物种间亲缘关系与外来生物入侵：达尔文归化谜团

第2章

黎绍鹏[①]　蒋林[①]

摘　要

在《物种起源》里，达尔文提出了两个截然相反的外来种归化假说。一方面，达尔文认为近缘种之间竞争激烈，因此土著种会抑制外来近缘种的归化，该假说被称为“达尔文归化假说”；另一方面，达尔文认为近缘种占据相似的生境，因此土著种占据的生境更适合外来近缘种的入侵，该假说被称为“预适应假说”。这两个看似矛盾的假说综合在一起被称为“达尔文归化谜团”。随着生物入侵的日益加剧和系统发育群落生态学的迅速发展，达尔文归化谜团已经成为群落生态学和入侵生物学研究的热点问题。本文尝试就该谜团的概念框架、研究进展、存在的问题和发展方向进行简要的梳理。尽管目前的研究结果莫衷一是，但我们认为对该谜团的深入研究需要充分考虑空间尺度、测度指标、入侵阶段、功能属性和现代物种共存理论等诸多方面，而对该谜团内在生态学过程的揭示将为生物入侵的预测、监控和治理提供重要的理论指导。

---

① 美国佐治亚理工学院生物系，亚特兰大，30332。

Phylogenetic Relatedness and Species Invasion: Darwin's Naturalization Conundrum

Shaopeng Li[①] Lin Jiang[①]

Abstract

The research of invasion of ecosystems worldwide has renewed two long-standing and seemingly contradictory hypotheses proposed by Darwin. On the one hand, Darwin proposed that exotic species more distantly related to native communities tended to be more successful, as they would compete less intensively with the native species, which was termed 'Darwin's naturalization hypothesis'. On the other hand, Darwin also suggested that exotic species should be favored in communities containing their close relatives, because close relatives share similar traits and may share similar environments, which was termed 'pre-adaptation hypothesis'. Together, these two opposing hypotheses constitute Darwin's naturalization conundrum. We review the studies that have evaluated this conundrum and summarize their largely inconsistent outcomes. We argue that the quest for resolving the conundrum will only be successful if appropriate scales, metrics, invasion stages, functional traits and modern coexistence theory are thoroughly considered. We believe the reconciliation of this conundrum will provide important guidelines for invasion risk assessment and management.

"It might have been expected that the plants which have succeeded in becoming naturalized in any land would generally have been closely allied to the indigenes; for these are commonly looked at as specially created and adapted for their own country. It might, also, perhaps have been expected that naturalized plants would have belonged to a few groups more especially adapted to certain stations in their own homes."

"As species of the same genus have usually, though by no means invariably, some similarity in habits and constitution, and always in structure, the struggle will be more severe between species of the same genus, when they come into contact with each other, than between species of distinct genera."

——达尔文《物种起源》

① School of Biology, Georgia Institute of Technology, Atlanta, Georgia, 30332, USA.

引言

外来生物入侵已经在全球范围内带来了大量的生态、社会和经济问题,入侵生态学已然成为生态学家研究的热点学科和重要议题。预测哪些外来生物会成为入侵种,哪些群落更容易被入侵,以及如何对生物入侵进行有效的预防、管理和控制,已经成为入侵生物学研究的核心问题。目前,大量的研究尝试通过物种的功能属性(functional trait)和形态特征来鉴定和推测潜在的外来入侵种,尤其是通过比较与资源利用效率、生殖和扩散能力相关的性状和特征来推测外来种的入侵性(Rejmanek and Richardson, 1996; Simberloff,2009; van Kleunen et al., 2010)。然而,目前很难通过功能属性和形态特征来有效地预测入侵种,尤其是在很多功能属性很难被直接测量的情况下(Kolar and Lodge, 2001; Moles et al., 2008)。近年来,随着系统发育生物学和计算方法的发展,利用外来生物和土著种的亲缘关系和进化历史来预测外来生物的入侵性以及本土群落的可入侵性已得到了广泛的关注。而最近兴起的关于物种亲缘关系和生物入侵的研究,最早可以追溯到达尔文在《物种起源》中对于外来种归化(naturalization)的洞见(Darwin, 1859)。

2.1 达尔文归化谜团的基本概念

在《物种起源》里,达尔文一开始认为和土著种亲缘关系更近的外来种更容易归化成功,因为土著种占据的环境和这些外来近缘种原产地的环境更为类似,在原产地,这些外来种对该环境已经有了一个预适应的过程,从而更容易适应本地环境而归化。这个假说被称为预适应假说(pre-adaption hypothesis)(Darwin, 1859)。但是当达尔文查阅 de Candolle (1855)关于北美物种名录的研究时,却发现了相反的格局,超过一半以上的归化种在北美当地并没有同属的土著种分布。于是达尔文抛弃了他原先的设想,转而认为和土著种亲缘关系越近的外来种越难归化成功。这是因为近缘的物种具有更为相似构造和特征,生态位重叠大,因此它们之间对于资源的竞争也更为激烈。由于强烈的竞争作用,外来种更难在已被近缘土著种占据的群落中归化。这个假说被称为达尔文归化假说(Darwin's naturalization hypothesis)。达尔文提出的这两个看似矛盾的假说综合在一起被称为"达尔文归化谜团"(Darwin's naturalization conundrum)。

达尔文归化谜团的两个假说有着一个共同的假设前提,即亲缘关系近的物种具有更为相似的形态特征和功能属性,因而更趋向于占据相似的生态位(生态位的谱系保守性,phylogenetic niche conservatism)。但是这两个假说分别侧重环境过滤(environmental filtering)和竞争排除(competitive exclusion)在群落构建

中的主导作用(图 2.1)。预适应假说强调近缘的物种偏好相似的生境,和土著种亲缘关系远的外来种不适应本土的环境,环境的不适宜性阻碍其归化成功。与此相反,达尔文归化假说则侧重近缘种在占据相似生态位的同时会利用相似的资源,因而存在强烈的种间竞争(interspecific competition),而和土著种之间强烈的种间竞争会抑制近缘外来种的入侵,甚至将其从土著群落中排除出去。同时,近缘外来种与土著种共享天敌的概率更高,其天敌逃逸(enemy release)的可能性也就更低,从而也就更难入侵成功。因此,从本质上讲,达尔文的这两个假说分别强调了非生物因素(如环境过滤)和生物因素(竞争排除和天敌逃逸)在外来种入侵过程中的关键作用。

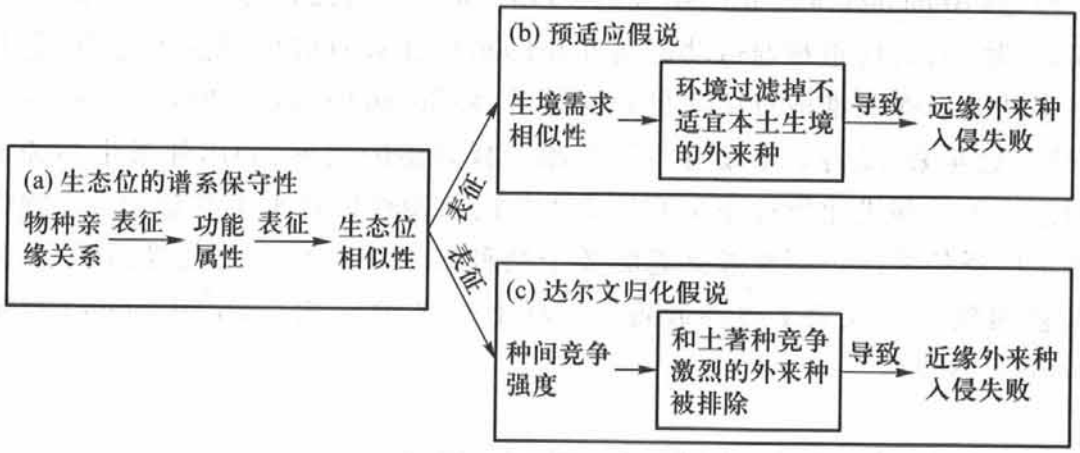

图 2.1 达尔文归化谜团的概念框架。

2.2 达尔文归化谜团的研究简史

尽管达尔文早在 1859 年就已经提出这两个彼此相悖的假说,但在此后的 100 多年间,物种间的亲缘关系与外来种归化和入侵的关系并没有得到广泛的关注,这可能是生态学和进化生物学长期分离所导致的。直到 20 世纪末,Rejmanek(1996)重新关注了相关的问题,并调查了加利福尼亚州(简称"加州")112 种欧洲归化草本植物的科属分布。该调查发现,112 个外来归化物种当中,有 43 个种归属于 16 个加州的本地属,而其他 69 个种所归属的 39 个植物属并不存在于加州本土,并且影响和危害比较大的归化植物都没有同属的土著种,进而将达尔文对于外来种归化的推断引入生态学家的视野。随后,Daehler(2001)通过对夏威夷外来物种的研究,正式将达尔文的这一推断命名为达尔文归化假说。但是,外来归化物种的科属分布并不能作为支持或反驳达尔文归化假说的直接证据,因为很多外来种并没有被引入到入侵地,而更合理的检测方法是直接比较归化成功与失败的外来种与土著种的亲缘关系。例如,Duncan 和 Williams(2002)比较了新西兰历史上不同的外来种成功归化的概率,发现归属于本地属

的外来种的归化成功率高达 45%,而不属于本地属的外来种的归化成功率只有 18%,进而证明了有同属土著种的外来种更容易成功归化,否定了达尔文归化假说。随后,相关研究不再局限于物种归化,也拓展到生物入侵的其他阶段,比如入侵后对土著种的影响和危害。Ricciardi 和 Atkinson(2004)对北美五大湖等 8 个水域的鱼类和藻类等的研究表明,能产生较大影响和危害的外来种在入侵地通常没有同属的土著种分布,进而支持了达尔文归化假说。而对劳伦斯湖等 11 个水域中物种归化的研究表明,物种的种属关系对引入的外来种的成功与否并没有显著的影响。在这篇文献中,达尔文归化假说的对立面,即达尔文最原初的设想(和土著种亲缘关系越近的外来种越容易归化成功),被正式命名为预适应假说(Ricciardi and Mottiar, 2006)。随后,Diez 等(2008)对新西兰奥克兰地区的植物群落研究表明,外来种成功归化的概率和该种所在的属的土著种数量呈正相关关系,却和这些物种的丰度呈负相关关系;同时作者也发现这些规律也会随着入侵的过程、研究的尺度和生境类型的不同而发生变化。因此作者认为,达尔文最初的两个设想虽然彼此对立,却都能得到相关证据的支持,因此将预适应假说和达尔文归化假说综合在一起,将这一悖论称为达尔文归化谜团。2010 年,Thuiller 等在 *Diversity and Distributions* 杂志上发表了一篇关于达尔文归化谜团的综述,详细地阐述了这一谜团的研究现状、发展方向以及和解的可能。至此,达尔文归化谜团的概念框架完整地构建起来了(表 2.1)。

表 2.1　达尔文归化谜团的热点文献、结论及主要学术贡献

文献	结论	主要学术贡献
Rejmanek,1996	+	在沉寂 100 多年后,重新关注达尔文关于物种归化的假说,并首次将其纳入生物入侵的研究范畴
Daehler,2001	−	总结了达尔文关于种间竞争和物种归化的假说,并将其正式命名为“达尔文归化假说”
Duncan and Williams,2002	−	指出了研究外来种的科属分布的统计缺陷,并通过比较新西兰历史上归化成功与失败的外来种,首次在真正意义上验证了物种亲缘关系对归化成功率的影响
Ricciardi and Atkinson,2004	+	扩展了达尔文归化假说的内涵,将这一假说从物种归化扩展到入侵,首次比较了入侵性和非入侵性的外来种和土著种的亲缘关系
Lambdon and Hulme,2006	0	第一次考虑了不同空间尺度下达尔文归化假说的可靠性

续表

文献	结论	主要学术贡献
Ricciardi and Mottiar,2006	0	总结了达尔文归化假说的对立面,即环境过滤导致近缘种更易成功,并将这一假说命名为“预适应假说”
Strauss et al.,2006	+	不再局限于物种科属关系的比较,第一次将系统发育树引入到达尔文归化假说的研究中来,从而量化了物种间的亲缘关系
Diez et al.,2008	-	综合考虑了不同入侵阶段和空间尺度对验证达尔文归化假说的影响,第一次将达尔文关于物种归化的这两个相悖的假说总结为“达尔文归化谜团”
Proches et al.,2008	综述	第一次系统分析了空间尺度对验证达尔文归化假说的影响,并明确指出环境过滤在大尺度上起主导作用,而种间竞争在小尺度上起主导作用
Diez et al.,2009	-	比较了澳大利亚和新西兰两个国家归化成功和失败的外来种与土著种的亲缘关系,证实了预适应假说的推测
Jiang et al.,2010	+	第一个关于达尔文归化谜团的控制性实验验证,发现近缘种的存在会抑制外来种的入侵,从而证实了达尔文归化假说的预测
Thuiller et al,2010	综述	迄今为止关于达尔文归化谜团最全面、系统的一篇综述性文章,深入探讨了空间尺度、亲缘关系衡量指标、零模型、功能属性的谱系保守性等因素对验证这一谜团的影响
Schaefer et al.,2011	+	用基于序列的分子进化树定量衡量了非入侵性和入侵性的外来种与土著种的进化距离,并发现物种的功能属性,如生活型和种子大小,可以在一定程度上预测物种的入侵性
Jones et al.,2013	模型	基于进化理论提出了物种进化历史与物种间相互作用的数学模型,强调了物种表型分化的内在机制对于揭示这一谜团的重要性
Park and Potter,2013	-	利用标记序列和分子手段构建了完整的蓟属支序图,利用这一单起源的物种类群(其他研究均包含多起源的物种类群),证实了预适应假说的推测
Bezeng et al.,2015	+	迄今为止关于达尔文归化谜团最大规模的野外观测验证,通过构建非洲南部 1400 个物种的系统发育进化树,支持了达尔文归化假说的预测

续表

文献	结论	主要学术贡献
Li et al.,2015a	-/+	用控制性实验的手段证明了物种亲缘关系对不同入侵阶段有不同的影响,表明外来近缘种更容易定居成功但却具有更差的生长表现,强调了考虑入侵阶段的重要性
Li et al.,2015b	-	首次将土著种的局部灭绝纳入达尔文归化谜团的研究范畴中,发现近缘的外来种更容易入侵,但入侵后会对其近缘的土著种产生更大的危害,推翻了"远缘种的共存是支持达尔文归化假说的直接证据"这一经典观点
Marx et al.,2015	+	同时利用物种亲缘关系和功能属性验证这一谜团,发现两者呈现不一致的结果:入侵种和土著种亲缘关系很接近,但是两者功能属性上却具有较大差别
Tan et al.,2015	+	利用控制性实验的手段,首次证明了土著种与外来种之间的亲缘关系,而非群落的谱系多样性,能够更好地预测群落的可入侵性

注:+,支持达尔文归化假说的预测;-,支持预适应假说的预测;0,未发现显著的格局。该表总结了1996—2015 年这 20 年间的部分代表性论文。

早期经典的研究往往聚焦在物种的科属关系上,但是这种分类学水平上的划分无法很好地揭示物种的亲缘关系,例如一些分类学上的大属往往包含一些亲缘关系非常远的物种。随着分子生物学技术的不断进步以及系统发育群落生态学的迅速发展(Webb et al., 2002; Cavender-Bares et al., 2009),生态学家开始利用系统发育树和谱系距离来定量衡量物种之间的亲缘关系。Strauss 等(2006)通过构建加州禾本科植物的超级树的方式,揭示了危害性强的外来种往往和土著种亲缘距离更远,这一现象符合达尔文归化假说的预期。这是生态学家第一次运用系统发育分析来研究达尔文归化谜团。系统发育群落生态学的引入大大促进了统计方法的进步和亲缘关系测度的准确性,进而导致系统分类学水平上科属关系的研究方法被逐渐淘汰。随后,Schaefer 等(2011)利用分子标记序列构建的系统发育进化树对亚速尔群岛植物群落的研究表明,外来种往往在其近缘土著种缺席的群落中具有更强的入侵性,支持了达尔文归化假说的论断。但 Park 和 Potter(2013)对加州蓟属植物的研究却得出相反的结论,利用脱氧核糖核酸(DNA)分子标记序列构建的完整蓟属支序图表明,相比入侵性弱的外来种,入侵性强的物种具有和土著种更近的亲缘关系,进而支持了预适应假说的论断。通过构建非洲南部 1 400 种本土以及外来木本植物的系统发育树,Bezeng 等(2015)发现入侵性强的外来种往往是本土乔木和灌木的远缘种,因此推

测近缘种之间的竞争作用会阻碍外来种的成功入侵,进而支持达尔文归化假说的论断。综上所述,尽管随着系统发育群落生态学的发展和统计方法的日益成熟,对达尔文归化假说的验证越加普遍、规范和科学,但不同的研究往往得出不一致甚至相反的结论,使得这一谜团的解开依旧任重道远。

2.3 达尔文归化谜团的研究前沿及和解的可能

伴随着分子生物学和系统发育群落生态学的迅速发展,生态学家在达尔文归化谜团这一科学问题上取得了一系列重要的成果。但就目前的研究现状而言,不同的研究聚焦于不同的生态系统、时空尺度和生物类群,结果往往莫衷一是,这使得从物种亲缘关系的角度去揭示入侵机制变得十分困难。但是错综复杂的研究现状也为今后的发展方向提供了众多可能。本节主要总结关于达尔文归化谜团的6个前沿领域,抛砖引玉,以期对未来的研究提供一些参考和借鉴。

2.3.1 空间尺度

与其他生态学过程一样,决定生物入侵的内在生态学机制往往是尺度依赖的。Proches 等(2008)的综述文章指出,空间尺度的变化会显著影响入侵的谱系格局。例如,在小尺度下,物种之间可以近距离产生直接作用,这时生物因素,如外来种和土著种之间的种间竞争和天敌的取食,在决定生物入侵中起到主导性的作用。因此在小尺度下,达尔文归化假说的预测可能更为合理(Jiang et al., 2010)。而在较大的空间尺度下,物种之间很难直接产生相互作用,这时非生物因素作为主导因子决定了入侵的成败。环境过滤会将不适应本土生境的外来种排除出去,因此预适应假说的预测在大尺度下更具有合理性。Proches 等(2008)认为不同的研究得出不同的结论,可能是聚焦的空间尺度不同所造成的。因此达尔文归化谜团的两个假说可能在不同尺度下分别成立,而并非彼此矛盾的关系(图 2.2)。

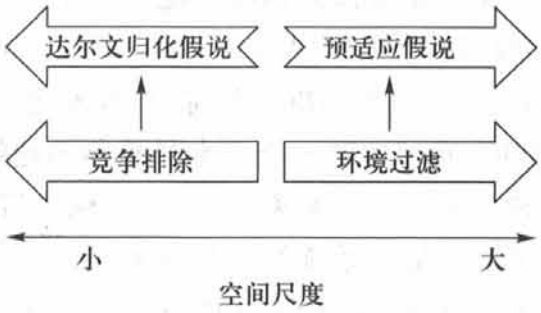

图 2.2 空间尺度与达尔文归化谜团。

随后,关于达尔文归化谜团的研究开始重点关注空间尺度的影响。例如,通过比较同一系统下多个空间尺度的入侵种的谱系格局,进而对这一问题展开验证(Lambdon and Hulme, 2006; Cadotte et al., 2009; Schaefer et al., 2011; Carboni et al., 2013)。这些研究部分证实了 Proches 等(2008)的观点,即不同尺度下外来种和土著种具有不同的谱系格局。但是空间尺度如何影响外来种和土著种的亲缘关系,以及其内在机制是什么,这些研究并没有给出一致的结论。同

时,虽然空间尺度是连续的,但目前的研究尚聚焦在少数几个空间尺度的比较上,尚缺乏关于物种的谱系格局如何随着连续的尺度变化而变化的动态研究,而该类研究对于阐明尺度的影响以及谜团的内在机制将发挥重要的作用。

2.3.2　亲缘关系的测度

早期的研究通常利用物种的分类学关系来测度物种的亲缘关系,该方法默认属内的物种有着相同的亲缘关系,且属与属之间的亲缘关系是均等的。因此,这种传统的方法有着明显的弊端和缺陷。随着分子生物学方法和计算分析手段的发展,物种进化历史重建变得简单易行,因此基于进化树枝长的物种亲缘关系测度方法逐渐发展成为研究达尔文归化谜团的主流方法(Thuiller et al., 2010)。

尽管系统发育重建能够比分类学更好地测度物种间的亲缘关系,但是在测度指数的选择上依旧比较混乱且存在争议。常用的测度指标有:① 外来种与群落中每个土著种的平均距离(mean distance between each native species and the invader, *MPD*),该测度指标将所有土著种均等看待;② 外来种与群落中所有土著种距离的加权平均(mean distance between each native species and the invader, weighted by the abundance of native species, MPD_{ab}),该测度指标将所有本土著种的个体均等看待;③ 外来种与群落中最优势的土著种的亲缘距离(distance between the invader and the most abundant native species, *PD*),该测度指标强调土著优势种与入侵种的相互作用;④ 外来种与群落中最近缘的土著种的距离(distance between the invader and the closest native species, *NPD*)(Thuiller et al., 2010),该测度指标强调入侵种与其土著近缘种的相互作用。这些指标适用于测度一个入侵种和多个土著种的亲缘关系。当存在多个入侵种时,测度指标会变得更加复杂,例如用所有外来种与土著群落 *MPD* 或 *NPD* 的均值来表征某一入侵类群整体与土著群落的亲缘关系。如上所述,这些测度指标各有侧重,很难说具体哪个指标更好,需要具体情况具体考虑。指标的不统一也是目前研究结果存在广泛争议的一个重要原因。在今后的研究中,充分考虑不同指标的综合运用,以及发展更具普适性的测度指标,将是该领域一个重要的发展方向。

2.3.3　生物入侵阶段

生态学家很早就注意到生物入侵不是一蹴而就的,而是可以划分成不同的阶段,外来种必须跨越每一阶段的阻碍从而取得成功。生物入侵通常被划分成引入(introduction)、定居/归化(establishment/naturalization)和随后的扩散/影响(outcome/spread/impact)等阶段(Richardson et al., 2000; Kolar and Lodge, 2001; Levine et al., 2004; Pysek et al., 2004; Theoharides and Dukes, 2007; Seastedt and Pysek, 2011)。不同入侵阶段的影响因素及其决定机制是有差别的,例如入侵的前期可能主要是人为因素和环境因子决定的,而在入侵的后期物种间的相互作用可能起到更为关键的作用。考虑到入侵后期的扩散和影响比归化

本身的重要性更高,Schaefer 等(2011)建议关注入侵过程的后期,将达尔文归化假说改名为达尔文入侵假说(Darwin's invasion hypothesis)。但是,只有充分考虑入侵的各个阶段(包括前期的引入、归化,以及后期的扩散和影响),才能完整揭示物种亲缘关系在生物入侵中扮演的重要角色。然而,目前大多数研究都是集中在某一个入侵阶段上展开(如归化、扩散或者影响)(Li et al., 2015b),而对不同研究阶段的比较研究才刚刚起步。

Diez 等(2008)的研究首先观察到入侵种的归化成功率和同属土著种的物种数呈正相关关系,但入侵种的丰富度却和同属土著种的丰富度呈负相关关系,进而提出了近缘入侵种更易归化却更难扩散的观点。尽管丰富度并不能在真正意义上表征扩散,但这是生态学家第一次关注到不同入侵阶段的格局可能是不同的。随后,Pellock 等(2013)发现达尔文归化假说适用于物种定居的阶段而不适用于后期的物种入侵阶段,明确指出达尔文归化假说的解释力是入侵阶段依赖性的(invasion stage dependent)。利用豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)作为入侵模式生物,Li 等(2015a)通过控制性草地实验的手段,发现豚草在近缘的本地群落中密度更高但个体更小,表明近缘土著种会促进豚草的定居但会抑制其生长,进而证实了物种亲缘关系对入侵种不同生活史阶段的影响是不同的(图 2.3)。利用美国新泽西州 Buell-Small 演替研究连续 50 多年的监测数据,Li 等(2015b)研究发现,和土著种亲缘关系近的外来种更容易入侵、归化并成为优势物种,表明这三个入侵阶段均支持预适应假说的推测。但该研究同时也发现,这些外来种归化之后,会对近缘的土著种产生更大的危害,进而造成其局部灭绝,表明了综合考虑入侵种的成功和危害的重要性。目前这些研究结果是否具备普适性

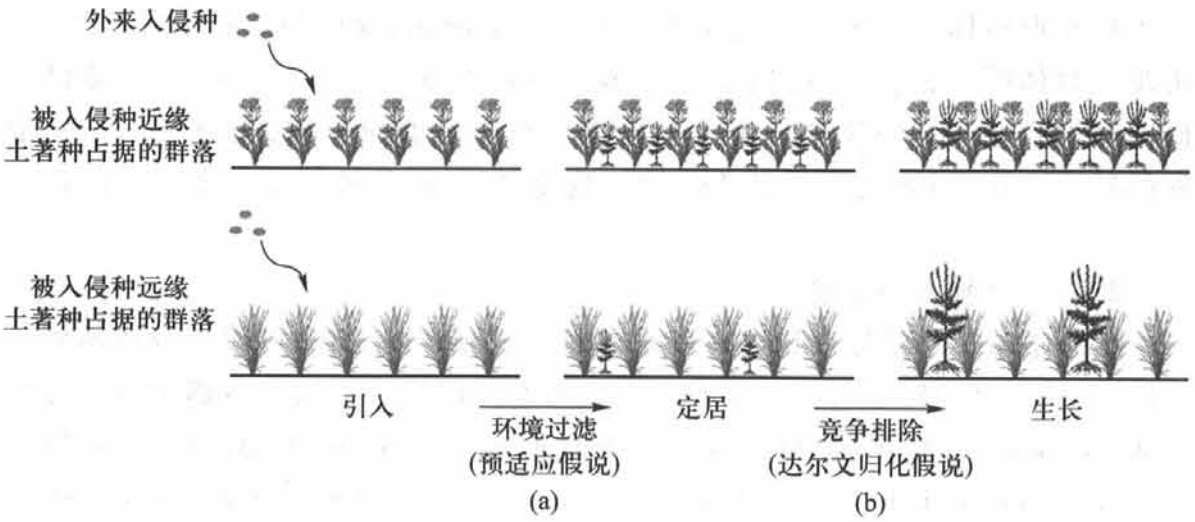

图 2.3 不同入侵阶段下物种亲缘关系对入侵种的影响:(a) 由于近缘土著种占据的群落和入侵种原产地的环境更为相似,因而更有利于入侵种的定居;(b) 入侵种定居以后,由于和近缘土著种利用相似的资源,彼此存在强烈的竞争,这时近缘种的存在可能会抑制入侵种的生长(改自 Li et al., 2015a)。

还没有定论,因此研究不同生态系统中,不同入侵种在不同入侵阶段与土著群落的相互作用,将是今后研究的一个重要方向。分阶段的研究将对于指导生物入侵的预防、控制和治理具有重要意义。

2.3.4　野外观测与控制性实验

目前,绝大部分关于达尔文归化谜团的研究都是利用野外观测手段开展的,即通过观察自然群落中外来种和土著种的亲缘关系来检测这一谜团。但是,同其他野外观测研究一样,这种通过观测格局揭示生态学过程的研究存在着明显的弊端。例如远缘的外来种与土著种共存在一起,既可能如达尔文归化假说预测的那样,是由于远缘的外来种更多地规避种间竞争而导致的,但也可能仅仅是因为远缘的外来种被更频繁地引入到土著群落中来。因此,只有通过严格控制引入的频率和密度等其他外在条件,采用控制性实验的方法,才能真正揭示生物入侵过程的内在机制。Jiang 等(2010)利用细菌构建了微宇宙(microcosm)试验系统,发现入侵种的密度随着其与土著群落的亲缘距离的增大而升高,从而证实了达尔文归化假说的推测。这也是第一个关于达尔文归化谜团的控制性实验验证。Li 等(2015a)利用研究生物多样性与生态系统功能(biodiversity and ecosystem function,BEF)的控制性草地实验系统,证明了近缘土著种会促进外来种的定居但却抑制其生长。Tan 等(2015)同样利用细菌微宇宙试验系统发现土著种与入侵种的亲缘距离,而非土著种的系统发育多样性,能够更好地预测群落的可入侵性。该研究表明近缘土著种的存在会显著降低入侵种的密度,进而支持达尔文归化假说的预测。

相比野外观测,达尔文归化谜团的控制性实验研究尚处于起步阶段。目前的研究对象仅仅是少数人工实验系统,如微宇宙和人工实验草地。将控制性实验扩展到其他生态系统,如农田、水体、森林及动物群落等,将是今后研究的一个重要方向。同时,目前的实验研究往往聚焦在一个外来入侵种上,研究得到的结论能不能推广到其他物种尚属未知。在自然界,不仅外来种与土著种存在相互作用,外来种与外来种之间可能也存在竞争或者互助的关系。因此,除了将单一的入侵种作为研究对象,今后的控制性实验应该更多关注多个入侵种同时入侵一个群落的情况,进而考虑土著群落对不同入侵种的抵御能力以及入侵种之间的相互作用,才能更好模拟自然界的真实情况。只有大力推广和发展控制性实验研究,才能在机理上解开达尔文归化谜团。

2.3.5　亲缘关系与功能属性

达尔文归化谜团的两个假说拥有一个共同前提假设,即物种之间的亲缘距离和进化历史能够表征物种之间的生态学差异,近缘物种占据相似的生态位(图 2.1)。尽管物种生态位的谱系保守性得到了越来越多的证据支持(Burns and Strauss, 2011),但是其普遍性却得到了很大的质疑(Losos, 2008;Wiens et al., 2010)。由于适应性辐射(adaptive radiation)的存在,近缘物种可以具有

不同的性状并占据不同的生态位。而由于趋同进化(convergent evolution)和水平基因转移(horizontal gene transfer)的发生,亲缘关系很远的物种也可以具有相似的功能属性并占据相似的生态位。同时,生态位的谱系保守性与物种的形成机制有关,如果生态物种形成主导物种形成过程,生态位的谱系保守性往往无法成立。因此,物种生态位的谱系保守性是否成立需要进行严格的验证。不经检验地假设近缘种具有相似生态位往往会得到片面甚至错误的结论。

随着功能生态学(functional ecology)的发展,部分学者建议用功能的相似性取代亲缘距离来验证达尔文归化谜团(Thuiller et al., 2010)。但是功能属性的研究同样存在着弊端。首先,限于目前的研究手段,通常只能测定少数容易观测的功能属性,而这些功能属性能不能表征物种的生态位特征尚属未知。其次,即使克服研究手段的障碍,能够全面测定物种的功能属性,也很难确定哪些功能属性和入侵紧密相关。过多的功能属性反而会产生信息冗余,干扰对内在机制的揭示。例如,Violle 等(2011)的研究表明,物种间的亲缘关系比功能属性更好地预测物种之间的竞争强度,这表明亲缘关系可以表征一些未测定(或者无法测定)但具有谱系保守性和重要生态学意义的功能属性。因此在彻底弄清不同功能属性的生态学意义之前,功能属性研究尚无法取代亲缘关系在验证达尔文归化谜团中的作用。例如,Marx 等(2015)发现入侵种和土著种亲缘关系很接近,但是两者在功能属性上却具有较大差别。今后的一个重要发展方向是将亲缘关系和功能属性有机地结合起来(Swenson,2013),如发展同时基于功能属性和亲缘关系的物种相似性的测度指数(Cadotte et al., 2013),将对达尔文归化谜团的和解提供重要的帮助。

2.3.6 现代物种共存理论

达尔文归化谜团本质上是入侵种与土著种共存的问题。达尔文归化假说和经典的生态位理论基于一个共同的前提假设,即由于强烈的种间竞争作用,生态位越相似的物种越难以共存(Mayfield and Levine, 2010; Levine and D'Antonio, 1999)。但是 Chesson(2000)发展的现代物种共存理论(modern coexistence theory)对这一经典观点提出了质疑。现代物种共存理论认为,物种的共存不仅取决于物种生态位的差异(niche difference),同时也取决于物种竞争能力的差异(competitive ability difference, 或 fitness difference)(HilleRisLambers et al., 2012)。因此,两个物种共存,既可能是由于两者生态位差异大而竞争强度弱导致的,也可能是两者生态位相近而竞争能力相仿导致的,从而均无法将对方从群落中竞争排除出去(图 2.4)。在达尔文归化假说的理论框架中,只考虑了物种生态位的差异而没有考虑物种竞争能力的差异,因此在理论上是不完备的。例如,即使如达尔文归化假说预言的那样,入侵种和近缘种之间存在着强烈的竞争作用,但是如果土著种在竞争能力上的优势不足以将入侵种排除出

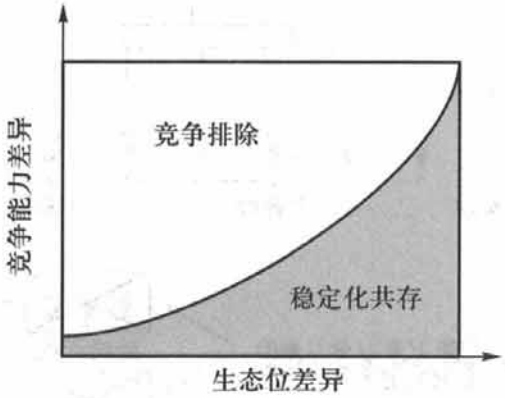

图 2.4　现代物种共存理论(Chesson, 2000)。该理论认为,物种的共存不仅取决于物种生态位的差异,同时也取决于物种竞争能力的差异,而最终能否共存由两者的相对强度决定。当两个物种的生态位差异大到足以抵消两者竞争能力的差别时,两个物种可以共存。反之,竞争能力强的物种会将竞争能力弱的物种从群落中排除出去(改自 Adler et al., 2007)。

去的话,入侵种依旧有可能在近缘土著种占据的群落中入侵成功(MacDougall et al., 2009)。

达尔文归化假说的一个重要前提假设是入侵种与近缘土著种之间强烈的竞争作用会抑制入侵种的成功定居和归化。然而,外来种,尤其是入侵性强的外来种,往往比土著种具有更强的竞争能力。因此,外来种与近缘土著种之间强烈的竞争作用未必能够抑制外来种的定居,外来种反过来会对近缘土著种产生危害。只有将土著种在入侵过程中的动态变化也纳入达尔文归化谜团的研究之中,才能全面认识物种间的亲缘关系对生物入侵的影响。利用美国新泽西州 Buell-Small 演替研究连续 50 多年的监测数据,Li 等(2015b)发现和土著种亲缘关系近的外来种更容易入侵、归化并成为优势种,从而支持了预适应假说的推测。相反地,外来种归化之后,会对近缘的土著种产生更大的危害,进而造成其局部灭绝。该研究从另一个侧面解释了为什么外来种和远缘的土著种共存,进而推翻了"远缘种的共存是支持达尔文归化假说的直接证据"这一经典观点,并将土著种的局部灭绝纳入到达尔文归化谜团的研究范畴(图 2.5)。

需要指出的是,Li 等(2015b)的研究并没有直接测定土著种和外来种之间生态位和竞争能力的差异。今后研究的一个重要方向是定量衡量现代物种共存理论的两个侧面,即生态位和竞争能力的差异,及它们对生物入侵的影响。对这一问题的深入认识依赖于我们能否准确揭示物种进化历史与物种功能属性的关系,能否弄清进化历史及功能属性与物种生态位与竞争能力差异的相关关系,以及外来种和土著种生态位和竞争能力的差异如何决定生物入侵的成败。只有厘清亲缘关系、功能属性、生态位以及物种竞争能力的相互关系,该谜团才能从根本上得到解决。

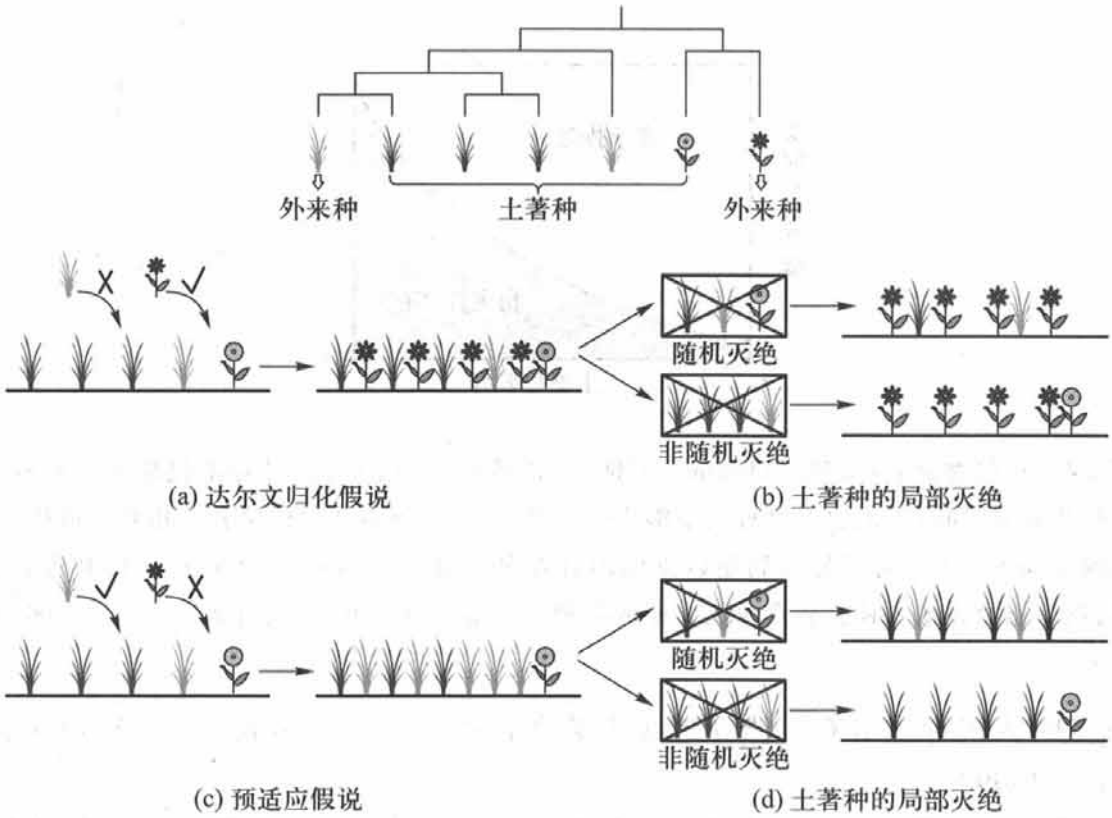

图 2.5 土著种的局部灭绝对验证达尔文归化假说的影响。野外观测研究通常无法监测入侵过程中土著种的群落动态,因此外来种和远缘土著种的共存通常被认为是支持达尔文归化假说的直接证据。但是将土著种的非随机灭绝纳入考虑范畴的话,外来种和远缘土著种的共存也可能是外来种入侵之后近缘土著种灭绝所导致的。因此,只有考虑土著种的群落动态,该谜团才能真正被揭示(改自 Li et al., 2015b)。

2.4 结语

预测外来种的入侵性和土著群落的可入侵性一直是入侵生态学的核心和难点问题。达尔文归化谜团很好地将这两个方面综合在一起,对该谜团的研究不仅对于群落生态学和进化生物学研究具有重要的理论意义,同时对于生物入侵的防治管理工作也具有重要的指导价值。尽管在过去十几年里,随着系统发育群落生态学的兴起,达尔文归化谜团的研究从理论、方法和深度上,都取得了长足的进展。然而,当前研究的结论依旧扑朔迷离,对其内在生态学过程的揭示依旧方兴未艾、任重道远。错综复杂的研究现状对于我们而言,既是挑战,也是机遇。通过这篇综述,希望对达尔文归化谜团的概念框架、研究进展以及前沿领域做相对系统的介绍,借此抛砖引玉,吸引中国的生态学家关注这一问题,促进该研究在中国的兴起和发展。

致谢

衷心地感谢邬建国教授和高玉葆教授的约稿以及在本综述撰写中给予的帮助,同时感谢两位匿名审稿人提供的宝贵修改意见。本研究得到中国国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(31361123001)以及美国国家科学基金(National Science Foundation,DEB-1342754 和 DEB-1257858)的资助。

参考文献

Adler, P. B., J. H. RisLambers, and J. M. Levine. 2007. A niche for neutrality. Ecology Letters, 10(2):95-104.

Bezeng, S. B., J. T. Davies, K. Yessoufou, O. Maurin, and M. van der Bank. 2015. Revisiting Darwin's naturalization conundrum: Explaining invasion success of non-native trees and shrubs in Southern Africa. Journal of Ecology, 103(4):871-879.

Burns, J. H.,and S. Y. Strauss. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(13):5302-5307.

Cadotte, M., C. H. Albert, and S. C. Walker. 2013. The ecology of differences: Assessing community assembly with trait and evolutionary distances. Ecology Letters, 16(10):1234-1244.

Cadotte, M. W., M. A. Hamilton, and B. R. Murray. 2009. Phylogenetic relatedness and plant invader success across two spatial scales. Diversity and Distributions, 15(3):481-488.

Carboni, M., T. Munkemuller, L. Gallien, S. Lavergne, A. Acosta, and W. Thuiller. 2013. Darwin's naturalization hypothesis: Scale matters in coastal plant communities. Ecography, 36(5): 560-568.

Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters, 12(7):693-715.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 31:343-366.

Daehler, C. C. 2001. Darwin's naturalization hypothesis revisited. The American Naturalist, 158 (3):324-330.

Darwin, C. 1859. On the Origin of Species. London: J. Murray.

de Candolle, A. 1855. Géographie botanique raisonnée: ou, Exposition des faitsprincipauxet des loisconcernant la distribution géographique des plantes de l'époqu eactuelle. Paris: V. Masson.

Diez, J. M., J. J. Sullivan, P. E. Hulme, G. Edwards, and R. P. Duncan. 2008. Darwin's naturalization conundrum: Dissecting taxonomic patterns of species invasions. Ecology Letters, 11 (7):674-681.

Diez, J. M., P. A. Williams, R. P. Randall, J. J. Sullivan, P. E. Hulme, and R. P. Duncan. 2009. Learning from failures: Testing broad taxonomic hypotheses about plant naturalization. E-

cology Letters, 12(11): 1174-1183.

Duncan, R. P., and P. A. Williams. 2002. Darwin's naturalization hypothesis challenged. Nature, 417(6889): 608-609.

HilleRisLambers, J., P. B. Adler, W. S. Harpole, J. M. Levine, and M. M. Mayfield. 2012. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43: 227-248.

Jiang, L., J. Q. Tan, and Z. C. Pu. 2010. An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. The American Naturalist, 175(4): 415-423.

Jones, E. I., S. L. Nuismer, and R. Gomulkiewicz. 2013. Revisiting Darwin's conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(51): 20627-20632.

Kolar, C. S., and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: Predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution, 16(4): 199-204.

Lambdon, P. W., and P. E. Hulme. 2006. How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin's naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. Journal of Biogeography, 33(6): 1116-1125.

Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters, 7(10): 975-989.

Levine, J. M., and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos, 87(1): 15-26.

Li, S. P., M. W. Cadotte, S. J. Meiners, Z. S. Hua, H. Y. Shu, J. T. Liand, W. S. Shu. 2015b. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. Ecology Letters, 18(12): 1285-1292.

Li, S. P., T. Guo, M. W. Cadotte, Y. J. Chen, J. L. Kuang, Z. S. Hua, Y. Zeng, Y. Song, W. S. Shu, Z. Liu, and J. T. Li. 2015a. Contrasting effects of phylogenetic relatedness on plant invader success in experimental grassland communities. Journal of Applied Ecology, 52(1): 89-99.

Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology Letters, 11(10): 995-1003.

MacDougall, A. S., B. Gilbert, and J. M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. Journal of Ecology, 97(4): 609-615.

Marx, H. E., D. E. Giblin, P. W. Dunwiddie, and D. C. Tank. 2016. Deconstructing Darwin's Naturalization Conundrum in the San Juan Islands using community phylogenetics and functional traits. Diversity and Distributions, 22: 318-331.

Mayfield, M. M., and J. M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters, 13(9): 1085-1093.

Moles, A. T., M. A. M. Gruber, and S. P. Bonser. 2008. A new framework for predicting invasive plant species. Journal of Ecology, 96(1): 13-17.

Park, D. S., and D. Potter. 2013. A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe

shows that close relatives make bad neighbors. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(44):17915-17920.

Pellock, S., A. Thompson, K. He, C. Mecklin, and J. Yang. 2013. Validity of Darwin's naturalization hypothesis relates to the stages of invasion. Community Ecology, 14(2):172-179.

Proches, S., J. R. U. Wilson, D. M. Richardson, and M. Rejmanek. 2008. Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. Global Ecology and Biogeography, 17(1):5-10.

Pysek, P., D. M. Richardson, M. Rejmanek, G. L. Webster, M. Williamson, and J. Kirschner. 2004. Alien plants in checklists and floras: Towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon, 53(1):131-143.

Rejmánek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. Biological Conservation, 78(1/2):171-181.

Rejmánek, M., and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? Ecology, 77(6):1655-1661.

Ricciardi, A., and S. K. Atkinson. 2004. Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. Ecology Letters, 7(9):781-784.

Ricciardi, A., and M. Mottiar. 2006. Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? Biological Invasions, 8(6):1403-1407.

Richardson, D. M., P. Pyšek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and Definitions. Diversity and Distributions, 6(2):93-107.

Schaefer, H., O. J. Hardy, L. Silva, T. G. Barraclough, and V. Savolainen. 2011. Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores. Ecology Letters, 14(4):389-396.

Seastedt, T., and P. Pyšek. 2011. Mechanisms of plant invasions of North American and European grasslands. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 42:133.

Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40:81-102.

Strauss, S. Y., C. O. Webb, and N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(15):5841-5845.

Swenson, N. G. 2013. The assembly of tropical tree communities the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. Ecography, 36(3):264-276.

Tan, J., Z. Pu, W. A. Ryberg, and L. Jiang. 2015. Resident-invader phylogenetic relatedness, not resident phylogenetic diversity, controls community invasibility. The American Naturalist, 186(1):59-71.

Theoharides, K. A., and J. S. Dukes. 2007. Plant invasion across space and time: Factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. New Phytologist, 176(2): 256-273.

Thuiller, W., L. Gallien, I. Boulangeat, F. de Bello, T. Munkemuller, C. Roquet, and S. Lavergne. 2010. Resolving Darwin's naturalization conundrum: A quest for evidence. Diversity and Distributions, 16(3):461-475.

van Kleunen, M., E. Weber, and M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters, 13(2):235-245.

Violle, C., D. R. Nemergut, Z. Pu, and L. Jiang. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. Ecology Letters, 14(8):782-787.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeek, and M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 33:475-505.

Wiens, J. J., D. D. Ackerly, A. P. Allen, B. L. Anacker, L. B. Buckley, H. V. Cornell, E. I. Damschen, T. J. Davies, J. A. Grytnes, S. P. Harrison, B. A. Hawkins, R. D. Holt, C. M. McCain, and P. R. Stephens. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. Ecology Letters, 13(10):1310-1324.