



入侵植物之生態特性概述

文、圖 ■ 林志銓 ■ 林務局東勢林區管理處鞍馬山工作站技士（通訊作者）

朱恩良 ■ 特有生物研究保育中心研究助理

一、前言

外來植物入侵主要的三個階段為引進 (introduction)、野化 (naturalized) 或稱為歸化及擴散 (spread) (蔣慕琰, 2003)。入侵的過程中必須考慮到入侵植物本身的特性、被入侵地區之生育地環境、本地種植物的反應以及其間極為複雜的交互作用，而就目前學者所極力探討的問題有二：何種植物容易成為入侵種？何種生育地環境容易被入侵？本文參酌前人對外來種入侵生物之研究報告，針對外來種的定義及入侵之過程加以敘述，並將外來種植物生態學特性，例如生態幅度、生活史類型的轉換、植物繁殖及傳播機制加以探討，簡述目前入侵生物的一些假說及論點及入侵植物對生態系的影響。

二、定義與過程

原生植物 (native plant) 指原本就生長在本地的野生植物 (嚴新富和洪偉屏, 2003) 亦稱本土種及本地種，或者稱為當地種 (indigenous species)，指分布於原生地 (native range) 的物種 (高增祥等, 2003)。外來種 (exotic species; alien species) 其意相對於本土種，指的是非原生育地物種經人

為有意無意的引入。而通常所說之引進植物 (introduced plant) 意指原本不在本地野外生長的植物，但因人類為了食用、藥用、觀賞用、牧草用等目的，而進行人工引進栽培者。歸化植物 (naturalized plants) 或稱野化植物，指原本不是著生在本地的外來種植物，後經人為有意或無意的引入，在不知不覺中野生馴化能自然繁衍於新的生育地者。另外，入侵植物 (invasive plants) 指者的是馴化種在野外生長非常旺盛，已入侵到其他原生植物的生態空間，嚴重影響到當地生態平衡者 (徐承遠等, 2001；嚴新富和洪偉屏, 2003)。若外來種在非原生地中建立了自行繁衍族群或稱自我維持族群 (self-sustaining population)，僅可自我維持但不擴散者稱為非入侵種 (noninvasive species) (高增祥等, 2003)。

從時間的尺度上來確定外來種是困難且複雜的，外來種侵入生態系統後，經過長時間 (如1,000年後) 就難以和本地種有所區分。並非所有的物種都可區分為外來種和本地種，有的種是難以確定的，而這些未確定種是普遍存在的，對生物入侵的研究，需要考慮到這些未確定種的數量和多樣性，忽略

之則會對入侵途徑、易受入侵或抵抗入侵的群落以及入侵之成功率的估算有所誤差 (Carlton, 1996)。在研究入侵植物時，對於物種確實的數量及實際分布的面積是不易掌控的 (Lonsdale, 1999)，因而往往會提高了對外來種入侵研究上的困難度。彭少麟和向言詞 (1999) 整理確認本地種和外來種的九個參考標準：化石證據、歷史證據、棲息地、地理分布、移植頻度、遺傳多樣性、生殖方式、引種方式及和寡食性昆蟲的關係，其中以化石證據及歷史文獻最具準確性，連續化石證據存在，有助於外來種的判視，另外有文獻中的引種紀錄，可有效證明為外來種。

外來種轉化成為入侵種之過程中，外來種引入會出現二種狀況，其一，外來種無法適應當地的環境，或受到當地本土種的排斥，族群不能自我維持，引入失敗；另一種情況則是外來種建立了自行繁衍族群，稱之為成功建立 (Kolar and Lodge, 2001)。外來種若已成功居留，而無法繁衍下一代，如此之外來種之引入過程只能稱之為遷移或者說是「移植」，例如台中鞍馬山地區曾於1960 - 1970年引進了日本落葉松 (*Larix leptolepis* (Sieb. et. Zucc) Gord)，業經三十餘年，林木已達成熟齡，雖能開花結實，但仍然無法自然繁衍及拓展其下一代，如此之外來種停留在引入地，沒有擴散到相鄰的地區，而當地的群落外貌通常不會有明顯的改觀，生態系統的功能也保持相對的穩定，這時的外來種仍然是「非入侵種」。但在成功居

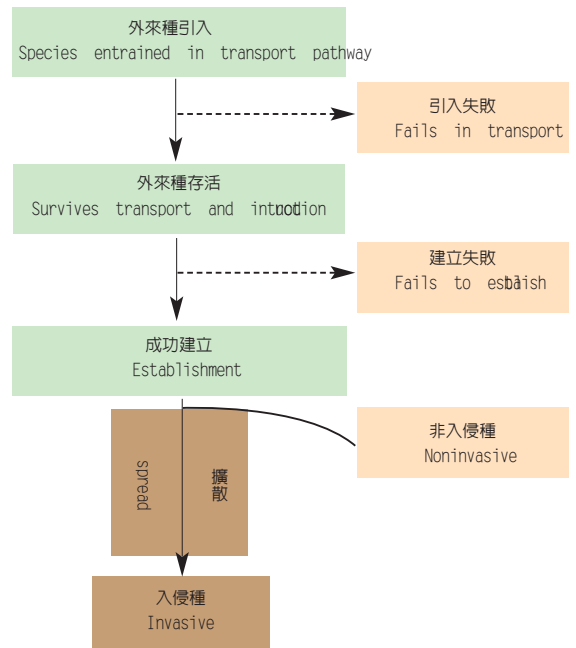


圖1 外來種演變成為入侵種的過程 (Kolar and Lodge, 2001)。

留的外來種，如果其外來種的群數量急劇增加，不斷向鄰近的地區擴張，對當地的生態系統及功能造成明顯的損害時，即成為「入侵種」(invasive species)，其過程如圖1所示。

外來植物經過引入並建立了自行繁衍族群後，常需經自身適應及環境出現適宜的條件時，才會使族群進入指數成長的擴張期，在此轉變的過程會出現長短不一的停滯期 (lag phase或time lag)，林木之停滯期短者需29年，長者超過200年，喬木之停滯時間要較灌木來得長 (引自蔣慕琰等，2003)。外來種之引入種 (introduced species) 之中約只有10%可成為建立種 (establishes species)，而建立種中約有10%的物種可成為



照片1a 大花咸豐草一花 (攝影 / 朱恩良)。



照片1b 大花咸豐草一果 (攝影 / 林志銓)。

入侵種 (Williamson and Fitter, 1996)。

三、入侵植物

(一) 生態幅度

一般認為，成功的外來種對各種環境因子的適應幅度較廣，對環境有較強的耐力，如耐陰性、耐貧瘠土壤、耐污染等，這些特性使外來種在一些環境中獲得對當地種之競爭優勢，或能佔據當地種所不能佔據之生態地位 (niche) (Elton, 1958)。例如大花咸豐草 (*Bidens pilosa* L. var. *radiata* Sch.) (照片1)、紫花藿香薊 (*Ageratum houstoni-*

anum Mill.) 可在臺灣地區從低海拔到2,500 m之山區均可滋長，具有較寬的生態幅度 (ecological amplitude)，有利於植物入侵到新的生育地中的存活能力。

(二) 生活史

一個典型的植物生活史應包括植物的有性生殖 (sexual reproduction)、無性繁殖 (clone reproduction) 及營養生長 (vegetative growth) 三個基本階段，植物在不同環境梯度之生態幅度下，對環境所表現出之適宜度 (fitness)，區分成三個類型的生活史 (祖元剛等，2002)。

V生活史型 (V life cycle form, V型)，在相對穩定、有利的生育地環境中，植物在光合作用中只累積有限的能量，除確保正常的有性繁殖需求外，主要供植物營養生長的能量需求，因此植物生活史中，植物的營養生長階段活躍，營養體發達，植物在正常的有性繁殖階段產生種子，能確保延續後代的需求，故無性生殖階段受到抑制，植物生活史產生數量穩定的後代。S生活史型 (S life cycle form, S型)，在易受干擾、不適的生育地環境中，植物在光合作用中累積的有限能量，主要用於促進有性生殖階段的能量需求，產生大量的種子，因而植物營養生長階段的能量需求供應不足，營養體不發達，植物的無性繁殖階段也因能量供應不足而處於相對抑制狀態，植物生活史產生劇增的後代，在特定的條件環境也可產生數量暴增的後代。C生活史型 (C life cycle form, C型)，在極端、受威脅的生育地環境中，植

物在光合作用中只累積有限的能量，主要是用於促進無性繁殖階段的能量需求，產生大量的無性芽及植株，因而植物營養生長階段的能量需求供應不足，營養體不發達，植物有性生殖階段也因能量供應不足而處於抑制狀態，植物生活史產生數量劇減的後代，在特種條件下，亦可產生數量瀕危的後代。

楊逢建（2003）針對中國大陸地區入侵植物，菊科（*Asteraceae*）澤蘭屬（*Eupatorium*）植物之飛機草（*E. odoratum* Linn）研究中發現，在田埂上的飛機草於正常的情況下，植株行有性生殖產生種子，能夠確保延續後代的需求，植株之生長營養體發達，無性生殖階段受到抑制，生活史型是屬於V型；而農民耕種前，會將飛機草砍除掉並用火燒，飛機草轉而進行無性繁殖，產生新的植株，如此說明飛機草在環境條件改變可以變換不同的生活史型，以反映出此種入侵植物在不同生態幅度上具有較大的適應能力。

（三）繁殖

入侵植物的繁殖特性對其在新的棲息環境中的群建立有很大的作用，一般而言，成功的外來種，都有很強的繁殖能力，能迅速生產大量的後代，例如有很強的營養繁殖能力，能由植株的片段長成完整之植株如落地生根（*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Kurz）；或者能一年開一至多次的花，產生大量的種子及幼苗，如菊科之小花蔓澤蘭（*Mikania micrantha* Kunth），每平方公尺可產170,000粒種子（郭耀綸等，2003），都

是具有很強的繁殖能力。

（四）傳播（散佈）

散佈（dispersal）既是一個過程，也是一種結果，是指植物以各種散佈器官或散殖體（disperse）離開母體到達一個安全（適宜萌發、生長和繁殖）之生育地的過程。如果散殖體離開母體後，落到一個不能生存的環境時，則被稱之為無效散佈（ineffective dispersal）。植物的空間擴張能力取決於四個因素：散殖體類型、散殖體數量、散殖體壽命及散佈機制（馬紹賓和李德銖，2002）。

有性散殖體的形成需要經過減數分裂的過程，例如苔蘚植物、蕨類植物之孢子及種子植物之種子。無性散殖體的形成只需要經過有絲分裂的過程，例如植物的營養器官：塊莖、根狀莖、球莖、鱗莖、珠芽及匍匐莖等；而小花蔓澤蘭則同時具有龐大的種子數量來進行繁殖，以及具有節莖的無性繁殖策略。

散殖體的產量是指每個母體在單位時間內產生的散殖體數量。散殖體的產量在種子植物中具有很大的差異，蘭科（*Orchidaceae*）植物有的植株母體可產生數以萬計的散殖體（馬紹賓和李德銖，2002）；入侵植物如飛機草每一株可產約9,000粒以上的種子（楊逢建，2003）；長穗木（*Stachytarpheta jamaicensis* (L.) Vahl.）每一株在一個生長季可產約10,000粒以上的種子（郭耀綸，2001）。

散殖體壽命指的是散殖體離開母體後能保持萌發的時間。一個散殖體的壽命越長，



照片2 昭和草之花及果 (攝影 / 朱恩良)。

各種散佈因子對其作用的機會也就越多；而各種散殖體的壽命差異很大，一般而言，無性散殖體的壽命較短，有性散殖體的壽命較長。有利於外來植物者為繁殖週期短、散殖體壽命長、產量高且傳播機制有效的類群，方有可能在較短的時間內佔據較大的分布空間，一些入侵性高之雜草植物正是此類型的植物。

散佈機制指的是散殖體離開母株的方式。歸化植物之散佈的速率取決於植物體本身具有不同的生長特性以及其對生長環境的適合與否，其中種子散佈的效率及距離，在入侵植物的散佈過程中扮演著極重要的角色，以昭和草 (*Crassocephalum crepidioides* (Benth.) S. Moore) (照片2) 和貓耳葉菊 (*Hypochaeris radicata* L.) 為例，其頭狀花序 (Head) 每一個花序的花托盤 (disk) 上，可產生數量龐大的瘦果 (achene)，而瘦果上之冠毛 (pappus) 非常有利於風力傳播，可使其在距離原生育地遙遠的地區範圍內建立一個新的分布中心。

四、入侵生物的假說及觀點

關於生物入侵與被入侵的生物群落或稱生物社會的關係，提出了許多的論點及假說，以下暫以假說定之並逐一概述。

(一) 生態阻抗假說

最早是由Elton在1958年所著的動植物入侵生態學 (*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*) 一書中所提出之觀點—「生態阻抗」(ecological resistance)，認為結構簡單的群落更容易被入侵，這是因為相對比較簡單的植物或動物群落，其所達成的族群間、不同生育地之間及族群與生育地之間的交互作用的平衡 (生態平衡) 容易被打破，例如農田是人為將之簡單化後的群落，其較容易發生造成生物的入侵；而熱帶雨林地區其森林結構較為完整，相對地要爆發病蟲害的機會相對降低。Lonsdale (1999) 利用184個地點 (site) 資料進行分析，包含有大陸、島嶼、保護區及國家公園等等，結果顯示，在184個地區中有104個地區具有有效的面積，外來種百分比和數量隨面積增加而增加，證明外來種百分比和外來種數量跟地區面積大小有關；在群落方面，本地種的豐富度和外來種的豐富度其實並無因果關係，此結果與Elton的觀點不甚相符，惟本地種及外來種之豐富度均與生育地面積都成正相關；因此，本地種豐富度及外來種豐富度之間雖然沒有因果關係，但也可能推測其間存在著正向的關係。在島嶼 (42個地區) 外來種的百分比是大陸 (142個地區) 的三倍，

島嶼的平均外來種數量較大陸的平均外來種數量要來得多，島嶼與大陸兩者之非保護區的外來種數量均大於保護區的外來種數量，如此說明了島嶼的生育地環境比大陸地區的生育地環境易於受到入侵，在受保護的區域入侵之物種較少，因此也明顯發揮保護區的功能。

(二) 植物群落資源波動假說

植物群落資源波動 (fluctuating resources in plant communities) 的假說，是企圖從群落中可利用資源的波動來評定群落可入侵性的增減，基於競爭強度與未利用資源呈負相關的理論所提出的觀點，認為當植物群落中未被利用的資源增加時群落易受外來種入侵 (Davis *et al.*, 2000)。

Davis等 (2000) 並針對植物群落資源波動假說提出一個簡單的結論，就是當一外來種入侵到一個新的生育地環境時，會經過當地可利用資源 (例如光、養分、水分) 的評估，如果外來種與本地種的競爭強度不激烈時，外來植物易於捕獲光、養分、水分等可利用資源的情況下，則入侵的機率較大，若資源不足時則會和當地物種產競爭作用。該假說認為受干擾的環境中，本地植物不可能佔據所有的可利用資源，因而在競爭作用較小情況下，較有利於入侵物種的定居。

任何有限資源獲取因子的增加將導致群落對入侵抵抗力減少，而可獲取資源的增加可以兩種方式發生：本地群落資源利用的減低，或資源供給增加速率高於本地種植物佔用的資源。導致資源利用的減低因素：干擾

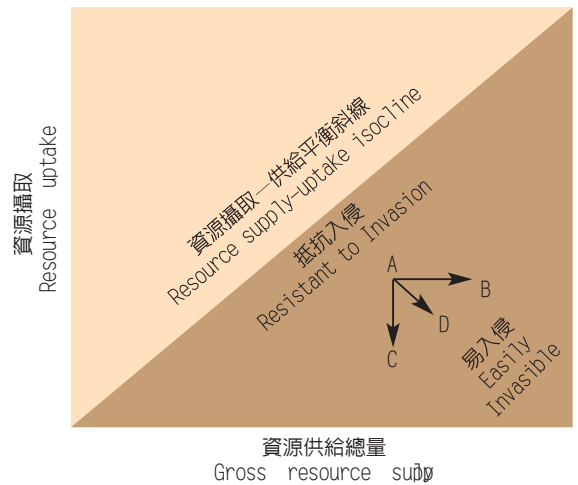


圖2 圖解植物群落資源波動假說 (Davis *et al.*, 2000)。

可能毀損一些本地植物，減少光、養分、水分等的攝取，例如樹冠層的去處，下層植物可獲取的光照量增加。而資源供給總量方面，例如在特別濕潤的年分水分供給將會增加，從而導致可獲取的水分增加，提供入侵者有利之機會。無論是一段時間內資源攝取的減少或者是總量供給的增加，將有利於外來種的入侵。從圖2中A→B資源之供給量增加，A→C資源攝取量減少，A→D則兼具資源之供給量增加及資源攝取量減少，是最易被入侵之條件，斜線處代表資源攝取與資源供給總量達一平衡。而植物群落資源波動假說的一個重要推論，為群落的可入侵性並非靜止或恆久不變的，許多群落的可入侵性是不斷地變化，因為未利用的資源數量是隨時波動的，這也意謂著物種入侵成功是一個隨機事件 (episodic events) (Davis *et al.*, 2000)。

(三) 天敵脫離假說

天敵脫離假說 (enemy release hypoth-

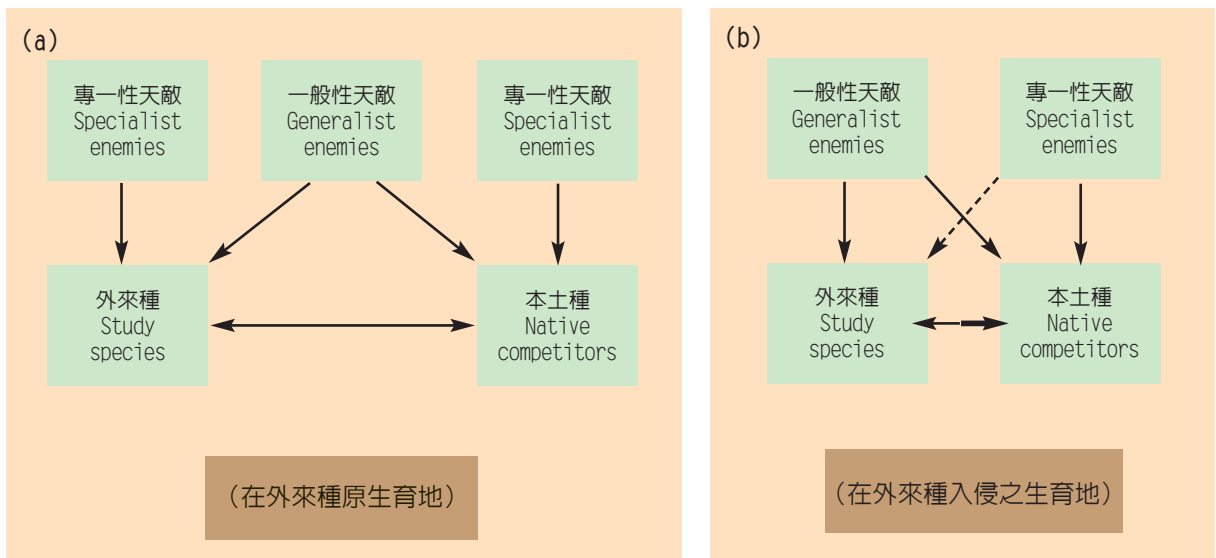


圖3 天敵脫離假說在簡化的群落 (Keane and Crawley, 2002)。

esis, ERH) 或稱為敵解假說, 認為一個外來的植物物種在被引入到一個新的區域後, 草食動物 (herbivores) 或稱植食者和其他天敵的威脅會降低, 從而導致它在數量上增加及空間分布上得以擴張, ERH基於三個論點: 天敵是植物族群中重要的調節者、天敵對本地種比對外來種具有更大的抑制作用、植物可利用天敵調節作用的降低而提高族群的增長, 對外來種而言, 外來種的專一性天敵 (specialist enemy) 在新的區域闕如, 而本地種之專一性天敵發生寄主轉移的機會少, 一般性天敵 (generalist enemy) 將對本地競爭者有更大的威脅。(Keane and Crawley, 2002)。

外來種植物在其原生育地環境中 (圖3a), 在天敵的調節方面, 其本身具有專一性天敵及一般性天敵, 因此與其他之物種 (競爭者) 在天敵的調節下是一種公平的競爭; 若外來種植物進入到一個新的生育地環境中

(圖3b), 因為外來種植物僅有一般性天敵而缺乏了專一性天敵, 且本土種之專一性天敵寄主轉移現象較少的其況下, 相較於當地之本土種植物, 本土種植物具專一性天敵及一般性天敵, 因此外來種植物相較於本土種在天敵的調節作用下是一種不公平的競爭。也就是說, 外來種植物在進入新的生育地環境中的初期, 因為缺乏天敵的調節, 具有優越之競爭優勢, 但在Keane 和 Crawley (2002) 收集了所有預測天敵效應的資料, 分析結果亦發現, 在新區域中有專一性天敵轉換寄主攻擊外來種的現象。

(四) 生態地位機遇假說

從群落生態學觀點 (community ecology theory) 探討生物入侵的問題是Shea 和 Chesson (2002) 所提出的一個新的論點-生態地位機遇 (niche opportunity) 觀點其中包含了有: 天敵脫離機遇 (enemy escape opportunities) 及資源機遇 (resource

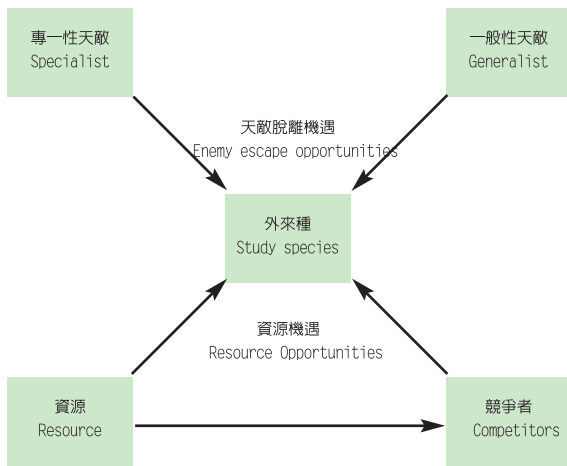


圖4 生態地位機遇的主要組成 (Shea and Chesson, 2002)。

opportunities)。生態地位(ecological niche)指的是每一種生物，在生態系食物鏈中各有一定之功能，此一名詞乃源於1917年J. Grinnel首創，凡生物在其所屬之生態系中所佔的地位即以生態地位稱之(劉棠瑞和蘇鴻傑，1983)。物理因素(如溫度、溼度)和生物因素(如食物資源、天敵)在某一個特定的時間及空間，決定了生態地位的某一個點。

生態地位機遇的主要組成要件(圖4)，其中一般性天敵、專一性天敵、競爭者及資源是直接對入侵者產生影響，除了資源對入侵者有直接之正面作用外，其餘三者均對入侵者產生直接負面的作用；另外專一性天敵及資源對入侵者有間接的作用，專一性天敵食取競爭者(本地種)，因而對入侵者有間接性的正面的作用，而資源供給給競爭者(本地種)攝取，因而對入侵者有間接性的負面的作用，在整個生態地位機遇的觀點中認為資源、天敵和物理環境這三個因素決定一個入

侵者的增長率，而這三個因素都是隨時間和空間而變化的，一個物種對這些因素的時空及空間變化的反應如何，將決定其入侵能力 (Shea and Chesson, 2002)。

伍、入侵植物對生態系的影響

當一個生態系遭外來種植物入侵時，第一個反應出的就是初級生產力改變，生育地環境如土壤養分、水等亦隨之受到干擾，整體生態系的穩定性因而受到威脅，其生態系群落之結構及動態亦隨之波動。

植物入侵第一個影響的即是初級生產力，如樹木入侵草地，產生新的物候類型。Lake和Leishman (2004) 針對澳大利亞外來入侵植物與本土植物之比較，發現外來入侵植物有較長的花期，且比葉面積也比本土植物來得小。郭耀綸 (2001) 發現入侵植物長穗木在低光或高光條件下均有很高的光合作用率，為顯示光飽和現象，最大光合作用速率可達 $26 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，顯示長穗木有很高的初級生產力。而外來植物影響土壤養分，主要原因為競爭、枯枝落葉的養分貧乏或殘體難以分解，累積的物質改變土壤pH值所致，外來種改變棲息地的外貌，亦會影響水循環途徑。

植物入侵會對群落穩定性及棲息地環境的干擾影響很重要。例如植物入侵會改變森林燃料的組成結構，會影響森林野火發生的頻度及火燒的嚴重度，若不當引進外來植物而發生大火，可能造成本地種的大量死亡，另外，外來種帶來了病蟲害常常導致本地之



植物群落大量死亡，例如臺灣地區曾一度爆發出松材線蟲 (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle) 侵襲松樹的個案。入侵成功的外來種，改變了植物群落物種的組成，若外來種數量多，對整個群落結構及生態系統功能有著一定程度的影響。這種現象在海島較為常見，海島生態系統較為脆弱，比大陸更容易受外來種入侵的影響 (Lonsdale, 1999)。外來種如果影響初級生產力及其他生態穩定性的機制，就可能會改變群落的動態，入侵成功的外來種通常有很強的競爭力，且能快速擴張進而形成優勢種，如此就會影響其他的物種，甚至可能會減少群落中的物種數。另外，如果外來種植物改變了關鍵資源的物種豐富度，也就會改變演替的路線。

六、結語

臺灣本島高山林立地形複雜，從低海拔平原至高山兼具有熱、溫、寒等三個氣候帶，臺灣原生植物種類多達4,000餘種 (Hsieh, 2003)，長期以來歸化植物並未受到

相關學者之重視，尤其是台灣植物誌並未把全部的歸化植物列入，造成資料的查詢困難。在臺灣由人為刻意引入或不慎流入之外來植物約4,500種 (許再文等, 2003)，對於外來植物的監測與研究，目前所欠缺的是一個有效的基礎資料庫，臺灣目前有很多外來植物已在野外馴化多年，卻苦無一個正確的文獻來說明其引進時間、馴化的時期及其他相關的資訊，以臺灣島之棲地的多樣性，外來植物一旦進入之後，經適應當地環境後，成為馴化植物，族群迅速暴增，與當地物種產生資源的競爭，外來植物在缺乏天敵調節的情況，迅速成為入侵植物，排擠當地原生物種，導致本地種之族群減少甚而絕滅，釀成生態上的危機，相關單位不得不正視此一問題，臺灣將近六成的土地面積是森林，因此相關人員更是責無旁貸，須針對外來植物加以監測及研究，以防止入侵植物對臺灣生態上的破壞。🌱

參考文獻 (請逕洽作者)

(圖片 / 高遠文化 攝影 / 陳吉鵬)