

外来种入侵的过程、机理和预测

高增祥^{1,2}, 季 荣², 徐汝梅¹, 谢宝瑜², 李典谟^{2*}

(1. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; 2. 中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: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、扩散并持续维持下去。生物入侵成功的原因,既与入侵者本身的生物学、生态学特征有关,也与群落的脆弱性有关。入侵者可能较本地种的竞争能力强,更适应当地的环境。有的入侵者还可以改变环境,使之对己有利,而不利于本地种。缺乏天敌制约、群落的稳定性低和异常的环境扰动往往导致生物入侵。生物入侵的预测包括哪一种外来种会变成入侵种? 哪些生态系统或区域会被入侵? 影响程度如何? 入侵种的扩散态势如何等内容。对有关的理论和模型作了评介。

关键词:外来种;入侵种;生物入侵;竞争;环境扰动;群落的可侵入性;生态位;预测;模型

Biological invasions: process, mechanism and prediction

GAO Zeng-xiang^{1,2}, JI Rong², XU Ru-Mei¹, XIE Bao-Yu², LI Dian-Mo^{2*} (1. College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 2. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 559~570.

Abstract: Biotic invasions can occur when organisms are transported to new, often distant, ranges where their descendants proliferate, spread, and persist. Biological invasions have been causing major environmental and ecological damage, few areas remain sheltered from these immigrations in today's world, and they have become a priority concern for conservation biologists and land managers. In this paper, we discuss the process of invasions, the mechanism of alien species displacing native species, and the predicting of biological invasions.

Humans have served as both accidental and deliberate dispersal agents for alien species immigrations worldwide. The fate of immigrants is decidedly mixed, few survived the hazards of chronic and stochastic forces, and only a small fraction became naturalized. In turn, some naturalized species do become invasive.

The potential reasons why some immigrant species prosper may be related with the biological and /or ecological characters of nonindigenous species, and the vulnerability of the communities that they invade. Invasive species usually have higher competition ability and they fit the environment of invaded ecosystem better than native species, many invasive species can even wreck havoc on ecosystems to which key native species are not adapted. Some alien species escape from the constraints of their native predators or parasites, community diversity and stability might affect its invasibility, and sudden, radical disturbances in environment may encourage invasions.

The predicting of biological invasions include identifying which species will become future invaders, where alien species would invade landscape and what impact they bring to native ecosystems, and how the

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G200046803);中国科学院创新方向资助项目(KSCX2-1-02-05);农业虫鼠害综合治理国家重点实验室知识创新开放课题(2001-C-01)资助项目

收稿日期:2001-11-21; **修订日期:**2002-12-10

作者简介:高增祥(1967~),男,河北武安人,博士,主要从事种群生态学和系统生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence

Foundation item: State Key Basic Research and Development Plan(No. G200046803); Innovation Item of CAS (KSCX2-1-02-05); Item Supported by State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents(2001-C-01)

Received date: 2001-11-21 **Accepted date:** 2002-12-10

Biography: GAO Zeng-Xiang, Doctor, Main research field: population ecology, system ecology and biological invasions.

geographic range of the invasive species population expand. Every kind of related models has its advantage and limitation, their association may heighten our understanding to the expanding mechanism of invader species.

Key words: alien species; invasive species; biotic invasions; competition; disturbance; invasibility; niche; invasion predicting; ecological model

文章编号:1000-0933(2003)03-0559-12 中图分类号:Q16 文献标识码:A

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、扩散并持续维持下去^[1]。生物入侵和栖息地丧失被视为导致全球生物多样性减少的第二个主要原因^[2]。过去 500a 里,尤其近 200a 来,全球入侵物种的数目增加了几个数量级^[3],如今全球几乎没有几个区域没有受到外来种(尤其是入侵种)的影响^[4]。生物入侵也改变了固有的生物区系并对某些物种的地理起源提出了挑战^[5~7]。

生物入侵造成的生态或进化后果是相当严重的。入侵种可以改变群落或生态系统基本的生态学特征,如群落中的优势种、生态系统的物理特征、营养循环以及植物的生产力^[8,9];导致局部或区域性的生物多样性减少^[2,10,11];对农业生态系统的生产和自然生态系统的结构和功能构成威胁^[12~18];损害人体健康^[19];等等。这里列举几例。其一,在过去 1000a(900~1900)的欧洲殖民扩张史中,欧洲人不仅进行了移民,也带去了旧世界的动物、植物和疾病,这些生物挤占了各地土生的动、植物的生存空间,许多物种甚至民族惨遭灭绝^[20]。其二,20 世纪 50 年代,捕食性的尼罗河河鲈(*Latesniloticus*)引入到东非的维多利亚湖以后,导致当地的脊椎动物发生最大的现代灭绝。短短几十年里,200 多种当地的淡水鱼类已不复存在^[21]。其三,桉树、松树、金合欢(*Acacia*)和哈克(*Hakea* spp.)入侵南非的 Cape 省以后,其庞大的耗水量导致当地的水资源大量丧失,许多河流完全断流或变成季节性的河流。这些变化反过来减少了当地的农业生产,威胁到当地许多植物的生存^[22]。生物入侵造成的经济损失也是巨大的,据测算,仅在美国,入侵种每年造成的环境损害和经济损失(包括防治费用)就达 1370 亿美元^[23]。

目前,生物入侵问题不仅仅受到生态学家和环境学家的重视,它也越来越成为一个社会问题。美国在 1999 年成立了国家入侵种委员会(National Invasive Species Council),专门负责制定有关入侵种的教育、研究和行动计划。

有关生物入侵的基本科学问题,大致可分为入侵过程、入侵机理、入侵预测和外来种的风险评价和控制等主要内容。国内已有人对其中的某一方面作过介绍^[24,25],但鉴于上述几个问题具有一定的内在关联性,并考虑到外来种入侵的预防和控制不仅仅是一个科学问题,也是涉及社会、经济、管理等多种因素的社会问题。这里,主要对前 3 个问题、特别是它们之间的内在联系作一评述,以期对国内生物入侵的研究有所裨益。

1 生物入侵过程

1.1 有关外来种、入侵种的几个定义

以前的有关研究中,对外来种、入侵种等几个重要概念的定义比较模糊,甚至常常混淆。为了便于描述生物入侵过程,这里有必要对几个主要名词的内涵加以说明。

本(当)地种(Indigenous species, or native species) 分布在原生地(native range)的物种。

外来种或非本地种(Alien species, or Nonindigeous species) 因种种原因被引入到非原生地的物种。

入侵种(Invasive species) 在引入地建立了庞大的种群,并向周围地区扩散,对新分布区生态系统的结构和功能造成了明显的损害和影响的外来种。

非入侵种(Noninvasive species) 在引入地可以自我维持但不扩散的外来种。

外来种的居留(Establishment) 外来种在非原生地建立了可自我维持(self-sustaining)的种群。

1.2 外来种的引入途径

随着人类社会交通和贸易的发展,越来越多的植物、动物和微生物呈全球性的蔓延趋势^[3],人类的各

种活动有意、无意间为外来种的扩散起了推动作用。

1.2.1 有意引入 某些部门或个人,为提高经济效益、观赏和生物防治等,从国外或外地引入了大量物种。由于管理不善或事前缺乏相应的风险评估,有的物种变成了入侵种。例如,1869 年一位美国工程师误将舞毒蛾当作可产蚕丝的中国桑蚕从欧洲引入到美国,现在舞毒蛾是北美主要的森林害虫。海狸鼠(獭狸)(*Myocastor coypus*)于 1953 年引入到我国东北,后在各地大量养殖。20 世纪 90 年代中期,由于经济原因,獭狸逃生或放生,在野外自生自繁,成为南方农田、果园新的有害动物。原产于亚马逊流域的福寿螺(*Ampullariia gigas*)1981 年引入到广东后,广为繁殖,后被释放到野外,在广东、福建等地造成很大的损失^[26]。水葫芦(*Eichhornia crassipes*)、水花生(*Alternanthera philoxeroides*)分别在 20 世纪 30、40 年代引入我国,本来是作为猪饲料,后逸为野生,成为南方农田、湖泊的主要害草,严重破坏了当地的自然生态环境。

在有害生物或入侵种的生物控制过程中,若引种不当,可能导致非目标种被攻击以至灭绝^[27, 28]。比如,欧洲的锥形宽喙象甲(*Rhinocyllus conicus*)被引进到北美控制入侵的飞廉属植物 *Carduus nutans*,现在却威胁到当地的非有害飞廉属植物,这些植物包括当地的濒危物种和分布区非常狭小的当地种^[29]。1962~1986 年从欧洲引入到美国控制舞毒蛾为害的康刺腹寄蝇(*Compsilura concinnata*),可以直接取食 180 多种昆虫,造成了某些当地种的种群数量大幅下降乃至局部灭绝^[30]。尽管引进天敌进行生物控制也有不少成功的先例,但缺乏风险评价的天敌引进,有可能带来新的生物或环境灾害。

1.2.2 偶然带入 人员流动和物资交流可以充当外来种的引入媒介,无意间将外来种从原生地带到遥远的别的地区。相当一部分入侵种是由这种方式带入的,比如,条形贝(*Dreissena polymorpha*)之类的大量入侵种就是混杂在远洋船的压舱水中被带入世界各地的^[31],侵入我国的蔗扁蛾(*Opogona sacchari*)、褐家鼠(*Rattus norvegicus*)、豚草(*Ambrosia*)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)、美国白蛾(*Hyphantria cunea*)等都是随人员或商品贸易带入的。货物的木质包装物也常常是外来种传入的重要载体,从日本入侵到我国及欧美的光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis*)就是由这种方式传入的。有些入侵植物是混杂在作物种子或其他货物中偶然引入的(如 *Parthenium hysterophorus*, *Rottboellia cochinchinensis*)^[32]。有些害虫是随作物的引入而入侵的,如墨西哥棉铃虫及棉红铃虫。中国的红铃虫也可能是随着棉种由印度到越南或缅甸而传到我国^[33]。近来有研究表明,人类抛弃到海洋中的塑料垃圾为有些入侵者提供了“交通工具”^[34]。

1.3 从外来种到入侵种的转化过程

从外来种转化为入侵种的过程可概括地用图 1 表示^[35]。在引入地,外来种的命运有两种,一种是外来种不能适应当地的环境,或受到本地种的排斥,种群不能自我维持。另一种情况则相反,外来种在当地建立了可自我维持的种群,称之为居留成功。居留成功的外来种如果只是停留在引入地,没有扩散到相邻的地区,当地的群落外貌通常不会有显著改观,生态系统的功能也保持相对的稳定,这时的外来种称为非入侵种。通常人们引种的目的也在于希望能够利用引入种的直接、间接经济效益或生态环境效益,使之维持在非入侵种的地位上,而非变成入侵种。反之,如果居留成功的外来种种群数量急剧增加,并不断向四周地区蔓延扩张,将会对当地的生态系统的结构和功能造成明显的损害,这时的外来种就变成了入侵种。

在外来种演变为入侵种的过程中,有几类重要特征。其一,转化过程的每一步都只有一小部分进入到下一阶段,最后变成入侵种的只占外来种的非常小的一部分。外来种到达引入地后,可能会在当地自然环境和生物因子的协同作用下很快消亡^[36]。据一项调查,外来种到达新的领域后,其局域灭绝的几率非常高^[31]。即使有的外来种偶尔可以存活下来,其后代维持几个世代后也会种群消亡,得以归化(naturalized)的外来种只是很小一部分。经历了上述各种严酷的“筛选”过程的归化种,也只有一小部分变成入侵种。

其二,由外来种演变成入侵种可能是一个相当长的过程。尽管有的物种,如美洲的非洲化蜜蜂(*Adansonii latreille*)、大湖地区的条形贝(*Dreissena polymorpha*),从外来种到入侵种的时滞相当短甚至没有^[37],但相当多的外来种在种群数量骤增和扩散之前要持续数十年,而不会引人关注。这方面最有名的例子或许是引入到美国控制舞毒蛾(*Lymantria dispar*)的舞毒蛾噬虫霉(*Entomophaga maimaiga*)。在引入后的 79a 间,舞毒蛾噬虫霉几乎“销声匿迹”,直至 1989 年重新出现。现在在美国东北部舞毒蛾噬虫霉是舞毒蛾致死的重要因子^[38]。

其三,人类的耕作和生产管理通常促进了外来种的居留。这种生产管理是指保护脆弱的小种群,使其免受诸如干旱、灌溉、严寒、寄生、被取食和竞争者作用等各种环境不利因素的影响^[17]。人类活动增加了外来种入侵的机会和频率,使外来种在引入地可以战胜种种环境灾害^[39]。

2 外来种的入侵原因和机理

为什么有的外来种变成了入侵种,有的则不能?入侵种与非入侵种相比,有特殊的生物学、生态学特征吗?不同的群落或生态系统对外来种入侵的抵抗能力如何?阐明这些问题,有助于对外来种入侵机理的认识,也是外来种入侵预测和控制的基础。

2.1 入侵种的生活史(或生物学)特征

长期以来,生态学家一直在探索为什么只有很少的归化种变成了入侵种?入侵种是否具有能在新的环境中显著增加其繁殖机会的特征^[40,41]?有相当多的研究试图通过分析入侵种的各种生活史变量,来确定导致入侵成功的主要生活史或生物学特征^[30,31~51]。一些个案研究也确实得到了实证,这里列举几例。

对近缘的菊科千里光属植物 *Senecio madagascariensis* 和 *Senecio lautius* (前者为入侵种,后者为非入侵种)的比较生态学研究发现,在野外种群中,*S. madagascariensis* 繁育更多的幼苗、开花期较长、结实的种子也多;无论在光照还是暗环境下,*S. madagascariensis* 都比 *S. lautius* 的出芽率高;在各种生境下,*S. madagascariensis* 都比 *S. lautius* 的存活率高^[51]。

对新西兰 496 次引种试验(共涉及 79 种物种)的分析表明,能够显著影响引入鸟居留成功的唯一生活史特征是其是否存在迁徙特性。在相似的引种条件下,在原分布区(endemic range)迁徙的物种较不迁徙的物种更不易居留^[28]。古北区西部及爱尔兰的入侵鸟类也有相似的特征^[46]。

应用现代的系统发育比较方法,分析英国众多小岛上的本地种和外来种的植物区系,结果表明:产生大量的种子、较高的树高、种子冬眠期长等生活史特征是导致外来种入侵成功的主要因子^[45]。

外来的滩栖螺 *Batillaria attramentaria* 20 世纪初引进到北美的西海岸后,取代了当地沼泽中的拟蟹守螺 *Ceithidea californica*。研究发现,*B. attramentaria* 的死亡率低是其入侵成功的主要原因,而非寄生、资源利用性竞争等其它因子^[52]。

尽管科学家一直试图寻求入侵种的共同特征^[53],一些入侵种也确实具有相似的生物学或生活史特征,但目前的研究结果还只能应用在很少的类群上,还只能是一种假设,例外的情况还很多,要建立理想的关于入侵种共同特征的列表(list)还未时尚早^[6]。这一点在下文中还将述及。但不管怎样,研究入侵种的生活史或生物学特征,却始终是外来种入侵研究必不可少的基础部分。

2.2 入侵种的生态学特征

竞争是生态作用的基本方式之一,也许难以在一个自然群落中找到竞争排斥的实例,来验证理论的正确与否。但入侵种的问题,却给人们提供了这样的机会。研究发现,入侵种通常会与本地种竞争资源。由于觅食更有效,来自北美的灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)正在取代英国当地的松鼠 *S. vulgaris*^[54]。新西兰 Northofagus 森林中的介壳虫 *Uotracoelostoma assimile* 所产的蜜汁被当地的食蜜昆虫和鸟类取食,但德国黄胡蜂(*Vespula germanica*)入侵该地区后,蜜汁被入侵种大量取食掉^[55]。据测算,秋季胡蜂密度达到高峰时,胡蜂消耗掉的蜜汁超过 95%,导致该季节当地的濒危物种——土生的橄榄色鸚鵡(*Nestor meridionalis*)几乎绝迹^[56]。入侵种与本地种的干涉性竞争更常见,比如,几种引入的蚂蚁(红火蚁(*Solenopsis invicta*)、阿根廷蚁(*Linepithema humile*)和褐大头蚁(*Phiedole megacephala*)),通过攻击极大地

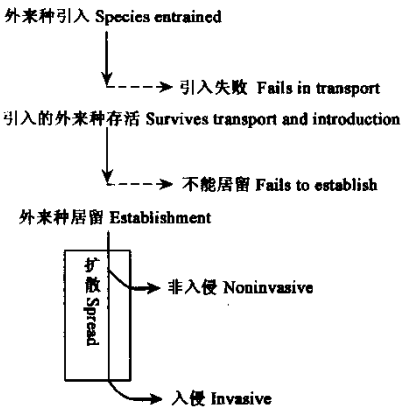


图 1 从外来种到入侵种的演变过程
Fig. 1 Transitions from alien species to invasive species

破坏了侵入地的蚂蚁群落^[57]。

除了竞争取胜外,有些入侵种较本地种更能适应当地的自然环境。Canary 岛的杨梅 *Myrica faya* 入侵到夏威夷国家火山公园后,改变了该公园的基本生态系统。因为该树种可以固氮,在营养贫瘠的火山岩土壤中,其氮的获得量比当地植物大 90 倍。很多本地种只能往土壤营养稍好的地区退却,这更导致了 *Myrica faya* 的进一步入侵^[58, 59]。*Myrica faya* 还可以吸引外来种暗绿绣眼鸟 (*Zosterops japonica*),该鸟可以为杨梅扩散种子^[57]。暗绿绣眼鸟也被认为是几种当地鸟类的竞争者^[58, 60]。另一个典型的例子是,在美国威斯康星州的北部湖区,现在的螯虾入侵种 *Orconectes rusticus* 正在取代当地种 *O. virilis* 和以前的入侵种 *O. propinquus*。比较三者分别在种间竞争、大嘴鲈 (*Micropterus salmoides*) 捕食及上面两因子联合作用下的适宜度指数(死亡率/生长率),结果证明 *O. rusticus* 的适宜度最高^[50]。

此外,许多入侵种可以破坏当地的生态系统,使当地群落的关键种不能适应新的环境。招致更频繁或更强烈的火灾就是方法之一。世界大多数入侵的草本植物都属于此类^[12]。入侵的草本植物通常产生大量的易燃死物质,它们很快干枯,火灾后又很快发芽。

不同的入侵种其生态学特征可能不同,相应地其入侵机理也有差异。随着以后对更多的入侵物种、不同生态系统的入侵过程的研究增多,可以更充分地认识入侵种的生态学特征在其入侵过程中所起的作用。

2.3 群落的脆弱性 (Community Vulnerability)

不同结构、功能的群落,其稳定性不同。对外来种的入侵,其抵抗能力也有差异。外来种入侵成功在群落层面上的原因,主要包括:引入地缺乏有效的天敌制约,群落的抵抗力较低以及环境扰动等。

2.3.1 生物控制机制的丧失 (Escape from biotic constraints) 许多外来种以种子、孢子、卵或别的休眠形式到达新的地点后,其原产地竞争者、捕食者、草食者和寄生者等并没有随之到达^[1],这种“生物控制的逃脱”为外来种带来了极大的益处。例如,原产于南非的菊科植物 *Chrysanthemoides monilifera* 和原产于澳大利亚的长叶相思树 (*Acacia longifolia*) 分别引入到对方国家后,在新的分布区,这两种植物的开花时间、种子生产量、寿命和适宜度等都有很大的延长和提高^[61]。150 多年前从澳大利亚入侵到新西兰的帚尾袋貂 (*Trichosurus vulpecula*),在新西兰当地只有很少的食物和庇护所竞争者,没有寄生微生物,大型寄生物也只有 14 种(与之对照,澳大利亚有 76 种)^[62]。帚尾袋貂在新西兰森林中的种群密度比在澳大利亚大 10 倍^[17]。

也有的入侵者取代了当地的土著种,却并不被当地的“天敌”所捕食。针对螯虾入侵种 *Orconectes rusticus*、当地种 *O. virilis* 和以前的入侵种 *O. propinquus* 的捕食实验表明,在有捕食者大嘴鲈 (*Micropterus salmoides*) 存在时,*O. virilis* 的增长量下降幅度很大,*O. rusticus* 的增长量有轻微下降,*O. propinquus* 的增长量几乎不受影响。同时,3 种螯虾的死亡率均有增加,其中 *O. virilis* 最大,*O. rusticus* 最小^[50]。这说明,大嘴鲈 (*Micropterus salmoides*) 的捕食对象是当地种而不是外来种。类似的例子还有,阿根廷蚁 (*Linepithema humile*) 入侵加州南部海岸后,导致包括收获蚁(主要是 *Pogonomyrmex* 和 *Messor* 两个属)在内的许多土著蚂蚁的大量减少以至灭绝^[63]。对海岸上角蜥 (*Phrynosoma coronatum*) 的猎物选择分析表明,阿根廷蚁并不能取代收获蚁等土著种,成为角蜥的合适食物^[64]。

生物控制机制的丧失,导致外来种的种群数量大幅增加,最终暴发成灾;另一方面,种群数量的骤增,又加速了入侵种的入侵速度。

2.3.2 群落的组成结构与可侵入性 (Invasibility) 的关系 Elton^[1]认为,群落对入侵的抗性与群落中的物种多样性成正比。这通常被理解为,多样性程度高的群落比低的群落更能抵御外来种的入侵。近来的许多理论研究成果支持这一假说^[65~67]。但实验研究的结果比较复杂,微生态系统或可控制物种丰度的群落的实验研究成果支持 Elton 假说^[68~72];但对没有人为控制条件下的自然群落的研究以及往自然生态系统中添加“入侵者”的实验研究则表明,多样性程度高的群落比多样性程度低的群落更易被入侵^[73~77]。有关生态群落形成的实验则发现,当物种聚集 (species accumulate) 超过一定的时间后,群落的可侵入性 (Invasibility) 万指外来种在群落中居留的难易程度降低,但多样性的作用还不确定^[78]。Levine^[79]近来针对加州北部 South Fork Eel 河河滩上的植物群落的研究,或许可以释然对群落物种多样性与可侵入性关系的

困惑。Levine 的研究发现,在局域尺度上(small scale, or local scale),物种多样性减少,对入侵的抗性降低;但在群落水平上(community-wide scale),其它生态因子(如繁殖体或种子的供应)的强烈作用减弱了多样性对抗性的贡献,使得多样性程度高的群落更易被入侵。也有研究者认为,在任何尺度上,生物多样性都对入侵的抗性不起作用^[80]。所以,前述有关多样性与可侵入性的实验结果,可能更多地反映了环境因子与自然群落中物种多样性的空间协同变化关系,而非物种多样性体系本身的作用^[81],人们并无必要寻求多样性与可侵入性之间的确定关系。这样做的理由还在于,影响不同入侵者入侵不同群落的主要因子可能不同。比如,植物群落对植物入侵的抗性(resistance)主要与其结构有关,而不是其中的物种丰度。许多植物群落只要林冠是郁闭的,就可以维持对植物入侵的抗性^[82]。

仅仅研究群落物种多样性与可侵入性的关系并不能揭示入侵的本质,有关群落组成、物种共存和维持的理论研究或许可以为研究入侵机理提供新的思路,这方面已有尝试。在对高等植物种间竞争的研究中,Tilman^[83]指出,竞争种的稳定共存需要种间存在一组耦合的交换集(a linked set of trade-offs between species),一个集必须反映资源供应率的 trade-off,另一个集必须反映相应的资源消费的 trade-off;即对一种资源竞争能力强常常是对另一种资源的竞争能力弱者。Tilman^[84, 85]还认为,竞争种存在不同的极限相似性(limiting similarity),在不同的环境压力下,其竞争能力、繁殖能力、存活寿命等因子间存在两者或两者以上间的 trade-offs,这是群落生物多样性产生和多物种稳定共存的根本原因。Alder^[86]的研究表明,如果入侵者来自 trade-offs 曲线高的功能群(guild),那么它就可以打破本地种间的 trade-offs,导致本地种的灭绝。

入侵种与群落的作用关系决定入侵的成功与否^[87],对一个群落来说,在不同的演替阶段,其物种组成、多度以及抗环境扰动能力诸方面都有所不同,并不能将入侵种与群落的研究分割开来。从群落组成的角度出发,探讨当地群落的物种组成与生态系统功能的关系,多样性、稳定性与可侵入性的关系,物种的生物学特征与群落特性在决定哪个物种会变为入侵种和可能的入侵区域等方面的互动关系,以及处于不同演替阶段的群落对入侵抵抗能力的差异问题,可能有助于揭示外来种入侵的机理,也是以后群落生态学研究的重要内容。

2.3.3 外来种到来前后的环境扰动 人为或自然原因导致的环境扰动可能加速外来种入侵^[88]。这些扰动通常指陆地的大火、洪水、农业开垦、牲畜放牧、湿地的水被排干、河流及湖泊的盐度或营养水平的改变等^[17]。历史上,大火对澳大利亚、美洲温带草原上的植物入侵起了非常重要的作用^[12, 88]。

城市活动也是重要的干扰源。严重的外来扰动,如建筑、重型汽车行驶、垃圾处理、土地的挖掘和翻耕,导致美国加州南部的本地灌木群落退化为外来的一年生草本植物群落,本地种的丰度也随之下降。在某些扰动发生过的地方,71a 后当地种的盖度仍然很低。在典型的演替时间内(<25a),非本地的一年生草本植物群落没有恢复到扰动前的状态。这也说明,群落扰动一旦超出了其恢复的阈值,就不可能再回到原来的状态^[89]。

环境扰动是影响群落演替进程的重要因子之一,虽然上面述及了环境扰动与生态入侵关系的有关研究,但总体来说,这方面的内容还不多。关注脆弱生态系统中环境扰动的特殊作用,是今后生态系统管理中预防外来种入侵的重要内容。

3 生物入侵的预测

哪一种外来种会变成入侵种?它可能入侵哪些生态系统或区域?影响程度如何?入侵种的扩散态势怎样?这不仅是生态学家感兴趣的问题,也是行政管理部门关心的问题。这些问题构成了有关生物入侵预测的主要问题。

3.1 入侵物种的预测

哪些物种会成为入侵种?或者说,某些物种是否存在一些特征使得它们更容易成为入侵者?这是生态学家一直关心的问题^[23, 30, 42~44, 50, 90~93]。1996 年前的有关研究结果认为,可以对入侵种作出某些普适性的结论。但由于在不同的生境下,物种会表现出不同的特征^[94, 95]。不同的入侵过程,不同物种特征的重要性也可能有所不同。所以把入侵过程的每一步过渡(transition)放在一起考虑,不可能预测出入侵种的特征。近

来的研究普遍采用定量方法来分析入侵种特征,表现在:(1)采用了严格定量的方法(含统计检验);(2)具体实验而非理论模型;(3)野外实验(而不是室内的实验);(4)检验其物种特征,而不仅仅是分类层面的鉴别。Kolar & Lodge^[35]对有关定量研究中成功居留的鸟类与没有居留成功的鸟类、入侵成功的植物与入侵没有成功的植物的有关特征进行了比较,这些特征包括生活史、生物地理、栖息地环境和入侵史等多种信息,共有 68 类,其中 23 类特征在两个或两个以上的研究中采用了。尽管这些特征都被研究者事先假定为,在成功的外来种(包括居留和扩散)和不成功的外来种之间存在差别,如孤雌生殖、无性繁殖、广适性及多食性、性成熟较早以及身体较小等,但分析表明,没有显著统计相关关系的为 39 类,具有正或负相关关系的为 55 类。众多研究中唯一较一致的结果是,成功的居留与物种的起源(origin)呈正相关性。对植物而言,入侵史较长、无性繁殖和种子生产变异程度(variability in seed crop)低等特征与成功的入侵呈正相关。其它特征则很难得出一致的结论。

根据物种特征来确定入侵种和非入侵种的定量研究,目前在动物方面仅局限于鸟类,还没有将鱼类、昆虫等作为研究对象。事实上,后者更容易成为入侵种,其入侵过程的有关生态数据更容易获得。其次,以往研究与入侵性呈不相关的物种特征在随后的其它研究中却呈相关性。所以,随着以后对入侵物种种类研究的增加,有可能会在确定物种特征与入侵力(invasiveness)关系方面建立起一致的模式,确定真实的统计关系,排除偶然的相关关系。

需指出的是,尽管确定与入侵力有关的物种特征很重要,但弄清与入侵力无关的物种特征也很重要。因为到目前为止,还没有发现哪些物种特征始终与动、植物的入侵力无关。此外,由于从外来种演变成入侵种可能存在相当长的时滞,以及外来种与栖息地环境复杂的相互作用,这都无疑增加了入侵种预测的难度。所以也不应过分依赖靠假设分析得出的潜在入侵种的结论,一些根本就没有相关性的物种特征有可能是成功入侵的关键。

3.2 入侵区域和影响程度的预测

一种入侵种在某一局部地区集群(colonization)并产生危害,意味着它在其它地区也可能产生相似的负作用。因此,人们特别关心以下问题:它还会入侵到哪些地区?对当地的生物多样性和生态系统的功能影响如何?

最早的外来种入侵预测模型是生态气候模型(Ecoclimatic modeling)^[96],应用该模型预测南非的德国黄胡蜂(*Vespa germanica*)入侵就是一成功的范例^[97]。但该模型主要是针对变温动物的,对其它类群的生物或许并不合适。并且该模型首先假设气候是影响物种地理分布和种群密度的最重要因子,缺乏必要的生态学基础。

近年来,Higgin 等^[98]和 Zalba 等^[99]相继提出了新的外来种预测方法,在此基础上,Peterson & Vieglais^[100]提出了基于生物多样性信息学的预测外来种入侵的生态位模型(Ecological Niche Modeling)。该模型采用了生态位的最初定义,即 Grinnel 对生态位的定义——生态位是指物种分布的最小地理单元(A set of tolerance and limits in multidimensional space that define where a species is potentially able to maintain populations)。入侵种生态位的确定步骤是,首先根据生物多样性信息学的有关知识,收集入侵种其原生地和已入侵地的自然环境数据,如降水量、湿度、植被类型、高度、坡度、土壤类型等指标,然后采用遗传算法计算入侵种的生态位,其结果通常包含 5~50 个不同的环境因子。生态位模型经检验其强健性(robustness)和准确性(accuracy)后,可投影到所研究的区域上,以此预测可能入侵的地区或生态系统。Peterson and Vieglais 用该模型回检两个已入侵的外来种(牛背鹭(*Bubulcus ibis*)和美洲家朱雀(*Carpodacus mexicanus*)),预测结果和实际分布数据拟合度较好。并预测了正在入侵的光肩星天牛(*Anoplophora glabripennis*)和潜在的入侵者白斑星天牛(*Anoplophora malasiatica*)的可能入侵趋势。

生态位模型的缺陷在于,一是它假定了生态位具有保守性,即一个物种的生态位在进化时间尺度上是稳定的。但已有研究表明,一个物种引入到新的地区后,往往会产生进化适应。比如,杉叶蕨藻(*Caulerpa taxifolia*)^[101]、方序数据的姬蜂 *Bathyplectes curculionis*^[102]以及麦双尾蚜(*Diuraphis noxia*)、稻水象甲(*Lissorhoptrus oryzophilus*)等就是最好的例证。二是由这种方法确定的是基础生态位,而非实际生态位。

实,外来种在一个新的生境中能否居留?能否扩散?不仅取决于其对当地环境因子的耐受能力,也取决于它与其它生物的竞争、捕食、寄生等关系。环境因子和生物因子的联合作用,往往使外来种的入侵性具不确定性^[51, 103]。所以采用生态位模型预测某些变异能力强的外来种入侵性,可能会有误差。再者,也不能用生态位模型预测入侵种对入侵地生态系统结构和功能(包括生物多样性)的影响。

入侵种的影响如何评价?这是入侵生态学的核心问题之一。尽管 Paker 等^[104]提出采用群落组成模型(community assembly model)作为实际研究和监测的基础,Higgins 等^[98]采用零模型(null model)和多元回归方法比较了外来种入侵对生物多样性损失的影响。Schonrogge and Crawley^[105]将定量联结网络(quantitative linkage webs)作为评价外来种入侵影响的方法,Higgins 等^[106]、Byers and Goldwasser^[52]则采用了个体依赖的模型(individual-based model)。但总的来说,外来种影响评价的研究还相当薄弱,对外来种影响的定义、评价方法以及比较还没有一个统一的认识^[104]。生态学家急需在这方面达到共识,以便使有关外来种入侵影响及其风险评价的结果,建立在一个同一标准的基础上。

3.3 入侵种的扩散速度预测

生物入侵的一个基本特征是其种群地理分布区扩张的速度,即入侵速度,它是由种群增长和扩散多种因子决定的。入侵速度概括了简化条件下的入侵种潜在动态,为探讨复杂条件下的入侵过程提供支持。同时,它也为入侵种的管理提供了依据。

最早的入侵速度模型采用了反应—扩散方程形式^[107, 108],这是一种将种群统计参数和扩散过程作了最大简化的模型,其形式如下:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = f(n)n + D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} \quad (1)$$

式中, $n(x, t)$ 是种群密度, $f(n)$ 是密度依赖的单位种群增长率。如果 Allee 效应不存在,由(1)可得出入侵种的扩散速度为一常数($2 \sqrt{f(0)D}$)^[109~111]。该模型已应用到麝香树^[112]、海獭^[113]、黑角负泥虫(*Oulema melanopus*)^[110]等生物的扩散问题上。近来,反应—扩散方程模型还扩展为包括空间异质性、Allee 效应、种间竞争等作用的形式^[114]。

另一类模型则是积分差分方程模型(Integro-difference Equation Model)^[115~119]。与反应—扩散方程不同的是,该模型采用概率密度函数描述扩散项,该函数称为“扩散核”(dispersal kernel)。该模型可以包含不同的扩散机制而不仅仅是“反应”。Kot 等^[117]特别强调了扩散核形状在决定入侵速度方面的重要性。

近来,Neubert & Casuell^[120]还将微分差分方程模型与矩阵模型相结合。这不仅是因为种群不同的个体组成或个体的不同生活史阶段具有不同的扩散特征,而且还在于该模型可以为入侵种的控制策略提供支持^[121]。这两类模型结合,不仅可以计算出入侵速度,还可以作扰动分析,回答对入侵种群增长敏感的特生活史阶段是哪个?停止扩散的最大的种群存活率是多少?等问题。

与大多数生态模型一样,入侵速度模型可能将入侵过程作了过于简化的假设,或者是在对入侵机理、过程缺乏认识条件下的理论推测。这都削弱了入侵速度模型的应用性。未来的入侵速度模型可能更多地考虑真实入侵过程中的复杂性和变异性,诸如生活史特征、密度依赖或独立、复杂环境中的扩散行为、种群统计参数的随机性等,在模型中的体现,都可能提高模型的实用性。再者,将入侵速度模型与入侵区域预测模型相结合,也是以后入侵预测模型发展的一个重要方向。

当然外来种入侵预测的难度也是明显的。如前所述,外来种从居留到入侵可能存在相当长的时滞,在此期间,很难将入侵种与非入侵种区别开^[122]。而为什么大多数入侵会存在时滞?目前还只是推测,没有合理的解释^[123]。所以,外来种入侵的成功预测依赖对其入侵过程、入侵机理的认识。随着研究的深入,预测的准确性会相应得到提高。

4 结束语

对于生物入侵研究的几个主要方面来说,其核心是对入侵机理的认识。没有它,预测就会变成无根据的猜测,预防和控制则缺乏理论基础。研究生物入侵的合理尺度应建立在群落的层次上,以群落生态学为基本的理论框架^[124]。反过来,对生物入侵问题的研究,也可以丰富人们对生物竞争、群落结构和多物种组

成以及生态过程的理论认识。

复杂多变的自然特征使得许多外来种在我国很容易找到其适宜的栖息地。中国社会的进一步开放,也促使了外来物种的大量引入,有些入侵种已造成了相当严重的经济和环境损害^[125]。随着我国加入 WTO,西部开发中的退耕还林、还草,以及城市环境绿化,我们面临着新一轮的外来种引入高潮,充分认识到外来入侵种的潜在危害,未雨绸缪,对于保障我国的生态环境安全具有十分重要的意义。但目前我国对生物入侵的研究相当薄弱,与国际水平相比,差距相当之大。为数不多的还主要是对入侵种的调查和描述,或对其生理生态的研究。有关的研究者应及时调整方向,用合理的方法去研究问题。

References:

- [1] Elton C S. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. London, Methuen, 1958.
- [2] Wilcove D S, Rothstein D R, Dubow J, et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 1998, **48**: 607~615.
- [3] di Castri F. History of biological invasions with emphasis on the Old World. In: Drake J, di Castri F, Groves R, Kruger F, Mooney H A, Rejmanek M, and Williamson M, eds. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, New York, USA, 1989. 1~30.
- [4] Fridriksson S, and Magnusson B. Development of the ecosystem on Surtsey with references to Anak Krakatau. *GeoJournal*, 1992, **28**:287~291.
- [5] Long J L. *Introduced birds of the world*. David and Abbott, Newton, UK, 1981.
- [6] Crawley M J. What makes a community invisable? In: Gray A J, Crawley M J, and Edwards P J, eds. *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific, Oxford, UK, 1987. 429~453.
- [7] Holm L, Doll J, Holm E, Pancho J, and Herberger J. *World weeds: natural histories and distribution*. Wiley, New York, USA, 1997.
- [8] Bertness M D. Habitat and community modification by an introduced herbivorous snail. *Ecology*, 1984, **65**: 370~381.
- [9] Vitousek P M. Biological invasions and ecosystem process——towards an intergration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 1990, **57**: 7~13.
- [10] Walker B H., and Steffen W. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystem. *Conservation Ecology*, 1997, **2**(2): 2.
- [11] Sala O E, et al. Grobal biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, **287**: 1770~1774.
- [12] D'Antonio C M, and Vitousek P M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1992, **23**: 63~87.
- [13] Thurber D K, McClain W R, and Whitmore R C. Indirect effects of gypsy moth defoliation on nest predation. *Journal of Wildlife Management*, 1994, **58**: 493~500.
- [14] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, et al. Biological invasioins as global environmental change. *American Scientist*, 1996, **84**: 468~478.
- [15] Schmitz D C, Simberloff D, Hofstetter R H, et al. The ecological impact of nonindigenous plants. In: Simberloff D, Schmitz D C, and Brown T C, eds., *Strangers in paradise*. Island Press, Washington D. C., USA, 1997, 39~61.
- [16] Mack M C, and D'Antonio C M. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, **13**(5): 195~198.
- [17] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 2000, **10**(3): 689~710.
- [18] Christian C E. Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, 2001, **413**: 635~639.
- [19] Soule M E. The social and public health implications of global warming and the onslaught of alien species. *Journal of Wilderness Medicine*, 1992, **3**:118~127.
- [20] Crosby A W. *Ecological Imperialism*. Cambridge University Press, 1986.
- [21] Goldschmidt T. *Darwin's dreampond, Drama in Lake Victoria*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Massachusetts, UAS, 1996.
- [22] Van Wilgen B W, Cowling R M, and Burgers C J. Valuation of ecosystem services. *BioScience*, 1996, **46**: 184~189.
- [23] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, et al. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 2000, **50**: 53~65.
- [24] Xu C Y, Zhang W J, Lu B R, Chen J K. Progress in studies on mechanisms of biological invasion. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(4): 430~438.
- [25] Zhang L Y, Ye W H. Community invasibility and its influence factors. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(1): 109~114.
- [26] Zhao G S, Zhou W G. Amazonian snail erupted and caused damages in Jinjiang and Yunxiao in Fujian Province. *Plant Quarantine*, 1996, **10**(5): 290.
- [27] Simberloff D, and Stiling P. How risky is biological control? *Ecology*, 1996, **77**: 1965~1974.
- [28] Strong D R, and Pemberton R W. Biological control of invading species-risk and reform. *Science*, 2000, **288**: 1969~1970.

- [29] Louda S M, Kendall D, Connor J, *et al.* Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science*, 1997, **277**: 1088~1090.
- [30] Boettner G H, Elkinton J S, and Boettner C J. Effects of a biological control introduction on three nontarget native species of saturniid moths. *Conservation Biology*, 2000, **14**(6): 1798~1806.
- [31] Carlton J T, and Geller J B. Ecological roulette: biological invasions and the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 1993, **261**: 78~82.
- [32] Huelma C C, Moody K, and Mew T W. Weed seeds in rice seed shipments: a case study. *International Journal of Pest Management*, 1996, **42**: 147~150.
- [33] Zhu H F. Strategies and tactics of pest management with special reference to Chinese cotton insects. *Acta Entomologica Sinica*, 1978, **21**(3): 297~308.
- [34] Barnes D K A. Biodiversity: invasion by marine life on plastic debris. *Nature*, 2002, **416**: 808~809.
- [35] Kolar C S, and Lodge D M. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(4): 199~204.
- [36] Mack R N. Understanding the processes of weed invasions: the influence of environmental stochasticity. In: Stinton C, eds. *Weeds in a changing world*. British Crop Protection Council, Symposium Proceedings No. 64, Brighton, UK, 1995. 65~74.
- [37] Crooks J, Soule M E. Lag time in population explosions of invasive species: causes and implications. In: Sandlund O T, Schei P J, and Viken A, eds., *Proceeding, Norway/UN Conference on Alien Species*. Directors for Nature Management and Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim, Norway, 1996. 39~46.
- [38] Hajek A E, Humber R A, and Elkinton J S. Mysterious origins of *Entomophaga maimaiga* in North America. *American Entomologist*, 1995, **41**: 31~42.
- [39] Veltman C J, Nee S, Crawley M J. Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds. *The American Naturalist*, 1996, **147**: 542~557.
- [40] Ehrlich P R. Which animal will invade? In: Mooney H A, and Drake J A, eds., *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York, USA, 1986. 70~95.
- [41] Rejmanek M, and Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 1996, **77**: 1665~1661.
- [42] Newsome A E, and Noble I R. Ecological and physiological characters of invading species. In: Groves R H, Burdon J J, ed. *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge University press, 1986. 1~20.
- [43] O'Connor R J. Biological characteristics of invaders among bird species in Britain. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B*, 1986, **314**: 583~598.
- [44] Richardson D M, Cowling R M, Le Maitre D C. Assessing the risk of invasive success in Pinus and Banksia in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science*, 1990, **1**: 629~642.
- [45] Crawley M J, Harvey P H, and Purvis A. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 1996, **351**: 620~623.
- [46] Green R E. The influence of numbers released on the outcome of attempts to introduce exotic bird species to New Zealand. *Journal of Animal Ecology*, 1997, **66**: 25~35.
- [47] Sorci G, Moller A P, Clobert J. Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology*, 1998, **67**: 263~269.
- [48] Duncan R P, Blackburn T M, Veltman C J. Determinants of geographical range sizes: a test using introduced New Zealand birds. *Journal of Animal Ecology*, 1999, **68**: 963~975.
- [49] Goodwin B J, McAllister A J, Fahrig L. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology*, 1999, **13**: 422~426.
- [50] Hill A M, and Lodge D M. Replacement of resident crayfishes by a exotic crayfish: the roles of competition and predation. *Ecological Applications*, 1999, **9**(2): 678~690.
- [51] Radford I J, and Cousens R D. Invasiveness and comparative life~history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, 2000, **125**: 531~542.
- [52] Byers J E and Goldwasser L. Exposing the mechanism and timing of impact of nonindigenous species on native species. *Ecology*, 2001, **82**(5): 1330~1343.
- [53] Roy J. In search of the characteristics of plant invaders. In: di Castri F, Hansen A J, and Debussche M, eds. *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands, 1990, 335~352.
- [54] Williamson M H, and Fitter A. The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 1996, **78**: 163~170.
- [55] Clout M N. Biodiversity conservation and the management of invasive animals in New Zealand. In: Standlund O T, Schei P J, and Viken A, eds., *Invasive species and biodiversity management*. Kluwer, London, UK, 1999, 349~359.
- [56] Beggs J R, Wilson P R. The kaka Nestor meridionalis, a New Zealand parrot endangered by introduced wasps and mammals. *Biological Conservation*, 1991, **56**: 23~38.
- [57] Williams D F, ed. *Exotic ants. Biology, impact, and control of introduced species*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 1994.
- [58] Vitousek P M, Walker L R, Whiteaker L D, *et al.* Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, 1987, **238**: 802~804.
- [59] Vitousek P M, Walker L R. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogenfixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs*, 1989, **59**: 247~265.
- [60] Mountspring S, Scott J M. Interspecific competition among Hawaiian forest birds. *Ecological Monographs*.

- 1985, **55**: 219~239.
- [61] Weiss P W, and Milton S J. *Chrysanthemonoides monilifera* and *Acacia longifolia* in Austrilia and South Africa. In: Dell B, ed. *Proceedings of the 4th International Conference on Mediterranean Ecosystems*. University of Western Australia, Nedlands, Western Australia, 1984. 159~160.
- [62] Clark J M, Heath D D, and Stankiewicz M. The ectoparasites of brushtail possum *Trichosurus vulpecula* in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 1997, **24**: 199~204.
- [63] Suarez A V, Bolger D T, and Case T J. The effect of fragmentation and invasion on the native ant community in coastal southern California. *Ecology*, 1998, **79**: 2041~2056.
- [64] Suarez A V, Richmond J, and Case T J. Prey selection in horned lizards following the invasion of argentine ants in southern California. *Ecological Applications*, 2000, **10**(3): 711~725.
- [65] Robinson J V, and Valentine W D. The concepts of elasticity, invulnerability, invisibility. *Journal of Theoretical Biology*, 1979, **81**: 91~104.
- [66] Case T J. Invasion resistance arises in strongly interacting species~rich model competition communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1990, **87**: 9610~9614.
- [67] Drake J A. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, 1990, **147**: 213~233.
- [68] McGrady-Steed J, Harris P M, and Morin P J. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 1997, **390**: 162~165.
- [69] Tilman D. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 1997, **78**: 81~92.
- [70] Stachowicz J J, Whitlatch R B, Osman R W. Species diversity and invasion resistance in Marine ecosystem. *Science*, 1999, **286**: 1577~1579.
- [71] Symstad A J. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invisibility. *Ecology*, 2000, **81**(1): 99~109.
- [72] Naeem S, Knops J M H, Tilman D, *et al.* Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos*, 2000, **91**: 97~108.
- [73] Robinson G R, Quinn J F, and Stanton M L. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, 1995, **76**: 786~794.
- [74] Planty~Tabacchi A, Tabacchi E, Naiman R J, *et al.* Invasibility of species rich communities in riparian zones. *Conservation Biology*, 1996, **10**: 598~607.
- [75] Wisser S K, Allen R B, Clinton P W, *et al.* Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, 1998, **79**: 2071~2081.
- [76] Lonsdale W M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 1999, **80**(5): 1522~1536.
- [77] Stohlgren T J, Binkley D, Chong G W, *et al.* Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 1999, **69**: 25~46.
- [78] Drake J A, Huxel G R, and Hewitt C L. Microcosms as models for generating and testing community theory. *Ecology*, 1996, **77**: 670~677.
- [79] Levine J M. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, 2000, **288**(5): 852~854.
- [80] Kaiser J. Dose biodiversity help fend off invaders? *Science*, 2000, **288**: 785~786.
- [81] Levine J M, and D'Antonio C M. Elton revisited: a Review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 1999, **87**: 15~26.
- [82] Corlett R T. The ecological transformation of Singapore, 1819~1990. *Journal of Biogeography*, 1992, **19**: 411~420.
- [83] Tilman D. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1982.
- [84] Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 1994, **75**: 2~16.
- [85] Tilman D. Cause, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 2000, **405**: 208~211.
- [86] Alder F R. The balance of terror: an alternative mechanism for competitive trade~off and its implications for invading species. *The American Naturalist*, 1999, **154**(5): 497~509.
- [87] Lodge D M. Biological Invasions: Lessons for Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, **8**(4): 133~137.
- [88] Mack R N. Temperate grasslands vulnerable to plant invasion: characteristics and consequences. In: Drake J A, Mooney H A, di Castri F, Groves R H, Kruger F J, Rejmanek M, and Williamson M, eds. *Biological invasions: a global perspective*. Wiley, Chichester, UK, 1989. 155~179.
- [89] Stylinski C D, and Allen E B. Lack of native species recovery following severe exotic disturbance in southern Californian shrublands. *Journal of Applied Ecology*, 1999, **36**(4): 544~554.
- [90] Reichard S, and Hamilton W. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology*, 1997, **11**: 193~203.
- [91] Daehler C C. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation*, 1998, **84**: 167~180.
- [92] Pysek P. Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos*, 1998, **82**: 282~294.
- [93] Daehler C C, Carino D A. Predicting invasive plants: prospects for a general screening system based on current regional models. *Biological Invasions*, 2000, **2**: 93~102.
- [94] Enserink M. Biological invaders sweep in. *Science*, 1999, **285**: 1834~1836.
- [95] Williamson M H. Invasions. *Ecography*, 1999, **22**: 5~12.

- [96] Sutherst R W, and Maywald G F. A computerized system for matching climates in ecology. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1985, **13**: 281~299.
- [97] Tribe G D, and Richardson D M. The European wasp, *Vespula germanica* (Fabricius) (Hymenoptera: vesidae), in southern Africa and its potential distributions as predicted by ecoclimatic mapping. *African Entomology*, 1994, **2**: 1~6.
- [98] Higgins S I, Richardson D M, Cowling R M, *et al.* Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, 1999, **13**: 303~313.
- [99] Zalba S M, Sonaglioni M I, Compagnoni C A, *et al.* Using a habitat model to assess the risk of invasion by an exotic plant. *Biological Conservation*, 2000, **93**: 203~208.
- [100] Peterson A T, and Vieglais D A. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attach a pressing problem. *BioScience*, 2001, **51**(5): 363~371.
- [101] Meinesz A. *Killer algae*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA, 1999.
- [102] Messenger P, van den Bosch R. The adaptability of introduced biological control agents. In: Huffaker C B, ed. *Biological Control*. Plenum, New York, USA, 1971. 68~92.
- [103] Larson D L, Anderson P J, and Newton W. Alien plant invasion in mixed-grass prairie: effects of vegetation type and anthropogenic disturbance. *Ecological Applications*, 2001, **11**(1): 128~141.
- [104] Paker I M, Simberloff D, Lonsdale W M, *et al.* Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*, 1999, **1**(1): 3~19.
- [105] Schonrogge K, and Crawley M J. Quantitative webs as a means of assessing the impact of alien insects. *Journal of Animal Ecology*, 2000, **69**(5): 841~868.
- [106] Higgins S I, Richardson D M, and Cowling R M. Using dynamic landscape model for planning the management of alien plant invasions. *Ecological Applications*, 2000, **10**(6): 1833~1848.
- [107] Fisher R A. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics*, 1937, **7**: 353~369.
- [108] Skellam J G. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 1951, **38**: 196~218.
- [109] Kolmogorov A, Petrovsky N, and Piscounov N S. Etude de l'equations de la diffusion avec croissance de la quantite de matiere et son application a un problem biologique. *Moscow University Bulletin of Mathematics*, 1937, **1**: 1~25.
- [110] Kametaka Y. On the nonlinear diffusion equations of Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov type. *Osaka Journal of Mathematics*, 1976, **13**: 11~66.
- [111] Bramson M. *Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to traveling waves*. American Mathematical Society Memoirs. Volume 44. 1983.
- [112] Andow D A, Kareiva P M, Levin S A, *et al.* Spread of invading organisms. *Landscape Ecology*, 1990, **4**: 177~188.
- [113] Lubina J, Levin S A. The spread rate of a reinvading organism: range expansion of the California sea otter. *The American Naturalist*, 1988, **131**: 526~543.
- [114] Shigesada N, and Kawasaki K. *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, Oxford, England, 1997. Discrete-time
- [115] Kot M. Discrete-time travelling waves: ecological examples. *Journal of Mathematical Biology*, 1992, **30**: 413~436.
- [116] Allen L J S, Allen E J, and Ponweera S. A mathematical model for weed dispersal and control. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1996, **58**: 815~834.
- [117] Kot M, Lewis M A, and van den Driessche P. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 1996, **77**: 2027~2042.
- [118] Clark J S, Fastie C, Hurtt C, *et al.* Reid's paradox of rapid plant migration: dispersal theory and interpretation of paleoecological records. *BioScience*, 1998, **48**: 13~24.
- [119] Takasu F, Yamamoto N, Kawasaki K, *et al.* Modeling the expansion of an introduced tree disease. *Biological Invasions*, 2000, **2**: 141~150.
- [120] Neubert M G, and Caswell H. Demography and dispersal: calculation and sensitivity analysis of invasion speed for structured populations. *Ecology*, 2000, **81**(6): 1613~1628.
- [121] Paker I M. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications*, 2000, **10**(3): 726~743.
- [122] Cousens R, Mortimer M. *Dynamics of weed populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1995.
- [123] Williamson M. *Biological invasions*. Chapman and Hall, London, UK, 1996.
- [124] Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, **17**(4): 170~176.
- [125] XIE Yan, LI Zhenyu, Gregg W P, *et al.* Invasive species in China——an overview. *Biodiversity and Conservation*, 2001, **10**: 1317~1341.

参考文献:

- [24] 徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 等. 生物入侵机制研究进展. 生物多样性, 2001, **9**(4): 430~438.
- [25] 张林艳, 叶万辉. 群落可侵入性及其影响因素. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 109~114.
- [26] 赵国珊, 周卫川. 福寿螺在福建晋江、云霄暴发成灾. 植物检疫, 1996, **10**(5): 290.
- [27] 朱弘复. 治理有害动物的战略与策略——主要以中国棉虫为讨论材料. 昆虫学报, 1978, **21**(3): 297~308.