

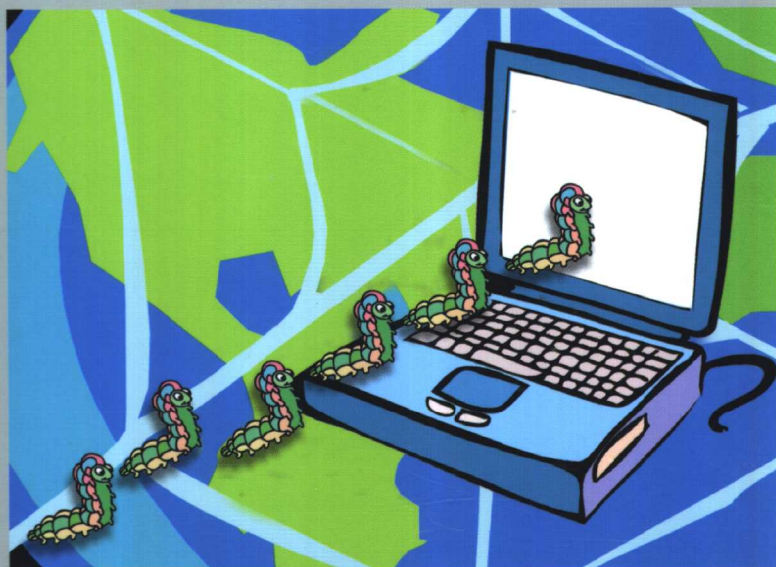


华夏英才基金学术文库

徐汝梅 主编

生物入侵

数据集成、数量分析与预警



科学出版社

www.sciencep.com



华夏英才基金学术文库

国家重点基础研究规划项目G20000046803资助

生物入侵

数据集成、数量分析与预警

徐汝梅 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

生物入侵改变了大范围的景观,造成了众多物种的绝灭、生物多样性的严重丧失,并带来巨大经济损失。对生物入侵,预防比控制其暴发更为可行,也更为经济。本书围绕对生物入侵的预警,按照监测、数据集成、数据库的建立、对入侵规律的探索、适生区分析、风险评估、模型预测等进行了深入的讨论。同时本书还收录了相关的管理法规及植物检疫对象名录,便于广大读者查询。

本书可供科研人员、大专院校师生、从事动植物检疫和农业、林业的科技人员、行政官员、管理人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物入侵——数据集成、数量分析与预警/徐汝梅 主编—北京:科学出版社,2003.8

ISBN 7-03-011380-2

I. 生… II. ①徐… ②徐… III. 环境生物学—研究 IV. X17

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 026694 号

策划编辑:盖 宇 马学海 李 锋/文案编辑:彭克里 吴慧涵

责任校对:曹锐军/责任印制:刘士平/封面设计:陈 敬

排版制作:科学出版社编务公司

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

*

2003 年 8 月 第 一 版 开本: B5(720×1000)

2004 年 1 月 第二次印刷 印张: 22 1/4

印数: 1 001—2 500 字数: 433 000

定价:56.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换(新欣))

《生物入侵——数据集成、数量分析与预警》编委会

主 编:徐汝梅 北京师范大学生命科学学院(100875, 北京)

副 主 编:徐 岩 国家质量监督检验检疫总局动植物检疫实验所(100029, 北京), 北京师范大学生命科学学院

参编人员:宋红敏 北京师范大学生命科学学院, 北京联合大学应用文理学院(100083, 北京)

张清芬 北京师范大学生命科学学院

韩雪梅 北京师范大学生命科学学院

前 言

“生物入侵”,已不再是生疏的名词了,它不仅仅是科学工作者研究的一个问题,也越来越引起公众和媒体的广泛关注,其原因首先在于生物入侵所带来的巨大经济损失。1999年美国前总统克林顿在签发总统令时指出,生物入侵每年对美国造成的损失可高达1 230亿美元。仅粗略统计,在我国,几种主要入侵种每年所造成的损失即高达574亿元,入侵种造成的总体损失可达到数千亿元人民币。然而,更严重的后果是生物入侵对生态和环境的破坏。生物入侵可以在个体、遗传、种群、群落、生态系统等各个水平上产生影响,造成物种濒危、灭绝,生物多样性丧失,并严重影响原有生态系统的结构和功能。生物入侵被公认是除生境破坏之外造成生物多样性丧失的第二主导因素。生物入侵对生物多样性、生态系统的稳定性以及所有物种都赖以生存的自然界的平衡,造成长期的威胁。正由于生物入侵是在全球尺度上进行的,因而,它还有造成全球植物区系和动物区系均匀化的趋势。20世纪50年代,人们意识到了化学污染对环境的巨大影响及其对人类健康的巨大威胁。而从20世纪90年代开始,人们意识到了自身所面对的另一巨大威胁——生物入侵。由于入侵的生物会增长、繁殖、适应新的环境、扩散和暴发,所以生物入侵是一个比化学污染更具有威胁性的浪潮,更有长远效应的浪潮。

生物入侵是一个复杂的链式过程。一些物种有意或无意被人们从一个地区或国家带到了另一个地区或国家,但是形成一个已经或拟将使经济或环境受到损害,或危及人类健康的物种是需要经过一个过程的。它需要安全地从一个地区转移到另一个区域。在新的地区,个别的、或者少数的几个先驱者可以存活下来,并形成可以持续生存的种群。由这个或一些初始种群再繁殖、再扩散,从而在较大范围内形成严重影响。这是一个复杂的链式过程。

入侵生物学的核心科学问题是:

- 什么样的物种更容易成为入侵种?
- 对某一个特定的入侵种,什么样的群落更具有易感性?
- 入侵发生时,其扩散速度如何?
- 如何评价入侵者的生态学效应?
- 什么是控制入侵种的有效对策?

其中,第一个和第二个问题是核心问题及讨论、争议的焦点。从理论上讲,对“什么物种会成为入侵种?”和“什么样的群落更容易被入侵?”这样一些入侵生物学中的核心科学问题,至今尚缺乏具有说服力的答案,争议多于结论。Davis等(2000)

指出“生态学家应该立即着手一个基本的任务：将生物入侵的研究从一个分散的、闲谈逸事性的话题变为一个具有预测性的科学”。入侵生物学这么重要,但是它的理论进展为什么这样滞后?关键是缺乏实验研究。我们不可能,也不允许为了验证某个假说,把外来种引进来做实验。我们观察到的,往往只是一些已经发生的突发事件。所以,有关入侵生物学的研究往往是定性的描述多于定量的数据。从另一个角度讲,入侵生物学更为复杂,难于寻找出共同的规律。种群的变动机制是种群生态学中的核心科学问题。其实许多重要的生态学和应用领域的问题均与之相关。种群变得太少、太小,这个物种就成了濒危种。种群增长得太多、太大,就成灾了,成为有害生物(如害虫、害鼠或害草)。这个种的种群迁移到别的、新的地域成了灾,就成了入侵种。问题似乎不大一样,解决途径大不一样,但都属于种群的时、空动态及其调控机制的范畴,这也就是种群生态学的核心问题。但比较起来,入侵生物学的问题,从某些角度看可能更复杂、更难于控制。其原因在于,入侵的链式过程本身极其复杂;它涉及远距离、地域间的迁移;它与人类活动的交叉也更为繁杂。

一个新的入侵种,一旦被发现对某地的生态环境造成重大影响时,它已经在该地区扎住了根,再想消灭它已是很困难,甚至是不可能的事。全球入侵物种计划(Global Invasive Species Program, GISP)是1997年建立的,它是应全球80个国家和联合国代表的共同要求而成立的专门应对生物入侵的国际组织。GISP的主席Waage于2001年在“Science”上发表文章《战胜入侵种的全球策略》,表述的一个主要论点就是:GISP的研究表明,对于生物入侵,预防比控制其暴发更为可行,也更为经济。因此,改进生物入侵的预防系统以及将其扩展到应对农业和环境的威胁,应成为国际社会的共同目标。对众多的物种引入而言,成功的生物入侵是一个小概率事件。由此可见,在生物入侵的链式过程中,抓住它的早期的关键环节,即从入侵种的引入到建立种群实施严格的、科学的监控,就能在防止生物入侵过程中起到事半功倍的作用。

成熟的理论当然是指导实践的强有力的武器。当前的发展形势是:一方面是理论的不成熟,一方面是防止生物入侵的急迫需求。强调并迅速提高预警能力是首当其冲的任务。预测模型可判别物种是否可成为入侵种。按照建群、扩散、生态影响,分别找出关联的属性,正确率可达87%~94%。之所以能比较好地预测,就是因为考虑了入侵的全过程,很有实际应用价值。虽然这类模型只适用于特定生态系统的特定类群,不能直接上升为理论。但是,无疑地,它能提供宏观上各链接之间的关系,也能筛选出各个环节上的主导因素,为深化对入侵机制的认识和理论的形成与验证提供依据。

我们这个课题组是第一个从事国家基础理论与发展计划项目下有关生物入侵课题的研究队伍。这个队伍由重点高校(北京师范大学、北京大学、武汉大学、中山

大学、浙江大学),中国科学院有关研究所(植物研究所、动物研究所、华南植物研究所),国家质量监督检验检疫总局动植物检疫实验所和浙江省林业科学研究院的人员组成。课题从1999年开始运作,2000年正式启动,至今已有两年多的时间。经过中期评估,我们认为有必要认真总结前一阶段的成果和体会,写出来与大家讨论。一方面可以提高自己的能力,迎战未来;另一方面谈谈我们初步的想法、认识,但愿能起到抛砖引玉的作用。

这样,我们写了两本书:《生物入侵——数据集成、数量分析与预警》和《生物入侵——理论与实践》。

《生物入侵——数据集成、数量分析与预警》的重要性在于,对于生物入侵,预防比治理更为关键。这是很重要的,是应急性的。对我们中国来说,要广泛调查、收集数据、交流信息,建立生物入侵数据库和预警系统,它是最紧迫的基础工作之一。因为利用国内外的数据库,可以使研究院所、应用及管理部门交流信息,提高预警的针对性。它还可以提供一个基础,让我们探索生物入侵的规律,明确对我国最具威胁性的生物物种,它们在我国最有可能生存和暴发的区域,并进行分析、归纳和预测,这将实实在在地、大幅度地提高我国对生物入侵的预警能力。

另一方面,《生物入侵——理论与实践》针对的是对入侵生物学的实例研究和对核心理论问题的研讨。深入地进行个例研究,并上升为理论,才能揭示生物入侵过程的动态规律和调控机制,才能从根本上摆脱应对生物入侵的被动局面。生物入侵是一个从引入到定居、建群,而后扩散、暴发的复杂过程。脱离了本地种、群落的结构和功能去讲入侵种,或者反过来,脱离了入侵种的特征去讲群落的易感性都是片面的。它涉及个体、种群、群落、生态系统等生态学的各个层次,又必不可少地要深入地去探索生物入侵过程中的快速进化和分子生态学基础。生物系统的超级复杂性加上环境和人为因素的极度随机性,充分显示了在这一领域从事研究的艰巨性和挑战性。我们刚刚起步,在近期也难以期望取得理论上的巨大突破。但可喜的是,入侵生物学受到广泛的重视和支持。我国地域辽阔,生物物种、生态系统的多样性又为我们提供了理想的条件。我们期待中国的科学家能在这一领域做出自己应有的贡献,与国际同行共同控制住生物入侵这一全球性问题。

徐汝梅

2003年4月

目 录

前言

第一章 概 论	1
第一节 生物入侵是危及经济发展和人类环境的新浪潮	1
第二节 生物入侵是一个链式过程	4
第三节 对生物入侵应该防重于治, 预警至关重要	15
参考文献	17
第二章 动植物检疫	19
第一节 动植物检疫的起源、发展和现状	19
第二节 中国动植物检疫的起源、发展和现状	20
第三节 进出境动植物检疫	23
第四节 全国农业植物检疫和森林植物检疫	28
第五节 动植物检疫的国际合作与交流	32
参考文献	35
第三章 监测与抽样	36
第一节 对外来种和入侵种实施监测	36
第二节 野外条件下对外来种和本地种的抽样调查	42
第三节 植物检疫中对有害生物的抽样检验	62
参考文献	68
第四章 数据库与数据分析	71
第一节 生物入侵数据库	71
第二节 数据分析——全球入侵生物的分布状况和扩散分析	83
参考文献	105
附录 4.1 国际网络资源与数据库简介	110
附录 4.2 我国外来有害动物名单(2001 年 11 月)	119
附录 4.3 全球入侵物种计划简介	121
附录 4.4 世界 100 种恶性外来入侵生物名录	124
第五章 数量分析与预测	128
第一节 适生区研究的一般方法	129
第二节 研究适生区的模型	137
第三节 分析适生区的软件	144

第四节 GIS 在适生区研究中的作用	174
第五节 对入侵物种的预测	179
第六节 扩散的形式和测量的数学方法	190
参考文献	197
附录 5.1 CLIMEX 中的参数 (CLIMEX for Windows 1.1)	208
附录 5.2 澳大利亚杂草风险评估系统 (WRA) 的基本组成问题 (自 Pheloung 等, 1999)	211
第六章 有害生物风险分析	215
第一节 有害生物风险分析的产生和发展	215
第二节 风险分析的主要内容	217
第三节 PRA 与 SPS	233
第四节 有害生物风险分析在中国的发展历史	235
第五节 中国有害生物风险分析程序	239
第六节 中国有害生物重要性排序方法	241
第七节 进口动物和动物产品风险分析	248
第八节 问题与展望	249
参考文献	250
第七章 生物入侵的管理与法规; 动植物检疫对象名录	252
第一节 国际组织法律法规简介	252
第二节 我国出入境管理立法情况	258
第三节 动植物检疫对象名录	261
索引	342

第一章 概 论

第一节 生物入侵是危及经济发展和人类环境的新浪潮

一、生物入侵及其危害

(一) 什么是生物入侵

生物入侵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(Mack et al. 2000, Elton 1958)。与之有关的两个重要概念是“外来种”与“入侵种”。

“外来种”(alien species):相对于本地种,是指对某一区域或特定生态系统而言,不是该区域或生态系统本地的任何物种(包括其种子、卵、孢子或其他可以使该物种繁衍的物质)。

“入侵种”(invasive species):是指由于其引入已经或拟将使经济或环境受到损害,或危及人类健康的外来物种。

生物入侵的历史可以追溯到地质历史时期。在自然界,生物的扩散或者迁徙是一个普遍的现象。甚至可以说,所有的有机体都在某种程度上进行扩散,只是方式有所不同,有的是主动的,有的是被动的。扩散的尺度也是不一样的,从地质历史时期来看(Shigesada and Kawasaki 1997),每一次地球上发生了大尺度的气候或者地理形态学的变化,物种在地球表面的地理分布就会有所变化。这些变化导致物种在其分布范围内产生地理分化,从而促使物种进一步的分化。例如,随着冰川的扩张,北美森林向南移动。在冰川期北美森林在落基(Rocky)山脉的两边(东部和西部)作为两个分割的组群存在。后来气候变暖,这两个组群重新回到了北部并且相遇。但是,它们已经变得很不相同,以致被归纳为不同的物种。这是从进化角度定义的外来种。再有一个大尺度入侵的例子,200 万年以前,更新世(Pleistocene)时期,在当今巴拿马运河的地区发生了隆起,使得北美和南美大陆连接在一起,这使得北美和南美的生物互相混合。由于它们长时间的没有联系,这两个大陆没有属于同一科的共同的哺乳动物物种。巴拿马陆地桥促进了区系的混合,每一洲的科的数目都急剧地增加了。由于已经存在的当地物种和入侵物种之间的竞争,很多物种随后又绝灭了。重组以后,科的数目差不多又回到了混合以前的数目,也就是北美 25 个科,南美 30 个科。这是一个著名的实例,有力地支持了

MacArthur 和 Wilson (1967) 的动态平衡理论。这个理论认为, 在一个特定的区域 (尤其是一个海岛), 入侵种和灭绝种的数目平衡, 最后达到物种数目的平衡。

前边的例子可以作为论据, 从进化角度划分外来种和本地种时, 时间尺度确定在更新世(200 万~10 000 年前)。也就是说, 如果这个物种从更新世以来始终都在本地存在, 那么就可以认为它是一个严格意义上的本地种。但是, 没有化石证明存在的话, 则有可能是外来种(但不是严格意义的)。

第四纪冰川期结束后, 人类出现了, 人类活动有意或无意地会将一些生物带到新的区域。但是, 只是在哥伦布发现新大陆以后, 随着全球航行的出现, 这种人为因素带来的生物入侵, 才真正地形成了威胁。有一个传说, 在库克船长发现新西兰(1769 年)的 4 年之后, 当他再次到新西兰时, 跟他一起去的一个植物学家惊奇地发现, 一种原来生长在地中海的草芦(*Phalaris*), 已在那里的好几个地区建立了种群。生物入侵一个特别严重的后果是, 随着欧洲人对新大陆的移民, 很多旧大陆的植物和动物入侵到美洲和澳洲, 许多当地的物种甚至惨遭灭绝。例如, 毛里求斯在移民时期以前, 至少有 23 个类群的本地陆地鸟类, 12 类爬行动物, 2 类蝙蝠, 而现在只剩下 9 类鸟, 5 类爬行动物和 1 类蝙蝠。

然而, 从生态学角度定义的生物入侵则是一直存在的, 并非偶然的事件。如种子随风的漂移、由鱼或鸟的消化道携带至新的地域等。设想, 中国某地的一粒种子, 被台风吹进了南海。它又正好落在了一根木头上, 远行万里到达了美国加利福尼亚州的海岸。再被沙滩边寻食的浣熊吞进肚子里, 通过粪便把种子运到了一块肥沃的土壤里生根发芽、茁壮成长, 再成功地繁衍后代, 扩散暴发。这种情况, 要有几百万年才有可能, 甚至根本不能成功。但是, 自 16 世纪以来, 农业、畜牧业的发展极大地破坏和干扰了自然生态系统, 为外来种创造了生物入侵的空间。环球航行、贸易的发展更是促进了外来种有意和无意的引入。所以, 也有人将 15 世纪哥伦布时代以后, 作为生物入侵的一个划分界限。欧洲一些科学家就以 400 年为界。

近百年来的生物入侵更是加快了千万倍。Elton(1958)作为入侵生物学的奠基人, 特别强调了近百余年来, 随着工业化和运输能力的快速发展而带来的更为严重的生物入侵。他已经预见到了生物入侵会给全球自然种群平衡所带来的巨大影响。同时, 由于人类活动, 如开发耕地和牧场, 建立城镇和道路, 更是大面积地破坏了自然生境, 或使生境更加破碎化, 为入侵种群提供了良好的建群机会。近来随着转基因技术的普及, 新的转基因生物有可能从实验室里逃逸出来并且扩散出去, 成为新的入侵种。

我们今天在中国看到的、危害最大的入侵种, 绝大多数是近十几年、几十年有意或无意引入的。我们的工作即以大约 100 年为划分界线。我国加入了世界贸易组织(WTO), 国门将更加开放, 我们应更加警惕。Elton 在半个世纪前就有一警句:“我们不应犯错误: 我们将目睹全球植物区系和动物区系的巨大、历史性激变。”

(二) 生物入侵的危害

生物入侵所带来的经济损失是巨大的。1999 年美国前总统克林顿在签发总统令时提到(Clinton 1999),按照一些专家的估计,生物入侵每年对美国造成的损失高达 1 230 亿美元。在我国,仅粗略统计,几种主要入侵种每年所造成的损失即高达 574 亿元,入侵种造成的总体损失可达到数千亿元人民币(中国环境与发展国际合作委员会生态安全课题组 2002)。

生物入侵对环境及生物多样性也是一个极其严重的威胁。专家们估计,在美国,入侵植物已侵染了 1 亿 acre($1 \text{ acre} = 0.404686 \text{ hm}^2$)以上(<http://www.nps.gov>)。每年由于入侵植物而损失 300 万 acre 土地,是特拉华州面积的两倍。据分析,造成当地许多物种灭绝,从而使得生物多样性丧失的第一位的导因是生境的被破坏和生境的破碎化。第二个最重要的因素,则是生物入侵(Wilcove et al.1998)。它对生物多样性、生态系统的稳定性,以及所有物种都赖以生存的自然界的平衡,造成了长期的威胁。正由于生物入侵是在全球的尺度上发生,因而,它还有造成全球植物区系和动物区系均匀化的趋势。

20 世纪 50 年代,人们意识到了化学污染对环境的巨大影响及其对人类健康的巨大威胁。而从 90 年代后,人们开始关注人类所面对的另一巨大威胁——生物入侵。与化学污染相比,入侵生物会增长、繁殖、适应新的环境、扩散和暴发,生物入侵是一个比化学污染更具有威胁性的和长远效应的浪潮。

二、入侵生物学的发展

尽管生物入侵的历史很长,但对入侵生物学研究的历史却很短。1958 年 Elton 出版了 *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* 一书。作为生态学的奠基人之一,Elton 用了 30 年的时间,将 3 个科学方向的主流思想——植物区系的发展历史、生态学(主要是种群的结构和动态)和自然保护联系在一起,形成了该书。虽然 Elton 奠定了入侵生物学的基础框架,并预见到了生物入侵的数量和危害程度都会大量增加,但近半个世纪以来,入侵生物学的理论发展是极其缓慢的。生物入侵也未受到足够的重视。只是由于生物入侵所造成的巨大危害已经到了触目惊心的地步,近年来才被社会和科学界所广泛重视。近十余年有若干重要著作问世(Drake et al.1989, Groves and Burdon 1986, Hengeveld 1989, Kornberg and Williamson 1987, Shigesada and Kawasaki 1997, Westbrooks 1998, Williamson 1996)。有关生物入侵的文章数目近年来也在急剧上升,如图 1-1 所示。1999 年第 1 份关于生物入侵的、专一的国际杂志 *Biological Invasions* 问世。

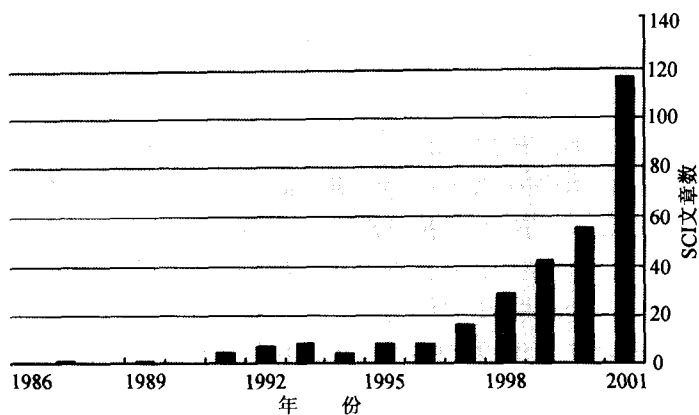


图 1-1 近年来在 SCI 源刊物上有关入侵种的文章数量变化

第二节 生物入侵是一个链式过程

外来种不一定是入侵种。有些有益的生物,如作为害虫和杂草的天敌,是人为有意引入的,这些外来种也可以被称为“引入种”。一些引入种到了新的地区以

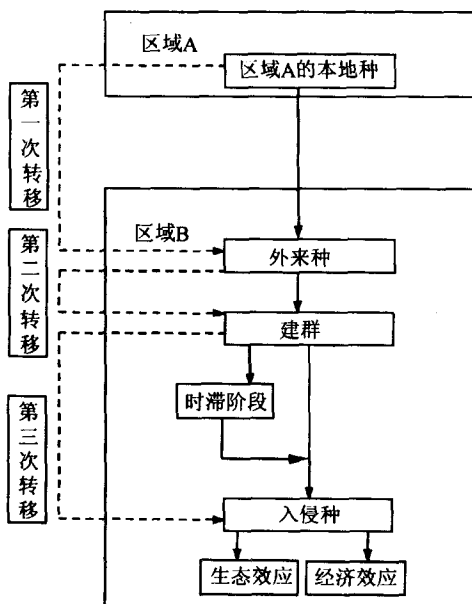


图 1-2 生物入侵的链式过程

后,由于发展失控也可以转化为入侵种。一些物种有意或无意被人们从一个地区或国家带到了另一个地区或国家,形成一个已经或拟将使经济或环境受到损害,或危及人类健康的物种是需要经过一个过程的。它需要安全地从一个地区转移到另一个地区。在新的地区,个别的、或者少数的几个先驱者要能存活下来,并形成一个可以持续生存的种群。由这个或这些初始种群再繁殖、再扩散,从而在较大范围内形成严重影响。这是一个复杂的链式过程(图 1-2)。

一、外来种的引入

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速及交通的发展,人员及货物在全球各地区间快速、大量地流动。旅客和货物(例如,花卉、蔬菜、水果、粮食、种子、木材、饲草等)作为载体可以携带外来种做长距离的旅行。植物检疫对控制危险物种的传入起着关键作用。

二、初期定居与成功地建立种群

初期定居者总是少数。个别的或少数的个体很容易由于遭遇随机事件(如灾难性的气候、天敌的捕食或寄生等)而全军覆没。即使少数个体能够找到配偶并且成功地进行了繁殖,形成了一个种群,这个种群仍然面临着由于遗传多样性贫乏而带来的很大的危机。这个阶段可以被认为是生物入侵过程中种群发展的瓶颈时期。新建立的小种群的遗传多样性,一般比原产地种群的遗传多样性要低得多。种群遗传多样性的减少和贫乏可以造成近交衰退,近交衰退可以限制种群增长并降低种群存活概率。

外来种的个体进入新地区后,初期定居的成功与否,与其生物学及生活史特征有关(Baker 1965, 1974)。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。

为什么有的外来种可以入侵成功,大多数却失败了?这就构成了一个入侵生物学中的核心科学问题:哪些物种更容易成为入侵种?

从物种本身的特点来看,它的生活史特征与其是否具有入侵性有关吗? Baker (1965, 1974) 针对入侵的杂草性植物物种,总结出了一些生活史特征,是为著名的 Baker 目录,共列有 10 余条特征。本文以 1974 年 Baker 发表的 12 条生活史特征为例,分述如下:

- 1) 可以满足发芽需要的环境类型很多、很广泛;
- 2) 种子寿命长、发芽不连续(可自控),即可主动休眠;
- 3) 开花之前的营养生长迅速;

- 4) 只要条件许可,可以一直不断地连续产生种子;
- 5) 自交亲和(*compatible*),但又不是完全自花受粉的或无融合生殖的;
- 6) 当异花传粉时,利用风或非特化传粉者;
- 7) 条件有利时能大量产生种子;
- 8) 耐性与可塑性强(生态幅宽),多种环境条件下都能够结实;
- 9) 既适应短距离的扩散,又具有对长距离扩散的适应;
- 10) 若多年生,无性繁殖旺盛,或可从断片再生;
- 11) 若多年生,植物脆弱易损,不易从土壤中被连根拔出来;
- 12) 有以特殊方式(丛生、耐性生长、他感作用的)进行种间竞争的能力。

Baker 认为更多地符合这些特征的物种比符合得较少的物种更有可能成为入侵种。此论述曾被广为引用,甚至 Baker 特征被农产品公司作为常规标准用以说明其转基因生物产品不会成为“杂草”的依据。

能否建立一个可存活的、自我维持的种群,与其生活史特征有关。不同类群的成功入侵者,所表现出的生活史特征也会有所差异。如昆虫,具有高的内禀增长力以及 r -对策的特征,如个体小、成熟快、生活史短(一年多代)和无滞育等。对脊椎动物而言,则个体大者有利于形成成功的入侵。

因此,有一些人专门针对昆虫、鸟类、特定植物类群等建立了相似的目录。如 Mayer (1965) 对鸟类列出了 6 个特征:社会性并以小群迁徙;与人类较接近者中的食谷物者(而不是食昆虫的);其生境与淡水有关;有较强的扩散能力;有能力找到未被占领的生境;以及有能力改变它的对不同生境的喜好性。

Groves 和 Burdon(1986)按照生态生理特征与入侵成功之间的关系,列出了 4 种类型的入侵者:抓空隙者(*gap grabber*),发芽早,且初始增长快,这样就可以抢占可用的空间;竞争者(*competitor*),竞争者战胜对手的办法是,或者在以光为限制因素的环境中,能把它的叶子举得更高,或者是在水肥为限制因素的环境中,能把它的根扎得更深;存活者(*survivor*),寿命长,能抗拒大多致死因素;以及能大量萌发幼苗者(*swamper*)。

Kolar 和 Lodge(2001)用数量化的方法比较了建群成功的鸟与建群失败的鸟,也比较了非入侵植物与入侵植物。他们所选择的物种特征,都是那些原先假设为入侵成功和入侵失败的物种之间应该具有的不同特征。例如,高繁殖率、单亲或无性繁殖、早熟、个体小等。作者证明植物的入侵性与其起源地有关,也和扩散机制有关。入侵的植物趋于有小的种子和短的非成熟期。对鸟类来说,如果被入侵的生态系统具有与其原产地相似的温度或生境,则易于建群和入侵;鸟类每季繁殖的次数越多越容易成功。以上的这些结果,虽然有一些已经被入侵生物学家所预见,但 Kolar 和 Lodge(2001)认为这是第一次真正用数量化统计的方法检测的结果。这种数量化的分析方法,可以进一步用来筛选潜在的入侵者。他们也证明,一个物种建群的概率随引入的强度增加(既包括释放的个体数目也包括引入的次数)而增

加,这几乎是不变的。

成功的入侵者,应该有比当地种以及非入侵的引入种,具有更强的开发、利用当地资源的能力。对一般生物而言,快速的繁殖力与竞争力之间应有所权衡(trade-off)。然而对入侵种来说,并非如此。例如,既有很高的繁殖力又有能力排挤其他的物种。再如,入侵种失去天敌的压力后,就有可能重新分配资源,使分配于繁殖和分配于生长的能量均有所增长。

三、时滞阶段

在生物入侵的过程中会经常出现一个时滞阶段。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期。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。

目前,对这个时滞时期的原因解释有两种(Sakai et al.2001)。一种观点认为这是种群增长的一个自然现象。观察种群的指数增长曲线,可以发现,在初始阶段,种群的增长是比较平缓的,且时间较长,相当于时滞期,而后才突然地激增。另一种观点则认为,这个过程有可能涉及入侵种对新生境的进化适应,即具有入侵性的生活史特征的进化,或者需要积累足够的遗传多样性以克服近交衰退。据报道(Ellstrand and Schierenbeck 2000, Mack et al.2000),在很多例子中都可以看到遗传多样性对入侵成功的限制作用。有关的研究者认为,这个时滞时期,就是为了克服这种限制,并产生适应性进化所需要的时间。

如果入侵种被多次引入,则对该物种的建立、扩散,以至成功的入侵有重大促进作用。因为多次被引入不但增加了种群的数量,并且增加了不同的入侵区域,从而增大了存活的可能性。更重要的是,由于从不同地区引入的种群遗传多样性有所不同,以及着陆于不同区域的种群经过适应性进化,都可以增大总体的遗传多样性。一些种群的基因变化有利于入侵,有一些种群则不是。种群间的基因流有利于入侵性基因型的扩散。事实上,北美最成功的入侵鸟类——欧洲的紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)和家朱雀(*Carpodacus mexicanus*),都是经过多次引入才成为成功者的(Ehrlich 1989)。

四、扩散及暴发

作为一个成功的入侵种,有能力造成显著或严重的经济和生态影响,种群的高密度和大尺度的空间分布是必备的条件。

外来种并非建立了种群,就可以形成入侵种。其成功的扩散有赖于它的繁殖能力、飞行和扩散的方式和能力、它的种群参数(如自然死亡率和自然出生率)。在

入侵种的扩散中,人为因素往往是关键的。近些年来一些重要入侵种的扩散和暴发与人类的活动密切相关,如大量水果、蔬菜和花卉的长距离运输等。

五、介绍几个外来种的扩散速度与时滞的实例

Shigesada 和 Kawasaki (1997)介绍了多种外来种扩散的实例。从中也可以看到时滞的存在与否及其特征。

(一) 哺乳动物

麝鼠(*Ondatra zibethica*) 这是一个生物入侵的典型例子。麝鼠原产于北美,为了发展皮毛业,被引入到了欧洲。1905年布拉格附近有5只麝鼠从农庄中逃了出来,它们开始扩散繁殖,后来又与其他逃出的麝鼠混合在一起,逐渐在短短的50年里占据了整个欧洲大陆。由于它的危害很大,许多国家在进行防治时,保留了珍贵的历史数据,从而为研究它的扩散,提供了良好的基础。

Skellam(1951)计算麝鼠自1910年至1930年的分布范围时,他发现,在将麝鼠分布范围的平方根对着年份作图时,形成了一条非常完好的斜线。由此可以看出,麝鼠的分布区,以一个均匀的速度向外扩张。但是,它的扩张不完全是一个同心圆的形式(由于地理和环境条件的限制)。总体来说,它的扩散更趋于在东南和西北方向。Andow等(1990)计算出麝鼠从布拉格向西扩散的速度是10.3km/年,而向东—东南的速度是25.4km/年。

赤鹿(*Cervus elaphus*) 赤鹿对新西兰的入侵,始于1851年。在新西兰南岛的北部,一共有32次、20个地方引入了赤鹿。其中,仅仅是1861年在Nelson释放的一只公鹿和两只母鹿,成功地发展起来,建立了种群。从1861至1940年的数据显示,1861~1900年赤鹿扩散速度较慢;从1900年以后扩散的速度加快;1910~1920年扩散速度达到顶峰;随后又逐渐变慢,直到1940年覆盖了整个区域。在这里,我们可以明显地看到一个时滞阶段,对赤鹿来说,几乎是50年。以有效分布范围的半径[分布面积的平方根除以 π 的平方根,或者称为半径距离(radial distance)]来计算它的扩散速度,那么,1910年以前的扩散速度相对比较慢,大约是1~1.6km/年;1910~1920年是一个加速期,达到4.3km/年;最后是一个饱和期。可以看到,在赤鹿的扩散过程中,通常有一些个体离开它的分布区,甚至跑得很远,它们是开发新领域的先锋。这种现象在许多种动物中可以看到。

(二) 鸟类

紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*) 是从欧洲引入美国的。第一次引入是在