

植物群落的生物多样性及其可入侵性关系的实验研究

许凯扬 叶万辉* 曹洪麟 黄忠良

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 生物入侵已经成为一个普遍性的环境问题,并为许多学者所关注。尽管一些理论研究和观察表明生物多样性丰富的群落不容易受到外来种的入侵,但后来有些实验研究并没能证实两者的负相关性,多样性-可入侵性假说仍然是入侵生态学领域争论比较多的一个焦点。人为构建不同物种多样性和物种功能群多样性(C₃禾本科植物、C₄植物、非禾本科草本植物和豆科植物)梯度的小尺度群落,把其它影响可入侵性的外在因子和多样性效应隔离开来,研究入侵种喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)在不同群落里的入侵过程来验证多样性-可入侵性及其相关假说。研究结果显示,物种功能群丰富的群落可入侵程度较低,功能群数目相同而物种多样性不同的群落可入侵性没有显著性差异,功能群特征不同的群落也表现出可入侵性的差异,生活史周期短的单一物种群落和有着生物固氮功能的豆科植物群落可入侵程度较高,与喜旱莲子草属于同一功能群且有着相似生态位的土著种莲子草(*A. sessilis*)对入侵的抵抗力最强。实验结果表明,物种多样性和群落可入侵性并没有很显著的负相关,而是与物种特性基础上的物种功能群多样性呈负相关,群落中留给入侵种生态位的机会很可能是决定群落可入侵性的一个关键因子。

关键词 喜旱莲子草 物种多样性 可入侵性 功能群多样性 入侵种

AN EXPERIMENTAL STUDY ON THE RELATIONSHIP BETWEEN BIODIVERSITY AND INVASIBILITY OF PLANT COMMUNITIES

XU Kai-Yang YE Wan-Hui* CAO Hong-Lin and HUANG Zhong-Liang

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

Abstract Biological invasions are a pervasive environmental problem and are an important focus of ecological research and environmental management. Research on the function of biodiversity has stimulated an interest in the mechanisms underlying the invasibility of plant communities. Although many theoretical and observational studies suggest that diverse communities are more resistant to invasion by exotic species than less diverse communities, results of experimental studies are not conclusive and this remains a highly debated topic.

In this experiment, a series of manipulated grassland communities with different levels of species diversity and different species functional groups (16 species belong to C₃ grasses, C₄ plants, forbs and legume respectively) were established to test Elton's diversity-invasibility hypothesis by studying the pattern and process of invasion by *Alternanthera philoxeroides*. Total biomass of the invasive species, an index of community invasibility, was recorded in each community type. Our results showed that in communities with higher functional group diversity, the biomass of *A. philoxeroides* was significantly lower due to decreased niche opportunity whereas species diversity alone did not show any significant effects on the biomass of the invasive species. The results showed that community invasibility was negatively correlated with functional group diversity suggesting that the diversity of characteristics of species rather than species diversity itself was important. Niche opportunity for invasive species in communities might be a key determinant influencing its invasibility. The characteristics of functional groups also influenced the success of the invasion. Annual grasses with short life spans and nitrogen-fixing legumes were more susceptible to invasion. Moreover, *A. sessilis*, which belongs to the same morphological and functional group as *A. philoxeroides*, caused a significant decrease in establishment of the invader species. This suggests that competition might be more intense within functional groups than across functional groups. Because community invasibility is influenced by many factors and their interactions, the pattern and mechanisms of community invasibility are likely to be more complicated than we have acknowledged so far. More experimental work coupled with theoretical modeling studies are needed to better understand the

* 收稿日期: 2003-03-20 接受日期: 2003-10-16

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目 (G2000046803)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: why@scib.ac.cn

characteristics of community invasibility.

Key words *Alternanthera philoxeroides*, Species diversity, Invasibility, Functional group diversity, Invasive species

世界范围内的生物入侵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,被认为是全球气候变化的重要组成部分(Vitousek, 1994; Dukes & Mooney, 1999; 张林艳等, 2002), 并已成为环境科学和生态研究的焦点(Vitousek *et al.*, 1997; Mack *et al.*, 2000; Lonsdale, 1999), 其中群落或生态系统的可入侵性研究又是入侵生态学最重要的一个方面。一个生态系统或群落对入侵的敏感性受很多因素的影响, 包括外来入侵种本身的生活史、生理和形态学等特性, 同时也和生境特征、群落结构、群落物种组成等密切相关(Levine & D'Antonio, 1999; Dukes, 2001; Miller *et al.*, 2002; Byers, 2002)。Elton(1958)首次提出假说认为土著物种多样性贫乏的群落更容易受到外来种入侵。这一观点被许多学者普遍引用, 支持该假说的解释是, 在物种多样性丰富的群落里, 物种对维持自身生存和繁育的必需资源的竞争相对激烈, 一定程度上抑制了入侵种在该群落里的种群建成, 因而表现出更强的入侵抵抗力(Symstad, 2000)。近些年有关群落可入侵性和多样性相关性的实验研究中, 却得出了两者成正相关(Robinson *et al.*, 1995; Palmer & Maurer, 1997)、负相关(Tilman, 1997; Stachowicz *et al.*, 1999)甚至没有相关性(Lavorel *et al.*, 1999; Higgins *et al.*, 1999)等几种不同的结果。还有学者在“资源可利用性理论”(Tilman *et al.*, 1996; Davis *et al.*, 2000)基础上提出了群落可入侵性-物种功能群多样性假说, 认为功能群多样性丰富的群落对群落有限资源的利用更加彻底, 留给潜在入侵种获取资源的机会相对更少, 而且在功能群多样性基础上, 物种愈丰富, 各个资源水平上出现最具竞争力物种的可能性就愈大, 因而会表现出更强的入侵抵抗力(Hooper & Vitousek, 1997; Naeem *et al.*, 2000)。围绕以上两种假说所开展的研究由于研究尺度不一、功能群类型的选择不同、或者没有很好地区分多样性和其它影响可入侵性因素所产生的效应, 因而研究结果的差异不可避免。关于生物入侵的实验研究国内鲜有报道, 国外的研究主要集中在计算机模型预测、相关性分析、野外调查观测后的理论解释和盆栽实验, 也有实验采用人工构建物种多样性和功能群多样性群落来研究群落可入侵性, 但能够把多样

性效应和影响可入侵性的外在因素隔离开来研究群落可入侵性的实验研究相对很少。

为了更全面地理解群落结构对群落可入侵性的影响, 我们在生物入侵已经发生的大尺度背景下研究小尺度上物种多样性不同的群落对入侵种近距离入侵过程的响应。以入侵外来种喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)为实验材料, 通过控制土著种功能群丰富度和功能群物种组成, 把物种多样性和功能群多样性有机地结合和分离来研究物种多样性和功能群多样性对群落可入侵性的影响效应, 其中功能群多样性包括功能群数量和功能群类型两个方面。着重探讨以下几个方面的问题: 1) 物种多样性丰富的群落是否表现出更强的入侵抵抗力? 2) 功能群多样性丰富的群落是否表现出更强的入侵抵抗力? 3) 与入侵种同属于一个功能群的土著种是否表现出更强的入侵抵抗力?

1 材料和方法

喜旱莲子草又名空心莲子草、水花生, 是苋科莲子草属的一种喜光嗜水的多年生宿根草本植物。原产于巴西和阿根廷, 1897年入侵到美国。在20世纪30年代, 上海将喜旱莲子草作为饲料植物引进, 后逸为野生, 在长江流域及南方各省大面积爆发; 1946年在澳大利亚发现后, 短期内入侵到新西兰、缅甸、泰国、印度和印度尼西亚, 现已遍布于南美、北美、澳洲、非洲和亚洲的许多水域和陆生生境, 被认为是全球性的恶性杂草。喜旱莲子草只开花而极少结实, 繁殖方式为无性繁殖, 带节茎段在适宜生境中很容易成活而繁育成新的植株, 其快速的生长速度及其广泛的生态适应性使得喜旱莲子草极易建成新的种群。其中远距离入侵往往是通过人类最初有意识的物种引进或人类无意识活动形成的茎段繁殖体建成新的种群实现的。

实验群落建立在属南亚热带气候的广州。在一块空地建立10个内直径3 m、高40 cm的圆形水泥池, 每个水泥池用长1.2 m、宽50 cm的装饰材料板均匀分隔成6个小区, 中央形成一个直径60 cm的圆形区域。每个水泥池填充30 cm厚的土壤(蘑菇肥、塘泥和黄粘土按1:1.5:1.5的比例均匀混合而成, 测定土壤基本理化性质), 并作消毒处理。60

个小区分别用来配置的 60 个小群落, 中央部分作为喜旱莲子草的入侵源。

实验材料取自广州市区湿地生境中的当年生喜旱莲子草活体, 以若干含一个茎节的喜旱莲子草无根茎段作为入侵源。控制群落物种的配置来源于预先建立的一个包含 4 个功能群类型多个物种的物种库(物种种子来源除花生 (*Arachis hypogaea*)、大豆 (*Glycine max*) 外, 均取自生长有喜旱莲子草的生境), 各物种是根据 C₃ 植物(禾本科植物)、C₄ 植物、非禾本草植物和豆科植物等 4 个不同功能群来配置(表 1)。通过将物种幼苗移栽到 60 个小样方(其中玉米 (*Zea mays*)、花生、绿豆 (*Phaseolus radiatus*) 和大豆因为种子萌发迅速, 采用种播), 构建功能群数目相同但物种多样性各异(4、8、16 个物种)和物种功能群多样性不同(0、1、2、4 个功能群)的 60 个小尺度群落。表 1 中的前 8 个物种(来源于 4 个功能群), 作为单一物种种植。两个物种组合的处理原则是在 4 个不同功能群中随机抽取两个物种的组合, 具体的组合结果是香丝草 (*Erigeron crispus*)-地毯草 (*Axonopus compressus*)、莲子草 (*Alternanthera sessilis*)-地毯草、草龙 (*Jussiaea crispus*)-千金子 (*Leptochloa chinensis*)。4 个物种处理采用从每个功能群抽取一个物种, 具体组合是莲子草-花生-香丝草-地毯草。8 个物种的处理是每个功能群抽取两个物种, 具体组合即表 1 中的前 8 个物种。以上处理包括 0 和 16 个物种都设 4 个重复。以上既有物种多样性不同但功能群数目相同的处理, 同时也有功能群梯度的差异。表 1 中所示密度为物种单一种植时每个小区的

密度, 密度的选定是以各个物种在一定的面积内能够有最大的生物量为前提。在组建的多物种群落里, 每个物种的密度配置以其单一种植时的密度为参照, 依次成倍递减, 比如, 在 8 个物种组成的群落里, 每个物种的密度减少到单一种植时的 1/8。构建群落物种幼苗的移栽和播种于 2002 年 3 月中旬完成, 一个月后, 在各个水泥圆池中央以同样的侧芽朝向(朝向各个小区)和数目分别定点播撒 12 个喜旱莲子草茎段, 并用薄层土覆盖。从实验开始到收获过程定期、定量地保证各个小区相同的水分供应, 水分含量(表层)维持在 16%~21% 的范围内, 并施药排除食草昆虫及鼠害的干扰。

本实验中, 在喜旱莲子草开始(2002 年 4 月 29 日)进入到各个不同群落的近半个月里, 选取向各群落中央扩散的喜旱莲子草作为定期、定样观测对象, 每隔 48 h 测量喜旱莲子草的各项生长指标(包括茎长度、茎的径向扩散距离、茎垂直高度、生根的茎节数目、侧芽个体数、分枝情况等)。并以喜旱莲子草在各个不同群落里的扩散距离、生根茎节数目、以及 9 月收获的入侵到各小区群落里的喜旱莲子草全株生物量, 作为衡量群落可入侵程度的指标。

2 结果与分析

2.1 喜旱莲子草在不同群落的入侵过程

从 4 月 29 日到 5 月 11 日这段时间对入侵种生长指标的观测显示, 喜旱莲子草在对照区(0 个物种)径向扩散距离、扩散速度以及生根茎节数要远远高于其它小区群落, 1 个物种和 2 个物种里的喜旱

表 1 物种单一种植的播种或幼苗移栽密度

Table 1 Species and their seedling densities in monocultures

物种 Species	功能群类型 Functional groups	种植密度 Seeding or seedling density (No. of seedling or seeds per quadrat)
千金子 <i>Leptochloa chinensis</i>	C ₃	96
地毯草 <i>Axonopus compressus</i>	C ₃	48
香丝草 <i>Erigeron crispus</i>	C ₄	48
玉米 <i>Zea mays</i>	C ₄	32
花生 <i>Arachis hypogaea</i>	L	48
绿豆 <i>Phaseolus radiatus</i>	L	48
莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i>	F	48
草龙 <i>Jussiaea crispus</i>	F	32
菵草 <i>Arthraxon hispidus</i>	C ₃	48
球米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	C ₃	48
香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	C ₄	48
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	C ₄	48
大豆 <i>Glycine max</i>	L	48
含羞草 <i>Mimosa pudica</i>	L	32
少花龙葵 <i>Solanum photeinocarpum</i>	F	32
山莴苣 <i>Lactuca indica</i>	F	48

C₃:C₃ 植物 C₃ grasses C₄:C₄ 植物 C₄ plants L:豆科植物 Legume F:非禾本科草本植物 Forbs

莲子草扩散从过程和结果来看基本上没有区别,4个物种功能群里的喜旱莲子草扩散明显要低于对照、1、2个物种里的扩散,但功能群数目相同的4、8、16个物种的群落中喜旱莲子草的扩散过程和结果差异并不显著(图1)。

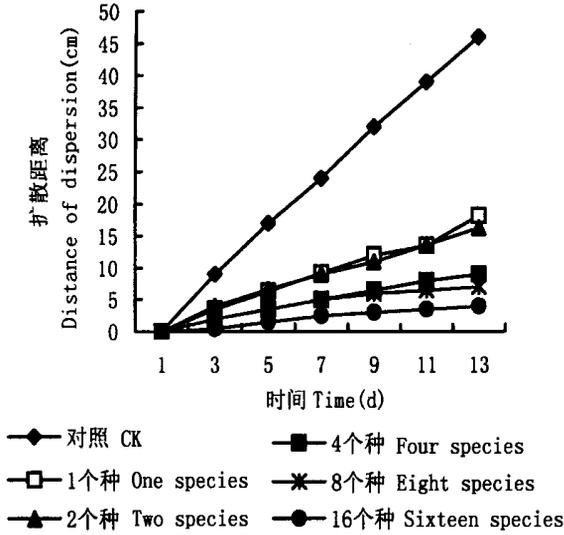


图1 喜旱莲子草在不同群落中的扩散
Fig. 1 Dispersion of *Alternanthera philoxeroides* in different communities

喜旱莲子草能否在一个群落里建成,其新长出的茎节能否较快地形成根系吸收土壤中的资源也是很重要的一个方面。也因为其对光照的要求比较敏感,在某些群落里往往还表现出向上生长的趋势,所以我们还应用喜旱莲子草在群落中的生根茎节数来反映入侵过程。如图2所示,喜旱莲子草在没有物种的对照区里,因为都是匍匐在土壤面上生长,13 d平均新的生根茎节数目达到14.75个,日平均茎节生根数为1.23个。其它群落则大大延缓了喜旱莲子草的入侵,1个和2个物种里的喜旱莲子草新生

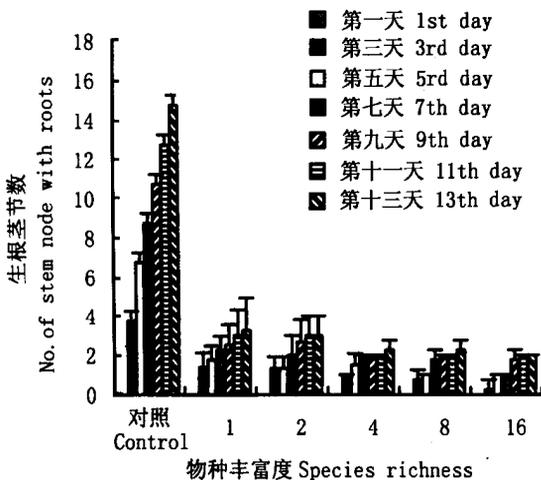


图2 喜旱莲子草在不同群落里的生根茎节数
Fig. 2 Number of stem node with new roots of *Alternanthera philoxeroides* in different communities

根茎节数基本相同,差异不明显,但略高于含有4个功能群的4、8、16个物种里的喜旱莲子草新生根茎节数。在功能群相同的4、8、16个物种的样方里,13 d平均生根茎节数分别为2.25、2.25、2.00,无显著性差异($F_{2,15} = 0.094, p = 0.91$)。

2.2 物种多样性与群落可入侵性

我们以入侵到各小群落的喜旱莲子草生物量作为衡量群落可入侵性的另一个指标。从1到16个物种,随着物种多样性的增加,喜旱莲子草的生物量逐渐减少直至维持在一定的水平,如图3所示(线性回归, $y = -3.05x + 72.78, R^2 = 0.17, p < 0.05, n = 56$)。以上物种多样性实际上还包含了部分物种功能群多样性,因此我们把功能群数目和类型相同而物种多样性不同的群落放在一起分析,得出如下的结果。如图4所示,建立在物种功能群相同基础上的物种多样性的不同并没有反映出群落可入侵性的不同,在4、8、16个物种的群落里,随着物种多样性的增加,反映出的群落可入侵性并没有显示出显著性差异。如表2所示的ANOVA结果显示,3组之间任何两组都没有显著性差异。

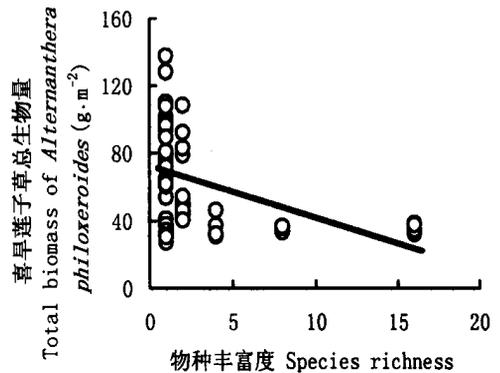


图3 物种多样性与群落可入侵性
Fig. 3 Species diversity and community invasibility

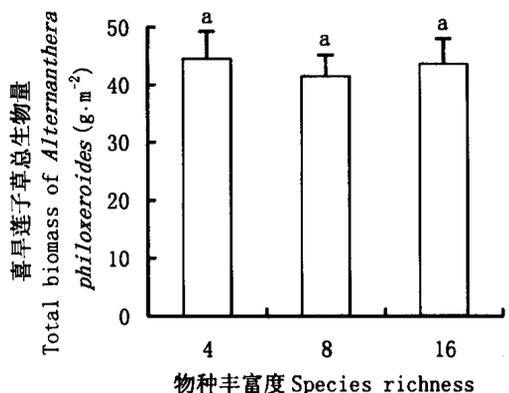


图4 功能群数目相同的物种多样性与群落可入侵性
Fig. 4 Species diversity and community invasibility based on the same functional groups

表 2 不同物种多样性群落的可入侵性方差分析
Table 2 ANOVA of invasibility of plant communities with different species diversity

差异源 Origin	SS	df	MS	F	p value
组间 Inter-group	34.70	3	11.57	0.59	0.64
组内 Intra-group	158.09	8	19.76		
总计 Total	192.79	11			

2.3 功能群多样性与群落可入侵性

本实验选取的 4 个功能群 (C₃ 禾本科植物、C₄ 植物、非禾本植物和豆科植物) 在形态、生理或时间和空间上的资源利用有一定的差异。从包含不同功能群类型的群落对入侵的响应来看,单一群落中(图 5),只有 C₃ 禾本科植物的群落最容易受到喜旱莲子草的入侵,其次是豆科植物,而非禾本科植物群落可入侵性较低,与喜旱莲子草具有相同功能群和相似生态位的莲子草群落和 4 个物种以上的群落一样相对强烈地抑制了喜旱莲子草的入侵。就功能群丰富度而言,群落可入侵性与功能群多样性有明显相关性(图 6,线性回归 $y = - 13.645x + 96.92$, $R^2 = 0.54$, $p < 0.0001$, $n = 56$),随着功能群数量(因为 4、8、16 个物种的可入侵性没有显著差异,所以都归入含有 4 个功能群的统计分析)的增加,群落内喜旱莲子草生物量逐渐减少。这种结果也有可能是物种多样性和功能群多样性都不相同的情况下产生的,或者由于本实验大多数处理都包含了对喜旱莲子草入侵具有强烈抑制作用的莲子草这一物种的缘故。为验证这种可能性,我们于 2002 年 9 月到 12 月在相同的实验地补充了物种多样性相同、而功能群多样性不同的这样一组处理,并且群落配置中没有莲子草这一物种。结果显示,功能群丰

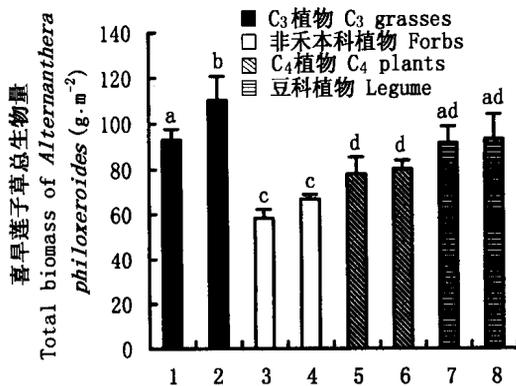


图 5 喜旱莲子草在 8 个单一群落中的入侵

Fig. 5 Invasion of *Alternanthera philoxeroides* in eight monocultures

1 千金子 *Leptochloa chinensis* Commu. 2 地毯草 *Axonopus compressus* Commu. 3 莲子草 *Alternanthera sessilis* Commu. 4 草龙 *Jussiaea crispus* Commu. 5 玉米 *Zea mays* Commu. 6 香丝草 *Erigeron crispus* Commu. 7 绿豆 *Phaseolus radiatus* Commu. 8 花生 *Arachis hypogaea* Commu.

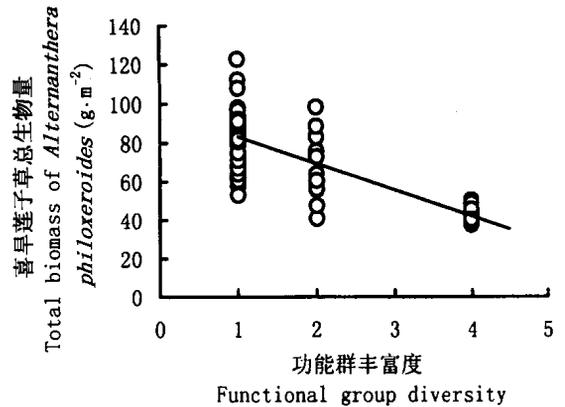


图 6 功能群多样性与群落可入侵性

Fig. 6 Functional group diversity and community invasibility

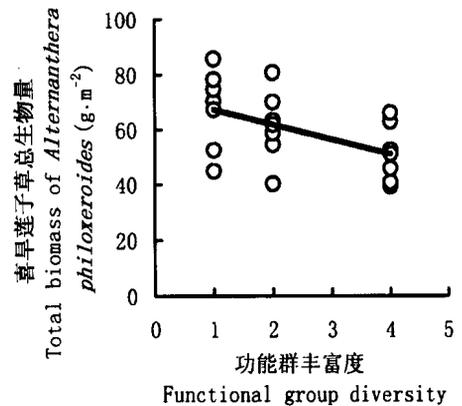


图 7 功能群多样性(无莲子草)与群落可入侵性

Fig. 7 Functional group diversity (excluding *Alternanthera sessilis*) and community invasibility

度和群落可入侵性的负相关性仍然显著(线性回归 $y = - 5.4357x + 72.75$, $R^2 = 0.23$, $p = 0.047$, $n = 18$),如图 7 所示。

3 讨论

本实验以物种多样性-群落可入侵性和功能群多样性-群落可入侵性两种假说为出发点,研究群落物种多样性、功能群多样性(数量和类型)与群落可入侵性的关系,以及控制群落物种功能群特征与入侵种喜旱莲子草的关系。结果显示,群落可入侵性随着群落功能群丰富度的增加显著降低,并与功能群组成有相关性,其中,和入侵种属于相同功能群且具有相似生态位的土著种莲子草强烈地抑制了喜旱莲子草的入侵,而独立于功能群之外物种多样性和

群落可入侵性并没有明显的相关性。

由于生态系统中外在的无机环境因子在入侵过程中所产生的效应会干扰我们对多样性-群落可入侵性关系的判断,实验设计过程中怎样控制外界因素的影响就显得尤为重要。本实验保证了土壤水分、土壤养分资源等条件的基本一致,并排除食草昆虫及来自人为因素对群落的干扰,以尽可能体现多样性对群落可入侵性的相对独立效应。Naeem等(2000)的研究结果也证实这种方法的必要性。

Elton (1958)提出的假说认为物种多样性愈丰富的群落可入侵性愈低,该假说在本实验中并没有得到很好的验证。考虑到一些学者在该方面的研究得出的不同结果,我们分析了功能群数目相同(4个功能群)的基础上不同物种多样性(4、8、16个物种)对群落可入侵性的效应,结果显示三者之间没有显著性差异。即独立于功能群多样性之外物种多样性和群落可入侵性并没有假说所预料的负相关。物种功能群多样性-群落可入侵性负相关性假说在本实验中得到了较好的体现,随着功能群多样性(1、2、4个功能群)的增加,物种多样性相同或者不相同,得出的结果都是一致的(图6,图7)。对于以上两种假说验证的结果,作者认为可以把“资源可利用性”学说(Davis *et al.*, 2000)和“物种冗余”学说结合起来理解。本实验结果表明,在功能群多样性丰富的群落中,由于物种对必需资源的竞争要比物种组成简单的群落激烈,或者说多样性丰富的群落相对于物种组成简单的群落有更多的方式来获取有限的资源,因而留给入侵种的生态位机遇(Niche opportunity)就愈少,喜旱莲子草在这样的群落里的种群建成机会明显降低,因而4个功能群的群落可入侵性相对要低。另一个可能的原因是随着物种丰富度或者功能群丰富度的增加,对于有限资源更具竞争力的物种存在的可能性增大。作者认为,由于物种多样性本身包含功能群多样性,考虑到群落中物种冗余,从有限资源的利用效率和彻底性来看,功能群多样性-可入侵性假说应该更具说服力。

本实验结果表明,功能群特征也强烈影响群落可入侵性。相比较而言,非禾本科植物(Forbs)草龙和莲子草显著地降低和延缓喜旱莲子草在该群落的建成,尤其是和喜旱莲子草属于相同形态学功能群、且同属的莲子草表现最为明显。这个结果暗示属于相同功能群的物种在群落中对资源和空间的竞争要比不同功能群之间的物种激烈。Symstad (2000)和Lavorel等(1999)研究多样性-可入侵性关系时发现

盖度高的群落可入侵性低,在本实验中豆科植物群落盖度高却较容易受到入侵,可能是因为豆科植物的生物固氮作用起着促进作用。另外我们还发现,一年生千金子高密度群落在其营养期和花期强烈阻止喜旱莲子草的入侵,但在8月份产生种子以后,植株逐渐枯萎,抗入侵能力逐渐丧失。这同时也暗示着由群落本身引起的资源可利用率在不同的生活史阶段是有差异的,对于物种、物种功能群相对丰富的群落来说也可能存在同样的问题,并且在生态位限制、对资源的竞争等方面给予入侵种入侵的机会可能要比单一群落更为复杂。Davis等(2000)提出的群落资源波动性理论认为群落中可利用资源的多少是入侵种入侵成功与否的关键,可利用资源的增加或减少都会影响群落对入侵的抵抗力,本实验结果支持了该理论。应该说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群落本身的动态变化、干扰以及波动性的环境条件是联系在一起的。

本实验是在生物入侵发生的大背景下研究小尺度上的群落可入侵性,结果和有些学者的结论有些差异。因为多样性-群落可入侵性的关系是一个相当复杂的问题,许多影响因素并不是独立起作用,而且影响物种多样性的外在因素变化差异很大,诸如纬度、气候、土壤以及系统资源的供应等(Shea & Chesson, 2002)。这也可以解释为什么一些研究在大的尺度上得出的物种(功能群)多样性-可入侵性的正相关结果(Levine, 2000)、在一些小尺度研究得出的多样性-可入侵性负相关结果(Levine & D'Antonio, 1999; Dukes, 2001; Kennedy *et al.*, 2002)。研究物种功能群-可入侵性相关性的控制性研究结果的差异(Lavorel *et al.*, 1999; Symstad, 2000; Dukes, 2001)一定程度上也可以说明这样一个问题,即如果生态位限制确实存在,功能群的划分上可能还要更深入和具体,各个功能群如何配置还值得商榷。功能群的划分基于物种利用和竞争资源方式的相似性来定义是比较合适的,本实验在方法上充分考虑到这一点,所选择的物种绝大多数可以在有喜旱莲子草的生境中发现,因为这样的群落一定程度上还保留着长期被选择的物种间的相互作用。

自然生态系统中,群落可入侵性因为受到的影响因素很多,而且往往是人类所无法控制的,决定了可入侵性的机制可能比我们想象的要更为复杂。我们虽然使各个群落处于相同的环境中,但群落和环

境之间的相互作用在入侵抵抗力方面究竟起着怎样的作用,物种功能群特征性和功能群数量在群落可入侵性问题中哪个起着更为重要的作用,群落受到入侵的过程中以及受到入侵以后本身入侵抵抗力的变化等等诸多方面的问题还需要更多的时间、更严谨的实验设计并结合理论模型来进一步论证和分析。

参 考 文 献

- Byers J. E. 2002. Physical habitat attribute mediates biotic resistance to non-indigenous species invasion. *Oecologia*, **130**: 146 ~ 156.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**: 528 ~ 534.
- Dukes, J. S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcoms. *Oecologia*, **126**: 563 ~ 568.
- Dukes, J. S. & H. A. Mooney. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trees*, **14**: 135 ~ 139.
- Elton, C. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen.
- Higgins, S. L., D. M. Richardson, R. M. Cowling & T. H. Tinker-Smith. 1999. Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*, **13**: 303 ~ 313.
- Hooper, D. U. & P. M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, **277**: 1302 ~ 1305.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman & P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**: 636 ~ 638.
- Lavelle, S., A. H. Prieur-Richard & K. Grigulis. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Diversity and Distribution*, **5**: 41 ~ 49.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, **288**: 852 ~ 854.
- Levine, J. M. & C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**: 15 ~ 26.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plants invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**: 1522 ~ 1536.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. N. Clout & F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, **10**: 698 ~ 710.
- Miller, T. E., J. M. Kneitel & J. H. Burns. 2002. Effect of community structure on invasion success and rate. *Ecology*, **83**: 898 ~ 905.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton & R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem. *Nature*, **368**: 734 ~ 737.
- Naeem, S., M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy & S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of co-varying extrinsic factors. *Oikos*, **91**: 97 ~ 108.
- Palmer, M. W. & T. Maurer. 1997. Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 235 ~ 240.
- Robinson, G. R., J. F. Quinn & M. L. Stanton. 1995. Invasibility of experimental habitat island in a California winter annual grassland. *Ecology*, **76**: 786 ~ 794.
- Shea, K. & P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**: 170 ~ 176.
- Stachowicz, J. J., R. B. Whitlatch & R. W. Osman. 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, **286**: 1577 ~ 1579.
- Symstad, A. J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, **81**: 99 ~ 109.
- Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**: 81 ~ 92.
- Tilman, D., D. A. Wedin & J. Knops. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718 ~ 720.
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, **75**: 1861 ~ 1876.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek & R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-based global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**: 1 ~ 16.
- Zhang, L. Y. (张林艳) & W. H. Ye (叶万辉). 2002. Community invasibility and its influencing factors. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **26**: 109 ~ 114. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 张大勇 责任编辑: 周玉荣