

不同栖息地状态下外来种入侵及 对本地种生存影响的模拟

陈玲玲^{1,2}, 林振山^{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:外来种入侵引起的生态及经济问题日益严重, 人类活动导致大规模栖息地持续变化的背景下, 外来种的入侵过程及本地物种多样性的演化更为复杂。在 Tilman 多物种共存模型基础上, 建立了栖息地持续变化条件下的外来种入侵干扰模式, 分别模拟了栖息地不变、持续毁坏及持续恢复条件下的外来种入侵及对本地物种多样性的生态影响。模拟结果表明: (1) 拓殖率小 (入侵性弱) 的外来种不能成功定殖, 栖息地的持续变化对其没有任何影响。 (2) 拓殖率增大的外来种入侵过程复杂, 栖息地持续毁坏导致其灭绝时间相比于栖息地不变时明显推迟, 栖息地持续恢复使其灭绝提前; 一定时间内持续增加栖息地可以减小此类外来种入侵危害。 (3) 拓殖率足够大的外来种能够成功定殖, 快速定殖-扩散的入侵过程不会因栖息地毁坏而迅速改变, 其响应应具有时间滞后性; 栖息地持续恢复也有利于其迅速蔓延, 占有率呈线性疯狂增长。 (4) 在具有外来种入侵的本地生态系统中, 栖息地持续改变 (增加或减少) 对本地物种多样性的发展均不利。

关键词: 栖息地持续毁坏; 持续恢复; 外来种入侵; 本地种; 模拟

文章编号: 1000-0933(2008)04-1366-10 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Dynamical simulation of alien invasion under sustained habitat change and its impact on native species

CHEN Ling-Ling^{1,2}, LIN Zhen-Shan^{1,2,*}

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

2 College of Geographic Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1366 ~ 1375.

Abstract: The global alien invasive species have induced increasingly severe economic and ecological problems. And the human-caused sustained habitat destruction and restoration bring on the even more complicated alien invasion process and species diversity persistence. Both invasive species and sustained habitat change are introduced into Tilman's multispecies coexistence model and a disturbance model of biological invasion under sustained habitat change is also proposed in this paper. Then, the alien invasion and its impact on native species under three circumstances, i. e., no habitat changes, sustained habitat degradation and sustained habitat restoration, are respectively simulated numerically. The results show that: (1) Alien species with weak colonization could not adapt itself to new habitat and is excluded from indigenous community, and sustained habitat changes have no impact on the invasive dynamics. (2) The dynamics of alien species

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40371108); 国家十五“211”工程重大项目资助

收稿日期: 2007-05-31; **修订日期:** 2008-02-27

作者简介: 陈玲玲 (1982 ~), 女, 江苏淮安人, 博士生, 主要从事生态-资源研究. E-mail: cllha@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) and National “211” Key Project of China

Received date: 2007-05-31; **Accepted date:** 2008-02-27

Biography: CHEN Ling-Ling, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology and resource. E-mail: cllha@163.com

with greater colonization is rather perplexing, as sustained habitat degradation make it survive longer than that with no habitat change, while sustained habitat restoration make it much shorter. Consequently, alien species of this kind could be cleared up through sustained habitat restoration during certain period of time. (3) When the colonization is strong enough, alien species would succeed in colonizing new habitat and develops new population just within several years. Its rapid invasive and dispersal colonization process will not be changed by habitat destruction, as its response to habitat degradation has a time delay. Habitat restoration is also helpful to alien species, whose occupancy displays linear increase. (4) In the native ecosystem with alien invasion, sustained change of habitat state is considerably disadvantages to the native species diversity persistence.

Key Words: sustained habitat destruction; sustained restoration; alien invasion; native species; dynamical simulation

物种生存范围的扩张与缩小是内在的生态过程,但主要因人类活动导致的外来种的扩张速度越来越快^[1~3]。外来物种入侵已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广受关注^[4]。原产中美洲的紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)大约在20世纪40~50年代传入我国,现已广泛分布西南各省,严重威胁着该地区的生物多样性,引起物种丧失加快,遗传资源严重流失,使该地区的生态环境恶化现象明显^[5,6]。意大利蜂(*Apis mellifera ligustica*)在20世纪初引入我国后,导致本地中华蜜蜂的种群数量急剧减少,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^[7]。20世纪50年代,捕食性的尼罗河河鲈(*Latesniloticus*)引入东非的维多利亚湖之后,导致当地的脊椎动物发生最大的现代灭绝,短短几十年中,200多种当地的浅水鱼类已不复存在^[8]。世界各地的许多生态系统皆因外来种入侵受到严重的生态损失^[9,10],由于成功的入侵种对生态系统的负面影响,很可能显著加速地球上物种灭绝的速度,其规模相当于史前的物种大灭绝事件^[11,12]。

国内外学者针对生物入侵已开展了大量的研究,对生物入侵的发生分布、危害、及入侵种的扩散机制、防治方法等^[13~23]做了定性描述与定量研究。分析来看,多数研究者主要从物种的可入侵性及生境的可入侵性两方面^[24]考虑外来种入侵的生物及生态学机制,或直接针对某些具体外来种^[25~29]开展研究。但是由于影响可入侵性的因素的复杂性、现实数据的短缺及外来种从入侵到爆发的时间滞后性^[30]等因素,传统研究方法很难预测入侵种群的情况以及本地物种可能受到的潜在危害,因此利用建立动力学模型的方法,对外来种引入进行模拟,从而揭示外来种入侵的动力学机制,预测外来种可能存在的潜在危害等显得尤为重要。Cui&Chen^[31]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^[32]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;齐相贞^[33]认为生物入侵的内在实质是与入侵物种的繁殖率(或扩散率)、死亡率及竞争力分不开的,并由此建立了外来种入侵的不确定性干扰模型。然而,物种多样性的退化不仅仅受到外来入侵种的影响,引起物种灭绝的首要原因是生境退化^[34~37]。由于不断加剧的人类活动,无论是外来种的入侵栖息地,还是本地种赖以生存的原始栖息地环境都在不断地发生变化。人类活动导致的栖息地持续破坏与持续恢复的状态下,外来种入侵以及本地物种多样性的演化过程更为复杂,但目前很少有关于具有外来种入侵的生态系统演化对栖息地状态变化的响应研究,也没有明确的阐明外来种入侵的机制。Townsend^[38]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。因此,在前人研究基础上,试图通过建立动力学模型对栖息地持续毁坏及持续恢复的不同状态下,外来种入侵以及本地物种多样性的演化动态进行模拟,进而揭示栖息地变化过程中外来种入侵的动力学机制。这也是目前国际生物/生态学界研究的前沿与热点问题。

1 模型的提出

Tilman 等^[39,40]在 Nee 和 May^[41]早期研究工作的基础上,提出了多物种竞争共存模式。本文为初期研究方便,选取4个物种种群构成的生态系统为例,其竞争共存模式为:

$$\frac{dp_i}{dt} = c_i p_i (1 - \sum_{j=1}^i p_j) - m_i p_i - \sum_{j=1}^{i-1} p_i m_j p_j, i = 1, \dots, 4 \quad (1)$$

该模式假设栖息地上的不同物种可以严格地通过竞争能力来排序,群落里物种的共存是种间的竞争能力、迁移繁殖能力以及自然死亡率之间的动态平衡,这种平衡要求竞争力弱的物种具有较强的迁移能力。其中 i 为某物种依照竞争能力在群落中的排序; p_i 为物种 i 对栖息地的占有比率; c_i 为物种 i 的迁移繁殖率; m_i 为物种 i 的平均死亡率。须注意的是该模式假设强物种可以侵占弱物种的栖息地,而弱物种不能入侵强物种所占的栖息地。

为方便起见,采用 Tilman 等^[39]对物种共存的假设:

$$m_i = m; p_i^0 = 1(1 - q)^{i-1}; c_i = m/(1 - q)^{2i-1} \quad (2)$$

式中,各物种具有相等的死亡率 m , q 代表竞争力最强物种的栖息地占有率(不同的 q 代表不同的群落),其他物种的栖息地占有率按照竞争能力以几何级数形式递减。生态系统是由生物物种及其生存环境构成的动态复合体,并且物种之间形成了复杂的相互作用的关系,使得这个生态系统成为稳定的、能够自我维持的体系。本研究的生态系统中,假设物种死亡率 $m = 0.02/\text{月}$,最强物种占有率 $q = 0.2$,在无外界干扰的情况下所有物种种群稳定共存发展,所占据的栖息地比率不变。

原始生态系统在外界各种因素干扰下不断发生动态变化,能否继续稳定发展关键在于干扰是否有足够的能力打破原始系统的动态平衡,最重要的即为外来种入侵以及不合理的人类活动对栖息地持续不断地改变所造成的干扰。外来种引入后将对水分、营养物质、光照的竞争等作用,从而减小土著种的有效扩散(空间),进而对当地种的演化发展产生影响;生境持续不断地改变直接导致物种赖以生存的栖息地环境持续减少或增加。因此对 4-物种竞争共存系统引入外来种 n_5 (n_i 代表第 i 个物种),其本身要受到原生态系统的影响,并将导致原来处于平衡态的 $n_1 \sim n_4$ 的剩余环境容量减少,同时,入侵种与本地种都将受到栖息地持续变化的影响。结合方程(1),栖息地持续变化条件下的外来种入侵干扰模式如下:

$$\begin{cases} \frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1 (1 + D(t) - p_1 - p_5) - m p_1 \\ \frac{dp_2}{dt} = c_2 p_2 (1 + D(t) - p_1 - p_2 - p_5) - m p_2 - c_1 p_1 p_2 \\ \frac{dp_3}{dt} = c_3 p_3 (1 + D(t) - p_1 - p_2 - p_3 - p_5) - m p_3 - c_1 p_1 p_3 - c_2 p_2 p_3 \\ \frac{dp_4}{dt} = c_4 p_4 (1 + D(t) - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - m p_4 - c_1 p_1 p_4 - c_2 p_2 p_4 - c_3 p_3 p_4 \\ \frac{dp_5}{dt} = c_5 p_5 (1 + D(t) - p_1 - p_2 - p_3 - p_4 - p_5) - m p_5 - c_1 p_1 p_5 - c_2 p_2 p_5 - c_3 p_3 p_5 - c_4 p_4 p_5 \end{cases} \quad (3)$$

$D(t) < 0$ 表示栖息地持续毁坏, $D(t) > 0$ 表示持续恢复(这里仅指栖息地比率的减少或增加)。本文主要讨论栖息地持续变化的线性形式,即 $D(t) = a + bt$,其中 a, b 为系数。 b 代表栖息地变化的速率,为负表示栖息地持续毁坏,为正表示栖息地不断增加,假设栖息地的变化率为 0.001,即为千年时间尺度的栖息地持续变化。为研究方便,令 $a = 0$,那么栖息地变化的表达式为:

$$D(t) = \pm 0.001t \quad (4)$$

方程(3)和(4)即为栖息地持续变化影响下的外来种入侵干扰模式。对于入侵种,进入新的环境后不可避免地受到当地种的排斥与竞争,有可能因为初始多度过小无法适应新环境而被排斥在系统外,也有可能因很强的竞争力而排斥了系统内的原有种。在栖息地持续发生变化的环境中,入侵种与当地种共同构成的新系统的演化将会更为复杂。与传统模式相比,模式(3)不仅包含了入侵种对本地种的干扰,还引进了栖息地持续毁坏因子代替了 Tilman 的瞬间毁坏因子,模拟物种竞争动态将更加真实、有效。

2 模拟结果与分析

2.1 不考虑栖息地变化($D(t) = 0$)

当 $D(t) = 0$ 时,模式(3)即成为栖息地不变条件下的外来种入侵干扰模式。不同外来种的生物特性,决定了其拓殖率、死亡率,以及与本地种的竞争能力等。外来物种入侵后,将导致其与本地种所构成的新的生态系统演化产生 3 种不同的生态结果:本地种排斥外来种、外来种先排斥本地种而后最终被本地种排斥、外来种排斥本地种(图 1a~c)。

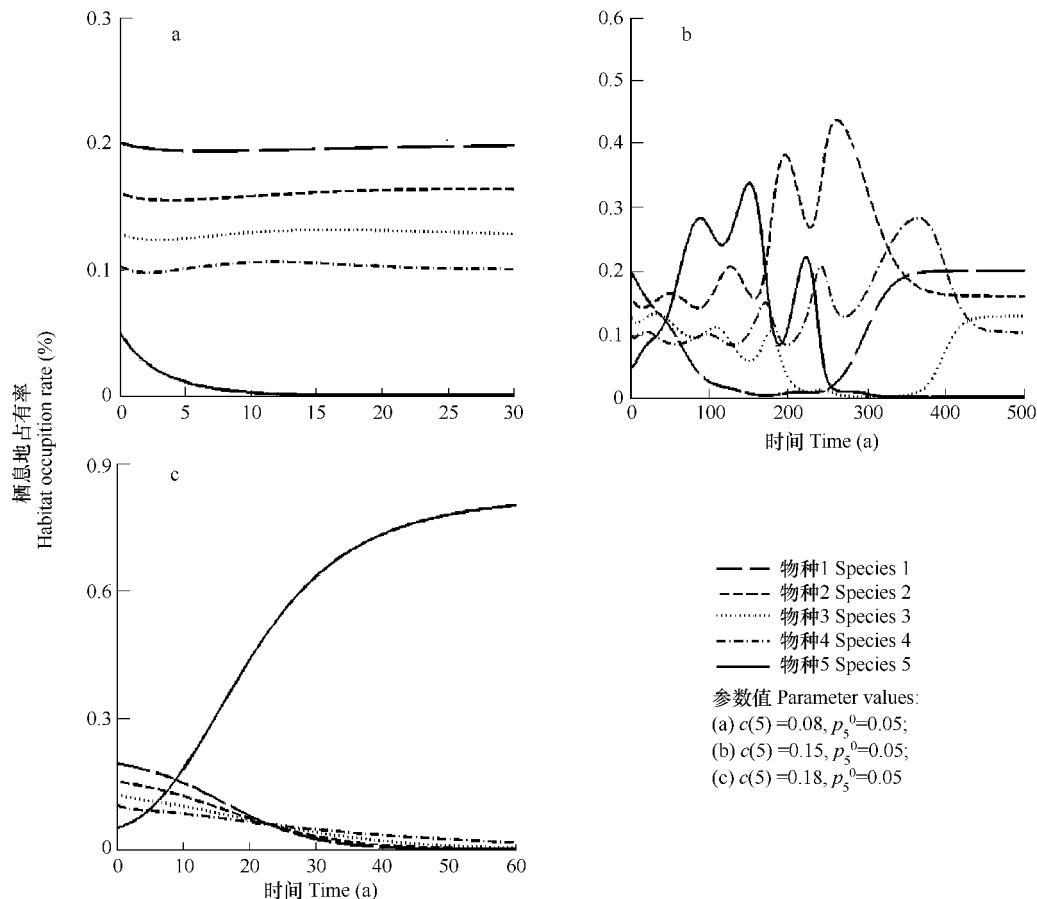


图 1 栖息地不变时外来种入侵的 3 种生态后果

Fig. 1 Three ecological outcome of alien invasion with no habitat change

外来种的拓殖率不够大时,还没有定殖成功就将被排斥在系统之外,无法打破原有本地种群群落稳定的自组织系统(图 1a)。当拓殖率较大的外来种入侵时(图 1b),入侵种及本地种都将经历复杂的振荡过程。外来种在入侵初期不断加速其定殖扩散的速度,于 150a 左右达到峰值,外来种对栖息地的急剧扩张即为原系统中最强种 n_1 的显著衰退过程,外来种入侵成功;由于本地种 n_1 的迅速衰退,使 n_2 及 n_3 的竞争力显著增强,导致在后来的竞争中 n_4 及外来种 n_5 的栖息地占有率在竞争过程中迅速下降,外来种衰败使原有稳定的生态系统受到的外界干扰逐渐减小并终止,而后本地种经历长时间的振荡调整,最终在 420a 左右回到原有平衡并彻底排斥了入侵种。外来种的高拓殖率对生态系统的稳定发展极为不利,图 1c 表明了高拓殖率的外来种入侵时,本地种没有任何竞争能力保护原有栖息地,在很短的时间内就被外来种排斥并全部灭绝,越强的物种存活时间越短。

2.2 仅考虑栖息地持续毁坏($D(t) < 0$)

在长时间尺度人类活动的影响下,栖息地的毁坏是动态的、持续的。栖息地持续毁坏的过程中,外来种入

侵能否成功不仅受到自身的入侵力,即拓殖率及死亡率的影响,还受到本地生态系统的可入侵性影响。随着人类活动对生境的持续毁坏,资源的可获得性减少,此时外来种与本地种对资源的争夺必将更为激烈,本地种多样性在外来种入侵及栖息地持续毁坏的双重影响下也将退化地更为迅速。

图 2a~c 给出了千年尺度栖息地持续毁坏(即 $D(t) = -0.001t$) 的情况下,不同入侵力的外来种侵入本地生态系统的生态后果。图 2a 表明当外来种的入侵竞争力很弱,即拓殖率较小时,不仅入侵本地生态系统失败,而且在很短时间内全部灭绝,对本地种的生存没有任何影响。随着栖息地持续减少,本地种通过激烈的种间竞争来强迫适应栖息地的变化。各物种占有的栖息地比率经历不同的变周期振荡,物种越强,振荡越剧烈,偶数种的占有率在栖息地毁坏的前 300a 有所上升,奇数种有所下降,但最终本地种由强至弱依次灭绝。拓殖率较大的外来种引入本地系统后(图 2b),在栖息地持续减少 100a 左右便排斥了本地所有物种,获得了竞争优势,并导致本地最强种 n_1 绝灭。而后,栖息地持续丧失导致可利用资源减少, n_5 与土著种 $n_2 - n_4$ 对有限资源的竞争愈加激烈,最终全部灭绝。图 2c 表明拓殖率足够大、即入侵性很强的外来种可以成功入侵本地生态系统,在栖息地持续毁坏的共同作用下,本地种的演化仅表现为强迫适应,由强至弱迅速灭绝,外来种迅速占领了大部分栖息地,达到峰值,而后因为得不到资源的有效补充而被迫适应栖息地持续毁坏的过程,直至灭绝。

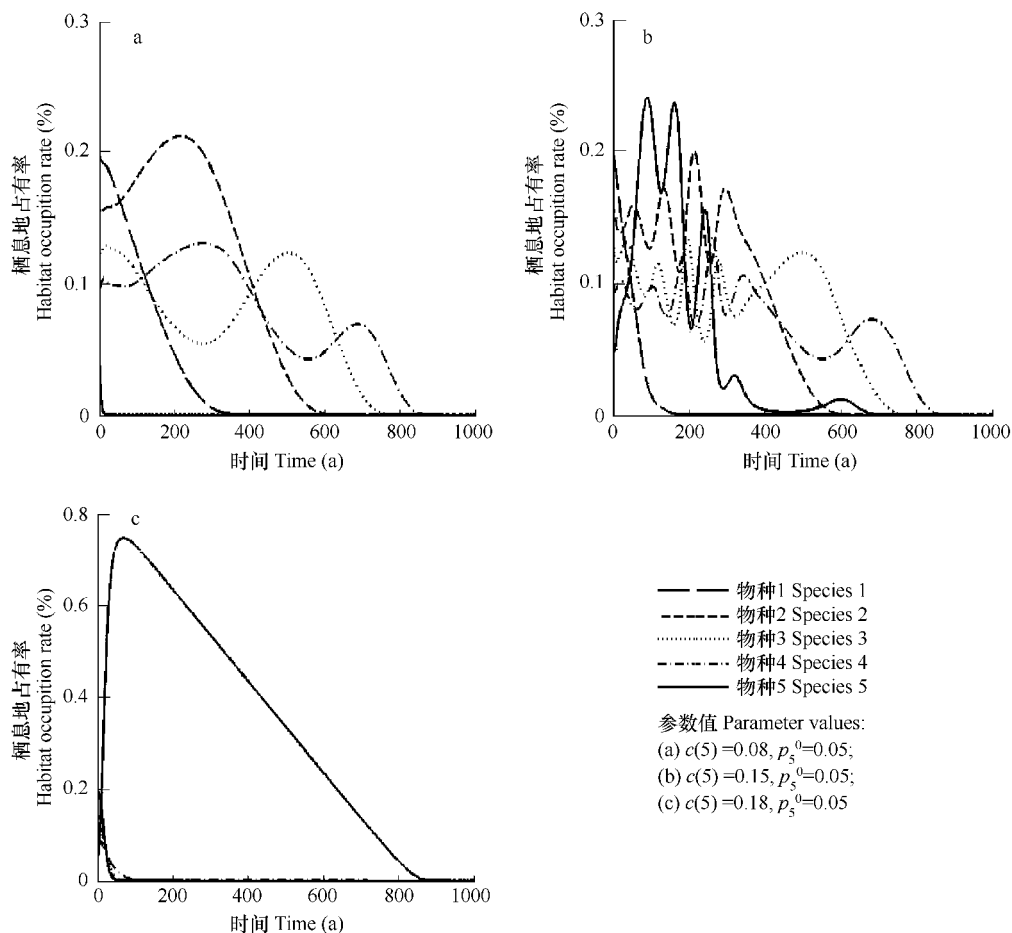


图 2 栖息地持续毁坏下外来种入侵的生态后果

Fig. 2 The outcome of alien invasion under sustained habitat degradation

在栖息地持续毁坏影响下,外来种与本地种对有限资源进行激烈竞争、直至灭绝是必然的生态过程,外来种能否入侵成功主要取决于自身的入侵性以及资源的丰富度。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,栖息地变化不会对其产生影响(图 3a)。当外来

种的入侵性变强,能定殖于本地系统但还不能彻底排斥本地种时,与栖息地不变时的入侵状况相比,入侵后栖息地占有率所达到的峰值减小,振幅减弱,灭绝的时间却更迟,前者为 300a,后者为 700a 左右。栖息地持续毁坏与不变时相比反而有利于外来种的续存(图 3b)。对于拓殖率很大的外来种,栖息地初始减少对其入侵定殖几乎没有影响,外来种仍能近乎疯狂式的扩散。与栖息地不变时相比,其达到的峰值略有减小,而后才逐渐灭绝,说明外来种对栖息地持续毁坏的反应具有时间滞后性,外来种将经历入侵-定殖-疯狂扩散-逐步灭绝的复杂过程(图 3c)。

2.3 仅考虑栖息地的持续恢复($D(t) > 0$)

栖息地的变化既有人类活动导致的持续破坏,也有人类有意识的为保护物种多样性而进行的生境持续恢复。在入侵种与本地种重新构成的新的生态系统中,如果有效栖息地持续扩大,可供物种利用的资源也日益丰富,这种情况下具有不同入侵性的外来种入侵及对本物种多样性的演化如图 4a~c 所示。

图 4a 表明拓殖率小的外来种无法入侵进入本地生态系统,栖息地的持续恢复却也不能有效的保护土著种。本地种 n_1 竞争性过强,同时得到栖息地资源的有效补充,占有比率近乎线性增长,直接导致 n_2 在 300a 左右全部灭绝; n_2 的衰败有利于弱物种 n_3 暂时获得更多的生存空间,在 n_2 全部灭绝时, p_3 达到最大值,而后被迫适应 n_1 的强竞争并逐渐灭绝;最弱物种 n_4 得益于 n_2 、 n_3 的衰败,并最终与占有大量栖息地的 n_1 继续共存发展。图 4b 可以看出,拓殖率增大的外来种能够在较短时间内排斥本地种获得相对优势,但并不能导致本地种死亡,只是相对减少了其栖息地占有率,外来种达到峰值时,强物种 n_1 的栖息地占有率减少到最小值。但本地种并没有强迫接受这种变化,而是与入侵种进行了激烈的种间竞争,所有物种的栖息地比率均表现为不同周期的振荡,外来种在竞争中率先灭绝,此后如果栖息地仍然持续恢复,本地种也将相继逐渐灭绝。说明栖息地的持续恢复不能增加本地生态系统的可入侵性,长期持续的增加栖息地对土著种续存也极为不利。拓殖率很大的外来种入侵本地生态系统时(图 4c),栖息地持续恢复并不能给土著种更多的生存机会,而是迅速、直接地被外来种排斥,随着栖息地增加,入侵种的占有率也不断线性增长。

与栖息地没有任何变化时相比,拓殖率小的外来种仍不能在栖息地扩大的情况下入侵成功,且很快灭绝,栖息地状态的改变不会对其产生影响(图 5a)。拓殖率增大的外来种在环境不变的情况下,能够暂时对本地生态系统入侵成功,却最终被本地种排斥。栖息地持续恢复时也仍不利于此类外来种入侵,外来种经历了入侵-定殖-扩散-灭绝的复杂过程,其灭绝比栖息地不变时更早,这可能因为栖息地持续增加虽可以提供更多稳定的资源,但并未提高生境的可入侵性有关(图 5b)。对于拓殖率大、入侵性强的外来种,栖息地持续恢复使其在初期就彻底排斥了本地种,并且迅速扩大占有率。说明栖息地恢复有助于入侵性强的外来种演变为入侵种(图 5c)。

从栖息地持续恢复对外来种入侵及本地种的影响不难发现,栖息地的持续恢复不利于入侵性一般的外来种入侵,但也不能有效保护本地物种多样性;栖息地持续恢复仅仅有助于自身入侵性很强的外来种入侵、定殖并扩散。

3 讨论

以上的模拟可以看出,外来种要演变成入侵种并成功定殖于本地生态系统中,需要经历很复杂的过程,外

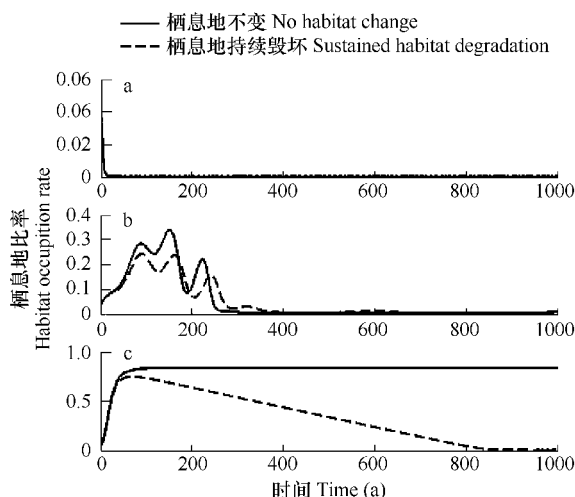


图 3 栖息地状态改变对外来种入侵的影响比较

Fig. 3 The comparison of the impact of different habitat state on the alien invasion

参数值为 Parameter values are: (a) $c(5) = 0.08$; (b) $c(5) = 0.15$; (c) $c(5) = 0.18$

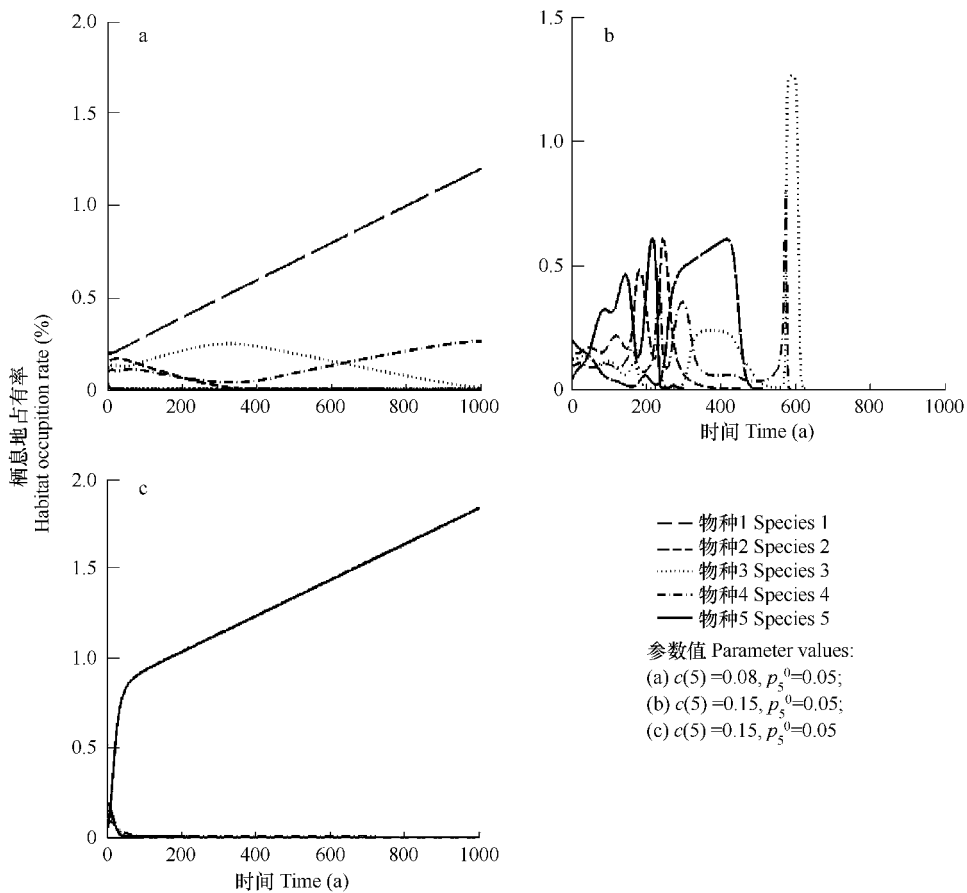


图 4 栖息地持续恢复时外来种入侵的生态后果

Fig. 4 The ecological outcome of alien invasion under continuous habitat restoration

来种并不一定会成为入侵种,拓殖率——即种群的入侵性是成功入侵的重要因素。黄建辉^[24]等认为外来种能够成功入侵首先从其自身来说,需要有足够的入侵性,一个成功的植物入侵者与其本地分布的同种个体相比,具有更强的生命力。本文的模拟直观地再现了外来种能否演变为入侵种的复杂过程。当外来种拓殖率很小,栖息地不发生任何变化的情况下,外来种在 15a 左右的时间就逐步走向灭绝(图 1a)。这可能是因为外来种引入后,在当地自然环境和生物因子的协同作用下导致很快消亡^[42]。Gammarra 等^[43]对夏威夷群岛鸟类入侵历史的研究结果也发现,由于优先效应、竞争等原因,许多入侵种的续存时间均只有 10a 左右。当入侵力很强的外来种进入本地生态系统,相对于本地种有着更强的生命力,外来种只需 10a 左右的时间就排斥了所有本地种,本地种自强至弱依次灭绝(图 1c)。互花米草在我国入侵即为一个典型,我国引种了不同生态型互花米草种子及植株,首先被移栽至福建罗源湾,种子成熟后再经在沿海各省滩涂多点引种,其扩张早期人为影响

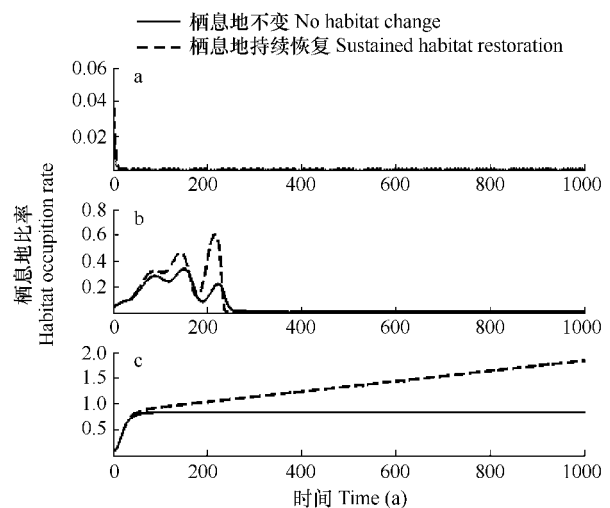


图 5 栖息地状态改变对外来种入侵的影响比较

Fig. 5 The comparison of the influence of different habitat state on the alien invasion

参数值为 Parameter values are: (a) $c(5)=0.08$; (b) $c(5)=0.15$; (c) $c(5)=0.18$

超过了自然过程,Allee 效应被大大削弱,以及不同生态型互花米草混播可能产生了入侵力更强的新生态型,而后互花米草种群呈现爆发增长,分布面积呈疯狂式扩张^[26]。互花米草的成功入侵就在于高拓殖率与强生命力的生物学特征使其具有极强的入侵性。还有一些物种,从外来种到入侵种的时滞相当短甚至没有,如美洲的非洲化蜜蜂,大湖地区的条形贝,但相当多的外来种在中群数量骤增和扩散之前会持续数十年。当拓殖率与本地种相差不大的外来种进入本地系统,种间的竞争动态最为复杂。外来种在起初 70a 里种群密度大幅上升并战胜本地种,并且这种优势持续了近百年,所有物种的栖息地占有率经历复杂的振荡之后,本地种最终又恢复了平衡,外来种灭绝,在此期间外来种经历了引入-存活-定殖-扩散-灭绝的复杂过程(图 1b)。这个结果印证了齐根贞^[33]关于外来种入侵的不确定性的研究。

由于人类活动日益加剧,物种赖以生存的栖息地持续改变,或因毁坏而持续减少,或因保护而持续增加,栖息地的微小改变都将对物种续存产生巨大的影响^[44,45]。对于拓殖率小的外来种来说,栖息地状态的改变对其没有影响,因为此类外来种自身不具备足够的入侵力,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。对于竞争能力与本地种相当的外来种,栖息地持续毁坏只能使其在定殖-扩散阶段占有率的峰值有所减小,但其灭绝时间却比栖息地没有变化时更晚。Davis 等^[46]认为资源供给经常处于波动状态的生境比具有稳定的资源供给的环境容易受到入侵,栖息地持续减少使资源处于不断减少的波动当中,外来种与本地种对有限资源展开了激烈竞争,并且最强种的衰败减小了外来种的竞争压力,因此导致外来种演变为入侵种后在栖息地持续毁坏的情况下还能续存更长时间。但是,在栖息地持续恢复的状态下,此类外来种虽然占有的栖息地比率达到的峰值有所增加,但振荡过大,灭绝时间却比栖息地不变时更早。因此,对于此类外来种不能够通过减少生存范围阻碍其扩散,而可以适量增加栖息地阻止其蔓延发展,还可以减小对土著种的干扰。如果可以同时进行一些针对这种外来种的具体措施进行限制,即使有的外来种偶尔可以存活下来,其后代维持几代之后种群也可能会逐渐消亡。对自身入侵性很强的外来种,其对栖息地减少的反应存在时间滞后性;栖息地持续恢复使其迅速扩散,占有率呈线性增长。Barlow&Kean^[47]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。因此此类高拓殖率的外来种,栖息地的任何改变都无法阻碍其疯狂扩散,只能通过针对具体种的生理生态特性等进行实验研究,寻找生物防治^[48]方法。通过分析不难发现,不同栖息地状态下的外来种入侵,必须用不同的方法消除其对本地生态系统的负面影响,但人们在寻找各种防治措施阻止某一具体种扩散时,往往忽略了栖息地状态的基本变化。在人类活动大规模地持续增加或破坏栖息地环境的背景下,可能不但无法消除入侵种,还对土著种生存造成无法估量的损失。

外来种的扩散及其所造成的危害越来越为世人所关注,但我们对外来种的认识及研究却似乎远落后于外来种的扩散及其所造成危害的增长速率。我国对外来种入侵的研究较晚,缺乏系统的实验性和理论性研究,目前的研究仍主要集中在对某些典型入侵种的监测和生产性控制技术层次。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亟需解决的重要课题。本文从外来种入侵的动力学模式出发,模拟了栖息地持续毁坏及持续恢复的不同状态下,具有不同入侵性的外来种入侵情况,并预测了本地物种多样性的演化方向。主要目的在于研究栖息地变化过程中,不同入侵性的外来种入侵的动力学机制,为合理引入安全的外来种及根除入侵种提供一定的理论依据和决策支持。然而,本文是在外来种死亡率不变及没有外界其他干扰的情况下建立的模型,而现实的生态系统中干扰时时存在,不同的死亡率及拓殖率将对应不同的入侵演化过程,目前也还没有实际资料针对具体个例进行模拟研究。此外,由于外来种入侵的复杂性、长期性和不可逆性,此类模拟、预测没有像气候那样具有大量的历史资料,无法用过去的资料进行模式的经验检验;也无法像天气、地震那样用短时未来的事实来进行客观检验。

References:

- [1] Mooney H A, Drake J A. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii, Springer-Verlag, New York, 1986.
- [2] Carlton J T. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments.

- Conserv. Biol, 1989, 3: 265—273.
- [3] Ruiz G M, Carlton J T, Grosholz E D, Hines A H. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool*, 1997, 37:621—632.
- [4] Judith S W, Peddrick W. Is the invasion of the common reed, *Phragmites australis*, intotidal marshes of the eastern U S an ecological disaster? *Marine Pollution Bulletin*, 2003, 46:816—820.
- [5] Liu L H, Xie S C, Zhang J H. Studies on the distribution, harmfulness and control of *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Acta Ecologica Sinica*, 1985, 5(1): 1—6.
- [6] Qiang S. The history and status of the study on Crofton weed (*Eupatorium adenophorum* spreng) A worst worldwide weed. *Journal of Wuhan Botany Research*, 1998, 16(4): 366—372.
- [7] Yang G H. *Apiscerana cerana*. Beijing: China Agricultural Press, 2001.
- [8] Goldschmidt T. Darwin's dreampond, *Drama in Lake Victoria*. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Massachusetts USA, 1996.
- [9] Liebhold A M, MacDonald W L. Invasion by exotic forest pests: A threat to forest ecosystems. *Forest Science Monographs*, 1995, 30:1—49.
- [10] Sax D F, Gaines S D, Brown J H. Species invasion exceed extinction on islands worldwide: A comparison of plants and birds. *American Naturalist*, 2002, 160:766—783.
- [11] Pimm S L, Russell G J, Gittleman J L, *et al.* The future of biodiversity, *Science*, 1995, 269:347—350.
- [12] May R M, Lawton J H, Stork N E. Assessing extinction rates. Oxford: Oxford University Press, 1995. 1—24.
- [13] Robinson G R, Quinn J F, Stanton M L. Invasibility of experimental habitat island in a California winter annual grassland. *Ecology*, 1995, 76:786—794.
- [14] Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17: 170—176.
- [15] Tilman D. Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 1997, 78: 81—92.
- [16] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuation resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 528—534.
- [17] Dukes J S. Biodiversity and invisibility in grassland microcoms. *Oecologia*, 2001, 126: 563—568.
- [18] Elton C. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958.
- [19] Smith M D, Knapp A K. Exotic plant species in a C₄-dominant grasslands: invisibility, disturbance, and community structure. *Oecologia*, 1999, 120: 605—612.
- [20] Xie Z Q, Chen Z G, Fan D Y, *et al.* Global consequences and control strategies of biological invasion. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(10): 1795—1798.
- [21] Wang P, Liang W J, Kong C H, *et al.* Chemical mechanism of exotic weed invasions. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(4): 707—711.
- [22] Ensenrink M. Biological invaders sweep in. *Science*, 1999, 285: 1834—1836.
- [23] Wang H Y, Huang S F, He C G, *et al.* Invasive species in wetland ecosystems, China. *Wetland Science*, 2006, 4(1): 7—11.
- [24] 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.
- [25] Pan X Y, Liang H Z, Alejandro Sosa, *et al.* Patterns of morphological variation of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*): from native to invasive regions. *Biodiversity Science*, 2006, 14(3): 232—240.
- [26] Deng Z F, An S Q, Zhi Y B, *et al.* Preliminary studies on invasive model and outbreak mechanism of exotic species, *Spartina alterniflora* Loisel. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2678—2686.
- [27] Lu P, Sang W G, Ma K P. Progress and prospects in research on an exotic invasive species, *Eupatorium adenophorum*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 1029—1037.
- [28] Wang B Q, Lin S, Wang Y X. Discussion on adaptability and invasion mechanisms of *Alternanthera philoxeroides* in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2373—2381.
- [29] Huang H, Guo S L. Study on reproductive biology of the invasive plant *Solidago Canadensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(11): 2795—2803.
- [30] Sang W G, Zhu L, Ma K P. Issues, Phenomena and Study Emphases of Alien Species Invasion in China. *Advances In Earth Science*, 2006, 21(3): 305—312.
- [31] Cui J G, Chen L S. The effects of habitat fragmentation and ecological invasion on population sizes. *Computers and Mathematics with Applications*, 1999, 38: 1—11.
- [32] Townsend Peterson A. Prediction the geography of species' invasion via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 2003, 78(4): 419—433.
- [33] Qi X Z, Lin Z S. Dynamical simulation on the uncertainty of exotic invasion. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(9): 2434—2439.

- [34] Hanski I. Metapopulation dynamics. *Nature*, 1998, 396:41—49.
- [35] Pimm S L, Raven P. Extinction by numbers. *Nature*, 2000, 403, 843—845.
- [36] Lin Z S. Simulating unintended effects restoration. *Ecol. Model*, 2003, 164:169—175.
- [37] Lin Z S, Qi X Z, Li B L. Can best competitors avoid extinction as habitat destruction? *Ecol. Model*, 2005, 182:107—112.
- [38] Townsend C R. Exotic species management and the need for a theory of invasion ecology, *N. Z. J. Ecol*, 1991, 15:1—3.
- [39] Tilman D, May R M, Lehman C L, Nowak M A. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 1994, 371: 65—66.
- [40] Tilman D, Lehman C L, Yin C. Habitat destruction, dispersal, and deterministic extinction in competitive communities. *American Naturalist*, 1997, 149: 407—435.
- [41] Nee S, May R M. dynamics of metasppecies: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 1992, 61: 37—40.
- [42] Carlton J T and Geller J B. Ecological roulette: biological invasions and the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, 1993, 261:78—82.
- [43] 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.
- [44] Renato C, Marino G. Habitat Destruction, Environmental Catastrophes, and Metapopulation Extinction. *Theoretical Population Biology*, 2002, 61: 127—140.
- [45] Liu H Y, Lin Z S, Zhang M Y. Species responses to different types of human-caused habitat degradation. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (3):429—435.
- [46] 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.
- [47] Barlow N D, Kean J M. Resource abundance and invasiveness: a simple model. *Biological Invasions*, 2004, 6: 261—268.
- [48] Zhang L H, Feng T L. Biological control of alien invasive weeds and the effects of biocontrol agents on nontarget native species. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2):0802—0809.

参考文献:

- [5] 刘伦辉, 谢寿昌, 张建华. 紫茎泽兰在我国的分布、危害及防除策略的探讨. *生态学报*, 1985, 5(1):1~6.
- [6] 强胜. 世界性恶性杂草紫茎泽兰研究的历史及现状. *武汉植物学研究*, 1998, 16(4):366~372.
- [7] 杨冠煌. 中华蜜蜂. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [20] 谢宗强, 陈志刚, 樊大勇, 等. 生物入侵的危害与防治对策. *应用生态学报*, 2003, 14(10):1795~1798.
- [21] 王朋, 梁文举, 孔垂华, 等. 外来杂草入侵的化学机制. *应用生态学报*, 2004, 15(4):707~711.
- [23] 王虹扬, 黄沈发, 何春光, 等. 中国湿地生态系统的外来入侵种研究. *湿地科学*, 2006, 4(1):7~11.
- [24] 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.
- [25] 潘晓云, 梁汉钊, Alejandro Sosa, 等. 喜旱莲子草茎叶解剖结构从原产地到入侵地的变异式样. *生物多样性*, 2006, 14(3):232~240.
- [26] 邓自发, 安树青, 智颖飘, 等. 外来种互花米草入侵模式与爆发机制. *生态学报*, 2006, 26(8):2678~2686.
- [27] 鲁萍, 桑卫国, 马克平. 外来入侵种紫茎泽兰研究进展与展望. *植物生态学报*, 2005, 29(6):1029~1037.
- [28] 翁伯琦, 林嵩, 王义祥. 空心莲子草在我国的适应性及入侵机制. *生态学报*, 2006, 26(7):2373~2381.
- [29] 黄华, 郭水良. 外来入侵植物加拿大一枝黄花繁殖生物学研究. *生态学报*, 2005, 25(11):2795~2803.
- [30] 桑卫国, 朱丽, 马克平. 外来种入侵现象、问题及研究重点. *地球科学进展*, 2006, 21(3):305~312.
- [33] 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.
- [46] 刘会玉, 林振山, 张明阳. 物种演化对人类活动作用下不同性质栖息地毁坏的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(3):429~435.
- [48] 张黎华, 冯玉龙. 外来入侵杂草的生物防治及生防因子对本地非目标种的影响. *生态学报*, 2007(2):802~809.