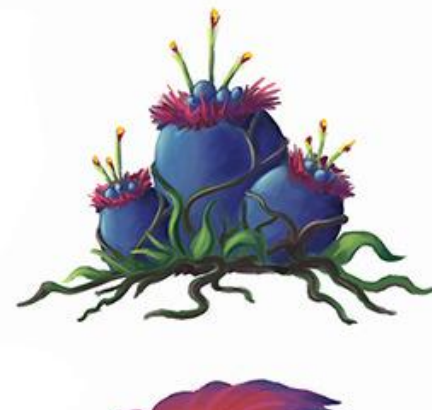


入侵生态学

北京林业大学 自然保护区学院



回顾-种群传入

- 1.生物入侵存在几个阶段？
- 外来种的入侵是一个复杂的生态学过程，通常包括种群传入、定殖、潜伏、定殖、爆发等几个过程。
- 2. 什么是种群传入？
- 种群传入是生物入侵过程中的第一个阶段，指物种离开原产地(或原分布区)迁移到新的生态环境中。
- 3. 什么是入侵途径？
- 种群传入必须经过某一途径才能实现，而这些物种传入所凭借的自然或人为的方式、方法称为入侵途径(introduction pathway)。

回顾-种群传入

- 4. 什么是自然传入、无意传入？
- 自然传入(natural introduction)指的是在完全没有认为影响情况下物种自然扩散至某一区域。
- 无意传入(unintentional introduction 或 accidental introduction)是外来种借助人类各类类型的运输、迁移活动等传播扩散而发生的。
- 5. 为什么存在有意传入？
- (1)作为牧草和饲料而引入；
- (2)作为观赏物种的而引入；
- (3)作为药用植物的而引入；
- (4)作为改善环境植物而引入；
- (5)用于（动物）养殖目的而引入。

回顾-种群定殖

- 1. 什么是种群定殖？
- 种群定殖(population colonization)或种群建立(population establishment)是生物入侵过程的第二个阶段，指外来种传入后初始种群适应新环境，并开始自我繁衍与建立种群的过程，也可以简单地理解为能够定殖下来并开始维持种群自我繁殖。
- 2. 什么是归化？
- “归化的”是指外来种通过显示和发展其自身在野外或原产地中就已具备的潜在可控性状对新环境进行自动适应，它反映一个自然转移的、非人为介导的过程，是外来种定殖与进化过程的自然结果。归化对生态系统的影响是不确定的，并不一定导致危害。

回顾-种群定殖

- 3. 什么是繁殖体压力？
- 繁殖体压力包含两方面的含义，一是单次传入某地的繁殖体数量(propagule size)，二是传入该地的次数。繁殖体压力=传入次数 $\times$ 单次传入的平均数量，或者将各次传入的数量累计后得到；用来衡量某一特定外来种的种群基数及其与定殖成功概率大小的关系。
- 4. 什么是繁殖体压力假说？
- 许多外来种的繁殖体压力与定殖概率之间存在正相关关系，即外来种每次传入的个体数量越大、传入的次数越多，繁殖体压力越大，就越有利于定殖。

回顾-种群定殖

- 5.如何解释繁殖体压力和定殖关系的定量描述:

$$P(n)=1-(d/b)^n =1-(1-r/b)^n$$

式中， $P(n)$ 为定殖概率; b 和 d 分别为出生率和死亡率。 r 是外来物种的初始增长速率, $r = b-d$, 假设 $b>d$; n 是外来物种的初始繁殖体数量。

- 根据上述公式可看出:①在出生率和死亡率不变的条件下，外来物种初始繁殖体数量(n)较大时成功定殖的概率 $P(n)$ 较高，反之则定殖概率较低;②当外来物种的死亡率较低时(即 r 值较高)，定殖对初始繁殖体数量的依赖较小，但是当死亡率较高时(即 r 值较低)，则需要较高的繁殖体数才能成功定殖。

回顾-种群定殖

- 6. 高繁殖体压力促进定殖的理论依据是什么？
- (1)对两性生殖的外来种而言，繁殖体压力较高时，个体之间相遇的概率相对较大，有助于发现有效的配偶(配子)，从而提高成功繁殖的概率，促进后代数量增长。
- (2)是对个体之间存在聚集、互作等行为的外来种而言，较大的繁殖体压力有利于不同个体合力抵御天敌或制服猎物，或者在与其他物种竞争食物、生存空间的过程中使其处于优势，或者有助于克服一些不利的环境条件，提高外来种占领新环境、利用资源的能力。
- (3)较高的繁殖体压力还有助于提高外来种的遗传多样性，为未来的种群扩张和适应性进化奠定基础。
- 换言之，繁殖体压力较大时有利于减少瓶颈效应(bottleneck effect)、阿利效应(Allee effect)等制约因素对传入种群的不利影响，使更多的个体能克服环境阻力而存活下来，并为后面的种群扩张奠定遗传基础。

目录

第二节 种群定殖

1. 相关术语
2. 繁殖体压力对定殖的影响
3. 外来种自身特性对其定殖的影响
4. 种间关系对定殖的影响
5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

目录

第二节 种群定殖

1. 相关术语
2. 繁殖体压力对定殖的影响
3. 外来种自身特性对其定殖的影响
4. 种间关系对定殖的影响
5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

3.外来种自身特性对其定殖的影响

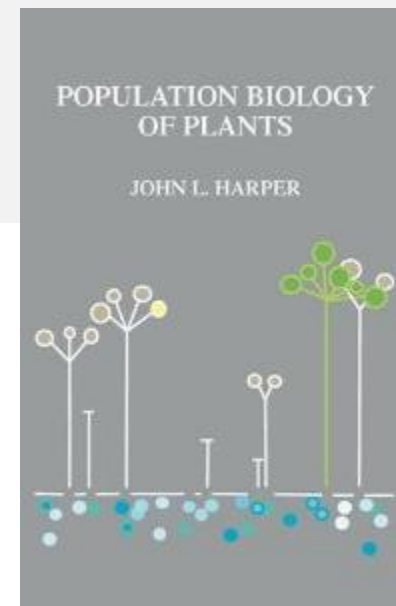
- 外来种的定殖过程、定殖能力将会受到许多生物或非生物学因子的影响。
- 其中，生物因子既包括外来种本身的多种生物学和生态学特性，如个体大小、繁殖特性、生长速率、资源利用能力、竞争或防御天敌的能力、表型可塑性水平等，还包括入侵地土著种(外来种的寄主竞争者、天敌、互利共生者等)的诸多特性，如丰富度、对外来种的竞争、捕食和寄生能力等。
- 非生物因子则包括入侵地的土壤营养成分、水分(或湿度)、光照、温度、空气(如CO₂浓度)、空间等环境基质或资源的状况，以及入侵地的地理位置(如处于大陆还是岛屿上)、生态系统被干扰的状况等。

3.外来种自身特性对其定殖的影响

- 1. 繁殖特性
- 外来种的繁殖特性对其在新栖息地种群的建立起到决定性作用。
在植物中，很多入侵种具有很强的繁殖能力，能通过种子或营养体快速、大量繁殖，十分有利于定殖。
- 例如，甘松茅(*Nardus stricta*)、紫茎泽兰等入侵植物能通过无融合生殖的方式产生大量种子，即使在缺乏传粉者的情况下也易定殖。尤其是能进行营养繁殖的一些入侵植物，单次传入少数个体(或植株片段)往往就能建立种群。
- 同理，在动物中，一些能进行无性生殖的物种仅一次传入就有可能建立种群，定殖所需的繁殖体压力很小，如小火蚁(*Wasmannia auropunctata*)。

3.外来种自身特性对其定殖的影响

- 在所有外来植物种中，克隆植物占据相当大的比率,而且世界上最具有入侵性的植物也往往是克隆植物(Pyšek 1997; Liu et al. 2006)。
- 我国126种入侵植物中，克隆植物有56种，占44%；入侵性最强的32种中有21种是克隆植物，占66% (Liu et al. 2006)
- 世界范围内的恶性入侵克隆植物：空心莲子草、凤眼莲、薇甘菊、大米草、互花米草、飞机草、紫茎泽兰、加拿大一枝黄花和南美蟛蜞菊..... (Lowe et al. 2000; Weber 2003; Liu et al. 2006)。



1977

Population Biology and
Evolution of Clonal Organisms

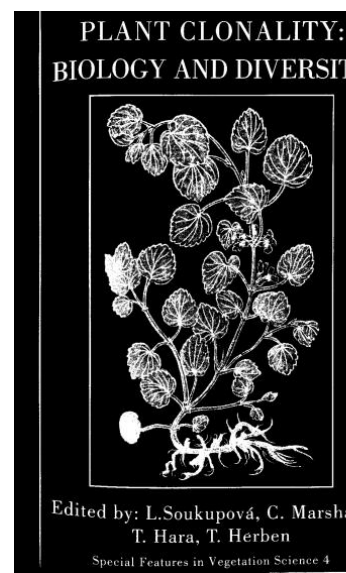
Edited by
Jeremy B.C. Jackson
Leo W. Buss
Robert E. Cook

CLONAL GROWTH IN PLANT:
REGULATION AND FUNCTION

Edited by Jan van Groenendael and Hans de Kroon

SPB Academic Publishing by 1990

1990



1992

ABSTRACTA
BOTANICA

Volume 19

Clonality in Plant Communities

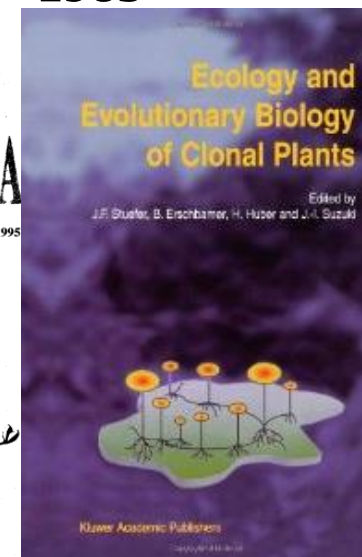
Edited by B. Oborny & J. Podani

Published by the Department of Plant Taxonomy and Ecology,
L. Eötvös University, Budapest

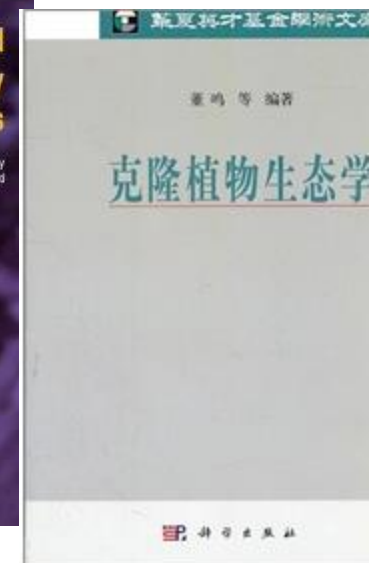
1995

YALE UNIVERSITY PRESS
New Haven, Connecticut

1985



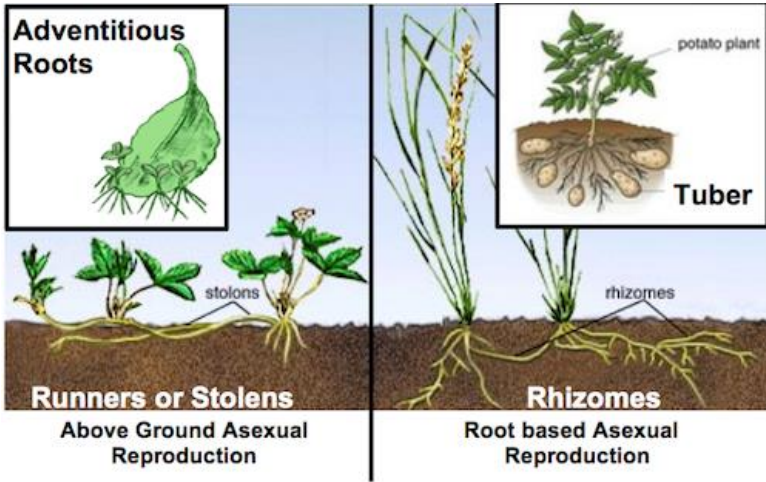
1997



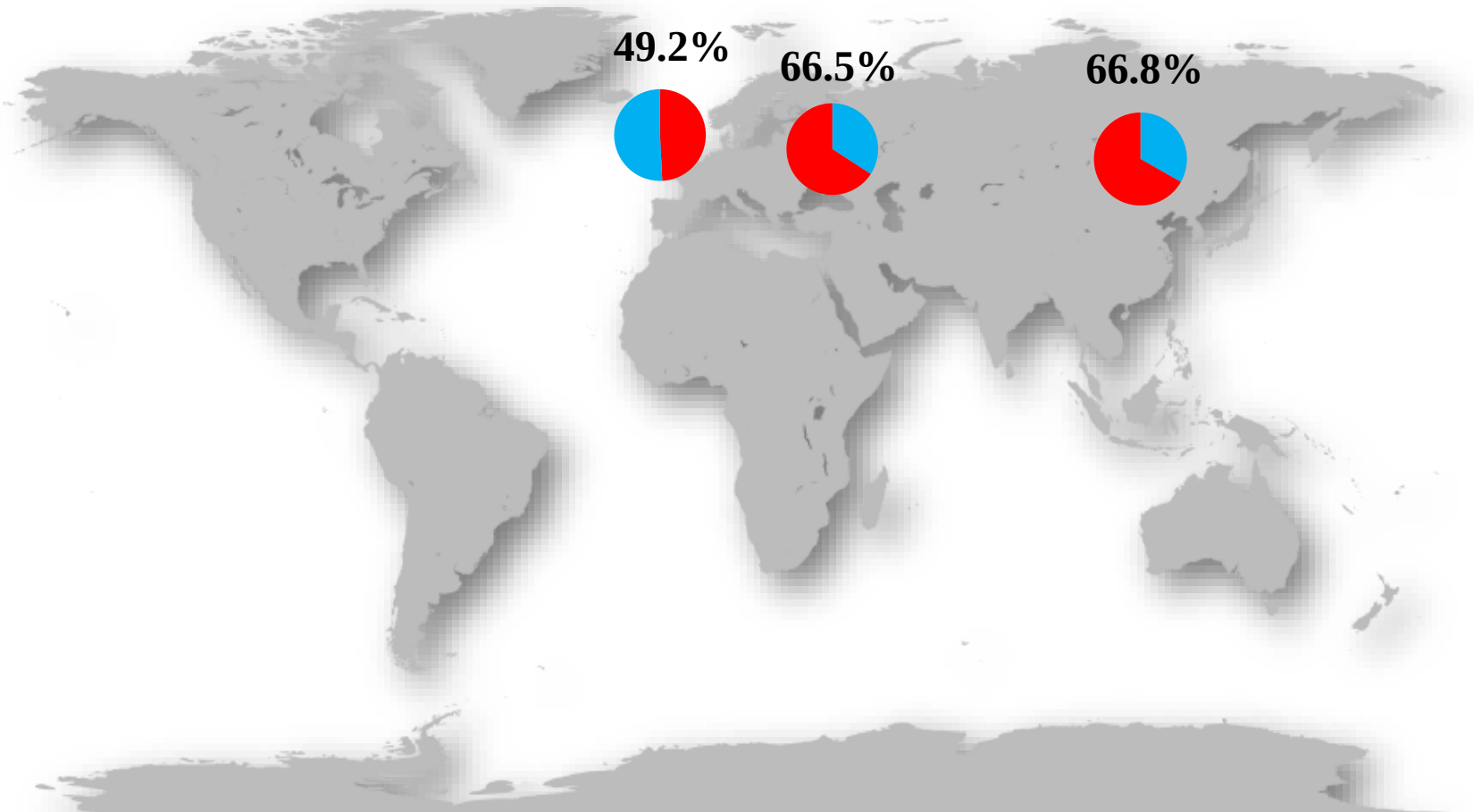
2011

一些科学家对克隆植物在生态系统中的分布情况也进行了研究：

- 1, 英国49.2%的高等植物为克隆植物
- 2, 中欧, 对大约2600种高等植物进行调查, 发现克隆植物的比例为66.5%
- 3, 中国湿地中克隆植物的比例为66.8%。



■ Clonal ■ Non-clonal



(van Groenendael & de Kroon 1990; Klimes et al. 1997; Song et al. 2002)

克隆性 clonality: 是生物在自然条件下自发地产生与亲代遗传结构相同的新个体的生物学过程(能力), 简言之, 是生物自发地自己克隆自己的过程。



↑ 这棵挪威
勒特国家公园，但为了保护这棵树，Sussman 发布时隐去



↑ 外号「地底森林」



↑ 这片 Mojave Yucca 地



↑ Tasmania 岛上的 De
它们——只是看起来像
场大火，大部分「它们」已经死亡，小部分还存活着。去到那里必须套上鞋套，以免带入细菌等微生物造成物种入侵



↑ 西班牙 Balearic 岛中名为「Posidonia」的海草，古代无性繁殖生物体，存活距今已经有 10 万年了，几乎是跟我们远古的南非祖先生活在同一时期的植物

<https://zhuanlan.zhihu.com/p/24348034>

https://www.ted.com/talks/rachel_sussman_the_world_s_oldest_living_things



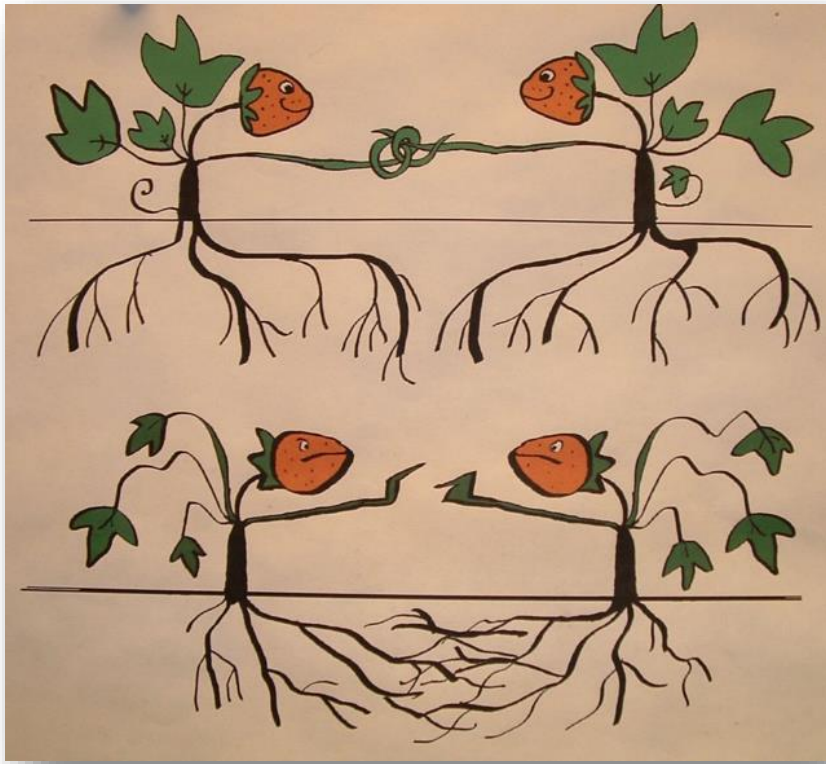
Rachel Sussman · Artist, photographer

Rachel Sussman is on a quest to celebrate the resilience of life by identifying and photographing continuous-living organisms that are 2,000 years or older, all around the world.



3.外来种自身特性对其定殖的影响

- **2.竞争力和可塑性**
- 有些外来种具有很强的竞争能力或生态可塑性，它们仅需少数初始个体即能成功定殖。例如，红火蚁的竞争力往往强于土著种，只要传入一头已交配的雌性蚁就可能定殖。又如，空心莲子草生态型可塑性水平极高，既可以在水中生长，也可以入侵到陆地，故即使在传入数量很少的情况下也容易定殖。



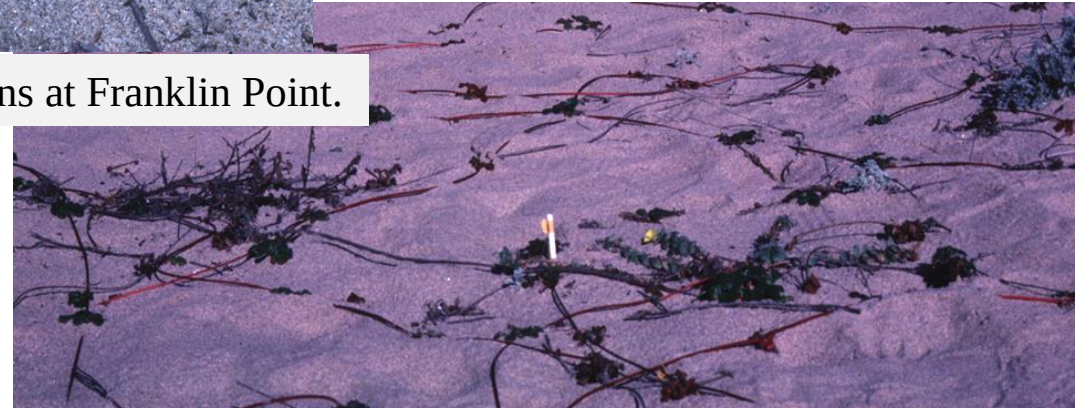
- 克隆内生理整合 (physiological integration)：克隆内分株之间的物种(水分、碳水化合物和次生代谢产物)和/或信号传输，并改变了相连分株的行为。



A ramet initiating new stolons at Franklin Point.

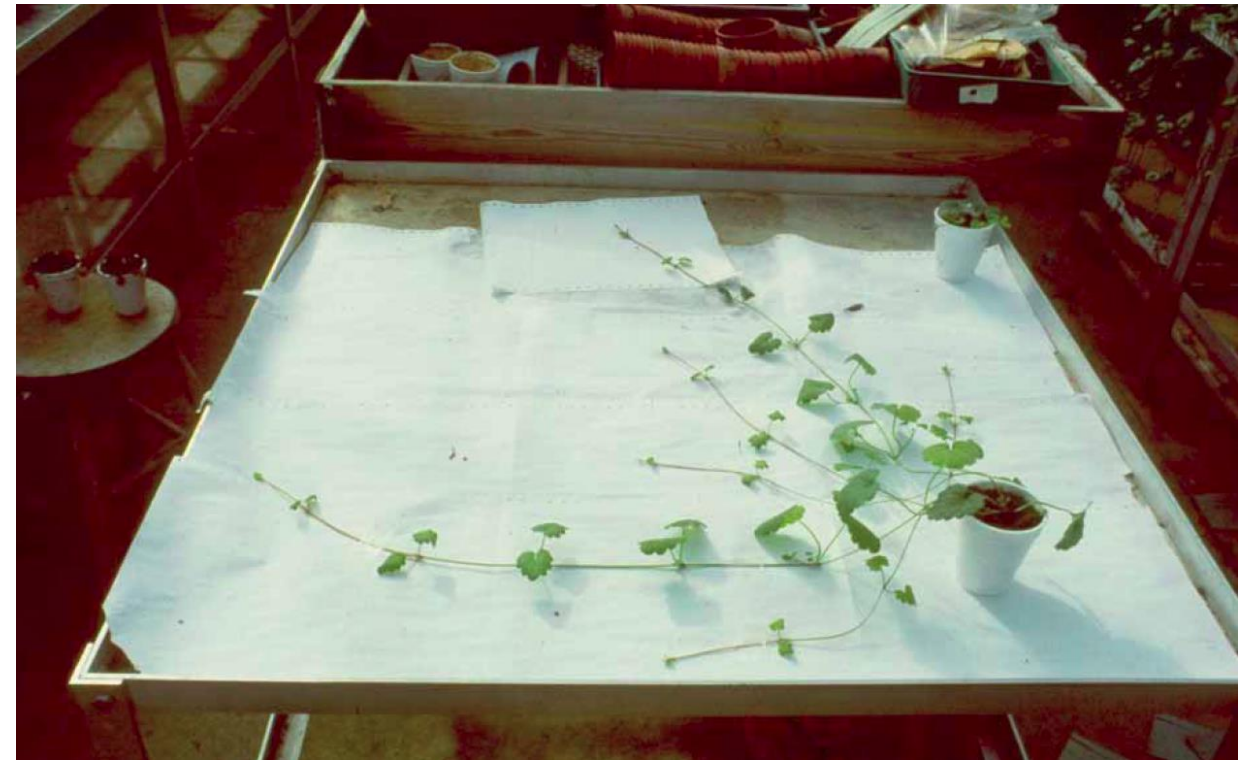
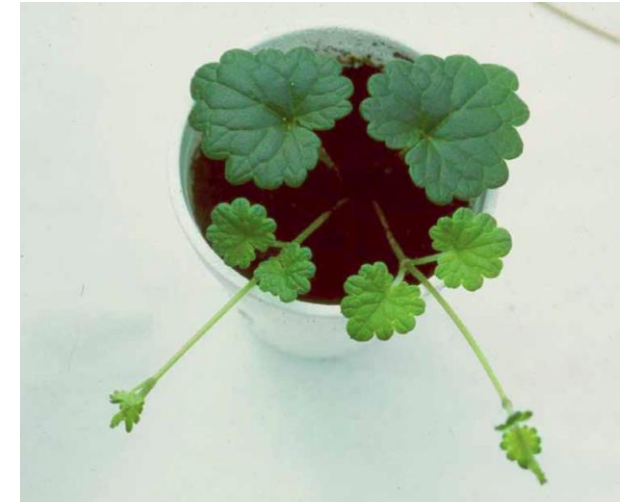


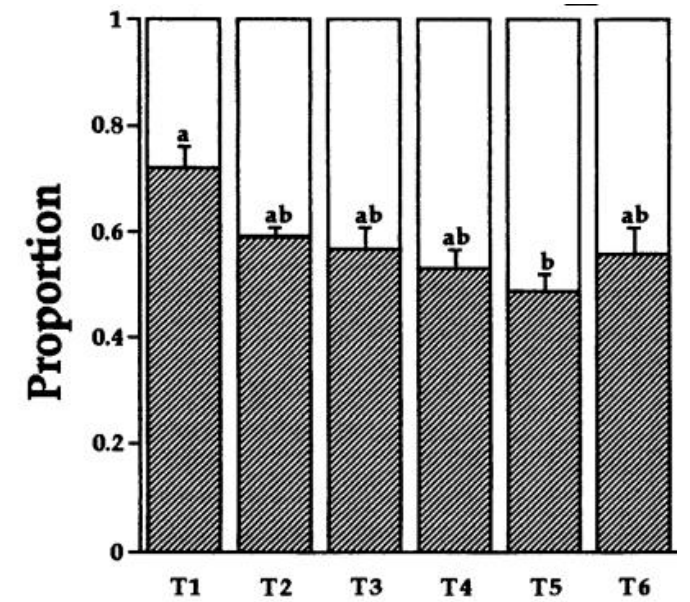
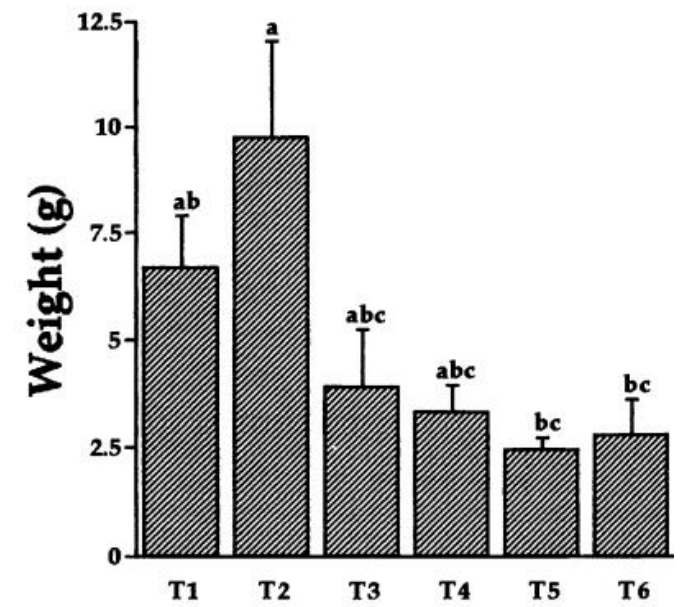
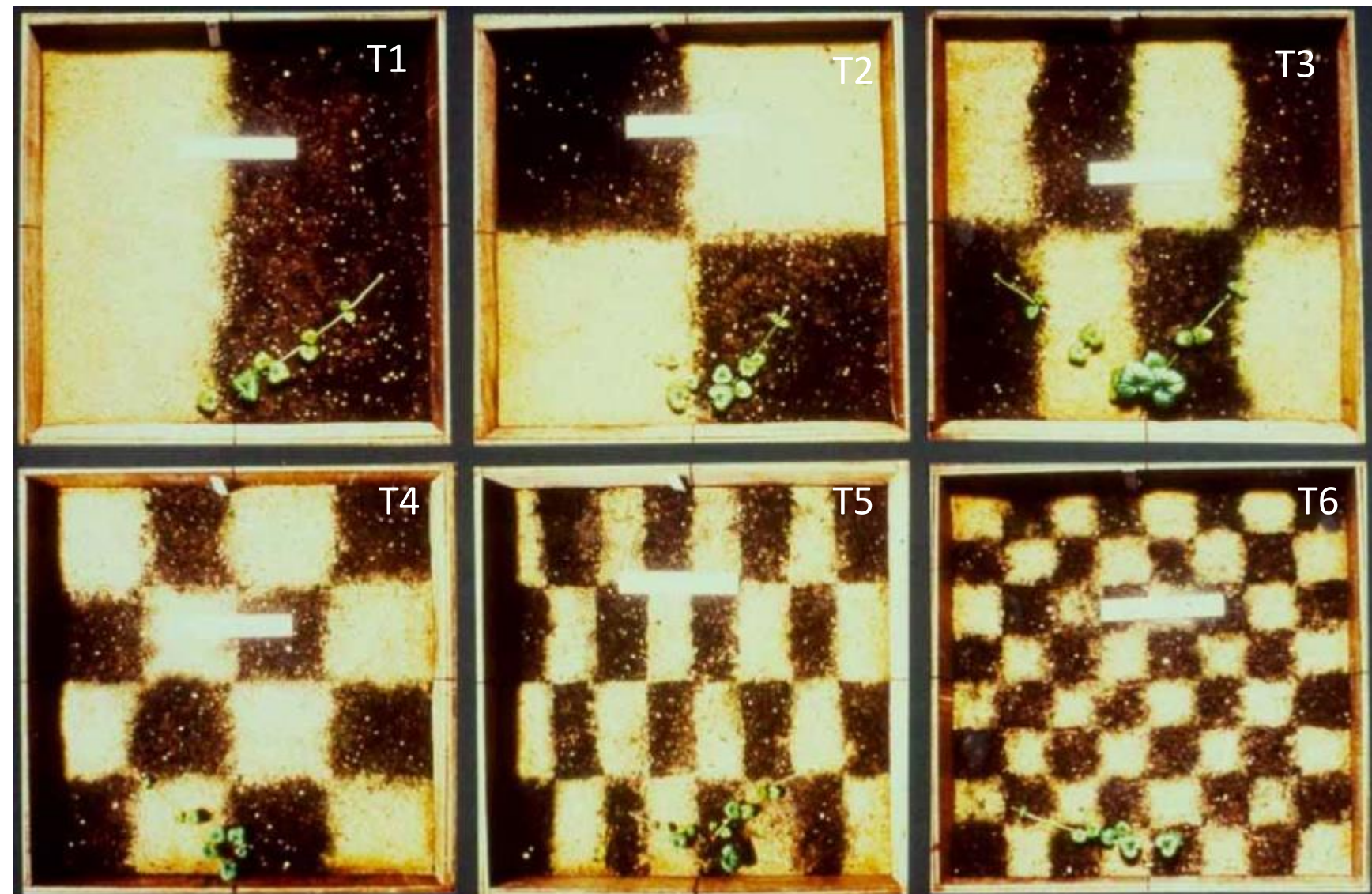
Fragaria chiloensis growing with *Bromus carinatus* in coastal grassland in northern California.



Fragaria chiloensis on coastal sand dunes at Franklin Point, California. Clones often form linear arrays of 3-12 ramets along a stolon.

- 觅食行为：也称分株选择性放置(Seletive placement of ramets), 是指在资源异质性分布的生境，尤其是资源斑块性分布的生境中，克隆植物为了提高克隆水平上的资源获取，在其克隆生长过程中，通过克隆可塑性和克隆整合性，将较多的分株放置到资源较丰富的小生境中的选择性放置方式。





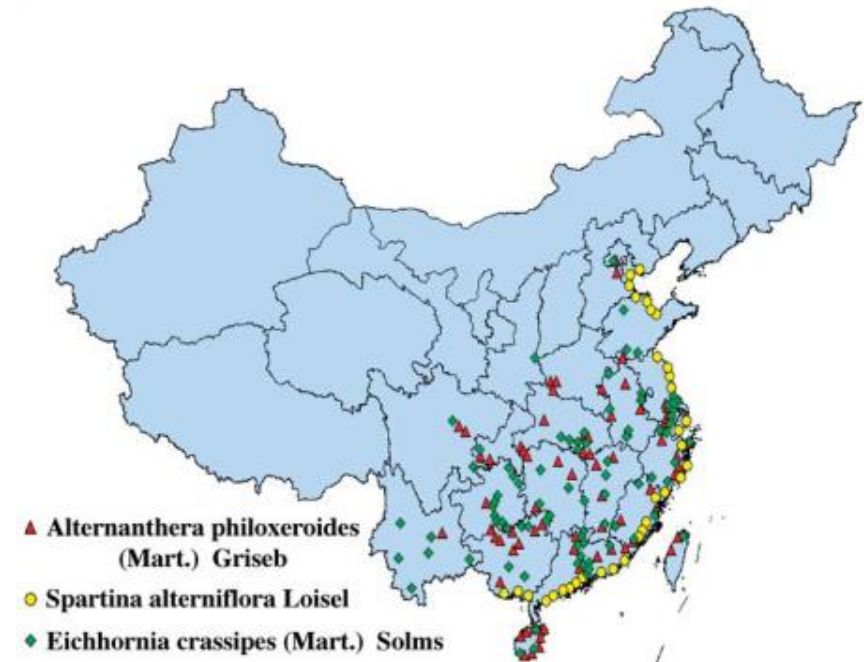
Wijesinghe and Hutchings (1997) Journal of Ecology

3.外来种自身特性对其定殖的影响

• 3.生态幅度

- 每一种生物对每一种生物和非生物生态因子都有一个耐受范围，即存在一个生态学上的最低点和最高点，在最低点和最高点(或者称为耐受性的下限和上限)之间的范围称为生态幅度(ecological amplitude)。

一般而言，成功的外来种对各种环境因子的适应幅度较广，对环境有较强的忍耐力，如耐阴、耐贫瘠土壤、耐污染等。这些特性使外来种在新栖息地建立种群时具有更强的适应性。



3.外来种自身特性对其定殖的影响

- 例如，空心莲子草对温度具较宽的适应范围，其根和地下匍匐茎在-5~3℃条件下冷冻3~4 d后仍不死亡;当水温降至。0℃时，虽然水面植株已冻死、水下部分仍有活力;在贫瘠土壤中经30 d, 35℃以上高温及干旱处理后仍能正常生长:被铲除的根茎经曝晒1~2 d仍能存活;深埋1 m以下的根茎数年不死，仍能继续膨大生长。



目录

第二节 种群定殖

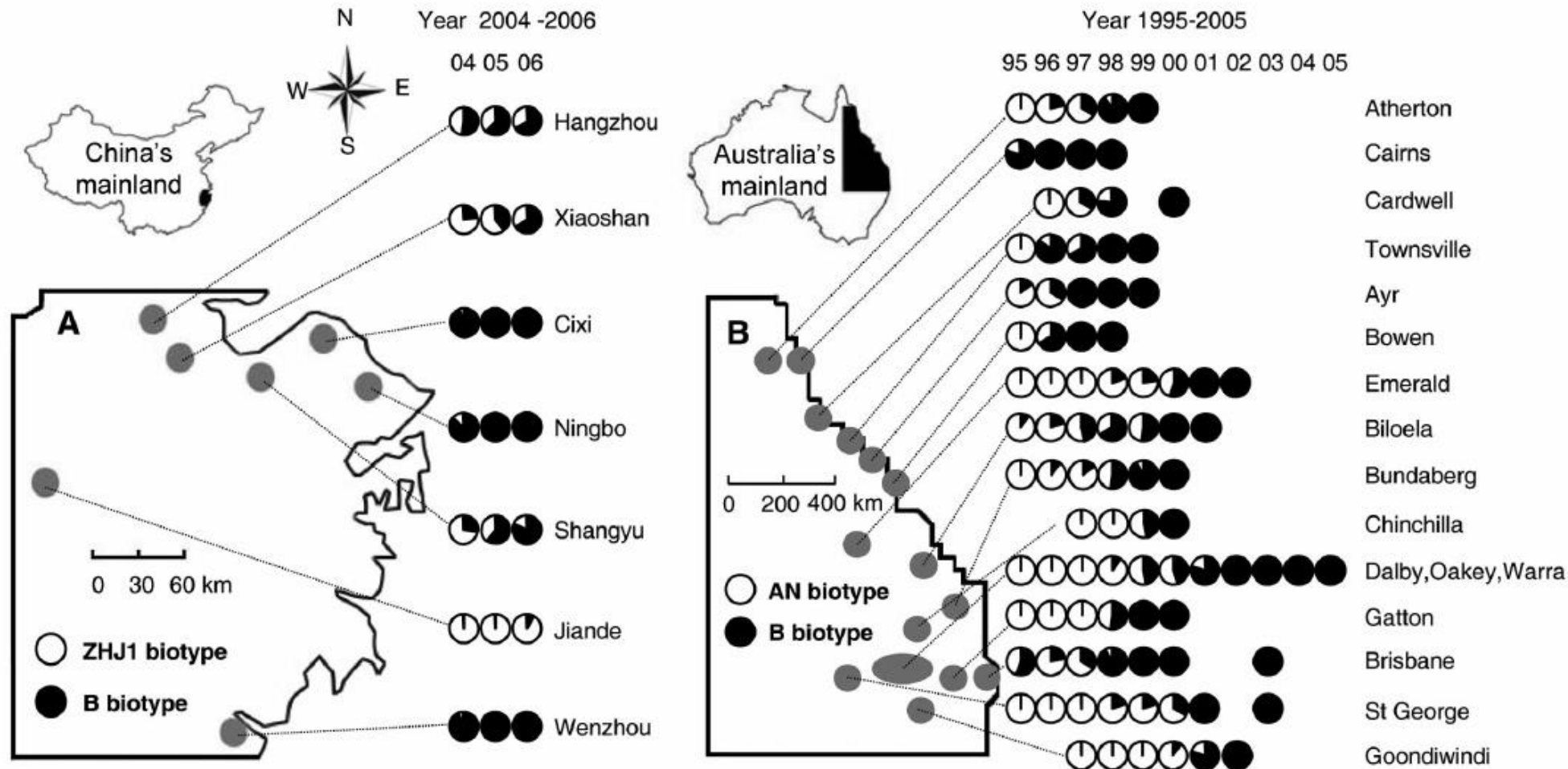
1. 相关术语
2. 繁殖体压力对定殖的影响
3. 外来种自身特性对其定殖的影响
4. 种间关系对定殖的影响
5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

4. 种间关系对定殖的影响

- 1.种间竞争
- 在新栖息地的环境条件下，成功的入侵种的竞争能力往往强于处于相似生态位的土著种，能通过排挤土著种来占据更多的生态位，从而有利于自身种群的建立。
- 例如，入侵我国的烟粉虱MEAM1隐种(通常称为B型烟粉虱)能利用“非对称交配互作”(asymmetric mating interaction)来驱动自身种群数量增长，同时还抑制土著烟粉虱种群增长，从而实现快速入侵和扩张并取代土著烟粉虱的目的(Liu et al., 2007)。

Asymmetric Mating Interactions Drive Widespread Invasion and Displacement in a Whitefly

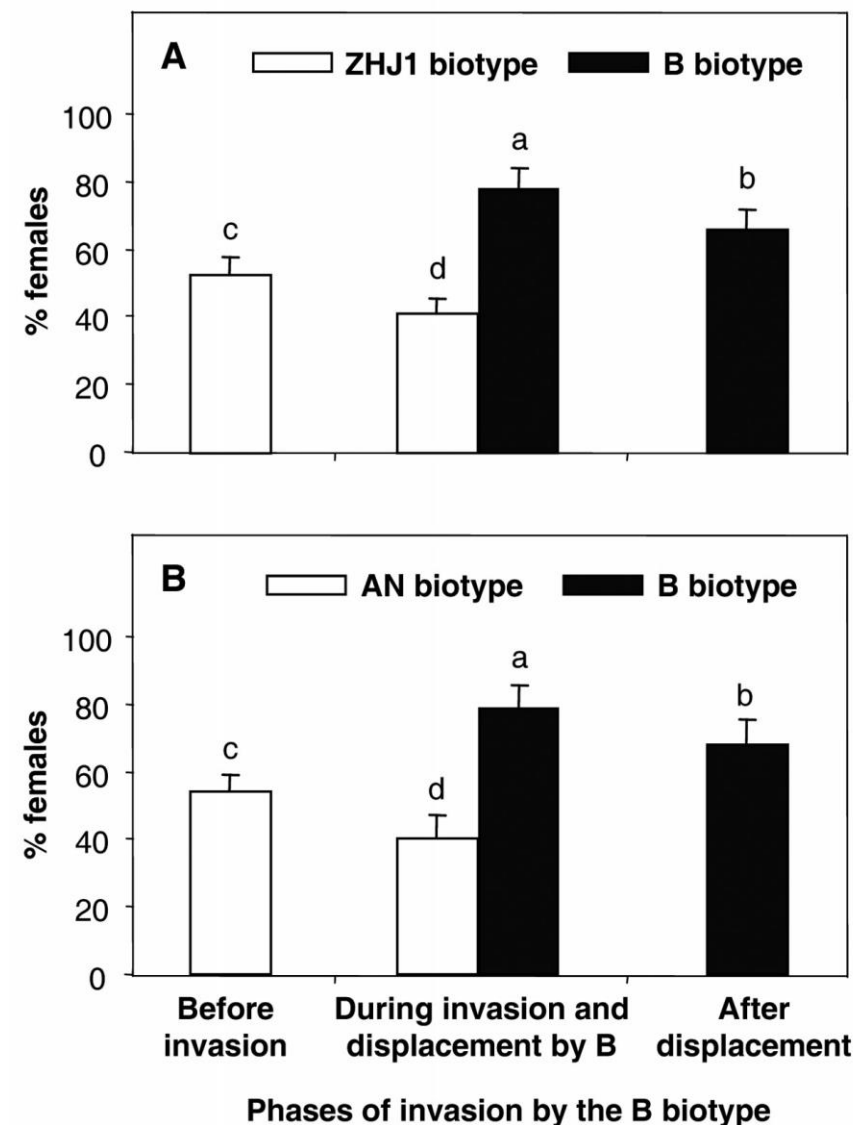
Shu-Sheng Liu,^{1*} P. J. De Barro,² Jing Xu,¹ Jun-Bo Luan,¹ Lian-Sheng Zang,¹ Yong-Ming Ruan,¹ Fang-Hao Wan³



Asymmetric Mating Interactions Drive Widespread Invasion and Displacement in a Whitefly

Shu-Sheng Liu,^{1*} P. J. De Barro,² Jing Xu,¹ Jun-Bo Luan,¹ Lian-Sheng Zang,¹ Yong-Ming Ruan,¹ Fang-Hao Wan³

- [实验依据] 当把土著烟粉虱的一头雌成虫、一头雄成虫和一头入侵的B型烟粉虱雄成虫放在一起时，后者能显著干扰土著烟粉虱的交配，使其平均交配时间从171 s缩短至126 s，后代雌性比例从44.3%下降至32.5%;但是，反过来，土著烟粉虱和B型烟粉虱间互作则是对B型烟粉虱有利的，可增加其交配频率，提高卵子受精率和后代雌性比例。



4. 种间关系对定殖的影响

- 为了克服种间竞争带来的不利影响，外来种往往需要提高繁殖体压力来实现定殖。
- 例如，在美国马里兰，当土著水生植物美洲苦草(*Vallisneria americana*)先通过生长占据空间后，由于氮、磷等营养物质被其大量消耗，外来水生植物轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)的定殖会受到不利影响，此时需提高繁殖体压力才能克服前者的竞争作用而成功入侵(Chadwell and Engelhardt, 2008)。

<https://www.invasivespeciesinfo.gov/aquatics/main.shtml>



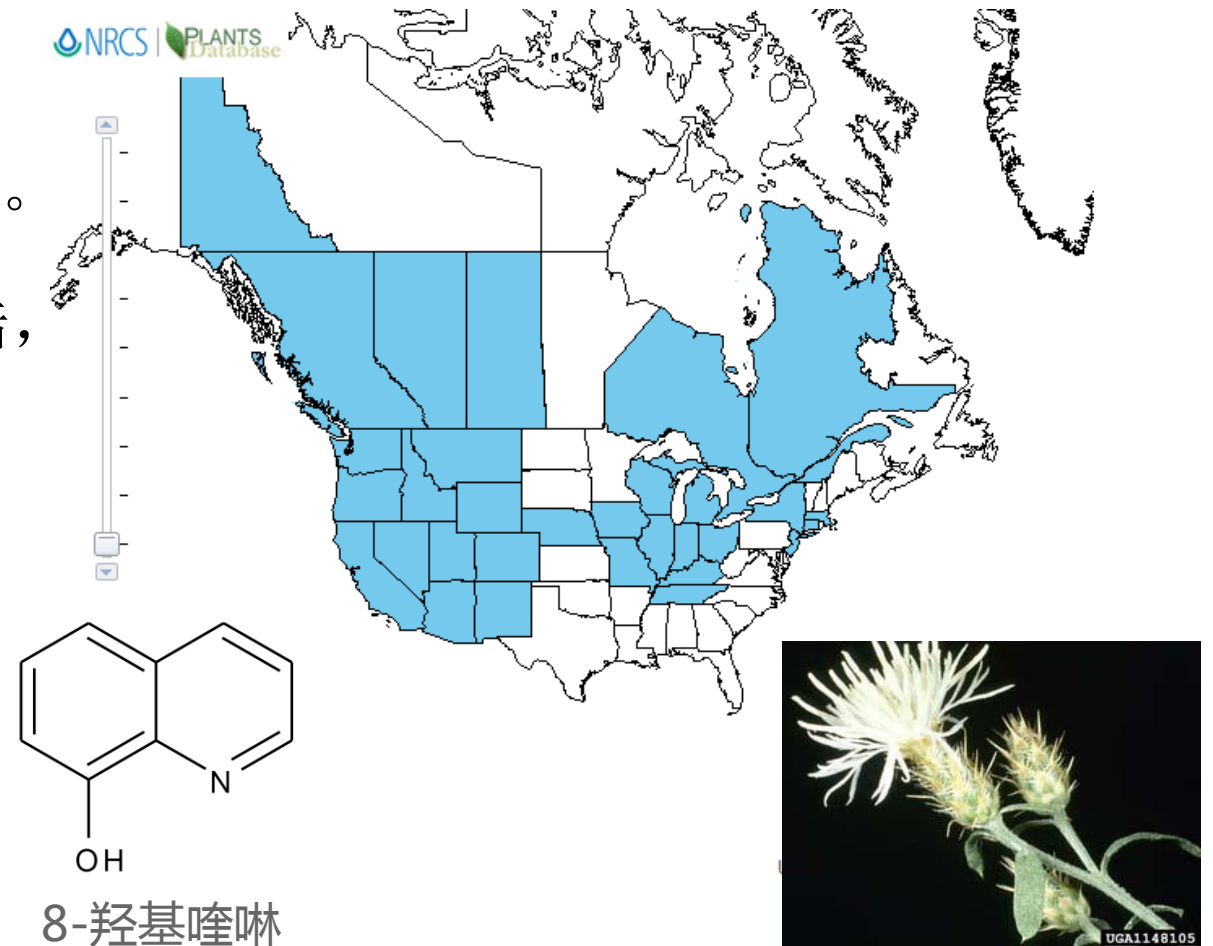
4. 种间关系对定殖的影响

• 2.种间抑制

外来种与土著种之间往往存在着相互抑制作用，有时是影响外来种入侵的关键因素。

以杂草铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)和伴生植物的关系为例：在原产地欧亚大陆，由于根系的吸收能力、生长速度显著受到伴生植物分泌物的抑制，铺散矢车菊对伴生植物不造成很大的危害；

在入侵地北美洲，情况相反，铺散矢车菊在根系竞争中占据优势，故入侵后能迅速建立种群并泛滥成灾(Callaway and Aschehoug, 2000)。



4. 种间关系对定殖的影响

• 2. 种间抑制

外来种与土著种之间往往存在着相互抑制作用，这类影响在动物和植物中都存在，有时是影响外来种入侵的关键因素。

以杂草铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)和伴生植物的关系为例：在原产地亚欧大陆，由于根系吸收磷的能力、生长速度显著受到伴生植物根系的分泌物抑制，铺散矢车菊对伴生植物不造成很大的危害；

在入侵地北美洲，情况相反，铺散矢车菊根系分泌物会显著抑制伴生植物的生长而在竞争中占据优势，故入侵后能迅速建立种群并泛滥成灾(Callaway and Aschehoug, 2000)。

[http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/1540-9295\(2004\)002%5B0436:NWISAT%5D2.0.CO;2/abstract](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/1540-9295(2004)002%5B0436:NWISAT%5D2.0.CO;2/abstract)



Figure 4. *Centaurea maculosa*, an invader of many communities in North America. The roots of this species exude large amounts of (±)-catechin, an isomer with chelating, phytotoxic, and antimicrobial properties.



Figure 1. A Mongol warrior wielding the recurve bow.

THE ECOLOGICAL SOCIETY OF AMERICA

Frontiers in Ecology
and the Environment

Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability

Ragan M Callaway and Wendy M Ridenour



Ragan Callaway

Professor



University of Montana

Missoula, United States

4. 种间关系对定殖的影响

- 3. 天敌寄生或捕食
- 目前普遍认为，外来种传入新栖息地后，由于摆脱原产地天敌(病原体、捕食者、寄生虫等)的控制，很容易在入侵地建立种群。基于该观点，从原产地引进天敌进行生物防治已成为控制外来种的重要手段。
- 最经典的案例如澳洲瓢虫(*Rodolia cardinalis*)防治柑橘吹绵蚧(*Icerya purchasi*)。1860年，柑橘吹绵蚧从澳大利亚传入美国加利福尼亚后，其种群迅速扩张，很快成为柑橘的一种重要害虫，对当地刚刚兴起的柑橘产业造成了严重威胁。其原因是在原发生地澳大利亚，由于有大量天敌控制，该虫发生和危害程度低，而在新入侵地因缺乏天敌而导致其暴发。1888年，美国首次从澳大利亚引入澳洲瓢虫，释放于加利福尼亚柑橘园，较短时间内就成功控制了柑橘吹绵蚧的危害。



Figure 1. A native Galapagos plant, uva de mar (*Scaveola plumieri*), at Playa Tortuga, Isla Santa Cruz heavily infested with *I. purchasi*.



Figure 2. Adult *Icerya purchasi*. Note the small reddish crawler on the dorsal surface.



Figure 3. Often invasive ant species are associated with *I. purchasi* populations in the Galapagos because this pest excretes a rich sugary waste product called honey dew that ants harvest.



Figure 4. Honey dew that drips onto leaves provides a nutritive food source for disfiguring black sooty molds that may kill individual leaves.



Figure 5. Adult *R. cardinalis* attacking *I. purchasi*.



Figure 6. The *R. cardinalis* larva ignores the dome-shaped *Ceroplastes* sp. and readily attacks the *I. purchasi* adult.

Biological Control of *Icerya purchasi* with *Rodolia cardinalis* in the Galapagos



Prepared by Mark Hoddle, Extension Specialist and Director of Center for Invasive Species Research
mark.hoddle@ucr.edu

http://biocontrol.ucr.edu/rodolia/rodolia_icerya_biocontrol_galapagos.html

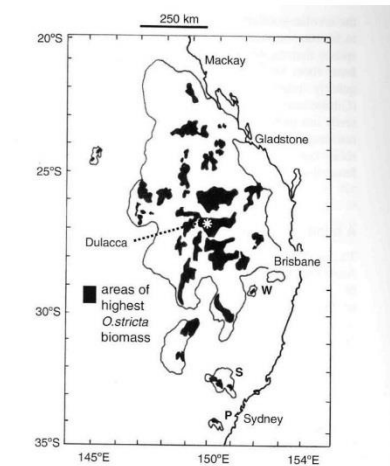


Fig. 4. Occupation of 25×10^6 ha of central eastern Australia by *O. stricta* in 1925 showing earliest recorded locations at Paramatta (P), at Scone (S), at Warwick (W), and the location of the Dulacca research station (redrawn from Mann, 1970).



Property infestation before the release of cactoblastis



The same property following cactoblastis release

Opuntia stricta – prickly pear



入侵的仙人掌是 Prickly Pears (主要为 *Opuntia stricta*)，引进的防治昆虫是 Cactus Moth(*Cactoblastis cactorum*)。昆士兰政府官网关于此段历史的文章:[The prickly pear story](https://www.zhihu.com/question/22787394/answer/72098330)。

4. 种间关系对定殖的影响

- 在的外来种传入、定殖过程中，随着种群密度的增大，各种因子的作用强度(一般以种群死亡率为指标)呈现出不同的动态变化。
- 一般而言，捕食作用中度时，脊椎动物捕食导致死亡比例增大，而在高密度时，脊椎动物捕食作用密度增大，死亡比例增大。疾病在种群密度增大时，死亡比例增大。饥饿在种群密度增大时，死亡比例增大。无脊椎动物捕食者在种群密度增大时，死亡比例增大。脊椎动物捕食者在种群密度增大时，死亡比例增大。
- 对外来种而言，生物因子的抑制作用总体现在食物、疾病、饥饿、无脊椎动物捕食、脊椎动物捕食等方面。在种群密度增大时，这些因素的作用强度增大，死亡比例增大。

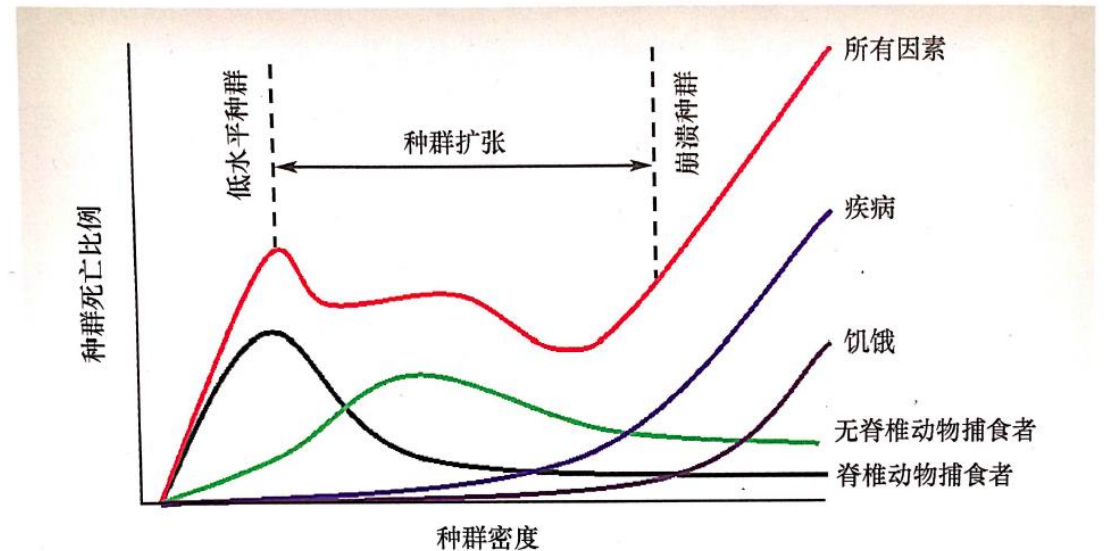


图 2-8 生物种群增长过程中各种生物因素的抑制作用（仿 Southwood and Comins, 1976）

目录

第二节 种群定殖

1. 相关术语
2. 繁殖体压力对定殖的影响
3. 外来种自身特性对其定殖的影响
4. 种间关系对定殖的影响
5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

5.生态系统可入侵性对定殖的影响

- 可入侵性是指本地生态系统抵御外来种入侵的程度，抵御程度越强，则可入侵性越差，被入侵的可能性越小。
- 生态系统中的多种生物或非生物因素，如土著种的丰富度、种群数量及其和外来物种间的营养关系、可供外来种利用的资源水平、系统被干扰程度、当地气候条件等，均可不同程度地影响系统的可入侵性，即影响外来种成功定殖的概率大小。

5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

- 从资源水平来看，当存在较多的资源可供外来种生长、发育或生殖时，系统的可入侵性较高，被外来种成功定殖的概率较大;反之，当资源条件较差，不能满足外来种生长和发育所需时，存活的个体较少，成功定殖的概率较小。
- 例如，在物种多样性较高的海洋底栖群落中，由于不同物种的生活史周期相互交叠而长期保持对空间的高效利用，剩余的空间资源很少，外来底栖生物很难建立种群(Stachowicz et al., 1999)。

5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

- **生态系统被干扰的状况对外来种定殖有较大影响。** 栖息地被干扰后(包括自然干扰与人为干扰)通常有利于外来种建立种群，这是由于干扰能促进系统形成空余生态位，出现可供外来种利用的资源，或降低土著生物群落对入侵的抵抗力。



Fire



Insects



Wind

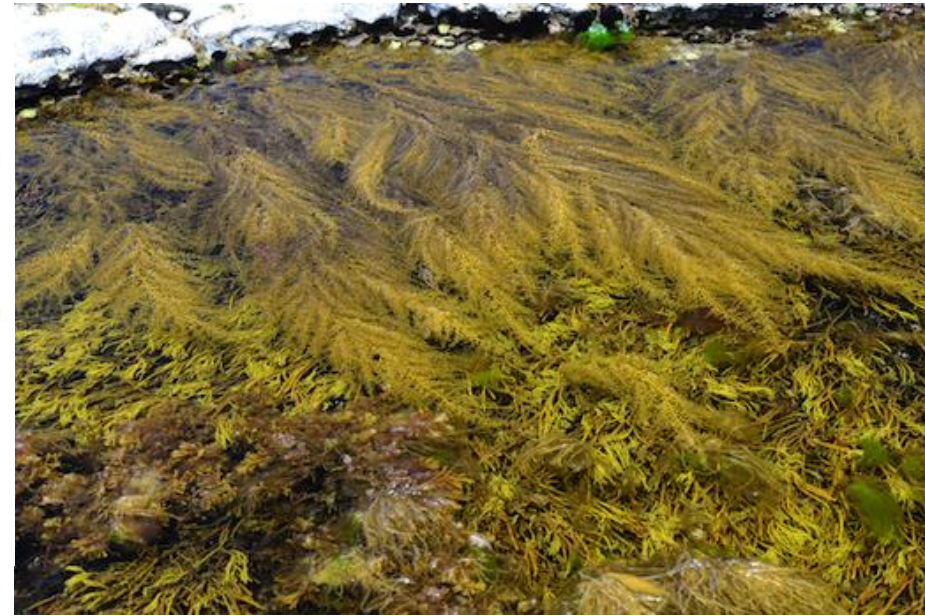
5.生态系统可入侵性 对定殖的影响

- 例如，在美国宾夕法尼亚州、新泽西州等地，当加拿大铁杉(*Tsuga canadensis*)被土著昆虫铁杉球蚜(*Adelges tsugae*)为害而树冠出现衰退之后，由于冠层下出现较多的光照等可用资源，所在林地易被葱芥(*Alliaria petiolata*)、日本小檗(*Berberis thunbergii*)等外来植物入侵;而且，铁杉树冠的衰退程度越大(即被干扰的程度越强)，这些外来植物成功定殖所需的繁殖体压力越小(Eschtruth and Battles, 2009)。



5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

- 例如，外来种海黍子马尾藻 (*Sargassum muticum*) 传至某一海洋区域后，若所在生物群落先前的未被干扰，没有或者很少有裸露的礁石可供其定殖(可用空间资源十分有限)，则它即使有很高的繁殖体压力，也难以提高成功入侵的概率；同样，若传入区域只存在干扰(存在裸露的礁石)而海黍子马尾藻本身繁殖体的压力较低也难以提高成功入侵的概率。因此，对海黍子马尾藻而言，需同时具备存在环境干扰和繁殖体压力才能提高定殖概率 (Britton-Simmons and Abbott, 2008)。



5. 生态系统可入侵性对定殖的影响

- 当然，也有一些外来种其定殖主要取决于繁殖体压力，与干扰关系不密切。例如，在美国弗吉尼亚州Jefferson国家森林，不同程度的水淹干扰均不会对当地的植物入侵产生较大影响，而繁殖体压力大小则能左右入侵程度(von Holle and Simberloff, 2005)。

目录

第三节 种群潜伏

第三节 种群潜伏

- 在传入与定殖后，外来种需要适应新环境中各种生物与非生物因素，并开始进行适应性调整，特别是要做好克服瓶颈效应或者奠基者效应的准备。
- 一方面，种群为适应新的非生物环境，在生态、生理、行为等方面进行种群内部的调整与分化，在繁殖、生长与发育的能量分配策略、扩散与传播、行为策略等方向发生改变；
- 另一方面，在新环境中与其他物种在相互制约、竞争、依存等方面建立新关系，确保种群的繁衍与延续。

第三节 种群潜伏

- 把外来种在建立种群后到扩散迁移前的时间积累称为时滞效应 (time-delaying或time-lag), 并用潜伏期(latent time)来描述从定殖到扩散之所经历的时间过程, 此为生物入侵过程中的第三个阶段。
- 不同入侵种的潜伏期长短不一, 有些种类的潜伏期非常短, 仅需几十年的时间,有些则需经历上百年甚至更长时。Kowarik (1995) 调查了德国184种木本入侵植物, 发现灌木的时滞平均为131年, 而乔木为170年, 有的种类时滞长达300年以上。有些时滞是可以预测的, 而有的时滞可能会延续很长时间, 难以预测。

第三节 种群潜伏

部分入侵种的时滞发生情况，根据(Simberloff and Rejmanek, 2011)修改

入侵种名称	入侵发生发生地等相关信息	时滞年数	时滞产生或接受的可能原因
大米草(<i>Spartina anglica</i>)	英国沿海地区	40	与本地种欧洲米草杂交后染色体加倍
无花果(<i>Ficus spp.</i>)	美国佛罗里达州	45	引进了传粉昆虫
沙氏变色蜥(<i>Anolis sagrei</i>)	美国佛罗里达州	50~80	多次引进后遗传多样性提高
一种川续断属植物(<i>Dipsacus laciniatus</i>)	美国东部	79	沿州际公路系统进行了扩张
一种噬虫霉(<i>Entomophaga maimaga</i>)	寄生于美国舞毒蛾内	80	未知
巴西胡椒木(<i>Schinus terebinthifolius</i>)	美国佛罗里达州	100	人类活动引起生态变化(如地下水位降低等)
互花米草(<i>Spartina alterniflora</i>)	美国华盛顿州	100	低密度下花粉数量十分有限
一种短齿蛤(<i>Brachidontes pharaonis</i>)	苏伊士运河、地中海	120	当地土著贝类数量减少后出现了可供利用的空间资源
灰斑鸠(<i>Streptopelia decaocto</i>)	欧洲和非洲	200	城市化及气候变化
牛津千里光(<i>Senecio squalidus</i>)	18世纪从牛津一植物园逸出	200	人为扩散及干扰

第三节 种群潜伏

- 时滞效应的产生具有多方面原因：

(1)繁殖体压力低:以入侵植物互花米草为例，在北美洲西海岸该植物最初扩张得很慢，很大程度与低种群密度下授粉率下降进而导致种子产量非常低有关(Taylor et al., 2004)。对动物而言，传入后段一段时期内由于密度较低而难以发现配偶，故种群增长缓慢。

(2)缺乏种间互作:例如，由于缺少传粉者，传入佛罗里达州的无花果(*Ficus carica*)在数十年内未发生入侵扩张现象，但是当无花果小蜂(*Blastophaga psenes*)出现后，大大推动了无花果的授粉，几年内该地区的无花果就出现四处快速蔓延的趋势。

第三节 种群潜伏

- **(3)遗传多样性低**:在许多情况下，外来种在面临强选择压力时(如新的天敌昆虫、病原微生物)，可能会推动其在形态结构或生理上产生细微的进化改变，从而促进入侵。但是，在定殖后的一段时期内，受奠基者效应影响，外来种的遗传多样性往往很低而难以发生进化。而当经历较长的时滞阶段之后，外来种可累积起足够的遗传基础，由此发生适应性进化。在进化发生后，种群可从限制因素中解脱出来，并开始扩张。

第三节 种群潜伏

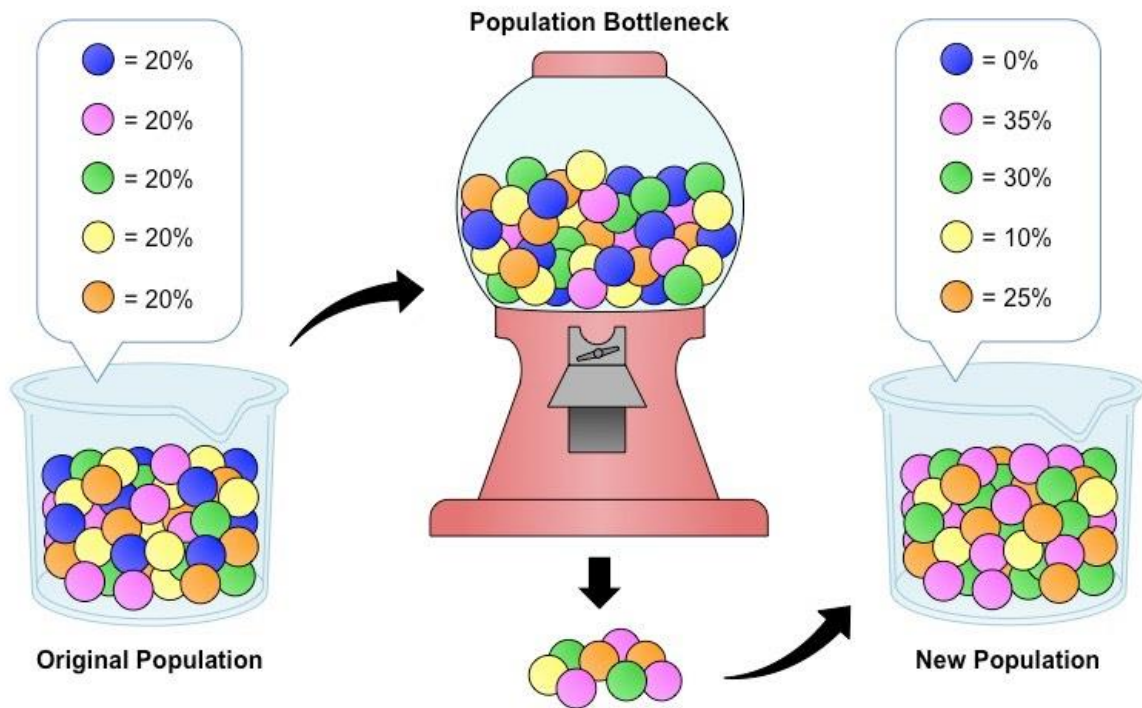


Figure 15-8 Biology: Life on Earth, 8/e
© 2008 Pearson Prentice Hall, Inc.

FIGURE 15-8 A human example of the founder effect

An Amish woman with her child (left), who suffers from a set of genetic defects known as Ellis-van Creveld syndrome. Symptoms include short arms and legs, extra fingers (right), and, in some cases, heart defects. The founder effect accounts for the prevalence of Ellis-van Creveld syndrome among the Amish residents of Lancaster County, Pennsylvania.

埃利伟氏综合症(Ellis-van Creveld Syndrome、EVC)又称为软骨外胚层发育不良症(chondroectodermal dysplasia)，是一种罕见遗传疾病，也是骨骼发育不良的类型之一。

瓶颈效应：指由于种群大小的瞬间约束产生的漂变，或因群体数量的消长而对遗传组成所造成的影响称为瓶颈效应。瓶颈期间因漂变所造成的等位基因频率的变动将较长时期地保留在后代群体中。

奠基者效应：指由于有限数量的奠基者定殖在一定隔离区域而产生的遗传变化，由抽样引起的等位基因频率的变化，这种由少数个体的基因频率决定了他们后代中额基因频率的效应。

https://en.wikipedia.org/wiki/Founder_effect

第三节 种群潜伏

- **(4)环境异质性制约:**外来种繁殖体来到一个新的地区后，通常面临着异质环境条件。在最佳生境里，外来种种群数量可以快速增长，空间上也会快速扩张，而在次佳的生境里，种群的增长和扩张变得缓慢。此外，种群在不利的气候条件下(如干旱多雨、低温等)增长缓慢，而气候条件一旦变得适宜时，种群可能在短期内扩大分布范围。

第三节 种群潜伏

- 由于处于时滞中的种群密度较低，该阶段是控制外来种扩张为害的重要时期。然而，针对某一特定外来种，在其大量发生之前人们往往不清楚究竟是哪一机制在时滞中起关键作用，故难以有针对性地实施防控措施。也正因如此，在对入侵种进行风险评估时，人们经常会作出错误的判断，以致错过防控的关键时机(Crooks, 2005)。

目录

第四节 种群传播、扩散和暴发

1. 扩散的类型
2. 扩散的途径
3. 影响扩散的因素
4. 种群暴发

背景

- 外来种经过潜伏阶段的适应调整后，在适宜的条件下种群发展到一定数量后开始向其他地区“传播”。
- 在英文中根据侧重点不同，强调繁殖体传播时用“**propagation**”，强调个体或种群传播时用“**transmission**”，而在汉语中只要外来种可以主动或被动地在不同区域进行迁移，就称为“传播”。
- “扩散”(dispersion)是在“传播”的基础上，强调外来种分布范围的扩大。

背景

- 而“扩张”(spread)主要强调外来种“传播”和“扩散”的后果，带有一定的主观色彩，即对生态系统或人类社会造成了危害。因此“传播”和“扩散”强调过程，而“扩张”强调结果，三者共同形成了生物入侵过程中的第四个阶段。
- 任何物种在生态扩张或演化上的成功与否最终取决于扩散能力，因此，扩散对于入侵种的扩张极其重要。
- 影响入侵种扩散距离的因素很多，包括物种本身、环境条件或扩散载体类型等。

目录

第四节 种群传播、扩散和暴发

1. 扩散的类型

2. 扩散的途径

3. 影响扩散的因素

4. 种群暴发

4.1. 扩散的类型

1. 扩散的类型

- **入侵种的扩散包括短距离、长距离和分层扩散。**
- 长距离扩散在某一些入侵种群中出现的比例较低，但是在很多入侵事件中经常发生，并且对入侵种的扩张影响最大(Nehrbass et al., 2007)。
- 分层扩散(hierarchical dispersion)是短距离扩散和长距离扩散的一种结合方式，在生物入侵的过程中也很常见。

4.1. 扩散的类型

- **长距离扩散：**在动物入侵方面，对斑姬鵒(*Ficedula hypoleuca*)、紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)和雀鹰(*Accipiter nisus*)研究发现，具有远距离活动能力的那些个体对种群扩张的贡献相对较大(Caswell et al., 2003)；在植物入侵中，车辆导致的植物长距离扩散十分普遍(von der Lippe and Kowarik, 2007)。



4.1. 扩散的类型



- 紫翅椋鸟为IUCN公布的100种具有威胁的入侵种之一。原产于欧洲温带地区 and 西亚。19世纪50年代至20世纪初被澳大利亚、新西兰、美国、南非、牙买加等国作为天敌引入，用于防治农田、草地的有害生物，或作为宠物、公园驯养动物引入。
- 在我国，紫翅椋鸟目前分布于河北、北京、天津、山东、山西、宁夏、甘肃、内蒙古、青海、新疆、西藏、浙江、福建、广东、香港、台湾等地。此外，近年在四川、湖南、陕西、辽宁、黑龙江等地也有发现。
- 紫翅椋鸟的危害性表现在：与土著鸟类竞争筑巢孔洞，对当地鸟类群落产生不利影响；群体通常很大，大量取食葡萄、桃、橄榄等水果，还啄食新播作物种子和植株嫩芽，影响农业生产；因群栖性强，经常成千上万只聚集在一起，尖声鸣叫，带来恼人噪声；产生大量粪便，影响人们的生活环境，粪便中还含有一些病原菌，对人畜健康具潜在危害 (Higgins et al., 2006)。



INTERNET CENTER FOR WILDLIFE DAMAGE MANAGEMENT



CORNELL UNIVERSITY | CLEMSON UNIVERSITY | UNIVERSITY OF NEBRASKA - LINCOLN | UTAH STATE UNIVERSITY

[Home](#) | [Ask the Expert](#) | [Contact](#) | [Site Map](#) | [Store](#)

| [About](#) | [FAQ](#) | [Disclaimer](#) |

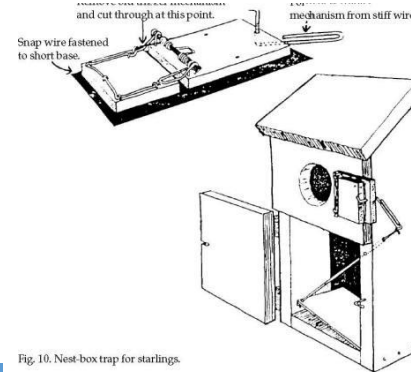
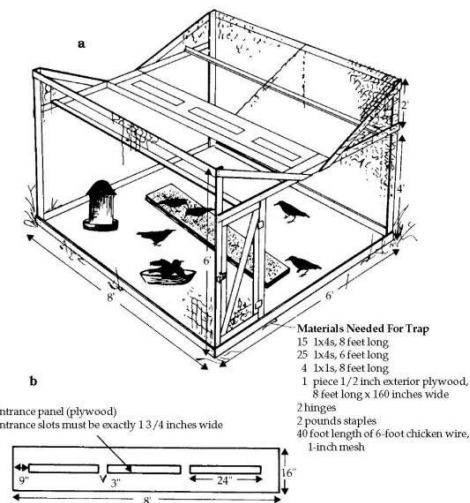
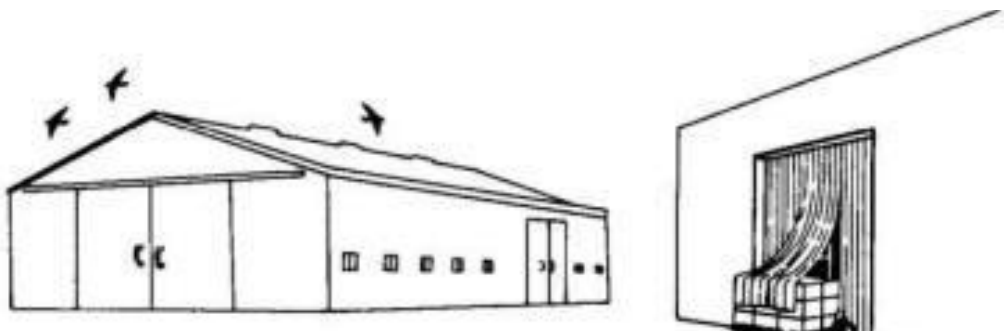


Fig. 10. Nest-box trap for starlings.

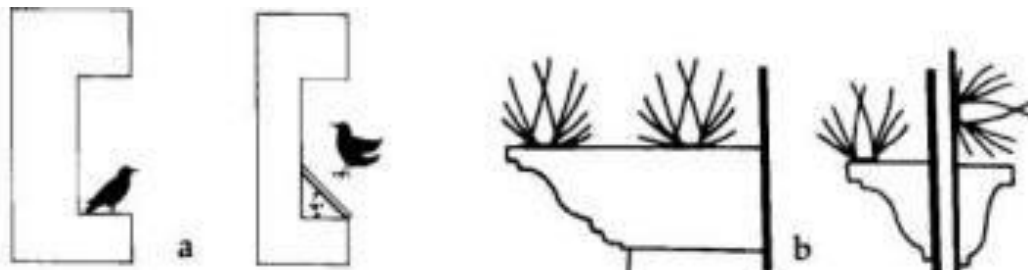


European Starlings and Their Control

<http://icwdm.org/handbook/birds/Dispersal.asp>



Bird-proof buildings to permanently eliminate bird problems inside.



A wooden, metal, or plexiglass covering over a ledge at a 45° angle (a) or porcupine wires (b) can be used to prevent roosting and nesting.

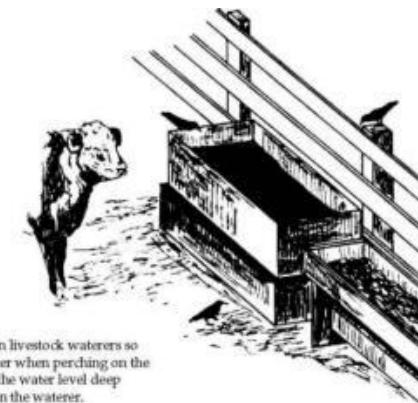
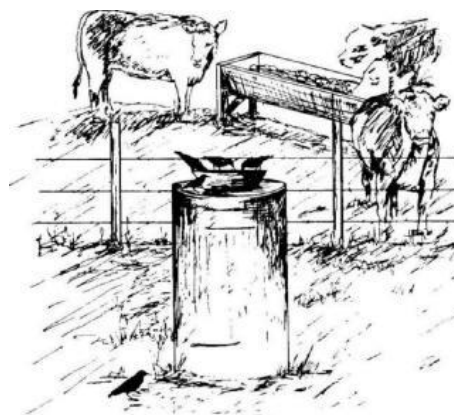


Fig. 8. Lower the water level in livestock waterers so starlings cannot reach the water when perching on the edge. At the same time, keep the water level deep enough so they cannot stand in the waterer.



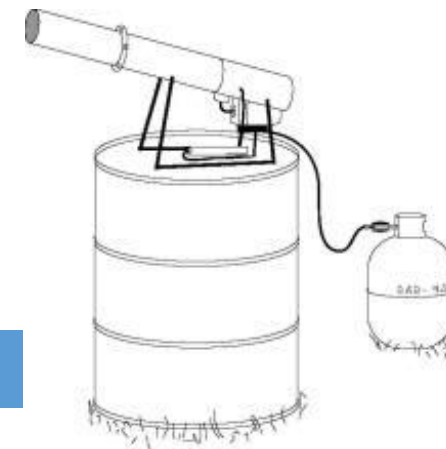
INTERNET CENTER FOR WILDLIFE DAMAGE MANAGEMENT



CORNELL UNIVERSITY | CLEMSON UNIVERSITY | UNIVERSITY OF NEBRASKA - LINCOLN | UTAH STATE UNIVERSITY

[Home](#) | [Ask the Expert](#) | [Contact](#) | [Site Map](#) | [Store](#)

[About](#) | [FAQ](#) | [Disclaimer](#)



European Starlings and Their Control

<http://icwdm.org/handbook/birds/Dispersal.asp>

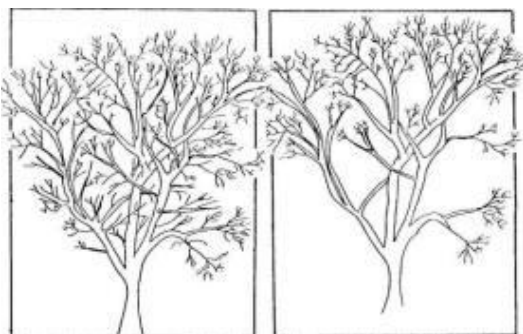


Fig. 1. Before and after pruning trees to reduce attractiveness as a bird roost.

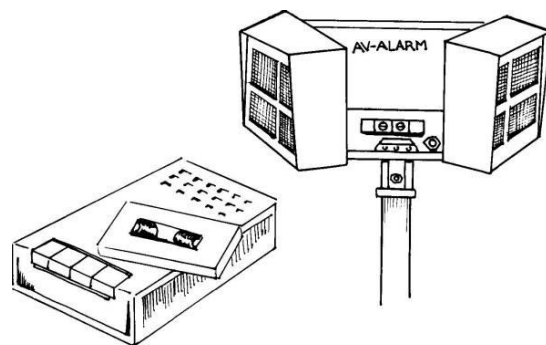


Fig. 2. (a) Recorded bird alarm or distress calls can be effective in frightening birds. (b) Electronically produced sounds also will frighten birds away from an area.



Fig. 4. Rope firecrackers are relatively inexpensive tools that are useful in frightening birds.

Fig. 3. Shell crackers are fired from a 12-gauge shotgun. They produce an aerial explosion and can be useful in frightening birds out of fields or away from roosts.

Fig. 5. Automatic LP gas exploders make loud sounds that frighten birds. Controlled by a timer, they can be left unattended.



4.1. 扩散的类型

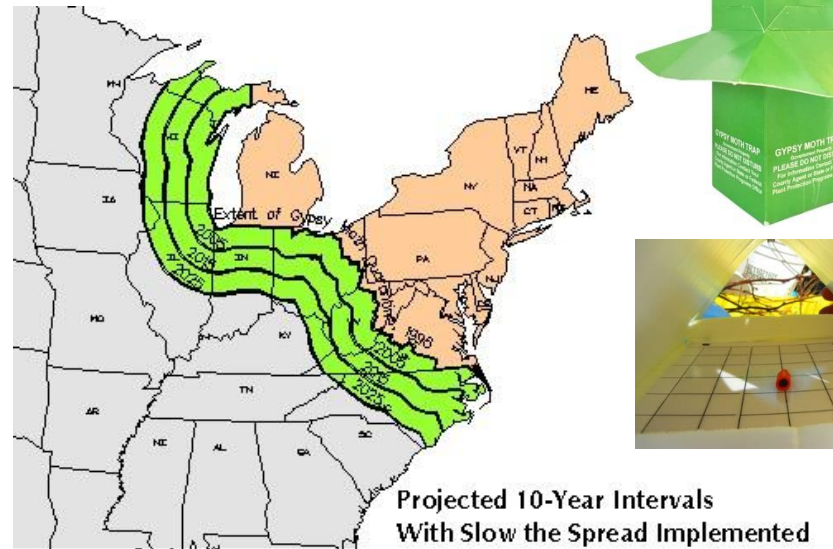
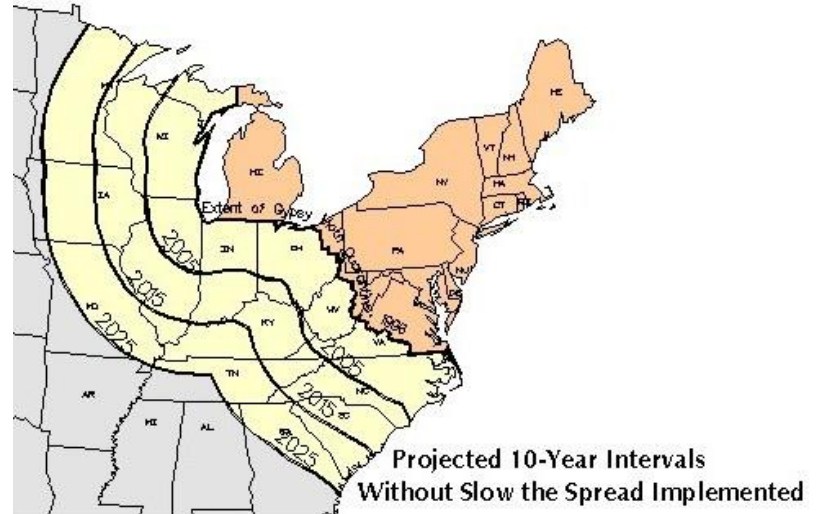
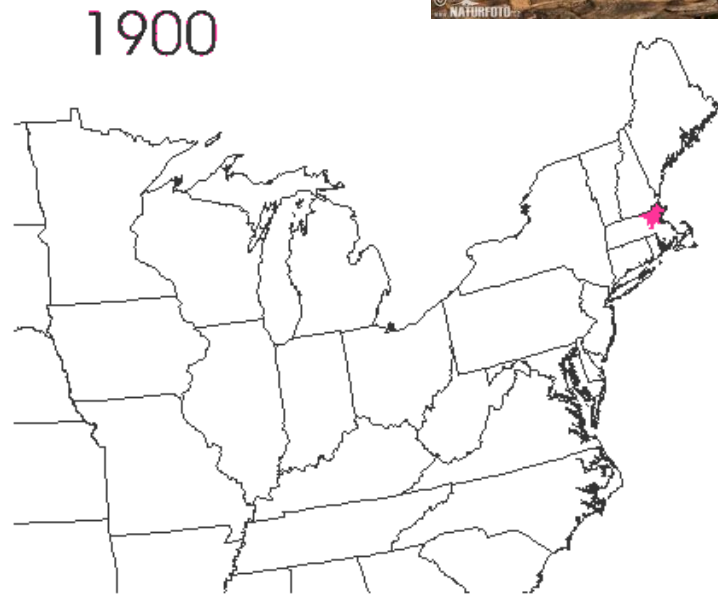
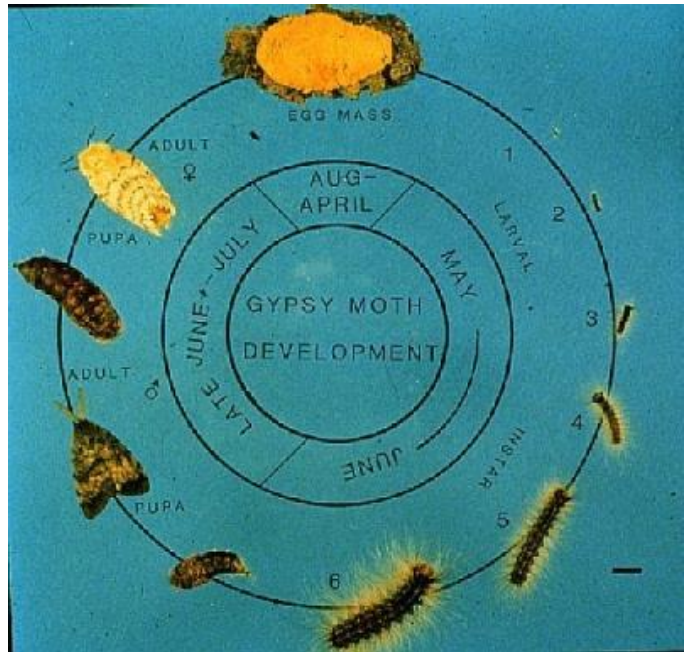
- **分层扩散：**例如舞毒蛾在美国威斯康星州的扩张属于典型的分层扩散，即一龄幼虫借助丝线短距离扩散，其他生活史阶段则借助人们的活动进行长距离传播(Liebhold et al., 1992; Whitmire and Tobin ., 2006)。



E. Leopold Trouvelot, Perpetrator of our Problem

In 1882 Trouvelot returned to live in France; the timing of this move coincided with the appearance of the first gypsy moth outbreak on his street. Trouvelot Died in 1895.

在早期阶段，舞毒蛾进行长距离扩散，当该地区被高密度种群占领后，就再也不能发现长距离扩散移入的种群，此时，舞毒蛾则呈现短距离扩散。因此，长距离扩散在舞毒蛾入侵的初期发挥着重要作用，而入侵后期短距离扩散则发挥重要作用(Tobin and Blackburn., 2008)。



4.1. 扩散的类型

- 有些入侵种的扩散方式更为复杂。例如，红火蚁扩散方式兼具短距离、中距离、长距离三种:短距离扩散时，蚁群每次迁移4~5 m 的距离，以此不断占领更大领地;中距离扩散主要以婚飞雌蚁飞行扩散的方式进行，以此可将发生区每年拓展300~500 m;长距离扩散是指红火蚁随货物运输而作几一十至数千公里甚至上万公里的扩散(陆永跃等, 2008;王磊等, 2012)。



Red imported fire ants, *top*, were first discovered in California in 1997 on bee shipments from Texas. Infestations are sporadic in California, but in the southeastern United States they are a major pest, building mounds, *above*, that can damage agricultural equipment. They also damage electrical equipment and sting animals and people.

目录

第四节 种群传播、扩散和暴发

1. 扩散的类型

2. 扩散的途径

3. 影响扩散的因素

4. 种群暴发

4.2 扩散的途径-被动扩散

- **1.被动扩散**
- **(1.1)以风、水和气流为载体**
- **陆生植物**可借助风扩散，扩散的距离取决于风向、风速等。例如，加拿大一枝黄花的种子小而产量高，具细毛，极易随风传播。
- **陆生植物**也可通过水扩散。例如，刺轴含羞草(*Mimosa pigra*)就主要沿水路扩散，它的种子可随水漂浮且频繁水生，由此成功入侵热带和亚热带地区的众多沼泽地(Lonsdale, 1993)。

4.2 扩散的途径-被动扩散

- **陆生动物**有时也能借助水流来完成扩散，如稻水象甲、红火蚁就可以借助水流进行扩散。此外，许多昆虫的若虫和成虫还可借助气流进行扩散，如现分布于中国台湾、广东、澳门、香港的松突圆蚧(*Hemiberlesia pitysophila*)，其低龄若虫能随气流作近距离扩散。而马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)的成虫在气流的带动下可扩散到170 km以外的地区。
- 对于**水生生物**而言，它们主要通过水扩散，这类似于入侵植物借助水的被动扩散，许多水生生物具有浮游的幼期，它们随水流漂流，其个体扩散的距离随水流的变化而不同。

4.2 扩散的途径-被动扩散

(1.2) 以动物为载体

- 陆生植物种随取食种子或果实的动物扩散，不同的动物可将种子从母体植物上带到不同的地方。取食种子的动物很多。例如，仅取食大蓟(*Cirsium japonicum*) 种子的昆虫就有实蝇科、象甲科和卷蛾科等，它们对大蓟的扩散起重要的促进作用(万方浩等，2011)。



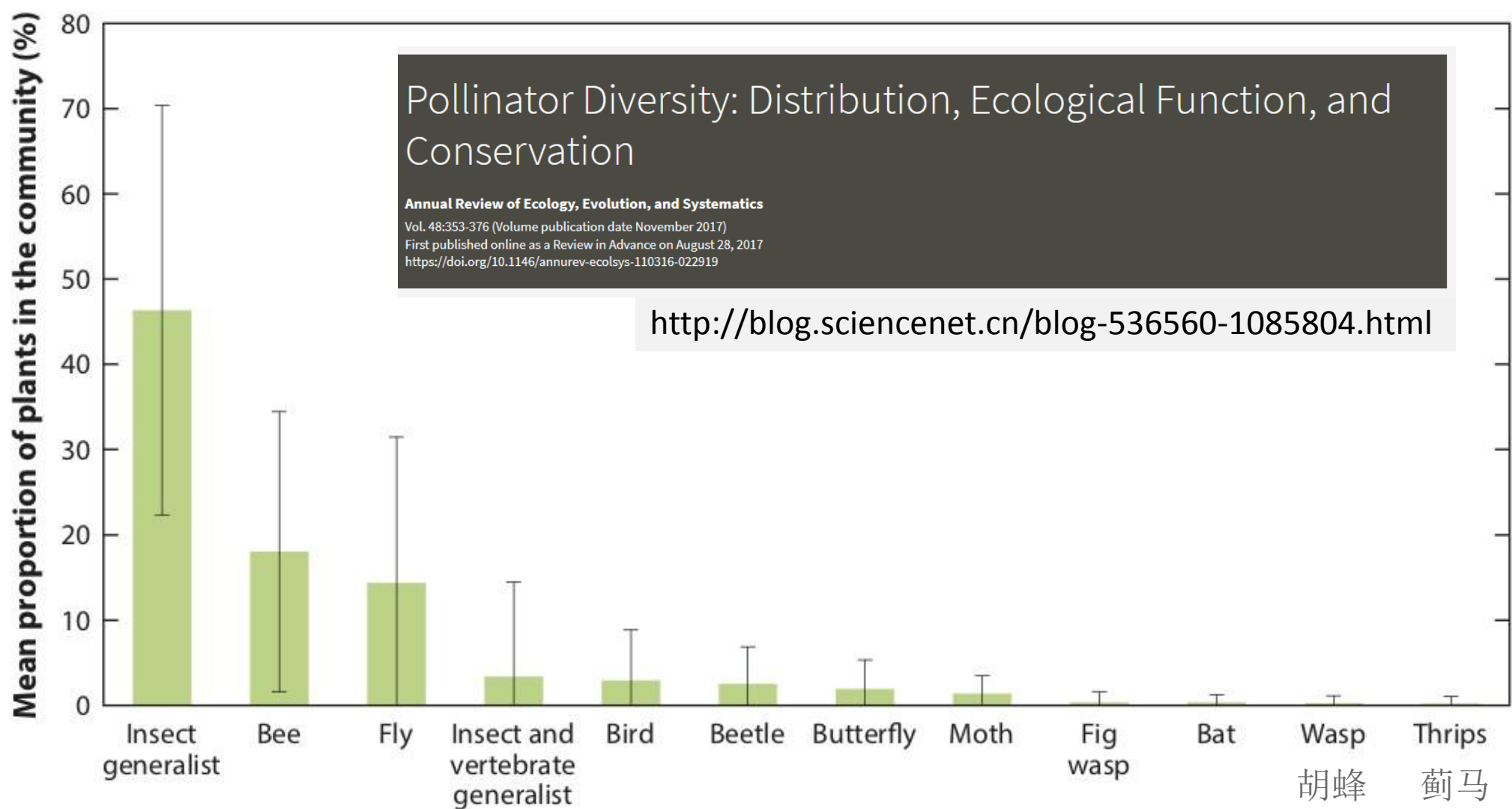


Figure 1

The mean ($\pm$ SD) proportions of plant species from 32 communities that have been classified into 12 broad pollination systems by the original authors of these studies. Note that wind pollination has been excluded from this graph but averages 17.5% (SD = 20.5) across the communities. Full details of the studies are provided in the **Supplemental Materials Appendix 1**.

4.2扩散的途径-被动扩散

- (1.2)以动物为载体
- 以不同动物为载体导致种子扩散的距离差异较大。例如，雀形目的鸟类扩散樱桃种子的距离短，50%的扩散距离至少51 m，而哺乳动物和中等大小的鸟类可扩散更长的距离，50%的哺乳动物扩散种子的距离超过495 m，50%的中等大小的鸟类扩散种子的距离常超过110 m (Jordano et al., 2007)。

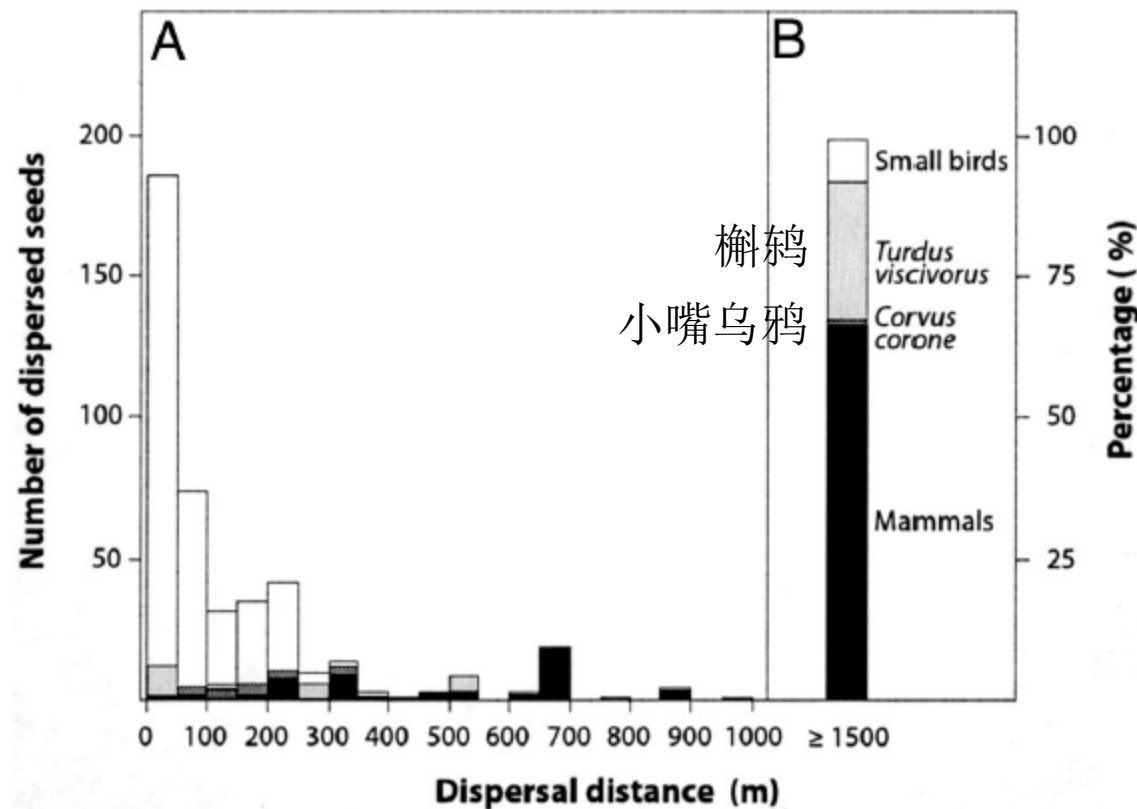
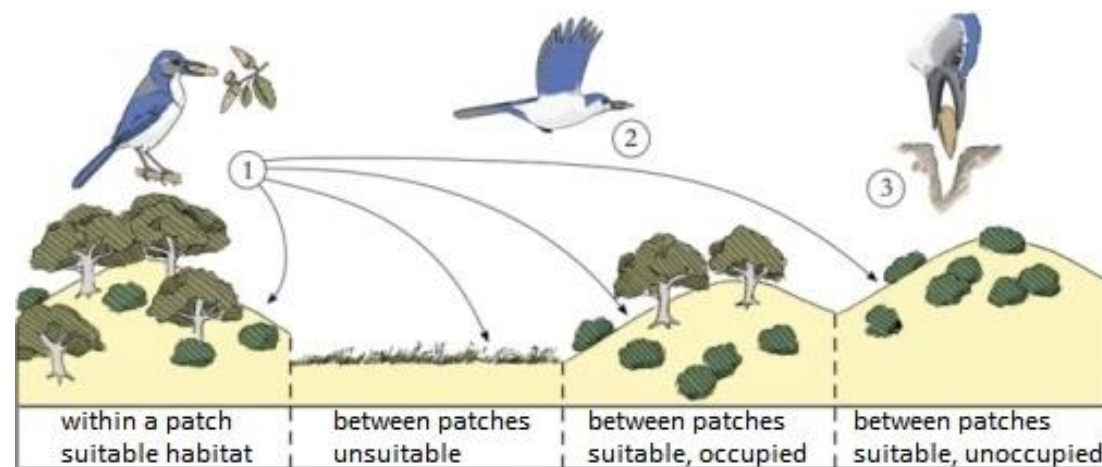


Fig. 1. Frequency distribution of seeds dispersed over given distance classes (seed dispersal kernel). (A) Shown are the relative contributions of major frugivore groups to different distance classes within the study population. Open bars, small- to medium-size frugivorous birds, including, e.g., *E. rubecula*, *P. ochruros*, *T. merula*, and *Sylvia* spp.; light grey, *T. viscivorus*; dark grey, *C. corone*; black, carnivorous mammals, including *V. vulpes*, *M. foina*, and *M. meles*. (B) Shown is the weighted contribution of each dispersal vector to seed immigration to the study population (dispersal distances $\geq 1,500$ m); i.e., fruits consumed in fruiting trees growing in other populations with the seeds being regurgitated or defecated in the study population. For each disperser group, the proportion of immigrant seeds in the genotyped sample was weighted by the overall contribution to fruit removal.

4.2扩散的途径-被动扩散

- (1.2)以动物为载体
- 以不同动物为载体导致种子扩散的距离差异较大。例如，雀形目的鸟类扩散樱桃种子的距离短，50%的扩散距离至少51 m，而哺乳动物和中等大小的鸟类可扩散更长的距离，50%的哺乳动物扩散种子的距离超过495 m，50%的中等大小的鸟类扩散种子的距离常超过110 m (Jordano et al., 2007)。



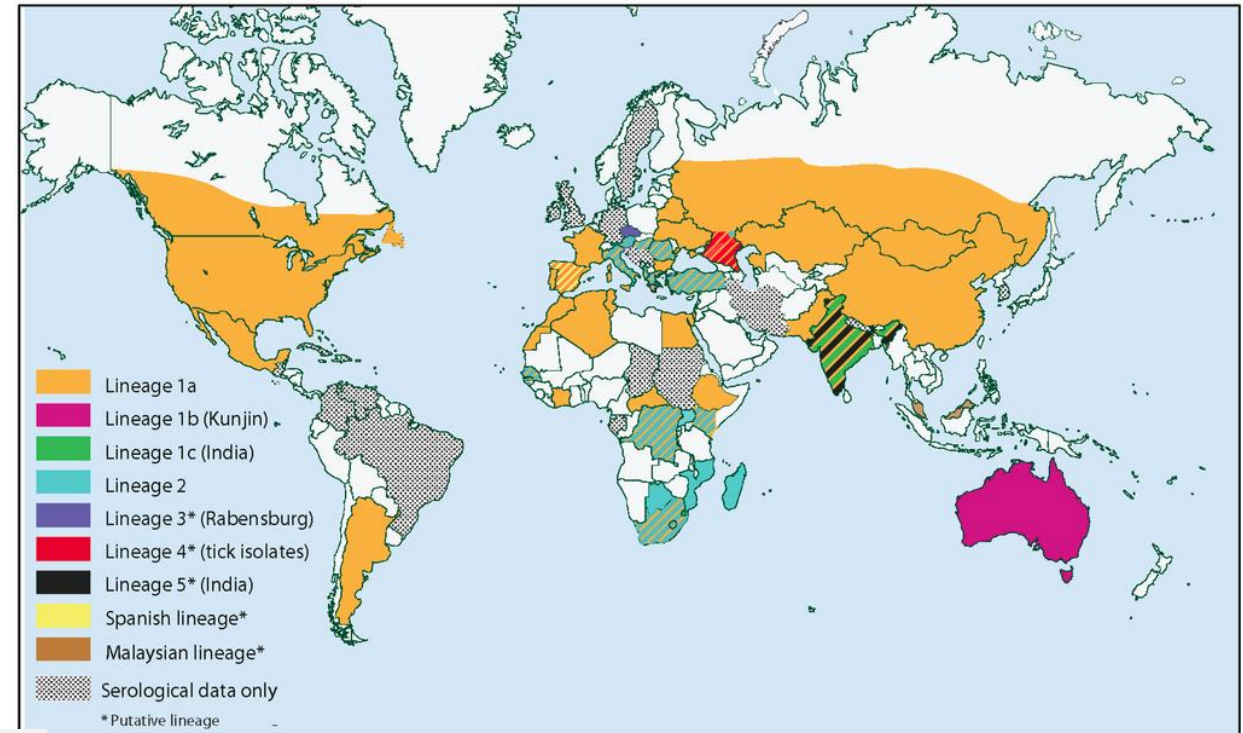
The process of scatter-hoarding involves three distinct phases, each with their own impact on plant fitness: seed selection, transportation, and deposition.

4.2 扩散的途径-被动扩散

- 此外，病原菌也可以借助动物扩散。例如，野生鸟类可携带西尼罗河病毒(West Nile virus)扩散数百至数千公里(Jourdain et al., 2007)

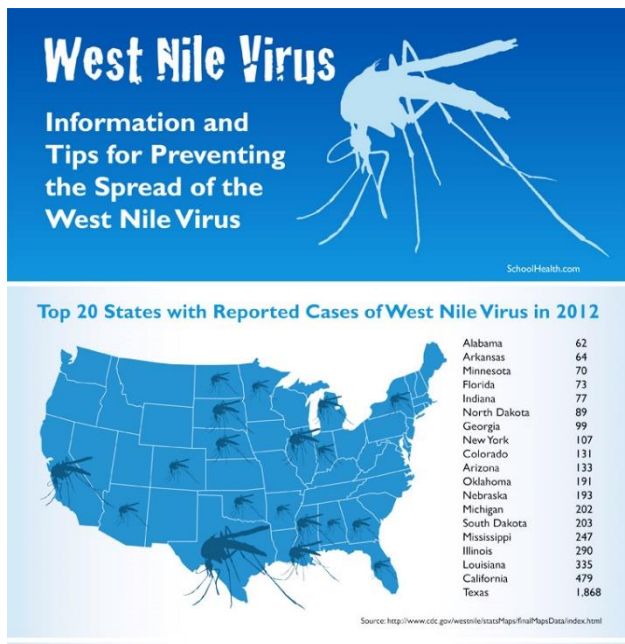
西尼罗河病毒是一种脑炎病毒，以鸟类为主要的贮存宿主，马、蚊子和人都可以是它的传染宿主，人的发病时间较鸟类感染时间晚33天左右。蚊虫滋生的季节是本病的高发季节，西尼罗河病毒感染发生于6~11月，8月下旬为发病高峰。所有未接触过西尼罗河病毒的人都是易感者，老年人和免疫力弱者易发病、病死率高。

西尼罗河病毒感染的潜伏期一般为3~12天。绝大多数（80%）为隐性感染，不出现任何症状，少数人表现为西尼罗河热，病人出现发热、头疼、肌肉疼痛、恶心、呕吐、皮疹、淋巴结肿大等类似感冒症状，持续3~6天。极少数人（1%）感染后表现为西尼罗河病毒性脑炎、脑膜脑炎和脑膜炎。



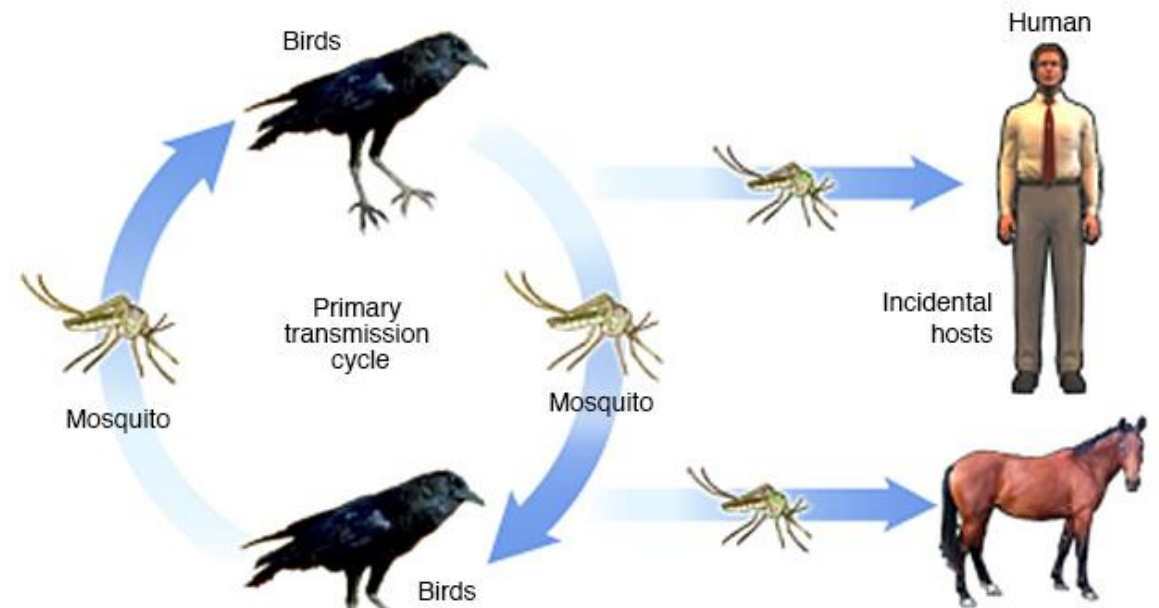
4.2 扩散的途径-被动扩散

- 此外，病原菌也可以借助动物扩散。例如，野生鸟类可携带西尼罗河病毒(West Nile virus)扩散数百至数千公里(Jourdain et al., 2007)



<https://www.schoolhealth.com/blog/how-to-prevent-west-nile-virus-and-recommended-insect-repellents/>

<https://www.mayoclinic.org/diseases-conditions/west-nile-virus/symptoms-causes/syc-20350320>



<http://www.purdue.edu/uns/html4ever/031009.Kuhn.westnile.html>

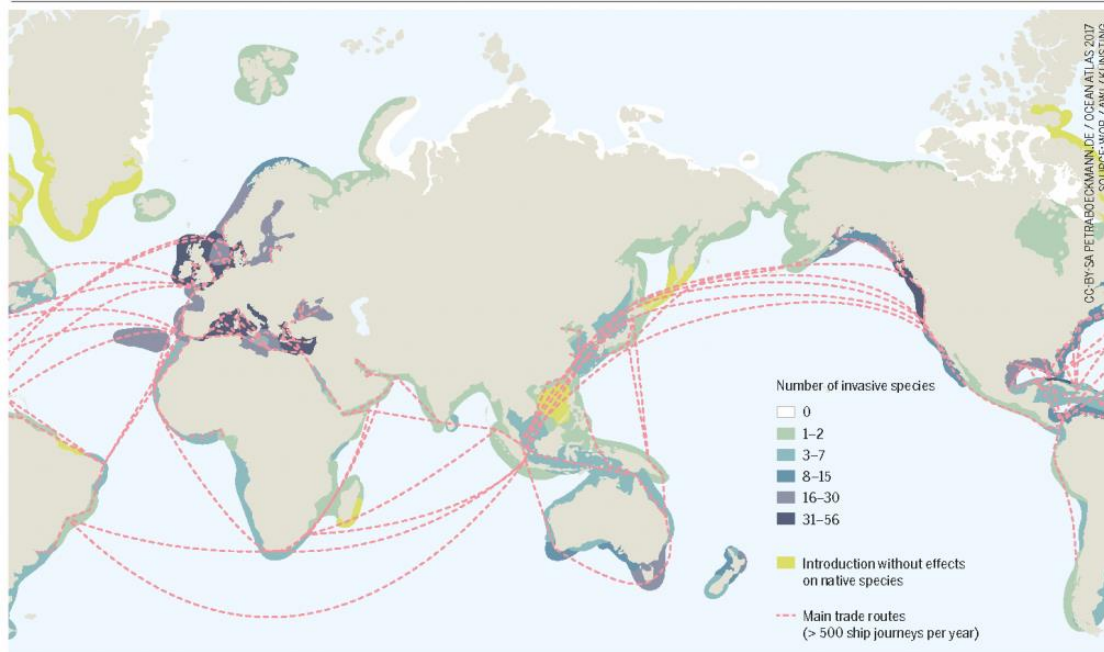
4.2扩散的途径-被动扩散

- (1.3)人类活动

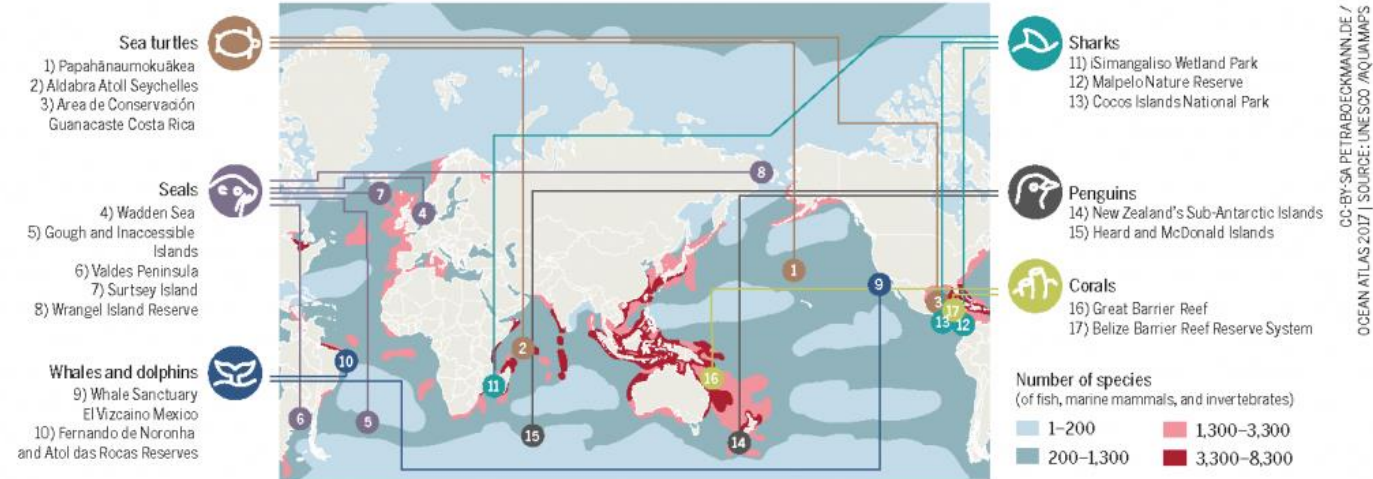
- 人类常无意识地促进外来生物的扩散。例如，针对动物毛皮和宠物的贸易可促进动物扩张;外来植物可通过农业生产扩散，种子还可随人们穿的鞋、驾驶的汽车进行扩散。例如，德国的一项研究表明，车辆可导致入侵植物沿单一机动车道年扩散635~1579粒种子/m²。一些鱼类可向新近修建的水渠扩散，许多水生生物可依附在游轮的底部到处扩散。

4.2扩散的途径-被动扩散

Primary Trade Routes: Shipping and Invasive Species



Marine World Heritage Sites—Biodiversity Worth Preserving



Selected examples from the 49 marine UNESCO World Heritage Sites

<https://www.boell.de/en/2017/05/30/biodiversity-danger-declining-diversity>

<https://www.ictsd.org/bridges-news/biores/news/the-hidden-cost-of-trade-invasive-species-as-a-trade-%E2%80%9Cexternality%E2%80%9D>

4.2扩散的途径-主动扩散

2.主动扩散

- 入侵动物可以自己扩散。例如，原产于东球热带或亚热带的四纹豆象 (*Callosobruchus maculatus*) 通过成虫飞翔进行近距离扩散传播。美洲斑潜蝇的成虫具有一定的飞翔能力，可进行较远距离的自由扩散。红火蚁通过婚飞进行300~500 m的短距离扩散(陆永跃等，2008)。在无障碍物的水中，东部食蚊鱼 (*Gambusia holbrooki*) 平均每天能扩散800 m以上(Alemadi and Jenkins, 2008)。



photo © Zoltán György
Hungarian Natural History Museum



<https://www.dpi.nsw.gov.au/fishing/pests-diseases/freshwater-pests/species/gambusia>

目录

第四节 种群传播、扩散和暴发

1. 扩散的类型

2. 扩散的途径

3. 影响扩散的因素

4. 种群暴发

4.3. 影响扩散的因素

多种因素影响外来种的扩散距离，主要体现在以下三个方面。

1. 物种特性

- 在同样的载体下，不同物种扩散距离不同。例如，单子山楂 (*Crataegus monogyna*) 通过鸟和哺乳动物扩散的距离为数公里，而圆叶樱桃 (*Prunus mahaleb*) 通过鸟和哺乳动物扩散的距离不到100 m (Bass et al., 2006)。

2. 扩散载体

- 从上面介绍的扩散载体类型可以看出，载体在影响入侵种扩散距离方面起重要作用，在分析扩散距离时，充分考虑自然扩散载体的类型是非常重要的。

4.3. 影响扩散的因素

- 3.环境因素
- 入侵的环境对外来种的扩散影响较大。例如，入侵至新西兰南部的裙带菜(*Undaria pinnatifida*)，在种群建立较长时间的海港、与周围海岸水域存在频繁水流交换的海港，或在具有优势水流能保证其在靠近海港的合适环境中建立种群的地方，其扩散速度最快，扩散距离最远(Russell et al., 2008)。环境结构和风向对种子的扩散距离影响最大，猛烈而不稳定的大风有利于植物种子的扩散。



裙带菜是一种大型、低等的海洋孢子植物，原产于日本，在我国主要分布在辽宁、山东、江苏和浙江等地沿海。目前已扩散至新西兰、美国、法国、英国、西班牙、意大利、阿根廷、澳大利亚等地。

目录

第四节 种群传播、扩散和暴发

1. 扩散的类型
2. 扩散的途径
3. 影响扩散的因素
4. 种群暴发

4.4. 种群暴发

- 当外来种经过大面积扩散后种群大量繁衍，对当地生态安全、经济生产和社会安定等造成消极影响，就称为“暴发”(outbreak)，这是生物入侵过程的终极阶段。
- “暴发”是“扩张”的延续。外来种入侵新栖息地后，经过一定时间的潜伏、适应和扩散，当种群数量积累扩张到一定程度，即达到暴发阶段，这也是生物入侵从量变到质变的过程。
- 如同“有害生物”(pest)和“杂草”(weed)等概念一样，“暴发”也是从人类角度出发给出的主观性术语，包含了国际上常用的一些概念，如“影响”(impact)、“危险”(danger)、“威胁”(threat)、“危害”(hazard)、“损失”(damage)等。

4.4. 种群暴发

- 在暴发阶段，入侵种通常具有高密度和大尺度的空间分布，造成显著或严重的经济、生态和社会影响。
- 例如，入侵杂草紫茎泽兰在1997年对四川造成的直接经济损失高达1.19亿元。此外，入侵种暴发后还会造成巨额的间接损失。据估计，2000年外来病虫害对中国大陆森林生态系统造成的间接经济损失约为154.4亿元，其中松材线虫、松突圆蚧、红脂大小蠹 (*Dendroctonus valens*)、日本松干蚧 (*Matsucoccus matsumurae*)、美国白蛾和湿地松粉蚧 (*Oracella acuta*) 等的危害最为严重，造成的损失达140亿元，占总损失的90.7%(李明阳和徐海根，2005)。

思考题

- (1)简述外来种入侵的生物学过程。
- (2)举例说明影响入侵种群建立的因素。
- (3)具体说明入侵种的扩散途径。

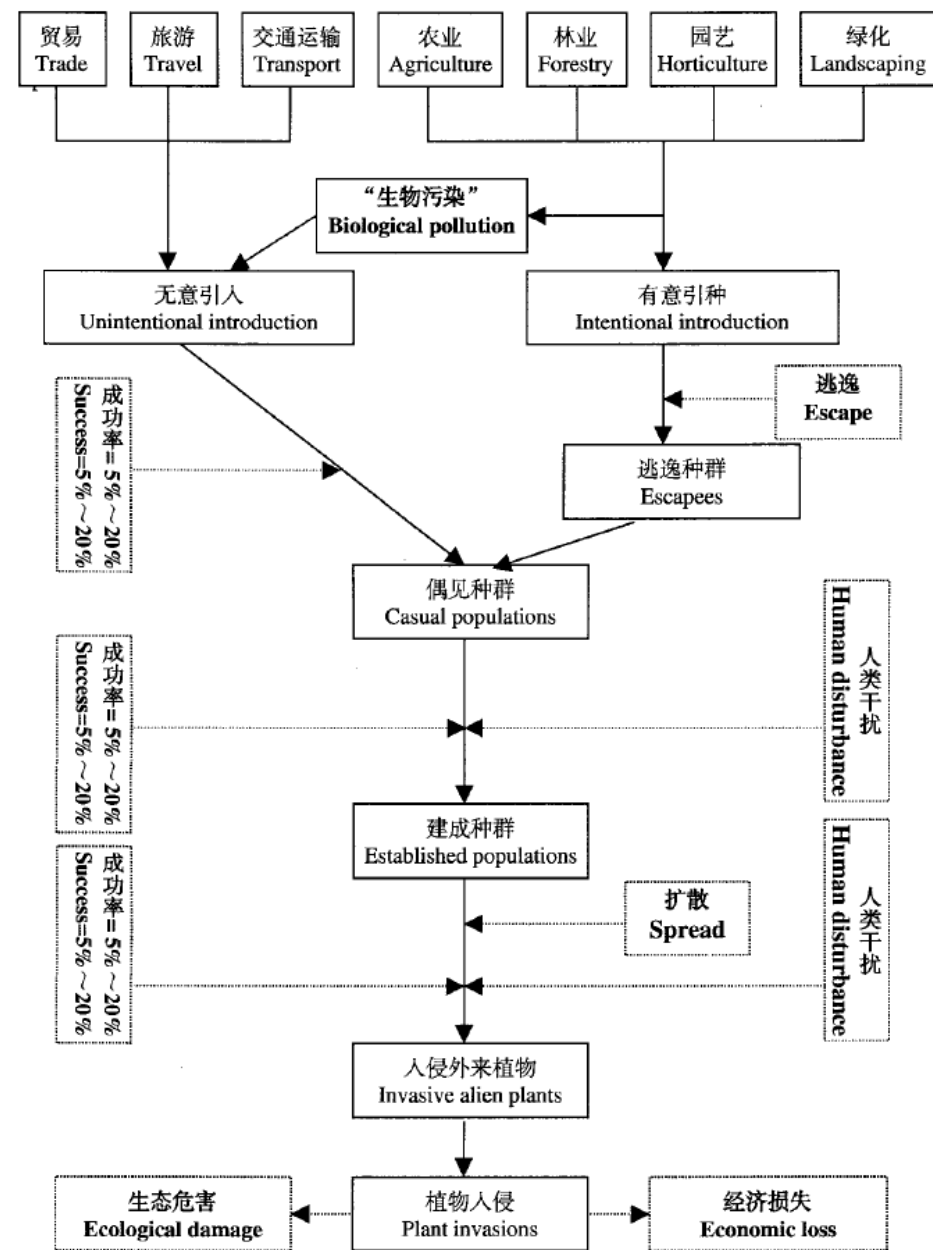


图1 植物入侵是人类活动的结果,生境干扰加剧了入侵过程

Fig.1 Plant invasions as the consequences of human activities and habitat disturbance