

复旦大学进化生物学丛书

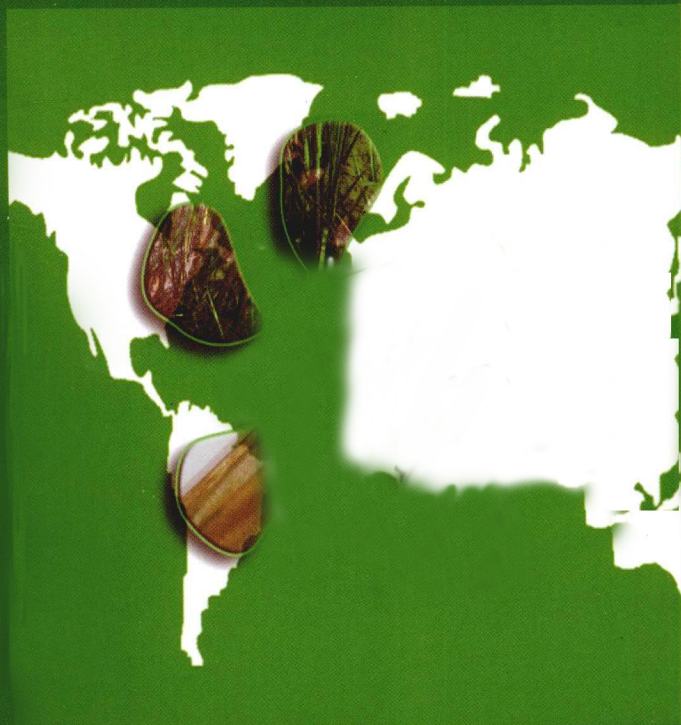
〔美〕 George W. Cox / 著

李 博 等 / 译

杨 继 / 校

Alien Species and Evolution

外来种与进化



復旦大學出版社

www.fudanpress.com.cn

中国科学院植物研究所图书馆

中国科学院图书馆

植物所图书馆

Allen Species and
Evolution

外来种与进化



Allen Species and
Evolution

复旦大学进化生物学丛书

〔美〕 George W. Cox / 著

李 博 张骁栋 耿宇鹏 潘晓云 / 译
尚 蕾 李 杨 杨 强

杨 继 / 校

Alien Species and Evolution

The Evolutionary Ecology of Exotic plants,
Animals, Microbes, and Interacting Native Species

外来种与进化

——外来植物、动物、微生物及与其相互作用土著物种的进化生态学

图书在版编目(CIP)数据

外来种与进化/[美]考克斯(Cox, G. W.)著;李博等译.

—上海:复旦大学出版社,2010.11

(复旦大学进化生物学丛书)

书名原文:Alien Species and Evolution

ISBN 978-7-309-07299-0

I. 外… II. ①考…②李… III. 外来种-关系-进化-研究 IV. Q111.2

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第094232号

Copyright © 2004 Island Press, Published by arrangement with Island Press

Translation copyright © 2010 by Fudan University Press

上海市版权局著作权合同登记号:09-2009-529

外来种与进化

[美]考克斯(Cox, G. W.) 著 李 博 等译

出品人/贺圣遂 责任编辑/林 琳

复旦大学出版社有限公司出版发行

上海市国权路579号 邮编:200433

网址:fupnet@fudanpress.com <http://www.fudanpress.com>

门市零售:86-21-65642857 团体订购:86-21-65118853

外埠邮购:86-21-65109143

上海浦东东北联印刷厂

开本 787×960 1/16 印张 22.5 字数 360 千

2010年11月第1版第1次印刷

ISBN 978-7-309-07299-0/Q·78

定价:54.00元

如有印装质量问题,请向复旦大学出版社有限公司发行部调换。

版权所有 侵权必究

本书的翻译、出版得到了以下项目的资助：

- 科技部 973 项目(2006CB403305,2009CB119200)
- 国家自然科学基金重点项目(30930019)

总 序

进化生物学在近二十年经历了一个快速发展和变革的时期,成为当今生命科学领域发展最为迅速的分支学科之一。这场变革一方面体现在我们对自然界生命起源和进化的历史有了更深入的了解,在基因组数据大量积累和从分子水平对生物发育机制进行研究的基础上,将形态发生(morphogenesis)与发育调控基因结合起来,在一定程度上阐明了不同生物类群形态进化的分子基础和机制,从根本上改变了传统的研究思路和研究模式,促进了生命科学中遗传、发育和进化的统一;另一方面,进化生物学在近二十年极大地拓展了研究领域,向具有广泛的社会实用性的方向转变,尤其在揭示人类重大遗传疾病的分子基础、传染性疾病爆发与病原生物进化变异的关系以及生物对环境变化的响应和适应机制方面显示出巨大的潜力,表现出显著的社会效应。

自上世纪 50 年代,著名遗传学家和进化生物学家谈家桢院士就开始在复旦从事生物遗传变异和进化研究,为复旦大学进化生物学学科发展奠定了坚实的基础,把进化的思想和视角渗透、融汇到生命科学各个领域的教学和研究中,并培养了一批从事生物进化和生物多样性研究的杰出人才。2003 年,在谈家桢院士的积极倡导下,复旦大学成立了我国

第一个生态与进化生物学系；2006 年，又组建了跨学科的“进化生物学研究中心”，目的是要充分发挥复旦大学的学科特点和优势，进一步加强培养从事生物进化和生物多样性研究的高层次人才，提升我国进化生物学研究的整体水平和实力。

编辑和出版《复旦大学进化生物学书丛》，系统介绍进化生物学的理论体系、研究方法和最新研究进展，一方面是为满足专业人才培养的需要，同时也是针对我国目前生物进化理论教育相对薄弱的现状，秉承“通达民情，化育人心”的教育传统，普及现代进化生物学知识，培养“进化意识”，使在处理人与自然关系的过程中能自觉地、理性地调整我们的价值观念和行为，促进自然和人类文明的协同进化。

金 力

充满挑战与机遇的研究领域

——外来种、进化与入侵生态学

达尔文的《物种起源》出版至今已有 150 余年的历史,进化论成为了现代生命科学的基石,也深刻影响了人类的认识论。现代生物科学的任何研究离开进化的观点将毫无意义。进化生物学是进化论的理论基础,一百多年来,其研究成果那么鼓舞人心,那么令人眼花缭乱。但是,进化生物学大多集中于研究自然驱动力下的生物进化过程与机制,而在人类作用下的进化生物学问题却没有引起足够的重视,尽管达尔文具有远见卓识,早早提出了栽培与家养条件下动、植物的进化生物学命题。外来种的进化是自然和人类双重作用下的进化,它既不同于纯粹的自然进化,也不同于人类控制下的进化。李博教授主译的《外来种与进化》向我们展示了一个全新的领域:在人类有意或无意将生物远距离引入新生境下,其变异、适应,以及与土著种的相互作用下的进化是多么令人惊奇。一位有远见卓识的生态学家在经典生态学日趋成熟的时期深刻地指出:外来种进化与入侵生态学会给生态学家提供天然实验室,生态学将由于外来种的研究可能会发生革命性的变化。这本译著将是这些研究的最好的科学指南之一。

生物在地球上的时空分布格局是生物与环境相互作用的结果。

这种分布格局的变化往往由地球上重大地质事件来驱动。各种生物在这种变化中不断地变异、适应,并在自然选择中获得了进化。随着科学技术的巨大进步与全球经济一体化,地质历史上形成的这种格局将被逐步改变——物种远距离传播已经成为轻而易举的事件,甚至在一天之内就可以完成大洲之间的迁移。这些物种来到一个陌生的区域中,会有一定比例的物种成功定居、扩散,一定会伴随这一个过程发生适应性进化,同时会深刻地改变被入侵地的生态系统结构与功能,深刻地改变动植物区系组成。有许许多多崭新的科学问题需要我们面对:外来种定居与扩散的过程与机制,入侵种适应性形成与快速进化,入侵种与土著种相互作用与协同进化,土著生态系统可入侵性的机制以及入侵造成的种种生态后果等。这些问题都是极其有趣并极具挑战性的。与自然进化相比较,入侵种的进化方向、所需时间、驱动机制可能是完全不同的。近一二十年,外来种与进化的研究成果足以证明这一点。

从 21 世纪初期以来,现代科学技术在中国逐步完成了本土化的过程。但是,就我国科学技术的总体水平而言,与发达国家相比有着巨大的差距。中国何时能够成为科学技术强国已经愈来愈受到关注。改革开放以来,我国经济领域比其他领域更快地融入到全球一体化的进程中,并获得了巨大的发展。短短的二十年来,中国从一个发展中国家一跃成为世界上最重要的经济体之一,并对全球经济有着越来越重要的影响力,而科学技术事业的发展相对滞后。我认为,尽管公众对目前我国科学技术的现状有着种种尖锐的批评,但是任何一个能客观看待历史进程的人都已经看到,随着我国经济的发展和全球一体化进程,中国的科学技术事业都以前所未有的速度向前发展,中国成为

世界上科技强国在本世纪内是一定能实现的！要实现这一目标，中国的科学家们应当在最具挑战和机遇的领域展开研究。

本书的主译李博教授现任复旦大学生物多样性科学研究所所长、生态学国家重点学科的带头人。他早期在英国受过良好的博士生教育，熟知现代生态学的理论与方法。2000年作为杰出中青年学者被复旦大学引进，他就开始从事入侵生态学研究，十年来的学术成果已引起国际学术界的关注。《外来种与进化》是李博教授继《简明植物种群生物学》(2003年中译本出版)和《陆地生态系统生态学原理》(2005年中译本出版)之后的第三部重要译著。我注意到，他选择的三本英文著作在欧美是最主流、有广泛影响并且是国内有迫切需要的教材或学术著作。它们的出版在我国生态学界特别在一代青年生态学家中有深远的影响。在三本著作的翻译过程中，李博教授帮助几位青年教师打下良好的学术基础。他如此良苦用心让我感动不已。复旦大学生态学学科的崛起得益于李博、卢宝荣和钟扬三位优秀人才的引进，而中国的科学技术事业的崛起要有数以万计像他们这样的科学家。

陈家宽

2010年7月12日

序

在上十年里,生物入侵(biological invasions)与快速进化(rapid evolution)现象共同披露了大量发生快速进化变化的外来种和与其相互作用的土著种,包括所有的生物群,即植物、动物以及不同类型的微生物。这些快速进化的例子不仅是理论生物学家的兴趣所在,而且也涉及许多应用问题。经济植物中转基因向野生和杂草性近缘种扩张的潜力不容忽视;这也适用于转基因向动物种群尤其是具有水产和生物控制(biological control)意义的种群中的导入。为了生物控制目的而引种的物种数正在增加,这就意味着这些物种发生生态与进化转移从而侵袭非靶标宿主的可能性也在增加。更一般地说,外来种与土著种通过杂交而发生的基因组(genome)混合会增加新入侵类型进化的可能性。

尽管大家已熟知在人类病原生物和农业动、植物病害和有害生物中许多进化变化的例子,总的说来,公众对由于大量物种向新地域引种而导致进化步伐的加速还知之甚少。特别是,政府管理外来种系统更倾向于将其视为稳定的遗传实体。在教育界中,进化概念还被视作地球生命历史的理论颇具争议,而不是正在发生的与人类自身福祉高度相关的事件。

快速进化介入外来种的重要性终结了半个多世纪以来生物学家对引种生物的兴趣。1958年, Charles Elton 在其著作《动、植物入侵生态学》(*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*)中——也许是生态学中最有远见的出版物——把动、植物向新区域的引种描绘为“世界动、植物区系的大动乱之一”, 他开创了如今称为入侵生物学的新领域。

尽管 Elton 的著作被公认为经典的分析, 但它并没有立即激起广泛的研究。20 世纪 70 年代, 随着人们对物种濒危和灭绝的担忧日益增加, 外来种的引入被视为是威胁土著生物多样性的主要原因。人们较早地意识到了像新西兰和澳大利亚这样的长期隔离的生物区系的岛屿物种的生存风险。20 世纪 80 年代, 有关外来种影响的研究迅速发展, 特别是在北美、新西兰、澳大利亚、南非和西欧等区域更是如此。最初学者们只是聚焦于外来种在陆生和淡水环境中的影响, 很快研究范围就扩大到海洋环境。随着 20 世纪 90 年代遗传分析 (genetic analysis) 新技术日益普及, 有关外来种及与其相互作用的土著种的种群遗传学和进化变化研究爆炸式地增加。当下几乎所有的发达国家都在加紧对外来种尤其是其进化生物学进行研究; 但是在许多热带国家, 对外来种问题远未提到议事日程上来。

有关外来种及其进化生物学的文献正在以惊人的速度增加; 专业刊物 *Biological Invasions* (Kluwer Academic Publishers) 于 1999 年创刊, 许多其他生物学基础和应用领域的相关刊物也刊载有关外来种生物学方面的论文。外来种的生态学和进化也常被列入国内外科学家和环境管理者会议的议程。联邦和州政府亦越来越重视恶性外来种的控制。遗传工程 (genetic engineering) 以及生物控制引种的争论

也加强了社会对外来种进化生物学有关议题的认知。

本书的主题是外来种的进化问题,所涉案例来自世界各地和不同生态系统类型。用于生物和种群遗传组成分析的各项技术已使生物学家能很详细地甄别进化变化。我们也收集了大量近期发表的快速进化的例子,而且多半是有史记载以来或冰川期以后入侵新区域的物种。当然,我们也提供了一些自然入侵的例子,其中许多是最后一次冰川消退以后所出现的。所有这些例子为因人类活动而向新地域大量引种所引起的进化式样提供了深入认识。

为了审视这一快速发展的领域,本书首先在第一篇回顾了外来种进化生物学的一些基本内容,包括能使生物入侵新区域的散布和移殖过程的进化动态,以及与入侵相关的遗传变异式样。近几十年来,各种用于确定种群内遗传变异的新方法不断涌现,其中最闻名的是等位酶分析技术以及最近发展起来的 DNA 指纹(DNA fingerprints)和测序(sequencing)技术;这些技术使科学家能在许多方面取得突破,如隐存种(cryptic species)的检测、外来和源种群遗传结构的描述、定居事件的数量和地点的确定以及外来种扩张到新区域的路径追踪等。

第二篇主要涉及决定外来种在新分布区中进化潜力的基本关系,包括与其他近缘土著种或外来种的杂交潜力、从遗传工程生物获得转基因的潜力、克服土著群落抗抵入侵的能力以及适应新环境中基本生物与非生物条件的能力。在后面的两个挑战中,在第一篇中提到的遗传变异式样显然已成为适应性进化的关键所在。

第三篇聚焦于一些近几十年来已证实的最为引人入胜的快速进化的案例上,包括外来种对其利用的土著动、植物的适应和土著生物对其所遇外来种的适应。外来植物可充当土著草食动物的新食源,而

外来动物可作为天敌或新的猎物或宿主从而影响选择过程。外来植物和动物病害或病原生物的载体也对土著物种产生强烈的进化压力。就人类而言,认识外来生物所构成的进化威胁以及土著种自身作出进化响应(evolutionary responses)的能力,对合理的环境管理至关重要。

第四篇分析作为全球环境变化主要成员之一的外来种入侵在未来的趋势。外来种的有意或无意引入是导致土著物种灭绝的主要原因之一,因生物控制需要而增加的引种也带来类似的风险,主要是由于这些物种在宿主利用上具有进化转移的潜力。此外,外来种正在成为几乎所有生态系统中生物多样性的真正主角,因此实有必要认识生态系统同化外来种的潜力。同样,我们还须考虑外来种促进物种形成的潜力。通过与其他全球变化方面的相互作用,外来种入侵还能产生新的群落类型,并在很大程度上影响生态系统应对全球气候变化的响应。人类的确改变了全球进化的舞台,进化剧因此而得以加速。

最后,我非常感激很多同仁,是他们给予的帮助使我能将散落于各种文献中的有关外来种进化生态学的思想和信息聚集成册。我尤其要感谢下面的同行为我复阅部分书稿并提出珍贵的修改建议: Ellen Bauder、Amy C. Blair、Scott P. Carroll、Darla G. Cox、Melania E. Cristescu、Curtis C. Daehler、Margaret B. Davis、Jeffrey S. Dukes、Andrew P. Hendry、Bohun B. Kinloch, Jr. Christian Lexer、Svata M. Louda、Leroy McClenaghan、Megan McPhee、John Obrycki、Roger Peterson、Robert Ricklefs、Dolph Schluter、Kristina Schierenbeck、Craig A. Stockwell、Colin Townsend、David Truesdale、Thomas F. Turner、Kathy Williams、Lorne M. Wolfe、Arthur Zangerl。我也感谢下面的同行助我找到许多重要的文献资料: Janis

Antonovics、Allison Colwell、Katie Beauchamp、Peter Bowler、Curtis C. Daehler、Jim Detling、Mark Dybdahl、Edwin D. Grosholz、Ronald Hedrick、Dan Herms、Stuart Hurlbert、Pat Johnson、James Juvik、Carolyn King、Lex Kraaijeveld、Svata Louda、Jim Mills、Gwen Mayo、Ray Newman、Jim Patton、Ian Payton、Sarah Reichard、Dave Rizzo、Dolph Schluter、Peter Sweetapple、Lyndon Wester。此外，Island Press 的执行编辑 Barbara Dean，对书中材料的组织和展示提出了许多宝贵的建议，在此，谨表谢意。

George W. Cox
于新墨西哥州圣菲

目 录

第一篇 外来种入侵与进化的基本概念

第 1 章 外来种和加速的进化	3
1.1 外来种对经济和生态的影响	4
1.2 外来种和当代进化	5
1.3 外来种适应性散布	6
1.4 外来种对新环境的适应	7
1.5 外来种与土著种介导的进化变化	8
1.6 外来种的进化与全球变化	9
1.7 外来种影响的时滞性	10
1.8 土著种局部灭绝或灭绝	11
1.9 土著种的进化响应	12
1.10 外来种入侵和物种形成	12
1.11 外来种、进化和保护	13
第 2 章 外来种对散布和定居的适应	14
2.1 对散布和定居的进化适应	15
2.2 无意人工辅助散布	17
2.3 农田杂草对人为散布的适应	17
2.4 通过有意引种实现的散布	18
2.5 人工辅助散布的历史	19
2.6 散布能力和入侵性	20
2.7 散布能力增强的快速进化	23
2.8 定居能力增强的快速进化	24
2.9 散布适应和遗传变异	26

第3章 奠基者效应和外来种的变异性	27
3.1 遗传变异评估	28
3.2 奠基者效应和遗传瓶颈	31
3.3 外来植物的遗传变异性	33
3.4 外来动物的遗传变异性	35
3.5 外来微生物的遗传变异性	38
3.6 遗传变异与入侵性	38
第4章 引种源、隐存种与入侵途径	39
4.1 遗传分析和隐存种的发现	40
4.2 通过遗传分析揭示入侵种的原产地	42
4.3 多次引入外来种的原产地	45
4.4 外来种的入侵路线	47
4.5 对假定的人工引种的证否	49
4.6 入侵种的原产地和潜在生物控制天敌	49
4.7 引种源和进化	50

第二篇 进化变化和适应的过程

第5章 杂交和外来种进化	53
5.1 杂交与入侵性外来种的起源	54
5.2 外来植物间的杂交	55
5.3 外来动物间的杂交	57
5.4 外来微生物的种间杂交	58
5.5 外来和土著植物间的杂交	60
5.6 外来和土著动物间的杂交	61
5.7 外来和土著微生物间的杂交	63
5.8 杂交的一般意义	64
第6章 杂交和转基因生物	65
6.1 自然杂交与基因交换	66
6.2 遗传工程与转基因	67
6.3 作物和作物杂草型转基因交换的潜力	69