

外来植物紫茎泽兰的入侵机理与控制策略研究进展

万方浩^{①*}, 刘万学^{①*}, 郭建英^①, 强胜^②, 李保平^②, 王进军^③, 杨国庆^①,
牛红榜^①, 桂富荣^①, 黄文坤^①, 蒋智林^①, 王文琪^③

① 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

② 南京农业大学, 南京 210095;

③ 西南大学植物保护学院重庆市昆虫学及害虫控制工程重点实验室, 重庆 400715

* 联系人, E-mail: wanfh@caas.net.cn; liuwanyue@263.net

收稿日期: 2007-10-16; 接受日期: 2008-07-14

国家重点基础研究发展计划(批准号: 2002CB111400, 2009CB119200)和国家自然科学基金(批准号: 30871654)资助项目

摘要 为了解析外来恶性杂草紫茎泽兰在中国的入侵扩张机制和控制策略, 从其种群形成与扩张的生态适应性及遗传分化特性、对本地植物的竞争替代和可持续控制技术基础 3 个方面进行了集中研究. 对紫茎泽兰的主要研究进展为: (1) 入侵中国的紫茎泽兰在核 DNA 水平上具有丰富的遗传多样性, 形成了不同的地理种群, 不同环境条件下的隔离是导致遗传分化的主要原因, 地理距离和海拔是影响种群间基因交流的重要因素; (2) 不同地理种群的紫茎泽兰在自然形态结构上表现出较明显的可塑性, 其耐旱、耐高温和/或耐低温能力也呈现出明显差异; (3) 紫茎泽兰热激蛋白在调节低温胁迫应答和表型变化方面起重要作用, 从而拓宽了紫茎泽兰对不同温度幅度生境的适应能力; (4) 化感作用是紫茎泽兰种群竞争扩张的一个重要成因, 分离鉴定出 3 种主效化感物质; (5) 证实了紫茎泽兰可通过改变入侵地土壤微生物群落结构, 创造对自身生长有利的土壤环境, 从而形成“自我促进式”的入侵机制; (6) 采用植物替代控制和增加植被多样性的生态修复方法, 可防止紫茎泽兰的再次入侵, 紫茎泽兰的有效控制需要采取综合防治策略. 研究结果有助于揭示紫茎泽兰入侵后的适应性、种内种间的互动与竞争关系及群落的抵御功能, 对其他外来入侵植物的研究也具有参考价值.

关键词

紫茎泽兰
入侵机制
遗传分化与演变
生态适应
化感作用
土壤微生物反馈
竞争替代

紫茎泽兰(*Ageratina adenophora* (Sprengel) R. King & H. Robinson)是一种世界性入侵杂草, 为菊科多年丛生型半灌木草本植物, 原产于南美洲墨西哥至哥斯达黎加一带, 现已广泛分布于世界热带、亚热带 30 多个国家和地区^[1,2]. 该草约于 20 世纪 40 年代

由缅甸传入中国云南边境临沧地区南部, 现已在西南地区的云南、贵州、四川、重庆、广西、西藏等省区广泛分布, 仍以每年大约 20 km 速度随西南风向东和向北传播蔓延^[3-5], 给当地的农、林、畜牧业生产造成了严重的经济损失, 并给生态环境造成“绿色

灾难”。

紫茎泽兰的危害^[2,6-8]主要表现为, 侵占农田、林地而影响农林生产; 侵占草地, 造成牧草严重减产和失去放牧利用价值; 含有有毒物质常造成牲畜误食中毒甚至死亡; 竞争排挤和取代当地植物而很快形成单种优势群落, 造成生物多样性不可逆转性的降低, 危及当地物种的生存, 甚至导致当地物种特别是珍贵植物资源的濒危或灭绝, 最终导致生态系统单一和退化, 改变或破坏当地的自然景观。据估计, 紫茎泽兰对中国畜牧业和草原生态系统服务功能造成的损失分别为 9.89 和 26.25 亿元/公顷^[9-12]。

深入研究紫茎泽兰的入侵与扩展机理, 遏制其扩散蔓延、拓展可持续控制的技术体系, 成为控制与管理紫茎泽兰的重大科学问题与国家需求。入侵机理的揭示不仅是解释其入侵后种群形成和扩展机理的关键, 而且直接关系到最终能否成功控制、治理的核心理论问题和应用切入点。另外, 通过对紫茎泽兰的案例研究, 也期望为其他外来杂草入侵机理和控制策略的研究提供借鉴作用。

1 紫茎泽兰种群形成与扩张的核心问题与研究思路

围绕紫茎泽兰种群扩张过程中形成单一优势群体、排挤本地植物生存、难于控制的关键科学问题, 采用生态学、分子生物学、生物化学等学科的理论、技术与方法, 集中于紫茎泽兰种群形成与扩张的生态适应性及遗传分化特性、对本地植物的竞争替代和可持续控制策略机理三大主题, 以宏观与微观相结合, 形成从个体(变异)、种群(形成)到群落(扩张)层面的系统性研究, 期望揭示和解释紫茎泽兰入侵后的适应性、种内种间的互作与竞争关系以及群落的抵御功能。重点内容包括: (1) 研究紫茎泽兰入侵扩张过程中的不同地理种群群体遗传结构多态性、遗传分化与生物入侵的关系, 揭示入侵过程中种群系统发育的遗传分化地理格局与演变机制; (2) 紫茎泽兰对环境(如温度、干旱等胁迫因子)胁迫的响应, 以揭示入侵过程中对环境因子胁迫适应的分子生态机制; (3) 入侵居群形成与扩张的化感作用及其化学生态机制, 揭示化感物质在紫茎泽兰种群扩展中的作用; 紫茎泽兰入侵对土壤微生物区系的影响及土壤微生物的

反馈机制; (4) 研究紫茎泽兰种群的形成机制, 揭示生态位机遇与紫茎泽兰成功入侵的关系, 明确紫茎泽兰入侵对特定生态系统结构与功能的影响; (5) 研究紫茎泽兰的植物替代生态修复策略和生防作用物的生物防治策略, 评价其控制效应和应用潜力。

2 紫茎泽兰入侵机制与控制基础

2.1 紫茎泽兰遗传分化与演变

外来入侵生物的快速遗传分化可能有助于其适应不同的生境。研究证实, 入侵中国的紫茎泽兰具有丰富的遗传多样性, 它们在不同生境的长期作用下已产生一定程度的遗传分化, 形成了不同的地理种群。对中国不同地理区域的 64 个紫茎泽兰地理种群进行遗传多样性聚类分析显示, 这些地理种群基本上可分为两大亚群, 6 个聚类群, 不同环境条件引起的隔离是导致外来物种产生遗传分化的主要原因^[13-19]。在地区水平, 紫茎泽兰的遗传分化主要存在于群体内, 遗传多样性丰富程度与入侵定植时间有关, 最早受紫茎泽兰入侵的云南省遗传多样性最丰富, 变异最大, 新入侵地区的遗传多样性逐步降低; 紫茎泽兰的遗传距离分别与地理距离和海拔成正相关, 而与经度、纬度成负相关^[14]; 紫茎泽兰种群遗传多样性分化程度与其入侵生境的年平均温度具有高度相关性, 但与年平均降雨量的相关性较低。由此说明, 地理距离和海拔是影响种群间基因交流的重要因素。根据不同地理种群紫茎泽兰的遗传多样性和亲缘关系分析, 推断子实的风媒传播可能是主要传播方式, 水媒传播可能是另一主要传播途径; 紫茎泽兰由西南向东、北扩散, 可能首先从缅甸、越南、老挝经风媒入侵中国云南南部, 逐渐扩散入中北部, 又从云南北部和东部传入四川、贵州、广西, 新近传入湖北省^[14,17,18,19,20]。尽管在不同气候和生境长期作用下, 不同地区的紫茎泽兰在核 DNA 水平上已形成一定程度的遗传分化, 但入侵中国的紫茎泽兰叶绿体 DNA 进化速度却非常缓慢, 各地理种群的叶绿体 DNA 尚未检测出分化现象^[13]。

2.2 紫茎泽兰对温度和干旱的生态适应机制

温度、干旱等是紫茎泽兰入侵后初始种群建立所面临的主要环境胁迫因子, 通过对入侵地环境的适

应,紫茎泽兰的不同地理种群在自然形态结构上已出现一些表型可塑性的适应性性状.比较采自中国不同地理环境的18个紫茎泽兰自然种群的形态结构,发现其茎和叶的形态结构(如维管束束数、叶表皮的部分特征等)均表现出一定的适应性变化;种群间的气孔器密度、气孔器指数、气孔器长度、气孔器宽度、上下表皮细胞数目均随地理条件的变化而表现出明显差异,气孔器密度、气孔器指数与海拔呈高度正相关^[21].这种相关性可能有利于紫茎泽兰适应海拔高的地区的偏高温度和较低的湿度,并为紫茎泽兰进一步扩散提供条件.通过耐旱能力比较并结合模糊隶属函数法对14个不同地理种群紫茎泽兰耐旱胁迫的生理响应的评价结果,发现云南罗平、四川攀枝花、云南元江种群较为耐旱,云南思茅种群则较为敏感^[22].

采用人工模拟气候法、模糊隶属函数法,结合净光合速率、根部丙二醛(MDA)和叶绿素荧光3个指标,对17个不同种群紫茎泽兰耐热性的研究表明,云南元江、云南元谋种群较为耐热,广西隆林、云南大理种群则较为敏感^[23].紫茎泽兰种群的这种差异反映了它对入侵地生态环境长期适应的结果.应用类似的生理生态学方法评价了9个种群的耐冷性,发现贵州黄果树种群较耐冷,广西百色和云南曲靖种群则较为敏感^[24].

植物在长期进化中普遍形成了可诱导激活的抗逆境潜能,接下来的深入研究发现,紫茎泽兰在逆境条件下的热激蛋白(heat shock protein, HSP)在调节紫茎泽兰对逆境胁迫应答和表型变化方面起重要作用,从而拓宽了紫茎泽兰对不同温度幅度生境的适应能力;CBF转录因子则是植物应答低温逆境的关键调控因子之一.例如,已检测到紫茎泽兰在响应低温时表达热激蛋白hsp70与hsp90;在不同组织中表达模式相同,表达量呈先上升后下降的趋势,其中根的表达量最低,叶片的表达量最高;在高温下,shsp, hsp70与hsp90大量表达,并且在恢复到常温时仍持续表达一段时间,异源表达4类hsp基因,并进一步对这4种hsp基因进行了功能验证,重组后的细胞在高温与低温下存活率测定结果表明,hsp提高了该细胞的温度适应能力,延缓了可溶性蛋白的降解,降低了细胞死亡率^[25,26].此外,运用RACE技术从低温诱导下的紫茎泽兰cDNA中获得了一个CBF全长基因(定名为*EaCBF1*).运用半定量RT-PCR技术分析,*EaCBF1*在

不同逆境胁迫下的表达水平,发现其在低温下表达量最高,其次是干旱和外源ABA,高盐胁迫也会诱导其微弱表达,表明各种逆境信号间有“串话”现象;应用此等位基因特异PCR技术检测了15个地理种群*EaCBF1*编码区的单核苷酸多态性,发现该基因的核苷酸序列已形成一定程度的遗传分化.进一步以不同耐性自然种群为材料,获得了紫茎泽兰细胞质小热激蛋白基因*HSP17.7*和*CBF*全长基因.序列同源性分析表明,紫茎泽兰不同耐热性种群(云南元江种群和大理种群)间,*HSP17.7*基因序列完全相同,表明紫茎泽兰耐热性的差异并不是由该基因的碱基或氨基酸突变所致,而可能与该基因的表达量有关.

2.3 紫茎泽兰种群扩展的化感作用及机理

化感作用是紫茎泽兰种群竞争扩张的一个重要策略.目前,已证实紫茎泽兰化感作用的淋溶作用途径,分离鉴定出3种主效化感物质,并对这些主效化感物质对早稻幼苗作用的生理和形态结构机理进行了系列研究.生物测定发现,紫茎泽兰水浸提液对受体植物早稻、蓼衣草(*Pogonatherum paniceum*)、三叶草(*Trifolium repens* L.)、苜蓿、黑麦草(*Lolium perenne*)等均具有明显的化感作用,且地上部分水浸提液的化感作用明显强于其地下部分水浸液的化感作用;化感作用对不同种受体植物表现出不同的化感剂量效应;并且环境胁迫(如植食者取食)有助于增强紫茎泽兰的化感作用^[27-33].分离得到的3种主效化感物质分别为地上淋溶化感物质4,7-二甲基-1-(丙烷-2-亚甲基)-1,4,4a,8a-四氢萘-2,6(1H,7H)-二酮(泽兰二酮)和6-羟基-5-异丙基-3,8-二甲基-4a,5,6,7,8,8a-六氢萘-2(1H)-酮(羟基泽兰酮)^[29-31]和根系分泌化感物质邻苯二甲酸二(2-乙基)己酯.对泽兰二酮和羟基泽兰酮化感作用机制的研究发现,经过这两个主效化感物质处理后,早稻幼苗内叶绿素含量显著下降,根部丙二醛(MDA)含量和过氧化物酶(POD)活性明显上升,表明促使早稻幼苗根部产生了过氧化反应;诱导了早稻幼苗根部ABA的积累和降低了IAA和ZR的含量,且随着浓度增加和胁迫时间延长而加重,最终破坏了植株体内胁迫响应信号激素含量的平衡,从而对早稻幼苗的生长和发育产生抑制;影响了受体植物早稻幼苗根的形态和结构,表现在幼苗整株矮小,根短小肿胀,侧根稀疏,对营养液的吸收减少;幼苗根尖中柱鞘细胞严重受损,皮层薄壁组织细胞

明显呈短而粗,且表皮细胞大量脱落;幼苗根尖细胞在超微结构水平上呈现细胞核扭曲,核膜和细胞膜受损,粗内质网和核糖体缺乏,高尔基体失活.直接证实了紫茎泽兰化感物质的处理从生理生化和形态结构上,对以旱稻为代表的受体植物产生了严重的负面影响,最终使其生长发育受到明显抑制,甚至导致短期内死亡^[29,31].

2.4 紫茎泽兰入侵对土壤微生物的影响及其对入侵力的反馈作用

土壤微生物是影响外来植物入侵力和生态系统可入侵性的一个重要因素.紫茎泽兰可通过改变入侵地土壤微生物群落结构和功能,从而创造对自身生长有利的土壤环境,形成一个自我促进(self-reinforcing)式的入侵机制.通过对紫茎泽兰入侵后不同演替阶段中(重度入侵区、轻度入侵区、未入侵区和当地植物生长区)的土壤微生物群落和土壤理化性质的比较测定和分析发现,紫茎泽兰的入侵可提高土壤真菌、自生固氮菌、氨氧化细菌数量,其中重度入侵区分别是轻度入侵区对应菌数量的2.2, 3.6和1.4倍,是未入侵区对应菌数量的5.8, 8.8和3.3倍,是当地植物区对应菌数量的1.7, 2.6和1.9倍;同时提高了土壤的有效磷、速效钾、硝态氮、氨态氮含量,其中重度入侵区土壤中硝态氮和铵态氮的含量分别是未入侵区对应含量的3.6和2.1倍,是当地植物区对应含量的2.3和1.4倍;同时,土壤微生物各生理功能类群的变化与土壤理化性质的变化相关性显著,说明土壤微生物群落的变化可能导致了土壤养分水平的升高;而进一步的温室盆栽实验发现,重度入侵地土壤微生物群落对当地植物生长的抑制强度极显著地高于紫茎泽兰,灭菌处理使黑麦草生物量提高了23%,佩兰提高了93%,紫花苜蓿提高了73%,而紫茎泽兰仅提高了11%.与此相反,空白地土壤微生物对紫茎泽兰的抑制强度则显著地高于当地植物.当地植物区土壤微生物群落抑制了3种当地植物的生长,却促进了紫茎泽兰的生长.4种不同来源的土壤微生物群落都提高了紫茎泽兰相对优势度,重度入侵地土壤微生物群落提高紫茎泽兰相对优势度最为显著,比未入侵区土壤微生物群落对紫茎泽兰相对优势度的影响平均高出24%.结果表明,紫茎泽兰入侵改变了的土壤微生物群落抑制了当地植物的生长,却增强了紫茎泽兰的竞争能力^[34-36];而进一步室内研究证实,紫茎泽兰的根系和茎叶浸提液可

以改变土壤微生物群落,促进根际细菌的生长;同时紫茎泽兰根际土壤中存着丰富的芽孢杆菌和假单胞菌,这些优势细菌类群对土传病害番茄枯萎病菌和青枯病菌有不同程度的强拮抗作用,而这可能是紫茎泽兰不受土传病害侵扰的原因^[37].

2.5 生态系统对紫茎泽兰的抵御作用

生态系统的异质性是影响外来入侵生物成功入侵及扩张的重要因素.前期研究发现^[2,38],多样化和复杂的生境对紫茎泽兰的抵御能力强,干扰生境有利于紫茎泽兰的入侵.紫茎泽兰幼苗对不同土壤类型和肥力具有较高的适应能力,对土壤环境的强适应性是紫茎泽兰能够入侵成功的原因之一.例如,在紫茎泽兰入侵的不同生境中,撂荒地生境单优群落的紫茎泽兰种子的活力及千粒重均最高,林区中的紫茎泽兰种子千粒重虽然高于农田,但其种子活力最低^[38,39].紫茎泽兰幼苗的发生量与微生境受干扰程度、微生境中土壤水分含量成正相关,行道边和撂荒地两个微生境对紫茎泽兰入侵的抵御能力最差,林区对紫茎泽兰入侵的抵御能力较强,灌木林的抵御能力最强;土壤湿度大的生境更容易受到紫茎泽兰的入侵^[38].

对不同生态系统中群落结构特征的研究表明,撂荒地由于过度放牧或人为严重干扰,植物多样性低,剩余空间生态位多,紫茎泽兰易于入侵定居和扩张,生态系统的抵御机制主要在于本地植物的繁殖能力和对空间、土壤营养等环境资源的竞争力;马尾松林地植物多样性较高,覆盖度大,紫茎泽兰较为容易入侵定居和扩张,生态系统的抵御机制主要在于林冠对紫茎泽兰光照的郁蔽作用和原有植被对土壤营养资源的竞争;农林交错带一般土壤肥沃,水分充足,植物多样性高,紫茎泽兰难于入侵定居和扩张,生态系统的抵御机制主要在于植物的多样性阻抗及人为耕作管理的干扰.同时,采取“空间换时间”的方法,根据紫茎泽兰在群落中的分布密度及其年龄结构,将紫茎泽兰群落分为初入侵期、快速扩张期和单优群落期3个入侵阶段.研究结果表明,初入侵区群落的丰富度最高,该阶段,由于生态系统能够提供较多空余生态位而本地植被对紫茎泽兰入侵的抵御作用最强;快速扩张期,紫茎泽兰既能通过种子成苗,又能由基部孽生出新的植株,本地植物的盖度随着紫茎泽兰的扩张而显著降低,同时紫茎泽兰在遗传

上的“后适应机制”表现十分明显, 当其遇到原有植被的阻扰时, 紫茎泽兰可以匍匐生长并在茎上生根和萌发出大量新枝, 从而增强竞争能力, 逐渐排斥或取代本地植物, 生态系统的抵御能力有所减弱. 单优群落时, 紫茎泽兰因其强大的繁殖力和旺盛的生命力而占据绝对的竞争优势, 其他植物几乎被完全排斥或替代. 该阶段, 生态系统的抵御能力几乎完全消失. 可见, 生态系统对紫茎泽兰的抵御能力并非固定不变, 而是随着入侵的阶段呈现出递减的规律^[39,40].

对一年生和多年生禾本科植物型、一年生和多年生非禾本科植物型及其混合植物型群落的研究表明, 紫茎泽兰种子易于在非禾本科植物群落入侵建立, 在禾本科植物群落则较难. 物种多样性高的群落对紫茎泽兰发芽存活的抑制能力比单种种群强^[41]. 可见, 恢复和保护本地植物的多样性将是抵御紫茎泽兰入侵扩张的有效途径之一.

2.6 紫茎泽兰的可持续控制基础

在明了紫茎泽兰种群形成与扩张过程中的遗传分化与演变、生态适应和种间竞争机制, 及生态系统抵御机制的基础上, 结合紫茎泽兰可持续控制的策略和目标, 重点研究紫茎泽兰的植物竞争替代的生态修复技术, 并对现行的生物防治技术的控制效应及应用潜力进行评价.

(1) 紫茎泽兰竞争替代的生态修复. 紫茎泽兰具有较强的竞争替代本地植物的能力, 对已形成的紫茎泽兰单一优势群落实施植物替代具有较大的难度, 但对铲除后的生境, 采用植物替代控制和增加植物多样性的生态修复方法, 可防止紫茎泽兰的再次入侵. 室内盆栽竞争实验证实, 紫茎泽兰幼苗期相对于伴生植物马唐、牛膝菊和牧草黑麦草、非洲狗尾草是一个弱势竞争者, 竞争植物对紫茎泽兰的竞争抑制效应随其混种密度比例的增加而变强. 其中, 非洲狗尾草的竞争替代效应最强, 当紫茎泽兰与非洲狗尾草的相对密度比例为 1/3 时, 紫茎泽兰植株的生长已受到严重制约, 生物量降低 80% 以上^[41-49]. 适度增加土壤肥力和土壤水分, 可以提高黑麦草和狗尾草的竞争能力. 这是由于黑麦草和狗尾草的光合氮素利用效率、光合磷素利用效率、光合水分利用效率、相对生长速率和净同化速率均比紫茎泽兰增加更为迅速; 刈割也可以促进黑麦草的竞争能力; 推迟种植则不利于黑麦草对紫茎泽兰的替代控制^[41,43,50]. 非洲狗

尾草对紫茎泽兰竞争替代的野外多年实验进一步证实, 非洲狗尾草可能成功取代紫茎泽兰. 采用中密度 (45 株/m²) 以上生态模式建立非洲狗尾草种群, 可有效遏制紫茎泽兰的生长, 抵御和控制其入侵^[44]. 对其竞争效应的土壤酶活性和土壤养分的变化及其规律研究表明, 非洲狗尾草对土壤含氮化合物的活化能力比紫茎泽兰强, 并能在种间竞争中强烈抑制紫茎泽兰对土壤含磷、含钾化合物的活化能力, 这可能是其竞争取胜的原因^[45,46,51,52].

(2) 紫茎泽兰生防作用物的控制效应. 传统的生物防治策略一直被认为是控制外来入侵生物的最有力的措施之一. 但目前对紫茎泽兰生物防治的研究表明, 单靠某一项技术还不足以控制紫茎泽兰的危害. 就天敌昆虫而言, 研究发现泽兰实蝇 (*Procecidochares utilis* Stone) 对紫茎泽兰具有较高的寄生率, 可明显降低紫茎泽兰种子萌发率, 但虫瘿感染对紫茎泽兰的植株增高生长没有显著影响. 生境不同不仅对其上生长的紫茎泽兰株高有显著影响, 而且显著影响泽兰实蝇对紫茎泽兰的寄生率, 如其寄生率在林下和林缘旷地分别平均为 41.2% 和 55.4%. 调查发现, 中国的 3 种寄生蜂对泽兰实蝇具有很高的寄生率 (73%), 其可能是泽兰实蝇控害效果不理想的主要原因之一^[38,53].

在生防菌方面, 已分离到自然致病真菌链格孢菌 (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissler) 19 个菌株, 其菌丝体比孢子的致病性更强, 能引起紫茎泽兰的叶片褐斑病. 对这 19 个菌株和 3 个其他来源菌株的 5.8S rDNA 及其两侧的 ITS1 和 ITS2 区的序列分析显示, 链格孢菌菌株的致病性差异明显; 21 株链格孢菌菌株在 5.8S rDNA 及其两侧的转录间区 (ITS 区) 的序列无差异, 而与百日草链格孢菌 (*Alternaria zinniae* MB Ellis) 的序列差异显著, 表明 21 株链格孢菌菌株属种内变异; 采用 AFLP 分子标记技术对 21 株链格孢菌的 DNA 扩增片段长度多态性做进一步分析, 表明链格孢菌自然变异群体内存在很高的遗传多样性, 链格孢菌菌株的相似性与其地理来源有一定的相关性; 但基于 AFLP 标记划分的 AFLP 类群与基于寄主病情指数划分的致病力类群间关系不尽相同^[54]. 化学分析表明, 链格孢菌使紫茎泽兰致病的主要原因是其产生的毒素 AAC-Toxin 为细交链孢菌酮酸. 该毒素是一种触杀性毒素, 具有杀草谱广、高活性、杀草迅速、易降解和作用需光的特性, 具有较好的应

用前景; 其对紫茎泽兰的致病机理表现为光合放氧速率和表观量子效率均明显降低, 主要作用位点在类囊体膜上, 主要抑制了光系统 II 的电子传递活性^[55].

3 小结与展望

外来物种成功入侵是其本身的生物学特性、被入侵生境的可入侵性或敏感性及两者的相互作用的结果^[56,57]. 外来入侵物种可以通过与其生存环境相协调的过程来改变其自身的结构和功能以适应不同的环境. 本文显示, 入侵中国的紫茎泽兰种群具有丰富的遗传多样性, 并产生一定程度的适应性进化, 在自然形态结构上已出现一些适应性的性状. 但目前的结果是否支持入侵竞争力增强进化假说(Evolution of increased competitive ability Hypothesis)^[58,59]还有待进一步研究. 因此, 为了进一步明确紫茎泽兰对环境的适应性改变究竟是其遗传本质的改变还是表型可塑性对环境的结果, 需要深入研究紫茎泽兰遗传多样性与入侵力的关系, 尤其是进行不同地理种群(特别是原产地种群)的“同质园”比较生物学研究, 以及已明确遗传背景差异的不同地理种群对环境胁迫因子的响应及其机制的研究. 通过评价紫茎泽兰不同自然种群的耐旱、耐高温和耐低温能力, 以及温度胁迫基因的研究, 筛选出对 2 种环境生态因子抗性差异显著的紫茎泽兰种群, 为进一步阐明入侵生物紫茎泽兰不同自然种群对生态环境胁迫的适应机制提供了实验材料和理论基础. 同时, 外来植物紫茎泽兰在入侵中国的过程中对当地气候环境具有了一定的适应性, 随着时间的延长, 适应性有可能逐渐增强, 并进一步扩大其分布范围, 对中国的生态系统将产生更大的负面影响. 因此, 关于紫茎泽兰适应性的差异与适应性进化之间的关系, 以及相关的调控基因及其功能研究是进一步深入研究的重点.

已有的一些研究表明, 外来入侵杂草除了本身的宽广的适应能力、旺盛的生命力及强大的繁殖力外, 其分泌或释放的化感物质对其他植物的抑制/克生作用, 也是外来杂草入侵后成功扩展的重要因素^[60,61]. 本结果显示, 紫茎泽兰强烈的化感作用在其种群竞争扩张中起到了重要的作用. 但有关紫茎泽兰化感作用还需进一步深入研究, 包括紫茎泽兰植株体内主效化感物质的主要生理运转途径; 不同生育期和

环境影响下, 紫茎泽兰分泌主效化感物质的含量变化; 主效化感物质之间, 以及它们与其他化感作用途径之间的协同作用; 主效化感物质在不同入侵地带和性质土壤中的含量、运转和降解状况; 主效化感物质对模式受体植物的分子水平作用机理的研究; 本地植物对紫茎泽兰化感作用的适应性进化等.

随着对生态系统地下部分重要性认识的深入, 越来越多的研究人员开始重视研究外来植物入侵对土壤生物多样性及生态系统过程的影响^[62,63], 因此, 入侵植物与入侵地土壤微生物的互作关系是外来入侵植物与入侵地生境互作关系的重要研究内容. 本研究显示, 紫茎泽兰可以改变土壤微生物群落, 进而提高土壤养分水平, 促进自身生长, 增强竞争力. 这对于外来入侵植物是否为一种普遍现象, 还需针对其他入侵植物与土壤微生物的互作关系加以证实. 另外, 土壤微生物群落的改变促进紫茎泽兰生长和竞争, 但其深入的机制目前仍不甚清楚. 土壤微生物可能活化了土壤营养, 加速了入侵植物的养分吸收; 或是入侵植物与入侵地土壤微生物形成了菌根真菌; 或是入侵植物根际微生物的驱避病原菌作用使其逃避了土壤病原菌的侵扰; 或是入侵植物可以在根系周围聚集大量病原菌, 它们大大抑制了当地植物的生长. 进一步的研究需要把紫茎泽兰对土壤微生物群落的改变与土壤养分转化、紫茎泽兰养分吸收联系起来, 才能对上述机制提供有力的实验证据. 紫茎泽兰入侵对土壤生态的影响在某些方面存在有利的一面, 如提高了土壤中植物可直接吸收的养分, 也增加了细菌生理群落(自生固氮菌和氨氧化细菌), 这是紫茎泽兰在土壤中留下的“遗产”. 在实施生态修复过程中, 考虑土壤微生物对紫茎泽兰和替代植物的反馈关系可以取得更好的效果; 同时, 如何利用紫茎泽兰入侵对土壤生态影响中的有利一面提高生态替代质量也是一个非常有价值的研究方向.

紫茎泽兰具有极易形成单优群落的能力, 唯有连根铲除方能恢复本土植被, 但由于紫茎泽兰具有明显的先锋植物特性, 加之具有长久性土壤种库, 所以铲除后的生境极有可能会被再次入侵. 采取替代控制的生态恢复方法, 即利用替代植物的种间竞争特性来抑制紫茎泽兰再入侵是有效的控制方法之一, 可能促使自然生态系统的逐步恢复. 因为, 外来生物能否成功入侵除了取决于自身的生态适应、遗传适应、原产地与入侵地的生物气候相似性外, 生态系统的可入侵性(生物群落的抗性与敏感性)和生态位机遇是决定外来

物种扩张和暴发的重要因素; 复杂稳定的生态系统也有助于增加对紫茎泽兰的抵御作用. 但利用植物替代策略实施大规模紫茎泽兰生态修复工程还需进行大量深入持续多年的野外实验研究. 目前, 在中国采用泽兰实蝇和生防真菌来控制紫茎泽兰, 野外应用效果均不理想. 但泽兰实蝇在许多国家和地区已作为一项关键措施用来控制紫茎泽兰的危害, 并先后获得成功^[2,64]. 可见, 需要深入研究影响紫茎泽兰生防作用物控制效应的环境影响因子.

虽然, 近年来紫茎泽兰的危害性已引起了人们的警觉和注意, 但针对其入侵机制, 对入侵地群落结构和功能的影响, 入侵后的建群、发展和潜在危害以及综合防除等方面的研究, 广度和深度尚远远不够, 亟需从多角度综合研究其入侵机制, 并在防除的同时开展对紫茎泽兰的综合利用研究, 如可通过加强对紫茎泽兰的开发利用减轻其危害. 中国已在利用紫茎泽兰精油或气味对植食性害虫的触杀和驱避等方面开展了研究^[65-68].

参考文献

- 1 强胜. 世界恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状. 武汉植物学研究, 1998, 16: 366-372
- 2 王进军. 紫茎泽兰. 重要农林外来入侵物种的生物学与控制. 万方浩, 郑小波, 郭建英, 主编. 北京: 科学出版社, 2005. 650-661
- 3 赵国晶, 马云萍. 云南省紫茎泽兰的分布与危害的调查研究. 杂草学报, 1989, 3: 37-40
- 4 Wang R, Wang Y Z. Invasion dynamics and potential spread of invasive alien plant species, *Ageratina adenophora*, in China. Divers Distrib, 2006, 12: 397-408
- 5 Lu Z J, Ma K P. Spread of the exotic crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) across southwest China along roads and streams. Weed Sci, 2006, 54: 1068-1072
- 6 O'Sullivan B M. Crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) toxicity in horse. Aust Veter J, 1979, 62: 30-32
- 7 Baruah N C, Sarma J C, Sarma S, et al. Seed germination and growth inhibitory cadinenes from *Eupatorium adenophorum* Spreng. J Chem Ecol, 1994, 20: 1885-1892
- 8 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来生物入侵的现状及其外来入侵生物的研究与管理对策. 生物多样性, 2002, 10: 119-125
- 9 Zhu P, Tang X Q, Xu H G. Model study on loss assessment of invasion species. World J Modell Simul, 2005, 1: 19-26
- 10 Xu H G, Ding H, Li M Y, et al. The distribution and economic losses of alien species invasion in China. Biol Invasions, 2006, 8: 1495-1500
- 11 丁晖, 徐海根, 刘志磊. 外来入侵植物紫茎泽兰对植物多样性的影响. 生态与农村环境学报, 2007, 23: 29-32, 75
- 12 吴天马, 丁晖, 刘志磊, 等. 外来入侵植物紫茎泽兰对土壤养分的影响. 生态与农村环境学报, 2007, 23: 94-96
- 13 桂富荣. 紫茎泽兰的遗传多样性及其种群结构分析. 中国农业科学院博士学位论文. 北京: 中国农业科学院研究生院, 2006. 156
- 14 桂富荣, 郭建英, 万方浩. 中国不同地理梯度下紫茎泽兰种群遗传多样性的变化. 华北农学报, 2006, 21: 72-78
- 15 桂富荣, 郭建英, 万方浩. 用 ISSR 标记分析不同地区紫茎泽兰种群的遗传变异. 分子细胞生物学报, 2007, 40: 41-48
- 16 黄文坤. 紫茎泽兰群体遗传变异分析及化感作用相关基因的克隆. 湖南农业大学博士学位论文. 长沙: 湖南农业大学, 2007. 132
- 17 黄文坤, 郭建英, 万方浩, 等. 紫茎泽兰群体遗传多样性及遗传结构的 AFLP 分析. 农业生物技术学报, 2007, 15: 992-1000
- 18 Gui F R, Wan F H, Guo J Y. Population genetics of *Ageratina adenophora* using inter-simple sequence repeat (ISSR) molecular markers in China. Plant Biosystems, 2008, 142: 255-263
- 19 Gui F R, Wan F H, Guo J Y. Population structure of the invasive species, *Ageratina adenophora* as revealed by ISSR-PCR markers. Russ J Plant Physiol, 2009, 56: 410-416
- 20 段惠, 强胜, 苏秀红, 等. 用 AFLP 技术分析紫茎泽兰的遗传多样性. 生态学报, 2005, 25: 2109-2114
- 21 贺俊英, 强胜, 金海玉. 外来植物紫茎泽兰 18 个种群的茎叶形态结构比较研究. 西北植物学报, 2005, 25: 1089-1095
- 22 苏秀红, 强胜, 宋小玲. 不同地理种群紫茎泽兰耐热性差异的比较分析. 西北植物学报, 2005a, 25: 1766-1771
- 23 苏秀红, 宋小玲, 强胜, 等. 不同地理种群紫茎泽兰种子萌发对干旱胁迫的响应. 应用与环境生物学报, 2005b, 11: 308-311
- 24 Li H, Qiang S, Qian Y L. Physiological response of different crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) populations to low temperature. Weed Sci, 2008, 56: 196-202
- 25 Gong W N, Yue M, Xie B Y, et al. Inhibition of citrate synthase thermal aggregation *in vitro* by recombinant small heat shock proteins. J Microbiol Biotechnol, 2009, 1628-1634
- 26 Gong W N, Xie B Y, Wan F H, et al. Molecular cloning, characterization, and heterologous expression analysis of heat shock protein genes

- (*hsp70* and *hsp90*) of the invasive alien weed, *Ageratina adenophora* (Asteraceae). *Weed Biol Manage*, 2010, 10: 91–101
- 27 张学文, 刘亦学, 刘万学, 等. 植物化感物质及其释放途径. *中国农学通报*, 2007a, 23: 295–297
- 28 张学文, 刘万学, 万方浩, 等. 紫茎泽兰不同部位化感作用研究. *河北农业大学学报*, 2007b, 30: 68–71, 76
- 29 杨国庆. 紫茎泽兰淋溶主效化感物质的分离鉴定及其对早稻幼苗的作用机理. 中国农业科学院博士学位论文. 北京: 中国农业科学院研究生院, 2006. 132
- 30 Yang G Q, Wan F H, Liu W X, et al. Physiological effects of allelochemicals from leachates of *Ageratina adenophora* (Spreng.) on rice seedlings. *Allelopathy J*, 2006, 18: 237–246
- 31 Yang G Q, Wan F H, Liu W X, et al. Influence of two allelochemicals from *Ageratina adenophora* Sprengel on ABA, IAA and ZR contents in roots of upland rice seedlings. *Allelopathy J*, 2008, 21: 253–262
- 32 王紫娟, 刘万学, 蔡静萍, 等. 紫茎泽兰根系分泌物对早稻的化感作用. *现代农业科技*, 2007a, 16: 71–72
- 33 王紫娟, 刘万学, 万方浩, 等. 不同环境因子对紫茎泽兰根系分泌物化感作用的影响. *中国农学通报*, 2007b, 23: 351–357
- 34 Niu H B, Liu W X, Wan F H, et al. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant Soil*, 2007, 294: 73–85
- 35 牛红榜, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响. *生态学报*, 2007a, 27: 3051–3060
- 36 李会娜, 刘万学, 戴莲, 等. 紫茎泽兰入侵对土壤微生物、酶活性及肥力的影响. *中国农业科学*, 2009, 42: 3964–3971
- 37 牛红榜, 刘万学, 万方浩, 等. 紫茎泽兰根际土壤中优势细菌的筛选鉴定及拮抗性评价. *应用生态学报*, 2007b, 18: 2795–2800
- 38 王文琪, 王进军, 赵志模. 不同微生境中泽兰实蝇寄生对紫茎泽兰有性繁殖的影响. *植物保护学报*, 2006a, 33: 391–395
- 39 王文琪, 王进军, 赵志模. 环境因素对紫茎泽兰种子萌发的影响. *中国农学通报*, 2006b, 22: 345–349
- 40 王文琪, 王进军, 赵志模. 紫茎泽兰种子种群动态及萌发特性. *应用生态学报*, 2006c, 17: 982–986
- 41 蒋智林. 入侵杂草紫茎泽兰与非入侵草本植物竞争的生理生态机理研究. 中国农业科学院博士学位论文. 北京: 中国农业科学院研究生院, 2007. 107
- 42 周泽建, 周美兰, 刘万学. 三种植物在不同肥力下对紫茎泽兰的生态控制效果. *中国农学通报*, 2006, 22: 361–364
- 43 朱宏伟, 孟玲, 李保平. 黑麦草与入侵杂草紫茎泽兰苗期的相对竞争力. *应用与环境生物学报*, 2007, 13: 29–32
- 44 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 非洲狗尾草与紫茎泽兰的竞争效应. *中国农业科学*, 2008a, 41: 1347–1354
- 45 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 紫茎泽兰与非洲狗尾草单、混种群落土壤酶活性和土壤养分的比较. *植物生态学报*, 2008b, 32: 900–907
- 46 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 紫茎泽兰与本地植物群落根际土壤酶活性和土壤肥力的差异. *农业环境科学学报*, 2008c, 27: 660–664
- 47 赵林, 孟玲, 李保平. 施肥对苗期紫茎泽兰和黑麦草相对竞争力及生长表现的影响. *生态学杂志*, 2007, 26: 1743–1747
- 48 赵林, 李保平, 孟玲, 等. 不同氮和磷营养水平下紫茎泽兰和黑麦草苗期的相对竞争力. *草业学报*, 2008a, 17: 145–149
- 49 赵林, 李保平, 孟玲. 施肥和刈割对紫茎泽兰禾黑麦草苗期竞争的研究. *草业学报*, 2008b, 17: 151–155
- 50 王志飞, 孟玲, 李保平. 紫茎泽兰与黑麦草苗期相对竞争力和生长特征的影响. *热带亚热带植物学报*, 2008, 16: 199–204
- 51 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 紫茎泽兰入侵对土壤肥力特征的影响及其动态研究. *农业环境科学学报*, 2008d, 27: 267–272
- 52 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 等. 植物竞争能力测度方法及其应用评价. *生态学杂志*, 2008e, 27: 985–992
- 53 王志飞, 李保平. 本土寄生蜂对移植天敌昆虫泽兰实蝇的寄生. *中国生物防治*, 2007, 23: 115–118
- 54 常纓, 王义权, 强胜. 链格孢菌菌株致病性及其遗传差异性. *应用与环境生物学报*, 2005, 11: 486–489
- 55 Chen S G, Xu X M, Dai Xin B, et al. Identification of tenuazonic acid as a novel type of natural photosystem II inhibitor binding in QB-site of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochim Biophys Acta*, 2007, 1767: 306–318
- 56 Lodge D M. Biological invasions-lessons for ecology. *Trends Ecol Evol*, 1993, 8: 133–137
- 57 Vila M, Weiner J. Are invasive plant species better competitors than native plant species? –evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 2004, 105: 229–238
- 58 Crawley M J. What makes a community invisable? In: Gray A J, Crawley M J, Edwards P J, eds. *Colonization, Succession and Stability*. Oxford: Blackwell Scientific, 1987. 429–453
- 59 Blossey B, Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol*, 1995, 83: 887–889
- 60 Callway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 290: 521–523
- 61 Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*,

- 2003, 301: 1377–1380
- 62 Bååth E, Diaz-Raviña M, Frostegård Å, et al. Effect of metal-rich sludge amendments on the soil microbial community. *Appl Environ Microbiol*, 1998, 64: 238–245
- 63 Buckley Y M, Downey P S, Fowler V, et al. Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. *Ecology*, 2003, 84: 1434–1440
- 64 Bess H A, Haramoto F H. Biological control of Pamakani *Eupatorium adenophorum* in Hawaii by a tephritid gall fly, *Procecidochares utilis*. 1. population studies of the weed, the fly and the parasites of the fly. *Ecology*, 1959, 40: 244
- 65 傅响, 宋启示, 方绮军. 紫茎泽兰化学成分及其生物活性研究进展. *云南农业大学学报*, 1999, 14: 411–415
- 66 李云寿, 邹华英, 佘注, 等. 紫茎泽兰精油各馏分对4种仓库害虫的杀虫活性. *西南农业大学学报*, 2000, 22: 331–332
- 67 程丽坤, 刘小侠, 张青文, 等. 紫茎泽兰提取物对美洲大蠊和米蛾的忌避活性研究. *昆虫知识*, 2007a, 44: 538–541
- 68 程丽坤, 刘小侠, 张青文, 等. 紫茎泽兰乙醇提取物对棉铃虫生长发育和繁殖力的影响. *昆虫学报*, 2007b, 50: 304–308