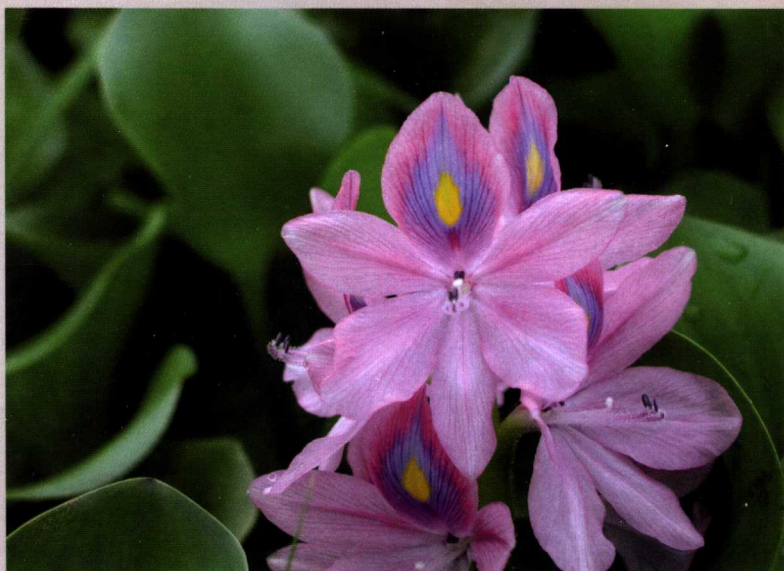


徐汝梅 叶万辉 主编

生物入侵

理论与实践



 科学出版社
www.sciencep.com

内 容 简 介

“生物入侵”已被公认是除生境破坏之外造成生物多样性丧失的又一重要因素,它对生态系统的结构和功能的严重影响已引起全世界的高度重视。本书从理论和实践两个方面详细、系统地介绍了“生物入侵”的概念、特征及防治措施。理论方面主要包括以下内容:生物入侵的基本概念、外来种入侵对土著种的影响、扩散过程与机制、群落的可侵入性、生物入侵的适应性进化及影响、快速进化与生物入侵,以及转基因生物的研究和生态安全等。实践方面主要介绍了作者们目前研究较多的几种外来入侵生物的入侵现状与入侵机制、对生态系统的危害及相应的防治对策,主要涉及斑潜蝇、松材线虫、凤眼莲、喜旱莲子草和薇甘菊等。

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、行政官员及管理人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

生物入侵——理论与实践/徐汝梅,叶万辉主编. —北京:
科学出版社,2003.8
ISBN 7-03-011345-4

I. 生… II. ①徐… ②叶… III. 生物入侵-生态系统-防治 IV. X17

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2003)第 023040 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:柏连海 责任印制:刘士平/封面设计:陈 敬

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)

2003年8月第一次印刷 印张: 16 1/2

印数: 1—2 000 字数: 320 000

定价:40.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈新欣〉)

《生物入侵——理论与实践》编委会

主编

徐汝梅 北京师范大学
叶万辉 中国科学院华南植物研究所

编委(按姓氏笔画排序)

于 丹 武汉大学
于明坚 浙江大学
王 东 武汉大学
王印政 中国科学院植物研究所
成新跃 北京师范大学
许崇任 北京大学
康 乐 中国科学院动物研究所
吴 蓉 浙江省林业科学研究院
庞 虹 中山大学
郝树广 中国科学院动物研究所
徐 岩 国家质量监督检验检疫总局动植物检疫实验所
裴克全 中国科学院植物研究所

参加编写人员(按姓氏笔画排序)

王 瑞 中国科学院植物研究所
邓 雄 中国科学院华南植物研究所
冯惠玲 中国科学院华南植物研究所
刘春花 武汉大学
刘桂林 中山大学
许凯扬 中国科学院华南植物研究所
杨期和 中国科学院华南植物研究所
张林艳 中国科学院华南植物研究所
沈 浩 中国科学院华南植物研究所
陈吾友 浙江省林业科学研究院
陈 兵 中国科学院华南动物研究所
黄红娟 中国科学院华南植物研究所
曹洪麟 中国科学院华南植物研究所
舒 畅 北京大学
谢永宏 武汉大学

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。从理论上来讲,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,为深化入侵机制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 生物入侵是一个复杂的链式过程.....	1
第二节 对生物入侵的理论探讨.....	2
参考文献	11
第二章 生物入侵的适应性进化及其影响	14
第一节 入侵种适应性进化的遗传学基础	14
第二节 入侵事件中入侵种的适应性生理生态特征体现	16
第三节 入侵种的繁殖适应特性与对策	17
第四节 入侵种适应性进化的影响	19
第五节 小结	22
参考文献	23
第三章 外来种入侵对土著种的影响	26
第一节 外来入侵种与土著种的竞争	26
第二节 外来入侵种的化感作用	32
第三节 外来种对土著种的遗传侵蚀	36
第四节 外来种入侵对土著种的其他影响	38
参考文献	40
第四章 群落的可侵入性	47
第一节 群落可侵入性的相关概念	47
第二节 关于群落可侵入性的几个假设/假说.....	49
第三节 群落可侵入性的影响因素	63
参考文献	70
第五章 外来物种入侵、扩散过程与机制	76
第一节 外来物种入侵过程与途径	76
第二节 影响外来物种入侵的因素	79
第三节 外来物种扩散机制	90
参考文献	98
第六章 快速进化与生物入侵	102
第一节 引言.....	102

第二节 生物入侵过程中的快速进化事件·····	103
第三节 快速进化的作用机制·····	107
第四节 物种入侵的进化速率·····	111
第五节 快速进化成为一个生态学过程·····	113
参考文献·····	115
第七章 转基因生物的研究和生态安全·····	119
第一节 概述·····	119
第二节 转基因生物的生态安全性研究·····	122
第三节 转基因生物生物安全的评估和管理·····	132
参考文献·····	136
第八章 斑潜蝇的生物学特征、适应能力与暴发机制·····	138
第一节 斑潜蝇的种类、起源与分布·····	139
第二节 斑潜蝇的生态适应能力·····	142
第三节 斑潜蝇的地理种群分化·····	151
第四节 斑潜蝇在我国的成灾原因及控制对策·····	153
参考文献·····	155
第九章 松材线虫的发生、危害与对策·····	159
第一节 松材线虫病的分布·····	159
第二节 松材线虫病的危害·····	160
第三节 病原线虫·····	166
第四节 传媒昆虫·····	174
第五节 松材线虫病的监测及综合治理·····	178
第六节 有待解决的问题及未来研究方向·····	181
参考文献·····	183
第十章 凤眼莲的繁殖对策、资源竞争、生态影响及防治对策·····	186
第一节 凤眼莲的生物学特性·····	186
第二节 凤眼莲生物入侵的现状·····	188
第三节 繁殖体的来源·····	190
第四节 凤眼莲的繁殖对策·····	196
第五节 凤眼莲的资源竞争·····	201
第六节 凤眼莲天敌·····	205
第七节 凤眼莲生物入侵对生态系统的影响·····	207
第八节 控制凤眼莲生物入侵的对策·····	211
参考文献·····	214

第十一章 喜旱莲子草入侵机制及控制对策	219
第一节 喜旱莲子草生态入侵机制.....	219
第二节 喜旱莲子草的危害.....	230
第三节 喜旱莲子草的分布现状.....	231
第四节 喜旱莲子草的治理.....	231
第五节 小结.....	233
参考文献.....	234
第十二章 薇甘菊的入侵、危害与防控技术研究	236
第一节 国内外研究概况.....	237
第二节 薇甘菊的物候期、生长曲线及光合生理特性	238
第三节 薇甘菊在广东的分布与危害.....	240
第四节 薇甘菊的预防与控制.....	242
第五节 总结与讨论.....	247
参考文献.....	247
索引	249

第一章 概 论

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(Elton 1958)。生物入侵对环境及生物多样性是一个极其严重的威胁。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因素是生境的破坏和破碎化,第二个最重要的因素则是生物入侵(Wilcove 1998)。生物入侵对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。由于生物入侵是在全球的尺度上进行,因而它还有造成全球植物区系和动物区系均匀化的趋势(Rahel 2000)。

生物入侵所带来的经济损失也是巨大的。生物入侵对美国造成的损失可高达每年1 230亿美元(Clinton 1999)。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估计为每年数千亿元人民币(中国环境与发展国际合作委员会,生态安全课题组 2002)。

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年代以后,人们开始关注自身所面对的另一巨大威胁——生物入侵。由于入侵生物会增长、繁殖、适应新的环境、扩散和暴发,因而它是一个比化学污染更具有威胁性、更有长远效应的浪潮。

第一节 生物入侵是一个复杂的链式过程

一些物种被人们有意或无意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经过一个过程的(Sakai et al. 2001)。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要能存活下来,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,从而在较大范围内造成严重的生态影响和经济损失。这是一个复杂的链式过程(徐汝梅和徐岩 2003),具体阐述如下。

1. 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。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。

2. 定居与成功地建立种群

初期定居者总是少数。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很大的生存危机。这个阶段是生物入侵过程中种群发展的瓶颈时期。

3. 时滞阶段

生物入侵过程中经常会出现一个时滞阶段。也就是说,在初始种群建立之后,到种群的扩散和大暴发,往往经历一个较为漫长的时期。

4. 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,那么种群必须经历扩散及暴发,以达到高密度和大尺度的空间分布。

Williamson(1996)提出了一个“十分之一法则”(tens rule)。Williamson把生物入侵的过程,划分为3次转移。第一次转移,是从进口到引入,称为逃逸。第二次转移,是从引入到建立种群,称为建群。第三次转移,是从建群到变成经济上有负作用的生物(称为有害生物,即入侵种)。Williamson认为每次转移的概率大约是10%左右,在5%和20%之间,称之为“十分之一法则”。所以,一个入侵种的形成是一个极小概率事件。

很难想像一切类群、对一切被入侵的生态系统,入侵的成功率都恰恰是10%。应该说,Williamson的工作更重要的意义是提示我们,对众多的物种引入而言,生物入侵是一个极小概率事件。这对我们考虑如何认识生物入侵,如何对生物入侵进行预测、预防和管理是有益的。

第二节 对生物入侵的理论探讨

种群数量的时空动态及其调节机制是种群生态学中的核心科学问题,许多重要的生态学和应用领域的问题均与之相关。种群变得太小、太少,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)。这个种的个体迁移到新的地域成了灾,就称为入侵种。问题似乎不大一样,解决的途径更是大不相同,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更复杂,它涉及远距离、地域间的迁移,而且受人类活动的影响也更为繁杂。

目前,对入侵生物学的主要科学问题的界定也不完全相同(Kornberg and Williamson 1987, Shigesada and Kawasaki 1997),概括起来有下面的5个:

- 什么样的物种更容易成为入侵种?
- 对某一个特定的入侵种来说,什么样的群落更容易被入侵?
- 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?

我们认为,前两个问题是讨论和争议的热点和核心,下面对此展开讨论。

一、什么样的物种更容易成为入侵种?

目前争论的焦点是,从物种本身的特点来看,入侵种的生活史特征是否与其更具有入侵性有关?也就是说,入侵种与非入侵种之间是否应有所不同。

Baker(1965,1974) 针对杂草性的植物物种,总结出了一些生活史特征,是为著名的“Baker 目录”,或称为“Baker 特征”,1974 年的报道中列有 12 条生活史特征。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。这些特征可以概括为:既可以进行有性繁殖,也有进行无性繁殖的能力;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,尤其是具有对环境胁迫的适应性(表型可塑性)。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。

Mack 等(1996,2000) 认为,一些入侵者确实有一些共同的生活史特征,但所建立的类似目录一般仅适用于小类群的物种,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和属里面。然而,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。

事实上,要想对各类生态系统中的各个类群的生物找到完全一致的一些特征是不可能的。应该说,各种不同生物类群,其有利于入侵的生活史特征应有所不同。而且,在生物入侵的不同阶段,其主导的特征也是不同的。例如,在建群阶段,增长快的鱼有利于成功地实现建群。然而,在扩散阶段,增长率低的鱼类则扩散得快(Kolar and Lodge 2002)。因此,有些研究者专门针对昆虫、鸟类、及一些特定植物类群等建立了相应的目录。如 Mayer(1965)对鸟类列出了 6 个特征:种群具社会性并以小群迁徙,与人类较接近者中更趋于食谷物者(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。

Reichard 和 Hamilton(1997)采用判别分析方法,讨论了入侵木本植物与下列特征有关:不需要萌芽前期的种子处理,两性花和挂果时间长,其正确率为 86%。

Daehler(1998)对全球尺度的数据分析显示:农业杂草趋于是草本的、繁殖快

的、以非生物方式进行扩散的物种;在自然环境中,入侵种更趋于是水生或半水生的、草本的、固氮的、攀缘的和无性系的树木。

Kolar 和 Lodge(2001) 对不同类群(植物及鸟类)的入侵者进行了比较,显示出它们有一些共同特点。这些特点包括: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),以及能在 r-选择对策和 K-选择对策之间转换。

对鸟类的区域性扩张来说(O'Connor 1996),与扩张有关联的特征是物种的扩散能力、种群的高增长率(一季产数窝,每窝有多个卵)、有能力和当地种竞争资源和生境、多次被引入及与人类的紧密联系。

Groves 和 Burdon(1986)按照物种生态生理特征与入侵成功之间的关系,将入侵者划归为 4 种类型:抓空隙者(gap grabber),发芽早并且初始增长快,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,在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,能抗拒大多数的致死因素;以及能大量萌发幼苗者(swamper)。

关于入侵种的入侵性与其生活史及生态学特征的关系,也有不同的观点。Williamson(1996)将“杂草性”入侵的程度和 Baker 的特征作了相关性分析。他认为,虽然两者的线性相关关系是显著的,非线性回归更为有效,但是,“两种回归对于进行预测,都是毫无价值的”。Williamson 认为“用 Baker 特征进行风险分析是没有依据的”。他认为“杂草与其他植物有许多特征是不同的,以此为 Baker 特征”的观点是错误的。“这一观点被美国国家科学院所支持是不幸的”。Williamson 还认为,一个植物变成一种杂草,并不需要特征的改变,只要有环境的改变就可以了。

近来,对大尺度植物区系所做的分析也显示,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(1995)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。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(1995)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。

Moyle(1986), Newsome 和 Noble(1986)认为,虽然对成功入侵的一般性结论尚显不足,但该类群和被入侵生境的特殊特点似乎是重要的。不成功的入侵,则可归纳为缺少对新气候的预适应、干扰、与当地种的竞争、当地的捕食性天敌和疾病。

应该看到,探讨入侵种的生活史特征,在理论上和应用中都有很大的意义。它增加了我们对生物入侵过程和机制的认识,但对此不宜绝对化。入侵种也好,非入侵种也好,它们都是生物。它们都在自然界经过了长期的选择和具备了相应的适应能力,都有尽力延续和扩大自身的本能。r-对策者具有更多的 Baker 特征,但 K-对策者也不乏入侵种。r、K 也是相对的,都有“入侵成功者”,因为“成功”在极大

程度上依赖于“机遇”。一个入侵种的成功不仅依赖于自己的特征,它还需要在一个恰当的时间、一个恰当的地点,以一定的数量和形式到达“彼岸”。如前所述,入侵是一个复杂的链式过程,节节顺利才能最后“胜利”。应该说,具有较强的入侵者特征的,成功的概率可能高一些,但是,入侵特征较弱者若机遇好时也未必不成功。这也可以解释为什么许多危害极其严重的入侵种在其原产地却普普通通。它们或是在新地域遇上了意外的机遇,或是通过新环境胁迫下的快速进化产生了新的特征。

二、对某一个特定的入侵种,什么样的群落更容易被入侵?

成功的入侵不仅依赖于物种本身的生活史特征,也与被侵生态系统的特征和群落对入侵种的易感性有关。不同地域的地理环境和生态系统的限制性作用是显而易见的。最具常识性的是,假如一个热带种被引入到寒带,或是陆地生活的物种落入水生生态系统之中,它们是活不下去的。

一般地说,任何一个群落都可以被外来种所入侵,程度不同而已。不同群落的易感性不同,同一群落对不同类群的入侵者的易感性也不同。不同的群落之中,本地种的特点(如相对的竞争能力、抗拒干扰的能力等)也不一样。群落的物种组成、功能群、营养结构、不同营养级之间的相互作用的强度等,都会影响群落对入侵的抵御能力。其中有一些结论是公认的。例如,遭受了干扰和破坏的生态系统更易于被入侵,被砍伐的树林、建了水坝的河流等都属于此类。海岛比大陆更易于被侵入。人为的干扰,如为发展农牧业对自然环境的过度开发,更是为生物入侵开创了良好的机遇。

关于生物入侵与被入侵的生物群落的关系,提出了多种理论假说(对各种观点的称谓不完全相同,这里均暂称之为“假说”),下面逐一给予简单介绍。

(一)“多样性阻抗假说”(diversity resistance hypothesis)

经典的观点认为,结构简单的群落更容易被入侵。这是因为,相对比较简单的植物和动物群落,其所达成的平衡更容易被打破(Elton 1958)。除了种群模型的工作被用作论据外,Elton(1958)还指出,小的岛屿(尤其是小的海岛)易于被入侵是由于本地种甚少。此外,农田是人为的简化了的群落,也是入侵和暴发最容易发生的地方。热带雨林中几乎没有害虫的暴发又是支持多样性阻抗假说的又一个例子。“多样性阻抗假说”得到了小空间尺度上的理论和实验研究的支持(Kennedy et al. 2002)。Kennedy 等在草地小区试验中人为改变物种多样性,而后检测入侵种的总盖度、入侵种的个体数量、入侵种个体的最大值和中值。结果显示,入侵种的总盖度随多样性上升而下降,它是由于入侵者数量及个体最大值的减少而造

成的。由此可以看出,在此例中,多样性阻抗是通过降低入侵者的建群(数量)和成功率(个体大的入侵者所占的比例)而实现的。

Dukes(2002)以微宇宙试验证明,草地中物种组成和多样性可以影响它对生物入侵的易感性。单独种植时,加州草地中的 8 个物种在它们抑制一种矢车菊属的杂草(*Centaurea solstitialis*)的生长能力方面有很大差别。但是一般地说,杂草的增长,随着群落物种的丰盛度的增加而降低。

Naeem 等(2000)认为,以观察为基础的研究有一个很大的问题,就是对与生物多样性和生物入侵同时发生作用的外部因子(如干扰、气候、土壤肥力等)缺少控制,因此很难说它们的发现是否真正能够反驳 Elton 的假说。Naeem 等(2000)在控制实验中排斥了外来因子的干扰,其结果显示,正如 Elton 的假说所预测的那样,本地物种多样性和入侵者——窄叶还阳参(*Crepis tectorum*)的表现之间存在着很强的负相关,本地物种多样性高,可以增加拥挤度,减少可供光和营养,从而增加了环境的竞争性,降低了窄叶还阳参的入侵成功。

然而,在区域性的大尺度空间上的研究结果截然不同。Stohlgren 等(2001)通过大面积调查发现,外来种的物种丰盛度与本地种的丰盛度具有正相关的关系,说明入侵种更趋于入侵当地植物物种多样性的热点地区和稀有生境。但是,Levine 和 D'Antonio(1999)认为,现代的理论研究更多地支持 Elton 的观察和 MacArthur 的物种集成理论,多样性和入侵的易感性是负相关的。实验研究的结果则不同,多样性和入侵的易感性之间正相关和负相关的例证都存在。Levine 和 D'Antonio(1999)在回顾已有成果时,发现了令人惊讶的一点,就是在空间图式和加入入侵者的研究中,多样性高的生物群落趋于更容易受到入侵。为什么?因为这些地点都具有有利于生物多样性的生物或非生物因素。例如,湿度、营养、环境异质性和物理因子等,它们既有利于本地的生物多样性,也有利于入侵者生长。这就是多样性与入侵性呈现正相关的基本原因。

现在的一些研究也发现,一些本地种不但不能阻抗生物入侵,反而促进生物入侵。这是由于引入种和本地的传粉者、扩散者、菌类、固氮细菌发生互利共生在起作用。Maron 和 Connors(1996)在加利福尼亚州海岸的草地中观测发现,当地有一种灌木羽扇豆(*Lupinus arboreus*),它能固氮并生长得很快,使沙质土壤增加肥力,并由于遮光而限制了其他植物的生长。昆虫的大量取食,使羽扇豆几年后即死亡,空出一块块肥沃的土地给入侵者创造了条件,外来的杂草——雀麦属的 *Bromus diandrus* 很快发展了起来。与没有羽扇豆的样方相比,杂草的地上生物量增加了一倍,而植物物种数下降了 47%,本地种减少了 57%。Richardson 等(1999)认为,这种现象是很常见的,而且很可能在促进入侵中起非常重要的作用。Palmer 和 Maurer(1997)称之为“入侵的促进者”,这些“入侵的促进者”在生物多样性高的地区,数量更加丰盛,而这些地区特别容易受到入侵。有相当的实例证明,在一些特定的生态系统中,生物多样性高能够促进生物入侵。

Corlett(1992)则认为,在陆地上,与植物入侵的阻抗性更有关的可能是植物群落的结构。例如,很多森林群落,只要是树冠层保持完整,植物入侵者就很难入侵。所以说,群落的结构,有时比一个群落中具体有多少个物种对抗植物入侵更为重要。

(二)“天敌逃避假说”(enemy release hypothesis, ERH)

这是另一个比较有影响的理论。该假说基于下列 3 个论点:天敌是植物种群的重要调节者;天敌对本地种,比对外来种有更大的抑制作用;植物可以利用天敌调节作用的降低而提高种群的增长。因此,“天敌逃避假说”认为,一个外来的植物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增长和空间分布上的扩张。这个假说也是被广为接受的。然而,也有另外一种思考和疑问(Strong et al. 1984)。它逃避掉了原有的竞争者、捕食者和寄生者。但是新的环境中,就不会遭遇到新的敌人吗?尤其是当它广泛地扩张它的领域,并且和大量的新的本地种遭遇的时候,后果会是什么样子的呢?虽然一些入侵种的成功可以被这一假说所解释,但也可能有其他机制对另一些入侵种更为重要。事实要复杂得多。

Crawley(1990)在排除了无脊椎动物天敌的实验研究中,所获得的结果不是很肯定的。有时,虽然植食者的影响很大,但有些植物的数量毫无变化。很多物种甚至在排除植食者天敌后,数量反而下降了。其原因可能是由于广谱性的植食者对其竞争者的作用更小。天敌与竞争的复合作用导致了这种结果,并使得难于确定天敌的直接效应。

许多研究比较了源区与引入区的入侵者,结果发现,在新地区入侵者确实可以长得大一些、繁殖得多一些,并且活得长一些,但难于确定其作用机制究竟是哪一个。

Keane 和 Crawly(2002)收集了所有测定天敌效应的文章。他们发现,与通常的假设相反,新区域中寡食性天敌转换寄主攻击外来种的现象较为普遍。外来种的专性天敌的被引入也较为常见,但是,大体上它们的作用不是很大。可以说,天敌的缺如在某些例子中仍是重要的。Keane 和 Crawly(2002)认为,现今急需有关排除天敌的实验研究,并深入探讨广谱性天敌对本地种的作用而导致的竞争逃避(competition release)问题。

在最近的一篇文章中,Wolfe(2002)比较了多年生植物蝇子草属的白玉草(*Silene latifolia*)在原产地(欧洲)与被引入地区(北美)其广谱性天敌(蚜虫、蜗牛、植食者)和两种专性天敌——花药黑粉菌(*Microbotryum*)、取食果实的啮齿夜蛾(*Hadena rivularis*)的不同抑制作用。他调查了 86 个种群(包括北美 10 个国家的 36 个种群和欧洲 7 个国家的 50 个种群),结果显示,各类天敌的作用,在欧洲均远

远大于在北美。从总体上讲,该植物在欧洲被危害的概率是在北美的 17 倍。在北美,专性天敌花药黑粉菌很少见,啖迷夜蛾则根本没有。虽然白玉草可产大量果实,在北美却没有其他取食果实的天敌以充填啖迷夜蛾空下来的生态位。

(三)“空生态位假说”(empty niche hypothesis)

该假说认为,物种对一个群落的入侵,其成功在于它占据了一个空生态位。相反则会失败,因为所有的生态位都已经被占据了。Williamson(1996)认为:这种观念好像是有用处的,但是令人迷惑不解。它的用处在于,许多生态学家都发现,用生态位的概念可以比较好的解释入侵问题。混乱之处在于,不同的生态学家,甚至同一个生态学家在不同的时候,会用不同的方式来定义生态位。生态位像生态学中的很多名词(如干扰、胁迫、稳定性和竞争等)一样,在初始的探讨式的描述中是有用的,但是,要具体到特定的状态就很困难了。空生态位理论认为,岛屿群落以及其他一些本地种比较少的群落,对外地种缺乏足够的“生物阻力”。然而,Simberloff(1995)认为,很多潜在的入侵种在到达海岛之后,会找不到传粉者、共生者,或者其他所需的本地生物,这也是抗拒入侵的一种形式。

(四)“资源机遇假说”(resource opportunity hypothesis)

Davis 等(2000)通过实验及长期监测发现,可利用资源的波动是决定可入侵性的关键因素,由此提出了“资源机遇假说”。该假说认为,一个植物群落的未被利用的资源量什么时候增加了,它就变得更易于被入侵了。Davis 等依据的是简单的假设:入侵种必需获得可利用的资源,如光、营养和水。当外来种不和当地种存在对资源的强烈的竞争时,它的成功率就会增大,进而成为入侵种。Davis 等认为,生物入侵的过程依赖于资源量,但欲达到入侵的成功,还需要有足够的入侵种的个体。

(五)“干扰假说”(disturbance before or upon immigration hypothesis)

人,或者人们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(Harper 1965, Mack 1989)。若本地种未能驯化或适应,而已经预适应了迁入者一旦进入,即可很快形成入侵。火灾、涝灾、农事活动、家畜的牧食、湿地的排水,或河流、湖泊中盐分和营养水平的改变均可引起这种后果。异常的扰动,如火,在一些大的生物入侵中起到了很大的作用。例如,发生在澳大利亚、北美和南美的广大温带草地中的剧烈的生物入侵(Mack 1989, D'Antonio and Vitousek 1992)。然而,没有干扰时也能发生入侵(Tilman 1997)。有许多例子可以证明,增加干扰可以增加生物入侵;也有例子证明,减少干扰也能增加生