• 生物多样性与外来入侵物种管理专栏 •

生物入侵机制研究进展

徐承远 张文驹* 卢宝荣 陈家宽

(复旦大学生物多样性科学研究所, 教育部生物多样性与生态工程重点实验室, 上海 200433)

摘要: 本文从外来种本身的生物学特性、外来种与新栖息地土著种之间的相互作用、群落生物多样性对入侵种的抵抗能力、新栖息地生态环境变化对入侵种的影响等方面综述了近年来有关生物入侵机制的研究进展, 并探讨了研究方法的发展和亟待解决的问题。大量的研究表明生物入侵机制是极为多样的, 可能没有一般的、通用的机制。阐明生物入侵的机制, 对推动生态学理论的发展和有害外来种有重要意义。

关键词: 生物入侵, 外来种, 入侵机制

中图分类号: 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2001)04-0430-09

Progress in studies on mechanisms of biological invasion

XU Cheng-Yuan, ZHANG Wen-Ju, LU Bao-Rong, CHEN Jia-Kuan
Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Shanghai 200433

Abstract: Recent progress in studying mechanisms of biological invasion is reviewed involving several aspects, such as biological characteristics of exotic species, interaction among exotic species and their new neighbours, the relationships between species diversity and community resistance to invasion, the effects of changing ecological factors in new habitats. We also analyze the progress of research methodologies and some unsolved vague points in this field. According to recent studies, the mechanisms of biological invasion seem so diverse that no common pattern could explain all cases. A better understanding of invasive mechanisms is essential in developing ecological theory and significant in controlling exotic pests.

Key words: biological invasion, alien species, mechanism of invasion

外来种(exotic species 或 alien species)是指那些借助人或作用而越过不可自然逾越的空间障碍, 在新栖息地生长繁殖并建立稳定种群的物种。外来种中有一些种类在新栖息地发生爆发性的生长, 往往失去控制, 这些外来种被称为入侵种(invasive species)。随着人类活动对自然界影响的日益加剧, 生物入侵已成为全球关注的问题。生物入侵改变了原有的生物地理分布和自然生态系统的结构与功能, 对环境产生了很大的影响。入侵种经常形成广泛的生物污染, 危及土著群落的生物多样性并影响农业生产, 造成了巨大的经济损失(Curnutt, 2000)。由于许多外来种所产生的巨大影响与危害, 对生物入侵机制的研究很早就开始了。Elton 早在 1958 年就完成了一部系统介绍生物入侵的经典专

著《The Ecology of Invasion by Animals and Plants》。作者在该书中除列举出生物入侵的许多案例外, 还提出了一些解释生物入侵机制的重要理论与假设, 如: 新栖息地缺乏入侵种的天敌, 高的群落生物多样性产生较强的入侵抵抗力等(Elton, 1958)。但是鉴于生物入侵过程是极其复杂的, 多年来这一领域的研究进展较慢, 多停留在对入侵现象的观察描述与提出理论假设上。随着对生物入侵研究的深入, 特别是 20 世纪 90 年代以来, 数学模型、定量实验、生物技术等研究手段被相继引入这一领域, 人们对生物入侵的认识有了很大的提高, 生物入侵已成为生态学、生物多样性科学的一个研究热点。我国在生物入侵方面也做了不少工作, 但起步较晚, 且集中在生物防治方面。

收稿日期: 2001-04-27; 修改稿收到日期: 2001-06-27
* 通讯联系人。Author for correspondence. E-mail 地址: wjzhang@fudan.edu.cn
作者简介: 徐承远, 男, 1978 年出生。现在哥伦比亚大学生物圈 II 号攻读博士学位。

生物入侵机制近年来正在逐步受到关注。本文就近年来生物入侵机制的研究进展作一综述,重点阐述入侵成功的机制。

1 生物入侵的过程

外来种入侵可分为几个阶段:引入(import)、逃逸(escape)、种群建立(establish)和危害(pest),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%(Williamson & Fitter, 1996)。但是,一些有目的引入的群体如引种作物等,其成功率要高得多。此外受干扰明显的地区两阶段间的成功率也高于10%(Williamson & Fitter, 1996)。

一些疾病与昆虫方面的研究(Kaneshiro, 1993; Anderson & May, 1992)表明,某些生物入侵的最初阶段可能经历了一个难以检测的时期,此时入侵种群数量稀少且分布分散,一般手段根本无法对其检测。以后是一段较长的潜伏期。潜伏期过后,当入侵种群被发现时已具有相当规模,甚至十分巩固了(Carey, 1996)。

当入侵种群分布面积达到一个域值后,就可能发生爆炸性的扩展(吴兆录, 闫海忠, 1996)。扩展主要依靠两种途径:第一种方式是通过种群的扩大向周围空间扩散,这一方式是短程的,可能是“流”式的传播,即从一个点沿某些特定的通道传到另一个点,而没有一个明显的扩张面(Carey, 1996);第二种方式是借助某些载体传播,距离较长,且可以是跳跃式的,主要是通过动物或人的活动等途径携带外来种扩展(Kraus & Page, 1995; Cohen & Carlton, 1998)。在国际商务文化交流日益发展的今天,人为活动对外来种的扩展起了相当大的作用。对北美五大湖区斑贻贝(*Dreissena polymorpha*)的个案研究表明,斑贻贝的传播主要是由于船只运输造成的,与之相比,水鸟等野生动物对它的传播作用则微乎其微(Johnson & Carlton, 1996)。有学者试图通过模型模拟入侵种传播的一般过程(Veit & Lewis, 1996; Sharov & Liebhold, 1998; Shigesada et al., 1995; Suarez et al., 2001),但其结论还有待于观察和实验的证实。

2 生物入侵成功的机制

在生物入侵过程中,外来种原产地种群中的少数个体越过地理屏障传播到新栖息地,然后通过自

身生物潜力的发挥建立新的种群。同时,外来种与其原产地生态环境之间的关系被打断,又与新栖息地的环境和生物建立了新的关系。

近年来的研究从上述过程中的因素出发,初步阐明了一些外来种入侵的机制,研究热点集中在:(1)外来种本身的特性(2)外来种与土著种的种间关系以及外来种与土著生物群落总体的关系(3)新栖息地环境变化对入侵的影响。

2.1 外来种的生物学特性

2.1.1 外来种的生态幅 一般认为,成功的外来种对各种环境因子的适应幅度较广,对环境有较强的忍耐力(Hertling & Lubke, 2000),如耐荫(Dwyer et al., 2000)、耐贫瘠土壤(彭少麟, 1995, 1996)、耐污染等。这些特性使外来种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(Elton, 1958),从而成功入侵。很多研究通过分析环境因子与物种的分布建立了模型,对生物入侵进行预测(Curnutt, 2000; Macisaac et al., 2000; Julien et al., 1995)。当前的研究集中于外来种对气候的适应(Panetta & Mitchel, 1991),建立了地域特异与物种特异两类模型。前者预测某一地区最易受来自哪里的生物入侵,后者则预测哪些地区最易受某一特定物种入侵(Curnutt, 2000)。许多模型在一定程度上与观察结果十分吻合,但在某些方面与实际情况有出入(Curnutt, 2000; Mack, 1996)。

近来的研究还发现,成功的外来种不一定生态幅很宽,如在一些太平洋岛屿山地上,外来种占据的实际生态位与分布范围比土著种要小得多。这些种入侵成功的主要原因不是生态幅宽,而是人为干扰破坏了原生生物群落所致(Kitayama & Muellerdombois, 1995)。由此可见,将来的研究不能仅停留在分析外来种对新栖息地一般环境条件的适应能力上,而要在此基础上根据具体情况结合种间关系、环境变化等其他因素综合考虑。

2.1.2 外来种的繁殖和传播特性 入侵种的繁殖特性对其在新栖息地种群的建立有很大作用。通常成功的外来种都有很强的繁殖能力,能迅速产生大量的后代,如:有很强的营养繁殖能力,能由碎片长成植株(Smith & Walters, 1999);能一年多次开花,产生大量的种子与幼苗(Meyer, 1998; Daehler, 1998; Auge & Br&l, 1997);种子易于传播(Howe & Smallwood, 1982; Sahai, 1994; Wilgen & Siegried,

1986);种子发芽率高,幼苗生长快,幼龄期短等(Raejmanek & Richardson, 1996)。

外来种的传播特性则常常是与繁殖特性相关的,如地中海的一种入侵性绿藻(*Caulerpa taxifolia*)可以由顶端 10 mm 的断片长成植株,因而很容易被海水携带而到处传播。这样的繁殖传播特性有利于入侵种在低密度的情况下迅速扩大种群,在新栖息地建立稳定的种群(Smith & Walters, 1999)。

2.1.3 入侵种群遗传结构 入侵种群一般是由少数引进的个体发展而来的,具有显著的奠基者效应(founder effect),入侵种群与其原产地种群相比,遗传多样性会降低。通常认为这种情况对种群是有害的(Saccheri et al., 1998)。但在一些情况下种群中较低的遗传多样性反而能增强外来种在新栖息地中的竞争与生活的能力(Tsutsui et al., 2000)。如入侵性极强的阿根廷蚂蚁(*Linepithema humile*)在其原产地由于种内不同巢穴的个体间争斗激烈,巢穴间边界明确,只能形成小而分散的蚁群(multicoloniality),但在北美的种群内争斗却很少,巢穴间没有明显的边界,能数个家族生活于同一领域而形成较大的单一蚁群(unicoloniality),这使得它在对土著种的争斗中有数量优势。同时,较少的种内争斗减少了内耗,使得种群的生活与繁殖能力都大大提高(Holway et al., 1998; Suarez et al., 1999)。这两方面的优势使其排挤了北美的土著种。Tsutsui et al. (2000)发现阿根廷蚂蚁北美种群种内攻击性的减弱正是种群遗传多样性降低所造成的效应。北美种群来自于少数的奠基者,不同巢穴的蚂蚁具有较近的祖先,遗传多样性较低,相似性很高,许多基因是共有的。这样,由于亲缘选择的原因,阿根廷蚂蚁北美种群不同巢穴之间的争斗较少,从而形成了有利于其入侵的行为特性。

有时外来种种群在新栖息地的选择压力下可产生新的有利于入侵的性状。如入侵旧金山湾的大米草属植物 *Spartina alterniflora* 原本为异花传粉植物,自花传粉结实率很低,但在入侵初期时由于密度很低,种群中出现的少数自花传粉结实率高的植株被选择保留下来,这样就改变了种群的遗传结构(Daehler, 1998)。

对入侵种群遗传结构的研究是近年来新兴的领域,虽然已经有了一些很好的结果,但是研究的面还有待扩展。如何将入侵种群的遗传结构上的特殊性

与适应、竞争等直接导致入侵成功的因素结合起来,是未来研究工作的重点与难点。

2.2 入侵种与土著种间的相互作用

2.2.1 缺乏天敌的控制 一种流行的观念认为,外来种在新栖息地成功入侵的主要原因是失去其天敌(病原体、捕食者、寄生虫等)的控制,Elton(1958)在其著作中就给出了许多例证。从原产地引进天敌进行生物防治已成为控制外来种的重要手段。著名的例子如澳洲瓢虫防治吹棉蚧(陆庆光,1996)。这些成功的例子很好地支持了这一经典观点,使其广泛被人们接受。

但近年来的研究表明,生物入侵是一个很复杂的过程,缺乏天敌的控制是某些外来种成功的主要原因,但对另一些外来种来说则不是。有时即使天敌被成功引入某一地区,也无法控制外来种。如澳大利亚曾引入空心莲子草叶甲(*Agasicles hygrophila*)与一种蛾类(*Vogtia malloi*)来防治外来种空心莲子草。天敌在水域中取得了较好的效果,但无法控制空心莲子草的旱生种群(Julien & Chan, 1992)。另有研究表明新栖息地的一些土著种可能转向取食外来种,形成其新的天敌,使土著群落对一些外来种的抵抗力得到增强(Reusch, 1998)。总之,天敌因素在入侵中的作用远比过去料想的要复杂,还有待于进一步的深入研究。

2.2.2 种间抑制 外来种与土著种之间往往存在着相互抑制作用,这类影响在动物与植物中都存在,有时候是导致入侵成功的重要因素。Callaway & Aschehoug (2000)最近对北美入侵性杂草 *Centaurea diffusa* 的研究发现,植物根系分泌物可以影响入侵。*C. diffusa* 在原产地亚欧大陆不造成大的影响,进入北美后却泛滥成灾,排挤了许多土著种。栽培实验的结果表明,在原产地与 *C. diffusa* 共存的植物,其根系分泌物可以抑制 *C. diffusa* 根系对磷的吸收并抑制其生长。然而,新栖息地的类似植物,其生长反被 *C. diffusa* 根系的分泌物所抑制。动物中也有类似的发现。伊蚊属(*Aedes*)中,一个种的幼虫可以抑制另一个种虫卵的孵化,亚洲的 *A. albopictus* 侵入北美后,其幼虫在很低的密度时即可抑制土著种 *A. aegypti* 和 *A. triseriatus* 的虫卵孵化;而 *A. albopictus* 的卵即使在高密度的土著种幼虫中也不受到明显的抑制(Edgerly et al., 1993)。

不同的外来种之间也有类似的相互作用。早期

的研究就发现两种欧洲麦茎蜂(*Cephus pygmaeus* 与 *C. tabidus*)入侵北美后,在两者共存时,前者的卵孵化早于后者,幼虫会杀死后者未孵化的卵,于是先来的入侵种 *C. tabidus* 逐步被后来的 *C. pygmaeus* 取代(Elton, 1958)。可见,种间抑制的作用是多样的,其作用方式、机制和结果还有待深入研究。

2.2.3 外来种与土著种的竞争 研究发现,成功的外来种在新栖息地的环境条件下竞争能力往往强于处于相似生态位的土著种,在这种情况下外来种可以通过排挤土著种而获得成功。近年来对蚂蚁与壁虎等入侵性动物的研究表明,一些外来种对食物与资源的获取能力强于土著种,从而可以在竞争中取得优势(Petren et al., 1993 ; Petren & Case, 1996 ; Holway, 1999 ; Juliano, 1998)。

外来种的这种竞争优势是在特定环境中取得的, Petren & Case(1998)对太平洋岛屿上两种家壁虎的食物竞争研究表明,入侵性很强的 *Hemidactylus frenatus* 与食性几乎相同的土著种 *Lepidodactylus lugubris* 相比,捕食较为敏捷,擅长长程攻击(long strikes, 发动攻击时蜥蜴距猎物 20 cm 以上)。在城市有灯光处聚集着大量昆虫,而当地城市建筑物的简单结构又在昆虫聚集区形成开阔的空间, *H. frenatus* 捕食时的优势可以得到充分发挥,从而在对 *L. lugubris* 的竞争处于较为有利的位置。在城市化地区 *H. frenatus* 逐渐取代了 *L. lugubris*。但在昆虫分布较分散,环境较复杂的郊区与森林, *H. frenatus* 的捕食快速敏捷的特点发挥不出,仍难以入侵。Juliano(1998)对蚊子 *Aedes albopictus* 与 *A. aegypti* (土著种)的研究也说明前者的幼虫对后者的竞争优势也是仅在种群密度高、资源少的水塘环境中才存在的。

有些外来种竞争优势的产生更为复杂, Orr et al.(1995)发现火蚁(*Solenopsis invicta*)因躲避 Phoridae 科蝇类拟寄生天敌而使取食受到影响。在火蚁的原产地巴西有较多的拟寄生天敌,火蚁为逃避攻击不得不隐蔽不出,因而大大减少了取食量,降低了自身对其他蚂蚁的竞争能力。而在美国,火蚁的天敌大为减少,火蚁的取食行为增强。由于火蚁本身的取食能力远超过北美的土著种,它在新栖息地的食物竞争中就处于有利地位,排挤了其他蚂蚁。研究中还发现,阿根廷蚂蚁(*Linepithema humile*)与火蚁在新栖息地都能集聚成较大的单一巢穴,而土著

蚂蚁的居群则较小,这样前者在竞争中就取得了数量上的优势,可以在战斗中击败或赶走土著种(Holway, 1999, Holway & Suarez, 1999)。更深入的研究还发现,这些入侵性蚂蚁在新栖息地集聚成较大巢穴的现象与种群的遗传结构有关(Tsutsui et al., 2000)。

在植物中,有关外来种与土著种竞争的研究也在开展,并获得了一些结果(Juliano, 1998 ; Meekins & McCarthy, 1999),但机制还没有象动物中揭示得这么深入与具体。此外,造成竞争优势的原因在不同个案中是不同的,将来的研究应十分注重具体情况具体分析。

2.2.4 外来种的协同入侵 很多生物入侵过程中存在着外来种之间的协同作用,即通过几种外来种的相互配合而入侵。例如一个外来种携带着病原体或寄生虫侵入新栖息地,结果疾病在对病原体或寄生虫更为敏感的相似土著种中流行。入侵种因失去竞争对手而得到扩展,这样该外来种与它的病原体或寄生虫都发生了成功的入侵(Kraus & Page, 1995)。Elton 在他的著作中也举过几个类似的例子(Elton, 1958)。新的研究通过定量的实验室工作还发现,外来种与它的捕食者一同进入新栖息地后,类似的入侵模式也会起作用(Wells & Kurahashi, 1997 ; Wells & Henderson, 1993)。这些发现对品种引进、海关检疫等实际工作都有现实的指导意义。

2.2.5 杂交在入侵中的意义 杂交也被认为是生物入侵成功的原因之一。杂交产生入侵种的报道主要发生在植物中,但动物中也有例子。外来种与土著种杂交产生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,它们可以入侵并生活于双亲不能生存的环境中(曹文其, 丰广泰, 1993)。从遗传的角度来说,杂交种往往具有较大的遗传多样性,有利于其种群的生存。通过杂交,后代还可以摆脱双亲基因组中积累的有害基因的影响。杂交后代往往通过染色体加倍形成多倍体,能固定杂种优势(Ellstr& & Schierenbeck, 2000),并对受干扰的生境有更强的适应性。同时,杂交为进化提供了丰富的素材,可能产生一些有特殊适应能力的个体,从而形成一个全新的种群(Ellstr& & Schierenbeck, 2000)。

上述原因都可能使杂交后代生活能力超过双亲,产生很强的入侵性,有时还会排挤其土著种亲

本。例如由外来肉质杂草 *Carpobrotus edulis* 与土著的 *C. chilensis* 杂交产生的后代是美国加州海岸广布的杂草,无论在沙丘还是草地上,杂种后代的生长力都强于土著亲本 *C. chilensis*,而且杂种后代对食草动物的抵抗力也更强(Vila & D'antonio ,1998)。在动物中, Perry et al. 对威斯康星湖锈螯虾(*Orconectes rusticus*)的研究也得出相似结论(Roush ,1997)。至于杂交带来的遗传多样性能否为杂交种带来优势,尚不清楚。如 *Spartina alterniflora* 与 *Spartina maritima* 的杂交后代大米草 *Spartina anglica* 是海岸盐性沼泽地中的强入侵性种,但研究发现它的种群却是由少量的杂种个体发展而来的(Thompson ,1991)。如何将杂交种的遗传特性与入侵能力相联系,还需要更多的实验和研究。

2.3 新栖息地群落生物多样性对入侵的抵抗性

Elton 在 1958 年提出了一个经典的假设,认为群落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较物种组成简单的群落对生物入侵的抵抗能力要强(Elton ,1958)。一些数学模型(Robinson & Valentine ,1979; Post & Pimm ,1983; Drake ,1990; Case ,1990)与野外调查(Elton ,1958)的结果支持 Elton 的假说,但也有一些研究结果与这一假说不符(Wiser et al. ,1998)。

20 世纪 90 年代后期的研究中特别重视通过设计实验来研究这一假说。一些实验证明了群落生物多样性与群落对入侵的抵抗性之间呈正相关(Planty-Tabacchi et al. ,1996; Stohlgren et al. ,1999; McGrady-Steed et al. ,1997; Knops et al. ,1999; Symstad 2000)。最近更为深入的研究还揭示了群落生物多样性如何影响入侵。例如, Stachowicz et al. (1999)发现物种多样性较高的海洋底栖固着生物群落中,不同物种的生活史周期相互交叠程度大,土著种能长时间保持对空间的高效利用,剩余的可利用空间很少,因此外来底栖生物难以入侵。通过严格控制条件的植物栽培实验,最新的研究还证明,在排除其他因子对群落抵抗性的影响后,多样性与抵抗性仍呈正相关(Naeem et al. ,2000)。Levine (2000)则详细研究了加利福尼亚北部一块明显不符合 Elton 假说的河岸,发现该地区外来植物种子的不均匀分布的效应抵消了物种多样性的作用。这说明在群落水平上,一些与当地生物多样性建成相关的因子如干扰、种子密度分布等,在增加生物多样

性的同时也会有助于入侵,有时对入侵的促进作用甚至还可能超过提高生物多样性而带来的抵抗力。总体而言, 现在研究已不再局限于简单的验证 Elton 假说,而是根据群落的具体情况来说明群落物种多样性如何影响群落对入侵的抵抗力。

2.4 新栖息地环境变化

2.4.1 干扰的影响 一般认为栖息地受到干扰有利于生物入侵的发生(DeFerrari & Naiman ,1994)。近年来已有实验证据表明干扰越强烈,入侵越易发生(Duggin & Gentle ,1998),还有研究通过具体事例说明了人为干扰是如何促进入侵的(Petren & Case ,1998)。干扰可分为自然干扰与人为干扰,都能在群落中形成空的生态位,降低了这些区域的土著生物群落对入侵的抵抗力,使外来种易于进入定居。人为干扰如修建道路、城市化、垦荒、放牧等(Kitayama & Muellerdombois ,1995)对土著群落的破坏大而且很大程度上改变了小环境,同时还促进了外来种的传播,对入侵的促进作用一般很大。但食草类野生动物的取食、山火等自然干扰对入侵造成的影响也不容忽视(Holmgren et al. 2000)。

近年来的研究表明干扰对入侵的关系是复杂的。首先,干扰的作用是多方面的,过强的干扰会降低群落生物多样性(陈利顶,傅伯杰,2000)而促进入侵,适当的干扰则产生相反的效果。其次,在某些缺乏干扰的情况下,土著群落的一些种会爆发,从而使群落的生物多样性降低,减弱对入侵的抵抗力(Costello et al. 2000)。另外,干扰对入侵不是必需的,许多入侵过程就是在没有自然或人为干扰的情况下发生的(Dwyer et al. 2000; Jesson et al. 2000; Brothers & Springarn ,1992)。最后,入侵可能使群落结构发生改变,这种改变反过来又会影响群落受干扰的难易程度。比如杂草入侵可能提高群落中草本植物的比例,火就更容易燃起与蔓延,而木本植物入侵草原则会产生相反的效应(Mack & D'Antonio ,1998)。这些方面的研究正在受到进一步的关注。

2.4.2 全球变化 全球变化也促进了生物入侵的发生(Dukes & Mooney ,1999)。从整个生物圈的角度看,全球变化会使气候带范围发生改变,这必然会改变物种与资源的分布区域,结果促进入侵。近来的一些研究具体地说明了全球变化是如何促进生物入侵过程的。例如,大气中 CO₂ 浓度的增加会延缓草原群落演替的过程,这样就为外来种进入群落提

供了更多机会(Vasseur & Potvin ,1998) ;氮化合物的增加使外来种能侵入一些原本土壤较贫瘠的地区 ,而生长缓慢的土著种则在竞争中处于不利地位 (Milchunas & Lauenroth ,1995 ; Burke & Grime ,1996 ; Wedin & Tilman ,1996 ; Hobbs & Huenneke ,1992 ; Maron & Connors ,1996) ;气候变暖使原产热带的外来种分布范围增大 ,喜暖的 C_4 植物可能取代 C_3 植物(Patterson ,1995 ; Smith et al. ,2000) ;干旱与半干旱地区降水量的增加使得外来种能够侵入这些地区(Hobbs & Mooney ,1991)。

除上述较一般的结论外 ,还有一些研究进行得更为深入。例如 Alward et al.(1999)发现科罗拉多北部的低草草原(shortgrass steppe)在 1964 ~ 1992 的 23 年中 ,随春季最低温度的增高 ,主要土著种 *Bouteloua gracilis* 的净初级生产量呈线性减少 ,而外来非禾本科草本植物密度则呈指数增加。因此 ,在全球变暖过程中 ,最低温度的升高对生物分布的影响可能更为重要。还有研究表明 ,在生物生长的重要时期 ,降水与温度的短期和较小的变化也能对入侵产生长远的效应(Milchunas & Lauenroth ,1995)。

全球变化促进了生物入侵 ,反过来生物入侵在全球范围内影响了生物群落的结构与功能 ,继而反馈性地影响全球环境 ,因而全球变化对生物入侵的促进会对地球环境产生长远的影响(Dukes & Mooney ,1999)。现在也设计了一些模型来预测一些入侵种在未来气候条件下可能的分布范围(Beerling et al. ,1995)。但由于全球变化过程十分缓慢 ,要具体阐明它如何对生物入侵产生影响 ,还需要长期的积累工作。

3 结论与展望

综合上述结果来看 ,影响生物入侵成功的因素是多种多样的 ,而入侵是这些因素共同作用后产生的综合结果。在不同的个案中 ,起决定性作用的因子可以是不同的 :可能单一因子起主要作用 ,也可能由多方面的因子导致入侵的成功。可以说生物入侵的机制是高度复杂多样的 ,也许并没有象早期推测中的一般的、通用的模式。

现在对生物入侵机制的研究已不满足于仅找出哪些因素影响入侵过程 ,而是越来越具体化 ,要进一步解决这些因子究竟产生什么样的效应 ,这些效应又是如何影响入侵过程的。发现了这些中间桥梁 ,

人们对入侵机制的认识就更为具体和明朗。

目前生物入侵的研究方法已从早期的观察、调查等经典方法转向通过设计受控实验、半自然半受控实验来验证假说 ,并倾向于通过严格的设计得到一些清晰、明确的结论。分子生物学技术也被引入这一领域 ,预计将得到越来越多的应用。此外 ,数学模型也被广泛采用。

在生物入侵的研究方向上出现了几个趋势 :一是重点转向外来种与土著种的种间关系 ;二是将入侵与其他的热点如全球变暖、生物多样性丧失、生物安全等问题结合起来考虑入侵成功的原因 ;三是研究水平向宏观与微观两方面拓展 ,从基因至生物圈水平开展多个角度的综合研究。

虽然近年来对生物入侵机制的研究已经有了较大的进展 ,但应该说认识仍处在初级阶段 ,对很多问题的了解还不足。比如引入频率对入侵的影响、入侵过程中随机因素所起的作用、如何整合不同研究尺度下所得到的结果、外来种如何归化融入新栖息地群落而得到控制 ,以及在地质历史的尺度上生物入侵对生物区系形成的作用等都有待于深入研究。

对生物入侵机制的深入研究 ,一方面 ,在理论上无疑将使人们更清楚地理解生物与生物的相互作用 ,从而推动生态学的发展 ;另一方面 ,对预测生物入侵 ,有害外来种的防治都有重要的指导意义 ,具有重要的潜在社会与经济价值。

参考文献

曹文其, 丰广泰, 1993. 滨海盐渍土引种 NL - 80105、NL - 80106 杨苗期初报. 林业科技通讯, 11: 26
陈利顶, 傅伯杰, 2000. 干扰的类型、特征及其生态学意义. 生态学报, 20(4): 581 ~ 586
陆庆光, 1996. 国外天敌引种和外来有害生物的持续控制植物保护. 植物保护, 22(6): 44 ~ 45
彭少麟, 1995. 中国南亚热带退化生态系统的恢复及其生态效应. 应用与环境生物学报, 1(4): 403 ~ 414
彭少麟, 1996. 南亚热带退化生态系统恢复和重建的生态学理论. 热带亚热带植物学报, 4(3): 36 ~ 44
吴兆录, 闫海忠, 1996. 生物多样性保护的一个理论框架——生物最小面积概念. 生物多样性, 4(1): 26 ~ 31
Alward R D, Detling J K, Milchunas D G, 1999. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. Science, 283: 229 ~ 231
Anderson R M, May R M, 1992. Understanding the AIDS pandemic. Scientific American, 266 (5): 58 ~ 66
Auge H, Brandl R, 1997. Seedling recruitment in the invasive clonal shrub, Mahonia aquifolium Pursh (Nutt). Oecolo-

gia, **110** (2): 205 ~ 211

Beerling D J, Huntley B, Bailey J P, 1995. Climate and the distribution of *Fallopia japonica*: use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *Journal of Vegetation Science*, **6**: 269 ~ 282

Brothers T S, Spingarn A, 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, **6**: 91 ~ 100

Burke M J W, Grime J P, 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, **77**: 776 ~ 790

Callaway R M, Aschehoug E T, 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**: 521 ~ 523

Carey J R, 1996. The incipient Mediterranean fruit fly population in California: implications for invasion biology. *Ecology*, **77** (6): 1690 ~ 1697

Case T J, 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **87**: 9610 ~ 9614

Cohen A N, Carlton J T, 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, **279**: 555 ~ 558

Costello D A, Lunt I D, Williams J E, 2000. Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* on plant composition of coastal grasslands in southeastern Australia. *Biological Conservation*, **96**: 113 ~ 121

Curnutt J L, 2000. Host-area specific climatic-matching: similarity breeds exotics. *Biological Conservation*, **94**: 341 ~ 351

Daehler C C, 1998. Variation in self-fertility and the reproductive advantage of self-fertility for an invading plant (*Spartina alterniflora*). *Evolutionary Ecology*, **12** (5): 553 ~ 568

DeFerrari C M, Naiman R J, 1994. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*, **5**: 247 ~ 258

Drake J A, 1990. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, **147** (2): 213 ~ 233

Duggin J A, Gentle C B, 1998. Experimental evidence on the importance of disturbance intensity for invasion of *Lantana camara* L. in dry rainforest-open forest ecotones in north-eastern NSW, Australia. *Forest Ecology and Management*, **109**: 279 ~ 292

Dukes J S, Mooney H A, 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (4): 135 ~ 139

Dwyer M, Kaunzinger C K, Wyckoff P H, Webb S L, 2000. The myth of the resilient forest: Case study of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*). *Rhodora*, **102** (911): 332 ~ 354

Edgerly J S, Willey M S, Livdahl T P, 1993. The community ecology of *Aedes* egg hatching-implications for a mosquito invasion. *Ecological Entomology*, **18** (2): 123 ~ 128

Ellstrand N C, Schierenbeck K A, 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97** (13): 7043 ~ 7050

Elton C S, 1958. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen and Co Ltd.

Hertling U M, Lubke R A, 2000. Assessing the potential for biological invasion—the case of *Ammophila arenaria* in South Africa. *South African Journal of Science*, **96** (9 ~ 10): 520 ~ 527

Hobbs R J, Huenneke L F, 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, **6**: 324 ~ 337

Hobbs R J, Mooney H A, 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology*, **72**: 59 ~ 68

Holmgren M, Aviles R, Sierralta L, Segura A M, Fuentes E R, 2000. Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivore, soil nutrients, and fire. *Journal of Arid Environments*, **44** (2): 197 ~ 211

Holway D A, 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology*, **80** (1): 238 ~ 251

Holway D A, Suarez A V, 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **14** (8): 328 ~ 330

Holway D A, Suarez A V, Case T J, 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science*, **282**: 949 ~ 952

Howe H F, Smallwood J, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 ~ 228

Jesson L, Kelly D, Sparrow A, 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **38** (3): 451 ~ 468

Johnson L E, Carlton J T, 1996. Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Ecology*, **77** (6): 1686 ~ 1690

Juliano S A, 1998. Species introduction and replacement among mosquitoes: interspecific resource competition or apparent competition. *Ecology*, **79**: (1) 255 ~ 268

Julien M H, Chan R R, 1992. Biological control of alligator weed—unsuccessful attempts to control terrestrial growth using the flea beetle *Disonycha argentinensis*. *Entomophaga*, **37** (2): 215 ~ 221

Julien M H, Skarratt B, Maywald G F, 1995. Potential geographical distribution of alligator weed and its biological control by *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management*, **33**: 55 ~ 60

Kaneshiro K, 1993. Introduction, colonization, and establishment of exotic insect populations: fruit flies in Hawaii and California. *American Entomologist*, **39** (Spring): 23 ~ 29

Kitayama K, Muellerdombois D, 1995. Biological invasion on an oceanic island mountain—do alien plant species have wider ecological ranges than native species. *Journal of Vegetation Science*, **6** (5): 667 ~ 674

Knops J M H, Tilman D, Haddad N M, Naeem S, Mitchell C

- E, Haarstad J, Ritchie M E, Howe K M, Reich P B, Siemann E, Groth J, 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundance and diversity. *Ecology Letters*, **2** (5): 286 ~ 293
- Kraus B, Page R E, 1995. Effect of *Varroa jacobsoni* (Mesostigmata: Varroidae) on feral *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) in California. *Environmental Entomology*, **24** (6): 1473 ~ 1480
- Levine J M, 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, **288**: 852 ~ 854
- Macisaac H J, Ketelaars H A M, Grigorovich I A, Ramcharan C W, Yan N D, Archiv F U R, 2000. Modeling *Bythotrephes longimanus* invasions in the Great Lakes basin based on its European distribution. *Hydrobiologie*, **149** (1): 1 ~ 21
- Mack M C, D'Antonio C M, 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**(5): 195 ~ 198
- Mack R N, 1996. Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation*, **78**: 107 ~ 121
- Maron J L, Connors P G, 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia*, **105**: 302 ~ 312
- McGrady-Steed J, Harris P M, Morin P J, 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, **390**: 162 ~ 165
- Meekins J F, McCarthy B C, 1999. Competitive ability of *Allyaria petiolata* (Garlic Mustard, Brassicaceae), an invasive, nonindigenous forest herb. *International Journal of Plant Sciences*, **160** (4): 743 ~ 752
- Meyer J Y, 1998. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica*, **30** (4): 609 ~ 624
- Milchunas D G, Lauenroth W K, 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecological Applications*, **5**: 452 ~ 458
- Naeem S, Knops J M H, Tilman D, Howe K M, Kennedy T, Gale S, 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, **91** (1): 97 ~ 108
- Orr M R, Selke S H, Benson W W, Gilbert L E, 1995. Flies suppress fire ants. *Nature*, **373** (26): 292 ~ 293
- Panetta F D, Mitchel N D, 1991. Homocline analysis and the prediction of weediness. *Weed Research*, **31**: 273 ~ 284
- Patterson D T, 1995. Weeds in a changing climate. *Weed Science*, **43**: 685 ~ 701
- Petren K, Bolger D T, Case T J, 1993. Mechanisms in the competitive success of an invading sexual gecko over an asexual native. *Science*, **259**: 354 ~ 358
- Petren K, Case T J, 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology*, **77** (1): 118 ~ 132
- Petren K, Case T J, 1998. Habitat structure determines competition intensity and invasion success in gecko lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **95**: 11739 ~ 11744
- Planty-Tabacchi A-M, Tabacchi E, Naiman R J, Deferrari C, Decamps H, 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology*, **10** (2): 598 ~ 607
- Post W M, Pimm S L, 1983. Community assembly and food web stability. *Mathematical Biosciences*, **64** (2): 169 ~ 182
- Raejmanek M, Richardson D M, 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, **77** (6): 1655 ~ 1661
- Reusch T B H, 1998. Native predators contribute to invasion resistance to the non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* in Southern California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, **170**: 159 ~ 168
- Robinson J V, Valentine W D, 1979. The concepts of elasticity, invulnerability and invadability. *Journal of Theoretical Biology*, **81**(1): 91 ~ 104
- Roush W, 1997. Hybrids consummate species invasion. *Science*, **277**: 316 ~ 317
- Saccheri I, Kuussaari M, Kankare M, Vikman P, Fortelius W, Hanski I, 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature*, **392**: 491 ~ 494
- Sahai K, 1994. Macro and micromorphology of seed surface of some exotic pine species adapted in Indian Himalayan climate. *Phytomorphology*, **44** (1 ~ 2): 31 ~ 35
- Sharov A A, Liebhold A A, 1998. Model of slowing the spread of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) with a barrier zone. *Ecological Applications*, **8** (4): 1170 ~ 1179
- Shigesada N, Kawasaki K, Takeda Y, 1995. Modeling stratified diffusion in biological invasions. *American Naturalist*, **146** (2): 229 ~ 251
- Smith C M, Walters L J, 1999. Fragmentation as a strategy for caulerpa species: fates of fragments and implications for management of an invasive weed. *Marine Ecology-Pubblicazioni Della Stazione Zoologica Di Napoli I*, **20** (3 ~ 4): 307 ~ 319
- Smith S D, Huxman T E, Zitzer S F, Charlet T N, Housman D C, Coleman J S, Fenstermaker L K, Seemann J R, Nowak R S, 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in arid ecosystem. *Nature*, **408**: 79 ~ 82
- Stachowicz J J, Whitlatch R B, Osman R W, 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, **286**: 1577 ~ 1579
- Stohlgren T J, Binkley D, Chong G W, Kalkhan M A, Schell L D, Bull K A, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y, 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, **69** (1): 25 ~ 46
- Suarez A V, Holway D A, Case T J, 2001. Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **98**: 1095 ~ 1100
- Suarez A V, Tsutsui N D, Holway D A, Case T J, 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Inva-*

sions, **1** (1): 43 ~ 53

Symstad A J, 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, **81** (1): 99 ~ 109

Thompson J D, 1991. The biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience*, **41** (6): 393 ~ 401

Tsutsui N D, Suarez A V, Holway D A, Case T J, 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97** (11): 5948 ~ 5953

Vasseur L, Potvin C, 1998. Natural pasture community response to enriched carbon dioxide atmosphere. *Plant Ecology*, **135**: 31 ~ 41

Veit R R, Lewis M A, 1996. Dispersal, population growth, and the Allee effect: dynamics of the house finch invasion of Eastern North America. *American Naturalist*, **148** (2): 255 ~ 274

Vila M, D'antonio C M, 1998. Hybrid vigor for clonal growth in *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecological Applications*, **8** (4): 1196 ~ 1205

Wedin D A, Tilman D, 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, **274**: 1720 ~ 1723

Wells J D, Henderson G, 1993. Fire ant predation on native and introduced subterranean termites in the laboratory—effect of high soldier number in *Coptotermes formosanus*. *Ecological Entomology*, **18** (3): 270 ~ 274

Wells J D, Kurahashi H, 1997. *Chrysomya megacephala* (Fabr) is more resistant to attack by *Ch. rufifacies* (Macquart) in a laboratory arena than is *Cochliomyia macellaria* (Fabr) (Diptera: Calliphoridae). *Pan-Pacific Entomologist*, **73** (1): 16 ~ 20

Wilgen B W V, Siegfried W R, 1986. Seed dispersal properties of the three pine species as a determinant of invasive potential. *South Africa Journal of Botany*, **52**: 546 ~ 548

Williamson M and Fitter A, 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, **77**(6): 1661 ~ 1666

Wiser S K, Allen R B, Clinton P W, Platt K H, 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, **79** (6): 2071 ~ 2081

(责任编辑 : 时意专)