

可利用资源波动对外来种入侵的抵抗性

齐相贞^{1 2} 林振山^{1 2,*} 温 腾^{1 2}

(1. 江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210046 ; 2. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046)

摘要 生物入侵带来的生态和经济危害引起了人们的广泛关注。在入侵生态学研究方面,生物多样性与生物入侵之间的关系长久以来成为群落可入侵性探讨的焦点。Elton 经典假说认为,物种多样性越高对外来种入侵的抵抗能力越强,许多模型或野外试验都支持这一假说。但现在越来越多的试验对此提出了异议,各种假说纷纷出现。究竟生物多样性会不会影响外来种的入侵?假设两种不同的群落结构(功能群),设计 6 种外来种入侵土著群落的情景分析不同多样性及相同多样性下外来种的入侵状况。结果发现,在多样性相同的情况下,两种群落对外来种入侵的抵抗力不同。外来种成功入侵等比群落,却被倍数群落排斥在系统之外。进一步分析表明这主要是由于可利用资源的波动引起的,即 Davis 提出的“资源机遇假说”。在相同的物种多样性下,由于倍数群落的特殊结构,整个群落所占资源远远大于等比群落资源比率。因此,外来种在等比群落中更易找到合适的入侵机会。而在物种多样性不同的情况下,由于物种多样性与已占有资源的变化是成正比的,因此,混淆了多样性与剩余资源可利用性对外来种入侵的影响。

关键词 资源机遇;入侵;多样性抵抗

文章编号:1000-0933 (2007)09-3835-09 中图分类号:Q14 文献标识码:A

Resistance of available resource fluctuation to alien species invasion

QI Xiang-Zhen^{1 2}, LIN Zhen-Shan^{1 2,*}, WEN Teng^{1 2}

1 Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, Nanjing 210046, China

2 The College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (9) 3835 ~ 3843.

Abstract : Biological invasions have received considerable attention in recent years because of their increasing impacts on native ecosystems and economics. In invasion ecology, the relationship between biodiversity and exotic species invasion has long been hot spot of community invasibility. Elton's classic hypothesis, supported by theory, experiment, and anecdotal evidence, suggests that an important determinant of invasion success is resident biodiversity. It considers that high diversity enhances community competition and makes them more difficult to be invaded. However, the observational results of recent experiments and models have led to many more questions about this hypothesis so that a variety of hypotheses are thus brought forward. Then what is the relationship between diversity and biological invasions? In this paper, six scenes in two different communities are designed to test invasion mechanism under the two conditions of different biodiversity and the same biodiversity. The results show that the two communities respond differently to biological invasions in the scenes of the same diversity. The alien species could invade successfully the geometric community but is excluded out of the multiple

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40371108);江苏省研究生创新计划资助项目 (1612005011)

收稿日期 2006-03-10;修订日期 2007-07-19

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 Corresponding author. E-mail :linzhenshan@njnu.edu.cn

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40371108), Graduate Student Foundation of Jiangsu Province

Received date 2006-03-10 ; **Accepted date** 2007-07-19

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

community. That may be the result of available resources fluctuation , which consents to Resource Opportunity Hypothesis proposed by Davis. Under the conditions of the same biodiversity , due to the special structure of the multiple community , its resources' occupancy rate is far greater than that of the geometric community. Therefore , the geometric community is more likely to be invaded by non-native species. When the biodiversity is different , it is hard to tell whether the invasion of alien species is determined either by diversity or by remaining resources.

Key Words : Resource opportunity ; invasion ; biodiversity resistance

人们对生物入侵带来的生态及经济危害的关心引起了控制生物入侵研究的热潮。大量研究者探讨了入侵种的特征及什么样的群落更易受到外来种的入侵 ,其中关键的一点就是成功的入侵者必须克服本地群落的生物抵制 ,如生物多样性、捕食者或天敌等^[1]。而生物多样性对外来种入侵的影响是入侵生物学上的一个经典问题^[2]。

生物多样性是群落抵抗外来种入侵假说的一个重要特征^[3,4]。生物多样性低的群落 ,外来种有更多的机会获得空生态位和资源。岛屿比大陆易受到入侵 ,结构简单的群落比结构复杂的群落更易受到入侵^[5] ,温带生态系统比热带生态系统易受到入侵^[5]。然而外来种在多样性高的生态系统中也可以轻易地定居成功 ,这主要是由于生物多样性高的地方可利用资源丰富或者种间关系相对较弱使得外来种可以有机可乘^[6-8]。在小尺度的控制实验中 ,外来种的入侵与生物多样性成反比 ,在大尺度的观察中 ,二者之间成正比关系 ,与多样性抵抗假说相矛盾。这种差异表明尺度效应是影响外来种入侵的重要因素。在小尺度上 ,环境变量相对均匀 ,因此生物入侵的失败主要归因于生物多样性的变化。而相对大的尺度格局中包含了与生物多样性联系密切的环境因素 ,干扰、资源可利用性、繁殖体压力、物理压力、气候、竞争者、捕食者等都是与生物多样性共同变化且影响入侵性的共变因子^[4,9,10]。因此不同的空间格局上出现不同的入侵结果。

在生物多样性抵抗假说的模型和野外实验分析中 ,物种丰富度和资源可利用性之间存在着负相关的关系 ,这主要是由于 : (1) 在资源获取方面 ,多样化的群落比简单的群落有更多的获取方式 ; (2) 在资源限定的前提下 ,存在最高竞争能力物种的可能性随着群落物种多样性而增加^[11-13]。生态系统中可利用的资源越少 ,外来种入侵成功的机会越小。换句话说 ,外来种入侵的机会是与可利用资源正相关的^[14]。任何可以增加可利用的有限资源的因子的变化都将会增大入侵的几率。Davis 等^[14]认为恰恰是过分强调生物多样性而忽视了他因素对可入侵性的影响 ,推迟了有关可入侵性的理论发展。资源可利用性和繁殖压力共同决定了外来种的可入侵性^[15]。

既然可入侵性与可利用资源有关 ,Davis^[14]认为可以通过可入侵性随时间的变化或比较多种不同环境下可入侵性的差异来鉴定可入侵性。所以本文通过构建两种不同的等级群落结构 (功能群) 比较研究外来种入侵与群落易感性之间的关系并对其机制进行探讨。为了避免繁殖压力的影响 ,在本文中无论入侵何种群落结构 ,外来种都取相同的参数值 ,即初始引入多度为 0.03 ,死亡率 0.02/月 ,迁移率 0.1。

1 模型建立及实验设计

在以往的研究中 ,引用了 Tilman 的竞争共存模型探讨了外来种入侵的不确定性^[16]。本文继续沿用这一模型讨论外来种入侵成功与否的影响因素 ,到底是物种多样性越高对外来种的抵抗力越强还是其他因素的作用呢 ? 首先看 Tilman 物种共存模型 :

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

(1)

式中 p 代表物种对栖息地的占有率 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排序。方程 (1) 右边第一项表示物种的迁移对物种 i 增长的影响 ,第二项表示物种死亡对物种 i 增长的影响 ,最后一项表示物种间竞争对物种 i 增长的影响。因此该模型描述了物种在

迁移 (繁殖)、死亡和竞争三者的相互作用下维持生态系统的动态平衡。不同的群落结构对外来种的入侵产生不同的结果。根据 Tilman^[17]对群落结构的假设,选取其中的两种比较分析外来种的入侵动态:

假设 1

$$m_i = m \quad p_i = q (1 - q)^{i-1} \quad c_i = m_i / (1 - q)^{2i-1} \tag{2}$$

假设 2

$$m_i = m \quad p_i = iq \quad c_i = m_i / [(1 - qi (i - 1) / 2) (1 - qi (i + 1) / 2)] \tag{3}$$

其中 q 表示群落中最强物种对资源的占有率,其他参数含义保持不变。对比 Tilman 对森林群落的研究,两种假设中所有物种的死亡率都取相同的值 (m),而对资源占有率的取值则以不同的形式表现不同的群落结构。为数学上的方便,一种以等比级数分配资源 (假设 1),一种以等差级数形式分配 (假设 2)。根据微分方程稳定性分析原理,不同的资源取值方式对应不同的迁移 (繁殖)率,即 c 的不同表达。在假设 1 中,物种对资源的占有率随竞争力变小而变小,而迁移 (繁殖)率则直线增加。假设 2 中,物种对资源的占有率成等差级数形式增加,迁移率在刚开始时几乎变化不大,而较弱物种的迁移能力却异常增加 (图 1)。为方便起见,根据 q 的取值方式,称假设 1 为等比群落结构,假设 2 为倍数群落结构,也就是说无论 q 取任何值,两种假设的结构保持不变。

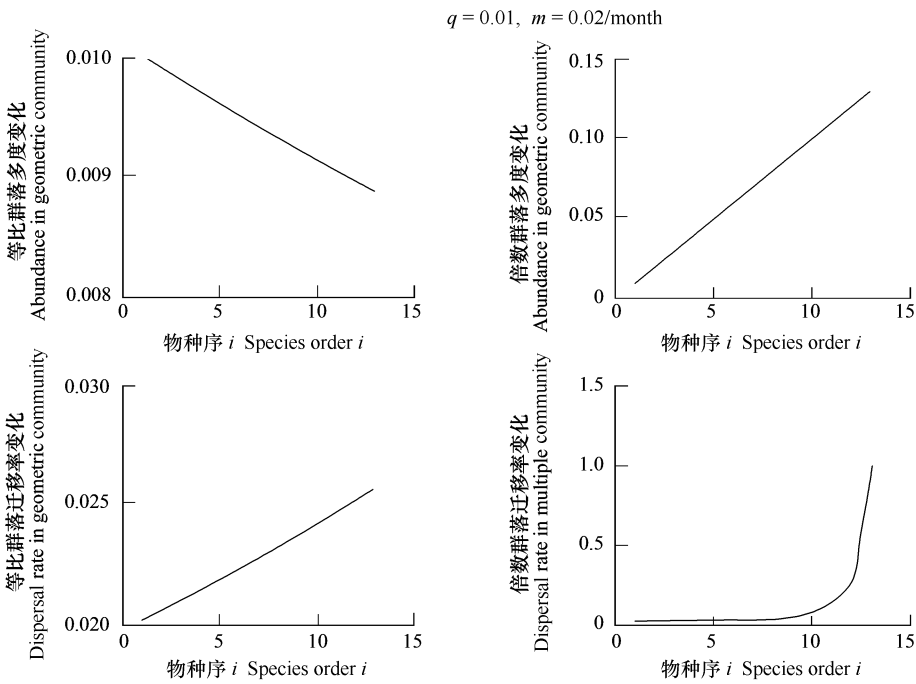


图1 两种不同群落结构的物种多度和迁移率变化的比较

Fig. 1 Comparisons of species abundance and dispersal rate in two community structures, where

生物入侵已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取决于这种“扰动”是否被系统迅速放大^[16]。下面就这两种不同的群落结构分别设计2种情况,6种情景研究不同生物多样性及相同生物多样性对外来种入侵的抵抗力。本文用香农多样性指数计算不同群落结构的多样性,即:

$$SHDI = - \sum_{i=1}^n [P_i \ln P_i]$$

(4)

其中 n 表示物种总数, P 表示种群多度。多样性指数取决于物种丰富度和物种数目,因此只要确定了 q 和 i 的值,系统的多样性就确定了。等级结构的群落系统特征决定了外来种入侵的成功与失败之间存在一个临界值,多样性低于此临界值,外来种入侵失败,反之,成功入侵。为了研究多样性抵抗假说,本文随机的选取多样性位于临界值两侧的值。

1.1 相同群落结构不同物种多样性对外来种入侵的影响

1.1.1 等比群落结构中不同物种多样性对外来种入侵的影响

本文取等比群落中香农指数为 0.841 (方程 a)和 1.624 (方程 b)两种不同的物种多样性来对比研究,其生物入侵方程式分别表示为:

方程 a

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1p_1(1 - p_1 - p_5) - mp_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2p_2(1 - p_1 - p_2 - p_5) - mp_2 - c_1p_1p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3p_3(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_5) - mp_3 - c_1p_1p_3 - c_2p_2p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4p_4(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - mp_4 - c_1p_1p_4 - c_2p_2p_4 - c_3p_3p_4 \\ \frac{dp_5}{dt} = c_5p_5(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - mp_5 - c_1p_1p_5 - c_2p_2p_5 - c_3p_3p_5 - c_4p_4p_5 \end{cases}$$

方程 b

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1p_1(1 - p_1 - p_{10}) - mp_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2p_2(1 - p_1 - p_2 - p_{10}) - mp_2 - c_1p_1p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3p_3(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_{10}) - mp_3 - c_1p_1p_3 - c_2p_2p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4p_4(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_{10}) - mp_4 - c_1p_1p_4 - c_2p_2p_4 - c_3p_3p_4 \\ \frac{dp_5}{dt} = c_5p_5(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_{10}) - mp_5 - c_1p_1p_5 - c_2p_2p_5 - c_3p_3p_5 - c_4p_4p_5 \\ \frac{dp_6}{dt} = c_6p_6(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_{10}) - mp_6 - c_1p_1p_6 - c_2p_2p_6 - c_3p_3p_6 - c_4p_4p_6 - c_5p_5p_6 \\ \frac{dp_7}{dt} = c_7p_7(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7 - p_{10}) - mp_7 - c_1p_1p_7 - c_2p_2p_7 - c_3p_3p_7 - c_4p_4p_7 - c_5p_5p_7 - c_6p_6p_7 \\ \frac{dp_8}{dt} = c_8p_8(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7 - p_8 - p_{10}) - mp_8 - c_1p_1p_8 - c_2p_2p_8 - c_3p_3p_8 - c_4p_4p_8 - c_5p_5p_8 - c_6p_6p_8 - c_7p_7p_8 \\ \frac{dp_9}{dt} = c_9p_9(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7 - p_8 - p_9 - p_{10}) - mp_9 - c_1p_1p_9 - c_2p_2p_9 - c_3p_3p_9 - c_4p_4p_9 - c_5p_5p_9 - c_6p_6p_9 - c_7p_7p_9 - c_8p_8p_9 \\ \frac{dp_{10}}{dt} = c_{10}p_{10}(1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7 - p_8 - p_9 - p_{10}) - mp_{10} - c_1p_1p_{10} - c_2p_2p_{10} - c_3p_3p_{10} - c_4p_4p_{10} - c_5p_5p_{10} - c_6p_6p_{10} - c_7p_7p_{10} - c_8p_8p_{10} - c_9p_9p_{10} \end{cases}$$

其中,方程 a 中外来种 p_5 入侵 4 个种群组成的群落,方程 b 中外来种 p_{10} 入侵 9 个种群组成的群落。参数取值分别为:本地种的死亡率(m)为 0.02/月,最强物种的生境占有率(q)为 0.1,外来种 p_5 (方程 a)和 p_{10} (方程 b)的死亡率(m)为 0.03/月,迁移率(c)为 0.1,初始多度为 0.05。

1.1.2 倍数群落结构中不同物种多样性对外来种入侵的影响

取等比群落中香农指数为 0.491 (方程 c)和 1.338 (方程 d)两种不同的物种多样性来对比研究 ,其生物入侵方程式分别表示为 :

方程 c

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1p_1 (1 - p_1 - p_4) - mp_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2p_2 (1 - p_1 - p_2 - p_4) - mp_2 - c_1p_1p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3p_3 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4) - mp_3 - c_1p_1p_3 - c_2p_2p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4p_4 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4) - mp_4 - c_1p_1 - c_2p_2p_4 - c_3p_3p_4 \end{cases}$$

方程 d

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1p_1 (1 - p_1 - p_7) - mp_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2p_2 (1 - p_1 - p_2 - p_7) - mp_2 - c_1p_1p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3p_3 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_7) - mp_3 - c_1p_1p_3 - c_2p_2p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4p_4 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_7) - mp_4 - c_1p_1p_4 - c_2p_2p_4 - c_3p_3p_4 \\ \frac{dp_5}{dt} = c_5p_5 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_7) - mp_5 - c_1p_1p_5 - c_2p_2p_5 - c_3p_3p_5 - c_4p_4p_5 \\ \frac{dp_6}{dt} = c_6p_6 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7) - mp_6 - c_1p_1p_6 - c_2p_2p_6 - c_3p_3p_6 - c_4p_4p_6 - c_5p_5p_6 \\ \frac{dp_7}{dt} = c_7p_7 (1 - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5 - p_6 - p_7) - mp_7 - c_1p_1p_7 - c_2p_2p_7 - c_3p_3p_7 - c_4p_4p_7 - c_5p_5p_7 - c_6p_6p_7 \end{cases}$$

其中 ,方程 c 中外来种 p_4 入侵 3 个种群组成的群落 ,方程 d 中外来种 p_7 入侵 6 个种群组成的群落。其中的参数取值分别为 :本地种的死亡率 (m)为 0.02/月 ,最强物种的生境占有率 (q)为 0.03 ,外来种 p_4 (方程 c)和 p_7 (方程 d)的死亡率 (m)为 0.03/月 ,迁移率 (c)为 0.1 ,初始多度为 0.02。

1.2 不同群落结构下相同物种多样性对外来种入侵的影响

根据香农指数计算公式 ,本文选取两群落相同的多样性指数 ,由于群落结构的差异 ,3 个种群组成的倍数群落的多样性指数等价于 4 个种群组成的等比群落的多样性指数。类似的 ,他们的外来种入侵的方程组分别为 :

方程 e 外来种入侵等比群落

同方程 a。

方程 f 外来种入侵倍数群落

同方程 c ,但其中最强土著种的生境占有率 (q)为 0.1。

2 结果分析

以上的实验设计比较了不同多样性和相同多样性两种情况下外来种的入侵动态。在等比群落中 (图 2) , 同一个外来种入侵 4 种群 (方程 a)和 9 种群 (方程 b)的等级群落得到不同的入侵结果。在图 2a 中 ,外来种的多度迅速增加 ,当地种群则在 30a 左右的时间内临界灭绝。与此相反的是 ,当群落上升为比较高的多样性的情况下 ,同一外来种却得到不同的命运 ,在不到 20a 的时间里消失 (图 2b)。同样的 ,外来种入侵不同生物多

样性的倍数群落时也出现相似的结果(图3)。

图2和图3的结果似乎证明了生物多样性抵抗假说,然而,有意思的是,在外来种入侵相同生物多样性的群落时出现相矛盾的入侵结果。大量的文献资料无论通过多样性与入侵关系的空间分析还是通过实验研究都曾得出多样性与入侵之间不同的相关关系,或呈正相关,没有相关关系或是负相关关系。然而,在研究中很少消除资源、干扰等环境因子对多样性的影响,忽视了他们对外来种入侵的影响。在图4中,两种群落结构的资源可利用性是不同的,在方程e中(等比群落)剩余可利用资源为 $1 - 0.1 - 0.1 \times 0.9 - 0.1 \times 0.9^2 - 0.1 \times 0.9^3 = 0.656$,而倍数群落中(方程f)为 $1 - 0.1 - 0.1 \times 2 - 0.1 \times 3 = 0.4 < 0.656$ 。很明显,外来种在等比结构的群落中有更多的入侵可能性。同样的道理,在方程a和b以及方程c和d的对比中,我们只关注了多样性的作用而忽视了可利用资源对外来种的影响。在图中我们还发现两个不同的结果,即方程c和方程f的入侵结果。他们的剩余可利用资源分别为 $1 - 0.03 - 0.03 \times 2 - 0.03 \times 3 = 0.82$, $1 - 0.1 - 0.1 \times 2 - 0.1 \times 3 = 0.4$ 。说明资源波动影响了外来种的入侵动态。

3 讨论

图2a,b和图3c,d分别显示了同一群落结构(功能群)下,生物多样性越高,对外来种入侵的抵抗性越强。这是不是表示本研究的结果就支持Elton假说呢?在图4e,f中,发现在生物多样性相同的情况下,不同的群落结构会出现不同的入侵结果。入侵等比群落的外来种能够成功定居,而在倍数群落中本地种却抵制了外来种的入侵。在排除了多样性的影响后出现这样的结果显然还与其他因素有关。通过进一步分析发现,在多样性相同的情况下,等比群落和倍数群落中资源分配情况是不一样的。在等比群落中本地所有种群所占有的资源为34.4%,而倍数占60%,远远大于等比群落的资源占有率。因此,在可利用的有限剩余资源条件下,外来种相对来说很难在倍数结构的群落中找到合适的发展机会,因此被阻挡在系统之外。同样的道理,在多样性不同的群落比较中,种群少,占有的资源就少,外来种可利用剩余资源的机会就多,因此入侵成功的机会就多一些,这看似是由于多样性的差异引起的,而实际上却在于多样性的变化与可利用资源成正比而与剩余的可利用资源成反比,即种群数越多,多样性越高,资源占有率越大,混淆了多样性的共变因子资源占有率与多样性对外来种的影响。这恰好与Davis等^[4]提出的“资源机遇假说”相似,但也有不同之处。Davis等认为,生物入侵的过程依赖于资源量,欲达到入侵的成功,还需要有足够的入侵种的个体。而在本研究中并不是这样的,增加外来种的多度并不改变入侵成功与否的事实,只是使本地种的多度产生周期性的振荡而最终将会重新达到平衡态。

在支持Elton经典假说的模型中,他们认为“如果外来种达到平衡态则说明外来种入侵成功”,也就是说如果外来种未达到平衡态则外来种入侵将不成功。这显然是片面的。在以前的研究中曾出现外来种先入侵成功后又灭绝的现象^[16],与Case^[18,19]的模拟结果一致。Law & Morton^[20]模拟发现,来自多样性丰富的物种库组成的群落对入侵具有更强的抵制性而外来种则更容易入侵来自多样性贫乏的物种库组成的群落,这与本文的模拟结果是不同的。在相同的资源条件下,倍数结构的群落所能容纳的种群数明显低于等比群落所能承载的数量(如果按90%的资源占有率,倍数群落仅能承载3个种群,而等比群落能承受21个种群)。但入侵的结果却是等比群落更容易受到入侵。其原因可能是由于Elton假说中所选用的是具有相似的外来种和本地种的相互作用关系,而本文利用的是等级竞争的相互作用,外来种在群落中的竞争力最小。

在20世纪60、70年代,Elton假说假设自然群落的生态位空间是有限的,并且各群落已被物种竞争分隔成不同的小块,因此多样性高的群落能够抵制外来种入侵。在本文的模型中,两种假设的群落结构同Elton的假设是一致的,但结果却出现了差别。Levine & D'Antonio^[4]指出,Elton假说只对群落稳定性感兴趣,强调了有特别大的影响力的入侵种,他混淆了外来种在脆弱群落里的定居能力与群落物种对入侵影响的敏感性之间的差异,而我们在研究中选用的则是影响力较小的外来种。而Hewitt & Huxel^[21]应用排列算子方法发现,入侵抵制仅在外来种影响力较小的情况下发生,Elton的假设仅适合于岛屿或类似岛屿的系统中。本文所假设的外来种在群落中竞争力很小,但同样也可以入侵,这在其他的野外研究中也发现^[22],他取决于当地群

接彩图 2 3 4

落的资源状况——即补充限制性,剩余资源越丰富,外来种的占有机会越多。Asner & Beatly^[23]在研究入侵夏威夷灌丛林地的多年生外来杂草 *Melinis minutiflora* 时发现,外来种入侵成功与高的可利用氮元素相关。同时在以前的研究中,做了纵向比较,发现外来种入侵成功与否也取决于它的迁移能力^[16]。物种迁移在外来种入侵过程中扮演着很重要的角色^[23],灵活的迁移能力使外来种有更多的机会占有剩余资源空间,而与群落的多样性无关。

外来种的可入侵性有多种假说,如生物多样性抵抗假说,资源机遇假说,空生态位假说,天敌逃避假说,干扰假说,生态位机遇假说等。本文只讨论了物种多样性与资源机遇假说,而实际上外来种的入侵还可能与多种因素的组合有关。Blumenthal^[24]认为可利用资源和天敌的相互关系对外来种入侵有很大的影响。在资源可获得性高的群落中获益大的外来种更易受到天敌的侵扰,相反,获益小的外来种则发展了抵抗天敌的生理特性。而一旦入侵地无天敌,获益高的将疯狂生长,而获益低的不会对入侵地的生态系统造成影响。外来种入侵不仅与本地生态系统的群落结构和组成有关,还与生态过程如营养循环,火干扰和水文学等有关。因此在生物入侵的研究中应对群落结构和对生态系统过程的影响联系起来,将可入侵性控制方法和对影响的控制方法联系起来^[25]。

本文所研究的资源可利用性和外来种的入侵问题只是隐含的空间形态。Barlow & Kean^[26]用一个简单的模型分析了局域和全局尺度上资源多度与外来种可入侵性之间的关系。他们认为在局域尺度上,局域的承载力将依赖于有利的资源或栖息地多度。在全球尺度上,可利用资源通过影响外来种迁移过程中的死亡率影响入侵和扩散。他们还通过模型得出在寄主植被中象鼻虫的危害程度很可能与作物群落的区域密度有关。因此栖息地(资源)可利用性影响局域种群密度。近些年来,有关栖息地破碎化和斑块临界大小的理论探讨越来越多^[27-28],这涉及了资源可利用性的空间问题,作者将在以后的工作中研究。探讨对外来种的抵抗问题对生物保护及联系经典的生态理论都有很重要的意义,理解了生物抵抗性的机制可以用来预测哪些群落对入侵更敏感或入侵在什么地方更容易发生^[4]。同样,恢复生态学家需要通过对生物入侵的机制的了解设计出对入侵抵抗性最佳的群落^[22-29]。

References :

- [1] Levine J M , Adler P B , Yelenik S G . A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* ,2004 ,7 :975 — 989.
- [2] Levine J M , Kennedy T , Naeem S . Neighborhood scale effects of species diversity on biological invasions and their relationship to community patterns. In :Loreau L , Naeem S Inchausti P . ed. *Biodiversity and Ecosystem functioning*. Oxford : Oxford University Press ,2002.
- [3] Elton C . *The ecology of invasion by plant and animal*. London : Methuen ,1958.
- [4] Levine J M ,D 'Antonio C M . Elton revisited : a review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos* ,1999 ,87 :15 — 26.
- [5] Holdgate M W . Summary and conclusions : characteristics and consequence of biological invasions. *Philosoph. Transac Royal Soc. London B.* ,1986 ,314 :733 — 742.
- [6] Huston M A . *Biological diversity*. Cambridge :Cambridge University Press ,1994.
- [7] McCann K A ,Hastings G ,Huxel R . Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* ,1998 ,395 (6704) :794 — 798.
- [8] Byers B E ,Neebunburg E G . Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* ,2003 ,84 (6) :1428 — 1433.
- [9] Levine J M . Species diversity and biological invasions : relating local process to community pattern. *Science* ,2000 ,288 (5476) :852 — 854.
- [10] Naeem S , Knops J M , Tilman D , *et al.* Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying factors. *Oikos* 2000 ,91 :97 — 108.
- [11] Huang H J , Ye W H . Exotic invasion and species diversity. *Chinese Journal of Ecology* ,2004 ,23 (2) :121 — 126.
- [12] Turnbull L A , Baudois S R O , Eichenberger-Glinz S , *et al.* Experimental invasion by legumes reveals non-random assembly rules in grassland communities. *Journal of Ecology* ,2005 ,93 :1062 — 1070.
- [13] Tilman D . Niche tradeoffs , neutrality , and community structure : a stochastic theory of resource competition , invasion , and community assembly. *PNAS* ,2004 ,101 (30) :10854 — 10861.
- [14] Davis M A , Grime J P ,Thompson K . Fluctuating resources in plant communities : a general theory of invisibility. *Journal of Ecology* ,2000 ,88 :528 — 534.

[15] Lonsdale W M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* ,1999 80 :1522 — 1536.

[16] Qi X Z ,Lin Z S. Dynamical simulation on the uncertainty of exotic invasion. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 25 (9) :2434 — 2439.

[17] Tilman D ,Clarence L L ,Yin C J. Habitat destruction ,dispersal and deterministic extinction in competitive communities. *The American Naturalist* ,1997 ,149 :407 — 435.

[18] Case T J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* ,1990 ,87 :9610 — 9614.

[19] Case T J. Invasion resistance ,species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biol. J. Linn. Soc.* ,1991 ,42 :239 — 266.

[20] Law R ,Morton R D. Permanence and assembly of ecological communities. *Ecology* ,1996 ,77 :762 — 775.

[21] Hewitt C L ,Huxel G R. Invasion success and community resistance in single and multiple species invasion models : do the models support the conclusions ?*Biological Invasions* ,2002 ,4 :263 — 271.

[22] Seabloom E W ,Harpole W S ,Reichman O J ,*et al.* Invasion ,competitive dominance ,and resource use by exotic and native California grassland species. *Pans* 2003 ,100 (23) :13384 — 13389.

[23] Aaner G P ,Beatty S W. Effects of an African grass on Hawaiian shrubland nitrogen biogeochemistry. *Pl. Soil* ,1996 ,186 :205 — 211.

[24] Blumenthal D. Interrelated causes of plant invasion. *Science* ,2005 ,310 :243 — 244.

[25] Levine J M ,M ontserrat V ,D 'Antonio C M ,*et al.* Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Lond. B.* ,2003 ,270 :775 — 781.

[26] Barlow N D ,Kean J M. Resource abundance and invasiveness : a simple model. *Biological Invasions* ,2004 ,6 :261 — 268.

[27] Bascompte J ,Possingham H ,Roughgarden J. Patchy populations in stochastic environments : critical number of patches for persistence. *The American Naturalist* ,2002 ,159 :128 — 137.

[28] Flather C H ,Bevers M. Patchy reaction-diffusion and population abundance : the relative importance of habitat amount and arrangement. *The American Naturalist* ,2002 ,159 :40 — 56.

[29] Corbin J D ,D 'Antonio C M. Can carbon addition increase competitiveness of native grasses ? A case study from California. *Restoratoin Ecol.* ,2004 ,12 :36 — 43.

参考文献：

[16] 齐相贞 林振山. 外来种入侵的不确定性动态模拟. *生态学报* 2005 25 (9) :2434 ~ 2439.

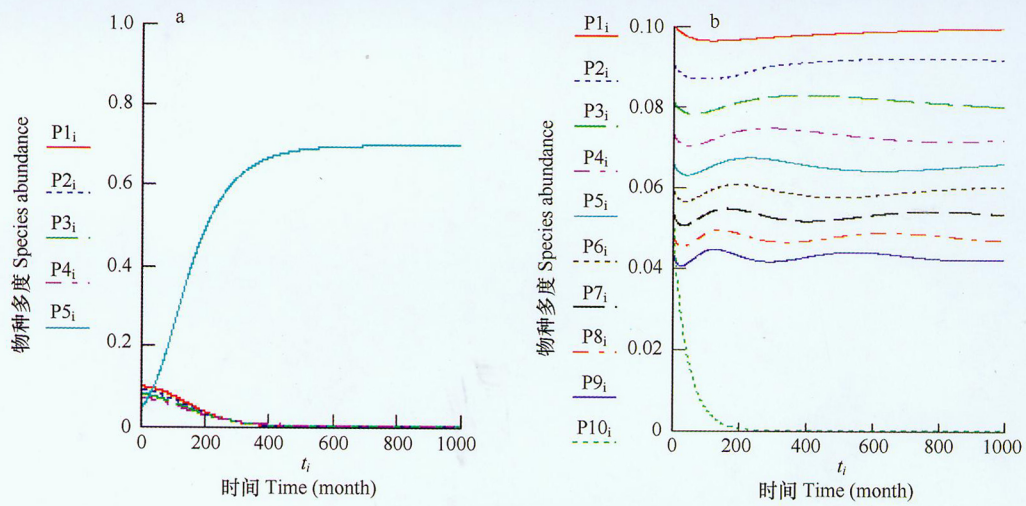


图2 等比群落中不同的生物多样性对外来种的影响

Fig. 2 Impact of distinctive biodiversity on alien species invasion in geometric community

a: 4种群等比群落(SHDI=0.841) 4-population geometric community (SHDI=0.841); b: 9种群等比群落(SHDI=1.624) 9-population geometric community(SHDI=1.624)

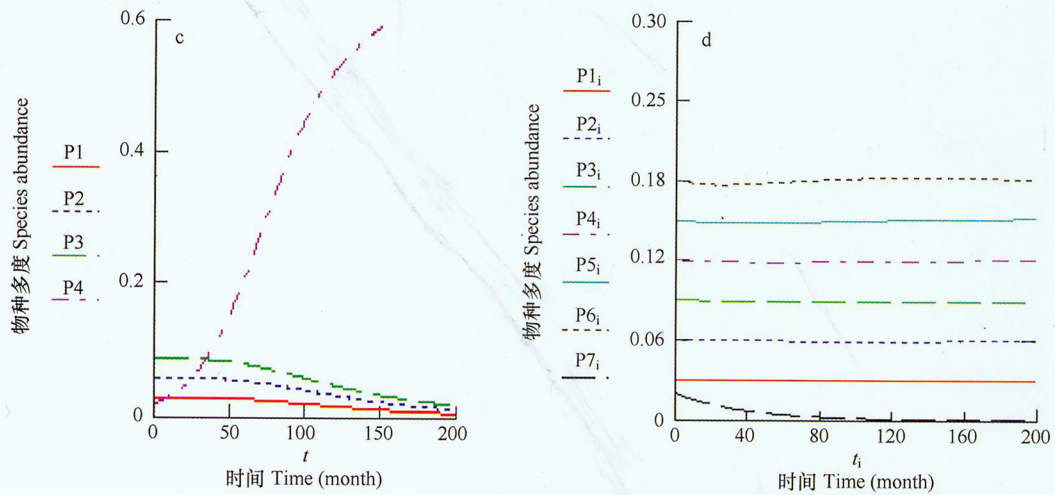


图3 倍数群落中不同的物种多样性对外来种的影响

Fig. 3 Impact of distinctive biodiversity on alien species invasion in multiple community

c: 3种群倍数群落 (SHDI=0.491) 3-population multiple community(SHDI=0.491); d: 6种群倍数群落(SHDI=1.338) 6-population multiple community(SHDI=1.338)

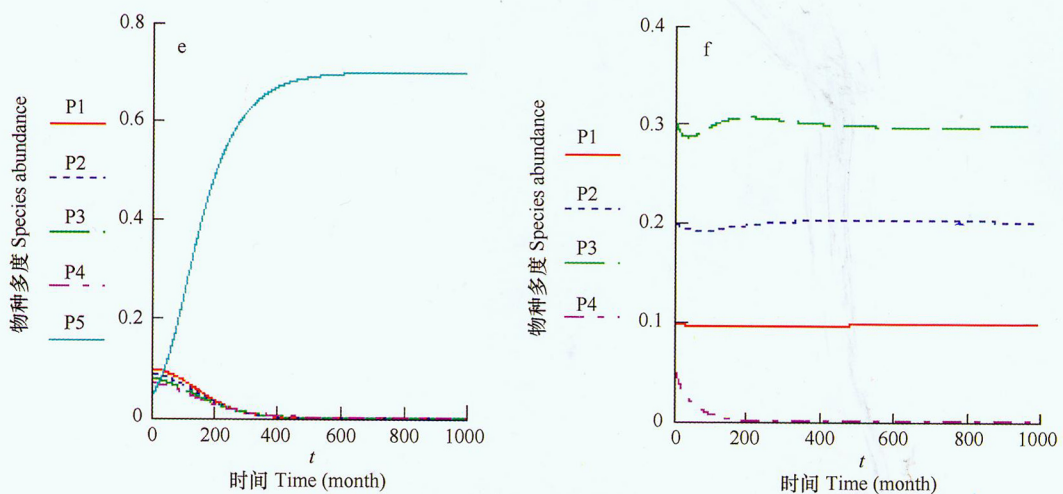


图4 外来种入侵对不同群落结构相同生物多样性的响应

Fig. 4 Responses of exotic species invasions to the same biodiversity in various communities.

e: 等比群落 Geometric community; f: 倍数群落 Multiple community.