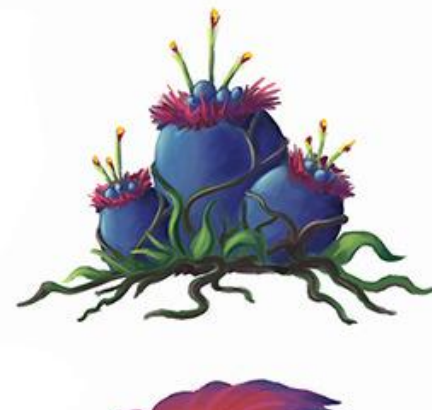


# 入侵生态学

北京林业大学 自然保护区学院



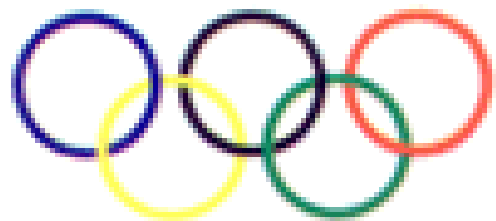
# 第三章 入侵种的生物学特性

# 目录

- 第一节 生活史特征
- 第二节 表型可塑性
- 第三节 适应性进化
- 思考题

# 背景

- 1982年国际环境问题科学委员提出外来种的入侵性，即“**什么因素能够决定了生物入侵**”的三大核心问题。
- 很多研究案例表明，一些外来种之所以能成功入侵与其**生活史特征、表型可塑性、适应性进化**等密切相关，这些方面较大程度上决定了外来种的入侵能力及入侵的时空变化过程。



# 背景

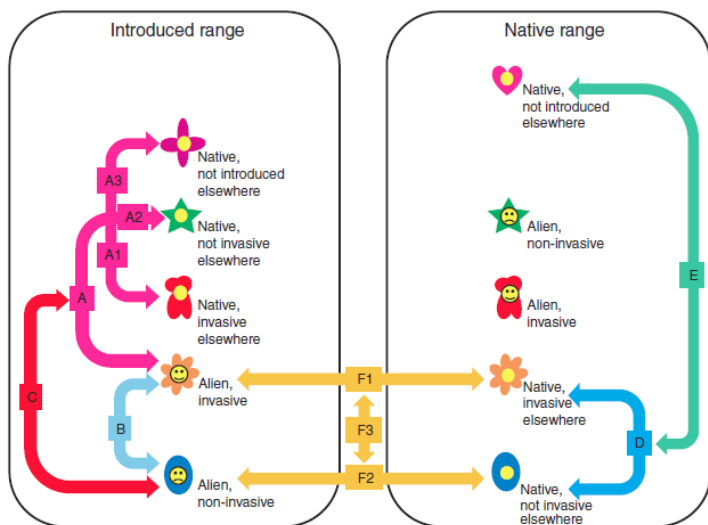
- 通过对“成功定殖和未成功定殖的外来种”、“入侵物种和非入侵物种”诸多性状的系统比较，可以归纳出入侵性关系较为密切的生活史特征。方法如**区系比较分析法** (Pysek & Richardson, 2007)。

| A 地域   | B 对象       | C 尺度     | D 数据覆盖程度<br>(占区系比例) | E 观察变量   | F 分析方法      |
|--------|------------|----------|---------------------|----------|-------------|
| 1. 入侵地 | 1. 本地种-外来种 | 1. 局部/生境 | 1. 物种数>80%          | 1. 有或无   | 1. 简单比较     |
| 2. 来源地 | 2. 外来种-外来种 | 2. 区域    | 2. 物种数20-80%        | 2. 数量/频度 | 2. 校正系统发育关系 |
|        |            | 3. 大陆    | 3. 物种数<20% 或 20-50种 | 3. 分布范围  | 3. 净效应：驻留时间 |
|        |            |          |                     | 4. 历史状态  | 4. 净效应：分布范围 |

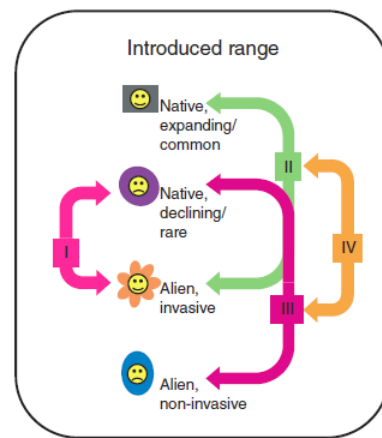
| Author                 | Region of invasion/<br>source region             | Research strategy | Species<br>number | Comparison                                         |
|------------------------|--------------------------------------------------|-------------------|-------------------|----------------------------------------------------|
| Thompson et al. (1995) | England, Scotland, Ire-<br>land, The Netherlands | A1-B1-C2-D3-E1-F1 | 211 alien         | Target/invasive<br>alien vs. expand-<br>ing native |

# 背景

- 通过对“成功定殖和未成功定殖的外来种”、“入侵物种和非入侵物种”诸多性状的系统比较，可以归纳出入侵性关系较为密切的生活史特征。方法如**区系比较分析法** (Pysek & Richardson, 2007)。



**Figure 1** Schematic diagram of the major types of comparison used to assess determinants of invasiveness, when considering introduction and invasiveness of native species elsewhere in the world. In the introduced range (left panel), we can compare invasive alien species to native (A) and non-invasive alien (B) species, and we can compare non-invasive alien to native species (C). The native species can be further subdivided according to whether they have been introduced (A1 and A2 vs. A3) and become invasive (A1 vs. A2) elsewhere in the world. In the native range (right panel), we can compare species that have become invasive elsewhere to species that have not become invasive after introduction elsewhere (D), and we can compare species that have been introduced elsewhere to species that have not been introduced elsewhere (E). For species that have been introduced elsewhere, we can do intraspecific comparisons between the introduced and native ranges (F1 for invasive species and F2 for non-invasive species), and we can compare intraspecific differences between the invasive and non-invasive species (F3). The interpretation of these different comparisons is given in the text.

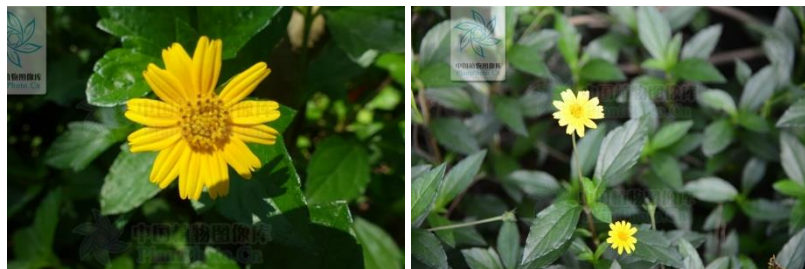


**Figure 2** Schematic diagram of the major types of comparison used to assess determinants of invasiveness, when considering abundance or distribution of native species at home. Comparison I tests which traits and processes give invasive alien species an advantage over rare native species. Comparison II tests whether traits and processes differ between invasive alien species and common native species. Comparison III tests whether traits and processes differ between non-invasive alien species and rare native species. Comparison IV tests whether traits and processes differ between common and rare species, irrespective of whether they are native or alien.



# 背景

菊科： 南美蟛蜞菊 (I,I) ; 蟛蜞菊 (N)



禾本科： 铺地黍 (I,I) ; 短叶黍 (N)



旋花科： 五爪金龙 (I,I) ; 厚藤 (N)



禾本科： 地毯草 (I,I) ; 钝叶草 (N)



禾本科： 二耳草 (I,I) ; 双穗雀稗 (I,N)



苋科： 喜旱莲子草 (I,I) ; 莲子草 (N)

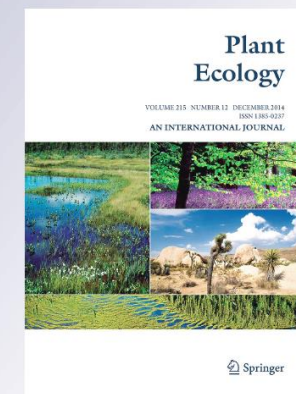


*Responses to simulated nitrogen deposition  
in invasive and native or non-invasive  
clonal plants in China*

**Hong-Li Li, Lei Ning, Peter Alpert, Jun-  
Min Li & Fei-Hai Yu**

**Plant Ecology**  
An International Journal  
ISSN 1385-0237  
Volume 215  
Number 12

Plant Ecol (2014) 215:1483–1492  
DOI 10.1007/s11258-014-0408-x



 Springer

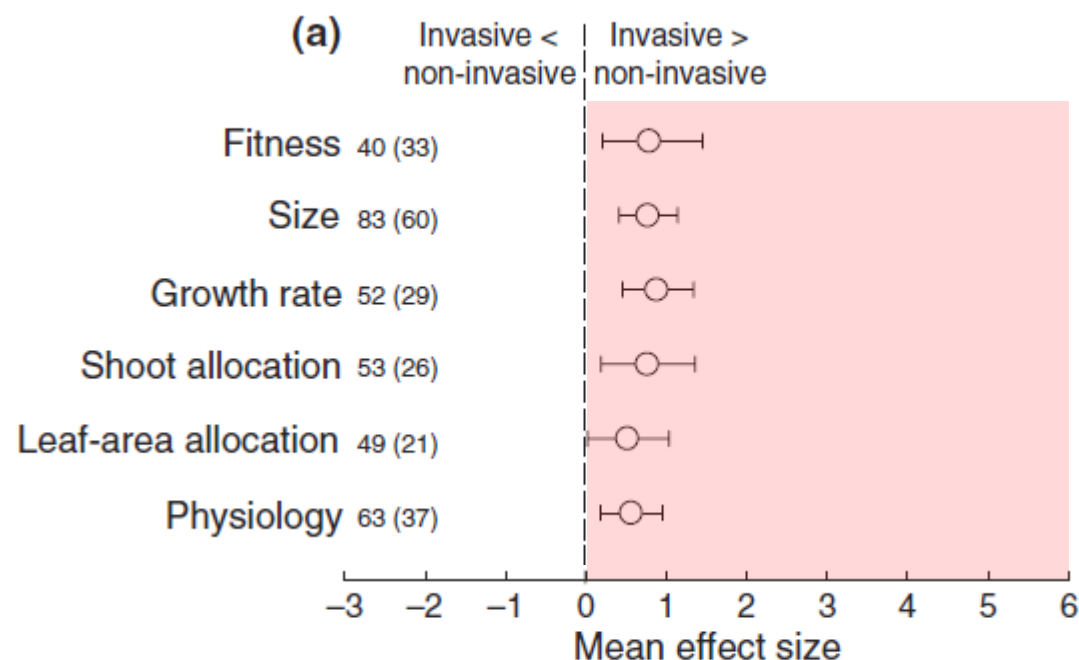
# 第一节 生活史特征

1. 入侵植物的生活史特征
2. 入侵动物的生活史特征
3. 内在优势假说



# 1. 入侵植物的生活史特征

在植物的形态、生长、生殖及与环境适应相关的诸多性状中，有一些与入侵性的关系比较密切。针对某一性状，其与入侵性的具体关系因物种、入侵阶段而异，此外还受到生物地理学特征(如气候条件)、环境状况(如资源水平、被干扰程度)等因素的影响。



| Trait category       | Traits                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Physiology           | Photosynthetic rate, transpiration, leaf construction costs (–), tissue nitrogen content, nitrogen use efficiency, water use efficiency                                                                                                                                  |
| Leaf-area allocation | Leaf area index, leaf area ratio, specific leaf area, leaf mass ratio, specific leaf mass (–)                                                                                                                                                                            |
| Shoot allocation     | Shoot-root ratio, root fraction (–), root-weight ratio (–), root-shoot ratio (–)                                                                                                                                                                                         |
| Growth rate          | Increase in size or biomass over time                                                                                                                                                                                                                                    |
| Size                 | Biomass of roots, shoots and complete plants, plant height, total leaf area                                                                                                                                                                                              |
| Fitness              | All characters measuring number of flowers or seeds per plant, per flower head, per inflorescence, per fruit, all characters associated with seed germination, all traits associated with survival [stem survival, seedling establishment, mortality (–), survival time] |

# 1. 入侵植物的生活史特征

Baker(1965, 1974)针对杂草性的植物物种，总结出了一些生活史特征，是为著名的"Baker目录”，或称为“Baker特征”，1974年的报道中列有12条生活史特征。Baker认为，更多地符合这些特征的物种比符合得较少的物种更有可能成为入侵种。这些特征可以概括为：既可以进行有性繁殖，也有进行无性繁殖的能力；从种子发育到性成熟的时间短；对环境异质性有很强的耐受力，尤其是具有对环境胁迫的适应性(表型可塑性)。此论述曾被广为引用，甚至“Baker特征”被农产品公司作为常规标准，用以说明其转基因生物产品不会成为“杂草”的依据。

<http://swrq.jpkc.cc/swrq/showindex/177/102>

## THE EVOLUTION OF WEEDS

*Herbert G. Baker*

Botany Department, University of California, Berkeley, California 94720

Table 1 Ideal weed characteristics

1. Germination requirements fulfilled in many environments
2. Discontinuous germination (internally controlled) and great longevity of seed
3. Rapid growth through vegetative phase to flowering
4. Continuous seed production for as long as growing conditions permit
5. Self-compatible but not completely autogamous or apomictic
6. When cross-pollinated, unspecialized visitors or wind utilized
7. Very high seed output in favorable environmental circumstances
8. Produces some seed in wide range of environmental conditions; tolerant and plastic
9. Has adaptations for short- and long-distance dispersal
10. If a perennial, has vigorous vegetative reproduction or regeneration from fragments
11. If a perennial, has brittleness, so not easily drawn from ground
12. Has ability to compete interspecifically by special means (rosette, choking growth, allelochemicals)

# 1. 入侵植物的生活史特征

- 1.形态学特征-植株高度

- 相对于同属的其他植物或入侵地的土著种而言，植株高大一般有利于入侵。这是因为植株较高时，有利于提高与其他植物的竞争力，抵御或耐受天敌和非生物环境因子胁迫的能力相对较强，而目这样的植物产生的后代也较多。
- 高大的树木常用于美化景观、改造沼泽、恢复植被或农林生产，但此类树木引入后有可能成为当地竞争力极强的入侵种。

# 1. 入侵植物的生活史特征

- 五脉白千层(*Melaleuca quinquenervia*) 是一种高大的常绿乔木(高15~20 m), 系产于澳大利亚东部沿海湿地, 20世纪被多国引进后, 由于适应性强、生长快、繁殖力高且能强烈排挤其他植物, 已成为许多湿地、牧场或林地的优势种甚至形成单优群落, 从而产生严重的生态影响。
- 在美国佛罗里达南部等地白千层的入侵危害尤为严重(Laroche and Ferriter, 1992; Zedler and Kercher, 2004)。该植物被IUCN列为全球100种最具威胁的入种之一。









Investment in seed dispersal structures is linked to invasiveness in exotic plant species of south-eastern Australia

Brad R. Murray · Megan L. Phillips

# 1. 入侵植物的生活史特征

- **1.形态学特征-种子大小和形态**
- 种子小是多数入侵植物的共同特征，尤其在生境存在物理干扰的情况下，种子小者对入侵十分有利。
- Murray and Phillips (2010)对澳大利亚东部国家公园的150多种植物分析发现，当地许多植物的成功与种子小有较大关系。禾本科、菊科、苋科入侵性很强的植物千粒重均很小。在松属植物中，种子大小是衡量入侵性强弱的重要指标，种子小者入侵性相对较强。

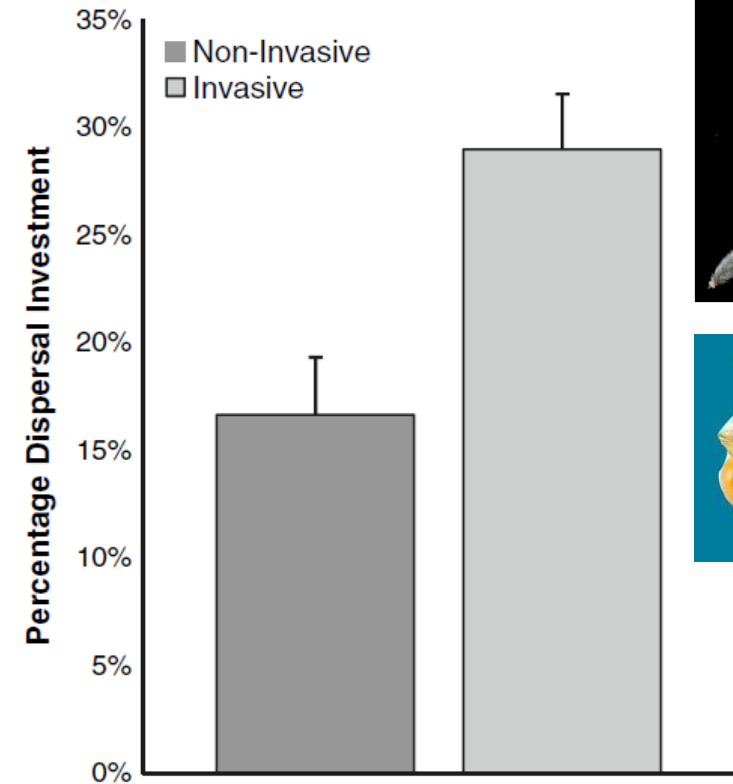


Fig. 1 The average percentage investment in dispersal appendages ( $\pm$ SE) for the pools of non-invasive and invasive species in the study region

# 1. 入侵植物的生活史特征

- 值得注意的是，不同种子大小的植物各自有入侵方面的优势：
- 种子小者，种子数量多，易传播，在土壤中存留的时间较长，可进行大范围快速扩散，同时增加成功定殖的概率；
- 种子大者，虽然种子数量少，也不利于传播，但由于种子生物量大，易在资源短缺(如高度荫蔽、土壤湿度低等)、或在植食性天敌和竞争者的环境中定殖。

A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants

Anna Jakobsson and Ove Eriksson

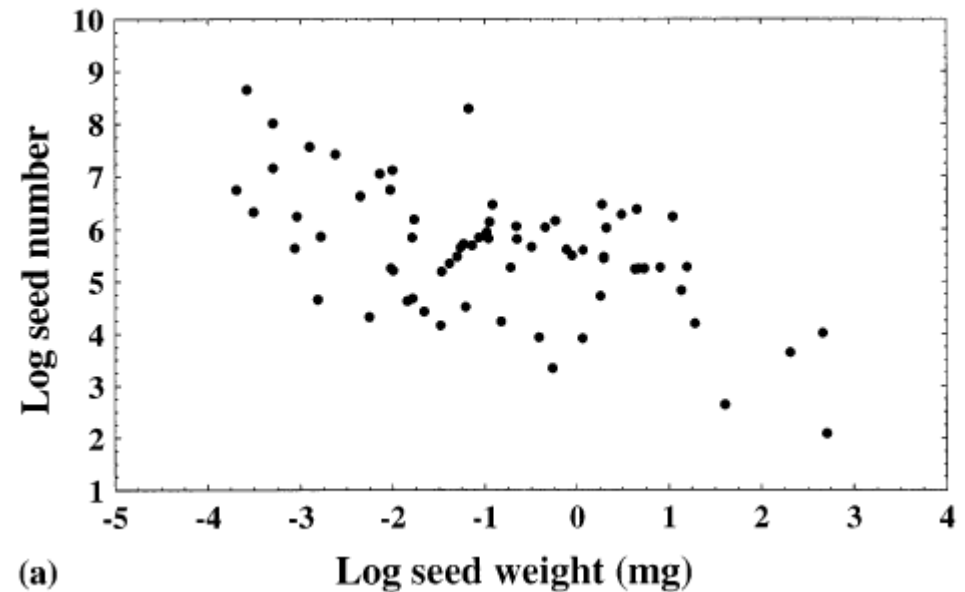
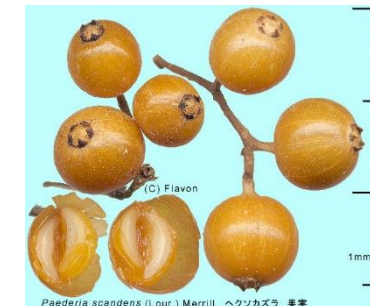
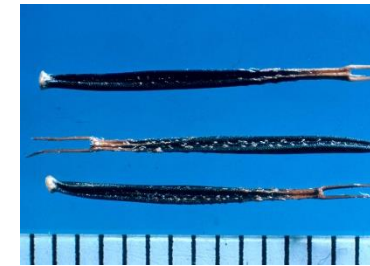


Fig. 2. (a) The relationship between log seed number per individual and log seed weight in 72 plant species inhabiting semi-natural grasslands ( $r = -0.55$ ,  $p < 0.05$ ).

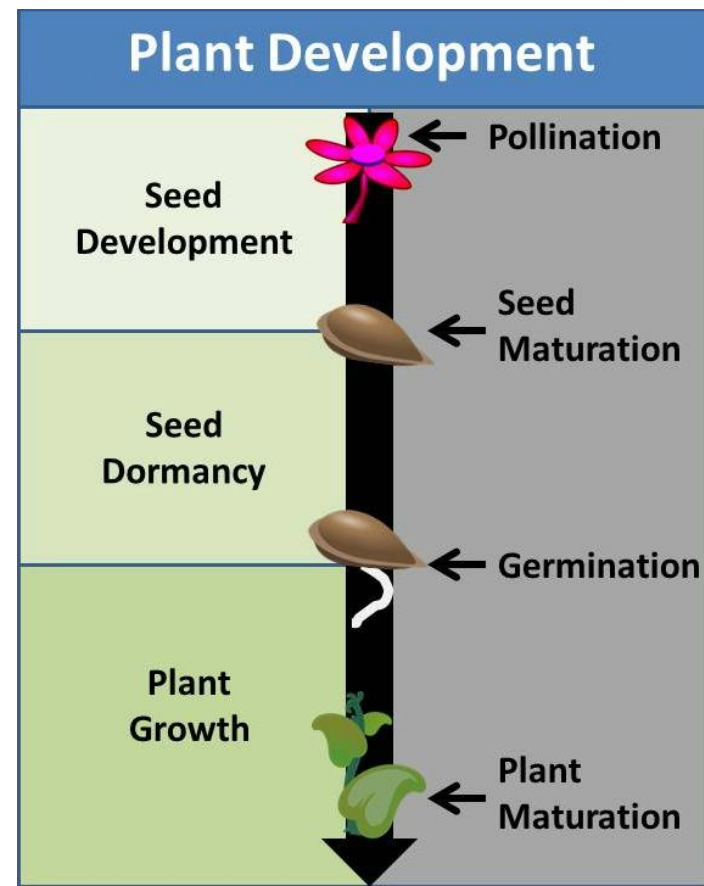
# 1. 入侵植物的生活史特征

- 许多入侵植物的种子具有适合传播的形态。例如，加拿大一枝黄花、薇甘菊、紫茎泽兰、飞机草这些入侵性很强的植物种子不仅轻小还带有冠毛，十分适合风力传播。又如，豚草和三裂叶豚草的种子具有钩刺，易被人类或动物携带四处传播。



# 1. 入侵植物的生活史特征

- **2.生长发育特征-种子萌发和休眠特性**
- 入侵植物的种子成熟期一般较短，而且不少种类(尤其是入侵性杂草)种子无休眠期，新鲜种子可直接萌发，或者休眠期短，十分容易解除。
- 在北美洲的外来入侵植物中，有51%种类的种子不需休眠可直接萌发，相比之下，本地植物中具此特性的种类只占30%。





# 补充材料-种子休眠

种子休眠(seed dormancy)主要是由以下三方面原因引起的:

- **1.胚未成熟:** 一种情况是胚尚未完成发育, 如银杏种子成熟后从树上掉下时还未受精, 等到外果皮腐烂, 吸水、氧气进入后, 种子中的生殖细胞分裂, 释放出精子后才受精。
- **2.种皮(果皮)的限制:** 豆科、锦葵科、藜科、樟科、百合科等植物种子, 有坚厚的种皮、果皮, 或上附有致密的蜡质和角质, 被称为硬实种子、石种子。
- **3.抑制物的存在:** 有些种子不能萌发是由于果实或种子内有萌发抑制物质的存在。这类抑制物多数是一些低分子量的有机物, 如具挥发性的氰氢酸(HCN)、氨(NH<sub>3</sub>)、乙烯、芥子油; 醛类化合物中的柠檬醛、肉桂醛; 酚类化合物中的水杨酸、没食子酸; 生物碱中的咖啡碱、古柯碱; 不饱和内酯类中的香豆素、花楸酸以及脱落酸等。

## 种子休眠的解除方式:

(1)机械破损: 适用于有坚硬种皮的种子。可用沙子与种子摩擦、划伤种皮或者去除种皮等方法来促进萌发。如紫云英种子加沙和石子各1倍进行摇擦处理,能有效促使萌发。

(2)清水漂洗: 西瓜、甜瓜、番茄、辣椒和茄子等种子外壳含有萌发抑制物,播种前将种子浸泡在水中,反复漂洗,流水更佳,让抑制物渗透出来,能够提高发芽率。

(3)层积处理: 已知有100多种植物,特别是一些木本植物的种子,如苹果、梨、榛、山毛榉、白桦、赤杨等要求低温、湿润的条件来解除休眠。通常用层积处理(stratification),即将种子埋在湿沙中置于1-10℃温度中,经1~3个月的低温处理就能有效地解除休眠。在层积处理期间种子中的抑制物质含量下降,而GA和CTK的含量增加。一般说来,适当延长低温处理时间,能促进萌发。

(4)温水处理: 某些种子(如棉花、小麦、黄瓜等)经日晒和用35-40℃温水处理,可促进萌发。油松、沙棘种子用70℃水浸种24h,可增加透性,促进萌发。

(5)化学处理: 棉花、刺槐、皂荚、合欢、漆树、国槐等种子均可用浓硫酸处理(2min-2h后立即用水漂清)来增加种皮透性。用0.1%~2.0%过氧化氢溶液浸泡棉籽24h,能显著提高发芽率,这对玉米、大豆也同样有效。原因是过氧化氢的分解给种子提供氧气,促进呼吸作用。

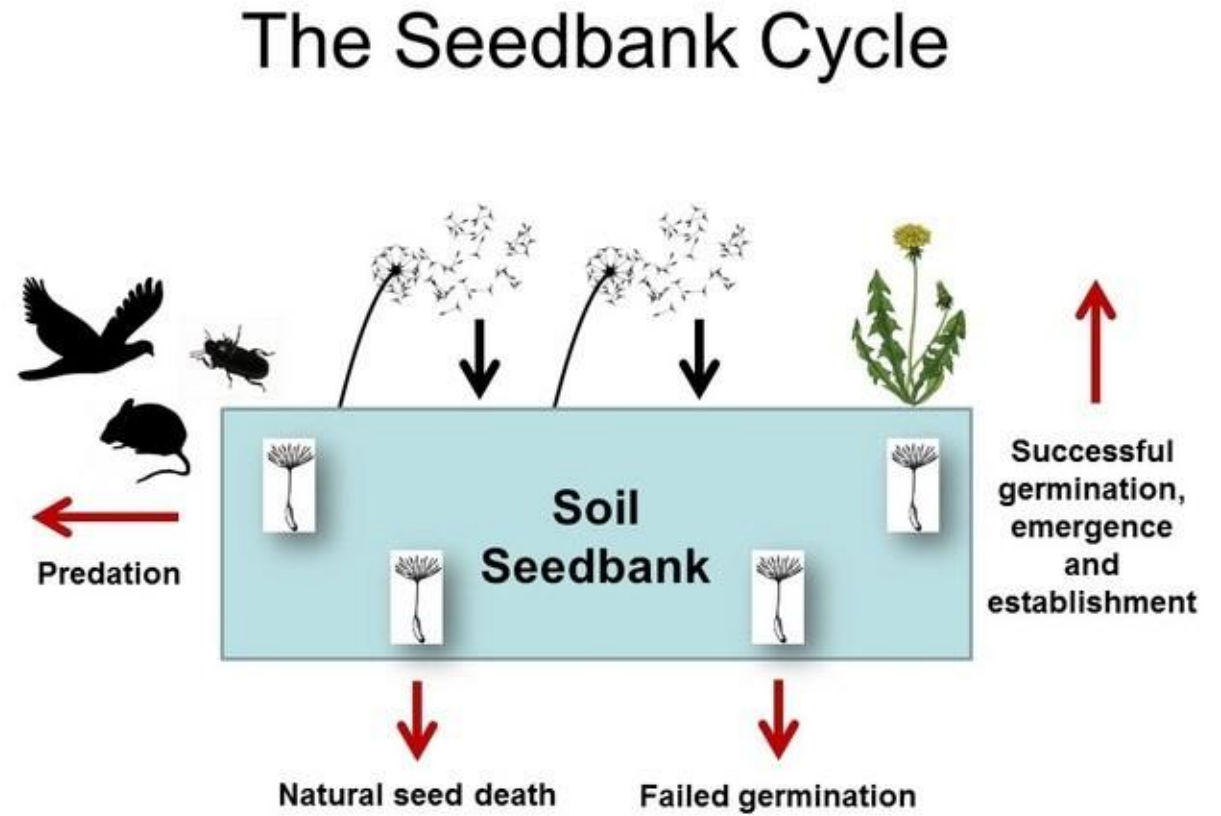
(6)生长调节剂处理: 多种植物生长物质能打破种子休眠,促进种子萌发。其中GA效果最为显著。樟子松、鱼鳞云杉和红皮云杉是北方优良树种,把它们的种子浸在100 $\mu$ l L<sup>-1</sup>的GA溶液中一昼夜,不仅可提高发芽势和发芽率,还促进种苗初期生长。药用植物黄连的种子由于胚未分化成熟,需要低温下90d才能完成分化过程,如果用5℃低温和10-100 $\mu$ l L<sup>-1</sup> GA溶液同时处理,只需经48h便可打破休眠而发芽。

(7)光照处理: 需光性种子种类很多,对照光的要求也很不一样。有些种子一次性感光就能萌发。如泡桐浸种后给予1000lx光照10min就能诱发30%种子萌发,8h光照萌发率达80%。有些则需经7-10d,每天5-10h的光周期诱导才能萌发,如团花、八宝树、榕树等。藜、莴苣、云杉、水浮莲、芹菜和烟草的某些品种,种子吸胀后照光也可解除休眠。

(8)物理方法: 用X射线、超声波、高低频电流、电磁场处理种子,也有破除休眠的作用。

# 1. 入侵植物的生活史特征

- 此外，对于有休眠期的许多入侵植物而言，种子在休眠期间具有很强的存活能力，在土壤中即使历经多年仍能正常萌发。此类植物经多年积累之后可形成一个较大的种子库，其中的种子可分期萌发，由此避免同时萌发可能带来的灭绝风险，表现出很强的环境适应能力。



# 1. 入侵植物的生活史特征

- 2. 生长发育特征-比叶面积
- 比叶面积(**specific leaf area**)是指叶片单位质量的叶面积。比叶面积大的外来植物定殖潜力较大。此类植物的特点是新叶产生快，叶片生长迅速，对光、水分和养分等资源利用能力较强。

CSIRO PUBLISHING

[www.publish.csiro.au/journals/ajb](http://www.publish.csiro.au/journals/ajb)

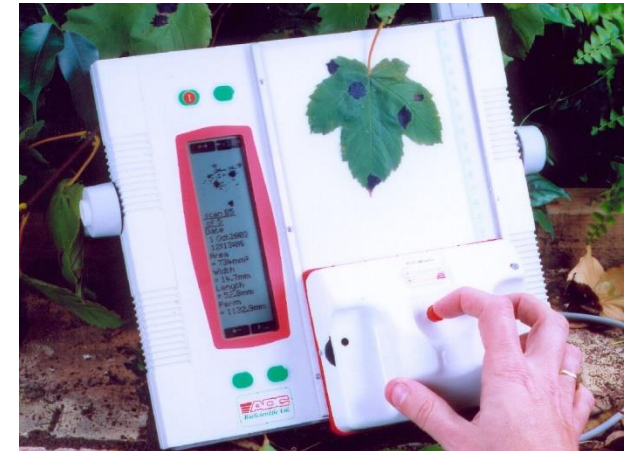
*Australian Journal of Botany*, 2003, **51**, 335–380

## A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide

*J. H. C. Cornelissen<sup>A,J</sup>, S. Lavorel<sup>B</sup>, E. Garnier<sup>B</sup>, S. Díaz<sup>C</sup>, N. Buchmann<sup>D</sup>, D. E. Gurvich<sup>C</sup>,  
P. B. Reich<sup>E</sup>, H. ter Steege<sup>F</sup>, H. D. Morgan<sup>G</sup>, M. G. A. van der Heijden<sup>A</sup>,  
J. G. Pausas<sup>H</sup> and H. Poorter<sup>I</sup>*

### Leaf traits

- Specific leaf area
- Leaf size
- Leaf dry matter content
- Leaf N and P concentration
- Physical strength of leaves
- Leaf lifespan
- Leaf phenology
- Photosynthetic pathway
- Leaf frost resistance





# 1. 入侵植物的生活史特征

## • 2. 生长发育特征-生长速度和空间生长能力

- 入侵植物一般生长速度较快，传入后能迅速建立种群。例如，在夏季，它们能在短时间内覆盖大片土地，甚至能在岩石缝隙中生长。它们具有很强的繁殖能力，能够通过种子、根茎等多种方式进行繁殖。此外，它们还能通过地下根茎系统快速蔓延，形成大片单一群落。而且，它们通常具有很强的耐旱能力，能够在恶劣的环境中生存。因此，它们一旦入侵，很难被清除，对当地生态系统造成严重威胁。
- 而且，它们通常具有很强的耐旱能力，能够在恶劣的环境中生存。因此，它们一旦入侵，很难被清除，对当地生态系统造成严重威胁。

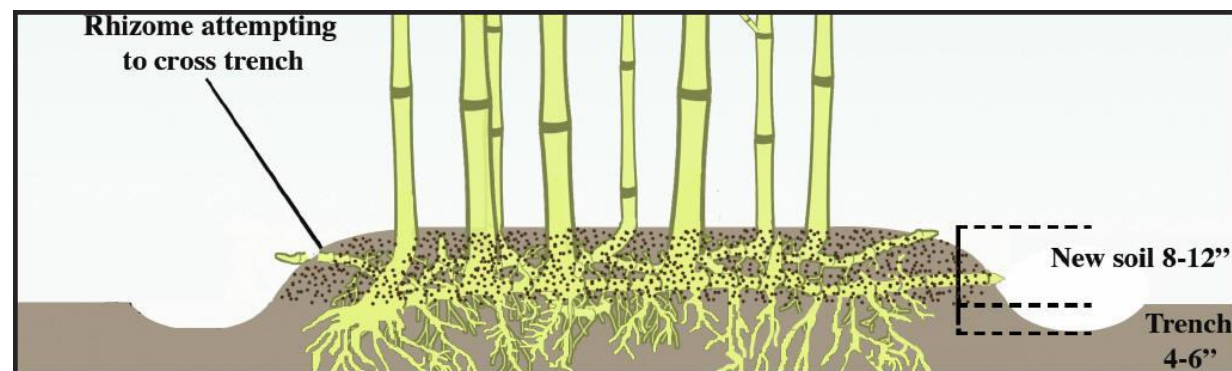
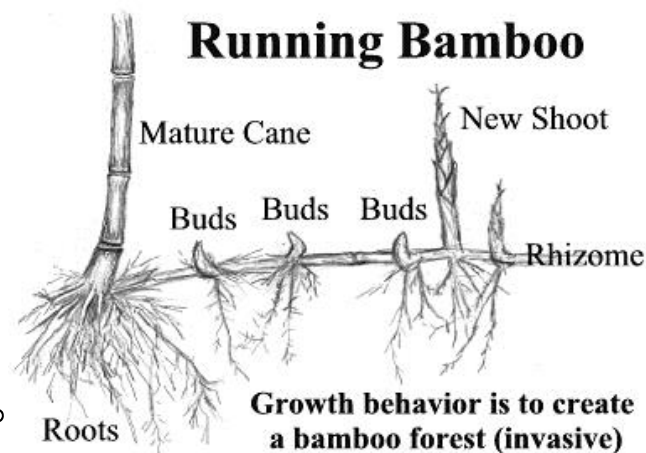


*Carpobrotus edulis* 莫邪菊

## 1. 入侵植物的生活史特征

## • 2. 生长发育特征-生长速度和空间生长能力

- 后气同之的力。入海，来强能传中快到很的，地较旱出境快在长干环境较，生季表良度如就夏，不速例期在系受长。苗，根耐生群在大达、一般种物较发源一立植积成资物建多面形壤植速很叶能土侵迅区比就用入能候时前利
- 而地根强物种，且上系的快群，或迅空速很地速间利多下增生用入部大长资侵分，能源，植即枝力，物迅条。在株，很植大植长出于庞殖侧表有建定旁，性内旦向多特期一速增该短

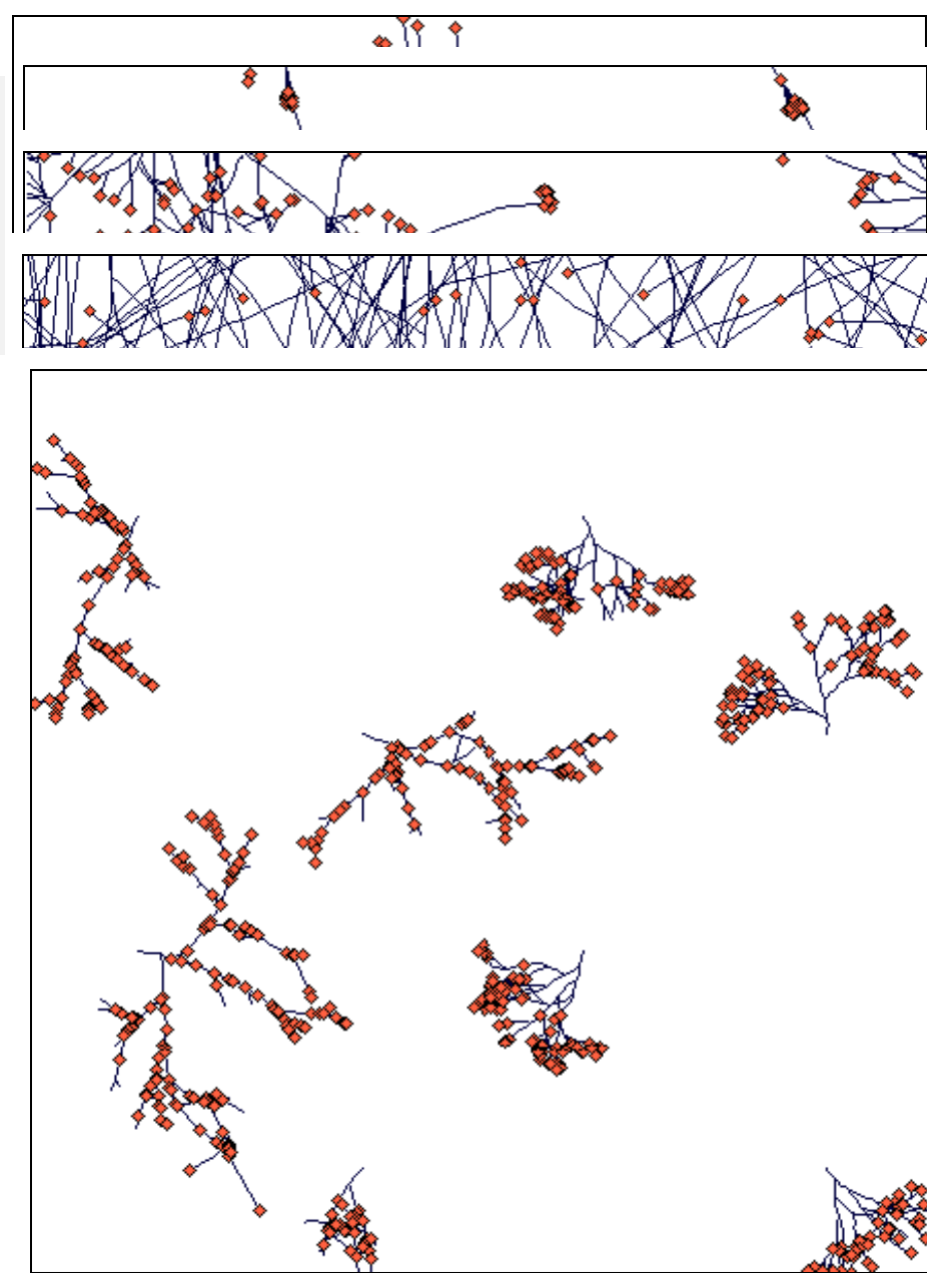




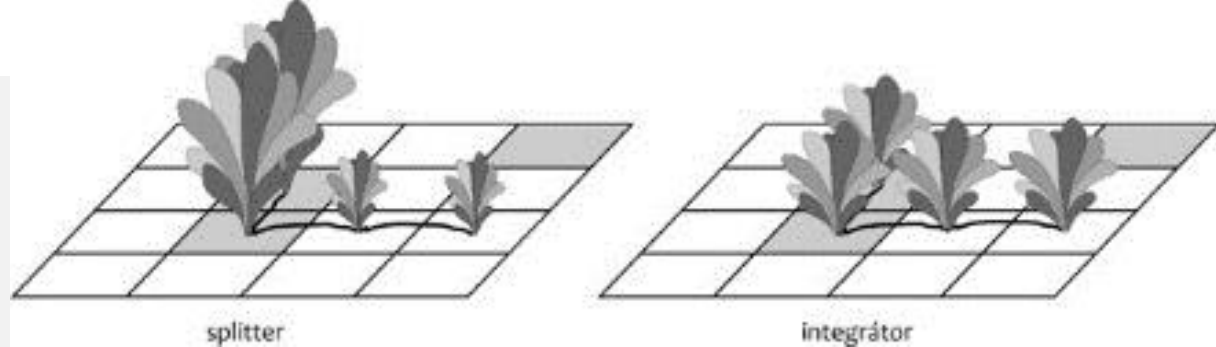
# 1. 入侵植物的生活史特征

## • 2. 生长发育特征-生长速度和空间生长能力

- 入侵植物一般生长速度较快，传入后气同之力。入侵植物建立种群速度快，在夏季表现，在干旱环境中，入侵植物比本地植物更能利用土壤资源、耐受力。入侵植物在夏季表现，在干旱环境中，入侵植物比本地植物更能利用土壤资源、耐受力。
- 而且，很多入侵植物一旦定居，植株生长很快，地上部分迅速增生，地下根系快速蔓延，形成庞大的根系网络，具有很强的竞争力。

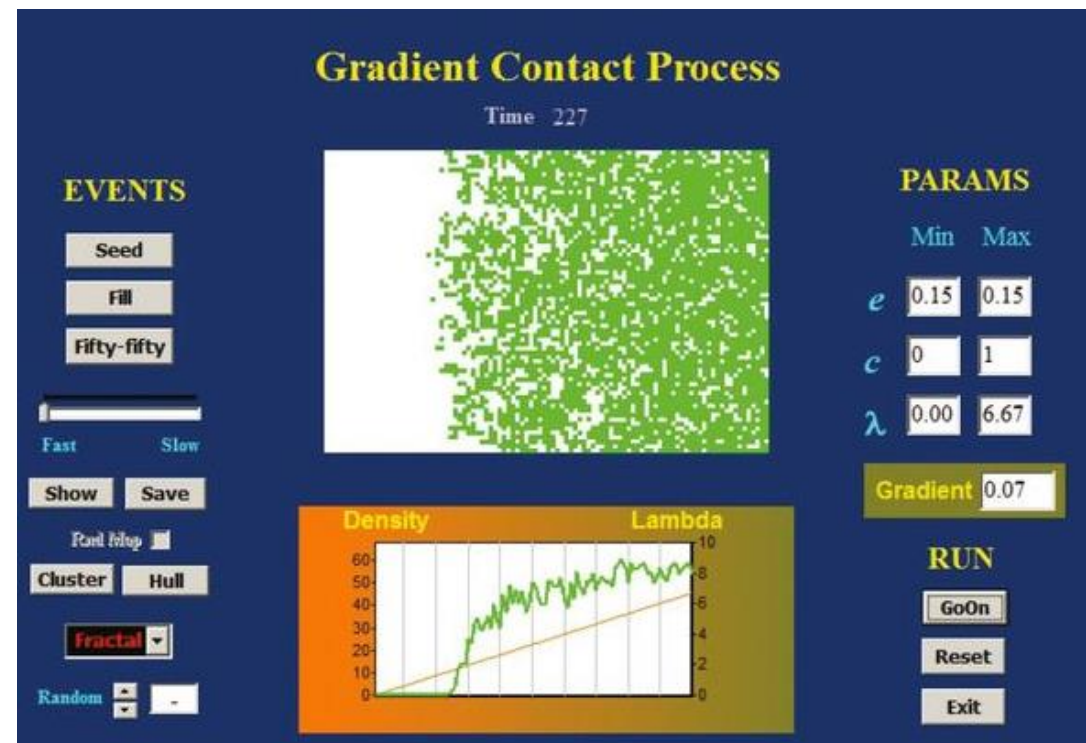


# 1. 入侵植物的生活史特征



## • 2. 生长发育特征-生长速度和空间生长能力

- 入侵植物一般生长速度较快，传入后能迅速建立种群。例如，在地中海地区，入侵植物在夏季，在干旱环境下，能利用土壤资源、耐受力。而且，很多入侵植物一旦定居，植株生长很快，能迅速利用资源，在短期内建立起庞大种群。
- 入侵植物一般生长速度较快，传入后能迅速建立种群。例如，在地中海地区，入侵植物在夏季，在干旱环境下，能利用土壤资源、耐受力。而且，很多入侵植物一旦定居，植株生长很快，能迅速利用资源，在短期内建立起庞大种群。



Beáta Oborny

il 26.65 · PhD

Eötvös Loránd University

Location

Budapest, Hungary

Department

Department of Plant Taxonomy and Ecology





# 1. 入侵植物的生活史特征

## 2. 生长发育特征- 发育成熟期

- 发育成熟期是指植物从开始生长至发育成熟所需要的时间。与非入侵植物相比，入侵植物的发育成熟期相对较短，因而短时间内能产生较多后代，迅速扩大种群数量。
- 在北美洲，入侵性木本植物的发育成熟期平均只有4年，而本地植物则为6.9年。在松属植物中，入侵种幼树期的历时通常短于非入侵种，能较早产生种子。

# 1. 入侵植物的生活史特征

## • 3.繁殖特征-开花时间

- 开花早往往有利于入侵。一个很好的印证是，在欧洲中部的外来植物中开花早者传入的年份往往较早，而开花迟者传入时间相对较迟。
- 入侵植物尤其是木本类的花期通常较长，这对入侵和扩张十分有利。在花期较长情况下，花粉产生量较大，可吸引较多传粉昆虫而产生较多种子，由此增加种子被传播的机会。
- 例如，在加拿大，从欧洲传入的许多入侵植物开花期要长于非入侵的同属植物(Goodwin et al., 1999)。在地中海岛屿、加拿大安大略等地，花期长的外来植物种群密度一般要高一些，也反映出花期与入侵的重要关系(Lloret et al., 2005; Cadotte et al., 2006)。

# 1. 入侵植物的生活史特征

## • 3.繁殖特征-繁殖能力

- 植物繁殖能力与入侵能力通常呈正相关，即繁殖力越高入侵能力往往越强。入侵性植物的种子生产能力通常强于同属的非入侵性植物或入侵地上著植物，这种差异不仅体现在种子的数量上，还体现在种子总生物量上。
- 薇甘菊花的生物量约占植株地上总生物量40%；在0.25m<sup>2</sup>的范围内可生产2w-5w个花絮，8w-20w小花，产生的种子在10w粒以上。



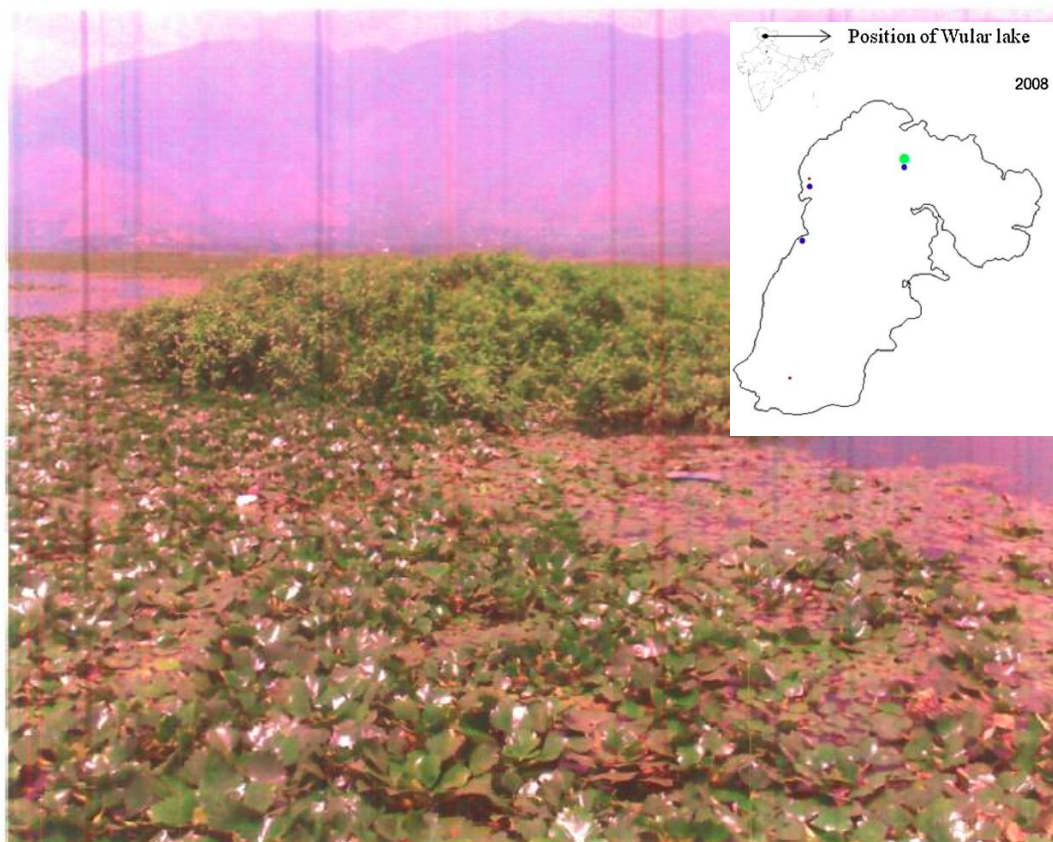
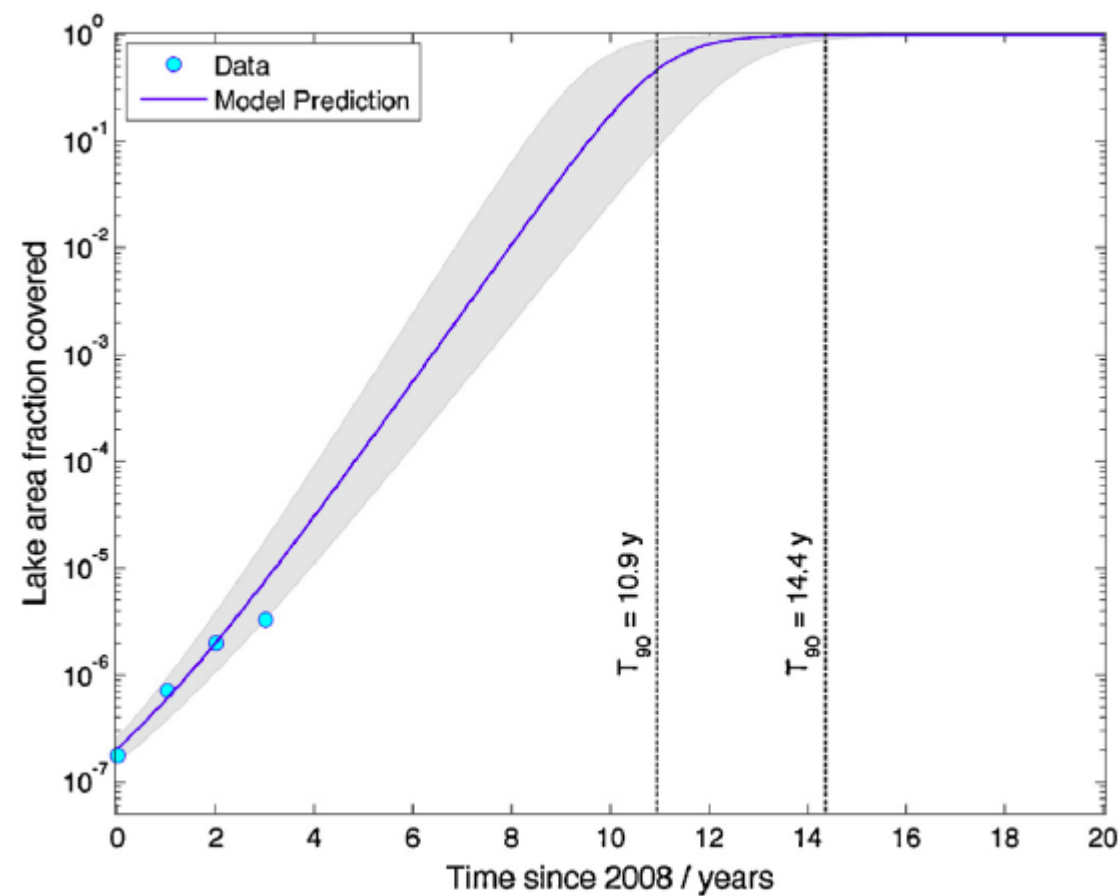


Figure 4.5: Alligator weed forms large floating islands in the lake.

- 如果不进行干预，在13-19年期间，喜旱莲子草花可以从 $41.3 \text{ m}^2$ 的入侵面积增加到 $112.77 \text{ km}^2$ (相当林大+农大东校区)。



Ecological Modelling

Volume 263, 10 August 2013, Pages 119-125



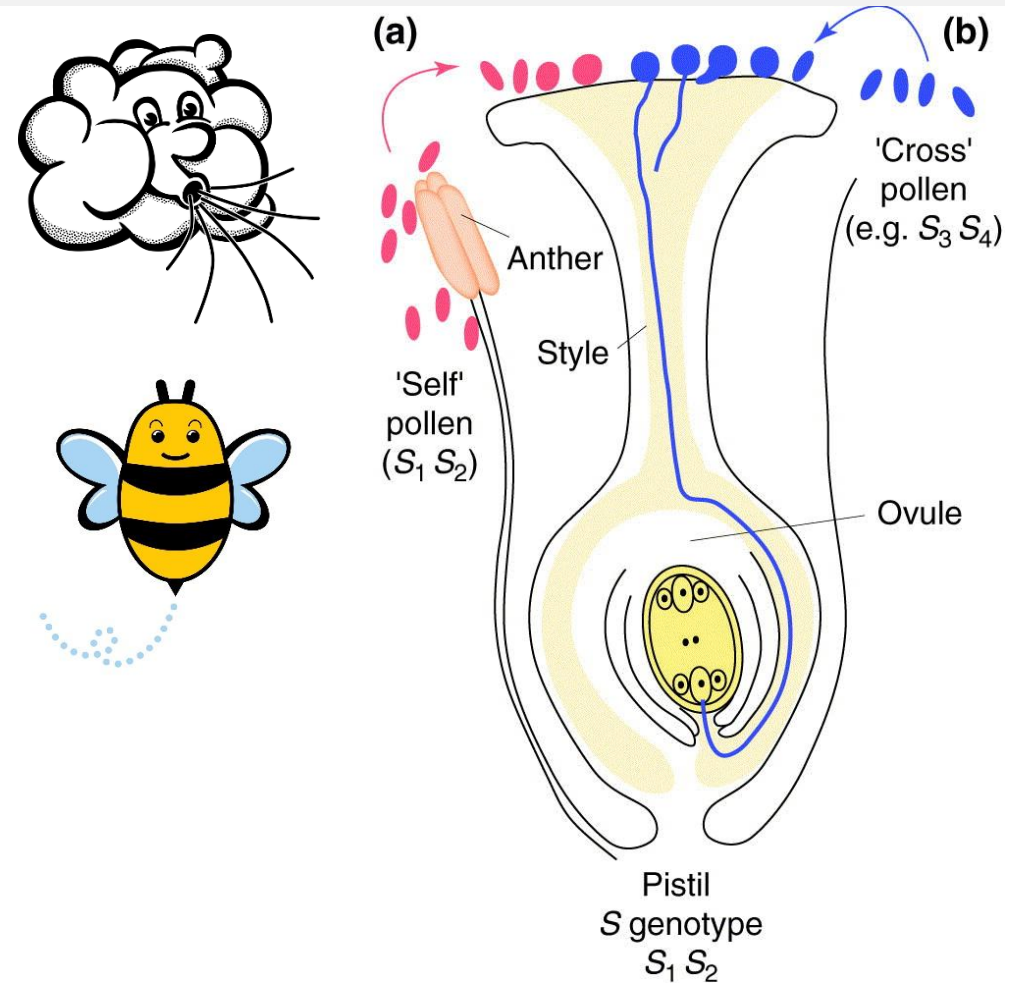
Predicting the spread of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) in Wular lake, India: A mathematical approach

Ather Masoodi <sup>a</sup>, Anand Sengupta <sup>b</sup>, Fareed A. Khan <sup>a</sup>, Gyan P. Sharma <sup>c</sup>



# 1. 入侵植物的生活史特征

- (3) **繁殖特征-繁殖方式**
- 对单独有性生殖而言，自交亲和的则有利于入侵，这是因为与自交不亲和的植物相比，自交亲和者即使的车种群很小的情况下也有足够多的合适配子，有利于克服或减轻阿利效应对于种群发展的不利影响。而且，自交亲和的这种优势不仅发生在入侵早期小种群即奠基者中，还延续至后来的种群发展阶段，故对入侵具极大的促进作用。调查发现，入侵我国的菊科植物中接近2/3的种是自交亲和的(Hao et al., 2011)。



# 1. 入侵植物的生活史特征

- 对主要进行营养繁殖或无性生殖而言，大部分植物具很强的入侵性，传入后能快速建立庞大种群，而且通过土壤携带等途径其营养体极易传至异地，快速实现空间上的扩张。
- 对于有性生殖与营养繁殖(或无性生殖)并存而言，采用何种繁殖方式在一定程度上将取决于环境中的资源水平。



# 1. 入侵植物的生活史特征

- 例如，紫茎泽兰在常绿阔叶林等资源水平较低的环境中主要采用有性生殖，产生大量种子，以充分利用分布不均的环境资源，在不利生长和竞争的环境中保持扩张潜力；而在开放的落叶阔叶林及路边则主要采用营养繁殖，营养体快速生长，以充分利用丰富的环境资源和空间并从中提高竞争力，促使种群快速扩张。
- 加拿大一枝黄花在定殖阶段或建群初期，它们倾向于采用有性生殖，而在种群维持和增长阶段有一性生殖的比率逐步下降，转而营养繁殖起主要作用。

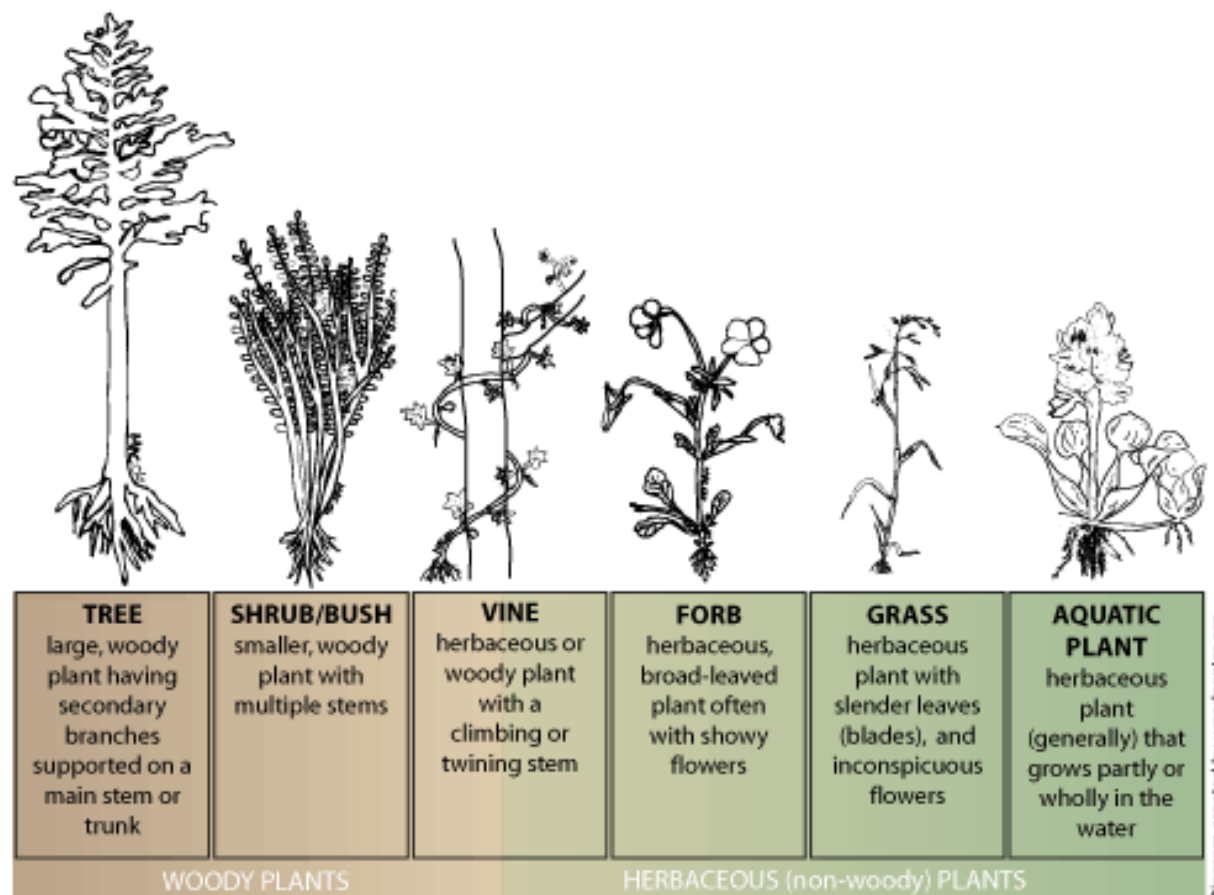




# 1. 入侵植物的生活史特征

## • (4) 生活史特征

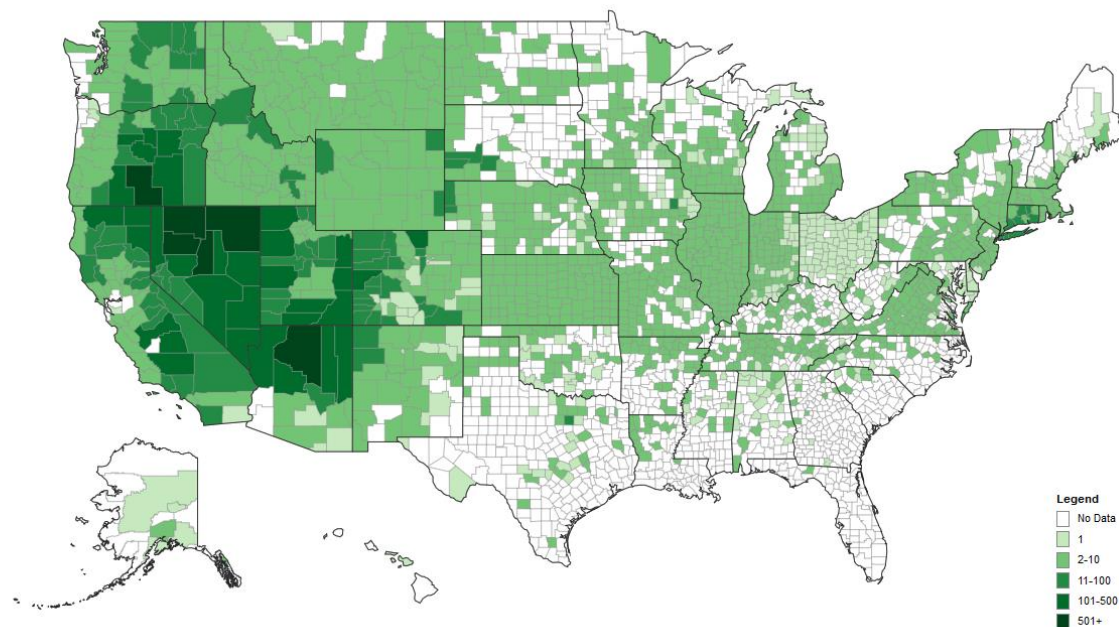
- 根据生活型(life form), 高等植物一般可分为乔木、灌木、木质藤木、草质藤木、多年生草本、一年生草本等。生活型与入侵性有一定的关系, 但两者密切程度因入侵性的历史阶段、生境特点(如是否被干扰)等而异。





# 1. 入侵植物的生活史特征

- 例如，从某地发生入侵的历史时间角度，一年生植物相对容易传入，故一般较早发生入侵，成为先期入侵者。从生境条件角度，若当地植被处于被严重干扰的状态，一年生植物所表现出的入侵性一般要强于其他植物;相比之下，若植被处于半自然状态、被干扰程度低，则生活型较长的植物更具竞争力。



# 第一节 生活史特征

1. 入侵植物的生活史特征
2. 入侵动物的生活史特征
3. 内在优势假说

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 有关动物生活史特征与入侵性关系的认识较少，下而对昆虫、鸟类和鱼类中的一些发现作简单介绍。
- **1. 入侵性昆虫**
- 一些研究表明较小的天敌压力是外来昆虫成功入侵的重要条件。在生活史特征方面，孤雌生殖(卵不经过受精就能发育成新个体)的昆虫由于受阿利效应的影响小,与两性生殖的种类相比成功入侵的概率相对较大。例如，原发生于美洲而今扩张至于东亚、南欧等地的稻水象甲，孤雌生殖被认为是其成功入侵并快速扩张的重要因素。有些昆虫生活史中有体眠或滞育期，成虫历期较长，这些特点有利于克服不利的气候条件，因而对入侵和扩张有利。



## 2. 入侵动物的生活史特征

- 入侵性蚂蚁通常为杂食性，除捕食小型节肢动物外，还能以动物死尸为食或取食半翅目昆虫分泌的蜜露，甚至还攻击和捕食土著蚁类。入侵性蚂蚁对资源的竞争力往强于土著蚁类。此外，一些入侵性蚂蚁还具有个体小、繁殖快、对食物的搜寻和利用能力强等特点。这些方面均有利于入侵性蚂蚁的定殖和扩张。





## 2. 入侵动物的生活史特征

### 2. 入侵性鸟类

- 世界范围内，以观赏(作为宠物)、打猎和生物防治等为目的的鸟类引进十分普遍。据统计，全世界有记载的鸟类引进多达1400次，涉及鸟类140多个科400余种，其中2/3为鸭科、鸿鸽科、雀科、麻雀科、雄鸡科和鸚鵡科的种类。从引进区域和时间来看，一半以上的引进发生在夏威夷、澳大利亚、新西兰、新几内亚岛及附近太平洋岛屿上，时间在1819世纪欧洲人向这些地区大量移民时。在夏威夷，自19世纪初以来曾引进过145种鸟，其中54种成功建群。
- 许多鸟类被引进后成了入侵种，对生态系统、人类生活产生了严重影响，如家八哥、紫翅掠鸟、黑喉红臀鸭(*Pycnonotus cafer*)等。以海岛的影响为例：据国际鸟盟(BirdLife International)统计，入侵鸟类已影响到全球海岛上2/3濒危鸟类的生存，对海岛生物多样性构成严重威胁。

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 与土著鸟类相比，入侵性鸟类对物理环境、天敌等制约因子具有较强的适应能力，而且对食物、栖息地等资源的竞争能力通常较强。例如，家八哥(*Acridotheres tristis*)基于其好斗性，经常侵占其他鸟类的窝巢，表现出很强的竞争能力。
- 入侵性鸟类还有其他一些有利于入侵的生活史特征，如每季抱窝次数多、窝卵量大、个体大、卵质量小、雏期短、寿命长、具迁徙性等。抱窝次数多、卵质量小、幼雏期短、寿命长、性迁徙性，在阶段个体大、迁徙性弱是有利的。抱窝次数多、卵质量小、幼雏期短、寿命长、性迁徙性，在阶段个体大、迁徙性弱是有利的。



斑姬鵲



雀鷹

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 一些入侵鸟类在交配和繁殖期间无明显的性选择(sexual selection)，这有助于找到合适配偶和提高繁殖效率，从而对定殖有利。
- 还有一些入侵鸟类具社会行为，不同个体间可通过协作来侵占其他鸟类的窝巢，或在栖息、取食过程中的群集在一起以提高对其他鸟类的竞争力，提高防御天敌、利用食物资源的能力。



- 性选择: 指造成动物中与性别相关的体形、颜色、行为等方面而差异的自然选择方式。在性选择压力下，那些在婚配中适宜于表达给异性的特征，尤其是外表的颜色、修饰和求偶行为，容易通过世代遗传而得以加强，形成明显的雌雄二型(sexual dimorphism)。

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 脑体积较大(相对于体重而言)的鸟类入侵能力相对较强。与脑体积较小的鸟类相比，脑体积大者“认知”水平较高，在新环境中有可能“创造”出新颖的取食方式，由此提高对新食物的利用能力，有助于适应环境变化而存活下来。



## 2. 入侵动物的生活史特征

### 3. 入侵性鱼类

- 全世界现有鱼类24 400多种，其中58%生活在海洋，41%生活在淡水，1%在海洋和淡水中均能生活。几百年来，大量鱼类被引种到世界各地用于水产养殖、生物防治(用于控制蚊子、水生杂草等)、垂钓、观赏等。引进最多的为鲤科、鲑科、慈鲷科、鰕虎鱼科、花鲈科和日鲈科的种类，其中一些分布相当广，如鲤、莫桑比克罗非鱼、虹鳟、褐鳟(*Salmo trutta*)、食蚊鱼(*Gambusia affinis*)、东部食蚊鱼、大口黑鲈等。
- 外来鱼类可通过捕食、竞争等过程对土著鱼类产生显著影响，使后者种群数量显著下降甚至灭绝。外来鱼类还携带一些病原物，有可能对土著鱼类产生毁灭性影响。此外，一些外来鱼类还能与土著鱼类杂交，导致后者适合度下降。鲤等一些入侵性很强的鱼类还能严重影响所处的水体生态系统，使其朝着不利于土著种的方向变化。

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 有关认识主要来自淡水鱼类。入侵性淡水鱼往往个体大小适中、繁殖快、食性杂，有的种类还具有生长快、生殖力强、寿命长、可照顾后代(见于罗非鱼、胎鳉等)、能耐受较宽幅度的水温和含盐水平等特性。生长和繁殖快、亲代能照顾后代、对不适环境的生理耐受能力强等特点十分有利于定殖，而个体大小适中、生殖力强、寿命长则对定殖后数量和空间的扩张有利。

## 2. 入侵动物的生活史特征

- 鲤(Carp)作为IUCN公布的全球100种最具威胁的入侵种之一，在美国、澳大利亚、新西兰等地已造成严重的生态灾害，导致当地水质恶化，土著鱼类和水禽的适宜生境大幅缩减。



<http://www.michigan.gov/invasives/0,5664,7-324--387826--,00.html>



Common carp



Bighead carp  
Sliver carp



Grass carp



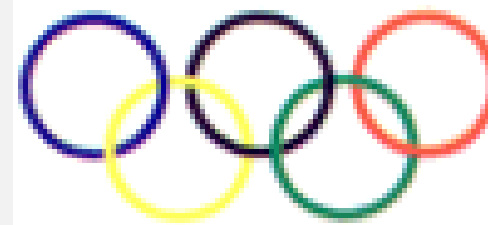
Black carp

# 第一节 生活史特征

1. 入侵植物的生活史特征
2. 入侵动物的生活史特征
3. 内在优势假说



### 3. 内在优势假说



- “内在优势假说” (**inherent superiority hypothesis**), 认为一些外来种能成功入侵是由于其本身在形态、生理、生态、遗传、行为等方面具许多特定的性状,使其在环境适应、资源获取、种群扩张等方面的表现胜过其他物种(尤其是入侵地的原有物种)(**Elton, 1958; Sax and Brown 2000; Hufbauer and Torchin, 2007**)。
- 与入侵相关的“优势”性状并非孤立地对入侵发生作用,而是与其他众多生物和非生物因子一起共同影响入侵。因此,在分析某个具体生活史性状对入侵的作用时,应结合考虑物种表型可塑性、适应性进化、种间关系、生态系统可入侵性等因素与入侵的关系。此外,还应结合考虑入侵所处的阶段,在某一阶段对入侵起促进作用的性状在另一阶段不一定如此,如前所述,鸟类体重小、迁徙能力强有助于传入,但在定殖阶段这两个性状是不利的。

# 小结-生活史特征与入侵关系理论的应用价值

- 生活史特征与入侵关系的理论可用于指导鉴别或评价潜在的入侵种。
- 例如，Finnoff和Tschirhart (2005)基于植物种群增长与生活史中某些生理性状的关系分析，建立模型对潜在的入侵性植物进行了鉴别，为外来种风险评估和预警提供了科学依据。
- 对已经入侵的外来种，通过分析生活史性状与入侵性、种群增长、扩张和危害程度的关系，可针对性地提出相关防治策略和方法。
- 例如，针对既能进行有性生殖又能进行营养繁殖的入侵植物，由于在定殖阶段有性生殖起主要作用，故防治传入不久、发生数量还较少(处于定殖和建群阶段)的种群时需着重减少种子产量;而防治处于维持和扩张中的种群时，由于此时营养繁殖起主要作用，防治上应重点采取一些可减少其营养繁殖机会的措施，如防止营养体随土壤传带等。
- 同理，在外来种引进工作中，生活史理论可为筛选适合引进的物种或品系提供科学依据，或用于指导分析已引进物种演变为入侵种的潜在风险。