

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2022.03.001

网络理论在入侵生物学中的应用研究现状

吴乾美, 王 瑞*, 万方浩, 郭建英
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

摘要: 生物入侵是一个动态有序的过程, 其发生和危害存在异质性, 通常由来源地、入侵地和它们之间的连接构成的系统中的自然、生物、社会等因素所决定。网络理论是研究复杂系统的一种新方法, 本质是从复杂的信息中抽象出规律、揭示系统的结构特征共性。近 20 年, 网络理论已被应用于生物入侵研究。本研究综述了网络理论在生物入侵研究中的应用进展, 明确了主要的研究方向和前沿热点, 认为: 2000 年以来国际上已开展的研究集中在评估外来物种入侵风险和入侵后对生态系统影响 2 个方面; 外来物种随运输网络入侵的风险评估和景观连接性对入侵物种扩散的影响、外来物种入侵对本地物种间互作网络的影响及生态群落可入侵性是网络理论应用的热点; 研究热点具有明显的时间发展特征, 2013 年以前多是对生态系统的影响, 近 10 年来主要是风险评估。我国利用网络理论研究外来物种入侵较少且集中于对生态系统的危害, 未来应加强对外来物种的时空定量传入和扩散风险评估, 为我国制定和提升外来入侵物种早期监测预警、阻止新的入侵、抑制进一步扩散的管理措施提供依据。

关键词: 网络理论; 生物入侵; 网络拓扑结构; 风险评估; 时空异质性



开放科学标识码
(OSID 码)

Research status of network theory in invasion biology

WU Qianmei, WANG Rui*, WAN Fanghao, GUO Jianying
*State Key Laboratory of Biology and Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection,
Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China*

Abstract: Biological invasion is a complex and orderly dynamic process characterized by remarkable spatiotemporal heterogeneity of occurrence and harm. Such heterogeneity is usually determined by the interaction of natural, biological, and social factors in the system composed of origin, invasion place, and their connections. Network theory is a method to study complexity science and complex systems. Its essence lies in revealing the commonness of structural features behind the complex system, abstracting the rules and common features from complex information. In the past 20 years, network theory has been applied to the study of biological invasions. The objective of this study was to review the progress of the application of network theory in biological invasions, clarify the main research directions and hot topics, and provide new ideas and methods for the innovative research of biological invasions in China. Since 2000, the published studies on biological invasions using network theory mainly focused on assessing the risk of invasive species and the impact of invasive species on ecosystems. The risk assessment of invasive species in transcontinental transport networks, the effect of landscape connectivity on the dynamics of invasive species expansion and diffusion, and the impact of invasive species on the network of interactions between species in local ecosystems are the hot topics. Before 2013, published papers mainly focused on ecosystem impacts, and in the last ten years, it was primarily on risk assessment of alien species. Few studies have been carried out on network theory in China, and all concentrated on the ecological system damage. Future studies on the risk assessment of spatio-temporal quantitative introduction and spread of invasive alien species should be strengthened by using network theory and thus upgrade our managing ability for early monitoring and warning of a new invasion and prevent the introduction and spread of more invasive species.

Key words: network theory; biological invasions; network topology; risk assessment; spatial-temporal heterogeneity

随着国际贸易、旅游业以及全球经济一体化的迅速发展,外来生物入侵已经成为影响生物多样性保护和全球农林业可持续发展的重要障碍(Early *et al.*, 2016; Tabashnik, 1997)。外来生物入侵通常指生物随自然或人类活动等途径传入到其原生地以外的地区,并在传入地繁衍生长形成自我维系的种群,进而改变和破坏原生生态环境与生态平衡,最终对传入地的生产、生活产生影响的有序过程(万方浩等, 2010; Elton, 1985; Shigesada & Kawasaki, 1997)。外来物种自身传播能力有限,但其繁殖体可掺杂于粮谷、果蔬等货物中,或是黏附于集装箱、货物的木质包装,随贸易运输从原生地跨国甚至跨洲际传入新的地区(Beltz, 2017; Piel *et al.*, 2008; Wilson *et al.*, 2016; Zhang *et al.*, 2019)。外来物种的定殖首先受到气候环境和传入地生境干扰等影响(唐瑶等, 2018; 王瑞等, 2016)。定殖后的繁殖生长则受到生态系统中物种间相互作用的影响。本地种长期的相互作用往往已形成稳定的生态互作网络,如食物网、授粉网络等(Traveset & Richardson, 2014)。外来物种的繁殖生长取决于能否与本地物种建立新的互作关系。建立了新的互作关系后,外来物种改变了入侵地原有生态网络的结构,对生物多样性及生态系统功能产生影响(Bartomeus *et al.*, 2008; Valdovinos *et al.*, 2010)。一旦成功定殖并建立种群,外来物种会进一步扩散。自然景观中的高海拔山地、沙漠等不适宜生境可形成天然的地理屏障,外来物种入侵后依靠自身扩散无法跨越这些屏障,导致其扩散范围局限于已入侵的生境板块。人类活动不断创造出新的贸易运输网络,如公路、铁路、航运路线等连接孤立的生境板块,促使外来物种扩散到自然条件下无法到达的区域(万方浩等, 2011; Luo *et al.*, 2021; Meyerson & Mooney, 2007; Serrano *et al.*, 2002)。因此,生物入侵的发生、发展与一系列自然、生物、社会等因素相关,这些因素在由来源地、入侵地和连接它们之间的媒介构成的复杂系统中相互作用,决定外来物种能否成功入侵并造成危害。

目前,生物入侵的研究主要集中于生物学层面,尝试通过物种自身的生物生态学特性解释外来种成功入侵的机制,如外来种的生理耐受幅度、遗传多样性等(Luo *et al.*, 2019; Zettlemoyer *et al.*, 2019)。但生物入侵是由多种因子驱动的、复杂的

动态过程,仅生物学特性的研究可能不足以为外来物种的监测和管理提供有力依据。从物种间生态互作的网络角度解析外来物种入侵性与生境脆弱性、生态系统可入侵性的关系,是揭示外来种入侵生态机制和成灾机理的关键(杨继和李博, 2017; Hui *et al.*, 2016)。此外,人类贸易活动导致跨国($\times 10^3$ km)、跨区域($\times 10^2$ km)长距离跳跃式扩散对外来物种入侵的影响日趋增加,系统探明外来物种随交通运输网络入侵风险的时空异质性、识别其入侵的高风险区,是制定早期监测预警等管理措施的关键。因此,生物入侵研究不应局限于生物学层面,还需要从新的视角和技术,如社会-生态系统的角度加以分析和认识(杨继和李博, 2017; Richardson, 2015; Vaz *et al.*, 2017)。

从社会-生态系统的角度开展生物入侵研究不仅要关注外来物种入侵对生态系统的影响,而且要分析其传入、扩散的社会动因,分析人类社会系统与自然生态系统的耦合关系(Essl *et al.*, 2017; Vaz *et al.*, 2017)。由于预测外来物种成功定殖的可能性,以及定殖后对生态互作网络造成的影响往往受到缺乏能够整合多个营养级别上物种直接和间接相互作用的理论框架的限制,加之全球经济一体化与国际贸易的飞速发展,贸易运输网络的规模不断增加,结构更为错综复杂,不同的结构特征对外来物种传播的作用差异较大,生物入侵研究需要考虑物种间生态互作网络以及贸易运输网络结构复杂性的理论及模型。

网络理论(network theory)是研究复杂性科学和复杂系统的一种新方法,本质在于揭示复杂系统存在的结构共性(魏震波和苟竞, 2015; Bascompte, 2007),从复杂的信息中抽象出规律和共同特征,进而可视化为网络,降低建模和实验难度,成为应用日益广泛的研究工具(Kolzsch *et al.*, 2019)。网络相关理论及模型已成功应用于流行病学领域(Meyers *et al.*, 2005; Rautureau *et al.*, 2015)。近年来,部分生态学家开始将网络理论应用于生物入侵的研究中。如:Martha *et al.* (2007)通过模拟实验构建了外来入侵物种与本地种授粉网络,探明了外来种入侵后对本地种互作网络结构的影响;Kaluza *et al.* (2010)通过分析全球航运网络的拓扑结构,明确了最易受到入侵以及最易促进外来物种扩散的关键港口;George *et al.* (2007)通过分析生境网络结构

的连接性,识别了外来物种的优先控制点,为有效管理生物入侵提供了新的见解。以上研究表明,网络理论的应用可为揭示外来物种入侵与发生发展的规律、制定管理措施提供新的研究角度和理论工具。而网络理论在生物入侵领域的研究尚未得到系统全面的梳理与归纳。本文运用科学计量方法对生物入侵领域网络理论研究的发展历程及现状进行分析,以期为国内外学者把握网络理论研究的前沿和趋势提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 数据来源

基于 Web of Science 数据库梳理了应用网络理论研究生物入侵的论文。由于网络理论最早的论文发表于 2000 年,本文查询了近 20 年(2002—2019 年)的相关论文。根据生物入侵领域以及网络理论的主要关键词,编写检索式 $ts = [(biological\ invasions\ or\ biology\ invasions\ or\ bio-invasions\ or\ exotic\ species\ invasions\ or\ alien\ species\ invasions\ or\ non-native\ species\ invasions\ or\ nonindigenous\ species\ invasions)\ AND\ (network\ or\ networks\ or\ network\ analysis\ or\ network\ theory)]$,共检索论文 1691 篇。由于“invasion”一词在医学领域的研究中出现频率较高,常指肿瘤侵入或侵袭,并非生态学或农林学科所指的生物入侵范畴。因此,通过浏览性阅读删除不相关的论文,筛选后获得高度相关论文 422 篇。

1.2 网络理论研究总体概况

将 422 篇高度相关论文的数量、期刊和来源国等进行描述性统计分析,从论文发表量的动态变化、主要的来源期刊以及来源国等方面对入侵生物学领域网络理论的应用进行总体上的概括和判断,从整体反映网络理论研究的态势。

1.3 网络理论研究进展与前沿热点

为阐明网络理论在生物入侵领域应用的研究进展及前沿热点,借助文献计量软件进一步对 422 篇高度相关论文进行统计分析。首先,借助 HistCite (history of cite) 软件可视化论文之间的引证关系,从论文的引用与被引用关系反映生物入侵领域应用网络理论的主要研究方向,并对论文的联系密切程度和影响力进行比较分析。其次,运用 VOSviewer 软件对论文的关键词进行聚类分析,并绘制关键词共现图谱,以探究生物入侵领域网络理

论研究的热点。最后,借助 CiteSpace 软件探测和分析研究热点的历时性变化,以获得生物入侵领域网络理论研究的前沿。

2 结果与分析

2.1 网络理论研究总体概况

将收集到的 422 篇论文进行统计分析,发现在近 20 年中,生物入侵领域网络理论研究成果数量呈指数上升趋势,经历了缓慢增长—快速增长阶段。2002—2009 年增长速度较慢,年均 5 篇。2010 年后发文量迅速增长,达到年均 37 篇。

《Biological Invasions》《Diversity and Distributions》《Ecological Modelling》《Ecology Letters》是网络理论在生物入侵领域应用的主要发表期刊。其中,在生物入侵的专门期刊《Biological Invasions》上发表的论文数量最多,占总量的 11%。

全世界共有 63 个国家和地区在生物入侵领域发表了网络理论研究相关的论文。其中以美国发表的数量最多,达 131 篇,占总量的 31%,其次为英国和澳大利亚,分别为 59 和 42 篇,占总量的 14% 和 10%。中国学者发表论文 13 篇,占总量的 3%。

2.2 网络理论研究进展与前沿热点

2.2.1 主要研究方向 借助 HistCite 软件分析生物入侵领域应用网络理论研究的引文关系,并绘制引证关系图(图 1)。

根据引证关系图,生物入侵领域网络理论的应用主要集中在生态影响和入侵风险评估 2 个方向。生态影响研究方向的论文发表于 2006—2014 年,其中被引次数较多的 5 篇论文为 27 (Aizen *et al.*, 2008)、23 (Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2007)、12 (Traveset & Richardson, 2006)、31 (Bartomeus *et al.*, 2008) 和 146 (Traveset & Richardson, 2014),它们主要从外来物种与本地物种的互作关系网络角度探究外来物种入侵后对生态系统的影响。入侵风险评估研究方向的论文主要发表在 2001—2016 年,其中被引次数较多的 5 篇论文为 40 (Hulme, 2009)、4 (Drake & Lodge, 2004)、64 (Kaluza *et al.*, 2010)、79 (Keller *et al.*, 2011) 和 132 (Seebens *et al.*, 2013),主要从外来物种的传入和扩散路径网络(自然景观网络和人类贸易运输网络)角度评估外来物种入侵的风险。

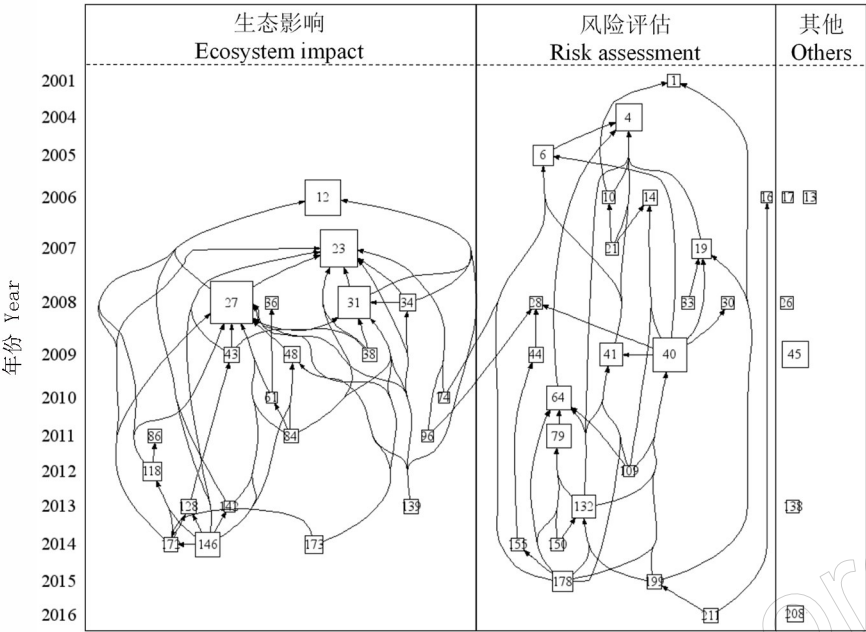


图 1 生物入侵领域网络理论研究相关论文引证关系图

Fig.1 Citation graph of references on application of network theory in biological invasions

每个方形表示一篇论文,方形中间的数字表示该论文在 422 篇论文中的序号,方形的大小表示论文被引频次的多少,连接不同方形的箭头表示论文引用关系。

Each square represents a paper, and the number in the middle of the square indicates the paper's number among the 422 papers. The size of the square indicates how many times the paper is cited, and the arrows connecting different squares indicate the paper citation relationship.

为进一步探明这 2 个主要研究方向引文关系的密切程度和论文的影响力,借助本库引用次数 (local citation score) 和总被引次数 (global citation score) 对 2 个方向的高频引用论文进行比较分析。本库被引次数指每篇论文在 422 篇高度相关论文中的被引用次数,可用于评价论文之间的关联强度;总被引次数指每篇论文在 Web of Science 数据库中的总被引用次数,可用于评估论文的影响力。首先,从本库引用次数来看,对生态系统影响的 TOP10 论文平均引用次数达 19 次,其中最高引用量达 45 次。入侵风险评估的 TOP10 论文平均引用次数达 15 次,其中最高引用量达 30 次。其次,从总被引次数来看,对生态系统影响的 TOP10 论文平均引用频次达 147 次,其中论文最高引用量达 419 次。入侵风险评估 TOP10 论文平均引用频次达 255 次,其中论文最高引用量达 989 次。

2.2.2 研究热点 关键词是对论文内容的高度概括和凝练,可反映一篇论文的核心内容及重要信息。对关键词的分析,有助于判断研究热点。本文借助 VOSviewer 软件,选取出现频次在前 100 的关键词进行可视化分析,并绘制关键词知识图谱 (图 2)。

结果显示,生物入侵领域网络理论的应用研究共有 4 个聚类,分别用红色、绿色、蓝色、黄色表示,

代表 4 个不同的研究热点:红色聚类包含的关键词主要有“biodiversity”“invasions”“alien plants”“communities”“pollination”“abundance”等,对应的热点为外来物种入侵对本地生态系统物种间的互作网络影响;绿色聚类包含的关键词主要有“invasive species”“patterns”“diversity”“competition”“food webs”“ecosystems”等,对应的热点内容为基于外来物种与本地种的互作网络评估生态群落的可侵入性;蓝色聚类包含的关键词主要有“biological invasions”“impacts”“management”“climate-change”“transport”“risk”等,对应的热点内容为外来物种随运输网络入侵的风险评估;黄色聚类包含的关键词主要有“dispersal”“spread”“evolution”“dynamics”“range expansion”“connectivity”等,对应的热点内容为自然景观网络连接性对外来物种扩散动态的影响。

2.2.3 研究前沿 运用 CiteSpace 软件检测论文的突现关键词。突现关键词指特定时间内出现频次较高的词汇,分析其词频变化有助于了解生物入侵领域应用网络理论研究的前沿动态及其演进发展历程。将 422 篇论文的相关数据导入 CiteSpace 软件中,将突现词的最小持续时间单位设置为 1,共得到 8 个突现关键词。

国在生物入侵领域的研究实力与发达国家相比仍然存在差距,发达国家在对物种特性形成系统研究的基础上,积极探索新的理论及方法,而我国生物入侵研究起步相对较晚,目前仍侧重于外来物种的生物学特性研究。

网络理论在生物入侵领域研究的主要方向包括外来物种对生态系统影响和外来物种入侵风险评估 2 个方面。围绕外来物种对生态系统影响的研究关注生物(节点)及其相互作用(链接)形成的生态互作网络,研究内容集中于揭示本地物种间的生态网络结构如何受到外来物种的影响,或基于外来物种的营养结构评估群落的可侵入性(Lopezariza-Mikel *et al.*, 2010; Romanuk *et al.*, 2009; Traveset & Ichardson, 2006, 2014)。外来物种入侵风险评估则关注外来物种的生境板块(节点)及潜在扩散途径(链接)形成的扩散驱动网络,研究内容集中于评估网络内不同节点和链接的入侵风险,进而识别最易受到外来物种入侵以及最易促进外来物种扩散的关键区域(节点)和路线(链接)(Alther & Altermatt, 2018; Kvistad *et al.*, 2019; Lodge, 2004; Strickland *et al.*, 2015)。

通过比较 2 个研究方向的本库引用次数和总引用次数,发现对生态系统影响的本库引用次数略高于风险评估,而入侵风险评估的总引用次数明显高于对生态系统影响。可见,在生物入侵学领域对生态系统影响受到的关注度略高于风险评估的研究,但入侵风险评估的论文在全球范围内的影响力更高。这说明尽管围绕物种间生态互作网络的研究为分析外来物种入侵后对本土物种个体、个体间互作网络稳定性以及生态系统功能 3 个层面上产生的生态影响提供了有效工具,并取得了诸多重要成果,但是当外来物种成功入侵并对生态系统产生影响时,其种群已较为庞大,防治成本较高,通过评估外来物种的入侵风险对制定早期监测预警措施进而防止外来物种入侵并造成危害至关重要(Frost *et al.*, 2019; Tatem, 2006)。

全球国际贸易、旅游和交通的迅速发展,为外来物种远距离扩散到新的生境创造了条件,网络理论的应用逐渐侧重于人类活动影响下的入侵风险。从关键词以及突现关键词分析的结果可以看出,虽然生物入侵领域网络理论的应用研究热点具有多样化的特征,包括外来物种随运输网络入侵的风险

评估和自然景观连接性对入侵物种扩散的影响、外来物种入侵对本地生态系统物种间的互作网络影响及生态群落可入侵性 4 个方面,但随着研究不断深入,外来种随运输网络入侵的风险评估成为网络理论应用研究的前沿热点。外来物种的入侵风险受到其自身扩散能力的限制,但交通运输网络的发展增加了人员和商品流动的数量、频率和范围(Hulme, 2009)。因此,评估外来物种随人类运输网络入侵的高风险区和优先管理区域,可以帮助制定防止外来物种入侵的措施,从而预防或减少外来物种对生态系统的影响(Kvistad *et al.*, 2019)。目前,交通运输网络的研究主要集中于揭示外来物种随全球航运网络的传入风险(Lodge, 2004)。通过分析全球航运网络的拓扑结构特征,指出了最易受到入侵以及最易促进外来物种扩散的枢纽节点港口,为外来物种的预防和控制提供了指示。

4 展望

网络理论将高度复杂的信息可视化网络图,为外来入侵生物的研究和管理提供了新的研究视角,帮助生态学家可视化、分析和预测外来物种的入侵过程,在实际的外来有害生物管理中具有很广的应用前景。根据近 20 年的研究进展和前沿热点的分析,探明外来种随人类运输网络入侵的风险评估是生物入侵领域网络理论应用研究的前沿热点,未来尤其是我国的生物入侵研究应该聚焦在如下 2 个方面,以利用网络理论深入揭示外来物种入侵的发生与危害规律、预测潜在的风险,为制定早期监测预警、预防入侵、阻止扩散蔓延提供依据。

首先,加强外来物种传入网络驱动的入侵风险研究,利用网络理论量化分析研究哪些物种易随哪些网络传入到哪些地区,构建融合物种环境适应性、繁殖特性、网络空间拓扑结构为一体的空间明晰机理模型动态预测外来物种入侵的风险及其时空动态,基于潜在传入点在进一步扩散蔓延网络的特性识别潜在的高风险外来入侵物种及其可能传入的风险区。

其次,加强入侵后种群扩散蔓延驱动网络研究,构建基于外来入侵物种潜在的多重媒介主导的扩散网络,评估它们之间的时空耦合互作效应与机制,预测由物种在不同环境下繁殖增长、繁殖体随多重媒介及其构成的网络拓扑结构决定的时空扩散动态,为预测潜在的扩散高风险点、路线和区域

及制定入侵风险时空异质性管理措施提供支撑。

参考文献

- 唐瑶, 王瑞, 张震, 李家美, 万方浩, 2018. 外来入侵植物腺龙葵在我国的适生区预测. *生物安全学报*, 27(4): 290-294.
- 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, 严盈, 王瑞, 杨国庆, 2011. 中国入侵生物学学科的构建与发展. *生物安全学报*, 20(1): 1-19.
- 王瑞, 洗晓青, 万方浩, 2016. 北美刺龙葵在中国的适生区预测. *生物安全学报*, 25(2): 106-113.
- 魏震波, 苟竞, 2015. 复杂网络理论在电网分析中的应用与探讨. *电网技术*, 39(1): 279-287.
- 杨继, 李博, 2017. 入侵科学的发展需要新视角和新技术. *生物多样性*, 25(12): 1255-1256.
- AIZEN M A, MORALES C L, MORALES J M, 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PloS Biology*, 6(2): 396-403.
- ALTHER R, ALTERMATT F, 2018. Fluvial network topology shapes communities of native and non-native amphipods. *Ecosphere*, 9(2): e02102.
- BARTOMEUS I, VILA M, SANTAMARIA L, 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant-pollinator networks. *Oecologia*, 155(4): 761-770.
- BASCOMPTE J, 2007. Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8(6): 485-490.
- BELTZ W, 2007. *Plant pest pathways into north America: ea ontainers*. Shanghai: Sea Containers Task Force.
- EARLY R, BRADLEY B A, DUKES J S, LAWLER J J, OLDEN J D, BLUMENTHAL D M, GONZALEZ P, GROSHOLZ E D, IBANEZ I, MILLER L P, SORTE C J B, TATEM A J, 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communication*, 7: 12485.
- ELTON C S, 1985. *The ecology of invasions by animals and plants*. London: Methuen Press.
- FROST C M, ALLEN W J, COURCHAMP F, JESCHKE J M, SAUL W C, WARDLE D A, 2019. Using network theory to understand and predict biological invasions. *Trends in Ecology Evolution*, 34(9): 831-843.
- HUI C, RICHARDSON D M, LANDI P, MINOARIVELLO H O, GARNAS J, ROY H E, 2016. Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, 18: 971-983.
- HULME P E, 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1): 37-45.
- KALUZA P, KOLZSCH A, GASTNER M T, BERND B, 2010. The complex network of global cargo ship movements. *Journal of the Royal Society Interface*, 7: 1093.
- KVISTAD J, CHADDERTON W L, BOSSENBROEK J M, 2019. Network centrality as a potential method for prioritizing ports for aquatic invasive species surveillance and response in the Laurentian Great Lakes. *Management of Biological Invasions*, 10(3): 403-427.
- LOPEZARAIZA-MIKEL M E, HAYES R B, WHALLEY M R, MEMMOTT J, 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*, 10(7): 539-550.
- LOPEZARAIZA-MIKEL M E, HAYES R B, WHALLEY M R, MEMMOTT J, 2010. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*, 10(7): 539-550.
- LUO X, XU X, ZHENG Y, GUO H, HU S, 2019. The role of phenotypic plasticity and rapid adaptation in determining invasion success of plantago virginica. *Biological Invasions*, 21(8): 2679-2692.
- LUO Y H, WU J S, WANG X Y, ZHAO Y H, FENG Z, 2021. Understanding ecological groups under landscape fragmentation based on network theory. *Landscape and Urban Planning*, 210: 104066.
- MEYERS L A, POURBOHLOUL B, NEWMAN M E J, SKOWRONSKI D M, BRUNHAM R C, 2005. Network theory and SARS: predicting outbreak diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 232(1): 71-81.
- MEYERSON L A, MOONEY H A, 2007. Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4): 199-208.
- PIEL F, GILBERT M, DE CANNIERE C, 2008. Coniferous round wood imports from Russia and Baltic countries to Belgium. A pathway analysis for assessing risks of exoticpest insect introductions. *Diversity and Distributions*, 14: 318-328.
- RAUTUREAU S, DUFOUR B, DURAND B, 2015. Vulnerability of animal trade networks to the spread of infectious diseases: methodological approach applied to evaluation and emergency control strategies in cattle, France. *Transboundary Emerging Diseases*, 58(2): 110-120.
- ROMANUK T N, ZHOU Y, BROSE U, BERLOW E L, WILLIAMS R J, MARTINEZ N D, 2009. Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364: 1743

- 1754.
- SERRANO M, SANZ L, PUIG J, PONS J, 2002. Landscape fragmentation caused by the transport network in Navarra (Spain). *Landscape Urban Planning*, 58(2/3/4): 113-123.
- SHIGESADA N, KAWASAKI K, 1997. *Biological invasions: theory and practice*. New York: John Wiley Sons.
- STRICKLAND C, DANGELMAYR G, SHIPMAN P D, KUMAR S, STOHLGREN T J, 2015. Network spread of invasive species and infectious diseases. *Ecological Modelling*, 309: 1-9.
- TABASHNIK B, 1997. Pest adaptation. *Nature*, 389: 778.
- TABARELLI M, PINTO L P, SILVA J M, HIROTA M, BEDL, 2005. Challenges and opportunities for biodiversity conservation in the Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology*, 19(3): 695-700.
- TATEM A J, 2006. Global transport networks and infectious disease spread. *Advances in Parasitology*, 62: 293-343.
- TRAVERSE A, RICHARDSON D M, 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology Evolution*, 21(4): 208-216.
- TRAVERSE A, RICHARDSON D M, 2014. Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology Evolution Systematics*, 45(1): 89-113.
- VALDOVINOS F S, RAMOS-JILIBERTO R, FLORES J D, ESPINOZA C, LOPEZ G, 2010. Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants. *Oikos*, 118(8): 1190-1200.
- WANG S L, WANG C Y, WANG S L, MA L R, 2018. Big data analysis for evaluating bioinvasion risk. *BMC Bioinformatics*, 19(9): 287.
- WILSON C E, CASTRO K L, THURSTON G B, SISSONS A, 2016. Pathway risk analysis of weed seeds in imported grain: a Canadian perspective. *NeoBiota*, 30: 49-74.
- WYCKHUYS K A G, ZHANG W, PRAGER S D, KRAMER D B, DELAQUIS E, GONZALEZ C E, WERF W, 2018. Biological control of an invasive pest eases pressures on global commodity markets. *Environmental Research Letters*, 13(9): 094005.
- ZETTLEMOYER M A, SCHULTHEIS E H, LAU J A, 2019. Phenology in a warming world: differences between native and non-native plant species. *Ecology letters*, 22(8): 1253-1263.
- ZHANG B, QIAN W Q, QIAO X, XI Y, WAN F H, 2019. Invasion biology, ecology, and management of *Frankliniella occidentalis* in China. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 102(3): e21613.

(责任编辑:郭莹)