

综述

## 生物入侵的进化生物学

陈毅峰 严云志

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072; 中国科学院研究生院, 北京 100039)

### EVOLUTIONARY BIOLOGY OF INVASIONS

CHEN Yi-Feng and YAN Yun-Zhi

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072; Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039)

关键词: 生物入侵; 外来种; 土著种; 进化

Key words: Biological invasion; Alien species; Native species; Evolution

中图分类号: Q16 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2005)02-0220-05

生物入侵(Biological invasion)是指一种生物在人类活动的影响下,从原产地进入到一个新的栖息地,并通过定居(Colonizing)、建群(Establishing)和扩散(Diffusing)而逐渐占领该栖息地,从而对当地土著生物和生态系统造成负面影响的一种生态现象。入侵种(Invasive species)既可以通过竞争、捕食等种间关系排斥原有的土著种,导致土著种的濒危或灭绝;也可以通过对食物链的影响改变原生态系统的结构和功能,并对人类社会造成经济损失,甚至对人类健康构成威胁。

生物入侵已经导致了全球生物多样性的丧失和全球生态系统的破坏,它和动植物栖息地丧失、全球变化一起被看作全球环境的三大问题,其严重性仅次于栖息地丧失而位居第二,并可能将要上升到第一位<sup>[1]</sup>。生物入侵对全球生态系统的破坏已经给人类社会带来了巨大的损失。据统计,美国每年因外来种入侵造成的经济损失超过了1500亿美元,印度每年的损失为1300亿美元,南非是800亿美元,而我国也达500多亿人民币<sup>[2]</sup>。

生物入侵造成了全球生物多样性丧失已经成为不争的事实,但生物入侵也引发了新的物种进化。早在1996年,Vermeij就强调了生物入侵所引起的进化后果可能是巨大的:“……如果外来种由于地理或大气的剧烈变化而来自于很遥远的地方,那么该选择区域中环境的变化是巨大的,因而这种变化所引起的物种进化反应也将是巨大的”<sup>[3]</sup>。在有关生物入侵的研究中,生物入侵中的进化生物学问题一直没有得到很好的研究,近几年已有所改观,但这些研究多是针对外

来种来进行的,而鲜有土著种对外来种入侵的进化响应方面的研究<sup>[4]</sup>。

生物入侵通常具有时滞效应。但相对而言,生物入侵的过程是迅速的,而生物入侵所引起的进化是缓慢的;不过许多研究表明了入侵种在抵达一个新环境后,其形态、行为和遗传特征都发生了快速的变化,甚至在入侵几代后便出现了飞跃式的变化<sup>[5]</sup>。显然,这种进化时间上的差异视不同的物种而异,但有一点是肯定的,即对各个具体的生物入侵事件而言,其进化过程要比入侵过程慢得多。

#### 1 外来种的进化

一个外来种在到达新栖息地后所面对的自然环境可能是全新的,或者新环境中的某些生态因子与原环境存在一定的差异,因而这一外来种在新环境下就需要面对新的自然选择,从而表现出新的进化趋势;外来种的进入也导致了原群落中形成新的种间作用关系,无论是竞争、捕食或者寄生等都对外来种的进化产生了明显的影响;同时,遗传漂变也在一定程度上导致了外来种在新栖息地中的进化。外来种通常是由小种群发展起来的,相对于源种群而言,它们所携带的种群遗传多样性是有限的,因此外来种在遗传特征上常表现出遗传多样性下降的现象,而遗传多样性的丧失也导致了外来种在种群特征发生一定的变化,这种现象被称为“奠基者效应(Founder effect)”。一般说来,由环境和种间作用关系促成的进化反应属于适应性进化,而遗传漂变和“奠基者效

收稿日期: 2004-02-17; 修订日期: 2004-10-01

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX1-SW-13-04); 国家重点基础研究发展计划(2003CB415103)资助

作者简介: 陈毅峰(1963—)男, 研究员, 研究方向: 鱼类学与生物地理学。E-mail: chen\_yf@ihb.ac.cn

应”促成的进化反应属于非适应性进化。

### 1.1 外来种的适应性进化

外来种的适应性进化可以体现在形态、生活史、生态位和行为特征上。

#### 1.1.1 形态进化 在新栖息地中由于所面临的自然环境和种间作用关系的改变,外来种往往表现出形态上的适应性进化。

个体大小的变化是外来种最常见的一种适应性进化。由于在新栖息地缺少天敌的制约,外来种可以将更多的能量投入到个体增长上;因此,与原产地相比,外来种在新栖息地中有个体增大的现象。Blossey 和 Notzold 发现外来植物在新栖息地种的个体通常比在原产地的个体要大一些<sup>[6]</sup>,其他学者也发现了类似的现象<sup>[7]</sup>。但 Willis 等的研究结果并不支持这一观点<sup>[8]</sup>。新栖息地中天敌的缺乏同样能造成外来种出现种群增大的现象。原产于红海的点带棘鳞鱼(*Sargocentron rubrum*)和黑绿单鳍鱼(*Pompheris vanicolensis*)属于夜间觅食性鱼类,它们在入侵到地中海以后种群发生了扩增现象<sup>[9]</sup>。这可能是因为地中海的土著鱼类中极少有夜间觅食的,因此这两种鱼类的觅食特性使它们在地中海中具有充足的资源保障,从而导致了种群增大。

外来种形态上的适应性进化还表现为一些特征器官上的改变,如鸟类的喙、昆虫的翅等。夏威夷管舌鸟科中的一种蜜鸟(Honeycreepers,Drepanidae)源自欧洲,其祖先来到北美后由于在生态位上出现分化而产生了适应性辐射。在形态上表现为喙的分歧,主要有三种情况:以植物种子为食的,喙加厚;以花蜜为食的,喙延长,并且尖端下弯;以花蜜和昆虫为食的,则喙变细并延长<sup>[10,11]</sup>。夏威夷还有一种果蝇(Drosophilid)在入侵到新的栖息地后在翅的大小和颜色也出现了变化,但这种形态上的分歧主要存在于雄性个体上,而雌性个体的翅并未出现类似的变化。因此,Kaneshiro 认为这种进化可能是由于雄性个体在求偶交配时的需要而引起的。这种进化是由于性选择的需要而在形态上产生分歧<sup>[12]</sup>。

在外来种的适应性进化实例中有一个很有趣的进化现象,即一些外来有害物种在面对人类的干预和清除等努力时所表现出来的进化趋势。De Wet 和 Harlan 曾对人类活动干预下杂草的进化响应进行了研究,发现杂草逐渐形成和相关农作物相似的特征,这些相似性不仅表现在个体形态特征上,还表现在种子的形态特征上。如一种外来稗草(*Echinochloa crusgalli*)在个体形态上都与一种土著稻子(*Oryza sativa*)相似,一种外来蚕豆(*Vicia sativa*)的种子在形状和颜色上也与一种土著小扁豆(*Lens culinaris*)的相似<sup>[13]</sup>。人类对外来种不同的清除方式所造成的外来种进化的机制也存在差异,就这种外米稗草的进化而言,它是通过强烈的选择作用而产生的,因为它的这种进化仅仅出现在有人工清除杂草的地带,而在机械和化学清除的地带却没有这一现象<sup>[13]</sup>。

#### 1.1.2 生活史进化 由于自然选择的不同,外来种在新栖息地中也表现出生活史特征上的变化,包括种群的年龄组成、性比、个体的最小性成熟年龄、繁殖时间和繁殖力等。

原产于阿根廷的福寿螺(*Pomacea canaliculata*)是一种淡水螺类,现已广泛分布于东南亚和夏威夷地区,并对当地农作物构成严重危害。Lach 等的实验研究揭示了它在新栖息地达到性成熟的时间要比原产地快得多。在原产地中达到性成熟的时间是两年,但在夏威夷只需要 10 个月略多一点的时间,而在东南亚它达到性成熟的时间还要更早<sup>[14]</sup>。

美洲西鲱(*Alosa sapidissima*)从亚特兰大进入到北美太平洋河流后,在不到一百年的时间内就出现了生活史对策上的地理进化。在原产地,美洲西鲱的生活史特征为:20%—40%的性成熟个体进行多次产卵,雄性个体的性成熟年龄平均为 4 龄,雌性个体为 4.6 龄,在一个生命周期内雌性个体的平均繁殖力为 300 000 到 350 000 粒;但在新栖息地,这些数字分别变成了 32%—77%,3.3—3.8 龄,4.0—4.5 龄和 321 000—500 000 粒<sup>[15]</sup>。

新环境中缺乏天敌不仅造成外来种在个体大小上的进化,也导致了外来种繁殖力的提高。千屈菜(*Lythrum salicaria*)是一种两年生植物,它的个体和繁殖力在入侵地都发生了变化,并进一步表现出更大的生物量和更强的竞争能力,但防卫能力却有所减弱<sup>[14]</sup>。

#### 1.1.3 生态位进化 新的种间作用关系和新栖息地生态位的特点都促成了外来种在新栖息地中出现生态位上的改变,包括营养生态位和空间生态位。外来种生态位的变化可能是由下面 3 个原因所引起的:根据达尔文的物种进化论,任何区域物种的进化都具有不完善性和地理局域性,因此新栖息地中的生态位甚至可能较原产地更适合于外来种;土著种通过竞争排斥导致外来种生态位的改变;新栖息地中不具备外来种的原生态位。

福寿螺在入侵到夏威夷和东南亚以后,不仅在繁殖特征上发生变化,而且在食性的选择上也有变化。它在原产地是一种以大型水生植物为食的杂食性螺类,但在新栖息地,它对食物却有一定的选择性<sup>[14]</sup>。

斑马贝(*Zebra mussel*)和斑驴贝(*Quagga mussel*)在原产地属于硬底质生活型贝类,但在入侵到伊利湖(Lake Erie)西部后的 4 年时间后,它们的栖息场所发生了改变,即由硬底质转移到柔软性沉积型底质的环境中<sup>[16]</sup>。

#### 1.1.4 行为进化 除了形态、生活史和生态位特征外,外来种在行为上也可能发生变化。Holway 和 Suarez 发现两种侵入到北美的阿根廷蚂蚁(*Solenopsis invicta* 和 *Linepithema humile*)表现出不同于原产地的行为特征,即两种阿根廷蚂蚁在北美不同巢穴间的种内竞争明显减少,但种间竞争的能力却得到进一步的加强<sup>[17]</sup>。

外来种行为上的进化通常不是独立完成的,而是与其他特征的变化密切关联。一种食粪金龟(*Onthophagus taurus*)的雄性个体在新栖息地中的求偶行为与原产地存在明显的不同:在新栖息地,这种食粪金龟是通过进攻性行为来获得交配机会的,但在原产地它却是通过非进攻性的偷盗行为来获得。这种行为上的变化与其个体形态上的变化是分不开的。新栖息地中的个体体积大,而且头部具有一对强有力的触

角,具有很强的进攻能力;但在原产地的个体的体积小,头部无触角,进攻能力差。正是这种形态上的变化导致了这种食粪金龟表现出行为上的不同<sup>[18]</sup>。

### 1.2 外来种的非适应性进化

非适应性进化与自然选择无直接关系,它是由遗传漂变或外来种奠基者的“瓶颈效应”所造成的。如引种到马德拉群岛(Madeira)的一种小鼠(*Mus musculus domesticus*),遗传漂变导致了它在染色体位点上出现进化<sup>[26]</sup>;遗传漂变也导致了引种到澳大利亚的一种蟾蜍(*Bufo marinus*)在地理遗传方式上的进化<sup>[27]</sup>。

外来种在抵达新栖息地时的种群大小有限,它所携带的全部基因可能仅仅是源种群中的一部分,这就对种群在新栖息地中的发展构成了一个奠基者效应,从而导致新的种群表现出与源种群进化轨迹不一致的进化方向。在对家蝇的实验研究中,Bryant 和 Meffert 发现奠基者效应导致了外来种群出现新的进化趋势<sup>[28]</sup>。Stone 和 Sunnucks 曾对四百年前沿欧洲西行的一种瘿蜂(*Cynipid gallwasps*)进行了研究,发现其平均异合子随着与原产地距离的增加而逐渐减少,等位基因多样性也逐渐下降<sup>[29]</sup>,反映了这种瘿蜂在逐渐西行的过程中发生了遗传多样性上的丧失。前述入侵到北美的一种阿根廷蚂蚁(*Linepithema humile*)也出现了遗传多样性丢失的现象。在原产地的阿根廷蚂蚁种群具有 63 个等位基因,但在入侵地只有 29 个;其中 27 个等位基因同样存在于原产地种群中,仅有 2 个是新出现的位点<sup>[30]</sup>,同时表现出与原产地明显不同的种群特征。在北美这些蚂蚁巢穴中存在着多个蚁后共存的现象,但在原产地每个巢穴中仅有一个蚁后,因此北美的巢穴中蚂蚁数量和密度都有很大的提高,且它们种内竞争明显较原产地削减<sup>[31]</sup>。这些特点都可能导致了它们在竞争中获得了对土著种的明显优势。Tsusti 等研究发现阿根廷蚂蚁北美种群种内攻击性的减弱正是种群遗传多样性降低的结果<sup>[32]</sup>。

## 2 土著种的进化

外来种的到来打破了当地生态系统中原有的生态平衡。通过新的种间作用关系(包括竞争、捕食和寄生等)对土著种构成了直接的影响,也通过对资源的干扰和破坏对土著种构成了间接的影响;作为对外来种到来的响应,土著种也会形成新的适应性进化特征。

外来种在抵达新栖息地后需要占用一定的生态位,如果它们所占用的生态位在入侵事件发生前不是空缺的,那么在外来种和土著种之间就存在生态位利用上的竞争作用。一般情况下,外来种,尤其是入侵成功的外来种,通常具有较为优越的生物学特性,使之在与相应的土著种进行资源竞争时占据一定的优势,从而造成了土著种可利用资源的减少,进而导致了土著种种群数量的下降和遗传多样性的丧失,也可能使土著种的生活习性出现一些变化。1869 年红海和地中海之间河道的修建导致了大量的红海物种入侵到地中海,这些入侵种通过竞争排斥而占用了地中海中类似土著种原来

的生态空间,从而导致了土著种生态位的改变,使土著种种群数量减少。地中海中土著的光鱗(*Meda fulgida*)在面对外来卢伦真小鲤(*Cyprinella lutrensis*)的入侵时就发生了明显的生态位转移现象<sup>[9]</sup>。来自美国亚特兰大的一种田螺(*Ilyanassa obsoleta*)对加利福尼亚的入侵也造成了当地的一种土著拟蟹守螺(*Cerithidea californica*)在生态位上的转变。土著种原来所生活于开阔的潮汐地带(Open tidal flats),现在已经被外来种所占领,而土著种现在所生活的空间仅局限于上层的潮间地带(Upper intertidal area);同时,土著种原来的生态功能和作用也被外来种所代替<sup>[33]</sup>。

就外来种和土著种之间的捕食作用而言,如果外来种和土著种是捕食者和猎物的关系,那么外来种更多的是造成了土著种的濒危和灭绝;如果外来种和土著种是猎物和捕食者的关系,那么土著种在面对外来种的到来时常常表现出摄食选择性的变化,以及与摄食有关的一些特征器官的变化<sup>[34]</sup>。北美的一种土著昆虫(*Jadera hematoloma*),在面对一些可食外来植物的入侵时,它作出了吸管长度和摄食选择上的适应性进化。在美国中南部,外来植物种子比土著植物种子的体积大,这种昆虫的吸管出现延长的进化;但在佛罗里达(Florida),外来植物种子的体积小,则出现了完全相反的情况,即其吸管缩短。外来植物的到来不仅使这种昆虫在形态上产生适应性进化,而且还导致了它在可食种子的选择上出现明显变化,即它更倾向于选择那些外来植物的种子为食<sup>[10]</sup>。

Zimmerman 研究发现,自从夏威夷在一千年前左右引入香蕉以来,至少有五种寄生于香蕉的寄生性蛾类(Hedylepta)出现了新的进化;目前,当地政府正通过引入寄生性黄蜂和苍蝇来对这些有害蛾类进行生物防治<sup>[35]</sup>。

作为对外来种入侵的响应,土著种的适应性进化不仅可以表现在形态、生活习性方面,还可以表现在行为上。新西兰在 19 世纪中期曾引入棕鳟(*Salmo trutta*),它的到来导致了一些土著鱼类地方性种群的灭绝,同时也造成了一些土著的蜉蝣和小龙虾在行为上发生变化<sup>[36]</sup>。

## 3 杂交和基因渗透

上述有关外来种的适应性进化和非适应性进化,以及土著的进化都属于生物进化生物学中的直接进化;同时,外来种和土著种之间的杂交和基因渗透还将导致物种在遗传结构上的改变,由此出现间接的进化现象<sup>[37]</sup>。

外来种和土著种之间的杂交能使土著物种多样性的下降,甚至导致土著物种的灭绝。美国的 24 濒危物种中有 3 种是因为与外来种的杂交而引起的。大量的研究都证明入侵种大种群通过杂交排挤了的土著小种群,但也有一些情况表明入侵小种群也同样能对土著大种群构成威胁。岛屿上的物种小种群由于遗传多样性较低,杂交屏障微弱,尤其容易受到外来种的杂交影响。Levin 等人描述过大量的有关岛屿物种由于杂交而灭绝的实例,尤其是岛屿上的稀有物种更容易受到生物入侵的影响。

外来种和土著种之间的杂交在导致物种多样性下降的

同时,也为新的物种进化提供了机会。杂交可以减缓外来种群在建群过程中出现加性遗传变异的丢失,并产生新的基因型<sup>[21]</sup>。多数研究都证明了杂交对外来种入侵成功的积极影响,如生长速度的加快、个体体积的增大、进攻性的增强等,其原因可能是由于遗传多样性的提高、新基因的作用、有害隐性等位基因的掩饰或卸载,以及有益基因的转录所引起的<sup>[20,21]</sup>。但并不是所有的杂交都能提高物种的适合度或促进物种的适应性进化,只有小部分的杂交能促进物种的适应性进化。事实上,基因重组导致物种基因库的增大,尽管杂交也产生了一些不适应特定环境的基因型,但其中有少量的基因要比其亲代更适合于特定的环境。

Elstrand 和 Schierenbeck 总结了杂交促进物种进化的四个途径,即:1)产生新的进化品系。杂交新品系能通过竞争来排斥亲代,或者占用亲代所不能占用的生态位。杂交新品系优越特征的来源包括了种间特征的固定、亲代特征的重组和超亲现象;2)遗传变异。杂交导致遗传变异的增多,进而促进物种进化;3)杂交优势;4)清除遗传负荷。隔离的小种群在进化过程中可能逐渐积累了大量的有害突变,导致物种平均适合度的下降,而杂交能够为这些物种摆脱遗传突变负荷提供机会<sup>[21]</sup>。

来自美国东部海岸线一带的一种网茅属植物(*Spartina alterniflora*)在19世纪早期随航运船只的压舱水被带到南安普敦(Southampton)后,与当地的另一种网茅属植物(*S. maritima*)进行了杂交,产生了不育的杂交品系,该品系通过染色体的加倍而形成了一种可育的新茅网(*S. anglica*),这个新种具有很强的进攻性,它占据了大不列颠岛屿的大部分海岸线地带,而原外来种和土著种则被局限在有限的生活空间中。外来杂草和当地农作物之间的杂交也能形成新的物种,如一种外来的向日葵(*Helianthus annuus*)与当地的一种土著向日葵(*H. debilia*)之间的杂交导致了一个新亚种(*H. annuus texanus*)的形成。就外来杂草的进化而言,除了前面所介绍的在形态上出现适应性进化外,还能通过与当地农作物之间的基因渗透来完成遗传结构上的改变,这一情况尤其经常出现在人为利用化学药品来清除杂草的地区,这些杂草正是通过这种基因渗透来提高自身对除草剂的免疫力<sup>[13]</sup>。

分化隔离种群的种内杂交也在一定程度上促进了外来种的进化。澳大利亚一种外来蓝蓟(*Echium plantagineum*)的种群遗传多样性比原产地欧洲的还要高,这可能是由于多次多点引入活动所引起的,即不同时间来自不同地点的外来种能通过种内杂交提高物种的遗传变异。

#### 4 生物入侵进化的遗传基础

与外来种种群建立的时间相比,外来种在新栖息地发生进化的时间是漫长的,但相对于自然界中普遍存在的物种进化来说又是很短暂的。外来种能在如此短的时间迅速地作出适应性的进化反应,这与其自身的遗传结构分不开。对外来种遗传学进行研究,不仅有助于进一步了解外来种的入侵机制,也有助于认识外来种适应性进化的基础。但目前有关

这一方面的研究还很少,人们对外来种进化的遗传学了解得还很缺乏。

《入侵物种的遗传学》是一份经典的有关入侵进化方面的会议记录,它强调了入侵进化机制的重要意义;其中,Waddington 讨论了遗传结构对外来种进化是如何产生影响的<sup>[19]</sup>。大量的研究都证明了外来种在面对新的环境时所作出的响应与足够的加性遗传变异(AGV, additive genetic variance)是分不开的<sup>[20]</sup>,如夏威夷管舌鸟科的那种蜜鸟所表现出来的喙的差异就是受 AGV 控制的<sup>[10,11]</sup>。生物入侵过程中还存在着滞现象,即外来种在抵达新栖息地后到其种群的建立和扩散之间存在着一个时间差。有关这一现象的解释有很多<sup>[1]</sup>,但近来的研究表明,外来种在这段时间内是一个获得足够的 AGV 积累的过程,而不是获得足够的种群大小<sup>[21]</sup>。由此可见,足够的 AGV 在外来种对新环境作出迅速反应上有着重要的作用。

尽管 AGV 为外来种的快速适应性进化提供了主要的平台,但目前的研究表明了上位遗传变异(EGV,epistatic genetic variance)在外来种的适应性进化中也起着很重要的作用。这种 EGV 可能起因于遗传漂变,或自然选择,也可能是两者的共同作用<sup>[22]</sup>。目前已有的理论研究和实验研究都证明了是种群的优势度和 EGV 为遗传漂变提供了基础,并能转化为 AGV<sup>[23,24]</sup>。

此外,在一些外来种中出现的适应性进化是由于某些特殊基因作用的结果,如上述侵入到北美的那种阿根廷蚂蚁(*Solenopsis invicta*)在新栖息地中所表现出来的新的种群特征就是由于 Gp-9 基因上的差异而形成的<sup>[25]</sup>。

#### 5 结论与展望

外来种是一把双刃剑。生物入侵已经造成了全方位的负面效应,包括全球生物多样性的丧失、全球生态系统的破坏和人类社会经济的损失,甚至直接威胁人类的健康;生物入侵同时也为新的物种进化和物种形成提供了新的源泉。在生物入侵过程中出现的进化可能是某些形态或习性上的细微调整,也可能是生物学上的巨大改变,甚至是新的物种形成。

伴随着生物的入侵过程,外来种和土著种出现的进化主要是由自然选择所引起的,部分是由遗传漂变或“奠基者效应”所引起的。外来种的到来打破了入侵地原有的生态平衡,导致了入侵地中与之相关的土著种在进化方向上发生改变;外来种本身也因为在入侵地中新的自然选择、遗传漂变作用和奠基者效应的影响下作出新的进化反应。因此,伴随着生物入侵的发生,特定生物类群的未来进化方向必然发生改变。

自然界中物种进化的时间是漫长的,相对而言,生物入侵中的物种进化是短暂的,因此,生物入侵为人们提供了一个对微进化(Microevolution)进行研究的绝好机会。在生物入侵的进化生物学研究中,除了对物种进化过程要进行跟踪研究外,加强生态学和生物进化理论和方法的进一步整合无疑

是至关重要的,如在外来种扩散进化的研究中应结合异质种群理论,外来种和土著群落之间协同进化的研究必须考虑选择性镶嵌和变异的学说,有关外来种在新环境中生长和防卫之间如何权衡的问题还可以运用基因组途径加以研究。

### 参考文献:

- [1] Sala O E ,Chapin F S ,Armesto J J , et al . Global biodiversity scenarios for the year 2100 [J]. *Science*. 2000 ,**287**:1770—1774
- [2] Pimentel D ,Lach L ,Zuniga R , et al . Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States [J]. *BioScience*. 2000 ,**50**: 53—65
- [3] Vermeij G. J. An agenda for invasion biology [J]. *Biol. Conserv.* , 1996 ,**78**:3—9
- [4] Häfling B ,Kollmann J. An evolutionary perspective of biological invasions [J]. *Trends in Ecology and Evolution*. 2002 ,**17**(12) : 545—546
- [5] Williamson M. Biological Invasion [M]. London: Chapman and Hall , 1996
- [6] Blossey B ,Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis [J]. *J. Ecol.* 1995 ,**83**: 887—889
- [7] Gray A J ,Grawley M J ,Edwards P F. Colonization ,Succession and Stability[M]. 1987 ,429—453
- [8] Willis A J ,Thomas M B ,Lawton J H. Is the increased vigor of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance [J]. *Oecologia*. 1999 ,**120**:632—640
- [9] Gblani D. Tropic adaptation of Red Sea fish to the eastern Mediterranean environment review and new data [J]. *Isr. J. Zool.* 1993 ,**39**: 391—402
- [10] Carroll S P ,Dinngle H. The biology of post-invasion events [J]. *Biological Conservation*. 1996 ,**78**:207—214
- [11] Pratt H D ,Bruner P L ,Berrett D G. A field guide to the birds of Hawaii and the tropical Pacific [M]. Princeton: Princeton University Press ,NJ. 1987
- [12] Kaneshiro K Y. Speciation in the Hawaiian *Drosophila* [J]. *BioScience*. 1988 ,**38**:258—263
- [13] De Wet J M J. Harlan J R. Weeds and domesticates: Evolution in the man-made habitat [J]. *Econ. Bot.* 1975 ,**29**:99—107
- [14] Lach L ,Britton D K ,Rundell R J. et al . Food preference and reproductive plasticity in an invasive freshwater snail [J]. *Biological Invasion*. 2000 ,**2**:279—288
- [15] Shoubridge E A. Reproductive strategies in local populations of the American shad (*Alosa sapidissima*) [M]. MSc. Thesis ,McGill University ,Montreal.
- [16] Berkman P A ,Carton D W ,Haltuch M A , et al . Habit shift in invading species: Zebra and Quagga mussel population characteristics on shallow soft substrates [J]. *Biological invasions*. 2000 ,**2**(1) : 1—6
- [17] Holway D A ,Suarez A V. Animal behavior: an essential component of invasion biology [J]. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999 ,**14**(8) : 328—330
- [18] Moczek A P ,Nijhout H F. Rapid evolution of a polyphonic threshold [J]. *Evolution & Development*. 2003 ,**5**(3) : 259—268
- [19] Baker H G ,Stebbins GL. The genetics of colonizing species [M]. New York: Academic Press. 1965
- [20] Carol E L. Evolutionary genetics of invasive species [J]. *Trends in ecology & evolution*. 2002 ,**8**(17) :386—391
- [21] Ellstrand N C ,Schierenbeck K A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants [J] ? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000 ,**97**:7043—7050
- [22] Bradshaw W E ,Holzapfel C M. The evolution of genetic architectures and the divergence of natural populations [J]. *Epistasis and the evolutionary press*. 2000 ,**245**—263
- [23] Cheverud J M ,Routman E J. Epistasis as a source of increased additive genetic variance at population bottlenecks [J]. *Evolution*. 1996 ,**50**:1042—1051
- [24] Bryant E H ,Meffert L M. Nonadditive genetic structuring of morphometric variation in relation to a population bottleneck [J]. *Heredity*. 1996 ,**77**:168—176
- [25] Kreiger MJ B ,Ross K G. Identification of a major gene regular complex social behavior [J]. *Science*. 2002 ,**295**:328—332
- [26] Brittor Davedian J ,Catalan J ,Ramalhinho M D , et al . Rapid chromosomal evolution in island mice [J]. *Nature (London)*. 2000 ,**403**: 158—158
- [27] Easteal S. The ecological genetics of introduced populations of the giant toad, *Bufo marinus*. III. Geographical patterns of variation [J]. *Evolution*. 1985 ,**39**:1065—1075
- [28] Bryant E H ,Meffert L M. Multivariate phenotypic differentiation among bottleneck lines of the housefly [J]. *Evolution*. 1990 ,**44**: 660—668
- [29] Stone GN ,Sunnucks P. Genetic consequences of an invasion through a patchy environment—the cynipid gallwasps *Andricus quercusalcalis* (Hymenoptera: Cynipidae) [J]. *Molec. Ecol.* 1993 ,**2**:251—268
- [30] Tsutsui N D ,Case TJ. Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges [J]. *Evolution*. 2001 ,**55**(5) : 976—985
- [31] Holway D A ,Suarez A V ,Case TJ. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect [J]. *Science*. 1998 ,**282**:949—952
- [32] Tsutsui N D ,Suarez A. v ,Holway D A , et al . Reduced genetic variation and the success of an invasive species [J]. *Proceedings of the National Academy of Science , USA*. 2000 ,**97**(11) : 5948—5953
- [33] Race M S. Competitive displacement and predation between introduced and native mud snails [J]. *Oecologia*. 1982 ,**54**:337—347
- [34] Mylne P B ,Light T. Biological invasion of freshwater: empirical rules and assembly theory [J]. *Biological conservation*. 1996 ,**78**:149—161
- [35] Zimmerman E C. Possible evidence of rapid evolution in Hawaiian moths [J]. *Evolution*. 1960 ,**14**:137—138
- [36] Townsend C R. Invasion biology and ecological impacts of brown trout (*Salmo trutta*) in New Zealand [J]. *Biol. Conserv.* 1996 ,**78**: 13—22
- [37] Rhamer J M ,Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression [J]. *Annual Review of Ecology and System*. 1996 ,**33**:69—76