

中国人侵生物学学科的构建与发展

万方浩^{1*}, 严 盈^{1*}, 王 瑞¹, 杨国庆²

¹ 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

² 扬州大学园艺与植物保护学院, 江苏 扬州 225009

摘要: 自英国生态学家查尔斯·艾尔顿 1958 年撰写的《动植物的入侵生态学》出版至今, 半个世纪已经过去, 这部著作被公认为是生物入侵在科学研究方面的开端。这期间生物入侵研究经历了萌芽期(20 世纪 80 年代之前)、成长期(20 世纪 80 年代)和快速发展期(20 世纪 90 年代末期至今)。在这个过程中, 越来越多的概念、假说、方法和技术被提出和整合到生物入侵研究之中, 由此催生了一门生态学领域的新兴学科——入侵生物学。本文在对近 50 年来生物入侵专著和论文的统计分析基础上, 介绍了国际生物入侵研究的发展脉络和现状。同时综述了中国入侵生物学在基础和应用研究方面的相关进展, 着重阐述了主要科学问题(“入侵潜力与成功入侵的关系”、“入侵种种群的扩张与扩散”、“入侵种的生态适应性进化”及“本地生态系统对入侵的响应及可入侵性”)和预防与控制的技术体系(风险评估与早期预警、检测与监测、狙击与灭除、生物防治、生态修复与干扰调控), 并进一步介绍了中国入侵生物学学科体系的构建和框架, 提出入侵生物学是研究外来物种的入侵性与生态系统的可入侵性, 以及外来物种预防与控制的科学, 是一门多领域交叉的学科。最后展望和讨论了中国入侵生物学学科发展可能遇到的一些问题。

关键词: 生物入侵; 入侵生物学; 学科构建; 基础研究; 应用研究; 科学问题

Invasion Biology: development and perspective in China

Fang-hao WAN^{1*}, Ying YAN^{1*}, Rui WANG¹, Guo-qing YANG²

¹ State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; ² School of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstract: Half century passed since Charles S. Elton’s book “*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*” was published in 1958, which is generally acknowledged as the starting point for focused scientific attention on biological invasions. After that, biological invasions research experienced a “germination” stage (before 1980s), a growth stage (1980s), followed by continued and rapid development (from the 1990s to the present). During those periods, more and more concepts, hypotheses, methods and technologies were developed and applied to this field. By today, the new ecological discipline Invasion Biology (IB) was born. Invasion Biology is defined as an interdisciplinary scheme to study invasiveness of invasive alien species and invasibility of ecosystems, and to develop prevention and management technology of invasive alien species. Here we present some statistics on invasion books and papers in the last 50 years and illustrated the international development of IB. We also review the basic and applied research on IB in China, focused on the key scientific questions (invasion potential, genetic differentiation, ecological adaptations and system resistance), the technical systems of prevention and control (detection and surveillance, risk assessment and early warning, suppression and eradication, biological control, ecological restoration and intervene adjustment). The construction and framework of IB in China were further detailed.

Key words: biological invasions; Invasion Biology; discipline construction; basic research; applied research; scientific question

收稿日期: 2011-01-10 接受日期: 2011-02-10
基金项目: 973 计划(2009CB119200); 国家自然科学基金重点项目(30930062)
通讯作者(Author for correspondence): 万方浩, E-mail: wanfh@mail.caas.net.cn
* 同等贡献作者(The two authors contributed equally to this work)

现代人类社会的发展深刻地改变着环境,而这种改变使一个 50 年前还并不广泛的词语——生物入侵(biological invasions)进入人们的视野,并逐渐成为全球共同关心和高度关注的热点问题。由于人类行为打破了生物长距离扩散的地理屏障,从陆地到海洋,从森林到草原,从农村到城市,生物入侵现象几乎无处不在。进入 21 世纪以来,全球经济一体化和全球变化加剧了生物入侵对人类社会的影响,生物入侵造成的经济损失、生态灾难以及健康威胁等惨痛教训使人们更加清醒地认识到,有针对性地研究生物入侵现象的必要性,以及着力寻求解决途径与方法的重要性。随着现代生物技术、计算机技术、信息技术等领域的不断革新,生物与生态系统的宏观与微观研究的创新与扩展,新概念、新理论与新假说的不断涌现,使得人们对外来有害生物入侵的行为习性、生态特征、遗传特性以及生物地理分布格局等有了更加深入的认识,许多生物入侵的生态学过程与成灾机制已得到完整的解释,生物入侵预防与控制技术得到快速的发展和应用。在这个过程中,生物入侵研究的特点和规律更加系统和清晰,由此催生出一门多领域交叉融合的新兴学科——入侵生物学(Invasion Biology)。

入侵生物学的文献历史最早要追溯到 19 世纪,当时几位著名的自然学家,包括查尔斯·达尔文(Charles Darwin)、艾尔弗斯·德·康德尔(Alphonse De Candolle)、约瑟夫·胡克(Joseph Hooker)和查尔斯·莱尔(Charles Lyell),都在他们的著作中提到了入侵生物,但并未强调其危害性(如对生物多样性的威胁),也未引起人们的重视(Darwin, 1859; Richardson & Pysěk, 2007, 2008)。1957 年英国牛津大学动物学院教授查尔斯·艾尔顿(Charles S. Elton)参加了一个由英国国家广播电视台(BBC)举办的关于生物入侵的系列访谈节目,并以此为契机撰写了《动植物的入侵生态学》(《The Ecology of Invasions by Animals and Plants》)(Elton, 1958)一书,该书的问世标志着科学研究在生物入侵领域的开始(Pysěk *et al.*, 2006; Ricciardi, 2006; Richardson & Pysěk, 2007; García-Berthou, 2010)。在随后的几十年内,大量生物入侵论文和著作的涌现极大地推动了入侵生物学的发展,使其成为生态学中的一个重要分支学科(Simberloff, 2010; Davis, 2006;

Pysěk *et al.*, 2006; Richardson & Pysěk, 2006; Lockwood *et al.*, 2007)。

我国是遭受生物入侵危害最严重的国家之一,据不完全统计,目前入侵我国各种生态系统的外来有害物种达 520 余种(万方浩等, 2009);但入侵生物学在我国的发展起步较晚,直到 20 世纪 90 年代后期,才有一些零散的研究。2003 年以来,科技部通过国家基础研究发展计划(973 计划)连续开展了“农林危险生物入侵机理与控制基础(2002CB111400)”和“重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础(2009CB119200)”2 期为期 10 年的基础研究项目。2006 年,科技部通过“十一五”国家科技支撑计划,在创建农林外来入侵物种的防控技术体系及发展有效的预防预警、检测监测、应急处理和区域减灾(2006BAD08A13 ~ 2006BAD08A19)等应用技术研究方面给予了重点支持。2007 年,科技部专门立项开展我国东南沿海地区的“中国外来入侵物种及其安全性考察(2006FY111000)”。在这些项目的支持下,通过对重要外来有害物种入侵的生态过程、成灾机制以及控制技术的系统性研究,逐渐构建了中国生物入侵的研究模式和入侵生物学学科体系,并且取得了阶段性的成果。本文论述了国内外入侵生物学的发展趋势,综述了中国入侵生物学在基础和应用研究方面的相关进展,着重阐述了主要科学问题和预防与控制的技术体系,系统介绍了中国入侵生物学学科体系的构建和框架,并对其中涉及的若干问题进行了探讨和展望。

1 国际入侵生物学发展现状

我们以“biological invasions”、“invasion ecology”、“invasion biology”为关键词,在 worldcat 数据库中进行主题检索,查出 1900 ~ 2010 年共出版入侵生物学专著 180 部(图 1),其中,以入侵生物学学科体系关注的科学问题为主题的相关重要专著约 20 本(表 1)。同时,在 ISI Web of Knowledge 的 Web of Science 引文数据库中,选用高级检索方式,以最常用的表示“生物入侵”的词和其派生词(invas*/alien*/exotic/non-indigenous/non-nativ*/naturaliz*),结合不同入侵对象的关键词(万方浩等, 2011b)作为标题检索词,检索到 1950 ~ 2009 年共发表文献 22446 篇(图 2)。由此可以看出,不论是学术专著还是科学论文,其数量都呈现逐年上升的趋势。同时,根据专著和论文在不同时期的

数量特点,我们归纳出国际入侵生物学学科发展经历了 3 个阶段,分别是萌芽期(20 世纪 80 年代以前)、成 长期(20 世纪 80 年代)及快速发展期(20 世纪 90 年代 末期至今)。

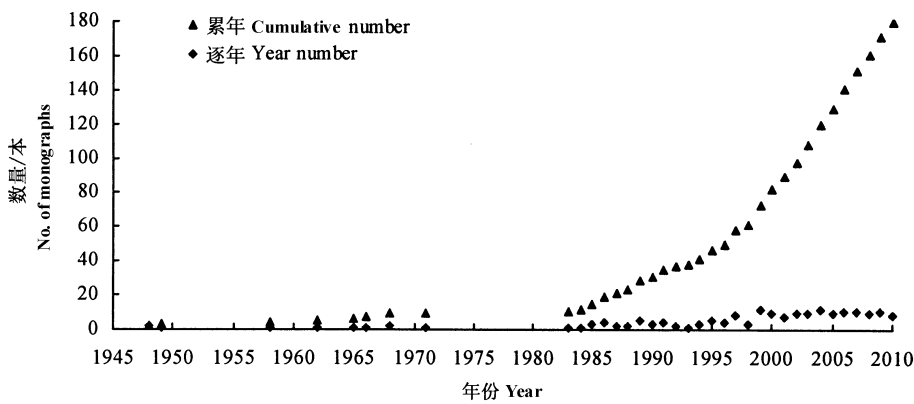


图 1 1948 ~ 2010 年入侵生物学相关专著发表数量

Fig. 1 The number of books and monographs on Invasion Biology from 1948 to 2010

表 1 国际上出版的与入侵生物学学科相关的重要专著

Table 1 Main books and monographs on Invasion Biology internationally

出版时间 Publication date	作者 Author	著作名称 Monograph	出版社 Press
1958	Charles S Elton	The Ecology of Invasions by Animals and Plants	London: Methuen
1965	Herbert G Baker, Ledyard G Stebbins	The Evolution of Colonizing Species	New York: Academic Press
1986	Harold A Mooney, James A Drake	Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii	New York: Springer-Verlag
1986	Richard H Groves, Jeremy J Burdon	Ecology of Biological Invasions	Cambridge: Cambridge University Press
1989	James A Drake, Harold A Mooney, Francesco di Castri, Richard H Grove, Fred J Kruger, Maecel Rejmanek, Mark Williamson	Biological Invasions: A Global Perspective	New York: John Wiley & Sons
1996	Mark Williamson	Biological Invasions	London, New York: Chapman & Hall
1997	Nanako Shigesada, Kohkichi Kawasaki	Biological Invasions: Theory and Practice	Oxford: Oxford University Press
1999	Harold A Mooney, James A Drake	Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii	United States: Springer Verlag
2000	Charles S Elton	The Ecology of Invasions by Animals and Plants	Chicago: University of Chicago Press
2001	Nanako Shigesada, Kōkichi Kawasaki	Biological Invasions: Theory and Practice	Oxford: Oxford University Press
2002	National Research Council Board on Agriculture and Natural Resources, National Research Council	Predicting Invasions of Nonindigenous Plants and Plant Pests	Washington: National Academy Press
2003	Marianne Krasny, Nancy Trautmann, Willian Carlsen, Christine Cunningham	Invasion Ecology	Arlington (Virginia): NSTA Press
2003	Gregory M Ruiz, James T Carlton	Invasive Species: Vectors and Management Strategies	Washington: Island Press
2003	Judith Pederson	Marine Bioinvasions: Patterns, Processes and Perspectives	Dordrecht, Boston: Kluwer Academic Publishers
2004	George W Cox	Alien Species and Evolution: the Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes and Interacting Native Species	Washington: Island Press
2005	Dov F Sax, John J Stachowicz, Steven D Gaines	Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution and Biogeography	Sunderland, Mass: Sinauer Associates, Inc. Publishers
2006	Marc William Cadotte, Sean M McMahon, Tadashi Fukami	Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature	Dordrecht: Springer
2007	Wolfgang Nentwig	Biological Invasions	New York: Springer-Verlag
2007	Julie L Lockwood, Martha F Hoopes, Michael P Marchetti	Invasion Ecology	Malden: Blackwell Publishing
2009	Mark A Davis	Invasion Biology	Oxford: Oxford University Press
2009	Fang-hao Wan, Jian-ying Guo, Feng Zhang	Research on Biological Invasions in China	Beijing: Science Press

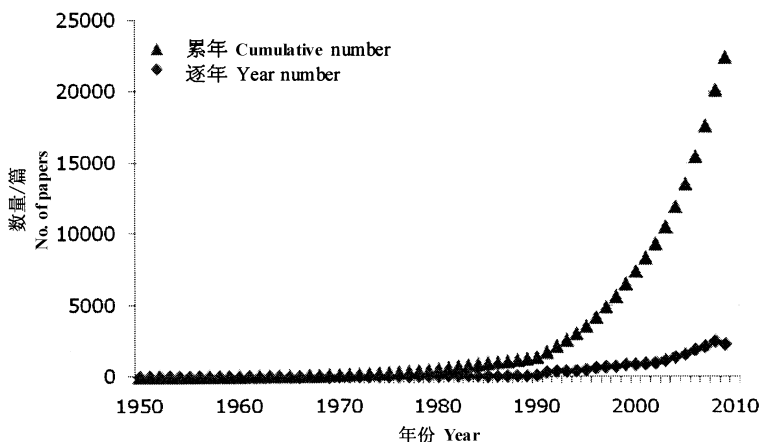


图 2 1950 ~ 2009 年入侵生物学相关论文发表数量 (万方浩等, 2011b)

Fig. 2 The number of scientific papers on Invasion Biology from 1950 to 2009 (Wan *et al.*, 2011b)

1.1 入侵生物学学科萌芽期

20 世纪 80 年代以前共出版生物入侵专著 10 本, 比较有影响的如《The Ecology of Invasions by Animals and Plants》(Elton, 1958)、《The Genetics of Colonizing Species》(Baker & Stebbins, 1965) 和《The Alien Animals》(Laycock, 1966) 等。1958 年查尔斯·艾尔顿在其专著《The Ecology of Invasions by Animals and Plants》中列举了许多外来物种入侵的案例, 并首次把外来物种的传入和扩散这一现象形象地描述为“生物入侵”, 提出了利用生态学的理论和假说来解释生物入侵的研究思路。但是, 艾尔顿于 20 世纪 50 年代提出的关于生物入侵的概念和研究方法在随后的 20 年内并未得到广泛认同 (Davis, 2006)。如 1965 年出版的由来自 11 个国家的 27 名遗传学、生态学、分类学等领域专家合编的《The Genetics of Colonizing Species》(Baker & Stebbins, 1965), 记录了当时国际上对外来物种在“生物传入新环境后的进化适应机制”方面的研究。该著作将外来种作为发展和验证生物学和生态学理论的研究材料, 但书中没有出现艾尔顿提出的生物入侵的相关概念和用语, 如“alien”、“invader”, 而是采用中性的词语, 如“colonizer”、“introduction”、“non-native”等。1966 年出版的《The Alien Animals》虽然采用了艾尔顿提出的概念, 但并未引用艾尔顿的专著。同一时期, 尽管入侵生物学相关论文发表量较少 (每年几篇到二十余篇不等), 但以入侵物种/传入物种为主题的论文开始出现在生物/生态学主流杂志上, 如 Baker (1974) 在《Annual Review of Ecolo-

gy and Systematics》、Burdon 和 Chilver (1977) 在《Oecologia》上发表了有关生物入侵的研究论文。这表明 20 世纪 50 ~ 70 年代人们开始关注生物入侵这一现象, 但不同领域的科学家在生物入侵的研究思路仍存在差异, 因此这一时期的入侵生物学还处在萌芽期, 没有形成具备学科性质的研究特色。

1.2 入侵生物学学科成长期

20 世纪 80 年代开始, 随着人们对环境保护的认识增加, 入侵生物学的研究开始受到重视, 越来越多的生态学家开始关注生物入侵问题, 生物入侵研究的核心科学问题逐步被提出。如国际环境问题科学委员会 (Scientific Committee on Problems of the Environment, SCOPE) 在 1982 年提出了生物入侵研究的 3 个关键问题: (1) 什么因素决定一个物种成为入侵物种 (入侵性); (2) 什么样的生态系统易被入侵 (可入侵性); (3) 如何将外来物种的入侵性及生态系统的可入侵性研究结果应用于外来物种的管理中 (控制对策)。按照该研究框架, 20 世纪 80 年代中期以后, SCOPE 出版了系列生物入侵专著, 如《Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii》(Mooney & Drake, 1986)、《Biological Invasions: A Global Perspective》(Drake *et al.*, 1989) 等。这段时期出版的生物入侵专著共有 18 部。同时, 以生物入侵为主题的研究论文的数量也逐年增加 (每年 20 余篇到 60 余篇不等)。Elton (1958) 关于生物入侵的阐述开始逐渐被接受和引用 (Richardson & Pysěk, 2008; 万方浩等, 2011a)。

这些变化初步确定了入侵生物学的理论框架和研究方法,形成了入侵生物学的学科雏形。

1.3 入侵生物学学科快速发展期

20 世纪 90 年代以来,生物入侵专著数量急剧增加,到 2010 年共出版 150 余部,几乎每年都有专著出版,专著的内容也逐渐由以现象或案例描述为主转变为对生物入侵的理论和实践问题的介绍。涉及的科学问题被进一步细化,从最初关注的“什么样的物种易成为入侵物种”和“什么样的生态系统易被入侵”扩展到“入侵物种种群的形成和扩张机制”、“入侵物种的生态效应评价”、“入侵物种的有效控制对策”等特定主题(Child *et al.*, 1998; Starfinger *et al.*, 1998; Sandlund *et al.*, 1999; Mooney & Hobbs, 2000; Brundu *et al.*, 2001; Wittenberg & Cock, 2001; Child *et al.*, 2003; Myers & Bazely, 2003; Cox, 2004; Ruiz & Carlton, 2004; Mooney *et al.*, 2005; Cadotte *et al.*, 2006; Lockwood *et al.*, 2007; Davis, 2009; 万方浩等, 2009)。20 世纪 90 年代中期以后,随着人们对生物入侵理解的深入,生物入侵被剖析为几个有序的生态学过程,包括传入、定殖、潜伏、扩散和暴发(Williamson, 1996; 万方浩等, 2009)。Williamson (1996) 在其专著《Biological Invasions》中回顾和总结了过去数十年生物入侵研究的进展,并对入侵生物学的理论框架进行了有益探讨。例如,明确了生物入侵的各个阶段,提出外来物种成功入侵的“十数定律”(即能够成功进入每一入侵阶段的外来种比例约为 1/10)。Shigesada & Kawasaki (1997) 出版的《Biological Invasions: Theory and Practice》专著中利用种群生态学和统计学理论模型分析了入侵物种种群的时空扩散方式,提出了入侵物种扩散过程中的 3 个时期(时滞期、扩散期和饱和期)和 3 种扩张模式(短距离扩散、短距离—长距离共同扩散、长距离扩散)。这 2 部专著的出版进一步为入侵生物学学科体系的构建奠定了坚实的基础。之后出版的专著几乎都根据生物入侵过程及其不同阶段所衍生出的科学问题来组织内容,如 Lockwood *et al.* (2007) 的专著《Invasion Ecology》,其章节结构为入侵物种的扩散途径、物种对新传入环境的适应机制(如繁殖体压力)、环境(如干扰)和生物(如生物互作)因素对外来物种成功建立种群的影响机制、入侵物种地理扩散机

制、外来物种扩散的生态学过程、外来物种造成的生态学危害、入侵物种的进化适应机制、入侵物种潜在扩散趋势的模拟和评估、入侵物种的综合管理。同时,大量生物入侵研究论文开始在国际主流学术期刊发表,20 世纪 90 年代中期年论文量已突破百篇,自 2005 年开始每年发表的论文数量均保持在 500 篇以上,且 Diversity and Distributions (1998 年)和 Biological Invasions (1999 年)2 个与生物入侵直接相关的专业学术杂志顺利创办;此外,多次召开以入侵生物学为主题的国际和地区学术会议,如 1992 ~ 2003 年举办了 7 次关于外来植物入侵生态学的会议,并出版了论文集(Pysěk *et al.*, 1995; Starfinger *et al.*, 1998; Child *et al.*, 2003)等。这些表明,由于入侵生物学极具特点的研究思路与方法及巨大的应用背景,其已开始作为一门独立的学科进入人们的视野。

2 中国入侵生物学的基础与应用研究现状

近年来,我国生物入侵基础研究重点围绕“入侵潜力与成功入侵的关系”、“入侵种种群的扩张与扩散”、“入侵种的生态适应性及进化”及“本地生态系统对入侵的响应及可入侵性”等科学问题(万方浩等, 2009),通过详细解析外来有害生物的传入、定殖、潜伏、扩散、暴发等一系列入侵步骤,阐明其入侵机理和成灾机制(万方浩等, 2011);而应用研究方面则重点开展了风险评估与早期预警(万方浩等, 2010)、检测与监测(万方浩等, 2011)、狙击与灭除、生物防治(万方浩等, 2008a)、生态修复与干扰调控等方面的研究。这些工作为制定重要外来入侵种的防控对策与技术提供了科学依据(万方浩等, 2008b),推进了我国生物入侵预防与控制的技术创新与发展。

2.1 基础研究所需关注的 4 个关键科学问题

2.1.1 入侵潜力与成功入侵的关系 成功入侵的外来种往往具备入侵潜力,即一些生物生态学方面的特征优势,而较高的遗传多样性可能进一步促进这种优势。我国学者通过比较入侵种与本地伴生种或近缘种在生长发育与繁殖方面的特性,结合入侵种的遗传背景分析,阐明了我国主要入侵种的入侵潜力与成功入侵的关系。如在生长发育方面,发现紫茎泽兰 *Ageratina adenophora* 相对本地近缘植物由叶氮分配特性促进的光合能力更强(Feng,

2008a、2008b; Zheng *et al.*, 2009), 而薇甘菊 *Mikania micrantha* 则具备叶片 CO_2 和水分的交换特性, 以及形态建成中能量的特有分配方式(王文杰等, 2008、2009; Song *et al.*, 2007), 黄顶菊 *Flaveria bidentis* 与本地伴生植物相比, 光合作用更强且具备对养分吸收的特征优势(任艳萍等, 2009; 皇甫超河等, 2009)等; 在繁殖特性方面, 揭示了 B 型烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的“非对称交配互作”效应(Liu *et al.*, 2007)、稻水象甲 *Lissorhoptrus oryophilus* 入侵后的生殖方式改变机制(杨璞, 2008), 以及松材线虫 *Bursaphelenchus xylophilus* 利用共生菌和纤维素促进繁殖的作用(Tian *et al.*, 2010; Cheng *et al.*, 2010)。同时, 遗传结构分析表明, 我国西南地区地理种群紫茎泽兰基本可分为两大亚群 6 个聚类群, 不同环境条件引起的隔离是导致其产生遗传分化的主要原因。其中, 地理距离和海拔是影响种群间基因交流的重要因素(Huang *et al.*, 2009; Gui *et al.*, 2008、2009); 而松材线虫在入侵过程中也保持了较高的遗传多样性, 由于不同来源种群的多次大量的传入, 导致入侵种群中具有丰富的遗传变异, 并维持高的遗传多样性, 这是松材线虫成功入侵的遗传机制之一(Cheng *et al.*, 2008; Xie *et al.*, 2009; Huang *et al.*, 2011); 同样, 人为的多次引入使薇甘菊克服了奠基者效应, 为大面积扩张暴发奠定了基础(李钧敏等, 2007)。

2.1.2 入侵种群种的扩张与扩散 围绕“入侵种在种群形成与扩张过程中, 与寄主、土著种以及其他生物因子相互作用从而实现成功入侵”这一科学主线, 我国学者主要在种间水平上开展了系统研究。揭示了松材线虫(Cheng *et al.*, 2009)、烟粉虱(Liu *et al.*, 2007; Teng *et al.*, 2010; Chu *et al.*, 2010a、2010b)等对本地近缘种的资源或生殖竞争排挤效应; 阐明了红脂大小蠹 *Dendroctonus valens* 基于油松寄主利它信息素 3-萜烯的趋性危害机制(Sun *et al.*, 2004; Yan *et al.*, 2005); 证实了紫茎泽兰(Yang *et al.*, 2006a; Tian *et al.*, 2007)、薇甘菊(Wei *et al.*, 2004; Shao *et al.*, 2005)、黄顶菊(李香菊等, 2007)和加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* (Zhang *et al.*, 2009)等对本地植物不利的化感作用, 解析了它们的主要化感物质及其作用机理(Yang *et al.*, 2006a; Chen *et al.*, 2007b; Yang *et*

al., 2008a; Zhang *et al.*, 2007; Huang *et al.*, 2008), 并指出它们能利用化感物质改变入侵地土壤环境, 从而形成适合其成功入侵的土壤条件(Li *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2007; Niu *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2009), 进一步丰富了入侵植物的“新式武器”假说和“正反馈机制”假说。同时, 一些外来种能得利于本地其他生物因子的协助, 促进其入侵, 如红脂大小蠹基于对寄主和本地小蠹后肠挥发物的交叉吸引而产生协同入侵效应(Lu *et al.*, 2007; Shi & Sun, 2010; Lu *et al.*, 2010); B 型烟粉虱能在双生病毒侵染的植物上持续取食以促进自身种群繁衍和增长, 而本地非 B 型烟粉虱则无此能力(Jiu *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2010b; Guo *et al.*, 2010), 转录组分析表明双生病毒可影响烟粉虱细胞循环和代谢, 引起代谢通路上约 157 个基因差异表达, 从而激活 B 型烟粉虱免疫反应(Li *et al.*, 2011; Luan *et al.*, 2011); 红脂大小蠹与伴生菌 *L. procerum* 也具有协同作用, 该伴生菌能够降低寄主抗性和诱导寄主产生引诱红脂大小蠹聚集的化合物, 同时红脂大小蠹能够反过来改变寄主条件并促进该伴生菌的生长, 由此提出并验证了“共生生物促进”假说与“返入侵”假说(Lu *et al.*, 2008、2009、2010)。此外, 针对重大入侵种的扩散特性和遗传结构而进行的入侵回溯分析, 有效地揭示了外来有害生物的传播条件和扩散路径。如研究表明, 对紫茎泽兰而言, 距离和纬度差异能够极大地影响基因交流, 成为其遗传变异产生的关键因素, 从而模拟出该入侵种在我国西南地区的主要扩散路线, 且风媒、水媒是其主要的传播途径(Wang & Wang, 2006; Gui *et al.*, 2008、2009; Huang *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011a)。同样, 针对松材线虫的回溯分析也成功模拟出其在我国扩散的 2 条主要路线, 并且推断人为因素对松材线虫在我国的定殖和扩散具有重要作用(Robinet *et al.*, 2009)。

2.1.3 入侵物种的生态适应性与进化 外来种入侵后对本地出现的逆境、亚适宜环境条件常表现出一定的生态适应性, 甚至能使适应性快速进化, 主要体现在表型可塑性等决定的“前适应性”与遗传分化等决定的“后适应性”, 它们是入侵种适应新生境的 2 种重要的生态策略(万方浩等, 2009)。如紫茎泽兰能够表现出某些可遗传的适应性特征, 热激

蛋白的过量表达(Gong *et al.*, 2010),使其在入侵地表现出较强的耐热能力(Li *et al.*, 2008; Li & Feng, 2009)。同时,紫茎泽兰的入侵种群可减少氮向防御系统的分配,增加向光合系统的分配,从而形成解释其成功入侵的“氮分配进化假说”(Feng *et al.*, 2009a)。美国入侵植物乌桕 *Triadica sebifera* 与原产地中国种群相比,由于缺乏专食性天敌,表现出对天敌耐性增强而抗性下降的适应性改变,这使得该植物有多余的资源分配于生长发育从而提高竞争力(Huang *et al.*, 2010b; Wang *et al.*, 2011b)。B型烟粉虱的生态适应性与进化研究表明其对高温(Lü & Wan, 2008; Yu & Wan, 2009)有较强的适应性,雌性粉虱耐热性是由多基因差异表达调控的(Lü & Wan, 2008),热激蛋白基 *hsp23* 和 *hsp70* 在此过程中起着关键作用(Yu & Wan, 2009; Lü & Wan, 2011);同时,入侵烟粉虱对寄主和农药的适应能力也更强(雷芳等, 2006; 张桂芬等, 2008; Feng *et al.*, 2009b, 2010; Luo *et al.*, 2010)。在入侵烟粉虱的系统发育与进化方面,我国学者首次为“烟粉虱复合种包含许多隐种”这一复杂的自然现象提供了生物学证据(Xu *et al.*, 2010; Sun *et al.*, 2011),这将引领烟粉虱复合种系统演化和分类这一国际学术难题的研究(De Barro *et al.*, 2011)。在入侵病害方面,发现大豆疫霉 *Phytophthora sojae* 感染的前后期至少 60% 的基因在转录水平上参与了调控,从而定性了 G 蛋白在大豆疫霉向化性中的功能,并鉴定出相关锌指蛋白转录因子(Chen *et al.*, 2007a; Hua *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2009, 2010)。同时,在大豆疫霉感染过程中进化出了一组效应因子和一套巧妙的转录调控功能,这些具有不同时空表达特异性与活性的效应因子通过互相协作可有效抑制寄主的防卫反应,研究结果对于揭示病原菌的致病机制以及与寄主的适应性进化具有重要意义(Wang *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2010a)。

2.1.4 生态系统对入侵的响应及可入侵性 本地生态系统对外来物种入侵会产生一定的响应,表现为系统内群落结构、营养循环及能量分配等的改变甚至紊乱。如互花米草 *Spartina alterniflora* 的入侵使本地植物群落、昆虫群落、土壤底栖动物与微生物群落、鸟类群落等发生了明显的改变(Chen *et al.*, 2004; Cheng *et al.*, 2007; Wu *et al.*, 2009; Gan

et al., 2009),类似的报道还有松材线虫(石娟等, 2006)、紫茎泽兰(王文琪等, 2010)、三裂叶豚草 *Ambrosia trifida*(殷萍萍等, 2010)等。就紫茎泽兰而言,研究发现多样化与复杂化的生境对其入侵具有较强的抵御能力(王文琪等, 2006a, 2006b; 董世魁等, 2008);对滇缅国际通道沿线紫茎泽兰的分布状况的分析表明,紫茎泽兰的丰度和优势度与植物群落的多样性存在显著的负相关关系(董世魁等, 2008)。可见,恢复和保护本地植物的多样性将是抵御紫茎泽兰入侵扩张的有效途径之一。此外,生态系统所受的干扰(自然干扰和人为干扰)越强,本地生态系统的可入侵性越大,因为过强的干扰会在群落中形成空余生态位,降低生态系统的抵抗力,给入侵种提供更多的生态位机遇。如三峡大坝工程在一定程度上加剧了苏门白酒草 *Conyza sumatrensis*、凤眼莲 *Eichhornia crassipes* 和空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 向其他地区的扩散,而南水北调工程为水生和半水生植物的扩散提供了便捷通道等(Ding *et al.*, 2008)。

2.2 防控技术体系所需构筑的 4 道防线

2.2.1 风险评估与早期预警 风险评估与早期预警是在对潜在入侵种、新入侵种以及已入侵但局部分布的入侵种进行一系列(生物生态学特性、生物地理学特征、扩散与传播行为、危害方式与危害对象的重要性、处理措施及其措施的有效性等)评估与综合分析的基础上,预测其发生危害的可能性、发生危害的范围与程度,并根据分析结果制定可行的预防与控制措施,其重要目的在于规避外来入侵生物产生的风险。我国已构建的生物入侵早期预警体系主要包括 4 个部分,即信息体系、技术体系、管理体系和物质体系,重点围绕外来入侵生物的风险分析和控制预案开展研究。在以 CLIMEX、DYMEX、GARP、MAXENT 和 BIOCLIM 等 5 种模型为基础的外来入侵生物适生性风险评估中,我国完成了大豆疫霉菌、红火蚁 *Solenopsis invicta*、加拿大一枝黄花等 64 种入侵生物的适生性风险分析,确定了它们在我国潜在分布范围;并在入侵生物风险分析的基础上,制定了小麦矮腥黑穗病 *Tilletia controversa*、小麦印度腥黑穗病 *Neovossia indicia*、香蕉穿孔线虫 *Radopholus similis*、松材线虫、红火蚁、马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata*、葡萄根瘤蚜 *Viteus vitifolii*、橘小实蝇 *Bac-*

trocera dorsalis、加拿大一枝黄花等 64 种外来入侵生物的控制预案与管理措施(万方浩等,2010)。

2.2.2 检测监测 我国已建立了 34 种检疫性植物病害的检测技术并形成国家或行业标准。在外来入侵物种快速分子检测技术方面,针对潜在入侵生物及局部入侵生物,采用分子生物学技术与方法,建立了不同层面入侵生物的快速检测技术体系,形成了一批具有前瞻性的研究成果(万方浩等,2011a)。如以功能基因、ITS、IGS 及质粒 DNA 为靶标,采用 RFLP、AFLP、PCR 等技术,陆续建立了一些重要植物检疫性病害的分子检测技术,其中对小麦矮腥黑穗病菌检测灵敏度可达到 3 个冬孢子水平,回检准确率达到 100% (Liu *et al.*, 2009),大豆疫霉病检测灵敏度从每克土壤中 50 ~ 100 个卵孢子到每克含有 0.1 ~ 0.2 个卵孢子 (Zhu *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2006),类似的还有梨火疫病 *Erwinia amylovora* (许景升等,2008)等。在外来入侵物种的野外监测技术方面,以入侵病害及微小昆虫的快速分子检测技术、入侵昆虫的化学信息监测技术(如性信息素监测技术、植物源气味物质监测技术、蛋白类物质诱集监测技术)和物理监测技术(如黄板诱杀技术)等为基础,建立了 60 余种农业和林业重要外来入侵物种的快速监测技术体系,如松材线虫 (Huang *et al.*, 2010a)、Q 型烟粉虱 (Teng *et al.*, 2010)、苹果蠹蛾 *Cydia pomonella* 等。这些技术和成果在海关检疫、田间病害和微小昆虫检测监测等方面发挥了重要作用。建立的检测技术研究平台已应用于 35 种重要外来入侵生物,为构建我国应对危险性外来入侵物种突发事件提供了技术支撑。此外,在本地天敌对外来入侵生物控制作用的分子检测技术方面,我国采用 DNA 为基础的快速分子检测技术研究本地天敌对外来入侵害虫的生物控制作用,共涉及 4 种入侵昆虫(包括 B/Q 型烟粉虱、黑刺粉虱 *Aleurocanthus spiniferus*、螺旋粉虱 *Aleurodicus dispersus*、西花蓟马 *Frankliniella occidentalis*)和 10 多种捕食性天敌,如瓢虫、小花椿、草蛉、蜘蛛等 (Zhang *et al.*, 2007a, 2007b)。

2.2.3 阻击灭除 针对重大新入侵种及局部入侵种,在其扩散前沿阵地及可能的主要扩散路径建立阻击带;在该入侵种潜在适生区建立非疫区;而在发生区,采取压低基数和根除/灭绝等措施,防止进

一步扩散与危害。目前,我国围绕已入侵种(或新入侵种)且仅局部发生的、但具有潜在快速扩张威胁的重要入侵物种,如红火蚁、马铃薯甲虫、葡萄根瘤蚜、松材线虫、大豆疫病、紫茎泽兰等 10 余种农林入侵生物,开展了其狙击灭除和非疫区建设的研究和示范,如苹果蠹蛾的阻击行动(王春林和王福祥,2009)和红火蚁的灭除行动(黄俊等,2007; 陆永跃等,2008)。

2.2.4 减灾治理 (1)生物防治。外来有害生物入侵到新环境中后,由于缺乏有效的天敌控制,在适宜的环境条件下往往会暴发成灾。因此,从原产地或自然分布区引进有效的专一性天敌,或是充分筛选和利用本地天敌,常常是控制入侵生物行之有效的方法。近年来,我国对 20 余种外来有害生物开展了生物防治的研究与示范,共引进了 40 余种天敌,筛选出 20 种有应用价值的天敌,野外释放后取得较好控制效果的有 10 余种,如烟粉虱、松突圆蚧 *Hemiberlesia pitysophila*、椰心叶甲 *Brontispa longissima*、豚草 *Ambrosia artemisiifolia*、空心莲子草等(万方浩等,2008b, 2009)。以生物防治为核心的外来有害生物持续治理技术体系已在实际应用中发挥了很好的控制作用。如重点围绕“豚草持续治理”这一科学问题,对豚草重要天敌广聚萤叶甲 *Ophraella communa* 的气候适应性和繁殖特性进行研究,表明该天敌适应我国绝大多数豚草发生区的气候环境 (Zhou *et al.*, 2011b),并具有适应豚草发生地季节性气候变化及冷驯化的潜力,具备北迁控制豚草的能力,并明确了其工厂化生产的最适宜条件 (Zhou *et al.*, 2010a, 2010b, 2011a, 2011c, 2011d)。同时,还实现了 2 种豚草专一性天敌广聚萤叶甲和豚草卷蛾 *Epiblema strenuana* 的工厂化生产,组建了这 2 种天敌联合控制的生物防治技术体系,推广应用后取得显著的控制效果。目前,豚草生防技术体系已在湖南、湖北、广西、广东、江西、福建、浙江、安徽等省进行大规模示范推广,有效地遏制了豚草的扩散与蔓延 (Zhou *et al.*, 2009)。在美国白蛾的生物防治工作中,发现其在我国的寄生性和捕食性天敌昆虫有 27 种(包括重寄生性种类) (Yang *et al.*, 2008b),其中,白蛾周氏啮小蜂 *Chouioia cunea* 是最具利用价值的优势天敌之一,研究人员建立了周氏啮小蜂的大规模饲养和释放技术

(Yang *et al.* ,2006b),并在实际应用中取得了良好的防治效果(杨忠岐和张永安,2007)。此外,利用担子菌控制松材线虫的工作也取得了一定进展(Dong *et al.* ,2007; Zhu *et al.* ,2008)。

(2)生态修复与干扰调控。针对入侵历史较长、发生范围较广的外来有害生物,需要采取积极有效且环境友好的控制措施,从而将危害控制在可以接受的经济阈值之内。针对互花米草的“地貌水文饰变促进生物替代”生态调控工程,在一定范围内成功实现了芦苇对互花米草的生物替代(Wang *et al.* ,2008a),以及通过水位调控措施控制互花米草(王睿照和张利权,2009)。在明确一些优质牧草(如黑麦草 *Lolium perenne*、非洲狗尾草 *Setaria anceps*、鸭茅 *Dactylis glomerata* 等)对紫茎泽兰的替代效应及其调控因子和生理机制的基础上,建立了以牧草替代为核心的紫茎泽兰生态修复技术(蒋智林等,2008a,2008b)。在紫茎泽兰与喜树 *Camptotheca acuminata* 混生区,发现喜树可通过根际分泌物破坏紫茎泽兰根系周围的真核微生物群落,导致其根际真菌的数量明显降低,从而制约了混栽体系中紫茎泽兰植株的过度蔓延(祖元刚等,2006)。

3 入侵生物学的学科构建

3.1 入侵生物学学科体系

我国生物入侵研究以外来物种入侵的实时预警监测和有效控制为总体目标,在国内外现有科学

研究的基础上,着重于重大外来物种的入侵机制与生态过程、对生态系统的影响及监控技术方面的研究,从个体/种群、种间关系、群落/生态系统3个层次深入研究入侵物种预防与控制所必需解决的若干关键科学问题,发展入侵物种监控的新技术与新方法。通过选取重要危险入侵物种,点(理论突破点)与面(机制或影响的系统性诠释)相结合,原产地与入侵地的对比研究、原创性理论研究与控制新技术的发展相结合,基于不同入侵阶段或研究层次,针对不同的科学问题,在研究内容上各有侧重(图3)。例如:(1)针对入侵物种种群生态适应性与进化机制,重点研究入侵物种表型可塑性等“前适应性”机制和入侵物种种群遗传漂变、突变、与近缘种杂交、内共生菌水平转移,以及对亚适宜新生境适应性进化的“后适应性”机制;(2)针对入侵物种种群形成与扩张机制,侧重研究入侵物种的非对称竞争、协同入侵、“新式武器”扩张、资源竞争等,提出或验证新的入侵假说;(3)针对导致生态系统结构崩溃及功能衰退的机制,集中研究生物入侵对特定生态系统结构与功能的影响;(4)在入侵物种的监控技术方面,主要研究入侵物种的分子识别监测、远程实时监测、入侵植物的生态替代与系统修复、入侵植物与昆虫的传统生物防治、RNA 干涉调控等技术的科学基础。

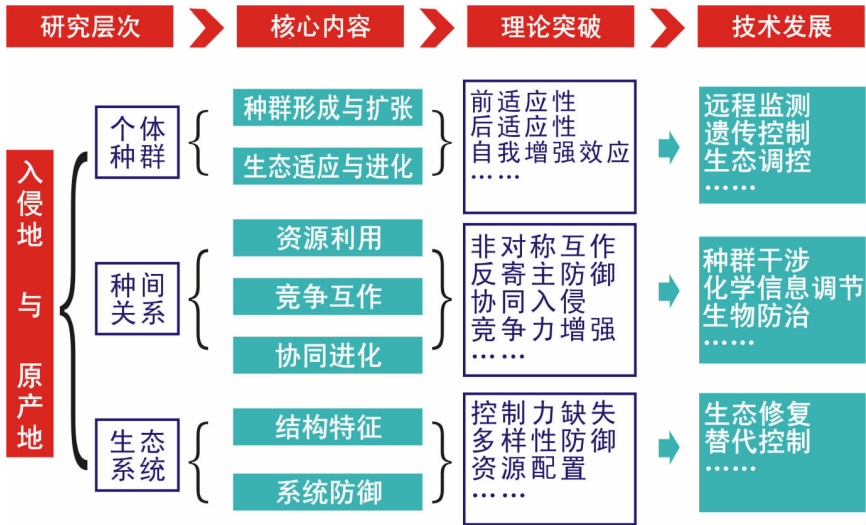


图3 入侵生物学研究不同层面中的核心内容

Fig. 3 Main research contents of Invasion Biology at the different organisational levels

在上述研究内容的基础上,通过归纳国内外大量论文和著作中关于生物入侵的基本观点和理论,选取经过反复验证或基本无争议的研究案例和研究思路,在吸收消化前人工作的基础上,结合我国

生物入侵的情况与特点,提出了我国入侵生物学学科体系与框架,以及其中涉及的关键科学问题和技术手段(图4)。

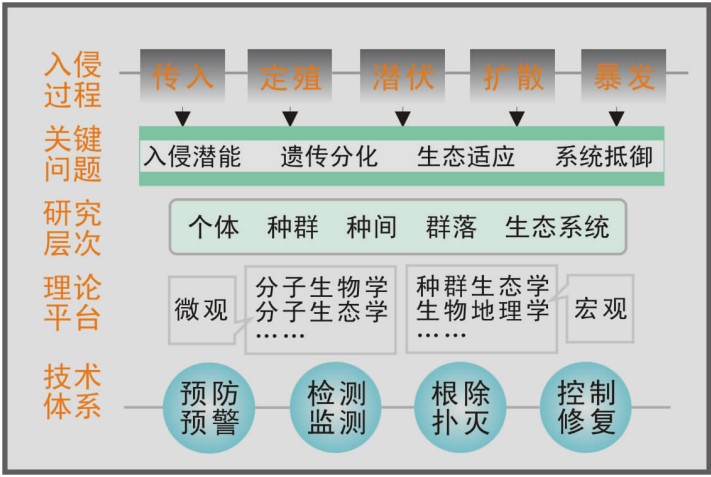


图4 入侵生物学学科体系框架(万方浩等,2009)
Fig. 4 Disciplinary framework of Invasion Biology (Wan et al. ,2009)

3.2 入侵生物学学科特征

(1) 生物入侵是一个有序的生态学过程。从传入到暴发可分为不同的阶段,不同的入侵物种以及所处的不同阶段所关注的核心科学问题及研究层面是不同的。在传入与定殖过程中,从个体和种群的角度,主要研究入侵物种的入侵潜能和在新环境中可能发生的遗传变化、生存与生殖的能量分配策略、内禀特性的调整与分化等;在潜伏与扩散阶段,从种群和种间关系的角度,考虑入侵种的生态响应力、表型与生态可塑性、逆境(亚适宜)条件下的行为(逆境生物学特征)以及可能发生的微进化,获取与利用资源的效率,与本地种可能发生的竞争、排斥、互作、共生、协同、反防御等各种关系;在扩张暴发阶段,从群落和生态系统的角度,重点研究不同生态系统是否具备防御入侵的能力,入侵所产生的影响及系统对入侵的响应特征,系统的整合控制力等。针对入侵种所处的不同环节,需要采取的行动也各有侧重,入侵初期着重于预防预警、检测监测、根除扑杀,入侵中期着重于跟踪监控、限制与控制,在已形成灾难的入侵后期大部分着重于整体的减灾。修复(防控技术)所对应的行动也各有侧重。

(2) 入侵生物学是一个交叉融汇的学科。既涵盖了普通生物学、普通生态学、普通遗传学、生物地理学等学科的理论,又吸收和采纳了分子生物

学、分子生态学、生态遗传学、生物信息学等新型学科的理论;同时考虑生物入侵本身特有的特征、生物学行为、生态学特性,由此产生属于自己的新理论、新假设、新推断(万方浩等,2011b)。

(3) 入侵生物学着重于基础研究产生防控技术的理论与方法体系。入侵生物学的研究不同于传统意义上的生物学研究,不能只从字面上去讨论生物学问题。一方面要着重于外来有害生物入侵的固有特性以及入侵机制与机理的诠释(入侵性);另一方面要更加注重生态系统的响应与抵御能力(可入侵性);更重要的是在对外来有害生物的入侵性和生态系统可入侵性充分认识的基础上,发展对入侵的预防和入侵后果的管理技术。

国内外生物入侵研究的快速与全面发展,使得生物入侵研究从最初的生态学现象解释,逐渐发展到深层次的外来生物入侵特征(入侵性)与生态系统抵御机制(可入侵性)的全面诠释。的确,生物入侵不单单是一个生物学或生态学问题,任何一个成功的生物入侵与入侵种本身的生物学特征、遗传学特性、生态遗传的内在联系、生物地理的格局限制、群落的生态位与资源利用、生态系统中物种间的相互作用等因素极为密切。因此,入侵生物学(Invasion Biology)是研究外来物种的入侵性与生态系统的可入侵性,以及外来物种预防与控制的科学,是

一门多领域交叉的学科(万方浩等,2008a,2009)。入侵生物学的范畴主要包括外来有害物种在入侵过程中的传入与种群构建、生存与适应、演变与进化、种间互作的生物内在特性,环境响应与系统抵御的外部特征,预防与控制的技术基础等。因此,入侵生物学既着重于研究入侵生物传入至成灾的过程与机理,又着重于发展入侵过程中的防控技术体系(万方浩等,2009)。

3.3 中国入侵生物学学科发展的基础

最近10年我国科学家在国家重点基础研究和科技支撑计划等项目的资助下,按照入侵生物学的学科体系框架,出版了一系列生物入侵专著,包括关注基础理论的《入侵生物学》,关注技术与方法的《生物入侵:预警篇》、《生物入侵:检测与监测篇》、《生物入侵:生物防治篇》,关注国内外法律法规、国家计划、行动纲领的《生物入侵:管理篇》,以及总结我国从2000年以来生物入侵研究取得的成就的《中国生物入侵研究》及其英文版《Research on Biological Invasions in China》(万方浩等,2008a,2008b,2009,2010,2011a,2011b; Wan *et al.*, 2009)。

与国际入侵生物学发展相比,我国提出的生物入侵的研究模式、入侵机制基础研究与创新防控技术相结合的发展构架、预防与监控的技术防线等,体现了我国入侵生物学研究的特点,形成了具有相对独立性、系统性、层次性与完整性的学科体系。

4 中国生物入侵研究展望

自查尔斯·艾尔顿撰写的《动植物的入侵生态学》出版至今的半个世纪里,我们居住的地球发生了前所未有的变化。世界经济以空前的速度增长,贸易全球化,各国之间的交流日益增多,生物长距离迁移的屏障被打破。全球变化愈演愈烈,温室气体浓度在近40年内的增加量超过了历史总和(Barnola *et al.*, 1995),温度增加也大大超过从前(Houghton *et al.*, 2001),全球变化的各个要素都极大地影响了物种分布与扩散的模式(Dukes & Mooney, 1999)。正是在这样的背景下,生物入侵发生的数量和频率也以惊人的速度增加,对世界各国的生态和社会安全造成了严重威胁(Simberloff, 2010; 万方浩等, 2009, 2011b)。与此相对应的是,生物入侵问题的日益严重激发了人们空前的研究热情,特别是进入21世纪以来,在生物入侵领域发表的论文数量大大超过之

前50年(1950~1999)的总和(Richardson & Pysěk, 2006; 万方浩等, 2011b)。同时,科学技术的迅速发展和多学科领域的交叉综合,已经使入侵生物学研究进入后艾尔顿时代(Thuiller *et al.*, 2005; Perrings *et al.*, 2005; Ricciardi, 2006)。

在国家政府部门的大力支持和投入下,我国生物入侵的研究已取得长足进展,并逐渐形成了具有中国特色的生物入侵研究的模式和入侵生物学的学科体系。近年来我国在生物入侵领域发表的论文数量迅速增加,在发展中国家排名第2位(Nuñez & Pauchard, 2010),全世界排名第10位(万方浩等, 2011b)。但我国入侵生物学学科体系仍处在初步发展阶段,在理论和应用方面整体上均与国际水平有一定差距,对于外来物种入侵机理、灾变机理和控制基础的研究,有待于向不同层次(基因、个体、种群、群落、生态系统)和更高水平、多学科交叉(分子生物学、生物信息学、化学生态学、保护生态学)的试验与理论研究的方向发展,以进一步加强我国入侵生物学学科建设,拓展生物入侵基础与应用研究的创新机制,全面构建防范外来生物入侵和扩散的国家监管能力、狙击能力、预警能力、快速反应能力、信息处理能力和教育宣传能力,从而保障我国农林业的可持续发展,维护国家的生态、经济和社会安全。

经过50多年的发展,入侵生物学从萌芽期、成长期到现在的快速发展期,学科构架和理论体系正逐渐走向成熟。由于其巨大的应用背景和极具特点的研究思路及方法,入侵生物学开始作为一门独立的学科进入人们的视野,但国内外的入侵生物学学科框架仍处于不断的完善与整合之中。一方面,入侵生物学的相关研究急剧增加,为学科构建提供了良好的素材;另一方面,如何将如此丰富的研究内容纳入一个有序的整体中,一直是入侵生物学家不断探索的问题。由于生物入侵具有极高的环境、物种和时空特异性,入侵过程相当复杂。同时,由于研究方法的限制,人们还无法准确、完整地解释或预测入侵过程,许多理论和假说也还充满争论。因此,要作为一门成熟、健全的学科,入侵生物学还有待于进一步的发展与完善。根据目前国际入侵生物学的发展趋势和我国入侵生物学的体系特点,我们认为,未来需要着重考虑以下几个方面的问题。

(1) 如何更好地规范专业用语? 术语和概念的混乱是国际入侵生物学的普遍问题 (Pyšek, 1995; Hulme, 2003; Richardson and Pyšek, 2006), 我国入侵生物学的学科建设还处于起步阶段, 许多术语和概念都是通过国外不同著作意译而来的, 导致汉语中出现了许多冗余而繁杂的相关定义, 例如对分布在原产地以外物种的描述就包括非本地种、非土著种、外来种、国外种、引入种、传入种、迁入种、入侵种、移殖种、定殖种、驯化种、归化种等。对相关术语给出清晰的定义并取得共识, 不仅是学术交流与思维理解的基础, 也是制定相关政策和法规条款的用词依据。不同研究者对国外著作的理解、个人习惯、思考角度往往不同, 因此要在中文体系中对某些术语或概念进行统一界定并取得共识是十分困难的, 这可能更需要更为积极和严谨的态度去探讨和协商 (万方浩等, 2011b)。

(2) 如何更好地构建入侵生物学理论体系? 从“外来”(alien)、“入侵者”(invader)、“生物入侵”(biological invasions)、“空余生态位”(vacant niche)、“天敌逃逸”(enemy escape)等概念和假说第一次在艾尔顿的著作中出现开始, 整个入侵生物学的理论体系就开始逐渐形成。迄今为止, 各种文献记录的生物入侵假说至少有 29 个 (Catford *et al.*, 2009), 但每个假说都仅限于解释特定的入侵对象或过程, 许多假说本身还充满争议, 例如艾尔顿最早提出的“多样性—稳定性”假说就经过了长达半个世纪的激烈讨论 (Elton, 1958; Hutchinson, 1959; MacArthur & Wilson, 1967; May, 1972; Pimm, 1984; McGrady-Steed *et al.*, 1997)。此外, 对许多入侵生物学概念也无法取得共识, 如艾尔顿提出“空余生态位”这一概念来介绍外来种入侵的机会空间, 但许多生态学家抵制这一说法, 认为生态系统中没有“空余”的生态位, 如果一个生态位“空余”, 那么这个生态位就不存在 (Austin *et al.*, 1996; Hubbell, 2001; McGill *et al.*, 2006); 同样, Williamson (1996) 提出的外来物种成功入侵的“十数定律”曾一度被认为是入侵生物学的经典法则, 但研究表明有的外来物种成功进入下一入侵阶段的比例可以达到 40% ~ 50% (Jeschke & Strayer, 2005)。可见, 无论是假说还是概念往往都会经历一个“提出—反对—发展”的螺旋式上升的过程, 这就要求

必须以更加客观和审慎的态度去架构入侵生物学的理论体系。

(3) 如何借助不断发展的分子生物学和生物信息技术来解决生物入侵问题? 分子生物学的发展使生命科学产生了革命性的改变, 人们可以深入到物种内部, 通过基因或蛋白的表达和调控来解释复杂的生态学现象。同时, 随着越来越多的模式生物完成全基因组测序, 以及大量生物信息数据库与分析工具的开发和建立, 给入侵生物的研究提供了极大的便利。借助这些新的技术手段, 许多入侵生物学的难点问题, 如自然选择、遗传漂变、突变及迁移等进化因子对入侵物种特定等位基因频率的作用, 入侵物种遗传多样性高低与其入侵性的关系, 入侵事件产生的遗传和进化结果 (如杂交和适应性辐射), 入侵物种表型可塑性与环境的关系及其代价, 时滞阶段对入侵物种适应性进化的作用, 发育地理学框架下的入侵历史重建等, 将有希望得以解决。

(4) 如何更好地利用模型来解释和预测入侵的发生? 尽管许多物种分布模型得以建立和完善, 但这些模型在生物入侵研究中的应用还非常有限, 因为许多外来物种已知的入侵历史非常短, 无法取得入侵过程中的足够变量, 目前常用的办法是利用原产地的数据来分析, 但这一方法的风险在于无法知道入侵物种在新环境下是否发生了遗传变异或快速进化。同时, 更多的环境因子 (如生态位、资源、干扰等) 需要在模型中综合考虑, 这点在全球变化条件下尤为重要 (Thuiller *et al.*, 2005)。因此需要更多的工作来优化模型的参数和适用条件, 并给出更为明确的科学意义或建议。同时, 需要进一步采用地理信息系统、CLIMEX、DYMEX 等多因子风险分析技术, 结合生物气候资料、农林环境信息和 Google Earth 等卫星遥感图像, 重点研究风险评估的微生态环境人工模拟技术, 开展潜在入侵、局部入侵和已成灾的重要外来入侵物种的定量适生性风险分析, 并评估其对经济与生态的影响, 构建基于网络地理信息系统的远程风险评估模型和风险治理决策技术平台。

(5) 如何发展更为有效的外来入侵物种防控措施? 一方面, 要求加紧新技术、新手段的研发步伐, 例如在检测与监测层面建立快速分子检测技术体系、高通量基因芯片诊断技术体系以及基于物种

DNA 条形码的鉴定技术和网络远程识别/诊断平台;在狙击与灭除层面发展低毒化学处理、物理灭除、辐射不育、转基因致死以及多方案联用等应急扑灭和处理技术;在生物防治层面发展天敌的筛选、释放和规模化工厂生产技术,建立高标准的大型天敌生产工厂;在生态修复层面开发替代生物生态功能的评估和筛选技术,构建综合防治技术体系,实现以生物控制、替代控制和生态调控为核心的环境友好的防控策略。另一方面,要求进一步拓展创新思维,改进传统的研究思路,从而有可能提供新的角度来防治入侵物种,例如目前绝大部分研究集中于重大的外来有害生物,实际上它们却是“十数法则”特指的少数者,很少有研究关注那些未能成功入侵的外来种,但实际上“什么样的外来种不能够入侵”、“什么样的生态系统不容易被入侵”、“什么样的传入过程不容易导致入侵”等问题也具有重要的研究价值。

(6)如何应对全球变化下的生物入侵挑战?人们普遍认为,全球变化的大多数方面是适合外来入侵物种的(Dukes & Mooney, 1999; Thuiller *et al.*, 2007; Vilà *et al.*, 2007; 万方浩等, 2011b),因此,研究包括温度、CO₂ 浓度、氮沉积、土地利用、极端气候等在内的全球变化组分对生物入侵的影响成为当务之急。从预测到评价,从防治到管理,生物入侵研究都应该将全球变化因素考虑在内。针对入侵物种的全球变化生物学是入侵生物学一个全新的领域,而全球变化因子对入侵过程(传入、定殖、潜伏、扩散、暴发)和物种关系(入侵种、本地种、协同种、寄主)的影响将是可能的切入点。判定全球变化各因素对生物入侵全过程的综合效益将是一个重要而极具挑战性的工作。

参考文献

董世魁,崔保山,刘世梁,刘杰,朱建军,姚维科,丁宗凯. 2008. 滇缅国际通道沿线紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)的分布规律及其与环境因子的关系. 环境科学学报, 28(2): 278–288.

皇甫超河,王志勇,杨殿林. 2009. 外来入侵种黄顶菊及其伴生植物光合特性初步研究. 西北植物学报, 29(4): 781–788.

黄俊,曾玲,梁广文,陆永跃,许益镬,高亿波,张勤添,张森泉,杨洪志,陈忠南,李小妮,吴仕豪,王琳. 2007. 红火蚁疫情灭除技术示范. 中国植保导刊, 27(8): 41–43.

蒋智林,刘万学,万方浩,李正跃. 2008a. 非洲狗尾草与紫茎泽兰的竞争效应. 中国农业科学, 41(5): 1347–1354.

蒋智林,刘万学,万方浩,李正跃. 2008b. 紫茎泽兰与非洲狗尾草、混种群落土壤酶活性和土壤养分的比较. 植物生态学报, 32(4): 900–907.

雷芳,张桂芬,万方浩,马骏. 2006. 寄主转换对B型烟粉虱和温室粉虱海藻糖含量和海藻糖酶活性的影响. 中国农业科学, 39(7): 1387–1394.

李钧敏,董鸣,钟章成. 2007. 入侵植物薇甘菊种群的遗传分化. 植物生态学报, 31(4): 680–688.

李香菊,张米茹,李咏军,张朝贤. 2007. 黄顶菊水提取液对植物种子发芽及胚根伸长的化感作用研究. 杂草科学, (4): 15–19.

陆永跃,梁广文,曾玲. 2008. 华南地区红火蚁局域和长距离扩散规律研究. 中国农业科学, 41(4): 1053–1063.

任艳萍,古松,江莎,郑书馨,赵娜. 2009. 外来植物黄顶菊营养器官解剖特征及其生态适应性. 生态学杂志, 28(7): 1239–1244.

石娟,骆有庆,宋冀莹,严晓素,蒋平,王奕交. 2006. 松材线虫入侵后不同伐倒干扰强度对马尾松林植物多样性的影响. 应用生态学报, 17(7): 1157–1163.

万方浩,冯洁,徐进. 2011a. 生物入侵:检测与监测篇. 北京:科学出版社(印刷中).

万方浩,郭建英,张峰. 2009. 中国生物入侵研究. 北京:科学出版社.

万方浩,李保平,郭建英. 2008b. 生物入侵:生物防治篇. 北京:科学出版社.

万方浩,彭德良,王瑞. 2010. 生物入侵:预警篇. 北京:科学出版社.

万方浩,谢丙炎,褚栋. 2008a. 生物入侵:管理篇. 北京:科学出版社.

万方浩,谢丙炎,杨国庆. 2011b. 入侵生物学. 北京:科学出版社(印刷中).

王春林,王福祥. 2009. 苹果蠹蛾疫情防控阻截动态及思考. 植物保护, 35(2): 102–103.

王睿照,张利权. 2009. 水位调控措施治理互花米草对大型底栖动物群落的影响. 生态学报, 29(5): 2639–2645.

王文杰,张衷华,祖元刚,贺海升,关宇,李文馨. 2009. 薇甘菊(*Mikania micrantha*)非同化器官光合特征及其生态学意义. 生态学报, 29(1): 28–36.

王文杰,祖元刚,陈华峰,张衷华,杨逢建,赵则海,曹建国. 2008. 林业有害植物薇甘菊(*Mikania micrantha*)的气体交换特性. 生态学报, 28(9): 4088–4098.

王文琪,王进军,赵志模,张伟. 2010. 紫茎泽兰入侵对弃耕荒地植物群落多样性的影响. 华中农业大学学报, 29(3): 300–305.

王文琪,王进军,赵志模. 2006a. 环境因素对紫茎泽兰种子萌发的影响. 中国农学通报, 22(12): 345–349.

- 王文琪,王进军,赵志模. 2006b. 紫茎泽兰种子种群动态及萌发特性. *应用生态学报*, 17(6):982–986.
- 许景升,徐进,冯洁. 2008. 一步双重 PCR 法检测梨火疫病病原细菌 (*Erwinia amylovora*). *农业生物技术学报*, 16(2):363–364.
- 杨璞. 2008. 稻水象甲地理型孤雌生殖的研究. 杭州:浙江大学.
- 杨忠岐,张永安. 2007. 重大外来入侵害虫——美国白蛾生物防治技术研究. *昆虫知识*, 44(4):465–471.
- 殷萍萍,李建东,殷红,孙备,孙佳楠,王国骄,燕雪飞. 2010. 三裂叶豚草入侵对植物生物多样性的影响. *西北农林科技大学学报:自然科学版*, 38(4):189–194.
- 桂桂芬,雷芳,万方浩,马骏,杨玉国. 2008. 寄主植物转换对 B 型烟粉虱和温室粉虱淀粉酶及蛋白酶活性的影响. *生物多样性*, 16(4):313–320.
- 祖元刚,高崇洋,王文杰,杨逢建,刘英,王敏,赵阳国. 2006. 喜树替代紫茎泽兰过程中根际微生物群落特征. *中国科学(C 辑)生命科学*, 36(5):459–467.
- Austin M P, Pausas J G and Nicholls A O. 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in southeastern New South Wales. *Australian Journal of Ecology*, 21:154–164.
- Baker H G and Stebbins G L. 1965. *The Evolution of Colonizing Species*. New York: Academic Press.
- Baker H G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:1–24.
- Barnola J M, Anklin M, Porheron J, Raynaud D, Schwander J and Stauffer B T I. 1995. CO₂ evolution during the last millennium as recorded by Antarctic and Greenland ice. *Tellus Series B Chemical and Physical Meteorology*, 47:264–272.
- Brundu G, Brock J, Camarda I, Child L and Wade M. 2001. *Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Burdon J A and Chilvers G A. 1977. Preliminary studies on a native Australian eucalypt forest invaded by exotic pines. *Oecologia*, 31:1–12.
- Cadotte M W, McMahon S M and Fukami T. 2006. *Conceptual Ecology and Invasion Biology: Reciprocal Approaches to Nature*. Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Catford J A, Jansson R and Nilsson C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15:22–40.
- Chen B M, Ni G Y, Ren W T and Peng S L. 2007b. Effects of aqueous extracts of the invasive plant *Mikania micrantha* on litter decomposition of native plants in South China. *Allelopathy Journal*, 20:307–314.
- Chen B M, Peng S L and Ni G Y. 2009. Effects of the invasive plant *Mikania micrantha* H. B. K. on soil nitrogen availability through allelopathy in South China. *Biological Invasions*, 11:1291–1299.
- Chen X R, Shen G, Wang Y L, Zheng X B and Wang Y C. 2007a. Identification of *Phytophthora sojae* genes upregulated during the early stage of soybean infection. *FEMS Microbiology Letter*, 269:280–288.
- Chen Z, Li B, Zhong Y and Chen J. 2004. Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. *Hydrobiologia*, 528:99–106.
- Cheng X L, Peng R H, Chen J Q, Luo Y Q, Zhang Q F, An S Q, Chen J K and Li B. 2007. CH₄ and N₂O emissions from *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in experimental mesocosms. *Chemosphere*, 68:420–427.
- Cheng X Y, Dai S M, Xiao L and Xie B Y. 2010. Influence of cellulase gene knockdown by dsRNA interference on the development and reproduction of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Nematology*, 12(2):225–233.
- Cheng X Y, Xie P Z, Cheng F X, Xu R M and Xie B Y. 2009. Competitive displacement of the native species *Bursaphelenchus mucronatus* by an alien species *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda: Aphelenchida: Aphelenchoididae)—a case of successful invasion. *Biological Invasions*, 11:205–213.
- Cheng X Y, Cheng F X, Xu R M and Xie B Y. 2008. Genetic variation in the invasive process of *Bursaphelenchus xylophilus* (Aphelenchida: Aphelenchoididae) and its possible spread routes in China. *Heredity*, 100:356–365.
- Child L E, Brock J H, Brundu G, Prach K, Pyšek P, Wade P M and Williamson M. 1998. *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Child L, Brock J H, Brundu G, Prach K, Pyšek P, Wade P M and Williamson M. 2003. *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Chu D, Wan F H, Zhang Y J and Brown J K. 2010a. Change in the biotype composition of *Bemisia tabaci* in Shandong Province of China from 2005 to 2008. *Environmental Entomology*, 39:1028–1036.
- Chu D, Zhang Y J and Wan F H. 2010b. Cryptic invasion of the exotic *Bemisia tabaci* biotype Q occurred widespread in Shandong Province of China. *Florida Entomologist*, 93:203–207.

- Cox G W. 2004. *Alien Species and Evolution: the Evolutionary Ecology of Exotic Plants, Animals, Microbes, and Interacting Native Species*. Washington D C: Island Press.
- Darwin C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.
- Davis M A. 2006. Invasion biology 1958 ~ 2005: The pursuit of science and conservation// Cadotte M W, McMahon S M and Fukami T. *Conceptual Ecology and Invasions Biology: Reciprocal Approaches to Nature*. London: Springer, 35 – 64.
- Davis M A. 2009. *Invasion Biology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- De Barro P J, Liu S S, Boykin L M and Dinsdale A. 2011. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. *Annual Review of Entomology*, 56:1 – 19.
- Ding J Q, Mack R N, Lu P, Ren M X and Huang H W. 2008. China's booming economy is sparking and accelerating biological invasions. *BioScience*, 58(4):317 – 324.
- Dong J Y, Li X P, Li L, Li G H, Liu Y J and Zhang K Q. 2007. Preliminary results on nematicidal activity from culture filtrates of *Basidiomycetes* against the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Aphelenchoididae). *Annals of Microbiology*, 56 (2):163 – 166.
- Drake J A, Mooney H A, di Castri F, Groves R H, Kruger F J, Rejmanek M and Williamson M. 1989. *Biological Invasions: A Global Perspective*. New York: Wiley.
- 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.
- Feng Y L, Lei Y B, Wang R F, Callaway R M, Valiente-Banuet A, Inderjit, Li Y P and Zheng Y L. 2009a. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106:1853 – 1856.
- Feng Y L. 2008a. Nitrogen allocation and partitioning in invasive and native *Eupatorium* species. *Physiologia Plantarum*, 132:350 – 358.
- Feng Y L. 2008b. Photosynthesis, nitrogen allocation and specific leaf area in invasive *Eupatorium adenophorum* and native *Eupatorium japonicum* grown at different irradiances. *Physiologia Plantarum*, 133:318 – 326.
- Feng Y T, Wu Q J, Wang S L, Chang X L, Xie W, Xu B Y and Zhang Y J. 2010. Cross-resistance study and biochemical mechanisms of thiamethoxam resistance in B-biotype *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Sciences*, 66:313 – 318.
- Feng Y T, Wu Q J, Xu B Y, Wang S L, Chang X L, Xie W and Zhang Y J. 2009b. Fitness costs and morphological change of laboratory-selected thiamethoxam resistance in the B-type *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Journal of Applied Entomology*, 133:466 – 472.
- Gan X, Cai Y, Choi C, Ma Z, Chen J and Li B. 2009. Potential impacts of invasive *Spartina alterniflora* on spring bird communities at Chongming Dongtan, a Chinese wetland of international importance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 83:211 – 218.
- García-Berthou E. 2010. Invasion ecology fifty years after Elton's book. *Biological Invasions*, 12:1941 – 1942.
- Gong W N, Xie B Y, Wan F H and Guo J Y. 2010. Molecular cloning, characterization and heterologous expression of *hsp70* and *hsp90* of invasive alien weed *Ageratina adenophora* (Asteraceae) under heat and cold stress. *Weed Biology and Management*, 10:91 – 101.
- Gui F R, Wan F H and Guo J Y. 2008. Population genetics of *Ageratina adenophora* using inter-simple sequence repeat (ISSR) molecular markers in China. *Plant Biosystems*, 142 (2):255 – 263.
- Gui F R, Wan F H and Guo J Y. 2009. Population structure of the invasive species, *Ageratina adenophora* as revealed by ISSR-PCR markers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 56 (3):410 – 416.
- Guo J Y, Ye G Y, Dong S Z and Liu S S. 2010. An invasive whitefly feeding on a virus-infected plant increased its egg production and realized fecundity. *PLoS ONE*, 5 (7), e11713.
- Hua C L, Wang Y L, Zheng X B, Dou D L, Zhang Z G, Govers F and Wang Y C. 2008. A *Phytophthora sojae* G-Protein alpha subunit is involved in chemotaxis to soybean isoflavones. *Eukaryotic Cell*, 7(12):8.
- Huang H J, Ye W H, Wei X Y and Zhang C X. 2008. Allelopathic potential of sesquiterpene lactones and phenolic constituents from *Mikania micrantha* H. B. K. *Biochemical Systematics and Ecology*, 36:867 – 871.
- Huang L, Xu X L, Wu X Q, Chen F M, Li C and Ye J R. 2010a. A nested PCR assay targeting the DNA topoisomerase I gene to detect the pine wood nematode *Bursaphelenchus xylophilus*. *Phytoparasitica*, 38:369 – 377.
- Huang Q X, Cheng X Y, Mao Z C, Wang Y S, Zhao L L, Yan X, Xu R M and Xie B Y. 2011. MicroRNA discovery and comparative profiling in different populations of pinewood nematodes (*Bursaphelenchus xylophilus*) by deep sequencing. *PLoS ONE*, in press.
- Huang W K, Wan F H, Guo J Y, Gao B D, Xie B Y and Peng D. 2009. AFLP analyses of genetic variation of *Eupatorium*

- adenophorum (Asteraceae) populations in China. *Canadian Journal of Plant Science*, 89(1):119–126.
- Huang W, Siemann E, Wheeler G S, Zou J W, Carrillo J L and Ding J Q. 2010b. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, 98:1157–1167.
- Hubbell S P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Hulme P E. 2003. Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx*, 37:178–193.
- Hutchinson G E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93:145–159.
- Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguer M, van der Linden P J, Dai X, Maskell K and Johnson C A. 2001. *Climate Change 2001: the Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York: Cambridge University Press.
- Jeschke J M and Strayer D L. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102:7198–7202.
- Jiu M, Zhou X P, Tong L, Xu J, Yang X, Wan F H and Liu S S. 2007. Vector-virus mutualism accelerates population increase of an invasive whitefly. *PLoS ONE*, 2(1):e182.
- Laycock G. 1966. *The Alien Animals*. Garden City, NJ: The Natural History Press.
- Li A, Wang Y, Tao K, Dong S, Huang Q, Dai T, Zheng X and Wang Y. 2010a. PsSAK1, a stress-activated MAP kinase of *Phytophthora sojae*, is required for zoospore viability and infection of soybean. *Molecular Plant-microbe Interaction*, 23:1022–1031.
- Li H, Qiang S and Qian Y L. 2008. Physiological response of different crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) populations to low temperature. *Weed Science*, 56:196–202.
- Li J M, Ruan Y M, Li F F, Liu S S and Wang X W. 2011. Gene expression profiling of the whitefly (*Bemisia tabaci*) Middle East-Asia Minor 1 feeding on healthy and Tomato yellow leaf curl China virus-infected tobacco. *Insect Science*, 18:11–22.
- Li M, Hu J, Xu F C and Liu S S. 2010b. Transmission of Tomato yellow leaf curl virus by two invasive biotypes and a Chinese indigenous biotype of the whitefly *Bemisia tabaci*. *International Journal of Pest Management*, 56(3):275–280.
- Li W H, Zhang C B, Jiang H B, Xin G R and Yang Z Y. 2006. Changes in soil microbial community associated with invasion of the exotic weed, *Mikania micrantha* H. B. K. *Plant and Soil*, 281:309–324.
- Li Y P and Feng Y L. 2009. Differences in seed morphometric and germination traits of crofton weed (*Eupatorium adenophorum*) from different elevations. *Weed Science*, 57:26–30.
- Liu J H, Gao L, Gao F, Liu T G and Chen W Q. 2009. Development of a sequence-characterized amplified region marker for diagnosis of dwarf bunt of wheat and detection of *Tilletia controversa* Kuhn. *Letters in Applied Microbiology*, 49(2):235–240.
- Liu S S, De Barro P J, Xu J, Luan J B, Zang L S, Ruan Y M and Wan F H. 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318:1769–1772.
- Lockwood J L, Hoopes M F and Marchetti M P. 2007. *Invasion Ecology*. Malden: Blackwell Publishing.
- Lu M, Miller D and Sun J H. 2007. Cross-attraction between an exotic and a native pine bark beetle: a novel invasion mechanism? *PLoS ONE*, 12:e1302.
- Lu M, Wingfield M J, Gillette N, More S R and Sun J H. 2010. Complex interactions among host pines and fungi vectored by an invasive bark beetle. *New Phytologist*, 187:859–866.
- Lu M, Zhou X D, De Beer Z W, Wingfield M J and Sun J H. 2009. Ophiostomatoid fungi associated with the invasive pine-infesting bark beetle, *Dendroctonus valens*, in China. *Fungal Diversity*, 38:133–145.
- Lu Q, Decock C, Zhang X Y and Maraite H. 2008. *Lepidographium sinoprocerum* sp. nov., an undescribed species associated with *Pinus tabulaeformis*-*Dendroctonus valens* in northern China. *Mycologia*, 100:275–290.
- Lü Z C and Wan F H. 2008. Differential gene expression in whitefly (*Bemisia tabaci*) B-biotype females and males under heat-shock condition. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics*, 3:257–262.
- Lü Z C and Wan F H. 2011. Using double-stranded RNA to explore the role of heat shock protein genes in heat tolerance in *Bemisia tabaci* (Gennadius). *Journal of Experimental Biology*, 214:764–769.
- Luan J B, Li J M, Varela N, Wang Y L, Li F F, Bao Y Y, Zhang C X, Liu S S and Wang X W. 2011. Global analysis of the transcriptional response of whitefly to tomato yellow leaf curl China virus reveals their relationship of coevolved adaptations. *Journal of Virology*, 85(7):3330–3340.
- Luo C, Jones C M, Devine G, Zhang F, Denholm I and Gorman K. 2010. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* biotype Q

- (Hemiptera: Aleyrodidae) from China. *Crop Protection*, 29: 429–434.
- MacArthur R H and Wilson E O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- May R M. 1972. Will a large complex system be stable?. *Nature*, 238:413–414.
- McGill B J, Maurer B A and Weiser M D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. *Ecology*, 87:1411–1423.
- McGrady-Steed J, Harris P M and Morin P J. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390(13): 162–165.
- Mooney H and Drake J A. 1986. *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*, New York: Springer-Verlag.
- Mooney H and Hobbs R. 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Washington D C: Island Press.
- Mooney H, Mack R, McNeely J, Neville L, Schei P and Waage J. 2005. *Invasive Alien Species: A New Synthesis*. Washington D C: Island Press.
- Myers J H and Bazely D R. 2003. *Ecology and Control of Introduced Plants*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Niu H B, Liu W X, Wan F H and Liu B. 2007. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 294: 73–85.
- Núñez M A and Pauchard A. 2010. Biological invasions in developing and developed countries: Does one model fit all? *Biological Invasions*, 12:707–714.
- Perrings C, Dehnen-Schmutz K and Williamson M. 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:212–215.
- Pimm S L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307:321–326.
- Pyšek P, Richardson D M and Jarošík V. 2006. Who cites who in the invasion zoo: insights from an analysis of the most highly cited papers in invasion ecology. *Preslia*, 78:437–468.
- Pyšek P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies//Pyšek P, Prach K, Rejmánek M and Wade M. *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 71–81.
- Ricciardi A. 2006. Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity. *Diversity and Distributions*, 12:425–433.
- Richardson D M and Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography*, 30:409–431.
- Richardson D M and Pyšek P. 2007. Classics in physical geography revisited: Elton, C. S. 1958. The Ecology of invasions by animals and plants. *Progress in Physical Geography*, 31: 659–666.
- Richardson D M and Pyšek P. 2008. Fifty years of invasion ecology-the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, 14:161–168.
- Robinet C, Roques A, Pan H Y, Fang G F, Ye J R, Zhang Y Z and Sun J H. 2009. Role of human-mediated dispersal in the spread of the Pinewood Nematode in China. *PLoS ONE*, 4(2), e4646.
- Ruiz G M and Carlton J T. 2004. *Invasive Species: Vectors and Management Strategies*. Washington D C: Island Press.
- Sandlund O T, Schei P J and Viken A. 1999. *Invasive Species and Biodiversity Management*. Dordrecht, Boston: Kluwer Academic Publishers.
- Shao H, Peng S L, Wei X Y, Zhang D Q and Zhang C. 2005. Potential allelochemicals from an invasive weed *Mikania micrantha* H. B. K. *Journal of Chemical Ecology*, 31(7):1657–1668.
- Shi Z H and Sun J H. 2010. Quantitative variation and biosynthesis of hindgut volatiles associated with the red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte, at different attack phases. *Bulletin of Entomological Research*, 100:273–277.
- Shigesada N and Kawasaki K. 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford: Oxford University Press.
- Simberloff D. 2010. Charles Elton-Neither founder nor siren, but prophet//Richardson D M. *Fifty Years of Invasion Ecology*. New York: Wiley, 11–24.
- Song L Y, Ni G Y, Chen B M and Peng S L. 2007. Energetic cost of leaf construction in the invasive weed. *Mikania micrantha* H. B. K. and its co-occurring species: implications for invasiveness. *Botanical Studies*, 48:331–333.
- Starfinger U, Edwards K, Kowarik I and Williamson M. 1998. *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Sun D B, Xu J, Luan J B and Liu S S. 2011. Reproductive incompatibility between the B and Q biotypes of the whitefly *Bemisia tabaci* in China: genetic and behavioural evidence. *Bulletin of Entomological Research*, 101:211–220.
- Sun J H, Miao Z W, Zhang Z, Zhang Z N and Gillette N. 2004. Red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Coleoptera: Scolytidae), response to host semiochemicals in China. *Environmental Entomology*, 33(2):206–212.
- Teng X, Wan F H and Chu D. 2010. *Bemisia tabaci* biotype Q dominates other biotypes across China. *Florida Entomologist*, 93(3):365–368.
- Thuiller W, Richardson D M and Midgley G F. 2007. Will cli-

- mate change promote alien plant invasions? // Nentwig W. *Biological Invasions*. Berlin: Springer-Verlag, 197 – 211.
- Thuiller W, Richardson D M, Pyšek P, Midgley G F, Hughes G and Rouget M. 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11:2234 – 2250.
- Tian X L, Cheng X Y, Mao Z C, Chen G H, Yang J R and Xie B Y. 2010. Composition of bacterial communities associated with a plant-parasitic nematode *Bursaphelenchus mucronatus*. *Current Microbiology*, 62:117 – 125.
- Tian Y H, Feng Y L, Liu C. 2007. Addition of activated charcoal to soil after clearing *Ageratina adenophora* stimulates growth of forbs and grasses in China. *Tropical Grasslands*, 41:285 – 291.
- Vilà M, Corbin J D, Dukes J S, Pino J and Smith S D. 2007. Linking plant invasions to global environmental change // Canadell J, Pataki D and Pitelka L. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. New York: Springer-Verlag, 93 – 102.
- Wan F H, Guo J Y and Zhang F. 2009. *Research on Biological Invasions in China*. Beijing, China: Science Press.
- Wang G, Qing P, Wan S, Zhou W Z, Zai X M, Yan D L. 2008a. Ecological control and integral utilization of *Spartina alterniflora*. *Ecological Engineering*, 32:249 – 255.
- Wang R and Wang Y Z. 2006. Invasion dynamics and potential spread of invasive alien plant species, *Ageratina adenophora*, in China. *Diversity and Distributions*, 12:397 – 408.
- Wang R, Wang J F, Qiu Z J, Meng B, Wan F H and Wang Y Z. 2011a. Multiple mechanisms underlie rapid expansion of an invasive alien plant. *New Phytologist*, 190: no. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03720.x.
- Wang Y C, Zhang W L, Wang Y and Zheng X B. 2006. Rapid and sensitivity detection of *Phytophthora sojae* in soil and infected soybeans by species-specific polymerase chain reaction assays. *Phytopathology*, 96:1315 – 1321.
- Wang Y L, Dou D L, Wang X L, Li A N, Sheng Y T, Hua C L, Cheng B Y, Chen X R, Zheng X B and Wang Y C. 2009. The *PsCZF1* gene encoding a C₂H₂ zinc finger protein is required for growth, development and pathogenesis in *Phytophthora sojae*. *Microbial Pathogenesis*, 47(2):9.
- Wang Y L, Li A N, Wang X L, Zhang X, Zhao W, Dou D L, Zheng X B and Wang Y C. 2010. GPR11, a putative seven-transmembrane G protein-coupled receptor, controls zoospore development and virulence of *Phytophthora sojae*. *Eukaryotic Cell*, 9:242 – 250.
- Wang Y, Huang W, Siemann E, Zou J W, Wheeler G S, Carrillo J L and Ding J Q. 2011b. Lower resistance and higher tolerance of host plants: biocontrol agents reach high densities but exert weak control. *Ecological Applications*, 21:729 – 738.
- Wei X Y, Huang H J, Cao H L and Ye W H. 2004. Phenolic constituents from *Mikania micrantha*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 32:1091 – 1096.
- Williamson M. 1996. *Biological Invasions*. London: Chapman and Hall.
- Wittenberg R and Cock M J W. 2001. *Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices*. Oxon, UK: CBA International, Wallingford.
- Wu Y T, Wang C H, Zhang X D, Zhao B, Jiang L F, Chen J K and Li B. 2009. Effects of saltmarsh invasion by *Spartina alterniflora* on arthropod community structure and diets. *Biological Invasions*, 11:635 – 649.
- Xie B Y, Cheng X Y, Shi J, Zhang Q W, Dai S M, Cheng F X and Luo Y Q. 2009. Mechanisms of invasive population establishment and spread of pinewood nematodes in China. *Science in China Series C: Life Sciences*, 52(6):587 – 594.
- Xu J, De Barro P J and Liu S S. 2010. Reproductive incompatibility among genetic groups of *Bemisia tabaci* supports the proposition that the whitefly is a cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 100:359 – 366.
- Yan Z L, Sun J H, Owen D and Zhang Z N. 2005. The red turpentine beetle, *Dendroctonus valens* LeConte (Scolytidae): an exotic invasive pest of pine in China. *Biodiversity and Conservation*, 14:1735 – 1760.
- Yang G Q, Wan F H, Liu W X and Guo J Y. 2008a. Influence of two allelochemicals from *Ageratina adenophora* Sprengel on ABA, IAA and ZR contents in roots of upland rice seedlings. *Allelopathy Journal*, 21(2):253 – 262.
- Yang G Q, Wan F H, Liu W X and Zhang X W. 2006a. Physiological effects of allelochemicals from leachates of *Ageratina adenophora* (Spreng.) on rice seedlings. *Allelopathy Journal*, 18(2):237 – 246.
- Yang R Y, Yu G D, Tang J J and Chen X. 2007. Effects of metal lead on growth and mycorrhizae of an invasive plant species (*Solidago canadensis* L.). *Journal of Environmental Sciences*, 20:739 – 744.
- Yang Z Q, Wang X Y, Wei J R, Qu H R and Qiao X R. 2008b. Survey of the native insect natural enemies of *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) in China. *Bulletin of Entomological Research*, 98(3):293 – 302.
- Yang Z Q, Wei J R and Wang X Y. 2006b. Mass rearing and augmentative releases of the native parasitoid *Chouioia cunea* for biological control of the introduced fall webworm *Hyphantria cunea* in China. *BioControl*, 51:401 – 418.
- Yu H and Wan F H. 2009. Cloning and expression of heat shock protein genes in two whitefly species in response to thermal stress. *Journal of Applied Entomology*, 133(8):602 – 614.

- Zhang G F, Lü Z C and Wan F H. 2007a. Detection of *Bemisia tabaci* remains in predator guts using a sequence-characterized amplified region marker. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123 (1):81 – 90.
- Zhang G F, Lü Z C, Wan F H and Lövei G L. 2007b. Real-time PCR quantification of *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) remains in predator guts. *Molecular Ecology Notes*, 7:947 – 954.
- Zhang J S, Zhang X Q, Lei G Q, Li B, Chen J K and Zhou T S. 2007c. A new phenolic glycoside from the aerial parts of *Solidago canadensis*. *Fitoterapia*, 78:69 – 71.
- Zhang S S, Jin Y L, Tang J J and Chen X. 2009. The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy. *Applied Soil Ecology*, 41:215 – 222.
- Zheng Y L, Feng Y L, Liu W X and Liao Z Y. 2009. Growth, biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive *Eupatorium adenophorum* and its native congeners grown at four irradiances. *Plant Ecology*, 203:263 – 271.
- Zhou Z S, Guo J Y and Wan F H. 2009. Biological control of *Ambrosia artemisiifolia* with *Epibleme strenuana* and *Ophraella communa*//Wan F H, Guo J Y and Zhang F. *Research on Biological Invasions in China*. Beijing, China: Science Press, 253 – 258.
- Zhou Z S, Guo J Y, Ai H M, Li M and Wan F H. 2011a. Rapid cold-hardening response in *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent of *Ambrosia artemisiifolia*. *Biocontrol Science and Technology*, 21: 215 – 224.
- Zhou Z S, Guo J Y, Chen H S and Wan F H. 2010a. Effects of humidity on the development and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *BioControl*, 50:313 – 319.
- Zhou Z S, Guo J Y, Chen H S and Wan F H. 2010b. Effects of temperature on survival, development, longevity and fecundity of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological control agent against invasive ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae). *Environmental Entomology*, 39:1021 – 1027.
- Zhou Z S, Guo J Y, Guo W and Wan F H. 2011b. Synergistic effects of olfactory and tactile cues in short-range mate finding of *Ophraella communa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 138:48 – 54.
- Zhou Z S, Guo J Y, Li M, Ai H M and Wan F H. 2011c. Seasonal changes in cold hardiness of *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, (In press).
- Zhou Z S, Guo J Y, Michaud J P, Li M and Wan F H. 2011d. Variation in cold hardiness among geographic populations of the ragweed beetle, *Ophraella communa* LeSage (Coleoptera: Chrysomelidae), a biological agent against *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asterales: Asteraceae), in China. *Biological Invasions*, 13:659 – 667.
- Zhu Y H, Dong J Y, Wang L, Zhou W, Li L, He H P, Liu H Y and Zhang K Q. 2008. Screening and isolation of antinematodal metabolites against *Bursaphelenchus xylophilus* produced by fungi. *Annals of Microbiology*, 58 (3):375 – 380.
- Zhu Z D, Huo Y L, Wang X M, Huang J B and Wu X F. 2004. Analysis of simple sequence repeats markers derived from *Phytophthora sojae* expressed sequence tags. *Chinese Science Bulletin*, 49:2041 – 2046.