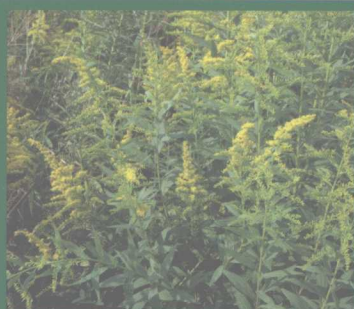


农业重大 外来入侵生物



张国良 付卫东 刘坤 编著



科学出版社

www.sciencep.com

农业重大外来入侵生物

张国良 付卫东 刘坤 编著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书介绍了对我国农业生产和生态安全造成严重危害和潜在威胁的85种外来入侵生物,共分三部分:第一部分介绍了30种恶性外来入侵植物的起源分布、识别特征、生物学和生态学特性、入侵传播途径、危害特点及防治措施;第二部分介绍了30种外来入侵动物的起源分布、形态特征、生物学习性、生态学特性、入侵传播规律、主要危害特点及防治措施;第三部分介绍了25种外来入侵植物病原物的起源分布、病原特征、发病症状、发病规律、危害程度及防治措施。

本书可作为各级农林部门技术人员、高等院校师生及科研院所专业人员的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

农业重大外来入侵生物/张国良,付卫东,刘坤编著. —北京:科学出版社, 2008

ISBN 978-7-03-021967-1

I. 农… II. ①张…②付…③刘… III. 农业-侵入种-简介 IV. S186 S433

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2008)第 068688 号

责任编辑:李韶文 李晶晶 王 静/责任校对:李奕莹
责任印制:钱玉芬/封面设计:北京美光制版有限公司

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008年9月第一版 开本:787×1092 1/16

2008年9月第一次印刷 印张:26 1/2 插页:4

印数:1—1 000 字数:615 000

定价:86.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换(新欣))

前 言

我国是一个生态环境脆弱、生物灾害频繁的农业大国，外来入侵生物对我国农业生产安全、生态安全、社会安定和经济贸易发展构成了严重的威胁，据初步统计，已入侵我国的外来有害生物达 400 余种，每年造成上千亿元人民币的损失。在国际自然保护联盟（IUCN）公布的全球 100 种最具威胁的外来入侵生物中，我国就有 50 余种，是全球受外来生物入侵影响较大的国家之一。在我国，随着社会主义市场经济体制的建立和农业结构战略性步伐调整的加快，植物和植物产品的进口数量迅速上升，国内地区间农产品调运日益频繁，特别是我国加入 WTO 后的全面对外开放，使外来入侵生物传入的风险不断地加大，对我国农业生产和经济贸易发展构成了严重的威胁，外来入侵生物传入、蔓延和危害呈现为传入数量增多、传入频率加快、蔓延范围扩大、发生危害加剧、造成经济损失加重的趋势。

外来入侵生物在其扩散和蔓延的过程中，给我国农业生态系统、畜牧和鱼类的栖息环境、农业生物多样性保护、人类健康和经济贸易发展都带来了很大的威胁。首先，造成了农产品产量下降、品质降低、生产成本增加。如稻水象甲对相应的农作物的减产贡献为 50% 以上，严重时还将造成农作物绝收；美洲斑潜蝇 40%~60%，严重时造成农作物绝收。其次，外来入侵生物与本地物种竞争生存空间、养分，排挤本地植物，使本地物种大量死亡甚至濒临灭绝，如外来入侵植物薇甘菊大片覆盖香蕉、荔枝、龙眼、野生橘及一些灌木和乔木，致使这些植物难以进行正常的光合作用而死亡。再次，外来入侵生物还对入侵地的社会、文化，甚至人类健康也产生了严重的危害和不良的社会影响。如起源于南美的水花生，目前已扩散蔓延到我国 23 个省市，除了侵占水沟、池塘、河、湖水域外，还蔓生于旱地、果园、苗圃和宅旁，对种植业、养殖业、旅游交通运输业带来极其不利的影响，严重时堵塞航道，影响水上交通；封闭水面，影响鱼类生长和捕捞；入侵公园、林地，影响旅游业；滋生蚊蝇，危害人类健康。第四，外来有害生物入侵严重影响对外经济贸易发展，阻碍我国农产品进入国际市场。

外来生物入侵预防和管理是一项系统工程，包括物种引入审批、风险评估、检验检疫、监测预警、灭除控制和生态恢复等多个环节，任何一个管理环节出现空缺或纰漏，都有可能造成外来生物的侵入。自 2003 年以来，我国政府大规模地开展了外来入侵生物的灭毒除害试点行动与综合治理的科技示范。各级农业部门按照“广泛发动、防除并举、突出重点、综合防治”的方针，组织各地开展对外来入侵生物集中灭除的行动，提高了全社会对外来入侵生物的防范意识，初步形成了外来入侵生物源头预防、早期监测预警、快速反应与紧急扑灭、持续控制的能力体系，逐步形成了一套程序化、制度化的管理机制。针对外来生物入侵的不确定性、暴发性、毁灭性，我国加大了对外来入侵生物进行早期预警和持续有效防控措施研究的力度，确立了近期重点发展的领域，依靠科技创新，加大外来入侵生物防控的理论和应用研究，构建外来入侵生物风险评估、远程诊断系统与信息交流平台，解决外来生物入侵传播危害机制、环境影响评价方法以及相

关的检验、监测和防治技术规范或标准，使外来入侵生物的防控工作更加科学、有效。

外来生物入侵预防和控制需要全社会共同努力，要充分调动公众的积极性，提高全社会的防范意识。本书的编写得到农业部资助项目（2006—G53）的资助。本书重点介绍了对我国农业生产及人类健康影响较大的部分外来入侵生物的认识特征、生物学特性和生态学特征、传播途径、危害特点及防治措施等，为各级农林部门技术人员、高等院校和科研院所专业人员及大学生、研究生正确识别入侵生物及其危害，科学预防、有效控制和清除外来入侵生物的相关知识提供参考。

由于编者学识水平有限，书中难免有疏漏之处，恳请读者和同行批评指正，以期进一步修订和完善。

编者

2008年3月10日

植物药分册

目 录

前言

绪论

第一部分 植 物

一、北美车前	23
二、波斯婆婆纳	26
三、刺萼龙葵	30
四、刺果藤	35
五、刺花莲子草	38
六、大米草	40
七、毒麦	43
八、飞机草	47
九、含羞草	51
十、黄顶菊	53
十一、加拿大一枝黄花	57
十二、假臭草	63
十三、假高粱	66
十四、锯齿大戟	70
十五、梨果仙人掌	73
十六、马缨丹	75
十七、麦仙翁	79
十八、猫爪藤	82
十九、三裂螞蟥菊	86
二十、少花蒺藜草	89
二十一、胜红蓟	92
二十二、水盾草	95
二十三、水葫芦	99
二十四、水花生	104
二十五、豚草	109
二十六、薇甘菊	115
二十七、五爪金龙	120
二十八、银胶菊	124
二十九、肿柄菊	126
三十、紫茎泽兰	130

第二部分 动 物

一、刺桐姬小蜂.....	137
二、大瓶螺.....	141
三、稻水象甲.....	144
四、甘薯小象甲.....	147
五、褐纹甘蔗象.....	151
六、非洲大蜗牛.....	155
七、红火蚁.....	159
八、红棕象甲.....	172
九、橘小实蝇.....	180
十、螺旋粉虱.....	200
十一、马铃薯甲虫.....	208
十二、马铃薯块茎蛾.....	215
十三、麦扁盾蝽.....	219
十四、美国白蛾.....	221
十五、美洲斑潜蝇.....	227
十六、棉红铃虫.....	232
十七、苹果蠹蛾.....	235
十八、苹果绵蚜.....	238
十九、葡萄根瘤蚜.....	240
二十、日本金龟子.....	245
二十一、三叶草斑潜蝇.....	251
二十二、双钩异翅长蠹.....	258
二十三、水椰八角铁甲.....	262
二十四、豌豆象.....	265
二十五、温室白粉虱.....	267
二十六、西花蓟马.....	270
二十七、烟粉虱.....	275
二十八、椰心叶甲.....	280
二十九、玉米根萤叶甲.....	285
三十、蔗扁蛾.....	289

第三部分 病 原 物

一、草莓白粉病菌.....	297
二、大豆疫病菌.....	302
三、番茄溃疡病菌.....	308
四、甘薯黑斑病菌.....	313
五、柑橘黄龙病菌.....	317

六、柑橘溃疡病菌·····	322
七、根结线虫·····	327
八、瓜类细菌性果斑病菌·····	332
九、胡萝卜斑驳病毒·····	337
十、黄瓜绿斑驳花叶病毒·····	339
十一、菊花白锈病菌·····	345
十二、辣椒细菌性斑点病菌·····	349
十三、梨火疫病菌·····	353
十四、李属坏死环斑病毒·····	359
十五、马铃薯癌肿病菌·····	363
十六、马铃薯金线虫·····	368
十七、棉花黄萎病菌·····	372
十八、木薯细菌性枯萎病菌·····	378
十九、水稻细菌性条斑病菌·····	382
二十、甜菜胞囊线虫·····	386
二十一、香蕉穿孔线虫·····	390
二十二、香蕉枯萎病菌·····	393
二十三、向日葵茎点霉黑茎病菌·····	399
二十四、烟草环斑病毒·····	401
二十五、玉米霜霉病菌·····	405

附 图

1. 植物附图及图片来源 (图版 I ~ III) ·····	413
2. 动物附图及图片来源 (图版 IV ~ VI) ·····	414
3. 病害附图及图片来源 (图版 VII) ·····	415

绪 论

外来物种入侵已威胁到全球可持续发展,打破了生态系统的稳定,影响生态系统的承载力,危害人类社会经济结构以及人类健康,造成了无法估量的损失,引发了一系列的生态和经济问题。例如,美国每年直接或间接用于主要入侵物种管理的费用就高达1366亿美元,我国入侵种造成的总体损失约为每年1199亿元人民币,其中,直接经济损失199亿元、间接经济损失1000亿元。随着世界经济全球化和国际贸易自由化的发展,外来物种入侵的风险越来越大,外来物种入侵成为国际社会面临的共同问题,成为21世纪生物多样性保护、生态安全、农业可持续发展的主要障碍之一。

(一) 外来物种与生物入侵

1. 外来入侵物种

关于外来种 (exotic species) 和入侵种 (invasive species) 的概念,一直没有统一或公认的定义。外来种是一个与本地种 (native species) 相对的概念。

(1) 本地种

本地种 (native species) 或称土著种 (indigenous species), 或称原生种 (original species), 是指自然发生于原生地区的物种, 或“自然发生于特定地区的植物、动物和微生物”。本地种构成当地的生物区系、群落和生态系统, 维护着当地的生物多样性和自然平衡。Webb (1985) 建议的本地种的定义是: 在新石器时代前就出现或没有人类干预的情况下出现的物种。但是, 从时间尺度上确定外来种是困难和复杂的。世界自然保护联盟 (IUCN) 物种生存委员会 (SSC) 于2000年将本地种定义为: 出现在其 (过去或现在的) 自然分布范围及扩散潜力以内 (即在其自然分布范围内或在没有人类直接或间接引入或照顾的情况下而可以出现的范围内) 的物种、亚种或以下的分类单元。

(2) 外来种

外来种 (exotic species, alien species) 或称非本地种 (non-native species)、非土著种 (nonindigenous species)。狭义的外来种是指由于人类有意或无意的作用被带到了其自然演化区域以外的物种。这个定义强调物种被人为移动或引进, 因此, 不包括自然入侵的物种和基因工程得到的物种或变种。广义的外来种认为只要是进入一个生态系统的新物种就是外来种。它包括自然入侵的物种、无意引进的物种、有意引进的物种以及基因工程获得的物种或变种和人工培育的杂种。世界自然保护联盟物种生存委员会2000年将外来种定义为: 指那些出现在其过去或现在的自然分布范围及扩散潜力以外的物种、亚种或以下分类单元, 包括所有可能存活继而繁殖的部分、配子或繁殖体; 在自然分布范围之外, 在没有直接或间接引入或人类照顾之下, 这些物种不可能存活; 也

可以泛指非本地原产的各种外域物种。Webb (1985) 提出了确定本地种和外来种的九条标准, (按其重要性排序):

- 1) 化石证据 从更新世时期有化石连续存在。如无化石存在, 则意味着物种是外来种, 但这不是定论性的。
- 2) 历史证据 有文献记录的引种可证明为外来种, 早期存在的历史文献不能证明物种是本地种。
- 3) 栖息地 局限于人工环境的种很可能是外来种。应注意人工环境常受干扰, 人们常把干扰地的本地杂草同外来种搞混。
- 4) 地理分布 在植物中地理分隔虽然普遍存在, 但物种出现地理上不连续时, 暗示该种有可能是外来种。
- 5) 移植频度 被移植到多个地方的物种可能是外来种, 本地种多出现于特定的地方。
- 6) 遗传多样性 隔离的种群出现遗传差异, 这种种群可能是本地种; 外来种多有遗传变异, 不同地方间出现均匀性。
- 7) 生殖方式 完全进行无性生殖的本地种很少, 缺乏种子生成的物种可能是外来种。
- 8) 引种方式 物种入侵需要传播方式, 解释物种引进的假说合理可行, 说明物种是外来种。
- 9) 同寡食性昆虫的关系 同亲缘关系近的本地种比, 取食外来植物的动物少。

Williamson (1996) 统计表明, 大约有 10% 的外来种被引入到新的生态系统后可以不依靠直接的人为干预而自行繁殖成为归化种 (naturalized species); 归化种常常只是建立自然种群, 不一定形成入侵, 只有其中的大约 10% 能够造成生物灾害成为外来入侵种 (alien invasive species)。

(3) 外来入侵种

外来入侵种是指当外来种在自然或半自然生态系统或生境中建立种群, 并对本地的生物多样性、动植物安全产生危害或威胁的物种。“外来”的概念不是以国界, 而是以生态系统定义的。外来入侵种的标准是外域种, 它具有三层含义: ①借助人为或其他作用越过不可自然逾越的空间障碍而入境; ②可在当地的自然或人为生态环境中定居, 建立可自我维持的种群, 并可自行繁殖与扩散; ③对当地的生态系统和景观生态造成明显的影响并损害当地的生物多样性。外来种在某地区定居、繁衍、扩散并造成危害的现象称为生物入侵 (biological invasion)。

2. 生物入侵

生物入侵 (biological invasion) 是指某种生物从原来的分布区域扩展到一个新的 (通常也是遥远的) 地区, 在新的区域里, 其后代可以繁殖、扩散并维持下去 (Elton, 1958)。早期的生态学家将入侵 (invasion) 等同于占据 (colonization), 并没有敌对、危害或侵犯的含义。然而, 随着生物入侵带来的生态、经济和社会危害, 入侵的含义开始变化。生物入侵是指生物由原生存地经过自然的或人为的途径侵入到另一个新环境从

而对入侵地的生物多样性、农林牧渔业生产以及人类健康造成经济损失或生态灾难的过程。生物入侵的物种相对于本地物种而言，都是外来生物或物种。一般外来种对生态系统的结构和功能既有正面的影响，也有负面的影响。但根据生物入侵的十数定律，大多外来物种都是中性的，只有少数会造成负面影响。外来入侵物种是已经或即将使经济或环境受到损失，或者危害人类健康的外来物种。

生物入侵是一个复杂的生态过程，一般可分为四个阶段：①侵入 (invasion)，指生物离开原生存的生态系统达到一个新环境，大多通过人类有意或者无意引种，依靠自身扩散能力或者自然动力而侵入；②定居 (colonization)，在新环境中生长、发育、繁殖，至少完成一个世代；③适应 (naturalization)，已繁殖了几代，并适应了新环境；④扩展或扩散 (spread)，适应新生态系统，种群达到一定数量，具有合理的年龄结构和性比，且具有快速增长和扩散能力。对许多外来种的统计研究发现，相邻两个阶段间的成功率约为 10%，这就是著名的“十数定律”(Williamson, 1996)。

生物入侵造成的生态或进化后果相当严重。成功入侵的外来物种，常常直接或间接地降低被入侵地的生物多样性，改变当地生态系统的结构与功能，造成本地物种的丧失或灭绝，并最终导致生态系统的退化与生态系统功能和服务的丧失、威胁人类健康等。外来入侵物种在新生境中不断繁殖、扩散，不仅严重威胁森林、草原、农田、水系等生态系统，而且对环境和经济发展造成极大危害。例如，在美国大约有 4500 种外来动植物建立了自由生长的种群，其中，至少 675 种 (占 15%) 造成了严重危害，美国每年由于入侵物种危害造成的经济损失估计高达 1370 亿美元。我国地域广阔，很容易遭受外来物种的侵害，来自世界各地的大多数外来种都可以找到合适的栖息地。自 20 世纪以来，伴随着我国经济的快速发展，特别是贸易和运输业的爆炸式增长，我国地区之间以及来自于别国的外来种的引进种类、数量和扩散途径也在相应增加。我国的农业和自然生态系统以及野生动植物和遗传资源也严重受到外来入侵物种的影响，仅 11 种主要外来农林昆虫和环境杂草造成的经济损失每年就达 574 亿元人民币。由于外来种从入侵到暴发具有一定的滞后性，其灾难性的后果可能会在 21 世纪表现得更为突出。外来物种入侵在我国也引起了广泛的关注和高度的重视，因此，加强对生物入侵的控制与管理的研究成为入侵生态学研究的核心问题之一。对外来入侵物种进行有效的控制与管理，一方面可以维护本地生态系统的稳定性，另一方面可以降低本地物种灭绝的风险，保护生物多样性。

(二) 外来物种入侵途径及扩散机制

1. 外来物种入侵途径

外来物种的传入多数是经人类直接有意或无意识引入的，而少数则是借助自身能力传播的。外来物种主要通过自然途径和人为途径实现生物入侵的目的。

(1) 自然途径

自然途径传播通常指通过风力、水流、鸟类等动物途径进行的传播。例如，紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 就是从中缅、中越边境自然扩散侵入我国的；薇甘菊

(*Mikania micrantha*) 可能是通过气流从东南亚传入云南的。自然界中的植物通过自身的生长繁殖慢慢侵入其他生态系统。有的通过根、茎、叶的繁殖,有的通过种子的传播。这种自然状态下的传播是极为缓慢的,往往须以地理地质年代来加以计算。很多古生物学证据证明了这种入侵的存在。通过媒介入侵,这在种子繁殖的植物中是很常见的。媒介可以分为两类,自然媒介和生物媒介。自然媒介,如风和水流,可以把种子和花粉吹到或带到其他的地域,在合适的环境条件下,这种植物可能会建立起一个新的给养系统,甚至改变当地的生境。生物媒介,如各种动物,植物可以通过被其取食或携带,将种子传播到另一个地区。动物作为一种传播者,它的身份并不是确定的,但如果对本地生物物种和当地动植物有相当程度的了解,也有可能列出作为传播者的动物种类。以动物为媒介的传播最常见的一种模式是体内传播,种子通过被取食进入动物体内,然后经排便排出体外,进入其他地区。体内传播的另一个优势在于,肠道内的酸性物质可以消化掉一些种子很厚的外壳,这有利于种子的发芽。以粪便排出的种子则因为具有足够的有机质作肥料而更容易建立起生长系统。动物在被人入侵地区传播非本地种的另一种重要模式是体外传播。种子和果实的表皮有时会有倒钩或者刺,这使它们很容易黏附在动物的皮毛或羽毛上,随着动物的移动,它们也得以在当地散布开来。夏至草(*Lagopsis supina*)、苍耳(*Xanthium sibirium*)等就是借以这种方式得到传播的。在外来种的传播过程中,物种与传播者之间有时会形成紧密联系、相互依靠的关系。这种关系的形成会使非本地种的扩散更加有效。当发现存在明显的动物-非本地植物的依靠关系时,可以认为这个非本地种已经成功的融入了当地生态系统。

通过自然媒介传播和通过生物媒介传播的两种传播方式相比较,后者比前者有更有效、传播的距离也更远,在人类介入自然进化史以前,它们所扮演的角色是极为重要的。外来物种传入的途径有时也有可能是相互交叉的,同一种杂草可能是经过一种以上的途径传入的,而在时间上也可能是多次的输入,最终定植并得到迅速发展。

(2) 人为途径

人类作为全球大生态系统的一部分,在生物入侵中扮演着极其重要的角色。这不仅是因为人类活动不断干扰现有的生物群落,还因为人类本身以及人类整个群体成为入侵物种的载体甚至传播者。从人类自身的意向而言,这种引入入侵物种的活动可分为两类:无意传入和有意引入。

1) 无意传入 很多外来入侵生物是随人类活动而无意传入的。尤其是近年来,全球经济一体化的趋势日益明显,世界不同地区之间的联系不断加强,人员和物资的流动为外来种长距离的迁移扩散创造了条件。随人类交通工具带入、随国际农产品和货物中带入和动植物引种中带入外来物种的概率越来越高,如毒麦(*Lolium temulentum*)传入我国便是随小麦引种带入,它与小麦种子的形态极为相似,很易混杂于引种的小麦中,北美车前(*Plantago virginica*)是由旅游者的行李黏附带入我国。外来物种入侵的严重区域包括了重要港口、口岸附近,铁路、公路两侧,如美国的夏威夷和佛罗里达州,外来植物种类的数量分别占到植物种类的45%和40%;早期传入我国浙江境内的北美车前基本上生长于浙赣铁路沿线地区,加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)以上海市郊最为集中,沿沪杭线、沪宁线渐渐变得稀少。

2) 有意引入 人们出于农林牧渔业生产、生态环境建设、生态保护、观赏等目的有意引进某些物种, 尔后却无法加以控制导致外来物种的泛滥成灾。我国目前统计的 188 种外来入侵植物中, 有 50% 的种类是作为有用植物而引入的, 如大米草 (*Spartina anglica*) 能在海边盐性沼泽地等逆境中生长, 出于环境保护的考虑引进用来沿海护滩; 凤眼莲 (*Eichhornia crassipes*) 起初引进用作农业畜禽饲料以及园林观赏, 但其生长快, 现已危害成灾。到目前为止很难得出引种所带来的有害植物的准确数据, 人为引进并产生危害的主要植物种类包括牧草、饲料、观赏植物、药用植物、蔬菜、草坪植物和环境植物。

2. 外来种的扩散机制

外来种的入侵过程在过去的 50 多年里已经成为生态学家争论和实验的焦点, 它被认为是一系列连续阶段组成的链式过程。植物或繁殖体首先通过自然迁移或人类携带克服居住区的地理限制进入新的生态环境 (引入), 当物种在运输过程中存活下来, 而且至少有一个个体能够成功生长和繁殖后即完成了生物入侵的第二阶段 (建群)。在此期间, 外来种与入侵地生态系统的相互作用包括与土著种和先前建群的非土著种之间的关系, 这些相互作用与其他生物或非生物因子共同决定了物种能否在新生境中成功建群, 植物物种只有成功建立种群才能确保在新的环境中续存下去。新建群的外来种的特征以及与入侵生态系统的物种间的相互作用最终将决定外来种在新生境中的传播和危害 (扩散和危害阶段)。

从传播的角度看, 外来种的传入, 有时是人为有意的引进, 如有些有益的生物, 作为害虫和杂草的天敌被引入。但是, 一些引入种到了新的地区以后, 由于发展失控也可能转化为入侵种。一些物种有意或无意被人们从一个地区或国家带到另一个地区或国家, 形成一个已经或即将使经济或环境受到损害或危及人类健康的物种是需要一个过程的。每一个入侵种都有其自身的入侵特性, 扩散过程也不尽一致, 因此对于外来入侵种的扩散过程众说纷纭。一般认为外来种的传入扩散过程分为传入、定植 (殖) 和扩散三个阶段, 也有人对此进行了更为细致的划分, 如传入期、定植 (殖)、停滞期、扩散期。虽然很多人承认入侵过程中存在有“停滞期”, 但有关停滞期出现在哪一个阶段, 有人认为是传入和定植之间有“停滞”现象, 而更多的人认为在定植和扩散之间存在停滞期。事实上, 每一种入侵种都有其自身的入侵特性, 扩散过程也不尽一致, 不可能有统一的模式准确阐明每一个入侵过程。

(1) 传入期

非本地种从远距离以外的区域被引入到新的区域, 均系人类活动的直接或间接结果。在这个过程中, 社会、经济的因素与生物因素同样是至关重要的。随着全球经济一体化进程的加快及交通的发展, 人员及货物在全球各地区间快速、大量地流动。旅客和货物 (如花卉、蔬菜、水果、粮食、种子、木材、饲料等) 作为载体可以携带外来种长距离地旅行。此刻, 外来种刚刚传入新的区域, 开始适应传入地的气候和环境, 依靠有性或无性繁殖形成新的种群, 但尚未建立起足够定植 (殖) 的种群。若此时马上采取人工或机械控制措施往往能够根除外来种, 是防治外来种危害的最佳时期。

(2) 定植(殖)期

外来种的个体进入新地区后,经过一段时间对气候、环境的适应和一定种群数量的扩增积累,已经适应本地气候和环境,开始归化为当地种。在这个时期虽然难以根除这种外来种,但仍然可通过人工、机械或化学及生态的方法控制其蔓延,也是控制的理想时期。但是,初期定居的成功与否,还与其生物学及生活史特征有关。例如,独立的个体具有自受精、孤雌繁殖、多重繁殖对策(既有无性繁殖又可以进行有性繁殖)和表型的可塑性等。

(3) 停滞期

在生物入侵的过程中会经常出现一个时滞阶段,很多外来种定植(殖)后并没有马上大面积扩散、入侵,而是表现为“停滞”状态,例如,薇甘菊在20世纪80年代初传入广东,但直到近几年才开始造成危害。也就是说,从初始种群建立到种群的扩散和大暴发,往往经历一个较为漫长的时间。其长短有赖于初始种群的大小、该物种的生活史特征、新区域的环境条件以及当地群落对入侵物种的易感性,人为因素(如对入侵种的携带和传播)的强度等也至关重要。如果植物产生大量种子需要的时间较长,有性繁殖周期较长,适应于种子发芽的气候周期年数较多,则停滞期较长;相反,则较短。一般来说,草本植物停滞期短于木本植物。停滞期是外来种是否会带来危害的中间过渡阶段。在停滞期开展有效的防治工作,仍可避免外来种带来大的危害;但如果错过了停滞期进入扩散期则危害将不可避免。

(4) 扩散期

由于外来种逐渐形成适宜于本地气候和环境的繁殖机制和强大的与本地物种的竞争机制,种群扩张不可避免。由于大量种子进入成熟阶段,很容易借助一些外在的扩散条件,从而大肆传播蔓延,形成“生态”暴发。在这个时期,采取任何防治措施都难以在短时间内取得理想效果,而且,如果措施不当(如指导不当的人工防治)反而会进一步促进其扩散,只能树立长期控制目标,采取以生物防治为主、恢复天敌自然控制作用同时辅以化学、机械和替代控制的综合治理措施。

(三) 外来物种入侵生态学特性

1. 外来物种入侵生态学特性

(1) 引入地的生物群落和生态环境

外来种进入新的生态系统以后,可能因不适应新的环境而始终无法形成建群种;也可能成为真正的入侵者,改变或破坏当地的生态平衡。引入地的生物群落特征与生物入侵的难易程度密切相关,目前有几种假说分别解释外来种造成生物入侵的原因:①外来物种在被引入到一个新的区域后,植食者和其他天敌的压力会减少,从而导致它在数量上的增长和空间分布上的扩张,即“天敌逃避假说”;②Elton在1958年提出一个经典

的观念“多样性阻抗假说”，认为群落中的生物多样性对抵抗外来种的入侵起着关键性的作用，物种组成丰富的群落对生物入侵的抵抗能力要强于物种组成简单的群落，此外，“干扰假说”指人或者人类驯化和迁移的植物和动物，可以对环境造成突然的、剧烈的干扰，有可能促进入侵。

因此，外来物种在一些地方或生境，容易暴发，成为危害严重的入侵种：①重要的港口、口岸附近，铁路、公路两侧。经国际货运传入的外来种往往首先在港口、口岸附近“登陆”，遇到适宜的环境条件建立小的种群而后开始扩散；火车、汽车携带的外来种容易在铁路、公路两侧定居、扩散。②人为干扰严重的森林、草场。人类活动可直接带来外来种。森林、草原生态系统本来是稳定的，严重的人为干扰如乱砍滥伐、过度放牧使生态系统退化、多样性下降，给外来种的入侵创造了良好的条件。③物种多样性较低、生境较为简单的岛屿、水域、牧场。物种多样性低，自然抑制力也低，天敌数量少，外来种容易生存、种群容易扩增。④受突发性的自然干扰如火灾、洪水破坏后的生境。在这些生境，生态系统短时间内受到严重破坏，物种组成和群落结构变得简单，入侵种极易迅速占据大量的生态位而成为优势物种。

就外来入侵植物而言，一般对原产地的固有生态条件（如光照、温度、水分、土壤等）有特定的要求。其固有生态环境适应性是决定其分布范围的最重要因素。如果引入地的环境与外来种以前的栖息地相似，外来种就可能入侵成功；如果生境相差很大，只有那些可塑性大的物种可入侵成功。Rejmanek 等（1996）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，外来入侵植物在引入地的分布范围或潜在分布范围是与其原产地生态气候条件密切对应的。

（2）外来入侵物种本身的繁殖和传播特性

通常成功的入侵物种都有很强的繁殖能力，能迅速产生大量的后代，以飞机草（*Chromolaena odorata*）为例，飞机草兼有有性生殖和无性生殖方式，每株可产种子 3 万~5 万粒，飞机草还依靠匍匐无性繁殖，在 30℃ 时，10 天可形成一新的植株；另外，湿地松粉蚧（*Oracella acuta*）也具有极强的生态适应性，虽然从气候、地理分析发现它在我国的最适宜发生区应在长江流域，但自从 1988 年侵入广东后，已在当地迅速扩散。它可耐受冬季 -20℃ 的低温。外来入侵植物能通过种子或营养体大量繁殖；世代短，能在不利环境下产生后代；植物的根或根茎内有大量营养储存物，具有强的无性繁殖能力；种子的发芽率高，幼苗生长快，幼龄期短。很多入侵植物既能进行有性繁殖，又能进行无性繁殖，且两种方式产生的后代个体数量均很大。例如，薇甘菊开花数量很大，结实率高，产生较多的种子；同时，薇甘菊营养体的茎节处可以随时生根，伸入土壤吸取养分，因此营养茎可进行营养繁殖，而且较种子生长要快得多。紫茎泽兰竞争性和传播力很强，兼有无性和有性两种繁殖方式，繁殖迅速。除种子繁殖以外，其根茎也能进行无性分枝繁殖，侵占地面空间，迅速形成优势群落，密集成丛。外来入侵植物除具有强大的繁殖特性外，种子或营养繁殖器官的适应性也很强，如豚草（*Ambrosia artemisiifolia*）的种子需经低温处理才能解除休眠，这正是其种子对越冬的适应，而且在不适宜的情况下可以二次进入休眠，从而能够在土壤种子库中保存尽可能多的种子和“潜种群”的规模；凤眼莲每个花穗包含 300~500 粒种子，种子在水中的休

眠期可达15~20年,种子发芽率高、幼龄期短、能一年多次开花等。繁殖方式多,如加拿大一枝黄花、飞机草、凤眼莲等兼有有性和无性两种繁殖方式,以加拿大一枝黄花为例,每棵成株可以产生约2万粒种子,种子萌发率较高,3~10月间均可萌发,同时还可以依靠地下茎进行无性繁殖,产生大量的克隆分株。

具有多种传播方式和具有人类活动传播的特征越来越被人们认作是入侵的特征。在没有人类活动或人类活动较少的地区,植物的有性繁殖体主要通过风力、水流、动物携带和重力作用传播,在长期的进化过程中,不同的植物采用了不同的传播方式,但有些植物具有以上几种传播方式,这在一定程度上增加了自身种群扩散的机会。在人类活动越来越频繁的现代,人类活动对于植物种子的传播已经占主导地位,任何具有能被人类有意或无意传播的特征都将被视为传播方式的进化,都将对物种的扩散甚至产生入侵创造机会。外来入侵植物自身往往具有适应于传播的某些特征。靠种子繁殖的外来入侵植物种子一般都具黏附性、拟态性、重量轻、体积小、数量多等利于传播的特点。菊科外来植物如加拿大一枝黄花、小飞蓬(*Conyza canadensis*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)、紫茎泽兰、飞机草、薇甘菊的籽实带有冠毛,会借助风力远距离传播,因而会成为成功的入侵植物,也是目前最具潜在危害性的入侵植物;北美车前依靠种子外面的胶质物质黏附于交通工具传播;三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)和豚草等利用种子上的钩刺黏附于人畜或交通工具等进行远距离传播。苋属(*Amaranthus* spp.)几种入侵植物、美洲商陆(*Phytolacca americana*)和土荆芥(*Chenopodium ambrosioides*)等的种子可通过鸟类摄食随排泄物传播。除此之外,借助于人类的生产和生活活动传播,要比其他外来入侵物种以自身所具有的传播能力拓展生存空间更为有效。如果这些物种的生态适应性较强,其扩散范围和速度都是相当惊人的。

(3) 外来入侵物种的生态幅

生态适应幅度宽也被认为是一种成功入侵的机制。通常,一种成功入侵的外来杂草对各种环境因子的适应幅度宽广,而且常常能对光、温、水、肥和污染等环境胁迫有较强的抗逆性。紫茎泽兰生态适应性很广,喜高温、高湿,耐阴、耐旱、耐寒(-5℃),能蔓延到广大湿润、半湿润亚热带地区。在我国西南各省(自治区),分布在海拔165~2195m,覆盖了热带、亚热带、暖温带和温带等气候带,这些特性使紫茎泽兰在一些环境中获得对土著种的竞争优势或能占据土著种不能利用的生态位,从而成功入侵。一般认为,外来入侵植物对环境有较强的抗逆性,如耐阴、耐贫瘠土壤、耐污染等。有的外来入侵植物可以某种方式度过干旱、低温、污染等不利条件,一旦条件适合就大量滋生,获得对土著种的竞争优势或能占据土著种的生态位。然而不是所有的外来杂草都有很宽的生态位,在一些太平洋的岛屿山地上,外来种占据的实际生态位与分布范围比土著种要小得多,原因是人为干扰破坏了原生物群落。飞机草主要分布在海南、四川、广西等省、区,其无论是干旱还是湿润的条件下均能生长,适生范围广,遍布海南省。凤眼莲在长江流域以南的地区均可生长,霜冻可使凤眼莲植株死亡,但在很多地区,只有叶部受霜冻影响植株基部仍保持绿色的植株并不死亡,但在我国北方凤眼莲难以自然越冬。适应性和耐性强的物种也许具有较大的入侵潜力(invasion potential)。主要表现在:遗传多样性高,抗逆性强,生态位广;种子可以休眠以保证在特定时期萌发,能寄

生在其他植物体上；植物的光合效率高。

(4) 外来入侵物种的遗传结构

外来入侵植物遗传多样性的改变有利于扩散。有时外来杂草在新栖息地的选择压力下可改变遗传结构和有利于入侵的性状，如 Daehler 和 Strong (1994) 发现入侵旧金山湾的互花米草 (*Spartina alterniflora*) 原本为异花传粉植物，自花传粉结实率很低，但在入侵初期由于密度很低，种群中出现的少数自花传粉结实率高的植株就被选择保留下来。随着生境片段化，入侵植物和土著植物出现杂交的情况，造成一些植被的近亲繁殖和遗传漂变。毒莴苣 (*Lactuca serriola*) 容易与栽培的莴苣 (*L. sativa*) 进行杂交，对栽培种类形成遗传侵蚀，并且能够形成形态与毒莴苣难以区分，但是具有更强入侵能力的杂交种；有些入侵种可与同属近缘种甚至不同属的种杂交，如加拿大一枝黄花可与假紫菀 (*Aster ptarmicoides*) 杂交。杂交的后代可能兼具双亲的有利性状，还可能产生双亲不具备的新特征，它们可以入侵并生存于双亲不能生存的环境中。杂交种具有更大的遗传多样性，对受干扰生境有更强的适应性。

2. 外来物种入侵的理论假说

“是什么因素决定了一个物种成为入侵种”，这是入侵生态学首要回答的问题。对于外来物种入侵性的研究，人们提出了多种假说，目前有关生物入侵的理论假说主要有以下几种：

(1) 天敌逃逸假说

基于自然天敌对植物种群和群落动态方面的控制作用而提出的“天敌逃逸假说”(enemy release hypothesis)，最早由 Darwin (1859) 用于解释为什么一些物种在其原产地较稀少，而在新的入侵地却过多分布的现象，后来逐渐发展成为一个完备的理论。其主要内容是：外来物种能够成功入侵到新的生境，是由于其脱离了原产地协同进化的自然天敌（如竞争者、捕食者和病原微生物）的控制作用，而本地竞争种的专一性天敌几乎没有发生寄主转移，且本地广食性天敌对本地种的影响大于对入侵种的影响，形成了竞争释放，从而导致外来种分布范围的扩大和多度的增加 (Keane and Crawley, 2002)。“天敌逃逸假说”是传统生物防治的理论基础，而成功的传统生物防治实例，又成为支持该假说作为外来生物入侵机制的有力证据。天敌逃逸假说并不适用于所有外来入侵生物，不具有普遍性。对于某一具体的外来种而言，只有证实天敌逃逸是其成功入侵的机制，采取相应的生物防治措施才能发挥应有的作用 (张黎华等, 2007)。

(2) 多样性阻抗假说

Elton (1958) 首次提出“多样性阻抗假说”(diversity resistance hypothesis)，即本地物种多样性贫乏的群落更容易受到外来种入侵。这种假说在小尺度上得到了试验和理论的支持，如小海岛和农田易受入侵、热带雨林几乎无人入侵生物暴发、微宇宙试验 (Dukes, 2002) 等，但大尺度的野外调查和试验研究得出了与之相反甚至没有相关性的结论。