

论 DNA C-值与植物入侵性的关系

倪丽萍¹, 郭水良^{1,2*}

(1. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江 金华 321004; 2. 上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200234)

摘要:外来植物的入侵已引起世界普遍关注, 强调并迅速提高对外来植物的预警能力是目前首当其冲的任务, 由此, 如何预测植物的入侵能力, 也就成为入侵生态学的一个核心问题。20 世纪 90 年代以来, 关于植物入侵争论的焦点集中于入侵植物本身的生物学特点或入侵生境特点, 然而, 争议多于结论, 至今未能找出有效预测外来植物入侵性的答案。着重从 DNAC-值与植物入侵性关系这一角度进行论述。自 20 世纪 30 年代以来, 染色体数目、大小、倍性在细胞水平的变化被认为可能与植物入侵性相关, 因为染色体数目、大小变化是物种在细胞水平上的一种表型变异形式, 而细胞水平累积的效应有可能决定着植物整体水平上对环境的适应能力, 从而决定植物的分布范围, 最终与入侵性相关。但是, 这些领域的研究也没有得到一致的结论。近年来, 人们将注意力转移至被子植物 DNAC-值变化在植物环境适应中的生物学意义。现有资料表明, DNAC-值与细胞大小、体积、重量、发育速率等细胞水平上的表型特征存在正相关关系, 这些与核型相关的 DNAC-值的影响效应, 可扩展到多细胞植物有机体的发育速率, 在植物生活史的各个阶段起作用, 其中就影响到两个受时间因子限制同时又与植物分布相关联的特征——最短世代时间及生活周期类型, 而许多入侵成功植物即表现为世代时间短等特点, 对于入侵性植物, 其不可避免会受生长时间及分布环境的限制, 如能保证其在这两方面占有优势便能入侵成功。已有研究表明, 某些外来入侵种比同属其它种类具有较低的核 DNA 含量, 由此, 提出通过研究植物 DNAC 值, 就有可能预测植物入侵能力的强弱, 低 DNAC-值的植物具有更强的适应环境的能力, 即与入侵性大小呈负相关, 这为发现新的植物入侵性预测指标提供了思路。

关键词:生物入侵; 核 DNA C-值; 核型; 最短世代时间; 生活周期类型

文章编号:1000-0933(2005)09-2372-10 **中图分类号:**Q16, Q945, Q948 **文献标识码:**A

Review on relationship between invasiveness of plants and their DNA C-value

NI Li-Ping¹, GUO Shui-Liang^{1,2*} (1. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, 321004, China; 2. College of Life and Environmental Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2372 ~ 2381.

Abstract: More and more attention has been paid to invasive plants and their impact on native species, communities, and ecosystems. Prediction of the invasive potentials of alien species is an important subject in invasion ecology. Since the 1990s, most literature on predicting weediness or invasiveness of plants has focused on the characteristics of the plant, or on the invaded environment. Unfortunately, there has been no satisfactory answer about what attributes make some species more invasive. At the cellular level, the large variation in chromosome number and ploidy level may be an important form of phenotypic variation contributing to invasiveness. It has been questioned since the 1930s whether such variation is of adaptive significance and whether it is related to environmental factors; however, no direct or causal links have yet been found. Because of the failure to demonstrate direct and causal relationships between chromosome number, ploidy level, and environmental factors, interest in gross genomic form has focused instead on the amount of DNA, especially after it was shown that the 1C

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30170619); 上海市高校科学技术发展基金资助项目(04DB17)

收稿日期:2004-11-27; **修订日期:**2005-04-25

作者简介:倪丽萍(1981~), 女, 浙江湖州人, 硕士, 主要从事植物生态学研究. E-mail: lipingni@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shuiliang@zjnu.cn

致谢:加州大学尔湾分校(University of California, Irvine)的 Steven D. Allison 教授对英文摘要修改润色, 在此谨表谢意

Foundation item: the National Natural Science Foundation of China (No. 30170619); Science and Technology Development Foundation of Shanghai High School (No. 04DB17)

Received date: 2004-11-27; **Accepted date:** 2005-04-25

Biography: NI Li-Ping, Master, mainly engaged in plant ecology. E-mail: lipingni@yahoo.com.cn

amount is very variable among cohesive groups of species with similar organizational complexity. Variation in DNA C-value has far-reaching biological consequences and can be of considerable adaptive and hence ecological significance, especially in angiosperms. Considerable evidence has shown that striking positive relationships exist between DNA C-value and various phenotypic characters at the cellular level (i. e. cell size and mass, rate of cell development, etc.). DNA can affect the phenotype in two ways, firstly through expression of genetic information, and secondly, through the biophysical effects of its mass and volume, the latter defined as nucleotypic effects. Nucleotypic variation in DNA C-value sets absolute limits on both the minimum size and mass of the basic unit of plant anatomy (i. e. the cell) and the minimum time needed to produce a similar cell with newly synthesized organic molecules. Moreover, such effects are additive in complex multi-cellular vascular plants, and the potential effects of genome size (DNA C-value) can apply to every cell and tissue and act on many aspects of the life history of the plant, including growth rate, seed weight, minimum generation time and type of life cycle. Therefore, it profoundly affects where, when, and how plants grow.

By reviewing current studies, we found that variation in DNA C-value has adaptive significance and is correlated with the environment and the geographical distribution of species. The success of different weed species was related many different traits, including the ability to: (1) establish quickly and display a short juvenile phase; (2) develop rapidly throughout the life cycle and have a short minimum generation time; and (3) rapidly produce many small seeds. All of these characters are known to correlate with low DNA C-value, especially in rapidly-changing environments. Thus, taking these various nucleotypic relationships together, it seems reasonable to predict that, as a class, successful weeds may tend to have smaller DNA C-values and a lower range of genome sizes than other species. In addition, plants of lower DNA C-value have more potential to acclimate to unstable environments, and become successful invaders, as evidenced by the negative relationship between nuclear DNA C-value and plant invasiveness. This review may provide a scientific basis for a predictive theory on plant invasiveness.

Key words: biological invasion; nuclear DNA C value; nucleotype; invasiveness; life history

外来生物入侵已成为世界性的生态和经济问题^[1]。随着我国对外交流的增加,外来植物引种和传入的机会在增加,我国的外来植物入侵问题日益严重^[2,3]。因此,建立我国的外来入侵植物预防体系极为重要^[4],这就需要评估新出现的外来植物或拟引进植物的入侵能力。但是,如何评估外来种的入侵性,是入侵生态学研究中的急待解决的重大理论和实践问题^[5~8]。

1 植物入侵种生物学特征的研究

长期以来,生态学家一直在寻找为什么有些物种丰富而另一些物种稀有这一基本生态学问题的答案。成功的入侵物种是否会具有使其在新分布区适合度和繁殖能力显著增强的性状?

探讨入侵种的生活史或生物学特征,始终是外来种入侵研究必不可少的基础部分,在理论上和应用中都有很大的意义,它增加了人们对生物入侵过程和机制的认识,而且,对这一问题的认识也是一个从定性研究到定量研究的过程。

关于入侵植物生物学特征的定性研究可追溯至著名的“Baker 目录”。Baker 早在 1974 年就指出^[9,10],与非杂草性相比,典型的杂草具有一系列共同的生活史特征:兼具无性及有性繁殖能力,从种子发育到性成熟的时间短,对环境异质性有很强的耐受力,尤其是通过表型的可塑性变化表现出对环境胁迫的高度适应性,这些也被称为“Baker 特征”。李博^[11]也曾列举了一些典型杂草的特征,这些特征常常被用来作为判断植物是否属于杂草或用作评价外来植物杂草化风险的指标。虽然有些入侵种确实具有一些共同的特征,然而,Mack 等^[12]认为,Baker 等所建立的类似目录的特征一般仅适用于部分物种,而且例外甚多。事实上,世界上很多最严重的入侵者都仅仅属于相对较少的几个科属^[13],大多数的生物入侵者的近亲却很少同样地具有入侵性。从另一方面讲,按照特征的吻合状况来看,世界上很多最严重的入侵者具有很多这些特征,但没有一个种具有全部特征,甚至仅有少数几个特征;而很多非入侵种却具有很多此类特征^[8]。Williamson^[14]就发现,在 49 种分布于英国的一年生外来植物中,其入侵能力与 Baker 所提供的杂草特征之间的关系并不十分显著;而 Holm 等^[15]所描述的一些世界性的恶性杂草中有些并不具有“Baker 特征”,相反,有些具有 Baker 特征的植物却不是杂草。Williamson^[16]认为“用 Baker 特征进行风险分析是没有依据的”。目前还很难提出一份所有入侵杂草所共有的性状目录^[17]。Ludsin & Wolfe 也提出利用以往经验预测物种的入侵性,进行生态风险评估并不现实^[18]。然而近年来,对大尺度的植物区系所作的分析显示,一些植物的生长形式和生境特征可以用来预测入侵的成功与否。Pysek 对自 1492 年起引入捷克的外来种分析表明,入侵的成功与否与植物的高度、生活形式和竞争力有关^[19]。在外来植物区系中的菊科植物,总是比当地植物区系的更占优势。Rejmanek 发现草本植物的入侵性可以用它在原产地的纬度范围来预测^[20]。

正因为如此,许多生态学家便试图找出其他更可行的用于预测引入物种入侵性的生物学性状指标。也有的研究采用定量的

方法来分析入侵种的特征,例如,Kolar & Lodge 对入侵成功的植物与入侵没有成功的植物的有关特征进行了比较,这些特征包括生活史、生物地理和入侵史等多种信息。结果是:成功的定居与物种来源有关,入侵史较长、无性繁殖和种子生产变异程度低(variability in seed crop)等特征与成功的入侵呈正相关,入侵者有一些共同的特点,包括 r-选择的生活史对策(利用先锋生境、世代时间短、生育力高、增长率高)等,其他特征很难得到一致的结论^[21]。他们也提出利用判别分析方法找出关键的属性,然后建立分类与回归树(categorical and regression tree),人们就可以利用它,像查检索表一样,判断该物种被引入后会成为入侵种与否^[22]。然而,缺陷是,这类模型只适用于特定生态系统中的特定类群,不能直接上升为理论。Rejmánek^[23,24]通过对 24 种松属(*Pinus*)物种的 10 种生物学特征进行筛选,提炼出种子重(M)、幼年生长周期(J)和产生大量种子之间的时间间隔(S)3 个指标,提出了一个简单的分析辨别公式: $Z = 19.77 - 0.51 \sqrt{M} - 3.14 \sqrt{J} - 1.21S$ 以进行入侵性评估,当计算某松属植物得 $Z > 0$ 则说明该植物具有入侵可能性,反之则无。当然,这种模式应用范围狭隘。另外,Janet C 等通过比较实验,得出外来入侵种比起本地种,其叶面积明显得要大得多^[25]。

总之,目前关于生物入侵的研究,往往是定性的描述多于定量的数据,看来提出具有实际可操作性的新观点是大势所趋。

2 入侵种遗传特征的研究

随着研究的深入,人们开始关注植物入侵的遗传学基础,试图通过采用包括分子生物学在内的理论与方法深入研究,以期发现影响植物入侵性的深层次原因,发现新的可行的评估指标。因为在细胞水平累积的有些效应有可能决定着植物整体水平上对环境的适应能力。关注的重点从染色体倍性、大小与植物的生态适应关系^[26,27]逐渐到了核 DNA C-值^[28~30]与植物入侵能力、杂草性间的关系。

2.1 作为表型适应性表征的遗传物质形式

植物对环境的适应能力决定了其分布范围,而染色体数目、大小变化是物种的一种在细胞水平上的表型变化形式^[26]。于是,人们就有理由提出这样的问题:这种变化是否是植物对环境的适应能力有关,从而直接或间接地影响植物的分布?如果答案肯定的话,那就有可能简单得通过植物总染色体形态解剖知识来预测该植物的分布。这个主意简单,很诱人,同时似乎又容易进行试验。

于是,从 20 世纪 30 年代以来,生物学家们就开始探索染色体数目、形态变化跟植物外形、分布及环境因子之间的关系。主要用两种方法:一是在特定物种、属或者科中,探寻不同染色体大小或数量、倍性水平的物种与其地理和生境分布间的关系;二是更广泛地在本地植被或植物种群中,或者是不同类群间(例如单子叶植物与双子叶植物),或者不同生活型间(特别是一年生,多年生,草本型与木本型之间),或者不同的地理分布群间(例如温带类群与热带类群)比较具有不同染色体大小或数量,倍性水平和 DNA 含量的植物出现的频率^[26]。

2.2 染色体大小、数目、倍性水平与植物分布

在许多特定的例子中,染色体变化跟植物分布或环境相关。不同细胞型往往占据着具有不同湿度、光照、温度或者特殊栽培条件的小生境。资料表明,在欧洲的常春藤叶婆婆纳(*Veronica hederifolia* L.),存在着 3 个倍性不同的半隐种,在它们外形上仅在被毛和叶形上存在不明显的差异,但在其分布特性上有明显的差异,六倍体和二倍体个体在分布上表现出明显的杂草性^[31,32]。藿香蓟(*Ageratum coryzoides*)($2n=40$)和小果藿香蓟(*A. microcorpus*)($2n=10$),前者染色体是后者加倍而成,在生态特性上,前者具有杂草性,而后者是非杂草^[33]。在草甸碎米荠(*Cardamine pratensis*)中,染色体数目少的植物偏好干一点的生境^[34]。相似的,二倍体无花果毛茛(*Ranunculus ficaria*)在向阳和背阳地都广布,而比较少见的四倍体物种则只主要分布在局部的背阳地^[35]。比起四倍体类型($2n=52$)的岩高兰(*Empetrum nigrum*),二倍体($2n=26$)的岩高兰就分布在海拔低一点的温带地区^[36]。

早期的研究似乎表明遗传物质的变化可能具有生态重要性,在染色体数目和形态与植物体的形态,与植物的生境及地理分布之间有明显的相关性趋势。Levin & Funderberg^[37]比较了分布于不同科属的 892 种被子植物后,发现温带植物的基因组大小大体上要比热带植物大;Hagerup^[38]和 Tischler^[39]指出,在欧洲,被子植物中多倍体植被出现的几率随着纬度的提高而增加。

然而,Lewis^[36]在他的著作中表明有些多倍体植物比二倍体类型生长在更低纬度或海拔,说明之前的结论是不确切的。Bennett 也指出二倍体可能就分布在高纬度,而多倍体的则生长在低纬度,或者相反,这取决于物种^[26]。

综上,植物染色体领域前 50 多年的研究结果表明,染色体性状的变化跟植物形态和分布之间存在相关性,确实,也跟环境因子相关。然而尚无得出一致的结论,以至染色体数目、大小或倍性水平跟环境因子间的简单规则以及普遍的因果关系的正确性就受到质疑。Ehrendorfer^[40]甚至总结说:‘……很显然,在多倍性跟被子植物生态、生境或分布间无直接普遍联系’。

由于无法证明染色体数目、倍体水平与环境特征之间存在直接因果关系,人们便将注意力转到了 DNA 数量上。由于 DNA 在决定表型变异中的重要作用,那么 DNA 就有可能与植物的生态适应间存在某种关系^[26]。

3 核 DNA C-值

3.1 概念

核 DNA C-值,即为基因组大小。基因组是指细胞或生物所携带的一整套遗传信息,简单的说,一个物种的单倍体的染色体的数目称为该物种的基因组(genome)^[41]。基因组大小(genome size)即指该倍染色体组的 DNA 含量,基因组大小又称 DNA C-值^[42]。

真核生物的基因组大小(C 值)与生物的复杂性及基因组所含的基因数量之间看来没有什么联系,例如,变形虫显然比哺乳动物低级,基因数也应该比后者要少,可具有最大 C 值的生物不是哺乳动物而是两种变形虫。此外,有一些复杂性看来相似的生物,如洋葱与百合,果蝇与蝗虫等,都有着极大的 C 值差异。这种 C 值与基因组中所含的遗传信息的认定数量间缺乏对应的现象,即 C-值悖论,或称 C-值佯谬(C-value paradox)^[43]。C-值悖论并非是一种偶然现象,在许多姐妹种(即一些相互在形态上极为相似,以至表型上不可区分的种)中也是很明显的。在原生生物,真骨鱼,两栖类和显花植物中,已发现许多 C 值相差极大的姐妹种^[42,43]。

已有资料显示,1C 值在具有相似组织结构复杂性的被子植物近缘种之间有很大的变异性^[30]。核 DNA C-值是一个与植物基本生物学、植物地理学特性有关的重要指标^[26,30]。

3.2 DNA C-值与细胞水平特征间的关系

自从 20 世纪 60 年代以来,大量的证据显示 DNA 含量的变化跟很大范围的表型特征相关,被子植物在这些工作中起着显著的作用^[44~47]。特别是,DNA 含量在种间的变化表明其与细胞大小、质量特征以及细胞发育速率都呈显著正相关。

3.2.1 DNA C-值和细胞大小 大量的研究表明,DNA C 值跟有丝分裂中期及无丝分裂期间染色体总长度/总体积呈正相关^[48~50],跟核物质总体积及间期核总体积呈正相关^[51,52],跟细胞面积、体积呈正相关^[53],甚至跟每个保卫细胞中的叶绿体数目呈正相关^[54]。图 1 显示的是每个根尖细胞中期染色体总体积(total mitotic metaphase volume)跟 DNA 含量(1C amount)间的关系^[49],图 2 比较了 DNA 含量跟被子植物顶端分生组织细胞核体积(nuclear volume)之间的关系^[51]。虽然细胞的形状和大小不仅仅由 DNA C 值决定,在 DNA 含量恒定的有机体内和有机体间,细胞的形状和大小也会有很大地变化,但是,具有高 DNA 含量的物种明显的细胞普遍要大。关于这个现象普遍性的更多的证据见下面图 3,图中显示 DNA C 值跟英国 37 种普通草本被子植物叶表皮细胞线性尺寸之间的关联。

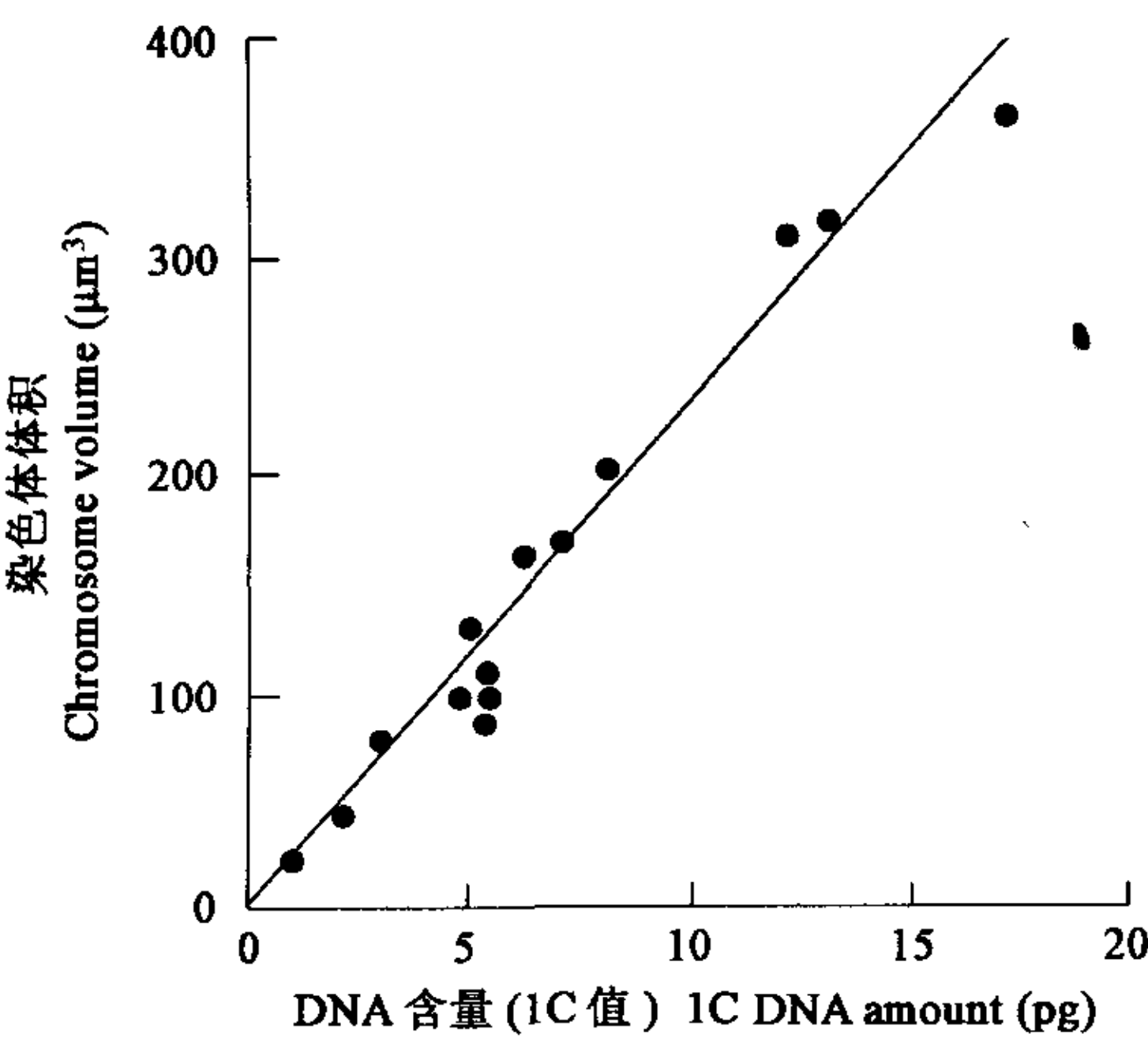


图 1 14 种植物平均每个细胞有丝分裂中期染色体总体积与 1C 值间的关系^[49]
Fig. 1 Relationship between 1C amount per cell and total mitotic metaphase volume per cell in 14 species^[49]

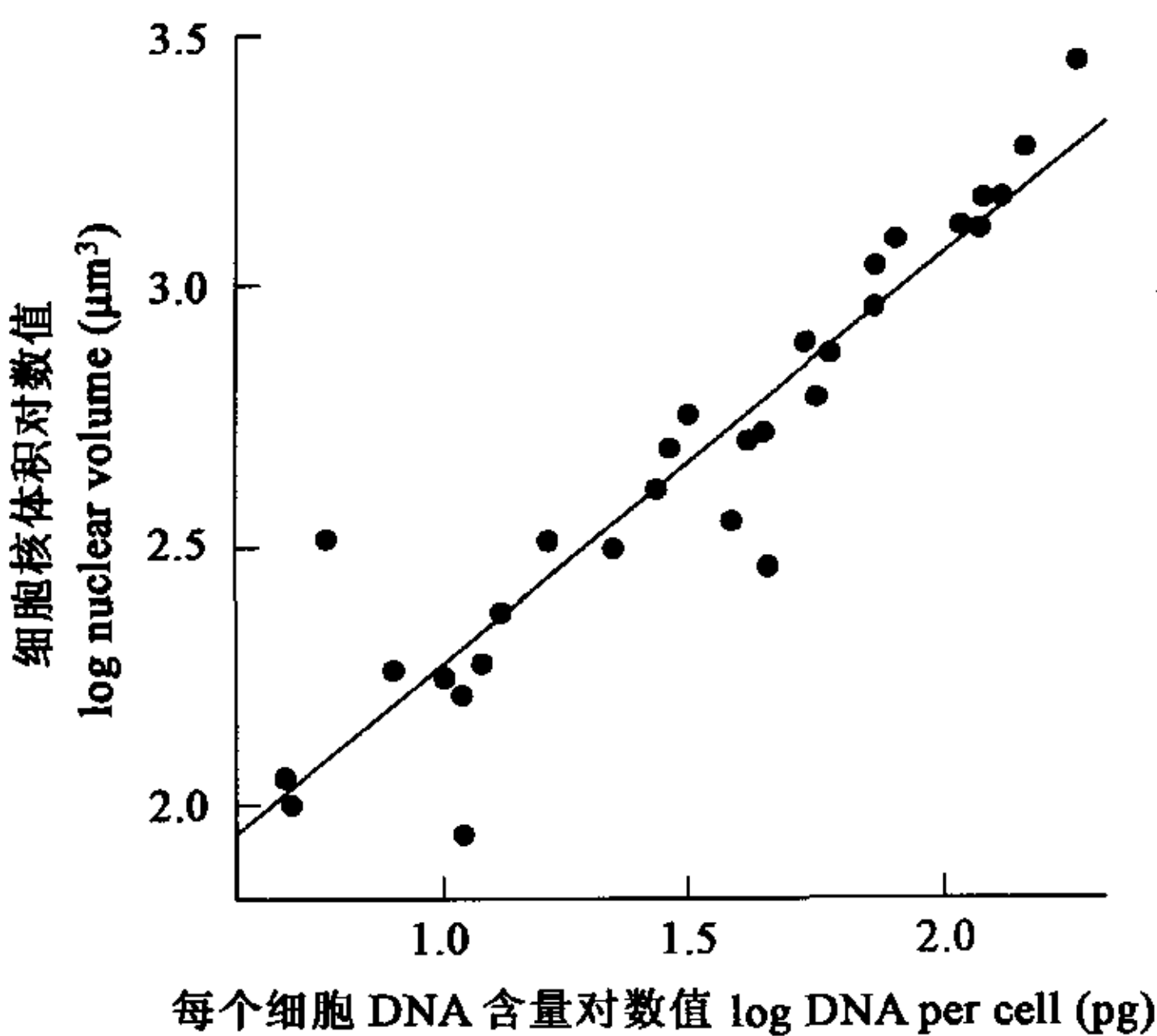


图 2 30 种草本被子植物平均单细胞核体积与 DNA 含量关系^[51]
Fig. 2 Relationship between mean DNA amount per cell and mean nuclear volume per cell in apical meristems in 30 herbaceous angiosperm species^[51]

3.2.2 DNA C-值和细胞重 DNA C-值跟间期染色体、核 RNA、蛋白质总干重呈正相关,跟核仁、间期细胞核的总干重^[55,56]、细胞重^[57]呈正相关。例如,图 4 示 10 种单细胞藻类每个细胞碳总重(total inorganic carbon per cell)跟每个细胞 DNA 含量间的关系^[58]。由图 4 可见,随着 DNA 含量的增加,其细胞碳总重呈正相关性增长。由于碳是组成细胞各种物质(糖、蛋白质、核酸)的基本骨架,所以碳总重的增加在细胞水平上,也就反映整个细胞的质量改变,这与 Bennett 的“核型”概念相吻合,即细胞水平上各种参数的变化可以看作是细胞中 DNA 量化的表型表现^[59]。

3.2.3 DNA C-值和细胞发育速率或者发育持续时间 DNA C-值跟细胞有丝分裂周期持续时间^[60,61]、减数分裂持续时

间^[59,62]以及花粉发育持续时间呈正相关。例如,图 5 示根尖细胞最短有丝分裂周期时间(minimum duration of the mitotic cycle)跟 DNA 含量间的关系^[44],图 6 比较了被子植物 20℃时减数分裂持续时间(duration of the meiosis)跟 DNA 含量间的关系^[62]。显然,DNA 含量与图中两个特征间都存在密切的正相关性,这又一次证明了基因组大小即 DNA C-值是具有重要意义的一个变量。

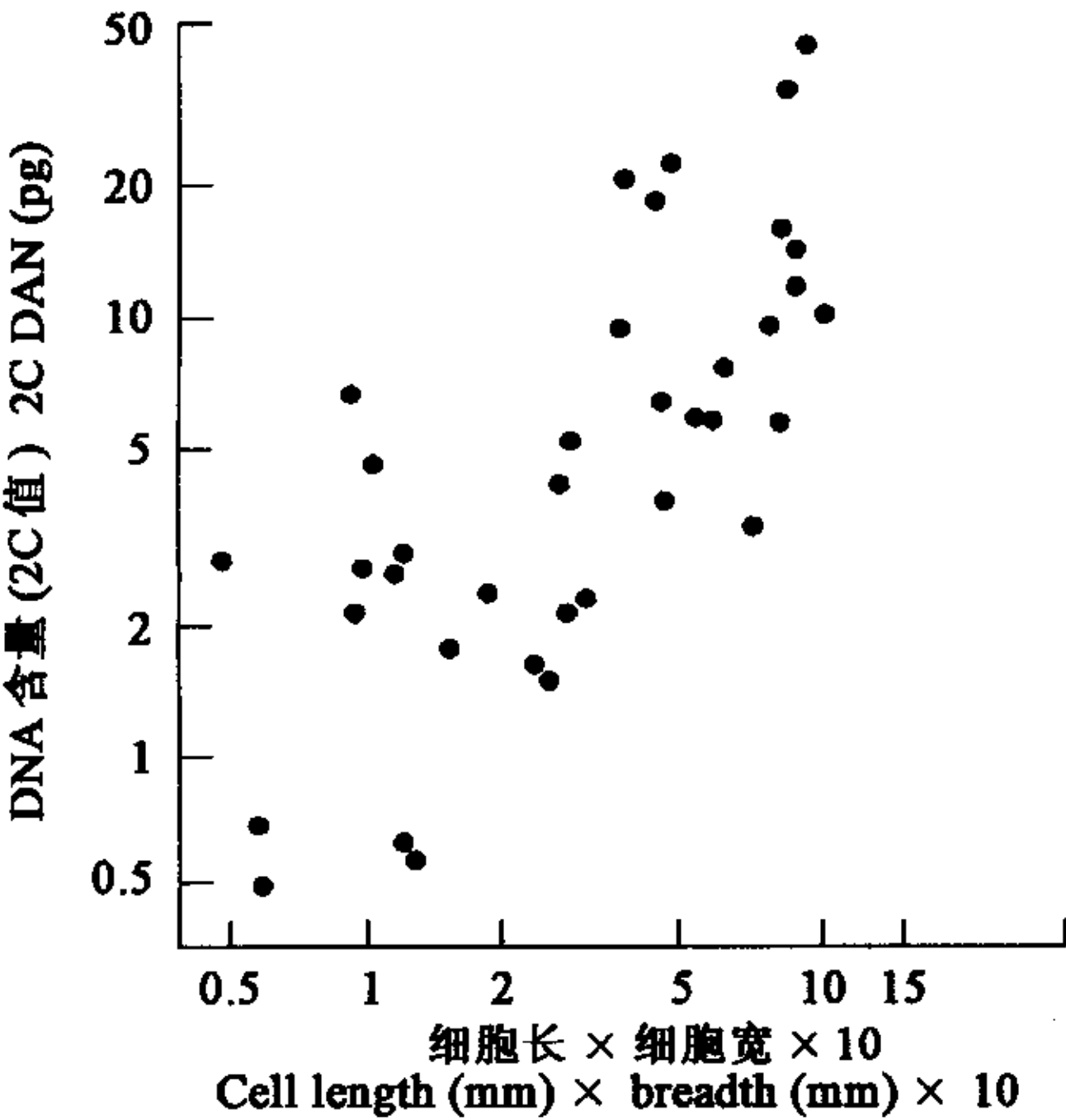


图 3 草本植物成熟叶表皮细胞平均长×宽与 DNA 含量间的关系^[28]
Fig. 3 Relationship between DNA amount and the mean length× breadth of epidermal cells in mature leaves of a range of herbaceous species^[28]

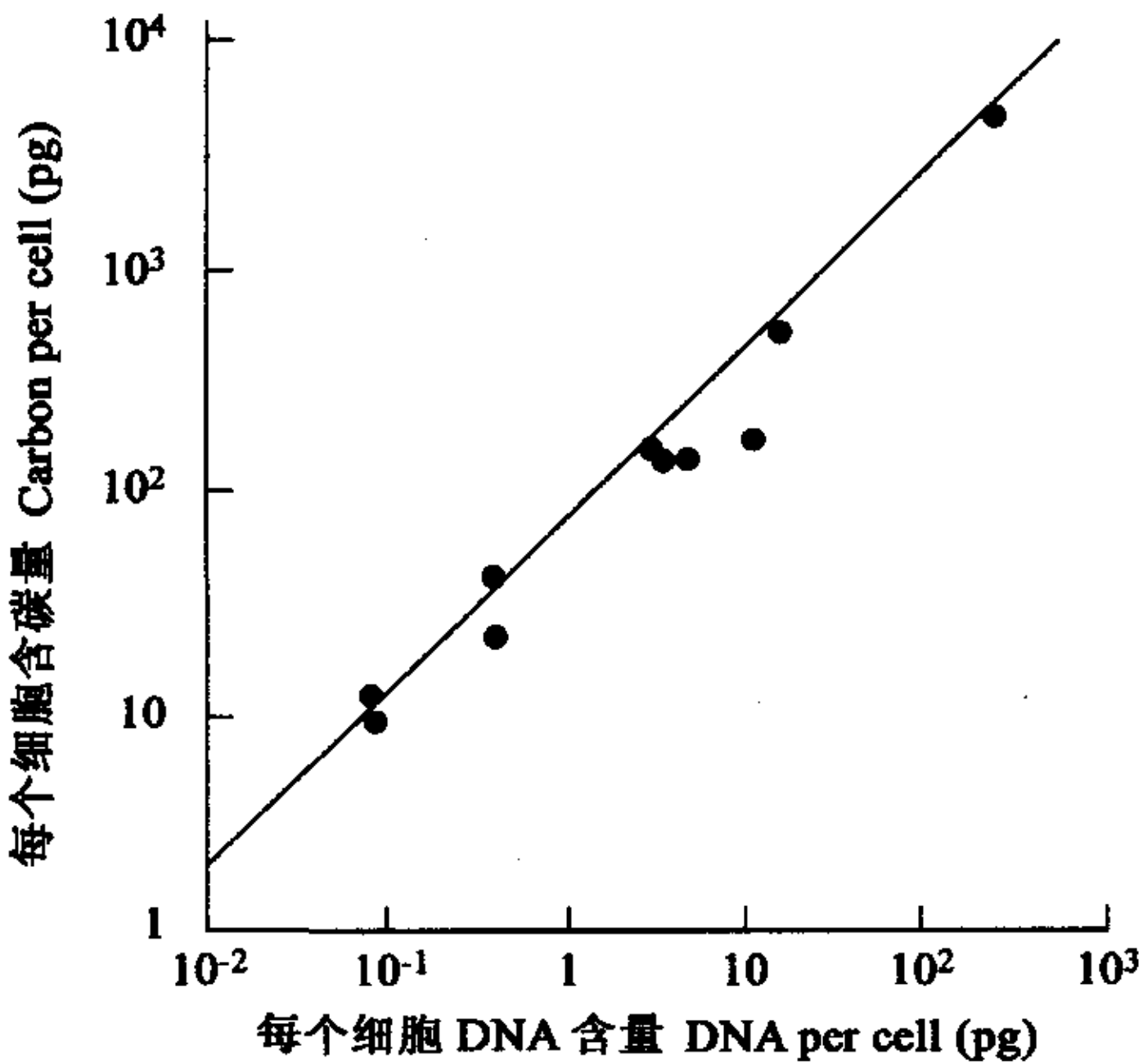


图 4 10 种单细胞藻类每个细胞碳总重跟每个细胞 DNA 含量间的关系^[58]
Fig. 4 Relationship between mean DNA amount per cell and total inorganic carbon per cell in 10 species of unicellular algae^[58]

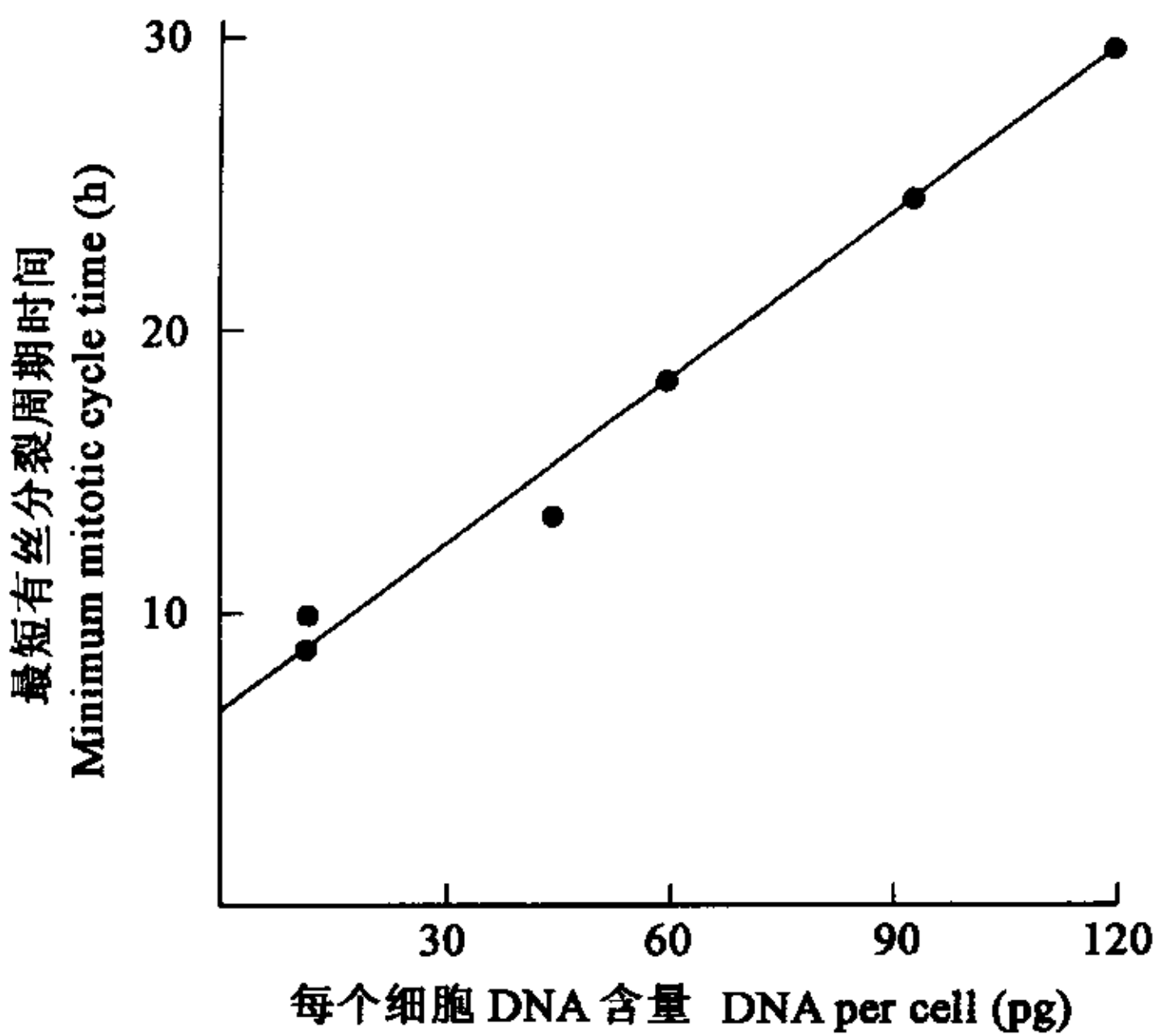


图 5 23℃下生长的 6 种被子植物根尖细胞最短有丝分裂周期时间跟 DNA 含量间的关系^[44]
Fig. 5 Relationship between DNA amount per cell and minimum duration of the mitotic cycle in root-tip cells of six angiosperms grown at 23℃^[44]

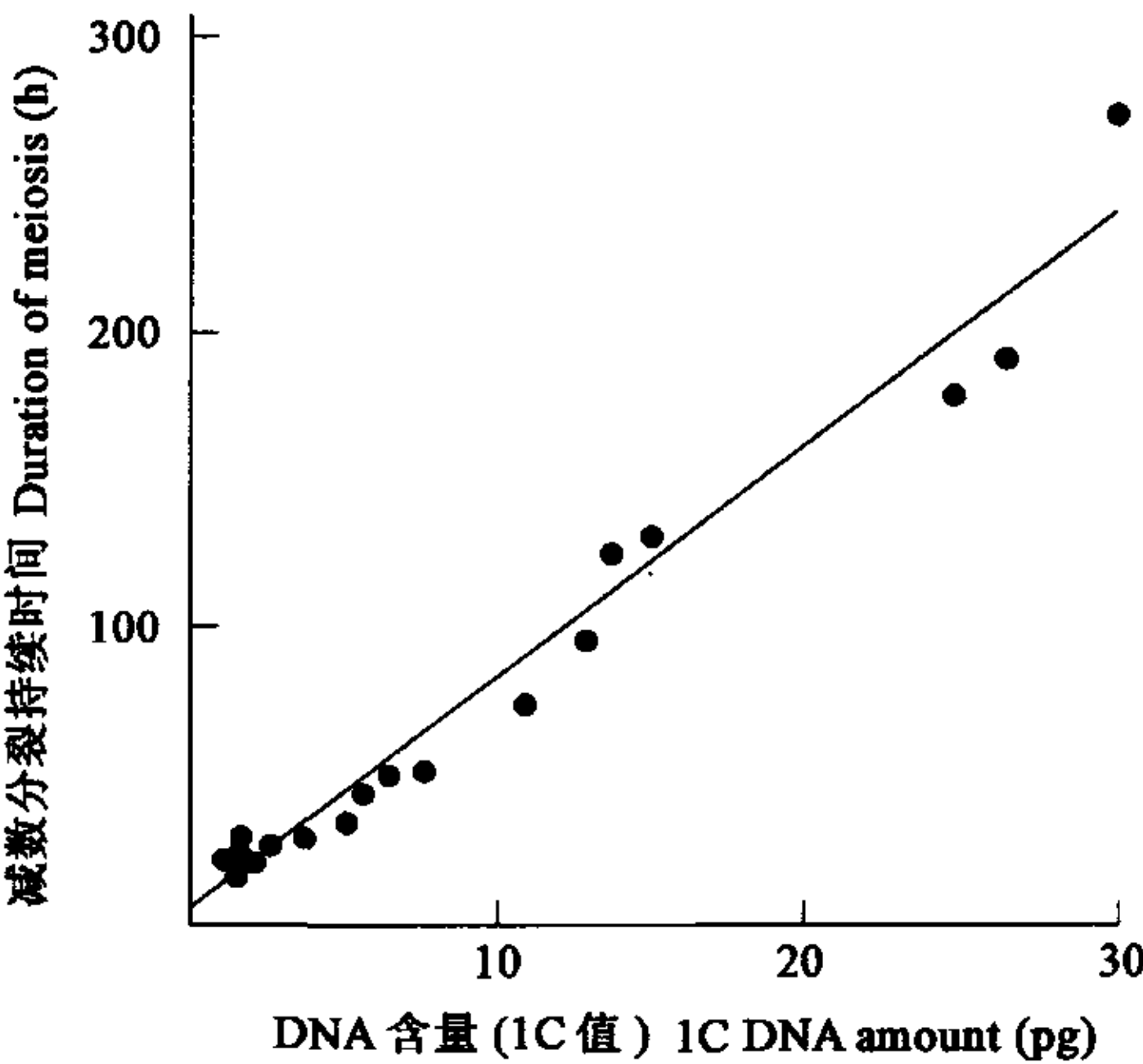


图 6 20℃下生长的 18 种二倍体被子植物减数分裂持续时间跟 DNA 1C 值间的关系^[62]
Fig. 6 Relationship between 1C DNA amount per cell and duration of the meiosis in the 18 diploid angiosperms grown at 20℃^[62]

3.3 细胞水平这种相关性的本质

显然,DNA 含量与细胞水平许多重要的表型特征间关系紧密(图 1~图 6)。由于 DNA 包含在染色体中,其占染色体重量、体积的极大部分,种间大规模的 DNA C-值变化也就会跟染色体水平上的一些生物物理特征存在因果关系,而染色体包含于细胞核中,细胞核包含在一定大小的细胞中,所以很容易理解,DNA C-值跟细胞核及细胞表型水平的其他一些生物物理特征包括细胞最小体积和重量之间存在因果关系。

3.4 “核型”概念

物种进化的过程是基因数量增加的过程,但基因数量增加与 DNA 含量的增加(即 C 值的增加)并不是一回事,基因数的增加必然导致 DNA 含量的增加,反之未必。基因长度与基因组大小间无相关性。基因组大小上的变异主要不是由基因 DNA 部分,而是由非基因 DNA 部分所造成的,这就是出现 C-值悖论的原因^[42,46,47]。另一方面这也正好说明核 DNA 可以通过两种途径

影响表型:第1种是通过核DNA遗传物质的表达;第2种是通过核DNA本身的重量及体积的物理作用影响^[30]。Bennett^[59,63]将核DNA不依赖其编码信息来影响表型的状况定义“核型”(nucleotypic),显然,细胞大小、体积、重量及发育速率跟DNA C-值变化间的许多关系大部分或者说部分是由核型引起的,达到那样的程度,说明他们在本质上存在因果关系。

相当多的证据表明,细胞水平上的核型效应是可加成的,且可扩展到对多细胞组织结构的大小、重量、发育速率的影响。例如,Lawrence^[53]报道的DNA含量跟辐射对称植物头状花序直径以及两性小花的长度呈正相关的关系,同时在千里光属(*Senecio*)植物中,植株的高度跟4C DNA数量之间也存在这种关系。在葱属(*Allium*),野豌豆属(*Vicia*),还阳参属(*Crepis*)中^[63,64],24种英国豆科植物,以及32种英国产的草本植物中^[65],其DNA含量跟种子重之间也有极大的正相关,尽管在千里光属(*Senecio*)中没有发现这种关系^[53]。

由此可见,与DNA C-值相关联的核型变化绝对地限制着植物解剖基本单位(比如细胞)的大小和重量,还会限制由新合成的有机物分子形成相似细胞所需要的最短时间。更有甚者,在维管束植物中,这种效应具有累加效应^[26],因此,DNA C-值可影响许多特征,包括生长率,种子重,最短世代时间和生活周期类型。所以,核型深刻地影响着植物生境、生活周期和生长方式。

3.5 DNA C-值与最短世代时间的关系

核型效应解释了细胞大小、体积、重量及发育速率跟DNA C-值变化间的关系:即DNA C-值越大,则细胞越大,细胞最短增值时间也就越长,相应的细胞生长速率便越慢,反之亦然;同时,DNA C-值的这种效应可以影响到每个细胞和组织,可以在植物生活史的各个阶段起作用。于是,Bennett^[63]就提出了:是否DNA C-值的变化最终决定整株植物的最大发育速率,从而决定其最短世代时间(最短世代时间是指从发芽到产生第一代成熟种子所持续的时间)。

Bennett^[63]比较了短命植物(ephemeral species)(仅具几周生活周期)、1年生植物(annuals)(生活周期短于52周)、兼性多年生或半多年生植物(facultative perennials)(52周左右产生种子)和专性多年生植物(obligate perennials)(52周以上才能产生种子)这4组草本被子植物DNA C值含量与生活史的关系。结果发现:(1)短命植物的最大DNA含量要比1年生植物少得多;(2)1年生植物的最大DNA含量要比专性多年生植物少得多;(3)兼性多年生植物(最短世代时间不超过52周,跟1年生植物一样)的最大DNA含量跟1年生植物差不多,而比起专性多年生植物又会少得多;(4)随着DNA含量的增加,生活周期类型的变化范围会缩小。4C DNA含量低于10.1pg的植物类群,其最短世代时间范围从1个月到几年不等,但是高于10.1pg时,就不会出现小于7周的短命生活周期植物类型,当此值高于82.8pg时,就不会出现有1年生植物。这些实验结果通过图7,直观得反映了DNA C-值与单位DNA含量的植物最短世代时间之间简单的正相关关系^[62]。

至今,已有不少例子也支持上述结论,例如,在千里光属(*Senecio*)中,短命植物的最大4C DNA含量(14.9pg)低于1年生的(42.9pg)和兼性多年生的(37.5pg)^[53]。同样的,Grime & Mowforth分析了162种英国物种的数据显示,最短世代时间小于7周的短命植物的最大DNA C-值小于10pg,1年生的和兼性多年生的4C DNA含量相近,但都要高于短命植物,例如,在雀麦属的*Bromus erectus*中,此值分别是59.6pg和45.2pg,专性多年生植物的最大DNA C-值则更高,如贝母属(*Fritillaria*)的一些植物可达254.8pg^[28]。

图8为依据DNA含量与10种草本被子植物的世代时间(从31d的*Arabidopsis thaliana*到至少8个月的*Lilium longiflorum* Thunb.)所作的图^[66]。显然,最短世代时间随着DNA C-值的增加而延长,图中也暗示了在相同DNA含量水平上,多倍体的最短世代时间要比二倍体稍微短些。

所有这些结果支持Bennett^[58]的结论,“在草本高等植物中,DNA含量跟最短世代时间之间存在相关性。显然对于在一定时间内完成发育的物种,其核DNA的量存在一个最大临界点”,而我们现在则可以作出大胆地推测:DNA C-值与植物最短世代时间之间存在正相关关系。

3.6 DNA C-值与生活周期类型的关系

以上在分析DNA C-值与最短时代时间关系的同时,也揭示了DNA C-值跟生活周期类型范围间的关系,即随着DNA C-值的增加,植物生活周期类型的范围会减小(图7)。DNA含量低的物种包括短命植物和生活周期长的多年生植物,而DNA含

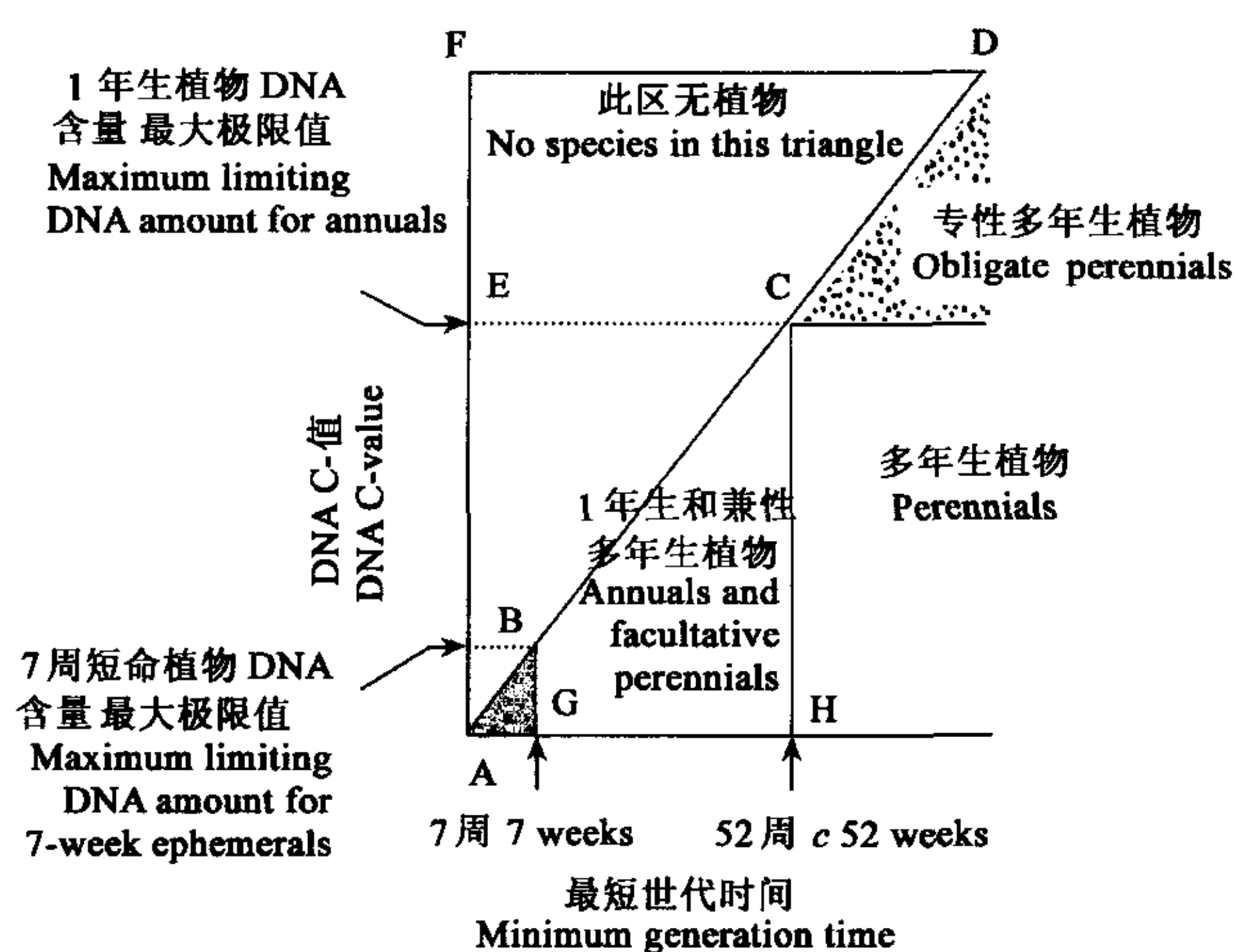


图7 DNA C值与最短世代时间的简单示意图^[62]

Fig. 7 Relationship between DNA C-value and minimum generation time in a temperate environment^[62]

与给定的DNA含量相对应的最短世代时间位于线AD上及其右侧;最短世代时间不大于7周的物种就在三角形ABG中,可见其具有小的DNA C值;物种具有超过E所对应的DNA C-值,则其最短世代时间就会不小于52周,且为专性多年生

量高的就是专性多年生植物了。因此,核 DNA 含量可以限制一个物种在基因控制下显现的生活史的类型^[63,67],DNA 含量中等的物种就不可能是短命植物,而 DNA 含量高的也不可能是短命植物或 1 年生植物。

植物的 DNA C-值与生活史类型间的关系,在实践上具有很大的预测价值。例如,如果在某种植物必须在 7 周甚至更少的时间内完成生活周期以获得生存的环境中,所有在那里生长的植物必定具有极低的 DNA C-值。这种限时的小生境在自然界中是普遍的,例如,在流水暂时退去的河床上漏出的肥沃的淤泥地。值得注意的是,短世代时间在 4~6 周的物种(如阿拉伯芥(*Arabidopsis thaliana*)和野油菜(*Brassica campestris*))的 DNA 含量都很低^[58]。同样的,任何具有高的 DNA C-值($4C > 150\text{pg}$)的物种肯定不会表现一年生的生活史类型,当其生长在寒冷的环境中时也不会在单个生长季节内产生种子。

图 9 说明,决定一种时间限制的环境(time-limited environment)的任何环境因子(例如温度或可用水)与 DNA 含量间的两步因果关系^[26]。第一步因果关系是建立在 DNA C-值变化与其

造成的时间性表型效应上(temporal phenotypic consequences),如图所示,受到环境因子限制的低 DNA C-值植物,相关的时间性表型效应即为其具有短的最短世代时间(short minimum generation time)。第二步因果关系是,产生的这种时间性表型结果可以决定一个物种在特定的有限时间的环境中生存和繁殖的能力,如此循环,最短世代时间就具有重要的生态适应重要性,同时也成为自然选择作用(selection)中的一个表型特征,从而使与其相连的 DNA 含量与生态适应重要性相联系。

如上所述,选择一特定的遗传物质形式(genomic form)(例如,低 DNA 含量的)可以对整个生活周期施加时间效应(temporal consequences)。Goin 等^[68]对 21 种青蛙研究后得出:蝌蚪期的最短持续时间跟 DNA C-值间存在正相关性,变化范围有的种是 14 d,其他种就大约是 a。这些种在幼体阶段适应不同的环境,有些是占据临时性的水坑而其他的是选择永久性的水塘。在临时性水坑进行蝌蚪发育的种,它们的蝌蚪期短,因为具有低含量的 DNA。Goin 等暗示高 DNA 含量和慢的发育速率限制那些青蛙只能生活在永久池塘附近,而低 DNA 含量和快的发育速率就允许这类青蛙占据恶劣的环境。相似的例子大概在植物中也存在^[26]。随着极地纬度的增加,具有高 DNA 含量的物种从被子植物区系中逐渐被排除,这可能是由于选择作用在它们生活周期的早期定居阶段作用造成的。Bennett 等^[69]提出,对这些物种的选择作用,是由对它们定居及生存极重要的最短发育持续时间决定的,而高 DNA C-值就决定着该植物的最短发育持续时间会超出即使是在条件最优越年份的生长季时间,故而不能生存。

4 对 DNA C-值与植物入侵性之间关系的总结思考

具有入侵性的植物一般具有分布广,生长发育快、成熟早(如欧洲千里光),种子产量多,能在条件恶劣的环境中存活和繁殖等特征^[70],上述这些入侵性特征均与植物的最短世代时间、生活周期类型相关,这两者不可避免会受植物生长时间及分布环境的限制,而这些限制,正如图 9 所示,其实反映的均是 DNA 含量对整个生活周期所施加的时间效应。亦即反过来说,DNA C-值与细胞水平众多特征诸如细胞大小、质量特征以及细胞发育速率等都呈显著正相关,而这些与核型相关的 DNA C-值的影响效应,可扩展到多细胞植物有机体的发育速率,在植物生活史的各个阶段起作用,其中就影响到两个受时间因子限制同时又与植物分布相关联的特征——最短世代时间及生活周期类型。于是,有理由提出这样的推断,对于入侵性植物,其不可避免会受生长时间及分布环境的限制,而通过研究其 DNA C-值与这两者间的关系,就有可能揭示其入侵能力的强弱。

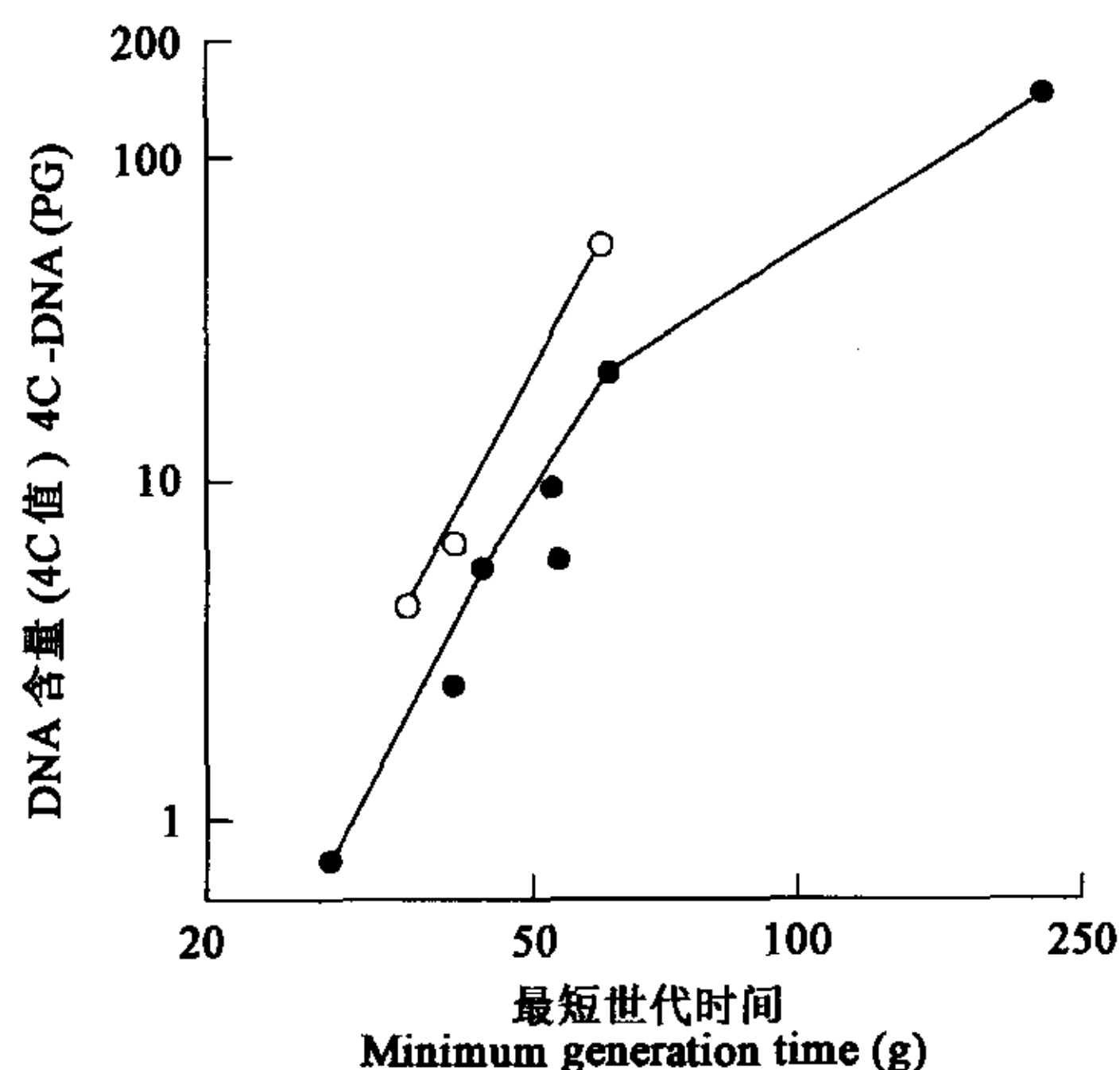


图 8 3 种多倍体(○)和 7 种二倍体(●)被子植物最短世代时间与 4C DNA 含量间的关系^[66]

Fig. 8 Relationship between 4C DNA amount and the minimum generation time known for three polyploidy (○) and seven diploid (●) angiosperms^[66]

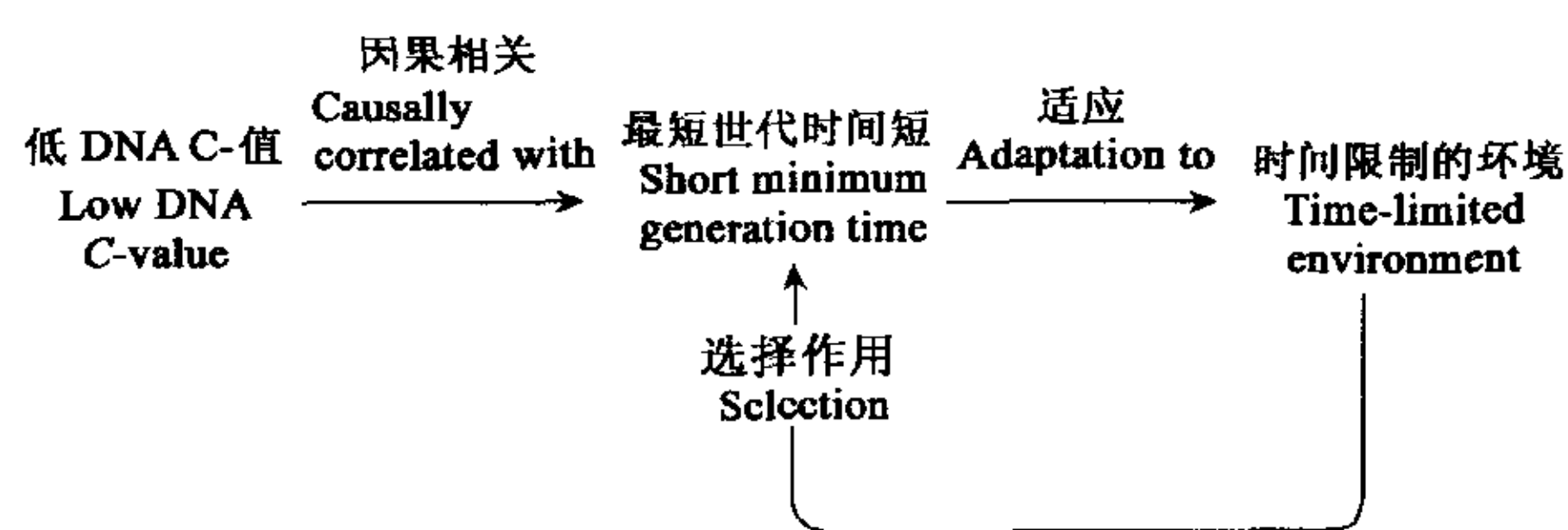


图 9 决定一种时间限制的环境的任何环境因子与基因组大小间的两步因果关系^[26]

Fig. 9 A diagrammatic illustration of a causal two-step relationship linking genome size and any environmental factor which determine a time-limited environment^[26]

图中的选择作用,是选择具有较短的最短世代时间的这一表型特征,其结果是同时选择出了与最短世代时间相关的低 DNA C 值这一遗传型特征 Selection, acting on the phenotype for a short generation time, results in co-selection for the genotypic character of low DNA C-value, with which it is causally correlated^[26]

Bennett 等^[30]等对已有的数据统计发现,156 种重要的世界性杂草比其它植物具有更低的核 DNA C-值,恶性杂草的核 DNA C-值比一般性杂草的要低;在澳大利亚的千里光属(*Senecia*)和印度的金合欢属(*Acacia*)植物中,外来入侵种比同属其它种类均具有较低的核 DNA 含量^[53,71]。Rejmánek^[24]对松属(*Pinus*)研究表明,与非入侵性种相比,具有入侵性的物种具有低的核 DNA C-值,从而使其种子变小,世代缩短,这些均增强了其入侵能力。

低 DNA 含量的植物,由于 DNA C-值小,其生长发育速率快,所要求的世代时间变短,能适应条件恶劣的环境,所以其分布范围自然就广。Grime 也认为,生长快速的植物具有小的 DNA C-值,Grime & Mowforth's^[28]通过对英国被子植物的调查,指出 69 种南方物种的 DNA 2C 值的平均为 13.31 pg,而 80 个北方种的平均值为 7.96 pg,平均来讲,南方植物的基因组明显地大于北方植物。这其实很容易理解,相对于南方而言,北方适合植物生长的生长季相对较短,而 DNA C-值小的植物能以比较快的生长发育速率完成生活史,从而能适应条件相对比较恶劣的北方环境。已报道的葱属(*Allium*)25 种植物的 4C DNA 值变化范围从 30.4 到 152.0pg,其中分布范围延伸至北极圈内的

A. sibiricum L., 其 4C DNA 值是最低的。于是,从具有地理属性的种名就有可能来预测 DNA C-值,例如学名中带有 *anrartica*, *sibirica* 或 *alpina* 等词的植物,跟总体上的被子植物范围比,将不大可能具有高的 DNA 含量^[72]。已有数据表明 DNA 含量低的物种分布广泛,具有高的 DNA C-值的物种在中纬度以上逐渐恶劣的环境里会越来越少^[26]。

在被子植物不同种类中,基因数量上的差异远没有核 DNA C-值差异来得悬殊,与 DNA C-值高的被子植物相比, DNA C-值低的种类的核基因组中含有较少的非编码序列和重复序列,其有丝分裂周期短,从而与细胞快速增长、世代缩短、幼苗快速生长等有关,最终决定了其能在有限的时间内顺利完成生活周期,从而得以成功适应新的环境,由此, DNA C-值是可以认为与植物的入侵性和杂草性相联系^[30,73]。

虽然人们发现核 DNA C-值与入侵种生物生态学特性间有联系,但是这一前景诱人的领域仍需要深入系统的工作。例如在温带地区, Bennett 发现,早春寒冷条件下,某些高 DNA C-值的物种比低值的种类生长速率明显快,随着温度变暖,这种差异逐渐缩小,核 DNA C-值对表型的影响又受到地理区域和环境条件的影响^[74],存在种内变化的情况^[75]。Rejmánek^[24]对松属(*Pinus*)的入侵性木本植物种研究显示核 DNA C-值与生活史、种子大小、幼苗生长时间长短有关。但是,这种关系在其它分类群,在草本植物中如何,是否存在统计学意义的关联? 通过何种或何类关键性状影响其杂草性或入侵能力的? 因此,关于核 DNA C-值与入侵性的关系,有待深入研究。

References:

- [1] Perrings C, Williamson M and Cheltenham S D. *The Economics of Biological Invasions*. UK: Edward Elgar, 2000.
- [2] Qiang S, Cao X Z. Survey and analysis of exotic weeds in China. *J. Plant Resour. & Environ.*, 2000, **9**(4): 34~38.
- [3] Li Z Y, Xie Y. *Invasive alien species in China*. Beijing: China Forest Publishing House, 2002. 43~45.
- [4] Sang W G. Primary analysis of invasive characteristics of alien weeds in China. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2002, **4**(5): 59~61.
- [5] Pimente D, Lach L, Zuniga R, et al. Environmental and economic costs of non indigenous species in the United States. *BioScience*, 2000, **50**: 53~65.
- [6] Daehler C C. Variation in self-fertility and the reproductive advantage of self-fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evolutionary Ecology*, 1998, **12**(5): 553~568.
- [7] Daehler C C, Carino D A. Predicting invasive plants: prospects for a general screening system based on current regional models. *Biological Invasions*, 2000, **2**: 93~102.
- [8] Xu R M, Ye W H. *Biological invasions—theories and applications*. Beijing: Science Press, 2003. ii, 3.
- [9] Baker H G. Characteristics and modes of origin of seeds. In: Baker HG, Stebbins GL, eds. *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, 1965. 147~169.
- [10] Baker H G. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1974, **5**: 1~24.

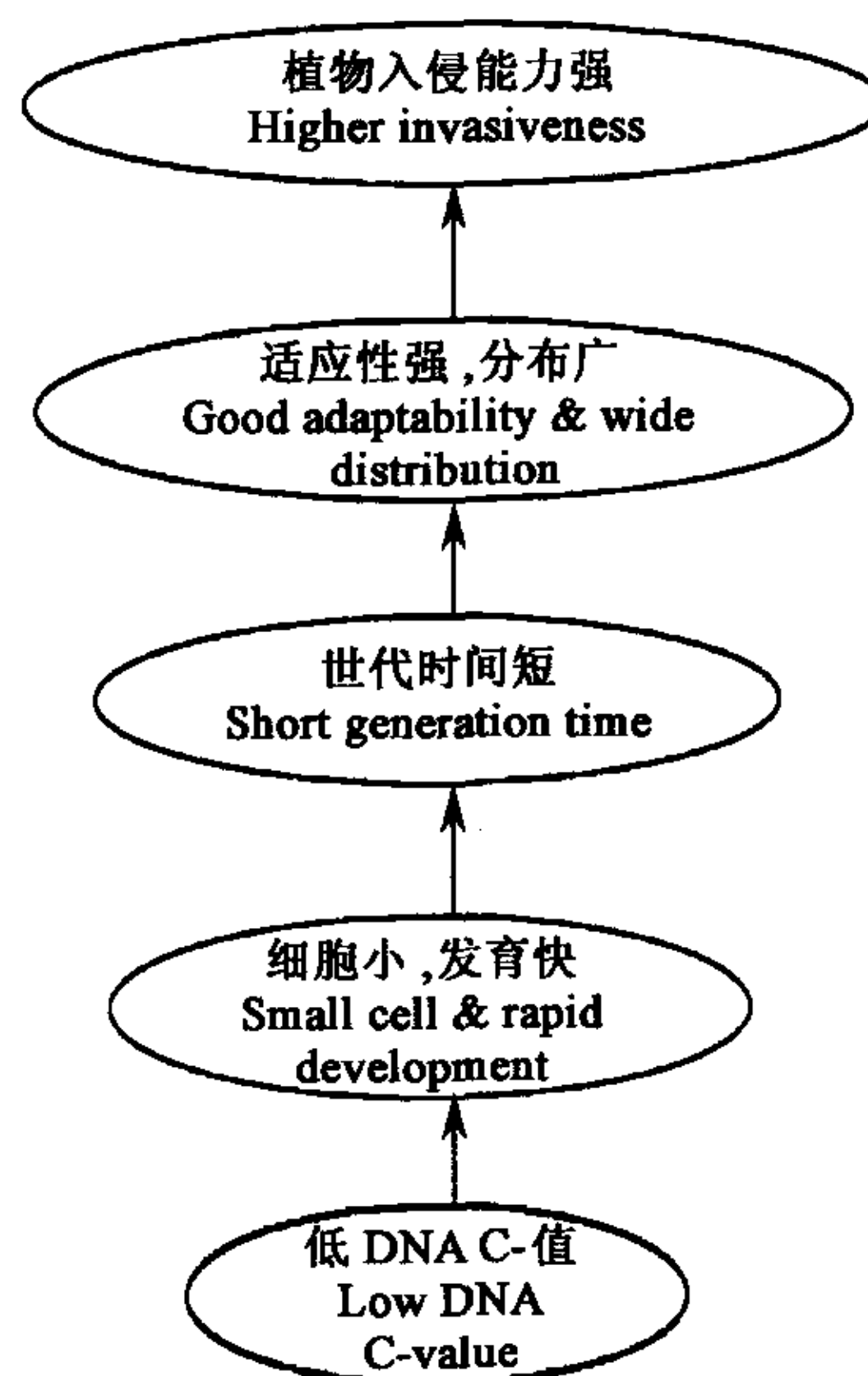


图 10 DNA C-值与植物入侵性间关系

Fig. 10 Relationship between invasiveness of plant and their DNA C-value

- [11] Li B. *Plant competition*. Beijing: China Higher Education Press and Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2001. 3~4.
- [12] Mack R N. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biol. Conserv.*, 1996, **78**: 107~121.
- [13] Maillet J, Clopez Garcia. What criteria are relevant for predicting the invasive capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France. *Weed Research*, 2000, **40**, 11~26.
- [14] Williamson M. Invaders, weeds and the risk from genetically modified organisms. *Experientia*, 1993, **49**: 219~224.
- [15] Holm L G, Plucknett D L, Pancho J V, *et al.* *The world's worst weeds: Their distribution and biology*. Hawaii: University Press, 1977.
- [16] Williamson M. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, 1996. 244.
- [17] Crawley M J. What makes a community invisable? In: Crawley M J, Edwards P J, Gray A J, eds. *Colonization, succession, and stability*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publication, 1987. 429~453.
- [18] Ludsin S A, Wolfe A D. Biological invasion theory: Darwin's contributions from the orgin of species. *BioScience*, 2001, **51**: 780~789.
- [19] Pysek P, Prach K, Rejmanek M, *et al.* Plant Invasions-General Aspects and Special Problems. *SPB Academic*, 1995. 263.
- [20] Rejmánek M. What makes a species invasive? In: Pysek *et al.* ed. Plant Invasions-General Aspects and Special Problems. *SPB Academic*, 1995. 3~13.
- [21] Kolar C S, Lodge D M. Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16**: 199~204.
- [22] Kolar C S, Lodge D M. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North American. *Science*, 2002, **298**: 1233~1236.
- [23] Rejmánek M. A Theory of Seed Plant Invasiveness: The First Sketch. *Biological Conservation*, 1996, **78**: 171~181.
- [24] Rejmánek M, Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 1996, **77**(6): 1655~1661..
- [25] Janet C Lake, Michelle R Leishman. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 2004, **117**: 215~226.
- [26] Bennett M D. Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytologist*, 1987, **106**: 177~200.
- [27] Guo S L, Liu X Z. The chromosome number of *Veronica hederifolia* L. in China and its ecological significance. *Guihaia*, 2001, **21**(2): 111~112.
- [28] Grime J P, Mowforth M A. Variation in genome size-an ecological interpretation. *Nature*, 1982, **299**: 151~153.
- [29] Thompson J D. The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience*, 1991, **41**(6): 393~401.
- [30] Bennett M D. Plant genome values: how much do we know? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. 1998, **95**: 2011~2016.
- [31] Tutin T G, Heywood V H, Burges N A, *et al.* *Flora Europaea* (Vol. 3). Cambridge: Cambridge University Press, 1977. 242~251.
- [32] Fischer M. The *Veronica hederifolia* group: taxonomy, ecology, and phylogeny. In: Walters S M, King C J, eds. *European Floristic and Taxonomic Studies*. EW Classey, Faringdon, 1975. 48~60.
- [33] Stebbins G L. *Variation and evolution of plants translated by the Institute of Genetics in Fudan University*. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publishers, 1963. 98~106.
- [34] Clapham A R, Tutin T G, Warburg E F. *Flora of the British Isles*, 2nd Edn. London: George Allen & Unwin, 1962.
- [35] Gill J J B, Jones B M G, Marchant C J, *et al.* The distribution of chromosome races of *Ranunculus ficaria* L. in the British Isles. *Annals of Botany*, 1972, **36**: 31~47.
- [36] Lewis W H. Polyploidy in species populations. In: Lewis W H ed. *Polyploidy-Biological Relevance*. New York: Plenum, 1980. 103~144.
- [37] Levin D A, Funderberg S W. Genome size in angiosperms: temperate versus tropical species. *American Naturalist*, 1979, **114**: 784~795.
- [38] Hagerup O. über Polyploidie in Beziehung zu Klima, ökologie und Physiologie. *Hereditas*, 1932, **16**: 19~40.
- [39] Tischler G. Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf anf andere Floengebiete. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 1934, **67**: 1~36.
- [40] Ehrendorfer F. Polyploidy and distribution. In: Lewis W H ed. *Polyploidy-Biological Relevance*. New York: Plenum, 1980. 45~60.
- [41] Sun N E, Sun D X, Zhu D X. *Molecular genetics*. Nanjing: Nanjing University Press, 1990. 33.
- [42] Chen J H. C-paradox and its mechanism. *Journal of Luoyang University*, 1994, **9**(2): 14~20..
- [43] Thomas C A. The genetic organization of the chromosomes. *Annual Review of Genetics*, 1971, **5**: 237~256.
- [44] Van't Hof J, Sparrow A H. A relationship between DNA content, nuclear volume, and minimum cell cycle time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1963, **49**: 897~902.
- [45] Bennett M D. Nuclear characters in plants. *Brookhaven Symposia in Biology*, 1973, **25**: 344~366.
- [46] Cavalier-Smith T. *Eukaryote gene numbers, non-coding DNA and genome size*. In: Cavalier-Smith T ed. *The Evolution of Genome Size*. John Wiley & Sons, Chichester, 1985a. 69~103.
- [47] Cavalier-Smith T. Cell volume and the evolution of eukaryotic genome size. In: Cavalier-Smith T ed. *The Evolution of Genome Size*. John Wiley & Sons, Chichester, 1985b. 105~184.
- [48] Rees H, Cameron F M, Hazarika M H, *et al.* Nuclear variation between diploid angiosperms. *Nature*, 1996, **211**: 828~830.
- [49] Bennett M D, Heslop-Harrison J S, Smith J B, *et al.* DNA density in mitotic and meiotic metaphase chromosomes of plants and animals. *Journal of Cell Science*, 1983, **63**: 173~179.
- [50] Anderson L K, Stack S M, Fox M H, *et al.* The relation between genome size and synaptonemal complex length in higher plants. *Experimental Cell Research*, 1985, **156**: 367~377.

- [51] Baetcke K P, Sparrow A H, Naumann C H, *et al.* The relationship of DNA content to nuclear and chromosome volumes and radiosensitivity (LD_{50}). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1967, **58**: 533~540.
- [52] Edwards G A, Endrizzi J E. Cell size, nuclear size and DNA content relationships in gossypium. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1975, **17**: 181~186.
- [53] Lawrence M E, Senecio L. (Asteraceae) in Australia: nuclear DNA amounts. *Australian Journal of Botany*, 1985, **33**: 221~232.
- [54] Butterfass T. A nucleotypic control of chloroplast reproduction. *Protoplasma*, 1983, **118**: 71~74.
- [55] Sunderland N, McLeish J. Nucleic acid content and concentration in root cells of higher plants. *Experimental Cell Research*, 1961, **24**: 541~554.
- [56] Pegington C, Rees H. Chromosome weights and measures in the Triticinae. *Heredity*, 1970, **25**: 195~205.
- [57] Martin P G. Variation in the amounts of nucleic acids in the cells of different species of higher plants. *Experimental Cell Research*, 1966, **44**: 84~98.
- [58] Holm-Hanson O. Algae: amounts of DNA and organic carbon in single cells. *Science*, 1969, **163**: 87~88.
- [59] Bennett M D. The duration of meiosis. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 1971, **178**: 259~275.
- [60] Evans G M, Rees H, Snell C L, *et al.* The relationship between nuclear DNA amount and the duration of the mitotic cycle. *Chromosomes Today*. Longmans, London, 1972, **3**: 24~31.
- [61] Van't Hof. The duration of chromosomal DNA synthesis of the mitotic cycle, and of meiosis of higher plants. In: King R C ed. *Handbook of Genetics*. New York: Plenum Press, 1975. 363~377.
- [62] Bennett M D. The time and duration of meiosis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B.* 1977, **277**: 201~226.
- [63] Bennett M D. Nuclear DNA content and minimum generation time. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 1972, **178**: 259~275.
- [64] Jones R N, Brown L M. Chromosome evolution and DNA variation in *Crepis*. *Heredity*, 1976, **36**: 91~104.
- [65] Mowforth M A G. *Variation in nuclear DNA amounts in flowering plants: an ecological analysis*. Ph. D. thesis, University of Sheffield, UK, 1985.
- [66] Bennett M D, Smith J B. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1991, **334**: 309~345.
- [67] Smith J B, Bennett M D. DNA variation in the genus *Ranunculus*. *Heredity*, 1975, **35**: 231~239.
- [68] Goin O B, Goin C J, Bachmann K. DNA and amphibian life history. *Copeia*, 1968, **3**: 532~540.
- [69] Bennett M D, Smith J B, Lewis Smith R I. DNA amount of angiosperms from the Antarctic and South Georgia. *Environmental and Experimental Botany*, 1982, **22**: 307~318.
- [70] Li B, Xu B S, Chen J K. Perspectives on general trends of plant invasions with special reference to alien weed flora of Shanghai. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(4): 446~457.
- [71] Hughes C E, Styles B T. The benefits and potential risks of woody legume introductions. *International Tree Crops Journal*, 1987, **4**: 209~48.
- [72] Vakhtina L I, Zakirova R O, Vakhtin Y B. Interspecific differences in DNA contents and taxonomically valid characters in *Allium* L. (Liliaceae). *Botanical Journal*, 1977, **62**: 677~684.
- [73] Rejmánek M. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 2000, **25**(5): 497~507.
- [74] Poggio L, Rosato M, Chiavarino A M, *et al.* Genome Size and Environmental Correlations in Maize (*Zea mays* ssp. *mays*, Poaceae). *Annals of Botany*, 1998, **82** (Supplement A): 107~115.
- [75] Greilhuber J. Intraspecific Variation in Genome Size: A Critical Reassessment. *Annals of Botany*, 1998, **82** (Supplement A): 27~35.

参考文献:

- [2] 强胜,曹学章.中国异域杂草的考察与分析.植物资源与环境学报,2000,**9**(4): 34~38.
- [3] 李振宇,解焱.中国外来入侵种.北京:中国林业出版社,2002.43~45.
- [4] 桑卫国.我国外来杂草入侵特点的初步分析.中国农业科技导报,2002,**4**(5): 59~61.
- [8] 徐汝梅,叶万辉.生物入侵——理论与实践.北京:科学出版社,2003.ii,3.
- [11] 李博.植物竞争.北京:高等教育出版社、施普林格出版社,2001.3~4.
- [27] 郭水良,刘雪珠.常春藤叶婆婆纳的染色体数目及其生态学意义.广西植物,2001,**21**(2): 111~112.
- [33] 史旦宾斯 G L 著.复旦大学遗传学研究所译.植物的变异和进化.上海:上海科学技术出版社,1963.98~106.
- [41] 孙乃恩,孙东旭,朱德旭编著.分子遗传学.南京:南京大学出版社,1990.33.
- [42] 陈建华. C-值悖论及其机制.洛阳大学学报,1994,**9**(2): 14~20.
- [70] 李博,徐炳声,陈家宽.从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征.生物多样性,2001,**9**(4): 446~457.