

植物入侵与其它全球变化因子间的相互作用

任 海, 张倩媚, 彭少麟, 申卫军, 李志安, 李高飞

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘 要: 全球变化包括大气臭氧层的损耗、CO₂ 等温室气体排放增加、气候增暖、土地利用和覆盖变化、生物多样性丧失以及外来种入侵等因子。植物入侵与其它全球性变化因子间有复杂的相互作用: 大气 CO₂ 浓度增加将导致 C₃ 植物比 C₄ 植物竞争力更强, 低营养生态系统会变得更易入侵。变化的气候条件下, 许多种类面临迁移或外来问题, 土壤变暖也将使许多休眠植物改变习性。增加紫外辐射将使一些植物的生长和生产力减少, 进而会对其竞争和生态过程有间接的影响。CO₂ 浓度升高时硫酸盐的沉积可以增强 C₃ 植物的竞争力。较致密的生境破碎化后, 一些入侵种可通过边缘进一步向群落内部入侵。增加或降低典型干扰的频率和强度及引入新干扰, 能促进外来种的定居和扩散。植物、动物和微生物间的关系改变对植物入侵的速率和效果有明显影响。世界性贸易和运输为生物入侵提供了条件。

关键词: 全球变化; 植物入侵; 气候增暖; 土地利用和覆盖变化

中图分类号: Q948.112.2

文献标识码: A

文章编号: 1001-5221(2002)03-0275-04

随着人类和社会的发展, 人类活动全面改变着地球的环境。人口增长、大气臭氧层的损耗、CO₂ 等温室气体排放增加、全球气候增暖、土地利用和覆盖变化、生物多样性丧失, 以及生物入侵等全球环境变化因子已成为跨越社会、文化和国界的中心问题。其中, 由于人类活动的影响, 在全球范围内, 许多地方都出现了植物外来种, 尤其是热带和亚热带地区, 植物外来种最多。一方面, 外来种的引入, 会改变生境, 对其它物种有很大的影响, 甚至造成物种的灭绝和生态系统的崩溃; 另一方面, 全球的物理、生物和文化特征的变化, 将对植物入侵的速率和范围产生深刻的影响^[1]。本文拟探讨植物入侵与其它全球变化因子间相互作用的关系。

1 土地利用变化和生境破碎化

人类对生物圈最明显的影响是将自然生态系统改变为人类控制的生态系统(如农田、城镇等)。土地变化格局与植物入侵之间的关系是明显的。先前较致密的生境破碎化后产生边缘, 而边缘生境是某些入侵植物的适宜生境, 一些入侵种可通过边缘进一步向内部入侵。公路等交通廊道与破碎化生境和野草种子传播有密切关系。Lonsdale 和 Lane (1994)

发现澳大利亚国家公园中由于旅游汽车和公共汽车带入了野草种子^[2]。历史分析表明, 公路和铁路是植物入侵迁移的主要途径^[3,4], 港口和主要农业中心也是问题植物的起始点^[5], 贸易的增加使这种趋势增加。这些都说明了某些地区应加强监测和管理, 在自然保护区修建公路应多加注意, 或修建迁移廊道。Armesto (1991) 认为景观的异质性大, 会方便外来种入侵^[6], 即自然保护区的缀块不能太小。

2 大气 CO₂ 浓度的增加

全球变化研究中做得最多的是大气中 CO₂ 浓度的增加。大气中 CO₂ 浓度增加对草本入侵植物有潜在的影响。这是由于植物的光合途径不同, 而且这些不同的生化途径在低 CO₂ 浓度下效率不同。大气 CO₂ 浓度的不同, 会改变植物的 C 固定途径。已有大量研究表明, C₃ 植物比 C₄ 植物竞争力更强, 这将导致 C₃ 杂草比 C₄ 作物的竞争力更强。在荒漠地带, 增加 CO₂ 浓度将导致 C₄ 草本植物被 C₃ 灌木的取代过程。

一个可能的结论是, C₄ 植物为主的群落将易于被 C₃ 植物入侵。CO₂ 浓度增加可能对属也有影响。Sasek 和 Strain (1991) 发现, CO₂ 浓度增高时, 金银

收稿日期: 2001-11-16; 修订日期: 2002-03-11

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39899370); 中国科学院生物局特支费项目(STZ-01-36); 广东省自然科学基金项目(003031, 980952)资助。

作者简介: 任海(1970-), 男, 湖北黄石人, 博士, 副研究员, 研究方向: 生态系统生态学和恢复生态学。通讯作者: 张倩媚。

花 (*Lonicera japonica*) 比常绿金银花 (*L. sempervirens*) 的高生长和叶生长更快^[7]。而且这两种藤本植物比其它的木质藤本植物更加活跃, 因此藤本植物入侵会更加厉害。这可能是由于藤本植物并不将增加的 C 分配到支持器官, 而主要依赖另外的植物支撑。Hunt (1995) 比较了正常和增加 CO₂ 浓度下一些草类的反应, 发现转移到根系能力强的植物生长更快^[8]。这是由于在高浓度时气孔关闭, 一些种类从水分胁迫中解放出来, 可以保持土壤湿润, 而土壤湿度的改变可能会改变植物的竞争。此外, 由于不增加 N 素吸收而生物量增加, 因此 C/N 比会增加, 一些在低 N 肥处生长的种类可能会有更强的活力。许多野草现在限制在高营养处, CO₂ 增加可能会放松这种限制。因此, 有人预测气候变化后大量植物种类会增加入侵性, 而且低营养生态系统会变得更易入侵。

3 气候变化

全球气候模型模拟认为, 由于 CO₂ 浓度增加, 全球的气候格局将发生变化。这种气候变化也将影响到植物入侵, 尤其是使许多保护区中的乡土种消失。Peters (1992) 指出在变化的气候条件下植物种类的地理分布区会改变, 因此许多种类面临迁移或外来种入侵的问题, 尤其是干旱和火灾会引起入侵种增加^[9]。

目前还不清楚种类的分布范围对气候的适应性, 但至少了解到不少种类受气温影响, 尤其是极地气候的变化将导致许多种类北移。土壤变暖也将使许多休眠植物改变习性。Richardson (1994) 的研究结果表明, 更开放的生境 (光板背景、沙丘、草地) 比灌木林和森林更易于被入侵^[10]。目前已有的模型表明在干旱区气候变化后树木会减少。古生态学研究表明, 植物迁移或入侵进入适宜气候区后会传播较快, 侵入短命和先锋种类控制的入侵种会比长期种类出现得快。而许多温带植物的传播和迁移速率会受到限制。这也就是说, 相对于未受干扰的乡土种而言, 今天是有用的杂草, 明天可能是更成功的入侵者。

4 紫外辐射增加

O₃ 的减少会使大气层变薄, 紫外辐射增加, 尤其是温带区域。Caldwell (1989) 发现紫外辐射增强将使一些植物的生长和生产力减缓, 同时会对一些自然群落的竞争和生态过程有间接的影响。特别是

紫外辐射增加对植物的形态和叶片的伸展有影响, 这可能会对混合草地的竞争有强烈的影响^[11]。

5 污染问题

大气中的硫酸盐和其它酸性成分是大气的来源。Carlson 和 Bazzaz (1982) 研究发现, 在高 CO₂ 浓度下, C₃ 植物对硫酸盐的受害程度有所改善, 而 C₄ 植物受害会加剧^[4]。因此, CO₂ 浓度升高时硫酸盐的沉积有可以扩大 C₃ 植物的好处。另一种可能是酸沉降可能改变土壤或土壤溶液 pH 值, 进而改变种类组成。在酸性土壤变得更酸情况下, 植物定居比较困难, 但碱性土壤的缓冲容量被酸沉降所中和, 乡土植物可能比适应性广且活力大的种类的竞争力更强。大气成分的变化与城市化和工业化有关, 其中不同植物对 O₃ 胁迫的反应完全不同, 目前的结论是入侵种对 O₃ 的忍耐力更强。Westman 和 Malanson (1992) 认为 O₃ 减少对美国加州乡土灌木的影响大于入侵种^[13]。

自然情况下, 大气中的 N 素通过闪电和固 N 植物进入生态系统并成为营养物质, 现在人类固定的 N 素速率已与自然固 N 差不多了。这意味着差不多两倍的 N 素可得, 大多数的 N 素直接应用于农业生态系统, 最终都以干沉降或降水形式进入陆地生态系统。在自然界中, N 素常是限制植物生长的因子, 增加 N 素可得性可改变植物竞争力^[14]。例如, 高 N 肥导致慢生长植物被快速生长的植物 (尤其是草本植物) 所取代, 从而减少物种丰富度^[15]。甚至在荒漠地区, 增加 N 肥也会增强入侵种的表现。这种过程对低 N 肥生态系统的影响尤其大。Marrs (1993) 总结增加 N 肥对自然保护区的影响时认为, 会增加草本植物的竞争压力导致植物物种丰富度下降^[16]。

6 贸易和运输格局

随着人口的增长和更开放的交流, 各国间的经济贸易往来越来越频繁。这种经济交流以过境的人员和物资增加为特征。由于全球化, 各种检查等减少, 为生物的引入提供了条件。此外, 持续的战争等也增加了难民出入边境的机会, 一些植物会通过港口、牲畜的消化系统、越境者的泥鞋传播。当然, 不是所有的引入都是无意的, 也有许多引入是故意的, 例如改良的草料或牧草植物, 装饰植物和景观植物。Lonsdale (1994) 和 Richardson (1994) 指出,

许多引种植物可能从引入地点进入自然生态系统而变成入侵种^[10,17]。尽管如此, 由于经济利益的驱使, 世界各地的引种持续增加。在引种时应注意其负面影响。

7 干扰体系的变更

干扰是自然生态系统整体特征之一^[18]。自然干扰的改变会为物种入侵创造条件^[19]。增加或降低典型干扰的频率和强度, 以及引入新的干扰, 能促进外来种的定居和扩散。

目前还不清楚干扰体系如何影响未来。火是人类对自然干扰影响的明显例子。目前在自然保护区, 防火仍然是主要的目标和工作之一。另一方面, 人类活动已增加了火灾频率并改变了植被类型 (主要是增加火携带种的入侵), 而且会进一步增加火灾频率。Keeley (1995) 发现加州长时间不发生火灾, 一些火灾依赖型的乡土种受到威胁, 但增加火灾频率对它们也是一种灾难, 因为有些非本地种在火灾后幼苗生长会威胁乡土种^[20]。河滨生态系统也有一些适于洪涝干扰的种类, 当洪水被控制后, 许多栖息于此的植物和鸟类将面临威胁。

8 生物相互作用的变更

群落中的植物常与动物啃食者、传粉者、传播者、植物竞争者和各种微生物有重要的生态关系。由于人类活动影响全球生物多样性格局, 因此也将改变这种生物间的关系和入侵的速率和效果。例如, 某种靠鸟类传播种子的植物会因该种鸟类种群的减少而减慢。另一方面, 某种动物的引入可能会为某些入侵植物提供传播载体。例如, Huenneke 和 Vitousek (1990) 发现美国夏威夷由于鸟类和野猪的引入, 导致几种入侵植物种群增加^[21]。

9 各因子间的相互作用

全球变化还有许多方式, 仅根据各种变化预测生态反应是不够的。例如, 在自然群落中营养限制会影响植物对 CO₂ 浓度增加的反应, 但另有研究表明, 植物在土壤极贫瘠的条件下生产力也会增加。因此, 在 CO₂、营养可获得性和个体种特征间有相互作用。还有研究表明, 在全球变化条件下, 有可能爆发虫害和病害, 更有可能增加植物入侵。

N 流的变化将与另外的因子相作用, 增加硝态 N 和氨态 N 沉降将导致酸化并导致森林退化。人类活动将导致森林干扰速率和流通率, 进而导致植物

入侵。尤其是工业化导致许多曾经丰富的种类和自然生态系统的濒危。生物多样性降低能启动植物入侵和增加物种损失。Céber 和 Dawson (1993) 强调, 植物对各种全球变化的反应潜力是通过微进化或适应性遗传变化实现的^[22]。进化潜力大的种 (快速繁殖, 多样性高等) 更利于入侵。Mboney (1991) 指出, 增加 CO₂ 浓度能改变 C₃ 和 C₄ 植物的竞争, 但这又会被温度和水分可得性而影响, 因为这两者会被气候变化所影响^[23]。同时, CO₂ 富集会改变叶片 C: N 比, 并影响啃食率、凋落物分解、营养可得性, 这些会进一步改变种类平衡。营养可得性也会直接被人类所影响。所有这些影响发生在不同的时空尺度。因此, 从植物部分或单个生态系统推导全球变化是不现实的, 也不能准确预测入侵。

古生态学研究表明, 外来种入侵和乡土种的迁移没有量上的区别, 速率基本上是相当的。Lodge (1993) 认为在进化和生态时间上入侵持续发生, 仅仅是速率被人类改变^[24]。我们必须有入侵种的知识才能防治入侵种。如果人口持续增加, 全球环境将变化, 持续引起外来种入侵, 最终生物圈将更趋同。美国趋向于保护未受干扰的生态系统, 但在欧洲则趋向于保护最大保护利益的景观 (如健康的土地, 白垩草地)。我们应该仔细考虑更多的资源, 注意引种。在维持自然过程中采取某些行动排除干扰或入侵, 利用某些外来种进行生态恢复。

参考文献:

- [1] Vitousek PM. Beyond global warming: Ecology and global change [J]. *Ecology*, 1994, 75 (10): 1861 - 1876.
- [2] Lonsdale WM, Lane AM. Turist vehicles as vectors of weed seeds in Kakadu National Park, Northern Australia [J]. *Biol Conservation*, 1994, 69: 277 - 283.
- [3] Frenkel RE. Ruderal vegetation along some California roadsides [M]. *Geogr: Uni Cali Publ*, 1970. 20.
- [4] Luken JO, Thieret JW. *Erucastrum gallicum*: Invasion and spread in North America [J]. *Sida*, 1993, 15 (4): 569 - 582.
- [5] Forcella F, Harvey SL. Patterns of weed migration in northwestern USA [J]. *Weed Sci*, 1988, 36 (1): 194 - 201.
- [6] Armesto JJ, Pickett STA, McDonnell MJ. Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion [A]. Kolasa J, Pickett STA. *Ecological Heterogeneity* [C]. New York: Springer - Verlag, 1991. 256 - 269.
- [7] Sasek TW, Strain BR. Effects of CO₂ enrichment on the growth and morphology of a native and an introduced honeysuckle vine [J]. *Amer J Bot*, 1991, 78 (1): 69 - 75.
- [8] Hunt R. Temporal and nutritional influences on the response to elevated CO₂ in selected British grasses [J]. *Ann Bot (Oxford)*, 1995, 75 (2):

- 207 - 216.
- [9] Peters RL. Conservation of biological diversity in the face of climate change [A]. Peters RL, Lovejoy TE. Global warming and biological diversity [C]. New Haven: Yale University Press, 1992. 15 - 30.
- [10] Richardson DM. Pine invasions in the southern hemisphere: Determinants of spread and invadability [J]. *J Biogeogr*, 1994, 21 (6): 511 - 527.
- [11] Caldwell MM. The changing solar ultraviolet climate and the ecological consequences for higher plants [J]. *Trends in Ecol Evol*, 1989, 4 (10): 363 - 367.
- [12] Carlson RW, Bazzaz FA. Photosynthetic and growth response to fumigation with SO₂ at elevated CO₂ for C₃ and C₄ plants [J]. *Oecologia*, 1982, 54 (1): 50 - 54.
- [13] Westman WE. Park management of exotic plant species: problems and issues [J]. *Conservation Biol*, 1992, 4 (2): 251 - 260.
- [14] Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities [J]. *Monogr Populat Biol*, 1988, 26 (1): 1 - 223.
- [15] Bobbink R. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland [J]. *J. Appl Ecol*, 1991, 28 (1): 28 - 41.
- [16] Marrs RH. Soil fertility and nature conservation in Europe: Theoretical considerations and practical management solutions [J]. *Advances Ecol Res*, 1993, 24 (1): 241 - 300.
- [17] Lonsdale WM. Inviting trouble: Introduced pasture species in northern Australia [J]. *Austral J Ecol*, 1994, 19 (3): 345 - 354.
- [18] Pickett STA, White PS. The ecology of natural disturbance and patch dynamics [M]. Orlando, Florida: Academic Press, 1985. 78 - 85.
- [19] Hobbs RJ, Huenneke LF. Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation [J]. *Conservation Biology*, 1992, 6 (2): 324 - 337.
- [20] Keeley JE. Future of California floristics and systematics: Wildfire threats to the California flora [J]. *Madrono*, 1995, 42 (1): 175 - 179.
- [21] Huenneke LF, Vitousek PM. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland [J]. *Ecology*, 1990, 71 (2): 478 - 491.
- [22] Geber MA, Dawson TE. Evolutionary response of plants to global change [A]. Kareiva PM, Kingsolver JG, Huey RB. Biotic interactions and global change [C]. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 1993. 179 - 197.
- [23] Mooney HA. Biological response to climate change: An agenda for research [J]. *Ecol Applic*, 1991, 1 (1): 112 - 117.
- [24] Lodge DM. Biological invasions: Lessons for ecology [J]. *Trends in Ecol Evol*, 1993, 8 (5): 133 - 387.

THE INTERACTION BETWEEN PLANT INVASION AND OTHER GLOBAL CHANGE FACTORS

REN Hai, ZHANG Qian-mei, PENG Shao-lin, SHEN Wei-jun, LI Zhi-an, Li Gao-fei

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

Abstract: Ozone depletion, increase of emission of green house gas (e. g. CO₂), climate warming, land use and vegetation cover change, loss of biodiversity, and species, etc., invasion are the main factors of global change. The interaction between plant invasion and other global change factors are complicated. The increase of concentration of CO₂ will lead to the stronger competitive capacity of C₃ plant than that of C₄ plant. Increase of ultraviolet radiation will decrease the growth and productivity of some plants and at last impact the process of ecosystem. Increase of CO₂ concentration and air pollution together can enhance the competitiveness of C₃ plants. Fragmentation of compacted inhabitant is easy to be invaded by invasion plant through edge effect. The increase of frequency and strength of disturbance will promote the colonization and dissemination of exotic species. The change of relationship among plant, animal and microbe also can influence the speed and rate of plant invasion. In addition, the world trade and transportation provide a good chance for the invasion plants to intrude into other regions.

Key words: Global change; Plant invasion; Climate warming; Land use cover and change