

群落可入侵性及环境胁迫

许凯扬 叶万辉*

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650)

摘要: 群落的可入侵性研究是入侵生态学的中心内容。从群落进化历史、群落结构、繁殖体压力、干扰和胁迫等 5 个影响入侵的主要因素综述了近年来群落可入侵性研究的工作进展和成果, 其中重点阐述了群落结构对入侵的影响, 包括群落物种组成、物种多样性和物种功能群多样性的诸多实验研究和相关假说, 并用理论模型结合具体实验研究探讨了环境胁迫和可入侵性的关系。针对目前群落可入侵性研究存在的问题提出了自己的见解。

关键词: 可入侵性; 入侵种; 资源可利用性; 多样性; 胁迫

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2003)01-0075-08

Community Invasibility and Environmental Stress

XU Kai-yang YE Wan-hui*

(South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Community invasibility is a focus research in invasion ecology. Factors influencing the invasibility are reviewed including evolutionary history, community structure, propagule pressure, disturbance and stress. Related hypothesis and experimental research on the effects of community structure (species composition, species diversity and species functional groups) on invasibility are presented. The relationship between environmental stress and invasibility are also expounded.

Key words: Invasibility; Invasive species; Resource availability; Diversity; Stress

世界范围内的生物入侵 (biological invasion) 严重地威胁着生物多样性、生态系统功能、资源可利用性、人类健康和经济的可持续发展^[1-4], 已成为一个严峻的环境问题和生态学研究的焦点^[5,6]。其中群落或生境的可入侵性又是入侵生态学研究最多的一个方面。在大多数情况下, 一个入侵种对土著群落的影响首先决定于入侵者是否能够在新的生境中生存和繁衍, 即群落的可入侵性 (invasibility)^[7]。由于各种原因, 各生态系统遭受入侵的程度并不一样, 有的群落更易受到外来种的入侵^[8]。多年来, 许多学者通过自然生境实验或控制实验或理论模型阐述了可入侵性的内在机制及其影响因素。本文主要综述了近年来对群落可入侵性研究的进展和成果, 并就环境胁迫在可入侵性中的作用作一评述。

1 群落可入侵性

入侵生态学中的一个中心论题就是: 哪些群落容易受到外来种入侵或者说什么样的生境对入侵表现得更为脆弱? 即可入侵性问题。通常认为外来种相对较少的生境类型包括盖度大、发育成熟的森林、干旱贫瘠的生境、盐碱地和一些高山生境、沙漠戈壁土壤^[9-13], 相对容易入侵的生境类型包括滨岸生境和岛屿, 西半球比东半球往往有更多的外来种^[4]。群落的可入侵性有 5 方面的原因: 进化历史、群落结构、繁殖体压力 (propagule pressure)、干扰以及胁迫 (stress), 见表 1^[4]。而且这些因素往往是相互交织在一起起作用的。

1.1 群落或生境进化历史

进化历史对群落可入侵性的影响主要体现在两个方面, 即群落中土著种间的竞争强度和受到的人为干扰强度。进化初期, 种间竞争激烈, 但空域生态位较多, 易受到外来种入侵。随着群落演变走向

收稿日期: 2002-03-27 接受日期: 2002-07-10

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G2000046803); 广东省科技百项工程项目 (2KB06801S)

* 通讯作者 Corresponding author

表 1 有可能降低群落被外来种入侵的因素(黑体字为已证实的因素)

因素	理论或实际观察的实例
进化历史	
长期的人类干扰	西半球比东半球有更多的入侵植物
长期的激烈竞争	岛屿可入侵性程度比大陆要高
群落结构	
物种多样性丰富	物种多样性或物种功能群多样性丰富的群落入侵程度低
强烈的物种间相互作用	理论模型
土著物种间竞争强度低	物种竞争趋于最小的顶级群落内部被入侵的机会少
入侵互惠种的缺乏	固氮生物缺乏的群落可入侵性较低
草食动物的存在	放养草食动物降低了草地群落可入侵性
繁殖体压力	
传播媒介力量微弱	河流两边生境可入侵性程度高
生境的破碎化程度低	破碎化斑块及其边缘可入侵性程度高
干扰	
正常干扰体系的维持	对火、放牧和林窗等干扰的适当控制或降低群落可入侵性
胁迫	
养分可利用率低	养分高的生境可入侵性增加
水分可利用率低	水资源缺乏的地方可入侵性程度低
光能可利用率低	很多入侵种入侵到森林边缘就停止了
极端条件	目前几乎没有实验证实

顶极, 土著种已经被不断选择, 群落内部物种竞争趋向最小, 物种组成趋于稳定, 分别占据各自的生态位, 并具备较高的对外竞争能力, 生态系统资源得到充分利用, 留给外来入侵种的空域生态位和可利用资源很少, 使这样的群落或生境往往表现出相对较低的可入侵性。另外, 受人类干扰历史长的群落也可能会表现出较低的可入侵性^[4], 因为土著种在长期的干扰条件下已经被选择, 并能承担起生态系统的物种功能。这也可以解释为什么西半球比东半球有更多的外来种。相反, 岛屿生境由于演化时间不长, 未被占领的空域生态位较多, 因而土著种之间对资源的竞争并不激烈, 物种被选择的机会很少, 因而容易受到入侵, 当然也不排除岛屿受到自然干扰较多的原因。

1.2 群落结构

一个群落的物种组成和物种多样性是长期会聚过程的结果^[19], 群落结构影响入侵主要体现在群落物种多样性和物种组成两个方面, 它影响入侵种繁殖体存活率、幼苗生存、成株所能获得的生物量以及入侵种对土著群落物种的冲击^[16,17]。1958年, Elton 首次提出假说, 认为物种多样性贫乏的群落更容易受到外来种入侵, 这一群落物种多样性与可入侵性的负相关理论得到了多数学者认同^[18-21]。他们认为物种多样性丰富的群落更能充分地利用资源, 留给潜在入侵种的资源空间相对较少, 因此对入侵有更强的抵抗力^[22,23]。但一些学者提出了与之相反的观点, Robinson 和 Palmer 等人认为物种多样性和

可入侵性是一种正相关关系, 即物种越丰富的群落就越容易受到入侵^[8,24]。Higgins 等人甚至认为土著物种多样性和可入侵程度并没有相关性^[25]。也有学者认为, 群落对入侵的抵抗力并非仅仅由物种多样性决定, 群落物种组成可能起着更重要的作用^[19]。有学者在物种组成和物种多样性基础上提出了物种功能群 (functional group) 多样性 - 可入侵性假说。该假说认为由于物种冗余 (species redundancy) 的存在, 物种多样性丰富的群落并不一定意味着抗入侵能力强, 可入侵性决定于物种功能群多样性, 而且土著种对形态结构或功能生态位相似的入侵种会表现出更强的抗入侵能力^[17,26]。

物种功能群和物种冗余是分析群落可入侵性应用比较多的两个概念。物种功能群是指占据相同或相似生态位、资源利用方式相同或相近或亲缘关系相近的一些物种集合。物种冗余是指群落里多个物种按并联方式组合, 执行某种特定的功能, 物种功能群里一个物种或少量物种的丢失并不会造成整个系统功能的丧失^[27]。针对物种多样性 - 可入侵性理论的不确定性, 同时考虑到群落物种冗余, 一些学者试图通过控制实验来验证物种功能群多样性 - 可入侵性假说。2001年, Dukes^[17]人为构建 5 个不同物种多样性和不同物种功能群 (一年生禾本植物、多年生丛生禾草、早季一年生非禾本草本植物、晚季一年生非禾本草本植物) 多样性梯度小群落, 来验证群落对于入侵杂草矢车菊 (*Centaurea solstitialis* L.) 的抗入侵效应。试验结果显示, 物种功能群丰富

的群落对入侵有较强的抵抗力。他还发现,功能群单一的群落里,物种多样性丰富与否对群落可入侵性并没有影响。但在物种相对贫乏的群落里,入侵种对土著种生长抑制作用明显强烈,而且物种愈少的群落一旦受到入侵后,会导致物种数量的进一步下降,群落土壤水分蒸发蒸腾损失量也会增加。另一方面,功能群多样性丰富的群落由于资源可利用率有限,因而能限制杂草的入侵。在功能群多样性相同而物种多样性不同的系列小群落里,仅仅是冗余物种一定程度的丢失并不会影响到群落的可入侵性。Symstad^[28]研究3种类型功能群(非禾本草本植物、C₃植物、C₄植物)和物种组成对草地可入侵性影响效应,也发现了物种功能群多样性与可入侵性呈负相关,但土著物种对功能群相似的入侵种抵制作用不很明显,这也说明对资源利用的功能群效应并不能完全解释显著的多样性-可入侵性关系。其它因素,尤其是土著种功能群对最初控制实验的干扰所表现的不同反应,对群落可入侵性似乎也有重要影响。Lavorel研究香丝草(*Conyza bonariensis*)和小白酒草(*C. canadensis*)两个入侵种时发现,入侵成功与否和物种或功能群多样性并没有很好的相关性,但入侵种生存机会和生物量大小受到土著种功能群特性的强烈影响,此外,和多样性无关的土著种高密度、高盖度效应也可以强烈地限制入侵^[29]。在自然生态系统背景下,Levine通过就地控制多样性的方法来耦合多样性格局和入侵,他发现在排除了影响物种多样性的共变因子后,物种多样性与可入侵性成负相关,而且小尺度上物种的丢失降低了对入侵的抵抗力,但在群落尺度上,物种多样性更丰富的自然群落反而更容易受到入侵^[29]。

物种多样性或者功能群多样性对可入侵性表现出负效应,其理论基础都是基于生态位的资源可利用程度,利用得愈充分,留给外来入侵种的资源就愈少,因而入侵成功的机率也下降,单从这一点来看,功能群多样性-可入侵性假说似乎更具说服力。物种多样性-可入侵性正负效应假说的实验,大多是在盆栽、温室或人为控制实验条件下进行的,尽管这些研究把邻近的多样性效应和潜在的影响机制与控制实验隔离开来,但是实验结果对于自然群落来说是否具有说服力和参考价值仍然有很大争议。除了群落多样性和物种组成以外的其他一些因素如入侵种的入侵性、干扰强度、土壤性质等也能影响入侵,但是在相对均一的实验系统中这些影响因素大部分都被排除。问题是其它和物种多样性

在空间上共变的生态因子(如竞争、干扰、繁殖体压力、群落物种组成等)所产生的综合效应在形成多样性和入侵的群落水平格局时,可能起着更为重要的作用,足以抵消物种多样性对可入侵性的负效应。此外,自然群落的相关研究大多表明多样性会聚的地方往往比物种贫乏的对照更易被入侵。这些结果和以前的模型和实验研究相矛盾,因此给人这样一种印象:即多样性和可入侵性之间关系没有普遍性定论。

理论上,物种多样性越丰富的群落越能充分地利用资源,具体表现为不同物种有不同资源获取要求,并存在时间(季节性)和空间(土壤不同深度)上资源利用模式的差异,因而减少了入侵者的可利用资源,或者维持着更强的种间相互作用,从而排挤那些对单个土著种有竞争优势的入侵者,这预示着多样性丰富的群落不容易受到入侵。但由于影响可入侵性的其它因素和群落结构特征对可入侵性的影响交织在一起,因而自然生态系统中土著物种丰富度和可入侵性有时表现出一种正相关或者没有相关,而不是想象的负相关关系。Levine和D'Antonio认为,仅仅靠经验式的判断和理论上的推理来说明物种多样性和可入侵性之间直接的负相关是远远不够的,还需要有更多普遍性的实验证据^[22]。

1.3 繁殖体压力

繁殖体压力在这里是指一个生态系统里可以影响入侵种种子或根茎等繁殖体进入系统生存下来的来自自身和外界的因素。繁殖体压力可能容易受一些生境状况影响,比如自然传播媒介、破碎化程度以及人类活动的偏好等。没有受到干扰的、盖度很高的群落和繁殖体运动能力很强的入侵种,都可能受到传播媒介的影响而表现出可入侵性和入侵性的差异^[19,30]。一些入侵种的密度在最初侵入的地点要明显偏高,这也可以用繁殖体压力来解释。如果一些生境成斑块状,从相邻生境传播过来的繁殖体可以使原来具有一定抵制力的这些群落变得容易被入侵^[9,13]。在某些生境里,因为生理条件或因为捕食者能够降低入侵种种子生存机会,繁殖体传播在时间上受到了限制,因而这些群落也就不容易受到入侵。目前还很少把繁殖体压力和其它因素隔离开来研究其对可入侵性的影响。

1.4 干扰对可入侵性的影响

干扰是一个不连续的因子,在很多情况下,干扰能够增加群落的可入侵性^[31,32]。它可以使土著群

落的物种或部分生物量致死,在群落中形成空域生态位,降低群落对入侵的抵抗力,使入侵容易发生。如修建道路、垦荒、过度放牧等人为干扰以及山火等自然干扰在很大程度上会改变局部生境,促进外来入侵种的传播。另一方面,干扰也并非入侵发生的一个必需条件,没有干扰或干扰受抑制的情况下入侵也可能发生。Costello 等人在研究澳洲东南部海岸草地群落时发现,在没有干扰的情况下,金合欢属的一种土著种灌木 *Acacia sophorae* 的爆发使整个群落的多样性降低,减弱了对入侵的抵抗力^[33]。不同类型的干扰对同一生态系统或群落的可入侵性也会有不同的影响,Smith 和 Knaap 在研究一个 C₄ 植物占统治地位的北美草原时发现,火的干扰能够降低群落可入侵性,而放牧却增加其可入侵性^[16]。Milchunas 等人研究放牧、地形和降雨量对北美一个半干旱草原的影响效应,发现该草原的放牧是自然干扰体系的一个重要组成部分,放牧降低了入侵现象的发生^[34]。另外,干扰使入侵成功后,可能会改变群落结构和功能,这反过来又会影响到群落受干扰的难易程度。一般认为,干扰偏离了正常的自然干扰体系时可能会大大地增加可入侵性。

2 胁迫和可入侵性

一般认为胁迫影响可入侵性的原因包括两方面,第一,外来种不能忍受生境中高强度胁迫;第二,胁迫能够改变外来种和土著种之间的竞争平衡,尤其是低强度胁迫可能对入侵种有利^[35]。在各种假说中,至少提到了 3 种类型的环境胁迫对可入侵性产生影响:资源可利用程度低;新陈代谢或资源获取受到环境条件的限制,如极端温度;毒素的存在(包括生物体分泌的使物种之间相克的物质)。胁迫影响可入侵性的假说可以从多个角度来进行检验,包括受到不同程度胁迫的生境之间的比较,野外胁迫控制实验,入侵种、土著种、非入侵性外来种对胁迫的抗性能力的比较(非入侵性外来种是指那些对土著物种和生境并不会带来负面效应的外来物种,是相对于入侵性外来种的概念),以及它们在不同资源水平生境下的表现行为和竞争能力。

胁迫效应的研究多采用养分处理,大多数观点认为群落的可入侵程度与养分的可利用率相关联^[36,37]。例如在草地群落中加入氮肥能增加生境的可入侵性^[38,39]。养分富集能够改变物种组成,物种对养分的竞争使得群落物种多样性降低^[40],一旦有了外来种繁殖体,就会发生入侵。Stock^[41]等在研究金

合欢属一些入侵性固氮植物对生态系统氮循环格局的影响时,发现金合欢(*Acacia farnesiana*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)等一些固氮植物引起自然养分富集的同时也增加了群落的可入侵性。另一个问题就是养分富集对入侵的影响效应是否可逆转。Jefferies 和 Maron 对草地生态系统可入侵性的研究表明,由于氮富集引起物种组成的变化增加了生态系统对氮的保持能力,即使氮养分的输入停止,也很难使生态系统恢复到原来的物种组成^[39]。氮可利用率对入侵的积极效应在一些情况下是可以调节的,可以通过改变外来种和土著种相对竞争能力来调节。有实验表明,同一个生境中的土著种和外来种被分开种植或混合种植,在氮资源丰富的情况下,入侵种比土著种生长得更快或将土著种排挤掉,而土壤氮资源不足会降低外来种的竞争优势,出现相反的结果^[42,43]。目前还没有研究表明养分可利用率低会有助于入侵的发生,但生境养分的增加或减少会对入侵产生明显效应^[34]。

在大多数中生生境的群落里,干旱胁迫会限制入侵^[44]。一些沙漠植被和干旱的大草原,在水分相对充沛的年份里,外来种数量明显偏多,或者入侵集中在降雨相对较丰富的地区,给草地灌水也能增加入侵的发生^[35,45,46]。Milchunas 和 Lauenroth 的研究发现,外来种在停止灌水后的群落里仍然生存了 10 年^[47]。Baruch 和 Fernandez 发现一种本土 C₄ 植物比一种入侵的 C₄ 植物有更强的抗干旱胁迫能力^[39]。在加利福尼亚南部的一个草地群落,Hamilton 等人也发现干旱有助于一种本土多年生草本的生长而抑制了一些外来入侵的一年生植物^[48]。以上种种研究说明,干旱能制约入侵的发生可能是因为入侵种抗干旱的能力比土著种要弱的缘故。在其它相对干旱的生境,一些一年生植物之所以能入侵成功,可能是因为避开了干旱胁迫^[49],因为一年生植物能够在水分利用率高的这一较短时期内完成它们的生活周期,或者也确实存在某些比土著种耐旱力更强的入侵种^[50]。水分胁迫也是相对的^[51],譬如在潮湿生境中的群落里就不是水分供应限制入侵生长的问题,在这样的群落里相对的干旱会有助于入侵的发生。

也有学者把群落所受胁迫和干扰结合起来研究生境的可入侵性,Burke 和 Grime 应用养分胁迫和干扰交叉处理一个草地,发现即使养分的输入非常高,在干扰缺乏的状态下几乎没有发生入侵,只有在高强度干扰和高养分水平下,才发生了高强度的入侵^[42]。White 等人用水和干扰交叉处理实验也得

出了类似结果^[52]。Hobbs 和 Atkins 研究澳大利亚灌丛地时发现,当干扰和施肥结合进行才发生了外来种入侵^[53]。要完全解释清楚这些结果是困难的,因为干扰和资源胁迫处理很可能并不是完全独立的,例如干扰可以通过降低植物对资源吸收来增加资源可利用率。

Duggin 和 Gentle 研究一种灌木对森林的入侵时发现,由于森林上层稀疏引起了林内可利用的光能增加,继而增加了森林的可入侵性^[54]。Silander 和 Klepcis 研究入侵到美国的日本小檗 (*Berberis thunbergii*) 发现,它在生长量、生物量的显著差异及其对土著物种的抑制程度是光能可利用率差异的结果,即是说随着光能利用率的增高,日本小檗对土著群落的入侵程度明显加强,且表现出很强的光能利用效率^[55]。

从以上这些研究结果可以得到两点启示:群落的资源可利用率低时,则不容易被入侵;资源可利用率在缺乏干扰的状态下也不容易受到外来种的入侵。有假说认为偏离正常水平的干扰有助于入侵的发生^[54]。结合以上两点启示,我们可以认为,在胁迫(如养分、水分等胁迫)强度很低且干扰强度剧烈变化的情况下,群落应该更容易受到入侵。

其它形式的胁迫如海拔、平均气温、土壤 pH 值、霜冻、水质以及盐碱度等和可入侵性关系的研究成果很少,还有待深入研究。基于以上胁迫对群落可入侵性的种种效应,我们引用一个简单的概念

模型来说明(图 1)^[14]。a 表示高强度胁迫可以降低群落可入侵性。1 代表高强度胁迫可以使外来种致死; 2 代表在低强度胁迫条件下,土著种对外来种有竞争优势,而在较高胁迫水平则外来种有优势; 3 代表除非有非常高的胁迫水平,否则外来种总是表现出对土著种的竞争优势。b 表示高强度胁迫也可以增加可入侵性。4 代表胁迫程度增加到一定程度,外来种表现出对土著种的竞争优势; 5 代表外来种总是表现出对土著种的竞争优势,即使是在高强度胁迫条件下也是如此。因为胁迫的存在,外来种往往和土著种存在对资源的竞争,该模型从另一个角度还说明,无需和外来入侵种竞争,高强度胁迫就可以阻止入侵(情况 1); 胁迫和竞争相结合可以防止入侵(情况 2); 或者只能延缓入侵而不能阻止入侵(情况 3); 以上 3 种情况在多数研究中得到了体现。在少数研究报道中,随着胁迫的增强,入侵种表现出竞争优势,低强度胁迫能够阻止入侵(情况 4) 或者只能延缓入侵(情况 5)。实验观察中,资源可利用率高时(即胁迫程度低),入侵种比土著种生长得更快; 资源可利用率低时(胁迫程度高),入侵种对土著种的竞争优势下降,这是入侵种和土著种最常见的两种差异表现。这个模型可以使我们更好地理解环境胁迫和入侵的相互关系,有助于比较土著种和外来植物在不同胁迫水平的表现行为。

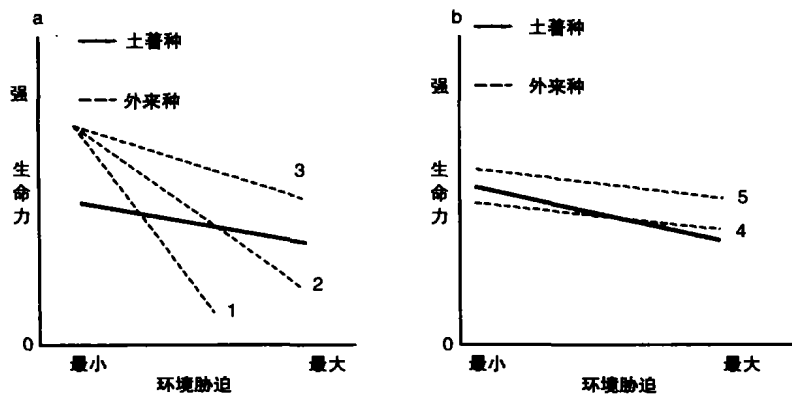


图 1 土著植物和外来植物的生命力与环境胁迫的关系

3 结语

生态系统或群落的可入侵性是入侵生态学研究的重点内容。尽管影响入侵的因素是多方面的,包括干扰、自然天敌、植被类型、土壤肥力、互利机制、物种组成、物种多样性、物种功能群多样性和胁迫

等,但综合以上研究,我们会发现,群落中资源可利用性是各因素影响入侵的一个共同内在机制,群落中可利用资源的多少是入侵种入侵成功与否的关键,增加可利用资源的同时将会减弱群落对入侵的抵抗力。当然,前提必须是入侵种能够利用这些资源,没有遇到来自土著种对资源强有力的竞争,

且这种竞争强度和可利用资源量成负相关,应该说这种前提在生物入侵过程中是普遍存在的。在以上介绍的可入侵性研究工作中,一些学者对生态系统或群落可入侵性的解释和观点会让人觉得可入侵性是群落一个固有特征。但如果按照群落资源可利用性理论来理解(这实际上也是他们用来解释可入侵性的出发点),一个群落的可入侵性程度并不是群落的静态特征,而是一个可变量,因为群落中可利用资源并不是一成不变的,会随着时间的变化出现波动,并且这种资源波动性和干扰以及波动性的环境条件是联系在一起的。对群落可入侵性程度的评估大多是定性的,在一定的繁殖体压力和一定的时间内,是否可以通过外来入侵种繁殖体的生存概率或种群建立的可能性大小、生物量的增加或入侵种的盖度等来衡量群落的可入侵性,这是一个值得关注的问题。

许多研究在考虑群落结构对可入侵性影响时,往往只注重植物物种多样性而忽略了群落中动物和微生物的多样性,譬如群落中某些食性广泛的食草动物、菌根真菌、固氮细菌、传播种子的动物或者传粉昆虫对入侵种入侵过程有可能起到直接或间接的积极作用,继而增加群落的可入侵性,包括各类生物在内的物种多样性丰富的群落就会更容易受到入侵。协同入侵也会影响到群落的可入侵性,即群落的可入侵性可以随着外来种数目的增加发生改变,尤其是外来种来自同一个发源地。Richardson 提出,许多生态系统越来越容易被入侵,因为它们包含有越来越多的食性广泛的动物、传粉者、菌根真菌和根瘤菌^[59]。但某些外来种病原体和食草天敌的引进也可能象生物防治希望的那样降低群落的可入侵性。

大量研究结果说明,群落可入侵性模式和机制远比我们想象的要复杂^[57]。多样性-可入侵性研究的许多控制实验在选择功能群类型和物种组成时的随意性也许是出现不同结论的原因之一。为什么一些群落对入侵有更强的抵制力?其抵抗机制是什么?要解释这些问题单纯依靠简单的观察是远远不够的。最新理论和实验研究趋势要求考虑多样性不仅是数量上的多样性,更要考虑物种功能群质的特征性。外来种的种群建成、幼苗存活以及外来种成熟植株生物量有可能是决定于入侵群落功能群特征性而非简单的功能群数量,这实际是一个考虑更多因素的生态多样性问题,而且生态多样性和环境胁迫变量相互作用所产生的间接效应也需要与理

论模型相结合来考虑,还需要实验和理论上的深入研究。

了解环境胁迫和群落可入侵性的相互关系,人类可以通过控制胁迫因子和胁迫强度的方法达到减少外来种入侵的目的,也可以阻止土著种的爆发。如由于人类有意无意的将大量的氮资源输入到自然生态系统,导致生物入侵越来越普遍,因此采取措施减少向大自然排放氮显得特别重要。利用胁迫与土著种繁殖体相结合控制入侵可能会更有效果。环境胁迫管理,也即是人为增加胁迫因素,让胁迫对一个系统的外来种有更多负面效应,同时尽可能减少对土著种的负面影响。一旦我们对胁迫和入侵的相互关系了解得更多后,胁迫管理也能成为一种治理生物入侵的防治策略。目前还很少有研究检验多重胁迫的效应,这方面还需要做深入研究。

值得一提的是,以上讨论的是群落可入侵性共性问题,而入侵种对群落或生态系统的入侵是具体的,不同入侵种入侵同一群落可能会有不同结果,所反映的群落可入侵性也会有所不同。目前研究生物入侵往往是通过具体的入侵种对具体群落的入侵,这也是可入侵性问题某些方面不确定性的原因之一。

参考文献

- [1] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, et al. Introduced species: a significant component of human-based global change [J]. *New Zealand J Ecol*, 1997, 21:1-16.
- [2] Wilcove D S, Rothstein D, Dubow J, et al. Quantifying threats to imperiled species in the United States [J]. *BioSci*, 1998, 48:607-615.
- [3] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control [J]. *Ecol Appl*, 2000, 10:698-710.
- [4] Lonsdale W M. Global patterns of plants invasions and the concept of invasibility [J]. *Ecology*, 1999, 80:1522-1536.
- [5] Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, et al. Biological invasion as global environmental change [J]. *Amer Sci*, 1996, 84:468-487.
- [6] Luken J O, Thieret J W. *Assessment and Management of Plant Invasion* [M]. New York: Springer, 1997.
- [7] Dukes J S. Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion [J]. *Ecol Appl*, 2002, 12:602-617.
- [8] Robinson G R, Quinn J F, Stanton M L. Invasibility of experimental habitat island in a California winter annual grassland [J]. *Ecology*, 1995, 76:786-794.
- [9] Brothers T S, Spingarn A. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indian old-growth forests [J]. *Conser Biol*, 1992, 6:91-100.

- [10] Richardson D M. Forestry trees as invasive aliens [J]. *Conser Biol*, 1998, 12:18–26.
- [11] Fleischmann K. Invasion of alien woody plants on the island of Mahe and Silhouette, Seychelles [J]. *J Veget Sci*, 1997, 8:5–12.
- [12] Greenberg C H, Crownover S H, Gordon D R. Roadside soils: a corridor for invasion of xeric scrub nonindigenous plants [J]. *Nat Areas J*, 1997, 17:99–109.
- [13] Harrison S. Local and regional diversity in a patchy landscape: native, alien, and endemic herbs on serpentine [J]. *Ecology*, 1999, 80:70–80.
- [14] Alpert P, Bone E, Hozapfel C. Invasiveness, invisibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants [J]. *Perspect Plant Ecol Evol System*, 2000, 3:52–66.
- [15] Belyea L R, Lancaster J. Assembly rules within a contingent ecology [J]. *Oikos*, 1999, 86:402–416.
- [16] Smith M D, Knapp A K. Exotic plant species in a C₄-dominated grassland: Invasibility, disturbance, and community structure [J]. *Oecologia*, 1999, 120:605–612.
- [17] Dukes J S. Biodiversity and invisibility in grassland microcoms [J]. *Oecologia*, 2001, 126:563–568.
- [18] McGrady-Steed J, Harris P M, Morin P J. Biodiversity regulates ecosystem predictability [J]. *Nature*, 1997, 390:162–165.
- [19] Tilman D. Community invasibility, recruitment limitation and grassland biodiversity [J]. *Ecology*, 1997, 78:81–92.
- [20] Stachowicz J J, Whitlatch R B, Osman R W. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem [J]. *Science*, 1999, 286:1577–1579.
- [21] Naeem S, Knops M H, Tilman D, et al. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors [J]. *Oikos*, 2000, 91:97–108.
- [22] Levine J M, D'Antonio C M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility [J]. *Oikos*, 1999, 87:15–26.
- [23] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles [J]. *Ecology*, 1999, 80:1455–1474.
- [24] Palmer M W, Maurer T. Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds [J]. *J Veget Sci*, 1997, 8:235–240.
- [25] Higgins S L, Richardson D M, Cowling R M, et al. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity [J]. *Conser Biol*, 1999, 13:303–313.
- [26] Lavorel S, Prieur-Richard A H, Grigulis K. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes [J]. *Divers Distri*, 1999, 5:41–49.
- [27] Odum E P. *Basic Ecology* [M]. Philadelphia: Saunders College Publishing, 1983. 46–50.
- [28] Symstad A J. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invisibility [J]. *Ecology*, 2000, 81:99–109.
- [29] Levine J M. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern [J]. *Science*, 2000, 288:852–854.
- [30] Andrew N L, Viejo R M. Ecological limits to the invasion of *Sargassum muticum* in Northern Spain [J]. *Aquatic Bot*, 1998, 60:251–263.
- [31] De Ferrari C M, Naiman R J. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington [J]. *J Veget Sci*, 1994, 5:247–258.
- [32] Petren K, Bolger D T, Case T J. Mechanisms in the competitive success of invading sexual gecko over an asexual native [J]. *Science*, 1993, 259:354–358.
- [33] Costello D A, Lunt I D, Williams J E. Effects of invasion by the indigenous shrub *Acacia sophorae* on plant composition of coastal grasslands in southeastern Australia [J]. *Biol Conser*, 2000, 96:113–121.
- [34] Milchunas D G, Lauenroth W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments [J]. *Ecol Monog*, 1993, 63:327–366.
- [35] Dukes J S, Mooney H A. Does global change increase the success of biological invaders? [J] *Trends Ecol Evol*, 1999, 14:135–139.
- [36] Baruch Z, Fernandez D S. Water relations of native and introduced C₄ grasses in a neotropical savanna [J]. *Oecologia*, 1993, 96:179–185.
- [37] Morgan J W. Patterns of invasion of an urban remnant of a species-rich grassland in southeastern Australia by non-native plants [J]. *J Veget Sci*, 1998, 9:181–190.
- [38] Bakker J P, Berendse F. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities [J]. *Trends Ecol Evol*, 1999, 14:63–68.
- [39] Jefferies R L, Maron J L. The embarrassment of riches: Atmospheric deposition of nitrogen and community and ecosystem process [J]. *Trends Ecol Evol*, 1997, 12:74–78.
- [40] Wedin D A, Tilman D. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands [J]. *Science*, 1996, 274:1720–1723.
- [41] Stock W D, Wienand K T, Baker A C. Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: Evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance values [J]. *Oecologia*, 1995, 101:375–382.
- [42] Burke M J M, Grime J P. An experimental study of plant community invasibility [J]. *Ecology*, 1996, 77:776–790.
- [43] Kolb A. Patterns of biological invasions in a California coastal grassland — the role of environmental stress [D]. M. Sc. thesis, Amherst: University of Massachusetts, 1999.
- [44] Sheley R L, Olson B E, Larson L L. Effects of weed seed rate and grass defoliation level on diffuse knapweed [J]. *J Range Manag*, 1997, 50:39–43.
- [45] Hobbs R L, Mooney H A. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annuals grassland dynamics [J]. *Ecology*, 1991, 72:59–68.
- [46] Brooks M L. Habitat invasibility and dominance by alien annual plants in the western Mojave Desert [J]. *Biol Invas*, 1999, 1:325–337.
- [47] Milchunas D G, Lauenroth W K. Inertia in plant community structure: State changes after cessation of nutrient-enrichment stress [J]. *Ecol Appl*, 1995, 5:452–458.
- [48] Hamilton J G, Hozapfel C, Mahall B E. Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native

- annual grasses in California [J]. *Oecologia*, 1999, 121:518–526.
- [49] Fox G A. The evolution of life history traits in desert annuals-adaptation and constraint [J]. *Evol Trends Plants*, 1992, 6: 482–499.
- [50] Cleverly J R, Smith S D, Sala A, et al. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave Desert floodplain: the role of drought [J]. *Oecologia*, 1997, 111:12–18.
- [51] Nernberg D, Dale M R T. Competition of five native prairie grasses with *Bromus inermis* under three moisture regimes [J]. *Can J Bot*, 1997, 75:2140–2145.
- [52] White T A, Campbell B D, Kemp P D. Invasion of temperate grassland by a subtropical annual grass across an experimental matrix of water stress and disturbance [J]. *J Veget Sci*, 1997, 8: 847–854.
- [53] Hobbs R L, Atkins L. Effects of disturbance and nutrient addition on native and introduced annual in plant communities in western Australian wheat-belt [J]. *Austr J Ecol*, 1988, 13:171–179.
- [54] Duggin J A, Gentle C B. Experimental evidence on the importance of disturbance intensity for invasion of *Lantana camara* L. in dry rainforest-open forest ecotones in North-Eastern Australia [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 109:279–292.
- [55] Silander J A, Klepeis D M. The invasion ecology of Japanese barberry (*Berberis thunbergii*) in the New England landscape [J]. *Biol Invas*, 1999, 1:189–201.
- [56] Richardson D M, Allsopp N, D'Antonio C M, et al. Plant invasions — the role of mutualisms [J]. *Biol Rev*, 2000, 75:65–93.
- [57] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion [J]. *Science*, 2000, 290:521–523.