

外来种入侵的不确定性动态模拟

齐相贞, 林振山*

(南京师范大学地理科学学院, 南京 210097)

摘要:外来种的入侵性和生境的可入侵性是研究生物入侵机制的两个关键因素。总结多数学者的研究成果, 认为外来种的拓殖率(迁移率或繁殖率)、死亡率及在新生境中的竞争力是衡量外来种能否入侵成功的内在实质。从全新的角度出发, 将引入的外来种看作是对原有生态系统的一种干扰, 并在此基础上结合 Tilman 的多物种共存模型提出了外来种干扰模型。模拟发现外来种在入侵时具有明显的不确定性。拓殖率小的外来种在新的生态系统中由于不能适应环境无法成功定殖, 被排斥在系统之外; 相反, 拓殖率足够大的话, 外来种由于自身优势具有很强的入侵性, 在几年或几十年的时间内就会成功地在新的环境中建立种群并拓殖入侵, 影响了当地物种的生存及原有生态系统的稳定。研究还发现, 物种入侵也存在一定的不确定性, 入侵不一定会一直持续下去, 或许在百年或几百年的时间内入侵种会突然灭绝, 原生态系统又恢复到原来的水平。

关键词:入侵; 不确定性; 动态模拟

文章编号:1000-0933(2005)09-2434-06 **中图分类号:**14 **文献标识码:**A

Dynamical simulation on the uncertainty of exotic invasion

QI Xiang-Zhen, LIN Zhen-Shan* (College of Geographical Science, Nanjing Normal University, Nanjing, 210097, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2434~2439.

Abstract: Exotic invasiveness and community invisibility are two key factors to study the mechanism of biotic invasion. Referring to related researches, we consider that the colonization (migration or propagation), mortality and competition are the inherent essence determining successful exotic invasion. In the paper, from a new angle of considering alien species invasion as a disturbance to native community, we propose a disturbance model on biology invasion, which is based on Tilman's multispecies coexistence model. The numerical simulation discloses obvious uncertainties of species invasion. Alien species with weak colonization couldn't adapt to new habitat and is excluded out of indigenous community. On the contrary, strong alien species succeed in colonizing new habitat and develops new populations in several or decades of years, threatening indigenous populations. However, it is noticeable that exotic species maybe extinct suddenly after a successful invasion, which is another perplexing uncertainty. Besides above conclusions, the numerical simulation also provides some references to the evolution of alien-species.

Key words: invasion; uncertainty; dynamical simulation

全球气候变化, 生境丧失和外来物种入侵是当前世界面临的三大问题。近些年来物种入侵已经成为严重危害陆地及海洋环境的生态问题, 被认为是一种生物污染而受到广泛关注^[1]。以水葫芦为例, 在被引入云南滇池后, 疯狂入侵 1000hm² 的湖面, 20 世纪 60 年代以前有 16 种水生植物, 68 种水生动物, 到了 20 世纪 80 年代, 大部分水生植物相继消失, 水生动物仅存 30 余种^[2]。生物入侵不仅直接减少了物种数量, 间接的减少了依赖于当地物种生存的物种数量, 而且还会改变当地生态系统和景观, 使得土壤保持和营养改善能力降低, 生物多样性保护能力降低。

长期以来, 许多学者针对生物入侵展开了广泛的研究, 对于生物入侵的发生分布, 危害, 防治方法以及入侵种的传入、扩散

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40371108); 江苏省研究生创新资助项目

收稿日期:2004-11-04; **修订日期:**2005-06-30

作者简介:齐相贞(1979~), 女, 山东济南人, 博士生, 主要从事生态资源研究. E-mail: qxzhnanjing@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linzhenshan@njnu.edu.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China, (No. 40371108); Innovation Project for Postgraduate of Jiangsu Province

Received date: 2004-11-04; **Accepted date:** 2005-06-30

Biography: QI Xiang-Zhen, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and resource. E-mail: qxzhnanjing@163.com

机制等^[3~13]作了定性和定量的阐述。分析来看,大多数研究者多从物种的入侵性及生境的可入侵性两方面^[3]考虑:(1)什么因素决定了一个物种成为入侵者?以及(2)什么样的生境特征决定一个生态系统的可入侵性?Lonsdale^[14]于1999年提出了一个模型来解释生物入侵为什么在某些群落或某些地方更容易发生。但由于影响可入侵性的因素的复杂性及现实数据的短缺,很难预测入侵种群的情况。Kolar and Lodge^[15]从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对入侵物种的入侵性进行了预测,但很难得出一致的结论。Cui & Chen^[16]用数学模型分析了扩散和入侵竞争在栖息地破碎的情况下对当地种的续存或灭绝的影响。Peterson^[17]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。通过与外来种原产地的生态位特征的比较,这一方法可以很精确地预见潜在的入侵范围。但是首先这一方法在假定生态位时具有保守性,其次由这种方法确定的是基础生态位,而非实际生态位。事实上,外来种在一个新的生境中能否居留,能否扩散不仅取决于对当地环境因子的耐受能力,也取决于它与其他生物的竞争、捕食和寄生等关系。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有不确定性。

很长时间以来物种入侵一直被认为是一个高度复杂的过程。Townsend^[18]认为坚实的入侵生物学理论急需建立起来,用以总结生态影响的多种可能,可以在引进安全的外来种或提前根除无意引入的入侵种提供合理的决策支持。然而一直到现在为止我们也没有找到一种理论来阐明物种入侵机制。在总结前人的研究并结合自己工作的基础上,无论是对外来种的入侵性还是生境的可入侵性的定性或定量研究中,生物入侵的内在实质是与外来种的拓殖(繁殖率或扩散率)^[19~21]、死亡率和竞争力密不可分的。基于这一发现,本文试图通过建立数学模型的方法对外来种引入进行了模拟,进而揭示外来种入侵的动力学机制。

1 物种共存模型

生态系统是经过长期进化形成的,系统中的物种经过上百年、上千年的竞争、排斥、适应和互利互助,形成了现在多物种共存的稳定局面。Tilman 模型^[22]可以很好地说明这种共存:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i \left(1 - \sum_{j=1}^i p_j \right) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_j c_j p_i \quad (1)$$

式中, p 代表栖息地占有率, c 代表物种内禀拓殖率(繁殖率或迁移率), m 是物种死亡率。值得注意的是物种在竞争同一种资源的条件下遵循一定的竞争等级,即强物种可以侵占弱物种的生境,反之不能。这里用 i 来表示物种竞争力的强弱(i 越小,竞争力越强)。该模型描述了物种在扩散、死亡和竞争的相互作用下维持生态系统的动态平衡。为方便起见,引入了 Tilman 等对物种共存的假设^[23]:

$$m_i = m; p_i = q(1 - q)^{i-1}, c_i = m_i / [(1 - q)^{2i-1}] \quad (2)$$

式中, q 代表最强物种对栖息地占有率的初始值,其它物种的栖息地占有率以几何级数形式递减。为了直观起见,以 $i=4$ 个物种种群组成的生态系统为例研究物种共存的动态平衡:

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1 (1 - p_1) - m p_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2 p_2 (1 - p_1 - p_2) - m p_2 - c_1 p_1 p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3 p_3 (1 - p_1 - p_2 - p_3) - m p_3 - c_1 p_1 p_3 - c_2 p_2 p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4 p_4 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4) - m p_4 - c_1 p_1 p_4 - c_2 p_2 p_4 - c_3 p_3 p_4 \end{cases} \quad (3)$$

生态系统是由生物物体及其生存环境所构成的相互作用的动态复合体,其中生存的动植物不仅适应了当地的自然地理气候条件,而且更重要的是物种之间形成了很复杂的相互作用的关系,使得这个生态系统成为一个稳定的、能够自我维持的体系。本文研究的生态系统中, $m=0.02/\text{月}$, $q=0.2$,在无外界干扰的情况下各物种种群共存发展。由假设(2)和方程(3)可以得到图1。图1直观的表现了生态系统的多物种共存状况。无任何干扰下,各种群稳定发展,所占据的栖息地比重不变。基于这一生态系统,研究外来种引入后的干扰模型。

2 外来种入侵干扰模型

生物入侵已经成为一个不可忽视的生态环境问题,可以把外来种看作是对当地稳定生态系统的一种干扰,而外来种入侵的成功与否则取决于这种“扰动”是否被系统迅速放大。假设对原来处于平衡态的4-物种系统引入新物种 p_5 。对于新物种 p_5 来说,它本身要受到原生态系统的影响,而且新物种 p_5 的引入对原来处于平衡态的 p_1, p_2, p_3, p_4 4个物种种群来说,都将使各物种种群的剩余环境容量减少。所以,结合方程(3)可以得到如下入侵干扰模型:

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1 (1 - p_1 - p_5) - m p_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2 p_2 (1 - p_1 - p_2 - p_5) - m p_2 - c_1 p_1 p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3 p_3 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_5) - m p_3 - c_1 p_1 p_3 - c_2 p_2 p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4 p_4 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - m p_4 - c_1 p_1 p_4 - c_2 p_2 p_4 - c_3 p_3 p_4 \\ \frac{dp_5}{dt} = c_5 p_5 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - m p_5 - c_1 p_1 p_5 - c_2 p_2 p_5 - c_3 p_3 p_5 - c_4 p_4 p_5 \end{cases} \quad (4)$$

模型中, p_5 为引入的外来种。当外来种引入后, 其通过水分, 营养物质, 光照的竞争等作用减小土著种的有效扩散(空间), 在某种程度上对当地种的演化发展产生了一定的干扰。而就它本身的发展而言, 当进入一个新的环境后不可避免地要受到当地种的排斥与竞争, 有可能因不能适应新环境而被排斥在系统之外, 也有可能因新的环境中没有相抗衡或抑制它的生物, 经历了扩散和定居的扰动后成为真正的入侵者, 最终打破平衡, 改变或破坏当地的生态环境。究竟如何演化, 将通过以下不同的数值模拟方案来试验。

2.1 外来种入侵失败

在入侵干扰模型(4)中, 假设 $c_5 = 0.1$, $m_5 = 0.03/\text{月}$, $p_5 = 0.06$, 其它参数值保持不变。根据模型(4), 由计算机模拟可得图2所示各物种在物种入侵干扰下的演化过程。

从图2可以看到: 外来种被引入后, 原生态系统并没有出现很大的波动, 景观结构保持相对稳定, 而外来种在大约 10a 的时间内开始灭绝, 并没有对当地系统造成危害。可见, 拓殖率不够大的外来种很难打破原有种群群落稳定的自组织系统, 没有定殖成功就被排斥在系统之外了。

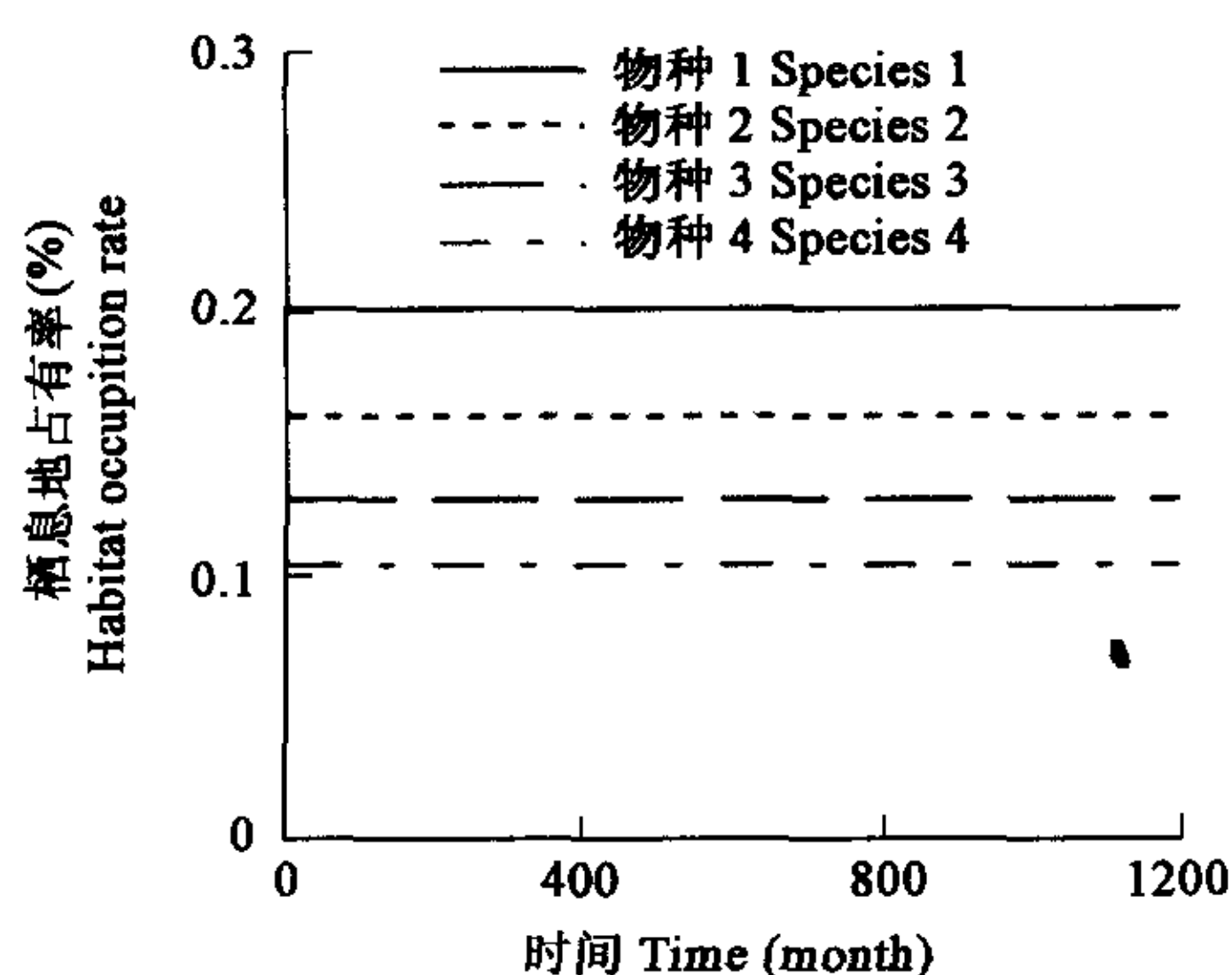


图1 无干扰情况下物种共存演化

Fig. 1 The evolution of species coexistence without disturbance

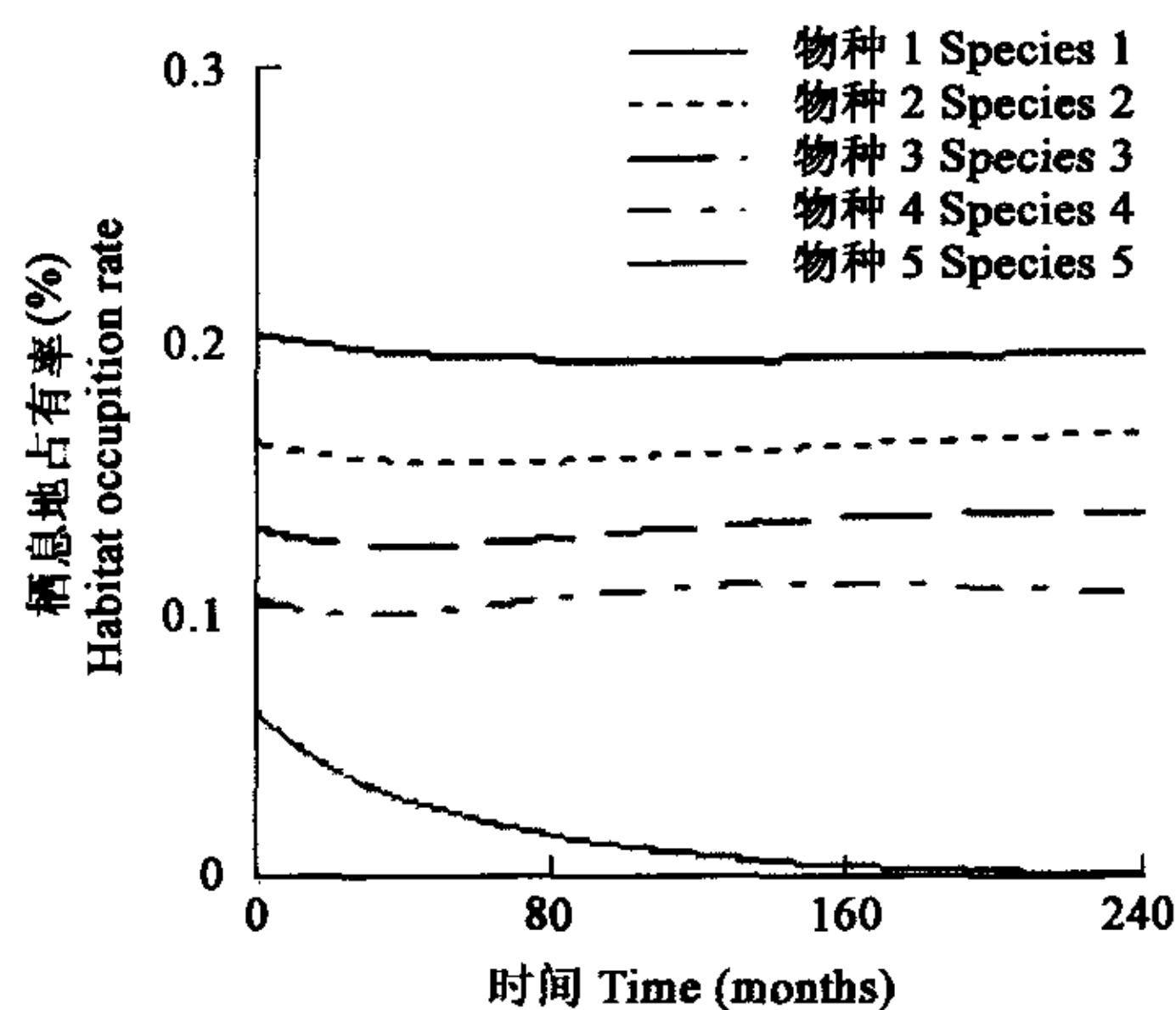


图2 入侵失败的外来种演化曲线

Fig. 2 The failure evolution of exotic invasion

2.2 入侵物种演化中的不确定性

2.2.1 先成功入侵, 后终被排斥 外来种在引入、定殖及造成危害的整个过程中, 由于自然及种群等随机因素的影响, 相邻两个阶段间的成功率约为 10%^[24]。在模拟中也显示了这种不确定性。

图 3a 显示出 5a 的时间内物种 5 的栖息地占有率开始增加, 此时其它物种的栖息地占有率并没有发生很大变化。从图 3b 中可以看出, 大约 30a 左右, 外来种的丰度达到了一定的规模, 之后其入侵的进程加速, 在百年左右达到入侵高潮。但此段时间内除了最强物种 1 有明显下降外, 原有物种并没有太大变化。有意思的是在较长的时间段内无论是当地种群还是外来种都经历着复杂的振荡, 经过 400a 左右的演化最终达到一种平衡: 入侵种灭绝, 当地物种种群恢复到原有生态系统水平上。可见, 外来种引入-定殖-入侵-灭绝这一过程非常复杂, 但由于演化时间的长期性, 现有资料还难以验证这一现象的准确性。

2.2.2 成功入侵 与图 2 相比, 图 4 显示了较大拓殖率对物种入侵成功的贡献。在短短两年内外来种开始定殖, 几十年的时间内以指数增长的形式疯狂入侵, 致使原有物种灭绝, 严重破坏了当地生态系统。外来种入侵致使当地种灭绝的例子并不鲜见。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 多种当地的浅水鱼类已不复存在^[25]。我国在 20 世纪初引入意大利蜂之后, 导致本地中华蜜蜂的种群数

量迅速减少,到 20 世纪末黄河以北地区的中蜂种群数量几乎到了灭绝的边缘^[26]。可见,生物引进对生态系统的影响是非常大的,因此在引进时应认真评估其危害性。

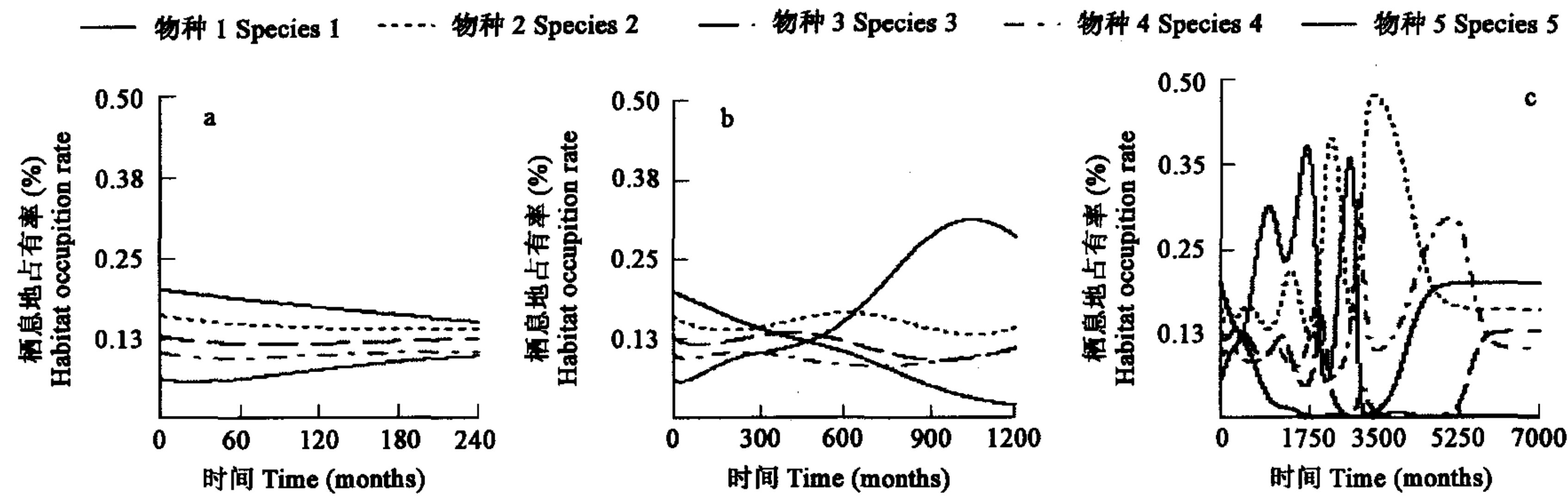


图 3 随机因素影响下的物种入侵曲线
Fig. 3 The evolution of species invasion under stochastic factors
 $c_5=0.15$,其他参数不变 Where $c_5=0.15$ with other parameters unchangeable

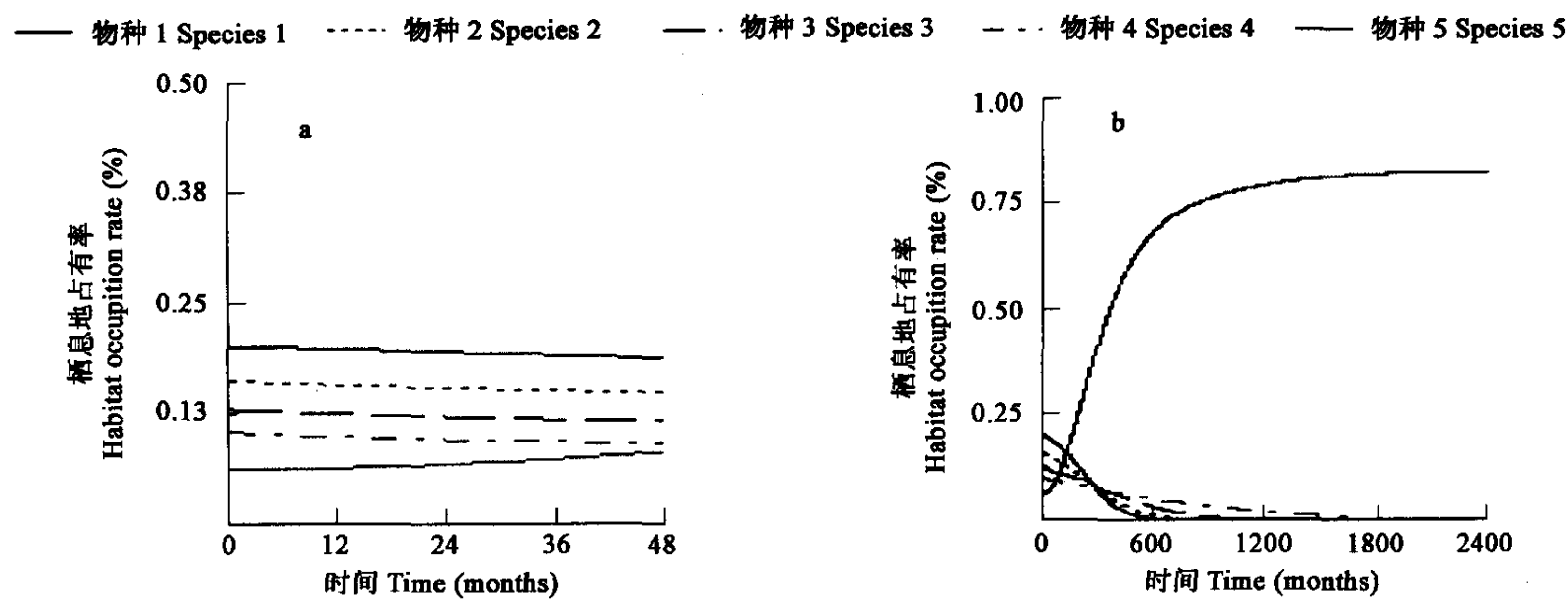


图 4 外来种成功入侵的时间演化曲线
Fig. 4 Success invasion of exotic species
 $c_5=0.17$,其他参数不变 $c_5=0.17$ with other parameters unchangeable

3 讨论

从上面的模拟可以清楚地看出,外来种要演变成入侵种要经历非常复杂的过程。模拟直观地再现了高增祥等人提出的外来种到入侵种的演变过程。外来种并不一定都会成为入侵种,一般要经历定居、拓殖和入侵等过程,而在每一过程中都只有一小部分能够进入到下一阶段,最后变成入侵种的只占外来种的非常小的一部分。本文的整个数值模拟直观的再现了这一原则。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^[27],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^[28]。在 Gammarra^[29]等对夏威夷群岛鸟类入侵历史的研究中发现,由于优先效应,竞争等原因许多入侵种续存时间都只有 10a 左右。另外,原产于欧洲的象鼻虫(*S. discoideus* Gyllenhal)的扩散入侵也是一个很好的例子。象鼻虫以紫花苜蓿为食,被引入新西兰后发展成为入侵种。夏初,象鼻虫出现在紫花苜蓿群丛中,之后迁移到灌木篱墙中夏眠,到了秋天又回到寄主植被紫花苜蓿中。而在新西兰南岛的平原上,紫花苜蓿围场零星分布,只覆盖了整个景观的 3%^[30]。因此,象鼻虫在迁移过程中由于缺少合适的栖息环境,迁移能力大大减退,难以建立与土著种相抗衡的种群密度,导致在新的环境中入侵失败。基于以上思想,通过限制外来种扩散入侵的措施已被广泛应用于入侵种的防治和管理等方面。例如,防治有害物种独脚金入侵^[31]就是一个很好的例子。独脚金(*Striga asiatica*),半寄生在谷物和高粱等农作物上,大约 30a 前被无意引入到美国东部的南、北卡罗莱纳州。尽管这种植被的种子很容易散布,但当局及时对各州较大的入侵斑块进行隔离检疫并集中力量铲除分布离散的小斑块,有效的限制了它的扩散,遏制了其对土著种及生态环境的破坏。此外,杆锈菌^[32]的寄生植被伏牛花的根除有效的阻止了病

菌的入侵。南非的入侵种 *Hakea sericea* 和 *H. gibbosa*, 北美的 *Euphorbia esula*^[33,34] 以及加拿大入侵种 *Centaurea diffusa*^[35] 的扩散都是通过破坏栖息环境阻碍外来种扩散的思想成功控制入侵的。可见,有效的控制外来种扩散不仅阻止了外来种的蔓延发展,而且减少了其对土著种的干扰。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种群也可能会消亡。Barlow & Kean^[36] 指出决定外来种入侵成功与否的一个重要因素还在于栖息地或资源的丰度。高质量的栖息地环境或丰富的资源会减少迁移(扩散)过程中造成的物种损失,保证外来种群高的拓殖(扩散)率。而难以找到适宜栖息环境的外来种不能够充分地补偿迁移(扩散)过程中造成的死亡损失,也就无法达到必需的局域种群密度形成与土著种竞争的實力。外来种蓝绿紫花苜蓿蚜虫 (*Acyrtosiphon kondoi Shinji*,) 于 1975 年在新西兰经过短暂的种群爆发之后逐渐减少。两个关键的管理措施发挥了重要作用。一是种植具有抵抗蚜虫能力的紫花苜蓿,一是减少紫花苜蓿的总面积。无疑,这两种措施都影响了蚜虫栖息地的丰度,从而减弱了其有效的扩散能力。丰富的紫花苜蓿种群促使蚜虫迅速扩散导致种群爆发,而一旦有效的栖息地环境不再适宜其扩散时,外来种种群数量就会逐渐减少让位于土著种的发展。

由外来种演变成入侵种并不是一件很容易的事情,它可能会经历一个相当长的过程。尽管有的物种,如美洲的非洲化蜜蜂,大湖地区的条形贝,从外来种到入侵种的时滞相当短甚至没有,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。美国舞毒蛾噬虫霉在引入后的 79a 间,舞毒蛾噬虫霉几乎销声匿迹,直至 1989 年才重新出现^[37]。还有巴西胡椒 (*Schinus terebinthifolius*) 的引入。许多年来人们栽种于院落作为观赏树种,并不见产生什么负面影响,只是在 20 世纪 40 年代末 50 年代初突然泛滥成灾^[38]。外来种入侵的复杂性和不确定性是很难确定的。

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;导致局部或区域性的生物多样性减少,研究物种入侵的机制和理论,预测外来种的演化及入侵方向和速度已经成为现在迫切需要解决的重要课题。本文提出的这一外来种干扰模型,主要目的在于为研究生态入侵的内在相互作用和演化过程提供一种思路。它可以在实验室条件下模拟有关参数的值,对指导实践起到一定的辅助决策作用。而且它还可以提供对入侵种的扩散速度的预测。只要提供合适的 c 值及 m 值,就可以模拟外来种的入侵方向,为引入外来种提供一定的理论依据。当然本模型也存在着很多不足之处。本文是在死亡率不变及无外界干扰的假设下得出物种入侵的不同阶段的,而现实的生态系统中干扰是时时存在的,并且不同的死亡率及不同的拓殖率将对应不同的入侵演化过程,对这些方面还要作进一步研究。此外,由于种群演化的长期性、复杂性和不可逆性,目前还没有实际资料可以对具体的个例进行模拟检验,这是本文的一大缺陷。但这个问题仍将长期存在。

References:

- [1] Judith S W and Peddrick W. Is the invasion of the common reed, *Phragmites australis*, in tidal marshes of the eastern US an ecological disaster? *Marine Pollution Bulletin*, 2003, **46**: 816~820.
- [2] Ding J Q, Wang R, Fan Z N, et al. Studies on the occurrence, damage and control of a bad aquatic weed, *Eichhornia crassipes*, in China. *Journal of Weed Science*, 1996, **9**(2): 49~52.
- [3] Huang J H, Han X G, Yang Q E, et al. Fundamentals of invasive species biology and ecology. *Biodiversity Science*, 2003, **11**(3): 240~247.
- [4] Xu Z H, Wang Y P. Disastrous mechanisms and control strategies of alien invasive plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, **23**(3): 124~127.
- [5] Lin Z S. The Influence of Habitat Destruction on the Ecological Effect of Metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3): 480~486.
- [6] Chen Z Y, Li B, Chen J K. Ecological consequences and management of *Spartina* spp. Invasions in coastal ecosystems. *Biodiversity Science*, 2004, **12**(2): 280~289.
- [7] Yu M J, Ding B Y, Yu J, et al. Basic characteristics of submerged plant communities invaded by *Cabomba caroliniana* and its habitat in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(2): 231~239.
- [8] Gao Z Y, Gi R, Xu L M, et al. Biological invasions: process, mechanism and prediction. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(3): 559~570.
- [9] Zhang L Y, Ye W H. Community invisibility and its influencing factors. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(1): 109~114.
- [10] Lin Z S. The Evolution Characters of the Best Competitor of Metapopulation. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(5): 780~786.
- [11] Colin R. Townsend. Invasion Biology and Ecological Impacts of Brown Trout, *Salmo trutta*, In: New Zealand. *Biological Conservation*, 1996, **78**: 13~22.
- [12] Lin Z S, Qi X Z. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? *Eco. Mod.*, 2005, **182**(2): 107~112.
- [13] Ladd E Johnson and Dianna K Padilla. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Biological Conservation*, 1996, **78**: 23~33.
- [14] Lonsdale W M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology*, 1999, **80**: 1522~1536.

- [15] Kolar C S and Lodge D M. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(4): 199~204.
- [16] Cui J G and Chen L S. The effects of Habitat Fragmentation and ecological invasion on population sizes. *Computers and Mathematics with Applications*, 1999, **38**: 1~11.
- [17] Townsend Peterson A. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 2003, **78**(4): 419~433.
- [18] Townsend C R. Exotic species management and the need for a theory of invasion ecology, *N. Z. J. Ecol.*, 1991, **15**: 1~3.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] Strong D R and Pemberton R W. Biological control of invading species——risk and reform. *Science*, 2000, **288**: 1969~1970.
- [22] Tilman D, May R M, Lehman C L, *et al.* Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, **371**: 65~66.
- [23] Tilman D, Clarence L Lehman and Yin C J. Habitat destruction, dispersal and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist*, 1997, **149**: 407~435.
- [24] Williamson M and Fitter A. The varying success of invaders. *Ecology*, 1996, **77**(6): 1661~1666.
- [25] Goldschmidt T. Darwin's dreampond, *Drama in Lake Victoria*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Massachusetts. USA, 1996.
- [26] Yang G H. *Apiscerana cerana*. Beijing: China Agricultural Press, 2001.
- [27] Mack R N. Understanding the processes of weed invasions: the influence of environmental stochasticity. In: Stirton C, eds. *Weeds in a changing world*, British Crop Protection Council. Cymposium Proceedings No. 64, Brighton, UK, 1995. 65~74.
- [28] Carlton J T and Geller J B. Ecological roulette: biological invasions and the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 1993, **261**: 78~82.
- [29] Javier G P Gamarra, Jose M Montoya, David Alonso, *et al.* Competition and introduction regime shape exotic bird communities in Hawaii. *Biological Invasions*, 2005, **7**: 297~307.
- [30] Barlow N D & Kean J M. Resource abundance and invasiveness: a simple model. *Biological Invasions*, 2004, **6**: 261~268.
- [31] Michael E, Moody & Richard N Mack. Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*, 1988, **25**: 1009~1021.
- [32] Freeman E M & Melander L W. Simultaneous surveys for stem rust: A method of locating sources of inoculum. *Phytopathology*, 1924, **14**: 359~362.
- [33] Fugler S R. Infestation of three Australian Hakea species in South Africa and their control. *South African Forestry Journal*, 1982, **120**: 63~68.
- [34] Watson A K. Integrated management of leafy spurge. In: By A. K. Watson ed. *Leafy Spurge* spp. Monograph 3. Weed Science Society of America, Champaign, 1985. 193~207.
- [35] Harris P & Cranston R. An economic evaluation of control methods for diffuse and spotted knapweed in western Canada. *Canadian Journal of Plant Science*, 1979, **59**: 375~382.
- [36] Barlow N D & Kean J M. Resource abundance and invasiveness: a simple model. *Biological Invasions*, 2004, **6**: 261~268.
- [37] Hajek A E, Humber R A and Elkinton J S. Mysterious origins of *Entomophaga maimaiga* in North America. *American Entomologist*, 1995, **41**: 31~42.
- [38] Ensenrunk M. Biological invaders sweep in. *Science*, 1999, **285**: 1834~1836.

参考文献:

- [2] 丁建清, 王韧, 范中南, 等. 恶性水生杂草——水葫芦在我国的发生危害及其防治. *杂草学报*, 1996, **9**(2): 49~52.
- [3] 黄建辉, 韩兴国, 杨亲二, 等. 外来种入侵的生物学与生态学基础的若干问题. *生物多样性*, 2003, **11**(3): 240~247.
- [4] 徐正浩, 王一平. 外来入侵植物成灾的机制及防除对策. *生态学杂志*, 2004, **23**(3): 124~127.
- [5] 林振山. 生境变化对集合种群系统生态效应的影响. *生态学报*, 2003, **23**(3): 480~486.
- [6] 陈中义, 李博, 陈家宽. 米草属植物入侵的生态后果及管理对策. *生物多样性*, 2004, **12**(2): 280~289.
- [7] 于明坚, 丁炳扬, 俞建, 等. 水盾草入侵群落及其生境特征研究. *植物生态学报*, 2004, **28**(2): 231~239.
- [8] 高增祥, 季荣, 徐卢梅, 等. 外来种入侵的过程、机理和预测. *生态学报*, 2003, **23**(3): 559~570.
- [9] 张林艳, 叶万辉. 群落可入侵性及其影响因素. *植物生态学报*, 2002, **26**(1): 109~114.
- [10] 林振山. 集合种群强物种种群的演化特性. *生态学报*, 2003, **23**(5): 780~786.
- [26] 杨冠煌. 中华蜜蜂. 北京: 中国农业出版社, 2001.