研究区域内具有一定的生物学意义, 影响着物种的适合度和地理分布, 而有些变量可能在特定区域内只起很小的作用。不同的变量组合可能只涵盖物种环境生态位的不同适生区间。例如, 如果物种分布受到除气候以外如土壤水分、

表2 洲际入侵植物生态位稳定性与偏移的证据  
Table 2 Evidence of niche stasis and niche shift of intercontinental invasive plants

生态位属性 Niche attribute	物种 Species	原产地 Native range	入侵地 Invasive range	参考文献 References
生态位稳定 Niche stasis	葱芥 <i>Alliaria petiolata</i>	欧亚大陆 Eurasia	北美 North America	Welk <i>et al.</i> , 2002
	莫邪菊 <i>Carpobrotus edulis</i>	南非 South Africa	欧洲、澳大利亚 Europe and Australia	Thuiller <i>et al.</i> , 2005
	猪屎豆 <i>Crotalaria pallida</i>	热带非洲 Tropical Africa	巴西 Brazil	Fonseca <i>et al.</i> , 2006
	飞机草 <i>Chromolaena odorata</i>	中美洲 Central America	热带非洲、亚洲 Tropical Africa, Asia	Raimundo <i>et al.</i> , 2007
	大叶醉鱼草 <i>Buddleja davidii</i>	中国 China	欧洲、北美、新西兰 Europe, North America and New Zealand	Ebeling <i>et al.</i> , 2008
生态位偏移 Niche shift	斑点矢车菊 <i>Centaurea maculosa</i>	欧洲 Europe	北美 North America	Broennimann <i>et al.</i> , 2007; Treier <i>et al.</i> , 2009
	3种山柳菊属植物 <i>Hieracium</i> spp.	欧洲 Europe	澳大利亚、新西兰和北美 Australia, New Zealand and North America	Beaumont <i>et al.</i> , 2009

扩散限制等其他因素的制约, 那么物种在原产地和入侵地可能分别占据了气候生态位的不同区间, 此时气候生态位的差异也许是由于模型只模拟了物种环境生态位的一部分所导致的。再次, 地区间物种组成差异也会影响生物间相互作用或进化过程, 进而影响生态位的稳定性(Randin *et al.*, 2006), 使得模型对洲际入侵的预测能力下降。最后, 很多物种缺乏有代表性的分布数据也直接影响到模型预测精度和对结果的解释。

### 3 影响生态位稳定性的因素

#### 3.1 扩散限制

入侵种是否能在入侵地保持原有的生态位, 与原产地生态分布的制约因素或生态过程有关(表1)。在原产地分布受地理因素严重制约的物种, 其现实生态位可能更容易发生改变。这是因为扩散限制令物种无法到达适宜的生境, 使其在原产地的分布范围受到限制, 而当其转移到其他地区时便可能扩散至超越其现实生态位以外的地方。例如入侵至澳大利亚和北美的岛屿特有种新西兰淡水螺(*Potamopyrgus antipodarum*)(Loo *et al.*, 2007)和入侵至美国加利福尼亚州的加那利连翘(*Hypericum canariense*)(Dlugosch & Parker, 2008), 从岛屿被引入大陆后便迅速占据了更广阔的生态位。

#### 3.2 种间作用

物种现实生态位有时会因种间作用的变化而改变。入侵种远离原产地, 逃脱原产地生物和非生物因素的制约如天敌逃逸(Callaway & Maron, 2006)或空余生态位(Hierro *et al.*, 2005)等可能会改变其现实生态位。种间除拮抗作用外, 互利共生(如传粉与共生)也同样会改变入侵物种的生态位。例如, 入侵植物的出现降低了本地植物的授粉几率(Traveset & Richardson, 2006), 导致本地种适合度下降。如果入侵植物对昆虫授粉的依赖性低, 将会间接地获得竞争优势。又如, 入侵植物分泌的化感物质能强烈地抑制与当地植物共生的菌根真菌的生长(Stinson *et al.*, 2006), 从而降低了本地植物的存活率, 扩展了入侵种的现实生态位。另外, 种间相互作用对物种分布的限制作用在赤道地区比极地地区更大(Sax, 2001), 据此可以推测赤道起源的物种入侵至其他地区也许其生态位更容易改变。

#### 3.3 适应性进化

入侵种的变异程度决定其适应性进化的能力(Barrett & Husband, 1990)。入侵种在新生境可能会经历基因漂变和自然选择过程(Müller-Schärer *et al.*, 2004)而发生快速进化, 从而改变原有的基础生态位。Dietz和Edwards (2006)认为在入侵扩散过程中的潜伏期是入侵种在新生境产生适应性进化的重要时期, 入侵种常常会在此阶段发生形态(Chun *et al.*, 2007)、生活史(Alcaraz & García-Berthou, 2007)、繁殖(Barrett *et al.*, 2008)、生理(Lee *et al.*, 2003; Feng *et al.*, 2009)、物候等方面的性状进化(Montague *et al.*, 2008), 甚至会清除导致近交衰退的基因, 进而进入种群爆发和入侵范围迅速扩张阶段。在地理尺度上, 入侵种群可能会适应局地条件发生遗传变异, 例如沿纬度梯度产生的渐变群如稗草(*Echinochloa crus-galli*; Roy *et al.*, 2000)、贯叶连翘(*Hypericum perforatum*; Maron *et al.*, 2004)和千屈菜(*Lythrum salicaria*; Montague *et al.*, 2008)等。类似的还有海拔梯度的渐变群, 如8种菊科入侵杂草(Alexander *et al.*, 2009)和窄叶黄菀(*Senecio inaequidens*)(Monty & Mahy, 2009)等, 进而会导致种群的生态位发生变化。总之, 普遍存在的进化过程使入侵种不断地快速进化、扩展新的生态位, 增加对生态系统的威胁。

#### 3.4 生态可塑性

生态可塑性能使入侵种比本地种更有效地利用资源, 增强竞争能力, 扩展生态位空间和宽度。一方面入侵种对资源利用的可塑性有助于其扩展基础生态位(Levin 2009), 减少相邻物种间空余生态位, 促进成功入侵。例如入侵种与本地种对光资源的需求有明显的不同。在正常光照下入侵种与本地种具有相似的生长速率; 但在遮荫环境下入侵种可以降低光需求, 仍然保持较高的光合速率, 拥有比本地种更快的生长速率(Zou *et al.*, 2009)。这说明入侵种能够适应更为宽广的环境变化幅度而实现入侵扩散。另一方面, 入侵种对资源利用的可塑性也会导致现实生态位的改变。例如入侵种巴西胡椒木(*Schinus terebinthifolius*)对水资源利用具有较强的可塑性, 大大促进了其快速生长和入侵扩散(Stratton & Goldstein, 2001)。

入侵种对生物因素也有可塑性反应。例如金合

欢(*Acacia drepanolobium*)刺的长度和数量增多可有效防御天敌采食,提高了在放牧压力下的竞争力和适合度(Young *et al.*, 2003);紫茎泽兰在模拟采食条件下能够通过快速补偿生长而获取竞争优势(Zhu & Sang, 2008)等等。

### 3.5 种群遗传特性

入侵种在原产地的分布受到种群结构和遗传特性的影响,而在入侵地可能会摆脱相应的种群限制因素(尤其是入侵扩散边界的边缘种群),或是通过杂交提高了适应性进化能力,种群遗传特性发生变异,从而导致其基础生态位发生改变。入侵种群的遗传变异程度取决于种群在原产地的遗传结构、入侵历史以及入侵地的生境条件等。在原产地发生强烈地理分化的种群可能更容易在入侵地发生生态位偏移,因为这些种群在入侵地打破了之前的地理隔离,使地理种群间的变异转化成种群内变异。

另外,处于入侵扩散边界的边缘种群,往往生存在亚适合的生境中,种群小且破碎化,受随机过程的影响较大,种群更容易拓展到基础生态位之外的边缘生境而使生态位发生偏移。

此外,种间杂交导致杂种优势,经过长期自然选择,逐渐进化为生态位幅度更宽或适合度更高的物种,也可以导致生态位偏移,而且杂交后代的分布范围介于亲本之间或超出亲本分布的生境。例如大米草(*Spartina anglica*)就是本地种海岸米草(*S. maritima*)和入侵种互花米草(*S. alterniflora*)杂交发生染色体加倍后,入侵扩散至两个亲本均无法生存的贫瘠的潮汐地带(Raybould *et al.*, 1991)。

综上所述,生态和进化因素的改变均潜在地促使入侵植物迁移到新的生境和气候带,因而物种生态位的改变可能源于现实生态位(Guisan & Thuiller, 2005)或基础生态位(Holt *et al.*, 2005)亦或是二者同时的变化。目前还没有足够的数据证明生态位稳定性与偏移的发生频率。假如未来研究证实生态位稳定性是普遍存在的,或是变化程度相当微小,仅在本地植物和外来植物沿环境梯度的同质种植园实验种植在一起时才能够清楚地辨别出来,则说明物种生态位属性更主要由遗传特性决定,而非受种群动态和生境条件影响。这样的同质种植园实验种群应该包括完整的环境梯度分布,或采用多重实验手段充分模拟代表大部分物种分布范围的环境要素变异幅度。实验、模型和遗传方法相结合将有助于

更深入地洞悉外来种的生态位属性。

## 4 研究展望

外来物种的洲际入侵与扩散显然受其生态位制约。伴随全球气候变化,物种生态位稳定性可能会使其无法迅速适应环境波动而发生种群迁移(Martinez-Meyer *et al.*, 2004)。因而在利用物种分布模型预测入侵物种乃至濒危物种或特有物种对气候变化响应时,应该尽量选择具有保守进化历史的物种,如种群因地理隔离仍然保持稳定生态位的物种或具有强烈的系统发育信号的类群。与此同时,气候变化也会为种群进化与生态位分异创造条件,当物种迁移后方出现空余生态位时,迁入物种的生态位很可能会发生变化(Ackerly, 2003)。因此,关于物种生态位稳定与偏移的探讨,不仅对理解物种形成(Levin, 2005)、气候变化对生物入侵的影响(Wiens & Graham, 2005)等问题均具有重要的启示,而且有助于更为准确地评估物种洲际入侵风险。随着对洲际入侵种生态位探讨的不断深入,我们建议下一步的研究应该重视以下3个方面:

(1)生态位稳定性的多尺度研究。对生态位属性的多尺度判定非常重要,包括时间、空间、环境和系统发育等几个方面。将生态位模型与系统发育学结合,可以更好地刻画环境生态位的变化,而目前尚缺乏对入侵种生态位稳定性基于多尺度的综合分析。例如,Knouft等(2006)对比了11种蜥蜴(*Anolis sagrei*)的生态位与系统发育关系,发现种间系统发育距离与生态位相似性无显著相关,说明生态位未表现出系统发育信号,即生态位发生了分化。然而,尺度的大小严重影响着对生态位分化的判定。在环境生态位中,尺度可以体现为环境信息或物种分布数据的空间分辨率;在系统发育研究中,尺度表现为系统进化树的大小,它直接决定着进化分支的系统发育信号显著程度。环境、系统分类树尺度越大,植物群落的系统发育信号越显著,生态位越趋于保守。例如在一片异质化的森林生境中,某一物种随生境条件的差异表现出明显的生态位分化,然而在更大的空间尺度包括森林、草地和湿地群落的整体景观中,伴随空间尺度的增大及进化树的扩大,在更多系统发育分支对比中,该森林中的物种可能会表现出较强的系统发育信号即生态位趋于保守。因此,尺度效应本身会给生态位的判定带来直接影



响。物种生态位的改变依赖于时间、空间、环境和系统发育分支的分辨率,这在以往入侵种的研究案例中没有得到应有的重视。今后的研究应进一步在不同时空尺度上综合探讨入侵物种的环境生态位,更为准确地判定其稳定性或偏移程度。

(2)生态位稳定性的机制研究。通过对比生态位稳定与偏移的物种特性来确定哪些物种的生态位更容易发生变异。例如,多倍体、具有多种扩散模式的繁殖体以及遗传变异丰富的物种,其生态位似乎更容易发生变化,而具有竞争优势的物种现实生态位在任何时间尺度上都不大容易发生偏移。将刻画生态位特性的环境极端值、环境适合度和生态位位置等物种分布模型参数,结合与物种现实生态位密切相关的功能性状、生理性状参数,分析这些参数如何影响生态位变化的系统发育格局,很可能提供更有意义的生态与进化信息。我们需要更多的类似研究工作进行进一步整合分析(meta-analysis),以明确影响生态位稳定性的因素与机制。

(3)生态位的时间动态格局研究。研究入侵物种生态位随时间的动态格局,探讨生态位变化的倾向、历史速率和变异程度,有助于理解生态位的稳定性或变化趋势。将物种变异特性与系统发育分析相结合,能够辨别出具有生态位变化倾向的分支类群,从而发现哪些物种引入新生境后可能会入侵。结合相关环境生态位,特别是气候生态位,研究环境条件如何影响生态位变化速率、系统发育分支的分化倾向以及进化稳定的分支是否能有效保留等,有助于物种分布模型更真实地预测物种在未来气候变化条件下的扩散动态与入侵能力。为此,我们需要更好地理解不同时间尺度(如上百年的短期尺度和系统发育上百万年的长期尺度)对生态位变化速率的影响,这将有助于预测更短时间内生态位偏移的频率和动态,而目前还很少看到这方面的研究。

**致谢:** 感谢澳大利亚可持续发展与环境部Arthur Rylah环境研究所刘灿然博士在文章撰写与修改过程中给予的无私帮助! 审稿专家对本文初稿提出建设性意见,本文责任编辑以及中科院植物所黄继红博士和张金龙博士对修改稿提出宝贵建议,在此表示感谢!

## 参考文献

- Ackerly DD (2003) Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S165–S184.
- Alcaraz C, García-Berthou E (2007) Life history variation of an invasive fish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation*, **139**, 83–92.
- Alexander JM, Edwards PJ, Poll M, Parks CG, Dietz H (2009) Establishment of parallel altitudinal clines in traits of native and introduced forbs. *Ecology*, **90**, 612–622.
- Alleume-Benharira M, Pen IR, Ronce O (2006) Geographical patterns of adaptation within a species' range: interaction between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, **19**, 203–215.
- Arroyo M (2006) Ecology in an era of globalization: challenges and opportunities for environmental scientists in the Americas. *Proceedings of the Ecological Society of America International Conference*. ESA, Washington, DC.
- Barrett SCH, Colautti RI, Eckert CG (2008) Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, **17**, 373–383.
- Barrett SCH, Husband BC (1990) Genetics of plant migration and colonization. In: *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources* (eds Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL), pp. 254–277. Sinauer, Sunderland.
- Beaumont LJ, Gallagher RV, Thuiller W, Downey PO, Leishman MR, Hughes L (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Diversity and Distributions*, **15**, 409–420.
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.
- Broennimann O, Guisan A (2008) Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, **4**, 585–589.
- Broennimann O, Treier UA, Müller-Schärer H, Thuiller W, Peterson AT, Guisan A (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10**, 701–709.
- Callaway RM, Maron JL (2006) What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 369–374.
- Cappuccino N, Arnason JT (2006) Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology Letters*, **2**, 189–193.
- Castro SA, Figueroa JA, Muñoz-Schick M, Jaksic FM (2005) Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and Distributions*, **11**, 183–191.
- Chun YJ, Collyer ML, Moloney KA, Nason JD (2007) Phenotypic plasticity of native vs. invasive purple loosestrife: a two-state multivariate approach. *Ecology*, **88**, 1499–1512.
- Crisp MD, Arroyo MTK, Cook LG, Gandolfo MA, Jordan GJ, McGlone MS, Weston PH, Westoby M, Wilf P, Linder HP

- (2009) Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature*, **458**, 754–756.
- di Castri F (1989) History of biology invasions with special emphasis on the Old World. In: *Biology Invasions: A Global Perspective* (eds Mooney HA, Drake JA), pp. 1–29. John Wiley, Chichester.
- Dietz H, Edwards PJ (2006) Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, **87**, 1359–1367.
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Invading populations of an ornamental shrub show rapid life history evolution despite genetic bottlenecks. *Ecology Letters*, **11**, 701–709.
- Ebeling SK, Welk E, Auge H, Bruelheide H (2008) Predicting the spread of an invasive plant: combining experiments and ecological niche model. *Ecography*, **31**, 709–719.
- Engelkes T, Morrien E, Verhoeven KJF, Bezemer TM, Biere A, Harvey JA, McIntyre LM, Tamis WLM, van der Putten WH (2008) Successful range-expanding plants experience less above-ground and below-ground enemy impact. *Nature*, **456**, 946–948.
- Feng YL, Lei YB, Wang RF, Callaway RM, Inderjit AV, Li YP, Zheng YL (2009) Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 1853–1856.
- Fitzpatrick MC, Weltzin JF, Sanders NJ, Dunn RR (2007) The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 24–33.
- Fonseca RL, Guimarães PR, Morbiolo SR, Scachetti-Pereira R, Peterson AT (2006) Predicting invasive potential of smooth crotalaria (*Crotalaria pallida*) in Brazilian national parks based on African records. *Weed Science*, **54**, 458–463.
- Fridley JD (2008) Of Asian forests and European fields: eastern U.S. plant invasions in a global floristic context. *PLoS ONE*, **3**, 1–8.
- Graham CH, Ron SR, Santos JC, Schneider CJ, Moritz C (2004) Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, **58**, 1781–1793.
- Guisan A, Thuiller W (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.
- Guo QF, Qian H, Ricklefs RE, Xi WM (2006) Distribution of exotic plants in eastern Asia and North America. *Ecology Letters*, **9**, 827–834.
- Harris CJ, Murray BR, Hose GC, Hamilton MA (2007) Introduction history and invasion success in exotic vines introduced to Australia. *Diversity and Distributions*, **13**, 467–475.
- Harrison RG, Bogdanowicz SM, Hoffman RS, Yensen E, Sherman PW (2003) Phylogeny and evolutionary history of ground squirrels (Rodentia: Marmotinae). *Journal of Mammalian Evolution*, **10**, 249–276.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**, 5–15.
- Holt RD, Barfield M, Gomulkiewicz R (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests? In: *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (eds Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD), pp. 259–290. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Jakob SS, Heibl C, Rödder D, Blattner FR (2010) Population demography influences climatic niche evolution: evidence from diploid American *Hordeum* species (Poaceae). *Molecular Ecology*, **19**, 1423–1438.
- Knouft JH, Losos JB, Glor RE, Kolbe JJ (2006) Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, **87**, S29–S38.
- Lambdon PW, Pyšek P, Basnou C, Hejda M, Arianoutsou M, Essl F, Jarošík V, Pergl J, Winter M, Anastasiu P, Andriopoulos P, Bazos I, Brundu G, Celesti-Grapow L, Chassot P, Delipetrou P, Josefsson M, Kark S, Klotz S, Kokkoris Y, Kühn I, Marchante H, Perglová I, Pino J, Vilà M, Zikos A, Roy D, Hulme PE (2008) Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. *Preslia*, **80**, 101–149.
- Lee CE, Remfert JL, Gelembiuk GW (2003) Evolution of physiological tolerance and performance during freshwater invasions. *Integrative and Comparative Biology*, **43**, 439–449.
- Levin DA (2005) Niche shifts: the primary driver of novelty within angiosperm genera. *Systematic Botany*, **30**, 9–15.
- Levin DA (2009) Flowering-time plasticity facilitates niche shifts in adjacent populations. *New Phytologist*, **183**, 661–666.
- Levine J, Vilà M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **270**, 775–781.
- Liao C, Peng R, Luo Y, Zhou X, Wu X, Fang C, Chen J, Li B (2008) Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist*, **177**, 706–714.
- Liu J, Liang SC, Liu FH, Wang RQ, Dong M (2005) Invasive alien plant species in China: regional distribution patterns. *Diversity and Distributions*, **11**, 341–347.
- Lodge DM, Williams S, Macisaac HJ, Hayes KR, Leung B, Reichard S, Mack RN, Moyle PB, Smith M, Andow DA, Carlton JT, McMichael A (2006) Biological invasions: recommendations for U.S. policy and management. *Ecological Applications*, **16**, 2035–2054.
- Loo SE, MacNally R, Lake PS (2007) Forecasting New Zealand mudsnail invasion range: model comparisons using native and invaded ranges. *Ecological Applications*, **17**, 181–189.
- Losos JB (2008a) Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, **11**, 955–1003.

- Losos JB (2008b) Rejoinder to Wiens (2008): phylogenetic niche conservatism, its occurrence and importance. *Ecology Letters*, **11**, 1005–1007.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **74**, 261–280.
- Martinez-Meyer E, Peterson AT (2006) Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-recent transition. *Journal of Biogeography*, **33**, 1779–1789.
- Martinez-Meyer E, Peterson AT, Hargrove WW (2004) Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, **13**, 305–314.
- Milton SJ (2004) Grasses as invasive alien plants in South Africa. *South African Journal of Science*, **100**, 69–75.
- Montague JL, Barrett SCH, Eckert CG (2008) Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 234–245.
- Monty A, Mahy G (2009) Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* (Asteraceae) along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia*, **159**, 305–315.
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution of invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 417–422.
- Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 149–158.
- Peterson AT (2003) Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modelling. *Quarterly Review of Biology*, **78**, 419–433.
- Peterson AT, Nakazawa Y (2008) Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 135–144.
- Peterson AT, Soberón J, Sánchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**, 1265–1267.
- Qian H, Ricklefs RE (2004) Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effects? *The American Naturalist*, **163**, 773–779.
- Raimundo RLG., Fonseca RL, Schachetti-Pereira R, Peterson AT, Lewinsohn TM (2007) Native and exotic distributions of Siamweed (*Chromolaena odorata*) modeled using the genetic algorithm for rule-set production. *Weed Science*, **55**, 41–48.
- Randin CF, Dirnböck T, Dullinger S, Zimmermann NE, Zappa M, Guisan A (2006) Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, **33**, 1689–1703.
- Raybould AF, Gray AJ, Lawrence MJ, Marshall DF (1991) The evolution of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Gramineae): genetic variation and status of the parent species in Britain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **44**, 369–380.
- Richardson DM, Thuiller W (2007) Home away from home—objective mapping of high-risk source areas for plant introductions. *Diversity and Distributions*, **13**, 299–312.
- Rödger D, Kielgast J, Bielby J, Schmidtlein S, Bosch J, Garner TWJ, Veith M, Walker S, Fisher MC, Lötters S (2009a) Global amphibian extinction risk assessment for the panzotic chytrid fungus. *Diversity*, **1**, 52–66.
- Rödger D, Lötters S (2009) Niche shift versus niche conservatism? Climatic characteristics within the native and invasive ranges of the Mediterranean housegecko (*Hemidactylus turcicus*). *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 674–687.
- Rödger D, Schmidtlein S, Veith M, Lötters S (2009b) Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: a matter of niche shift or of predictors studied? *PLoS ONE*, **4**, e7843. doi:10.1371/journal.pone.0007843.
- Roy S, Simon JP, Lapointe FJ (2000) Determination of the origin of the cold-adapted populations of barnyard grass (*Echinochloa crus-galli*) in eastern North America: a total-evidence approach using RAPD DNA and DNA sequences. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1505–1513.
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow R, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge D, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NL, Sykes MT, Walker BH, Walker M, Wall DH (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Sax DF (2001) Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 139–150.
- Segurado P, Araujo MB (2004) An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, **31**, 1555–1568.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ (2009) Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **40**, 415–436.
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Klironomos JN (2006) Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, **4**, 727–731.
- Stratton LC, Goldstein G (2001) Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiology*, **21**, 1327–1334.
- Strauss SY, Webb CO, Salamin N (2006) Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**, 5841–5845.
- Thuiller W, Richardson DM, Pyšek P, Midgley GF, Hughes GO, Rouget M (2005) Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, **11**, 2234–2250.
- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in*

- Ecology and Evolution*, **21**, 208–216.
- Treier UA, Broennimann O, Normand S, Guisan A, Schaffner U, Steinger T, Müller-Schärer H (2009) Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, **90**, 1366–1377.
- Warren DL, Glor RE, Turelli M (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**, 2868–2883.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Weber E (2003) *Invasive Plant Species of the World: A Reference Guide to Environmental Weeds*, pp. 560. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Weber E, Sun SG, Li B (2008) Invasive alien plants in China: diversity and ecological insights. *Biological Invasions*, **10**, 1411–1429.
- Welk E, Schubert K, Hoffmann MH (2002) Present and potential distribution of invasive garlic mustard (*Alliaria petiolata*) in North America. *Diversity and Distributions*, **8**, 219–233.
- Wiens JJ (2008) Commentary on Losos (2008): niche conservatism déjà vu. *Ecology Letters*, **11**, 1004–1005.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **36**, 519–539.
- Young TP, Stanton ML, Christian CE (2003) Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos*, **101**, 171–179.
- Zhu L, Sang W (2008) Effects of defoliation on competitive interactions between invasive crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) and its native neighbors: implication for biocontrol. *Weed Science*, **56**, 112–118.
- Zhu L, Sun OJ, Sang WG, Li ZY, Ma KP (2007) Predicting the spatial distribution of an invasive plant species (*Eupatorium adenophorum*) in China. *Landscape Ecology*, **22**, 1143–1154.
- Zou J, Rogers WE, Siemann E (2009) Plasticity of *Sapium sebiferum* seedlings growth to light and water resources: inter- and intraspecific comparisons. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 79–88.

(责任编辑: 周玉荣)