

• 生物多样性与外来入侵物种管理专栏 •

从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征

李 博 徐炳声 陈家宽*

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室、复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200433)

摘要: 全球化不仅改变了世界的政治和经济格局,而且也改变了生物分布的格局,导致生物种群的重新分布,由此而产生的生物入侵已成了各国政府、国际社会和学术界所共同关心的问题。本文从上海市杂草植物区系的构成入手,揭示了该区植物入侵的特点、产生的原因以及将来的发展趋势,同时还从一般意义上探讨了入侵杂草和入侵生境的特征、植物入侵的环境和经济后果以及入侵生态学领域中重要的研究方向。

关键词: 外来种, 人类干扰, 杂草, 植物入侵, 上海

中图分类号: S451.1 文献标识码: B 文章编号: 1005-0094(2001)04-0446-12

Perspectives on general trends of plant invasions with special reference to alien weed flora of Shanghai

LI Bo, HSU Ping-Sheng, CHEN Jia-Kuan*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

Abstract: Plant invasions are unintended consequences of globalisation, which facilitates the transglobal movement of plant species across all geographical and physical boundaries with the vastly increasing movement of people and commercial goods. As an internationalised city that has various channels through which plants' movements occur, Shanghai has been subject to a heavy invasion of plants. This paper firstly deals with some characteristics of plant invasions in Shanghai. It is concluded that: 1) alien plants play an important role in the flora of Shanghai, accounting for 57.4% of the total flora; 2) annual and biennial plants are the major components of Shanghai's alien flora, representing 69.1%; 3) most alien plants belong to a relatively few families (e.g. Asteraceae and Poaceae); 4) monocotylous families tend to have a higher proportion of alien plants with respect to their world's number of species than do dicotylous families; and 5) plant invasions will continue to sweep across literally every part of Shanghai as the consequence of its further urbanisation and increasing global trade (c.f. China's entry into WTO by November 2001). These patterns of plant invasions reflect the role of humans as global plant dispersers and of human disturbance in plant invasions. In the rest of the paper, we briefly review other issues in the field of plant invasions, including attributes of invasive species, habitat invisibility, environmental and economic costs of plant invasions, and future research directions.

Key words: alien species, disturbance, invasive weeds, plant invasions, Shanghai

1 引言

土著种(native species)是指出现在其自然分布区及其自然传播范围内(即在其自然占领的或无需

人类的直接或间接引种也能占领的分布区内)的物种、亚种或更低的分类单元;而外来种(alien species)则是指由于人类的活动或与人类有关的活动

本论文在“生物多样性与外来入侵物种管理”国际研讨会(2001年5月,珠海)上交流

基金项目:上海市科学技术委员会优秀学术带头人资助计划项目(项目批准号:99XD14007)和国家自然科学基金资助项目(项目批准号:30170155)

作者简介:李博,男,1963年出生,1996年获英国 University of East Anglia 博士学位,现任复旦大学教授、博士生导师。从事生物入侵生态学、有害生物的种群生物学等领域的教学和科研工作。

* 通讯联系人。Author for correspondence. E-mail 地址:jkchen@fudan.edu.cn

致使其重新分布而出现在本来不存在的地区或生态系统内的分类单元(包括种子、卵、孢子或其他形式的能使种族繁衍的生物材料),其英文名称可以是 exotic species、introduced species、non-native species 或 non-indigenous species 等。生态系统中外来种的存在与人类活动和干扰密切相关,是人类有意和无意引种的结果(图 1)。当外来种进入一个新的地区并能存活、繁殖,形成野化种群(feral population),其种群的进一步扩散已经或即将造成明显的生态和经济后果,这一事件称为生物入侵(biological invasion),造成生物入侵的外来物种称之为外来入侵种(alien invasive species)。据经验的估计,到达某一

地区的外来种仅有约 10%(实际上为 5%~20%,取 5%和 20%的几何平均,即 10%)的物种可以发展成为偶见种群(casual population),偶见种群能发展成为建成种群(established population)的概率亦约 10%,建成种群能最终成为入侵种(invasive species)的概率也只有 10%(参见图 1)。可见,一个地区所有外来植物能最终成为有害杂草(pest weeds)的只有约 1/1000(0.1³)。这一经验规律被称为“十数定律”(tens rule)(Williamson & Brown 1986; Williamson 1993; Williamson & Fitter 1996)。

随着全球一体化趋势的发展,由外来种所导致的生物入侵已成为一个世界性的生态和经济问题

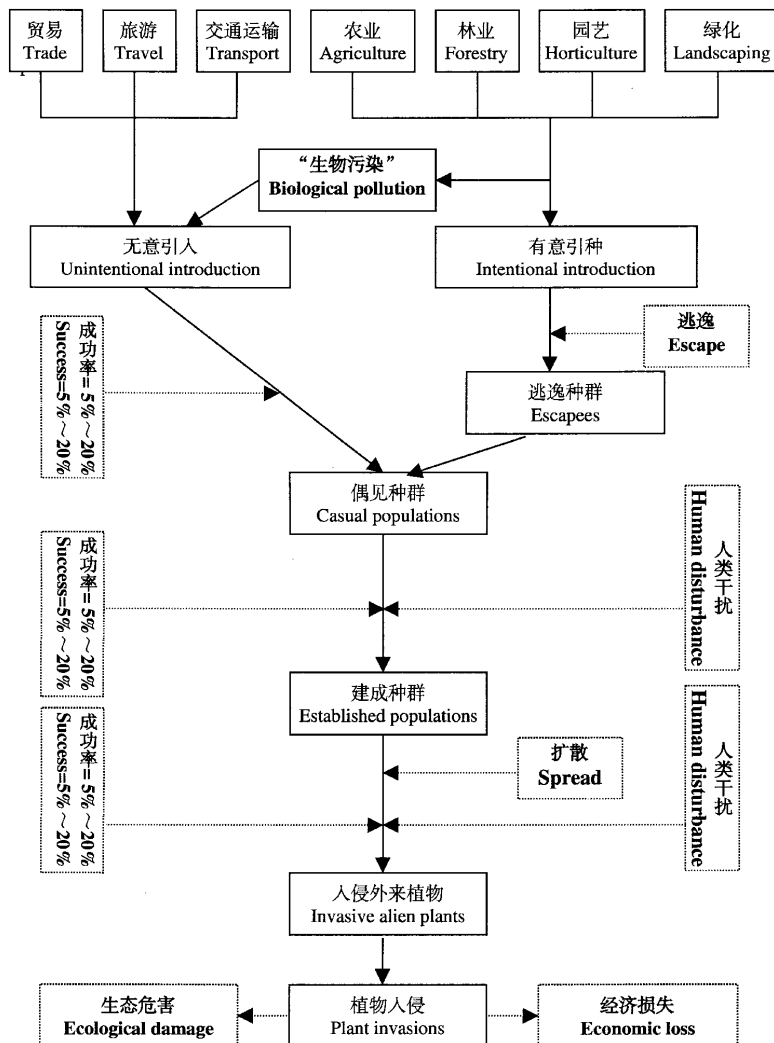


图 1 植物入侵是人类活动的结果,生境干扰加剧了入侵过程
Fig. 1 Plant invasions as the consequences of human activities and habitat disturbance

(Perrings et al., 2000)。生物入侵与大气组成的变化、温室气体所导致的气候变化、氮沉积的增加、土地利用方式的改变所导致的生境破碎化与干扰方式的改变构成了当今的全球变化(global change)(Vitousek et al., 1997; Dukes & Mooney, 1999), 生物入侵甚至被认为是新千年的 3 个最棘手的环境问题之一(其他的 2 个问题为全球变化和生境丧失)(Mack et al., 2000; Pimentel et al., 2000; Ludsins & Wolfe, 2001)。据统计, 美国的生物区系中有至少 50 000 种为外来种(Pimentel et al., 2000), 而我国的现状还没有得到详细调查。但据零星的资料统计, 在我国的生物区系中外来种的比例也可能较高。

许多外来种对人类是有益的, 例如许多农作物如玉米、小麦、大麦、马铃薯、辣椒、番茄、棉花等都是我国重要的农作物。另一方面, 不少外来种已成功入侵当地的生态系统, 成为其中的有害生物——外来入侵种, 进而导致其土著生物多样性的降低, 最终的结果可能是少数几个入侵能力强的物种取代大多数其他的物种, 致使区域和全球规模的生物圈物种组成简化, 并在分类群和生态种组中呈现非随机分布, 即导致所谓的生物均匀化(biotic homogenisation)和生态系统及其功能的退化(McKinney & Lockwood, 1999)。例如, 广东省内伶仃岛正在被来自中南美洲的菊科植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)所吞噬, 但它大约在 20 世纪 80 年代末 90 年代初才入侵我国(蓝崇钰, 王勇军, 2001)。同样, 来自南美的凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)已使云南滇池的水生生态系统进一步退化。从欧美等地引进的大米草(*Spartina* spp.), 原本是为了保护沿海滩涂, 近年来却在沿海地区疯狂扩散, 已经到了难以控制的地步。它与沿海滩涂乡土植物竞争生长空间, 致使大片红树林消失^①。同时, 对外来入侵种的管理费用也十分昂贵, 如单是美国每年直接或间接用于主要入侵种管理(控制和预防)的费用就高达 1366 亿美元/年(Pimentel et al., 2000)。也有统计资料表明, 我国几种主要外来入侵物种所造成的经济损失每年也高达 574 亿元人民币。例如, 仅用于打捞凤眼莲的费用就超过 1 亿元。

上海是我国最大的贸易和港口城市, 海运和航运事业极其发达。频繁的国际交往和发达的海、陆、空交通网络为外来种的到达提供了便利的通道, 因而上海的外来植物区系十分丰富。本文通过对上海

外来植物尤其是杂草区系的分析, 探讨植物入侵的基本特征和生态与经济后果等重要的入侵生态学问题。

2 上海市的自然条件

上海市位于 30°42' ~ 31°48' N, 120°50' ~ 122°16' E。北界长江, 东濒东海, 南临杭州湾, 西接江苏、浙江两省。自新生代第四纪以后, 在江流和海潮的共同作用下, 长江带来的泥沙不断堆积, 形成典型的河口三角洲冲积平原。这里水网密布, 长江由此入海, 交通便利, 腹地宽阔, 地理位置优越。境内辖有中国第三大岛崇明岛以及长兴、横沙等岛屿, 黄浦江及其支流苏州河流经市区。全市东西宽约 100 km, 南北长约 120 km, 土地面积为 6340.5 km²。

上海属北亚热带季风气候区, 温和湿润、光照充足、降水丰沛、四季分明。据上海 1873 ~ 1994 年气象资料统计, 全年平均气温 15.5℃, 以 1 月最冷, 平均气温 3.4℃, 较同纬度内陆暖和; 7 月最热, 平均气温 27.8℃, 不如同纬度内陆炎热。日照条件较为充足, 年日照时间 2000 小时左右。常年 4 月 1 日终霜, 11 月 16 日初霜, 平均无霜期 228 天。日平均气温 10℃ 以上的喜温农作物生长期共计 220 天。10℃ 以上活动积温 4934℃/日。全年降雨量平均为 1149.8 mm, 降水日数 131 天。降雨的季节分配较均匀, 夏季约占 40.1%, 冬季占 13.0%, 约有 70% 的降雨量集中在 4 ~ 9 月。降雨强度多以中小雨为主, 对植物生长较为有利。但是上海的大部分地区是冲积而成的, 所以本地的土著植物区系不甚丰富。

上海在中国的经济中具有极其重要的地位。目前上海已形成由铁路、水路、公路、航空、管道等 5 种运输方式组成的、具有相当规模的综合交通运输网络。1999 年上海浦东国际机场的建成和开航, 使上海成为我国第一个“一城两场”的城市。上海港也是中国大陆最大的国际通航港口, 是我国唯一兼有海、江、内河航运的港口, 港区总面积 3620 km², 共有生产用泊位 319 个, 其中万吨级泊位 98 个, 码头线长度约 38 万公里。2000 年上海港货物年吞吐量已达到 2.04 亿吨, 位居世界第三大港, 其中集装箱吞吐量再创新高, 达到 561.2 万 TEU(国际标准

^①王翰林, 2000. 警惕: 生态入侵——关于尽快建立生物防治体系的呼吁. 科技日报, 2000 年 9 月 12 日第五版.

箱),已居世界十大集装箱港口第六位。如今上海港与世界 160 多个国家和地区,国内外 500 多个港口和近千家中外航运公司建立了航运和贸易往来,每月有近 800 个航班通往海内外。

可见,上海优越的自然条件为外来物种的生长和繁衍提供了良好的环境条件;其发达的海、陆、空交通网络和广泛的国际人员交流和贸易活动为外来植物的入侵提供了良好的通道;最近几十年来快速的城市化过程和高强度的人类干扰加速了外来植物入侵的生态学过程。

3 上海市外来植物入侵的基本特征

由于上海特殊的自然、社会和经济条件,植物入侵表现出如下的基本特征:

一、外来植物在上海市植物区系中占有很高比例。据我们的统计(表 1)(徐炳声,1998),上海市共有被子植物 890 种,其中广义的外来植物 511 种,占上海植物区系的大部分,高达 57.4%。据 Vitousek et al.(1997)所提供的统计资料表明,外来区系一般来说不会超过 40%,这种高比例的外来区系在整个世界的大、小大陆板块中是没有的,这可能属于城市尤其是近海国际化大都市的区系特征。当然,这种情况在岛屿,特别是面积较小、物种数目少的岛屿上比较常见(表 2)。另一方面,外来种的相对密度(表 2 中的外来种/面积的对数)并不算太高,与加拿大的安大略及澳大利亚的帕斯相当。

表 1 外来植物在上海植物区系中的比重
Table 1 Roles of alien plants in Shanghai's flora

外来种的类型 Types of alien plants	种数 Number of Species	占上海植物区系的百分比 % alien
杂草 Weeds	204	22.9
半杂草 Semi-weeds	132	14.8
偶见外来种 Casual	152	17.1
逃逸种 Escapees	23	2.6
合计 Total	511	57.4

我们主要根据物种的丰度将上海市的外来植物初步地划分为 4 种类型:

1) 真杂草。这些物种在上海分布广泛,种群密度高,已成为农田或其他人工环境下的具有危害性的杂草,如繁缕(*Stellaria media*)、龙葵(*Solanum nigrum*)、蓟(*Cirsium japonicum*)、剪刀股(*Ixeris japoni-*

ca)、早熟禾(*Poa annua*)等。应该注意的是,上海有许多是从欧洲进入我国的古代杂草,如酸模叶蓼(*Polygonum lapathifolium*)、鹅肠菜(*Myosoton aquaticum*)、弯曲碎米荠(*Cardamine flexuosa*)、酢浆草(*Oxalis corniculata*)、水虱草(*Fimbristylis miliacea*)等,也有个别的种类其确切的原产地尚不十分明确。

2) 半杂草。在上海分布也比较广,但不如真杂草丰富,也具有一定程度的杂草性(weediness),但对人类的经济和非经济活动不产生严重的危害。例如水车前(*Ottelia alismoides*)、雀麦(*Bromus japonicus*)、刺芒野古草(*Arundinella setosa*)、粟米草(*Mollugo pentaphylla*)、田菁(*Sesbania cannabina*)等。

3) 偶见种。主要以各种交通工具为媒介或由人类直接传播其繁殖体,目前主要分布在铁路、公路、码头、机场、植物园和种植场等生境,其丰度有可能增加。例如,黄果茄(*Solanum virginianum*)、薄蒴草(*Leprodiclis holosteoides*)、矮藜(*Chenopodium minimum*)、欧洲千里光(*Senecio vulgaris*)、野甘草(*Scoparia dulcis*)等。

4) 逃逸种。主要指那些从栽培植物和种植园中逃逸出来,后逸生成自生杂草(volunteer weed)的种类。如荞麦(*Fagopyrum esculentum*)、南苜蓿(*Medicago polymorpha*)、圆叶牵牛(*Ipomoea purpurea*)、多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)、海州常山(*Clerodendron trichotomum*)等是典型的例子。

二、入侵杂草(以一、二年生物种为主)。在 208 种真杂草中,其中 69.1% 为一、二年生植物,而仅有 30.9% 为多年生植物。这一特征可能与外来入侵种的生态学特性有关。外来种到达一个新地点是人类活动的直接或间接结果,其所入侵的生境也是人类干扰比较强的地方。由于外来种的奠基种群(founder population)常常很小,小种群要能在高强度、频度干扰的生境中存活,并实现种群的增长、扩散,必须具有能应付环境、种群统计学和遗传不确定性的能力,在这种生境中短命植物中的 R- 对策种具有明显的优越性。上海外来植物中仅约 1/3 为多年生植物,但这些能成为入侵杂草的物种往往都是具有很强的无性繁殖能力的克隆植物,其营养体的片段也能进行营养繁殖,土壤的扰动不会影响物种的续存(species persistence),相反还有助于其繁殖体的传播,如喜旱莲子草、加拿大一枝黄花和凤眼莲等均属于这种类型。

表 2 外来植物在世界部分国家和地区区系中的重要性比较(改自 Vitousek et al. ,1997)

Table 2 The contribution of alien plant species to floras of different regions of the world (Modified from Vitousek et al. ,1997)

地区/国家 Region/country	面积(平方千米) Area (km ²)	物种数 (Number of species)		外来种/面积的对数 Alien/log (area)	外来种百分比(%) Percentage of aliens (%)
		土著种 Natives	外来种 Aliens		
北冰洋(俄罗斯) Arctic (Russian)	3 500 000	1 403	104	15.9	6.9
欧洲 Europe	10 382 000	11 820	721	102.8	5.7
美国(大陆) United States	7 844 400	17 300	2 100	304.6	10.8
非洲南部 Southern Africa	2 693 389	20 573	824	128.1	3.9
澳大利亚 Australia	7 686 848	15 638	1 952	283.5	11.1
安大略 Ontario	1 068 587	2 056	805	133.5	28.1
纽约州 New York state	137 795	1 940	1 083	210.7	35.8
帕斯 Perth region , Australia	10 500	1 510	547	136.1	26.6
英国 British Isles	244 872	1 255	945	175.4	42.9
加拉帕戈斯群岛 Galápagos Islands	7 870	604	260	66.7	30.1
加那利群岛 Canary Islands	7 252	1 254	680	176.2	35.2
夏威夷 Hawaii Islands	16 764	1 143	891	210.9	43.8
新西兰 New Zealand	268 575	2 449	1 623	298.9	39.9
马里恩岛 Marion Island	330	21	10	4.1	32.3
百慕大 Bermuda Islands	54	165	303	174.9	64.7
阿森松 Ascension Island	94	25	120	0.8	82.8
罗德里格斯岛 Rodrigues Island	40	132	305	190.4	69.8
奥克兰 Auckland	450	187	41	15.5	17.9
上海 Shanghai	6 341	379	511	134.5	57.4

表 3 上海外来植物区系的优势科

Table 3 Major families of alien weed flora in Shanghai

科名 Family name	全世界的总种数 Total number of species in the world	上海的外来种种数 Number of alien species in Shanghai	占世界总种数的百分数 (% to world's total)
禾本科 Poaceae	10 000	68	0.68
菊科 Asteraceae	30 000	67	0.22
豆科 Leguminosae	17 600	35	0.20
蓼科 Polygonaceae	800	33	4.13
十字花科 Brassicaceae	3 200	22	0.69
莎草科 Cyperaceae	4 000	21	0.40
玄参科 Scrophulariaceae	3 000	17	0.57
藜科 Chenopodiaceae	1 400	15	1.07
石竹科 Caryophyllaceae	1 750	14	0.80
旋花科 Convolvulaceae	1 800	12	0.67
唇形科 Labiatae	3 500	12	0.34
总计/平均(± 标准差) Total/Mean(± SD)	77050	319	0.89 ± 1.11

三、外来植物以少数几个科为主。统计结果表明,上海市的外来植物分属 65 科,其中 11 个科的每种物种数在 12 种以上,且来自这些科的外来植物共计 319 种,占上海外来植物区系的 62%(见表 3)。同时,来自两个世界性大科——菊科和禾本科的外来植物占 26.4%,但禾本科植物成为外来种的比例明显比菊科高。这一结果不一定表明前者比后者有更强的入侵能力,但至少可以说明人类在物种重新分布中的作用。世界主要粮食作物如水稻、小麦、大麦和高粱等均是禾本科植物,而在世界的农业发展

历史上种子的交换、引种,近代的粮食和牧草的进出口等活动均促进了外来种的传播。另外,极高比例的蓼科和藜科植物成为上海的外来种也具有与禾本科类似的原因。可见,人类及其经济和非经济活动是外来种入侵的主要动因(Mack & Lonsdale, 2001),而最近的 500 年可能是物种重新分布的主要历史时期(Carlton, 1999)。

四、单子叶植物比双子叶植物、水生植物比陆生植物更易成为外来种。本文分析了每一科世界总种数与上海市该科外来种的种数之间的定量关系,发

现一个有趣的现象：总种数和外来种数之间存在着显著的线性关系(图 2)。如将单子叶植物科和双子叶植物科分别分析,则其线性关系的斜率显著不同(协方差分析; $p < 0.0001$,参见图 2a)。由图 2a 可知,从每一科世界总种数来看,每 1000 种单子叶植物平均有 6.11 种已成为上海市的外来种,而同样 1000 种双子叶植物中仅 2.03 种入侵上海市,即前者的入侵率是后者的约 3 倍。值得注意的是,在上海的外来单子叶植物主要是以水生植物占优势的科,所以将以水生植物或陆生植物(包括湿生植物)为主的科分别进行分析时,其线性关系的斜率也不同(图 2)。由图 2b 可知,每 1000 种水生植物平均有 4.5 种已成为上海市的外来种,而每 1000 种陆生植物仅 2.3 种成为上海市的外来种,即前者的入侵率是后者的约 2 倍。这一结果表明:水生植物无论是通过陆上、航空还是通过水上交通工具到达新的地点,只要最终能进入潮湿或水生环境,均有可能存

活;而陆生植物只有进入陆生环境的部分才可能存活。造成这一现象的另一原因是,来自水生和湿生环境的植物传播体有较强的附着能力,其被带至新地点的几率较大。可见,水生植物具有较高的入侵率是不难理解的。同时,为了防止外来种入侵,全球环境基金(GEF)、联合国开发计划署(UNDP)和国际海事组织(IMO)等许多国际机构或组织对船舶压载水(ballast water)的管理极为重视也不是偶然的。

4 上海外来植物入侵的趋势

我们预测,上海市外来植物入侵的形势不容乐观。如果不采取适当的防治措施,植物入侵的态势将越来越严重。这一预测是基于下面的事实:

1)我国已于 2001 年 11 月正式加入 WTO,这无疑将大大加强我国与其他国家的贸易往来,并促进我国的经济发展。然而,生物活体贸易常常是外来种进入的主要途径(Everett, 2000);同时贸易越频

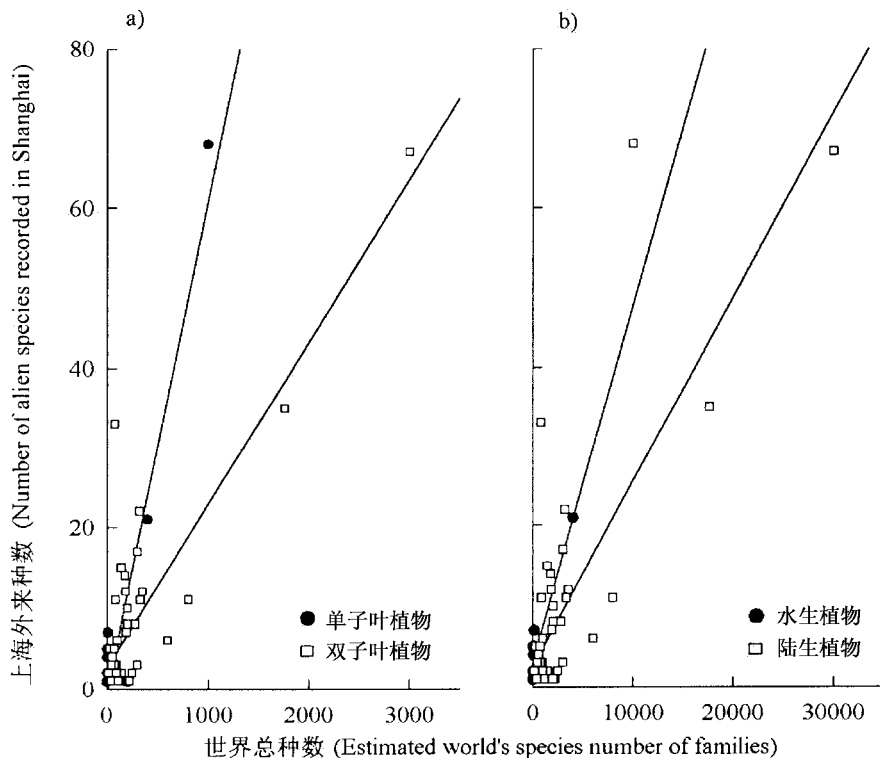


图 2 被子植物每科的(世界)总种数与上海该科外来种种数之间的定量关系
 Fig. 2 The relationship between the world's species number of each family and the number of alien species of that family in Shanghai
 a) 单子叶植物(●) vs. 双子叶植物(□) ; b) 水生(湿生)植物(●) vs. 陆生植物(□)。图中直线回归方程为：
 a) 单子叶植物： $y = 6.12 \times 10^{-3} x - 0.52, R = 0.93, n = 13, p < 0.0001$ ；双子叶植物： $y = 2.03 \times 10^{-3} x + 2.59, R = 0.85, n = 52, p < 0.0001$ ；
 b) 水生植物： $y = 4.5 \times 10^{-3} x + 2.93, R = 0.95, n = 10, p < 0.0001$ ；陆生植物： $y = 2.32 \times 10^{-3} x + 2.43, R = 0.79, n = 55, p < 0.0001$
 a) Monocotyls vs. dicotyls ; b) Aquatic families vs. terrestrial families

繁,外来种的比例越高(Lovel 1997)。尽管环境保护常常被写入国际贸易条约,但条约主要强调如何克服贸易障碍,而对如何防止因贸易所带来的外国生物物种交流的限制不够。所以,经济和贸易的全球化所导致的生物入侵是我们生态学家在新千年里所面临的挑战。

2)近20年来,上海的城市化速率是空前的,人类干扰强度、频度均都在增大。加之流动人口仍在逐年增加,在市区内已无法找到可以进一步拓展的空间,这势必导致城市化向郊区蔓延,其对生物入侵的影响是不言而喻的。

3)1999年上海浦东国际机场的建成和开航,旅客流量和货物流量比过去大大增加,这也为外来物种的进入提供了另一通道。

4)“十·五”期间,上海市政府将大规模开发和建设崇明岛。规划中连接上海市区和崇明岛的过江隧道将成为外来种扩散的廊道。更重要的是,还将在崇明岛修建深水港码头。尽管许多媒介能在不同地理位置的水体间转移物种,但通过船舶压载水转移外来种是最主要的途径。本来上海就是我国港口最多的城市,崇明深水港的建设无疑又为外来种的进入提供了新通道。

5)为了增加上海的绿地面积以改善市区的生态环境质量,有关政府部门正在加大园林绿化的力度,并计划近期内从国外引进一大批植物进行环境绿化。然而,我们引进“有益”的外来物种常常比较盲目,极少考虑其可能的生态风险。据记载(徐炳声,1998),加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)最初是作为庭院栽培植物引进的,现已成为上海市的恶性外来种;喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)和凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)都是以栽培植物的身份被引入我国的,但它们均已成为臭名昭著的外来入侵种。另据最近的一份研究报道(Mack & Lonsdale 2001),人类对外来种植物的传布按时间顺序可划分为3个历史时期——附属时期(accidental phase)、利用时期(utilization phase)和美学时期(aesthetic phase)。该文作者认为,因植物的美学价值而引入的物种是我们目前预测外来种杂草化所面临的最大的、独一无二的挑战。上海的这一举措尽管可能对目前恶劣的城市生态环境的改善产生重要的影响,但从长远来看,我们也有可能得有承受不期生态入侵后果的准备,因为生物入侵有时是一个滞后、

缓慢的过程。

5 入侵杂草的生物学特征

长期以来,生态学家一直在寻找为什么有些物种丰富而另一些物种稀有这一基本生态学问题的答案。有趣的是,有些物种如喜旱莲子草、凤眼莲、马缨丹(*Lantana*)、野燕麦(*Avena fatua*)已从原产地入侵到了地球上相隔遥远的不同地区,就好像一个人重复中高奖金的彩票(Mack et al. 2000)。这里的问题是:是不是成功的入侵物种均具有使其在新分布区适合度和繁殖能力显著增强的性状?Baker(1965,1972)和李博(2001)曾列举了一系列典型杂草所共有的特征,这些特征常常被简单地用来作为判断植物是否属于杂草或用作评价杂草化风险的指标。诚然,有些入侵杂草具有其中的某些特征,然而在一项研究中,Williamson(1993)发现,49种分布于英国的一年生外来植物中,其杂草性(入侵性)与Baker(1972)所提供的杂草特征之间的关系并不十分显著,所以其预测价值极为有限。同时,Holm et al.(1977)所描述的一些世界性的恶性杂草中有些并不具有Baker(1972)所描述的杂草特征,而有些植物具有Baker所指的杂草特征但却不是杂草。可见,在对引入物种进行生态风险评估(ecological risk assessment)时应遵循个案(case-by-case)分析的原则,以往的经验不能作为其是否能成为入侵杂草的标准,这也是Ludsin & Wolfe(2001)最近所讨论的生物入侵理论的10条规律之一。

入侵杂草的近缘种,尤其是同属的物种常被怀疑为潜在的入侵物种,但许多世界性的恶性入侵种大都属于少数的几个科和属,如菊科、豆科、禾本科、莎草科等,金合欢属(*Acacia*)、含羞草属(*Mimosa*)和莎草属(*Cyperus*)等。但是大多数恶性入侵种一般不会有太多入侵能力都强的近缘种,如凤眼莲是凤眼莲属唯一的恶性入侵种。

要提供一份所有入侵杂草所共有性状的清单是不现实的(Crawley,1986b),否则我们就可以很容易预测极其复杂的植物入侵过程。尽管如此,这里仍列举一些入侵杂草常具有的一些特征以作为外来种杂草化风险评估时的参考。需要注意的是,并不是所有入侵杂草都具有下面所有的特征,有时仅具有其中的一至数个性状。这些性状包括:1)生长发育快、成熟早,如欧洲千里光;2)种子产量高;3)种子

寿命长,在土壤中埋藏多年后仍能萌发;4)分布区广;5)种子具有休眠特性,因而能周期性地萌发而避免同时萌发所带来的灭绝风险;6)常具有适应长距离传布的机制;7)能产生生物毒素以抑制其他植物的生长;8)有些物种具有在其他植株上寄生的习性;9)种子大小、形状、颜色与作物种子相似,有助于随作物传布;10)营养繁殖体常贮藏大量养分;11)能在条件恶劣的环境中存活和繁殖;12)光合作用速率高等等。

6 入侵生境的特征

外来种入侵生态学中的另一个基本问题是:哪些生境易受外来种的入侵或什么生境的免疫力较弱?尽管许多学者试图通过实验研究和文献调查来回答这一问题,但结果发现要完全解决这一问题是十分困难的(Crawley, 1986a; Lonsdale, 1999; Mack et al., 2000)。不过Crawley(1986b)曾根据《英国植物区系》(Flora of the British Isles, Clapham, Tutin & Warburg, 1962)分析了英国外来植物入侵与生境的关系(表4),他得出如下2个结论:1)平均盖度低的植物群落易受外来植物入侵;2)干扰频度高的植物群落对外来植物入侵的免疫力低。前者表明,低盖度的群落可以为外来种提供空生态位(vacant niche),这亦可以解释为什么土著种数目少的岛屿群落对外来种的抵抗力低。上海高比例的外来植物实际上也是空生态位假说的佐证。由于现在上海的大部分地区由泥沙冲积而成,这里的许多先锋物种也可能就是外来种。至于干扰与入侵的关系是很容易理解的,因为除了自然的干扰,其他形式的干扰是与人类的活动分不开的,所以植物入侵实际上是人类干扰使物种克服地理屏障而实现重新分布的过程。

从全球范围来看,植物入侵的格局虽呈现一定的规律,但规律不存在普适性,这从另一个侧面说明生物入侵的复杂性,所以有必要开展进一步的研究。下面是文献中的一些例子。

1)由于分布于东半球的物种比西半球的物种有较高的入侵能力,因而西半球易受外来种入侵(di Castri, 1989),但也可能是物种向西半球的迁入率比向东半球高所造成(Lonsdale, 1999)。Lonsdale(1999)还认为这种差异并不存在。

2)物种丰富的群落比较稳定且空生态位较少,所以不易被入侵(Elton, 1958; Fox & Fox, 1986; Holdgate, 1986)。另一种观点认为,物种丰富的群落意味着较高的生境多样性(habitat diversity),因而更容易被外来种入侵(Lonsdale, 1999)。

3)由于温带生态系统的结构比热带生态系统简单,所以前者易被入侵(Holdgate, 1986)。关于这一点的解释是多种多样的(Lonsdale, 1999)。例如,温带的土著种对入侵的抗性较低或容易受干扰的影响;种子向温带的迁入率较高等等。

4)由于岛屿生态系统内物种贫乏,没有被占领的空生态位较多,因而比大陆更容易被外来种入侵(Elton, 1958)。然而,这一格局的形成也可能是其他机制所造成(Lonsdale, 1999)。例如,a)岛屿生态系统对外来种入侵的抗性较小;b)岛屿上的土著种对外来种入侵的抗性较低或容易受干扰的影响;c)岛屿常受干扰的影响等等。

5)由于游客常常给某一地区带来植物的繁殖体,因此外来种及其繁殖体数量与游客人数成正比(MacDonald et al., 1989)。入侵的成功常常又与繁殖体压力(propagule pressure)即其数量呈正相关(Williamson, 1996; Ludsin & Wolfe, 2001),同时游客的增加也带来生境的干扰(Lonsdale, 1999),所以都市、旅游胜地和公园等地方的生物入侵较为严重。上海作为国际大都市,其植物区系中包含有高比例的外来种,就是这一格局的一个极好的例证。

7 植物入侵的环境和经济后果

植物外来种入侵的环境和经济后果是多方面的,其中最严重的危害是对入侵地生物多样性和生态系统功能的影响(OTA, 1993; Cronk & Fuller, 1995)。Vilcove et al.(1998)的研究认为,美国46%的珍稀濒危物种受到入侵种的威胁。而据美国入侵物种委员会的最新研究,42%的乡土生物多样性(珍稀和濒危物种)的丧失是外来种的入侵所致,仅次于生境破坏(Pimentel et al., 2000)。另有估计表明,世界其他地区80%的濒危物种也由于入侵物种的存在而受到威胁(Armstrong, 1995)。也有人预测,当今世界上人类活动导致的大规模的生物入侵(massive invasions)将可能创造一个“超大陆”(supercontinent),生物将越过地理屏障(如山脉、海洋、

表 4 以英国为例不同生境植物区系中外来种所占的比例比较(引自 Crawley ,1986b)

Table 4 Percentage of the total flora of different British habitats made up by introduced plant species (from Crawley ,1986b)

生境类型 Class	生境 Habitat	外来种的比例(%) % aliens	植被盖度 Coverage	干扰程度 Disturbance
人工环境 Man-made	垃圾场 Waste	78	低 Low	高 High
	墙壁 Walls	46	低 Low	低 Low
	农田 Fields	37	不定 Varying	高 High
林地 Woodland	篱笆 Hedgerow	22	高 High	高 High
	针叶林 Conifers	56	高 High	高 High
	温带疏林 Parkland	19	高 High	不定 Varying
	落叶林 Deciduous	5	高 High	低 Low
	松林 Pine	0	高 High	低 Low
流水旁 By running water	河流砾石滩 River shingle	39	低 Low	高 High
	多荫河岸 Shady banks	30	高 High	中 Middle
	开阔河岸 Open banks	24	高 High	中 Middle
湿地 Wetland	沟渠 Ditches	13	中 Middle	中 Middle
	泥沼 Bog	5	中 Middle	低 Low
	泥炭地 Pet	5	低 Low	不定 Varying
	沼泽 Marsh	4	高 High	低 Low
	泥泞地 Fen	2	高 High	低 Low
低地 Lowland	湿性草地 Damp grass	13	高 High	低 Low
	沙丘 Dunes	13	不定 Varying	不定 Varying
	干性草地 Dry grass	5	高 High	低 Low
	石楠酸沼泽 Heath and moor	2	高 High	不定 Varying
高地 Upland	急流 Fast streams	12	低 Low	高 High
	喷泉 Springs	4	高 High	中 Middle
	草地 Grassland	2	高 High	低 Low
	山顶 Summits	0	低 Low	高 High
	岩棚 Rock ledges	0	低 Low	中 Middle
岩石 Rocks	悬崖 Sea cliffs	18	中 Middle	中 Middle
	石灰石路面 Limestone pavement	4	低 Low	中 Middle
	隐蔽处岩石 Shady rocks	4	低 Low	低 Low
	岩屑堆 Upland screes	0	低 Low	高 High
海边 Seaside	砾石滩 Shingle	5	低 Low	高 High
	盐沼 Salt marsh	4	不定 Varying	不定 Varying
	含盐水域 Brackish	0		
	海水 Sea water	0		
淡水 Freshwater	寡营养水域周边 Oligotrophic margins	12		
	富营养水域 Eutrophic	9		
	富营养水域周边 Eutrophic margins	5		
	寡营养水域 Oligotrophic	0		

河流和大气等)来到新的地方甚至新的大陆,其不可避免的结果将是生物多样性的灾难性丧失(Lövel, 1997)。更有人悲观地预言,如果生物入侵仍以目前的速率进行,而且控制和管理同目前的水平相当,那么100年以后,整个世界的生物多样性将会均质化(homogenisation),即生物多样性将没有明显的地区差异,大多数生物群落将由少数几种入侵能力强的物种占优势!

据我们在上海的观察,土著种种群的丧失特别

严重。昔日在上海广袤的冲积平原上,例如在自然生态环境保存较好的村落、田野甚至庭园中还残留着一定数量(约379种)的土著种(Hsu, 1992)。50年前在上海东北郊的城乡结合部江湾地区还能见到的扯根菜(*Penthorum chinense*)、刻叶紫堇(*Corydalis incisa*)、心叶碎米荠(*Cardamine limprichtiana*)、心叶堇菜(*Viola concordifolia*)、女菀(*Turczaninovia fastigiata*)、奇蒿(*Artemisia anomala*)、野灯心草(*Juncus setchuensis*)、剪股颖(*Agrostis adscensionis*)、台湾剪股

颖(*A. rigidula* var. *formosana*)、三毛草(*Trisetum bifidum*)、华东早熟禾(*Poa faberii*)、荩草(*Setaria chondrachne*)、云雾苔草(*Carex nubigena*)、芒尖苔草(*C. doniana*)等土著种均已在上海绝迹。当然,随着城市化进程的加速和佘山等周边地区的开发建设,人类对自然生境的破坏和干扰是导致大量土著种灭绝的主要原因。另一方面,外来种的入侵也应该是其灭绝的主要原因之一,尤其是亲缘关系相近的外来种对同属的土著种的影响可能更为显著。因为同属物种之间形态、生理和行为等相似性,其间的竞争比异属之间更为强烈。例如,土著种一枝黄花(*Solidago decurrens*)原先分布于佘山等丘陵地带,目前该种已局部灭绝。尽管它灭绝的主要原因可能是生境的干扰和破碎化,但外来种加拿大一枝黄花的入侵也可能加剧了它的灭绝过程。

外来入侵种对环境的另一个重要影响是导致土著生态系统功能的退化甚至丧失。例如,在距深圳蛇口工业区 13 海里的海面上有一座 7000 多亩的海岛——内伶仃岛。自 1996 年以来,这里出现了一种具有超强繁殖能力、喜欢攀缘的外来藤本植物——薇甘菊,从此便产生了灾难性的厄变。薇甘菊能攀缘树木,并迅速在乔木上层形成藤本层而覆盖整个植株,其下的植物因缺光而造成光饥饿后死亡。目前薇甘菊分布于内伶仃岛的大部分区域,危害面积达 4000 多亩(蓝崇钰,王勇军,2001);其入侵致使大片森林死亡,使野生动物赖以生存的环境破坏,昔日自由生活的猕猴现在得靠人工饲养。原产南美的凤眼莲大约在 20 世纪 30 年代作为畜禽饲料引入我国大陆,并曾作为观赏和净化水质植物推广种植,后逸为野生。近些年,由于水体富营养化而导致了凤眼莲通过克隆繁殖(*clonal growth*)迅速增长,结果造成了土著的水生植物灭绝,以此为生的水生动物相继消失,整个原生态系统的平衡被打破,滇池现已沦为生态系统功能退化和生态服务功能削弱的“凤眼莲湖”。据报道,1999 年入冬后凤眼莲大量涌入上海的黄浦江和苏州河,连接成片,长达 30 余公里,不仅淤塞河道,影响通航,还因水草群夹带着塑料袋、包装纸等飘浮垃圾顺流而下,严重影响市容观瞻。

外来入侵种所造成的经济后果至少有 3 个方面。第一、它常常充当恶性的杂草,与其他物种竞争养分、水分和空间,降低生境质量、致使生态系统退化,因而严重干扰和影响农、林、牧、渔业产量的生

产,并造成产量损失。例如外来种中的日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)、藜(*Chenopodium album*)、马齿苋(*Portulaca oleracea*)、野燕麦(*Avena fatua*)等均是重要的农田杂草。第二、有些外来植物危害人类健康,如豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)可导致哮喘病,其可能造成的经济损失也是显而易见的。第三、为了减小外来种的危害,需要采取各种耗资不菲的防控措施,例如各种形式的检疫、控制和根除等。

值得注意的是,由于生物入侵的经济后果,近年来国际上出现了一个新兴的领域——生物入侵的经济学,且 1999 年在南非的 Cape Town 召开过一次有关生物入侵的经济学的学术讨论会,会后出版了专著《生物入侵的经济学》(*The Economics of Biological Invasions*) (Perrings et al. 2001)。美国 Cornell 大学的 Pimentel et al. (2000) 从经济学的角度对外来入侵种给美国造成的经济损失进行过估算,其结果十分惊人:每年的损失达 1366 亿美元。有人曾对入侵外来种对全球农业生产的损失进行过推算,约在 55 ~ 2480 亿美元之间。我国在此领域的详细研究尚缺乏,但为了将来外来种管理政策的制定,类似的研究是必要的。

以上只是入侵种对生态环境和经济影响的一些较突出的方面,事实上还有许多其他的影响,列举如下:1)与珍稀濒危物种竞争资源和空间,侵蚀珍稀濒危物种的生境;2)有些有毒植物造成当地牲畜死亡或生存力下降;3)通过与土著种竞争种子散布者而破坏昆虫-植物之间的联系,从而影响土著种的种子传布及其自然更新能力;4)通过与土著种竞争传粉者而破坏土著植物-传粉者之间的自然关系,影响传粉过程,进而降低土著种的繁殖能力(Chittka & Schurkens 2001);5)减少甚至排斥土著昆虫和其他野生生物的宿主植物;6)与土著种植物杂交,从而改变其遗传结构;7)充当植物病菌和其他可以感染和危害有益土著和观赏植物生物的宿主种群;8)绞杀树木和灌木;9)增加植物病菌和林地胁迫的发生频度;10)通过荫蔽减小成熟植株的生活力;11)增加河岸、海岸和路旁的土壤侵蚀;12)改变土壤的物理结构和化学组成;13)降低娱乐场所的质量、美学价值和生态旅游区的环境质量;14)阻塞河道、水路,破坏道路等。

8 外来种生态学的优先研究领域

外来种入侵的生态学已发展成为生态学中的一个新的分支(Lodge, 1993; Ludsin & Wolfe, 2001),也是生态学和生物学的一个极其复杂的学科领域(Williamson, 1996; Yano & Matsuo, 1999; NISC, 2001),象在其他的学科领域中一样,对入侵外来种的有效和成功的管理需要有科学研究作为支撑。美国是外来种入侵最严重的国家之一,所以对入侵外来种的研究和控制特别重视。美国国家科学技术委员会(NSTC)下属的环境和自然资源委员会(CENR)认识到:尽管美国有满足入侵生物学研究的科学潜力,但相关的核心研究项目严重不足,为此该委员会将入侵物种的研究确认为目前生态系统研究领域中的优先核心研究领域(priority focus area),并得到该国自然科学基金的资助。事实上,我国的生物入侵也已到了刻不容缓的地步(王翰林, 2000),应该像发达国家一样,提高对外来有害生物潜在危害及重要性的认识,将解决有害生物生态入侵问题尽快列入政府的议事日程。与此同时,加强对外来入侵种的分类、生物学、生态学、分布、危害现状、综合治理等方面的基础和应用研究。

就我国的具体情况和研究状况来看,在外来种生态学研究要同时开展基础和应用研究,应该强调的基础和应用领域至少包括下列几个方面:

1)外来种入侵的本底调查。据我们所知,我国不曾对外来种入侵的现状进行过详细的调查,甚至地区性的调查工作也十分缺乏,已有的一些零星工作只是针对个别的危害物种。国家的973计划是否能设立一个有关外来入侵种的专门项目对我国的入侵现状进行研究,以为其管理提供依据。

2)入侵的通道。认识外来种的入侵通道是有效控制的最廉价方法。有些外来种能在一个新的国家或地区很快入侵成功,除了这些物种有较强的拓殖能力(colonising ability)外,另一个重要的原因是其繁殖体从同一个通道多次进入这个国家的不同地区。如果我们能在其初次进入时就能摸清其入侵通道,并能在以后的检疫中严格执行有关规定,及时清除它们的繁殖体,将来被这类外来种侵扰的风险就会降低。从应用上来讲,如何建立和开发有效管理入侵通道的方法和技术也是目前的重要课题。

3)入侵过程和影响这些过程的因素。通过对

入侵过程的研究有助于认识入侵物种是如何入侵的、为什么入侵,有助于确定特定物种对环境的影响。影响入侵的因素包括同营养级和不同营养级生物之间的相互作用(如他感、竞争、捕食、互生、寄生)(Crawley, 1986a; Richardson, Allsopp & D'Antonio, 2000)、人类干扰、全球变化等等。同时外来种入侵的过程是一个种群存活、建成和扩散的过程,所以在适当的时空尺度上评估和监测外来种群参数将有助于有效地管理外来种。

4)对外来种杂草化进行评估。过去在外来种引种时常常不会对其进行杂草化风险的评估,结果导致许多外来种入侵的生态和环境问题,凤眼莲和大米草等等均是我们所熟知的例子。面对目前严峻的生物入侵形势,应根据我国的具体情况设计出符合国情的评估体系。

5)生物入侵对生态环境、经济、社会系统的影响。如上所述,生物入侵对生态环境、社会、经济有多方面的负面影响,然而要对其进行精确评价是困难的(Vilcove et al., 1998; Pimentel et al., 2000),也许是不现实的。然而,如果没有这方面的工作和相应的评估结果提供给有关的决策部门,要制定合理的管理政策是不可能的。

6)提出有效的控制方法,建立土著生态系统的修复途径。当外来种扩散成入侵物种时,对其控制是不可避免的。尽管化学控制可能最有效,然而过分地使用除草剂会造成其他的环境问题,所以从控制效率、环境负荷综合来看,应研究和建立适应于具体物种的、环境友好的综合防治方法和体系,其中生物控制方法应该作为综合防治方法的重要成分来考虑。一旦入侵种得到控制或根除,最终应研究如何恢复受损的生态系统,尤其是恢复的途径,以防外来种的重新入侵。

参考文献

- 李博, 2001. 植物竞争. 北京: 高等教育出版社、施普林格出版社
 蓝崇钰, 王勇军, 2001. 广东内伶仃岛自然资源与生态研究. 北京: 中国林业出版社
 徐炳声, 1998. 上海植物志. 上海: 上海科学技术文献出版社
 Armstrong S, 1995. Rare plants protect Cape's water supplies. *New Scientist*, February 11, 8
 Baker H G, 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker H G, Stebbins G I (eds.), *The Genetics of Colonizing Species*. New York: Academic Press, 147 ~ 172

- Baker H G, 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**: 1 – 24
- Carlton J T, 1999. A journal of biological invasions. *Biological Invasions*, **1**: 1 – 1
- Chittka L and Schürkens S, 2001. Successful invasion of a floral market: an exotic Asian plant has moved in on Europe's riverbanks by bribing pollinators. *Nature*, **411**: 653 – 653
- Clapham A R, Tutin T G and Warburg E F, 1962. Flora of the British Isles (2nd edn). Cambridge: Cambridge University Press.
- Crawley M J, 1986a. The population biology of invaders. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Series B*, **314**: 711 – 731
- Crawley M J, 1986b. What makes a community invisable? In: Gray A J, Crawley M J, Edwards P J. (eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 429 – 453
- Cronk Q C B, Fuller J L, 1995. Plant Invaders: The Threat to Natural Ecosystems. New York: Chapman and Hall
- di Castri F, 1989. History of biological invasions with species emphasis on the old world. In: Drake J A, Mooney H A, di Castri F, Groves R H, Kruger F J, Rejmanek M, Williamson M. (eds.), *Biological Invasions: A Global Perspective*. Chichester: John Willey, 1 – 30
- Dukes J S and Mooney H A, 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 135 – 139
- Elton C S, 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London: Methuen
- Everett R A, 2000. Patterns and pathways of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 177 – 178
- Fox M D and Fox B J, 1986. The susceptibility of natural communities to invasion. In: Groves R H, Burdon J J (eds.), *Ecology of Biological Invasions*. Cambridge: Cambridge University Press, 57 – 66
- Holdgate M W, 1986. Summary and conclusions: characteristics and consequences of biological invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, **314**: 733 – 742
- Holm L G, Plucknett D L, Pancho J V and Herberger J P, 1977. The World's Worst Weeds: Their Distribution and Biology, Hawaii: University Press
- Hsu P S, 1992. The characteristics of the flora of Shanghai. *Rheedea*, **2**: 52 – 54
- Lodge D M, 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 133 – 137
- Lonsdale W M, 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology*, **80**: 1552 – 1536
- Lövel G, 1997. Global change through invasion. *Nature*, **388**: 627 – 628
- Ludsin S A and Wolfe A D, 2001. Biological invasion theory: Darwin's contributions from the origin of species. *BioScience*, **51**: 780 – 789
- MacDonald I A W, Loope L L, Usher M B and Hamann O, 1989. Wildlife conservation and the invasion of natural reserves by introduced species: a global perspective. In: Drake J A, Mooney H A, di Castri F, Groves R H, Kruger F J, Rejmanek M, Williamson M. (eds.), *Biological Invasions: A Global Perspective*. Chichester: John Willey, 215 – 255
- Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, Evans H, Clout M and Bazzaz F A, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology*, **5**: 1 – 24
- Mack R N and Lonsdale W M, 2001. Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. *BioScience*, **51**: 95 – 102
- McKinney M L and Lockwood J L, 1999. Biotic homogenisation: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 451 – 453
- NISC (National Invasive Species Council), 2001. Management Plan: Meeting the Invasive Species Challenge. USA: National Invasive Species Council.
- OTA (US Congress Office of Technology Assessment), 1993. Harmful Non-indigenous Species in the United States, OTA – F-565, Washington, DC: US Government Printing Office.
- Perrings C, Williamson M and Cheltenham S D, 2000. The Economics of Biological Invasions. UK: Edward Elgar
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R and Morrison D, 2000. Environmental and economic costs of non-indigenous species in the United States. *BioScience*, **50**: 53 – 65
- Richardson D M, Allsopp N and D'Antonio C M, 2000. Plant invasions—the role of mutualisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **75**: 65 – 93
- Vilcove D S, Rothstein D, DuBow J, Phillips A and Losos E, 1998. Quantifying threats to the imperilled species in the United States. *BioScience*, **48**: 607 – 615
- Vitousek P M, D'Antonio C M, Loope L L, Rejmanek M and Westbrooks R, 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**: 1 – 16
- Williamson M, 1993. Invaders, weeds and the risk from genetically modified organisms. *Experientia*, **49**: 219 – 224
- Williamson M, 1996. Biological Invasions. London: Chapman and Hall
- Williamson M, Brown K C, 1986. The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B*, **314**: 505 – 522
- Williamson M and Fitter A, 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, **77**: 1661 – 1666
- Yano E and Matsuo K (eds.), 1999. Biological Invasions of Ecosystems by Pests and Beneficial Organisms. Tsukuba: NIAES.