入侵植物对本地生态系统三级营养关系的调控机制

王毅^{1,2*}, 刘丹凤^{1,2}, 王燕^{1,2}

1. 云南大学云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650091;

2. 云南大学生态学与进化生物学实验室&省部共建云南生物资源保护与利用国家重点实验室, 昆明 650091

* 联系人, E-mail: yiwang@ynu.edu.cn

收稿日期: 2019-04-25; 接受日期: 2019-05-28; 网络版发表日期: 2019-07-08

摘要 入侵植物常形成单一优势种群, 严重威胁本地的生物多样性和生态系统的结构和功能. 入侵植物通过多种方式改变和影响入侵地的生物群落, 其对本地植物和植食性昆虫的影响也会传递到更高营养级. 研究入侵植物对于不同营养级生物的影响以及其入侵对当地三级营养关系的调控机制, 对于揭示植物入侵机制和准确评估入侵后效至关重要. 本文从植物-植物关系、植物-昆虫关系、昆虫-天敌关系以及植物-昆虫-天敌三级营养关系等方面系统地解析了外来入侵植物介入本地食物链的机制. 采用野外调查、生物测定、化学物质分析、昆虫行为学、挥发性信号物质采集分析等技术和方法, 可以从食物链的营养物质流动、化学防御物质级联和信号物质传递三个角度来解析外来入侵植物对不同营养级生物的调控机制. 从多营养级互作的角度综述了入侵植物对本地生态系统三级营养关系的调控机制.

关键词 物种互作, 多营养级协同进化, 选择压力, 适应进化, 宿主防御

外来植物入侵严重威胁本地的生物多样性和生态系统的结构和功能^[1]. 入侵植物迅速形成的单一优势种群显著改变着植物的多样性和群落结构. 有报道了入侵植物通过多种方式改变和影响入侵地的生物, 如通过改变食物资源种类的直接方式和改变生境特征的间接方式^[2,3]. 但是, 入侵植物对于本地植物和植食性昆虫的影响也会传递到更高等级的营养关系^[4,5]. 研究入侵植物对于不同营养级生物的影响及其入侵对入侵地三级营养关系的调控机制, 对于揭示植物入侵机制和准确评估入侵后效至关重要^[6,7].

1 本地生态系统三级营养关系

本地生态系统的生产者-初级消费者-次级消费者之间的关系是通过长期的协同演化而来. 这种稳固的三级营养关系是生态系统平衡的基础, 任何对其中一个营养级生物的影响和干扰都会沿食物链传递^[8]. 入侵植物作为一个入侵地的新成员, 会直接与本地植物竞争资源, 从而改变本地植物的营养和防御物质组成. 入侵植物同样也会通过吸引或者驱避本地植食性昆虫的方式改变本地植物的被取食压力, 从而间接地影响本地植物. 第三营养级的捕食者和寄生者也会受到入

引用格式: 王毅, 刘丹凤, 王燕. 入侵植物对本地生态系统三级营养关系的调控机制. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 888–892

Wang Y, Liu D F, Wang Y. Effects of invasive plants on interactions between tritrophics in native ecosystems (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2019, 49: 888–892, doi: [10.1360/SSV-2019-0104](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0104)

入侵植物的直接影响, 例如入侵植物为捕食者和寄生者提供栖息地, 入侵植物的气味干扰捕食者和寄生者寻找寄主, 这种影响也会通过食物链传递到本地植物. 所以外来入侵植物可以通过对不同营养级生物的干扰来影响本地的生产者^[9].

2 入侵植物对本地植物的影响机制

生产者(第一营养级, 植物)为生态系统提供食物和能量, 生产者的类型决定了本地生态系统的特征和稳定性. 外来入侵植物可以通过与本地植物竞争资源(直接影响), 改变环境的资源水平, 影响植食性昆虫群落(间接影响), 干扰捕食性和寄生性天敌等方式(级联影响)来显著影响本地植物^[10], 但是其影响机制尚不明确(图1). 从营养物质、化学防御物质和信息分子沿食物链传递的角度来阐明入侵植物对本地植物的影响机制有助于探明外来植物入侵优势的成因.

3 入侵植物对本地植食性昆虫的影响机制

与本地植物相比, 有关外来入侵植物对本地植食性昆虫影响的研究较少, 一些研究也仅仅是报道了外

来植物入侵后, 本地昆虫的多样性和丰度发生改变或者没有变化^[11-14]. 外来入侵植物一般不会被入侵地的专食性昆虫取食, 由于行为限制, 也很少被广食性昆虫选择作为食物来源. 虽然外来植物不能成为本地植食性昆虫的寄主植物, 但是其能为植食性昆虫提供栖息场所^[15]. 外来入侵植物释放的挥发性物质同样也会吸引或者驱避本地植食性昆虫从而干扰其对寄主植物识别(图2). 如果外来植物的气味能够吸引本地的植食性昆虫, 但不适合作为寄主, 或者其营养物质无法满足本地植食性昆虫的生长发育, 外来植物的入侵势必对本地植食性昆虫形成生态陷阱. 另一方面, 外来植物也可以通过改变本地植物的营养和化学防御水平来间接地影响本地植食性昆虫^[16]. 外来植物通过竞争资源导致本地植物获得的资源减少、营养物质下降、产生更多抗性物质来参与植物-植物之间的竞争, 从而影响以本地植物为食的植食性昆虫的生长发育^[17-20].

4 入侵植物对本地捕食性和寄生性昆虫的影响机制

外来入侵植物对捕食性和寄生性昆虫的影响, 由于涉及复杂的植物-昆虫-天敌相互关系, 相关研究较

图 1 入侵植物影响本地植物的三种路径. 入侵植物对本地植物的直接影响(蓝色箭头); 入侵植物通过影响本地昆虫来间接影响本地植物(绿色箭头); 入侵植物通过影响本地天敌来影响到本地昆虫从而对本地植物产生级联影响(红色箭头)

Figure 1 Invasive plants affect native plants in three ways. Invasive plants directly affect native plants (blue arrow); invasive plants indirectly affect native plants (green arrow) by affecting native herbivores; invasive plants affect native herbivores by affecting native natural enemies, resulting in cascade effects on native plants (red arrow)

图 2 入侵植物影响本地植食性昆虫的三种路径. 入侵植物对本地昆虫的直接影响(蓝色箭头); 入侵植物通过影响本地植物来间接影响本地昆虫(绿色箭头); 入侵植物通过影响本地天敌来间接影响本地昆虫(绿色箭头)

Figure 2 Invasive plants affect native herbivores in three ways. Invasive plants directly affect native herbivores (blue arrow); invasive plants indirectly affect native herbivores (green arrow) by affecting native plants; invasive plants indirectly affect native herbivores by affecting native natural enemies (green arrow)

少^[16,21,22]。入侵植物对本地植物和植食性昆虫的影响,势必会沿食物链传递到更高营养级。本地植物多样性的减少、本地植食性昆虫种群的变化将影响到次级消费者的栖息场所和食物来源。捕食性昆虫和寄生性昆虫常常依赖寄主的气味来搜寻和识别寄主。外来入侵植物的挥发性物质作为本地生态系统内全新的信号物质,也会直接干扰捕食性和寄生性昆虫的寄主识别^[23-25]。外来入侵植物的挥发性物质会吸引也会驱避捕食性和寄生性昆虫,植食性昆虫的取食也会诱导入入侵植物释放挥发性物质来影响本地捕食性和寄生性昆虫。所以外来植物既可以直接影响次级消费者,也能通过对生产者和初级消费者的影响沿食物链产生对次级消费者的级联影响。

5 入侵植物对本地生态系统三级营养关系的调控机制

本地生态系统的不同营养级的生产者-初级消费者-次级消费者都会受到外来入侵植物直接和间接的干扰^[26,27]。从沿食物链的物质流动、化学物质级联、信号物质传递三个层次来研究外来入侵植物如何介入本地三级营养关系以及干扰调控的机制,能够清晰地解析外来植物干扰和影响本地生物的主要路径^[28]。通过对入侵植物与本地不同营养级生物关系的分析,发现了外来入侵植物干扰本地三级营养关系的9种方式(图1~3)。主要分为:(i)对本地植物、植食性昆虫、捕食性和寄生性昆虫的直接干扰和影响;(ii)对本地植物、植食性昆虫、捕食性和寄生性昆虫的间接干扰和影响;(iii)沿食物链对更高营养级或更低营养级生物的级联影响。

6 总结

从植物-植物关系、植物-昆虫关系、昆虫-天敌关系以及植物-昆虫-天敌三级营养关系等方面可以系统地解析外来入侵植物介入本地食物链的机制(图4):(i)外来入侵植物通过干扰营养物质在本地食物链的流动来影响本地的三级营养关系;(ii)外来入侵植物通过调控次生化学物质在本地食物链的级联来影响本地的三级营养关系;(iii)外来入侵植物通过干扰和破坏本地植物-昆虫-天敌的化学通讯网络来调控本地三

图3 入侵植物影响本地天敌的三种路径。入侵植物对本地天敌的直接影响(蓝色箭头);入侵植物通过影响本地昆虫来间接影响本地天敌(绿色箭头);入侵植物通过影响本地植物来影响到本地昆虫从而对本地天敌产生级联影响(红色箭头)

Figure 3 Invasive plants affect native natural enemies in three ways. Invasive plants directly affect native natural enemies (blue arrow); invasive plants indirectly affect native natural enemies (green arrow) by affecting native herbivores; invasive plants affect native herbivores by affecting native plants, resulting in cascade effects on native natural enemies (red arrow)

图4 外来入侵植物对本地生态系统三级营养关系的调控和干扰机制,通过干扰营养物质流动,防御物质级联和信号物质传递来调控本地三级营养关系

Figure 4 Invasive plants affect interactions between tritrophics in native ecosystems by affecting the nutrient flow, chemical cascade, and chemical communication in native food chains

级营养关系。外来入侵植物对本地生态系统的植物、植食性昆虫的影响有些报道,但是其对更高营养级生物的影响以及对本地三级营养关系的干扰机制尚不清楚。今后在这一领域的研究将有利于阐明外来入侵植物的入侵机制以及更全面的评估入侵后效。

采用野外调查、生物测定、化学物质分析、昆虫行为学、挥发性信号物质采集分析等技术和方法可以从食物链的营养物质流动、次生化学物质级联和信号

物质传递三个角度来解析外来入侵植物对不同营养级生物的影响机制。本文从多营养级互作的角度综述了入侵植物对本地生态系统三级营养关系的影响机制。

参考文献

- 1 DiTomaso J M. Invasive weeds in rangelands: Species, impacts, and management. *Weed Sci*, 2000, 48: 255–265
- 2 Ramula S, Pihlaja K. Plant communities and the reproductive success of native plants after the invasion of an ornamental herb. *Biol Invasions*, 2012, 14: 2079–2090
- 3 Ramula S, Sorvari J. The invasive herb *Lupinus polyphyllus* attracts bumblebees but reduces total arthropod abundance. *Arthropod-Plant Interactions*, 2017, 11: 911–918
- 4 Harvey J A, van Dam N M, Gols R. Interactions over four trophic levels: Foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *J Anim Ecol*, 2003, 72: 520–531
- 5 Pearson D E. Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. *Oecologia*, 2009, 159: 549–558
- 6 Willis A J, Memmott J. The potential for indirect effects between a weed, one of its biocontrol agents and native herbivores: A food web approach. *Biol Control*, 2005, 35: 299–306
- 7 Tiedeken E J, Egan P A, Stevenson P C, et al. Nectar chemistry modulates the impact of an invasive plant on native pollinators. *Funct Ecol*, 2016, 30: 885–893
- 8 Harvey J A, Bukovinsky T, van der Putten W H. Interactions between invasive plants and insect herbivores: A plea for a multitrophic perspective. *Biol Conserv*, 2010, 143: 2251–2259
- 9 Dinnage R, Cadotte M W, Haddad N M, et al. Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1308–1317
- 10 Jakobsson A, Padrón B, Ågren J. Distance-dependent effects of invasive *Lupinus polyphyllus* on pollination and reproductive success of two native herbs. *Basic Appl Ecol*, 2015, 16: 120–127
- 11 Valtonen A, Jantunen J, Saarinen K. Flora and Lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol Conserv*, 2006, 133: 389–396
- 12 Vilà M, Espinar J L, Hejda M, et al. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett*, 2011, 14: 702–708
- 13 Elleriis P, Pedersen M L, Toft S. Impact of invasive *Rosa rugosa* on the arthropod fauna of Danish yellow dunes. *Biol Inv*, 2015, 17: 3289–3302
- 14 Haddad N M, Tilman D, Haarstad J, et al. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: A field experiment. *Am Natist*, 2001, 158: 17–35
- 15 Dutra H P, Barnett K, Reinhardt J R, et al. Invasive plant species alters consumer behavior by providing refuge from predation. *Oecologia*, 2011, 166: 649–657
- 16 Harvey J A. Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: The importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomol Exp Appl*, 2005, 117: 1–13
- 17 Losey J E, Vaughan M. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 2006, 56: 311–323
- 18 Lopezaraiza-Mikel M E, Hayes R B, Whalley M R, et al. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: An experimental approach. *Ecol Lett*, 2007, 10: 539–550
- 19 Litt A R, Cord E E, Fulbright T E, et al. Effects of invasive plants on arthropods. *Conserv Biol*, 2014, 28: 1532–1549
- 20 Kajzer-Bonk J, Szpiłtyk D, Woyciechowski M. Invasive goldenrods affect abundance and diversity of grassland ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *J Insect Conserv*, 2016, 20: 99–105
- 21 Heleno R H, Ceia R S, Ramos J A, et al. Effects of alien plants on insect abundance and biomass: A food-web approach. *Conserv Biol*, 2009, 23: 410–419
- 22 Hejda M, Pyšek P, Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J Ecol*, 2009, 97: 393–403

- 23 McKinney A M, Goodell K. Shading by invasive shrub reduces seed production and pollinator services in a native herb. *Biol Inv*, 2010, 12: 2751–2763
- 24 Memmott J, Waser N M. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proc R Soc London Ser B-Biol Sci*, 2002, 269: 2395–2399
- 25 Russo L, Nichol C, Shea K. Pollinator floral provisioning by a plant invader: quantifying beneficial effects of detrimental species. *Divers Distrib*, 2016, 22: 189–198
- 26 Hodgkinson I D, Jackson J K. Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. *Environ Manage*, 2005, 35: 649–666
- 27 Fenesi A, Vágási C I, Beldean M, et al. *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic Appl Ecol*, 2015, 16: 335–346
- 28 Schirmel J, Bundschuh M, Entling M H, et al. Impacts of invasive plants on resident animals across ecosystems, taxa, and feeding types: A global assessment. *Glob Change Biol*, 2016, 22: 594–603

Effects of invasive plants on interactions between tritrophics in native ecosystems

WANG Yi^{1,2}, LIU DanFeng^{1,2} & WANG Yan^{1,2}

1 Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaption and Evolutionary Ecology, Yunnan University, Kunming 650091, China;
2 Laboratory of Ecology and Evolutionary Biology & State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Bio-Resources in Yunnan, Yunnan University, Kunming 650091, China

Invasive plant species often form dense populations, thereby reducing the abundance and diversity of local plant species or altering plant community composition. Consequently, plant invaders may considerably modify the habitat both directly and indirectly. Such changes may, in turn, translate into alterations at higher trophic levels, with consequences that may affect species interactions. Studies investigating the effects of invasive plants on the interactions between tritrophics in native ecosystems are vital to assess the impact of invasive plants on ecosystems. We aim to investigate the mechanisms of the effects of invasive plants on native plant, herbivore, predator, and parasite species. The plant-plant, plant-herbivore, and herbivore-predator interactions will be studied. Moreover, field surveys, open field tests, bioassays, behavior experiments, chemical analyses, and the collection and analysis of plant volatiles will be utilized to reveal the effects of invasive plants on nutrient flow, chemical cascades, and chemical communication in native food chains.

interspecies interaction, coevolution in several trophics, stress, adaption evolution, host defense

doi: [10.1360/SSV-2019-0104](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0104)