

外来物种入侵生态学

Invasion ecology of alien species

赵紫华^{1*} 苏 敏² 李志红¹ 惠 苍³

(1. 中国农业大学植物保护学院昆虫学系, 北京 100193; 2. 合肥工业大学数学学院, 合肥 230009;

3. 南非斯坦伦布什大学入侵生物学中心, 马铁兰德 7602)

Zhao Zihua^{1*} Su Min² Li Zhihong¹ Hui Cang³

(1. Department of Entomology, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

2. School of Mathematics, Hefei University of Technology, Hefei 230009, Anhui Province, China;

3. Centre for Invasion Biology, Stellenbosch University, Matieland 7602, South Africa)

外来物种入侵已成为21世纪5大全球性环境变化问题之一,也是全球关注的焦点问题之一(Mack et al., 2000)。外来入侵物种的迅速增加以及种群扩张严重威胁着本地的生物多样性、生态安全以及生态系统功能。随着世界各国贸易交流的日益密切和我国对外开放的不断扩大,外来物种高发、频发、多发,并逐步演化成为制约生态环境和社会经济发展的重要因素(Pyšek et al., 2010)。近年来,关于外来物种入侵的研究在我国取得了巨大进展,并在国际生物入侵领域占据了一定的学术地位,主要体现在外来物种引入、风险评估、溯源、定殖、入侵种群控制、入侵模型及机制等方面(Wan & Yang, 2016)。理论上,大量的外来物种在入侵过程中更多地体现为物种与环境互作的生态学过程,尤其是种群生态学、种间关系以及群落演替规律等宏观生态学问题(Shea & Chesson, 2002)。

基于控制外来物种的重要性和紧迫性,我国环境保护部曾发布了4批重大外来物种入侵名单,农业农村部与林业部门也在相应领域发布了检疫性有害生物名录及国家重点管理的农业外来入侵物种名单。科技部也成立了“十三五”生物安全关键技术研发专项,在外来物种入侵方面进行立项并持续支持生物入侵研究。然而,外来物种入侵生态学仍然是一门非常“年轻”的学科,在很多基本概念上还存在争议和值得商榷之处,很多定义还需要进一步完善和发展。本文以“种群生态学与生物入侵研讨会”为契机,对生物入侵的一些基本概念和几个前沿问题

进行简单阐述,以期有助于引导入侵生态学进一步的讨论和发展。

1 外来物种

外来物种是指那些由人类活动引起的出现在自然分布范围及扩散潜力以外的物种、亚种或以下的分类单元,包括其所有可能存活、继而繁殖的部分、配子或繁殖体。外来物种由于其繁殖潜力不同而对本地生态系统产生的胁迫也不同,能够通过影响本地的营养流(例如生态系统构建者)或生态系统干扰机制(例如调控野火发生频率或强度使系统向入侵种有利的方向演化)(Gaertner et al., 2014),也能够通过竞争、捕食、拮抗、寄生等物种间相互作用调控本地生态系统,从而对本地生物多样性格局以及生态系统功能造成不同程度的影响(Sakai et al., 2001)。因此,入侵是指外来物种在本地生态系统中形成了自我再生能力,给本地生态系统或景观造成明显损害或影响的过程。实际上,外来物种除了成功入侵本地生态系统之外,还存在其它2个不同的过程:灭绝与归化(Mack et al., 2000)。灭绝是指外来物种在引入或定殖过程中受到各种自然或人为因素的影响,种群逐步衰减,最终消失的过程;归化是指外来物种在与本地生物群落互作的过程中与整个生态系统融为一体,成为本地生态系统的一部分,并不影响本地生态系统结构,而且能与本地的物种相互作用发挥生态系统功能(Rojas-Sandoval & Acevedo-Rodriguez, 2015)。然而,在入侵生态学的研究

基金项目:“十三五”国家重点研发计划(2018YFF0214905),国家自然科学基金(31770470),北京市自然科学基金(6174052)

* 通信作者(Author for correspondence), E-mail: zhzhao@cau.edu.cn

收稿日期: 2018-12-07

中,灭绝、归化以及入侵作为广义入侵的不同过程,都属于广义的入侵生态学研究范畴。

2 外来物种研究

针对外来物种的不断增加、研究领域的不断扩宽,逐步形成了多个独立的研究领域。入侵过程一般可划分为3个重要阶段:外来物种入侵前、入侵过程以及后入侵研究(图1)。外来物种入侵前主要包括风险分析、检疫法律法规、预检或产地检疫、口岸检疫、隔离检疫、检疫处理等;入侵过程主要包括物种鉴定与分布、传入途径、种群定殖、入侵监测、物种

间相互关系以及入侵繁殖压力等;后入侵研究主要包括监测监管、入侵动态、入侵进化适应、归化过程、入侵路径、入侵种群动态、入侵种群结构、入侵时空过程与生物经济模型、入侵物种治理以及入侵机制等(Hui & Richardson, 2017)。对入侵物种的研究管理需从2个途径进行:一是将重点前移到入侵前领域,为有效狙击重大有害生物入侵建立完善的风险评价体系,将入侵物种抵御在国门之外;二是通过入侵和后入侵领域的研究反推未知物种的入侵力以及可入侵的生态系统,进行反馈研究,对未知物种的风险及入侵进行精准模拟,最大程度地降低风险(图1)。

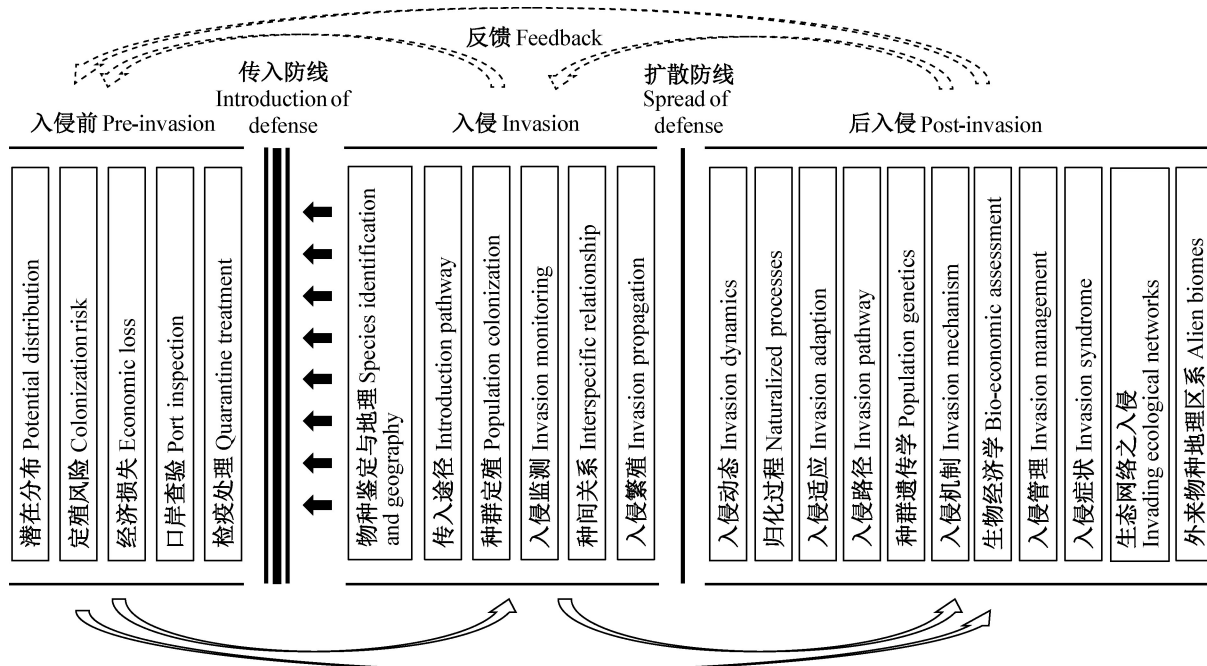


图1 外来入侵物种研究的不同阶段及主要内容

Fig. 1 The main issues of alien species in different invasion stages

外来物种的入侵前研究主要集中在海关出入境管理部门、高校以及部分科研院所,实时进行货物检验以及旅客携带物查验,通过建立抽样技术模拟、查验手段改进以及口岸现场检验,建立抵御外来物种的第一道防线。入侵过程以及后入侵研究主要是科研院所以及高校进行的一系列入侵生态学研究,包括入侵管理、控制以及消除外来物种的影响。外来物种种群管理主要以生态系统功能和服务理论为指导,主要采用引入天敌和环境治理等生态调控手段来降低外来物种的经济和社会影响(Zhao et al., 2016)。我国对于生物入侵研究也已经建立了完善的体系,管理上从风险分析和外来物种鉴定到入侵管理和控制,研究上从入侵动态和进化适应到入侵机制和模型,都做了大量重要的工作。我国学者独

立提出了非对称交配假说以及协同入侵假说等(Liu et al., 2007; Lu et al., 2016),极大地丰富了经典的天敌释放、竞争力增强的进化、空生态位、资源机遇、生态系统干扰、新式武器等假说(Hooper et al., 2005)。虽然我国在生物入侵研究方面取得很大进展,但与国际生物入侵研究相比,仍然存在一定的差距,主要体现在有些重要的入侵问题并未及时跟进国际主流生物入侵领域,与国际生物入侵研究的结合还并不紧密,因此下面本文对国际入侵生态学一些前沿热点问题进行部分总结。

3 热点前沿问题

3.1 外来物种繁殖压力

外来物种繁殖压力(propagule pressure)也称为

定殖压力,是指从引入地向入侵地引入时可繁殖个体的数量、引入频率、组成以及引入个体的遗传多样性等(Hui & Richardson, 2017)。这种繁殖压力决定了入侵力,如引入的个体多就容易建立种群并具有较高的入侵力(Lockwood et al., 2005)。因此在研究不同的引入方式和交通状况时,探索引入的外来生物数量、虫态及组成与定殖之间的关系是揭示外来物种定殖和入侵力的重要方面。

3.2 生物经济学模型

入侵物种的扩散对本地生态系统、经济和社会都能造成深远的影响,这需要一个准确、全面且高效的生物经济学模型(bioeconomics model)来精确定量评价入侵物种带来的生态系统功能改变以及引起的社会经济损失,以便于采取适合的管理策略,发展精准外来入侵物种管理(Sharov & Liebhold, 1998; Epanchin-Niell & Hastings, 2010)。主要的研究问题是在何时何地用何种方式对那些外来物种进行入侵管理。例如,在资金有限的情况下,是控制成体还是幼体,是控制边缘地带的个体还是核心地带的个体;如何统筹多地多目标的入侵管理并减少不同利益方的冲突等。

3.3 生态适应进化过程

外来物种在入侵地的生态适应性和进化是入侵成功的重要过程。入侵物种对气候和寄主的适应性在生态系统转换过程中是一个不连续的过程,存在着环境和寄主的跳跃性(Saul & Jeschke, 2015)。这种跳跃性过程中入侵物种的生态适应和进化机制是研究入侵物种的重要方面,同时,寄主及环境转变机制也是生物入侵研究的重要内容。外来物种入侵适合度进化是入侵格局的重要因素,主要体现在与本地物种互作过程中繁殖压力的格局变化,可能是由于种群增长与适合度之间的权衡过程,导致入侵种群在新的生态系统中适合度发生改变(Simberloff, 2009)。

3.4 传入途径

外来物种可以通过自然过程突破原来的地理隔离入侵进入新的区域,也可以随着气候变化导致适宜范围的扩大。不断发展的世界贸易和不断出现的新型载体,更增加了全世界物种之间的交流,拓宽了外来物种的传入途径(introduction pathway),从而提高了生物入侵的风险(Lodge et al., 2006)。这些入侵途径是入侵物种突破的第一道防线,因此针对传入途径的精准分类及外来物种来源进行防控可能是有效控制入侵物种的重要途径。

3.5 入侵负债

入侵负债(invasion debt)是指入侵物种通常以小种群引入,这些小种群存在一种潜伏期效应,这种潜伏期随着物种与环境而发生变化(Rouget et al., 2016)。小种群通常存在Allee效应,但极小种群存在很大的特殊性,这种极小种群难以监测,一般处于亚监测水平之下,或者被称作潜伏期,这种潜伏期效应存在很大的隐蔽性和危险性,在入侵负债期如何精确发现小种群是外来物种入侵控制的重要一环。

3.6 预防性管理

外来物种防控前移是抵御生物入侵的重要技术手段,主要包括风险评估、隐性风险因子监测、外来物种风险等级划分以及风险智能识别等手段(Blackburn et al., 2011)。针对不同的风险特征进行预防性管理及先导策略能够将外来物种的防控线前移至国境之外,尤其对于一些重大的外来物种和携带危险传染病的种类,预先的防范以及相关研发对有效抵御这些外来物种的入侵具有重大意义。

3.7 入侵症状

虽然全世界的外来物种相互扩散已经超过万余种,关于一些重要物种的生物生态学特征已经比较清楚,但是外来物种形成的入侵症状(invasion syndrome)以及这些物种的共同特征仍不清楚,这需要通过定量综述对所有外来物种进行总结。外来物种主要分为入侵特征和可入侵性2大类特征,第一类与物种本身的入侵能力相关,第二类是入侵特征与生态系统特征之间的关系,这2大类特征的研究能够有效揭示外来物种的入侵特征和入侵性(Lloret et al., 2005)。

3.8 入侵过程的随机性

入侵过程的随机性显著影响了外来物种建群的概率、入侵扩散的速度以及对本地种的影响和入侵管理的有效性。这种随机因素可以具体的描述为统计随机性、环境随机性、增长与种群大小的相关性、不同种群随机性之间的相关性等(Hui et al., 2017)。这些研究方向以种群生态学、集合种群生态学以及景观生态学为基础,对入侵生态学的基础性问题逐一排查。

3.9 生态网络之入侵

外来物种面对的不仅是与一两个本地物种之间的潜在种间关系,而是入侵一个复杂的生态网络(ecological networks)。这个生态网络不但由无数个相互作用的本地种组成,还与其它的生态网络在地理和生态位空间上相连。而生态网络的结构与功

能却恰恰与区域的可持续发展相连。因此,生物入侵如何影响生态网络的结构与功能已经逐渐成为入侵生态学与网络生态学的交汇点和前沿方向(Hui & Richardson, 2018)。

3.10 外来物种的地理群落和群系

长期受外来物种入侵的区域可能会形成独特的外来物种生物地理群落(alien biomes)。这些群落可能有与本地种群相同或独特的建群机理与过程,也因此会形成形同耦合或独特的地理分布。此类研究成为生物地理学与入侵生物学交融的重要研究方向(Hui et al., 2013; Roura-Pascual et al., 2016; Latombe et al., 2018)。

4 结束语

近十几年来,国内已经形成了多个外来物种入侵研究团队,在入侵昆虫学、入侵植物学、入侵动物学和入侵微生物学领域,国内多个高校与科研院所都建立了一批外来物种入侵研究团队,大大地增强了入侵生态学的研究队伍和研究能力。入侵生态学的研究通常与本地群落生态学的研究不可分割,也与生物多样性的关系非常密切,甚至有学者质疑入侵生态学的基本概念,如Davis et al. (2011)发表了“Don't judge species on their origins”,在生物入侵领域引起巨大的争议。传统入侵生态学仍在继续蓬勃发展,新的理论和假说被不断提出。Vilcinskis et al. (2013)在研究入侵异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 时提出了生化武器假说,认为异色瓢虫携带的微孢子虫破坏了入侵地的瓢虫群落,引起本地瓢虫生物多样性的丧失。在生物学和分子技术迅速发展的背景下,理论方面,传统的入侵生态学结合基因组学、转录组学、蛋白组学、代谢组学等微观生物技术,更有效地解释了种群、群落以及景观上生物入侵的时空过程,为研究新的入侵机制提供了大量的新方法和新技术;应用方面,外来物种控制结合3S监测技术、辐照处理、灯光处理、热处理、环境友好药剂、生物防治、转基因致死及遗传防治等技术手段,探索外来物种种群可持续治理和生态调控技术(赵紫华, 2016)。值得注意的是生物入侵通常与大量的理论数学和数学模型相结合, Tilman (2004)就提出了入侵生物竞争模型和资源波动假说。深层次的理论研究正是目前所欠缺的,尤其是理论生态学和数学生态学的结合能够为生物入侵研究注入新的活力,例如目前国际上应用较多的马尔科夫过程、元胞自动机、适应性动态、捕食动态、传染病(SIR)模型等,新的模型

和理论正是当前急需加强的新领域和新方向。最终,通过理论、方法、实践和数学上的论证,能在理论上揭示外来物种的引入、定殖、入侵、归化过程,并采取最优的技术对外来物种入侵进行生态修复,构建以生态系统功能和生态系统服务为核心的外来物种管理体系,从而实现外来物种的精准控制和有效防范(Sharov & Liebhold, 1998; Hooper et al., 2005)。

本专栏由赵紫华博士与潘绪斌博士组稿,希望能对生物入侵领域研究有所启示。在此过程中,英国巴斯大学 Ben Ashby 博士,韩国首尔大学 Yerim Lee 博士,南非斯坦伦布什大学 Pietro Landi 博士,兰州大学李维德教授、岳东霞教授、马智慧副教授,西北民族大学刘华教授、王文婷副教授,扬州大学凌智教授、张来教授,中国农业大学赵磊副教授、高峰副教授、崔洪莹博士、秦誉嘉博士,南京林业大学时培建博士,中国科学院东北地理与农业生态研究所常亮博士,中国科学院烟台海岸带研究所高猛博士,中国科学院动物研究所欧阳芳博士,中国检验检疫科学院潘绪斌博士、姜帆博士、王聪博士,河南大学刘志广副教授,广东工业大学韩晓卓副教授,中国科学院西北生态环境资源研究院郭建军博士,福建农林大学陈李林博士,以上同仁积极参与了中国农业大学与合肥工业大学联合举办的“Population Ecology and Biological Invasion Workshop”,并提供了宝贵意见,特此致谢。衷心感谢各位学者不吝赐稿,也感谢《植物保护学报》编辑部的辛勤劳动和付出,感谢大家的无私奉献!

参考文献 (References)

- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JR, Richardson DM. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7): 333–339
- Davis M, Chew MK, Hobbs RJ, Lugo AE, Ewel JJ, Vermeij GJ, Brown JH, Rosenzweig ML, Gardener MR, Carroll SP, et al. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature*, 474(7350): 153–154
- Epanchin-Niell RS, Hastings A. 2010. Controlling established invaders: integrating economics and spread dynamics to determine optimal management. *Ecology Letters*, 13(4): 528–541
- Gaertner M, Biggs R, Te Beest M, Hui C, Molofsky J, Richardson DM. 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions*, 20: 733–744
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current

- knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1): 3–35
- Hui C, Richardson DM. 2017. *Invasion dynamics*. Oxford: Oxford University Press
- Hui C, Richardson DM. 2018. How to invade an ecological network. *Trends in Ecology & Evolution*, DOI: 10.1016/j.tree.2018.11.003
- Hui C, Richardson DM, Pyšek P, Le Roux JJ, Kučera T, Jarošík V. 2013. Increasing functional modularity with residence time in the co-distribution of native and introduced vascular plants. *Nature Communications*, 4: 2454
- Hui C, Fox GA, Gurevitch J. 2017. Scale-dependent portfolio effects explain growth inflation and volatility reduction in landscape demography. *Proceedings of National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(47): 12507–12511
- Latombe G, Richardson DM, Pyšek P, Kučera T, Hui C. 2018. Drivers of species turnover of native and alien plants with different residence times vary with species commonness. *Ecology*, 99(12): 2763–2775
- Liu SS, de Barro PJ, Xu J, Luan JB, Zang LS, Ruan YM, Wan FH. 2007. Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318(5857): 1769–1772
- Lloret F, Medail F, Brundu G, Camarda I, Moragues E, Rita J, Lambdon P, Hulme PE. 2005. Species attributes and invasion success by alien plants on Mediterranean islands. *Journal of Ecology*, 93(3): 512–520
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5): 223–228
- Lodge DM, Williams S, MacIsaac HJ, Hayes KR, Leung B, Reichard S, Mack RN, Moyle PB, Smith M, Andow DA, et al. 2006. Biological invasions: recommendations for US policy and management. *Ecological Applications*, 16(6): 2035–2054
- Lu M, Hulcr J, Sun JH. 2016. The role of symbiotic microbes in insect invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 487–505
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689–710
- Pyšek P, Jarosik V, Hulme PE, Kühn I, Wild J, Arianoutsou M, Bacher S, Chiron F, Didziulis V, Essl F, et al. 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(27): 12157–12162
- Rojas-Sandoval J, Acevedo-Rodriguez P. 2015. Naturalization and invasion of alien plants in Puerto Rico and the Virgin Islands. *Biological Invasions*, 17(1): 149–163
- Rouget M, Robertson MP, Wilson JR, Hui C, Essl F, Renteria JL, Richardson DM. 2016. Invasion debt: quantifying future biological invasions. *Diversity and Distribution*, 22: 445–456
- Roura-Pascual N, Sanders N, Hui C. 2016. The distribution and diversity of insular ants: do exotic species play by different rules? *Global Ecology and Biogeography*, 25: 642–654
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 32: 305–332
- Saul WC, Jeschke JM. 2015. Eco-evolutionary experience in novel species interactions. *Ecology Letters*, 18(3): 236–245
- Sharov AA, Liebhold AM. 1998. Bioeconomics of managing the spread of exotic pest species with barrier zones. *Ecological Applications*, 8: 833–845
- Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4): 170–176
- Simberloff D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 81–102
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30): 10854–10861
- Vilcinskis A, Stoecker K, Schmidtberg H, Rohrich CR, Vogel H. 2013. Invasive harlequin ladybird carries biological weapons against native competitors. *Science*, 340(6134): 862–863
- Wan FH, Yang NW. 2016. Invasion and management of agricultural alien insects in China. *Annual Review of Entomology*, 61: 77–98
- Zhao ZH. 2016. From “integrated pest management” to “ecologically based pest management”. *Science Bulletin*, 61(18): 2027–2034 (in Chinese) [赵紫华. 2016. 从害虫“综合治理”到“生态调控”. *科学通报*, 61(18): 2027–2034]
- Zhao ZH, Reddy GVP, Hui C, Li BL. 2016. Approaches and mechanisms for ecologically based pest management across multiple scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 230: 199–209

(责任编辑: 李美娟)