



入侵生态学最新研究动态

吴昊^{①②}, 丁建清^{①*}

① 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074;

② 中国科学院大学, 北京 100049

* 联系人, E-mail: dingjianqing@yahoo.com

2013-04-16 收稿, 2013-08-07 接受, 2014-01-16 网络版发表

国家重点基础研究发展计划(2012CB114100)资助

摘要 生物入侵是生态学研究热点问题. 近年来, 诸多研究在入侵机理及入侵后效等方面取得一系列进展. 在全球变化背景下, 外来生物凸显出形式更为多样的入侵过程并为入侵生态学带来新的挑战. 本文紧扣生物入侵的发生机理、途径及其生态学后效等关键问题, 从入侵机制、生物入侵对生态系统及人类健康的影响、全球变化下的入侵响应等方面介绍了入侵生态学近期取得的最新进展; 指出在入侵生态学未来的研究中, 生物入侵与人类健康、全球变化下的入侵态势、水域生态系统中的外来生物入侵等问题将会引起更大重视.

关键词

生物入侵
入侵机制
生物多样性
人类健康
全球变化

自然界中, 由于资源有限性、天敌控制以及地理隔离等因素^[1], 每个物种都被局限在一定的生存范围之内. 伴随经济贸易全球化和国际旅游的迅猛发展, 同时在全球变化的背景下, 一些本土生物被直接或间接引入到新的环境中, 构成生物入侵, 对全球经济和环境产生严峻影响, 尤其威胁生态系统和生物多样性^[2,3]. 近年来, 随着各国对生物入侵问题的高度关注, 入侵生态学研究领域取得了许多重要进展. 本文综述了自 2010 年以来国际重要刊物, 包括 *Science*, *Nature*, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 和 *Ecology Letters* 等关于入侵生态学研究最新动态, 以期为今后的研究提供参考和借鉴.

1 外来生物入侵机制

外来生物之所以能够在新的环境中入侵成功, 其策略和机制非常复杂, 既受到自身属性和功能(遗传、进化和生理等)的影响, 同时也与外界环境中的生物和非生物因素(种间互作、群落可入侵性等)息息相关. 深入研究外来生物入侵机制对入侵种的早期预测、限制传播以及入侵生态系统的恢复与管理均具

有重要的指导意义.

1.1 遗传学机制

物种表型是遗传物质和外界环境共同作用的结果, 许多外来种在不同生境中显示出大量的表观变异, 然而相对于原产地种群而言, 入侵种群的遗传多样性水平通常较低^[4,5]. 从遗传基因层面探讨生物入侵的分子基础、认识入侵种表型可塑性的分子调控机制对于揭示外来生物入侵的生态遗传学基础及入侵种群快速进化等问题有重要意义.

Gao 等人^[4]通过对恶性入侵种——空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 甲基化敏感扩增多态性 (methylation sensitive amplification polymorphism, MSAP) 分析认为, 相对于原产地种群而言, 入侵种群内遗传多样性虽然极低, 但具有大量 DNA 甲基化多态性; 同时通过对空心莲子草转录组的 *de novo* 测序(从头测序)鉴别出近 2000 个能在水、陆生境下差异表达的基因. 说明空心莲子草并不是通过个体遗传变异来快速适应环境, 由 DNA 甲基化修饰引起的基因表达差异才是其具备水陆两生特性的重要遗传学基础. Krebs 等人^[6]利用随机扩增多态性 DNA

引用格式: 吴昊, 丁建清. 入侵生态学最新研究动态. 科学通报, 2014, 59: 438–448

Wu H, Ding J Q. Recent progress in invasion ecology (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 438–448, doi: 10.1360/972013-450

(random amplified polymorphic DNA, RAPD)标记技术对比分析了德国和瑞士 7 个不同区域入侵种虎杖(*Fallopia japonica* var. *japonica*)、本土种大虎杖(*F. sachalinensis*)以及它们的杂交体虎杖(*F. bohemica*)的遗传多态性,结果也表明,入侵虎杖种群均具有相似的 RAPD 类型,而本土种群具备更多种类基因型。贝叶斯聚类将 3 种虎杖的基因型划分为相互隔离的 3 个聚类群,其中大部分杂交虎杖同属于一个与亲本不同的单独基因类群,且杂交体虎杖分布格局与入侵虎杖的分布趋于一致,表明入侵虎杖通过种间杂交的方式减少其自身基因变异并制造出新的基因型,杂交体间的有性繁殖以及多次引入加速虎杖入侵。Hodgins 等人^[7]利用寡核苷酸生物晶片检验了豚草(*Ambrosia artemisiifolia*)原产地种群和入侵种群之间的基因表达差异,认为豚草体内的“候选基因”(candidate genes)在其表型可塑性过程中起了很大作用,它们与豚草次生代谢产物合成、环境胁迫响应以及对外源异物的解毒作用紧密相关,特别是在光胁迫环境中,“候选基因”成为豚草在原产地和入侵地生长差异的潜在基础。这些研究表明,大多数外来物种的遗传物质多样性及变异度较低,表型可塑性的原因在于入侵种基因表达过程中受到多种形式的分子修饰,或者外源环境诱导是其基因差异性表达的必要条件。

限制入侵生物遗传多样性的原因很多,其中广为接受的是“基因瓶颈”(genetic bottlenecks)效应^[5,8,9],即由于外界环境变化导致物种个体数量急剧减少,种群的等位基因频率也随之发生急剧改变,群体数量消长从而对物种遗传组成造成影响。Zhang 等人^[8]采用扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)技术抽样分析了水生入侵植物凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)54 个种群的 1140 株无性繁殖体,结果显示,80% 的入侵种群仅含 1 个单独的克隆型,依然表现出极低的遗传多样性。例如,入侵种群中广泛分布的克隆型“W”能够使其忍受入侵地极端低温环境,而变动的环境起到“瓶颈”筛选作用,进一步提高“W”基因的比例,降低凤眼莲入侵种群遗传多样性。“基因瓶颈”效应也适用于入侵动物种群,有研究表明,“基因瓶颈”在削弱入侵澳大利亚西部的紫翅椋鸟(*Sturnus vulgaris*)种群和入侵非洲西部塞内加尔的黑鼠(*Rattus rattus*)种群遗传多样性过程中同样扮演了重要角色^[5,9]。

通过分析入侵种遗传物质结构特征,准确鉴定入侵种群来源已广泛引起诸多学者的兴趣。Lombaert 等人^[10]利用微卫星标记技术分析入侵种异色瓢虫(*Harmonia axyridis*)基因型,发现存在于北美东北部的入侵种群能充当“桥头堡”(bridgehead)作用,加速入侵种群的生态适应性。Perdereau 等人^[11]标记了入侵法国的美洲散白蚁(*Reticulitermes flavipes*)原产地种群线粒体 DNA 的细胞色素氧化酶 II (cytochrome oxidase II, CO II)区域和 15 个微卫星位点,结果显示,所有的线粒体 DNA 单倍型共同出现在法国和美国南部的路易斯安那州,表明入侵的美洲散白蚁种群起源于美国南部。Ježić 等人^[12]标记了入侵克罗地亚和斯洛文尼亚的栗疫病菌(*Castanea sativa* Mill)180 个样本的 11 个序列片段,识别出两大聚类群共 66 种单倍型,通过对比分析认为,欧洲北部的意大利是入侵栗疫病菌种群的主要来源地。

1.2 适应性进化机制

入侵种究竟是在入侵后才表现出生物适应性改变(post-introduction adaptation)还是在入侵前已经适应(prior-adaptation)目前依然存在争论^[13]。大多数入侵物种表现出“后适应”进化,如莠竹(*Microstegium vimineum*)在由中国入侵到美国之后,其生物量和生存率分别提高了 46% 和 7.4%,入侵地群落丰富度和光照等生物或非生物因素诱导了莠竹的“入侵后进化”(post-introduction evolutionary)^[14]。Qin 等人^[15]研究了入侵中国的飞机草(*Chromolaena odorata*)种群,结果显示,中国本土植物种子萌发对飞机草化感作用敏感,说明飞机草在入侵后调整了生物学适应性,进化出新化学武器,推动其成功入侵。Sol 等人^[16]对比分析了全球 2700 多例禽流感病毒入侵并建立种群动态模型,认为尽管在某些情况下,禽流感病毒的高种群增长率是其入侵优势,但入侵成功之后其更倾向于选择将高繁殖率留给下一代,这种入侵后的适应性进化能够减少在不确定情况下入侵种群繁殖失败的损失,增加后代适应新环境的机会。然而热带红火蚁(*Wasmannia auropunctata*)的入侵过程有着不同的表现。Rey 等人^[13]通过野外观察和建立种群分布模型发现,热带地区的红火蚁在其入侵地中海区域的以色列之前,就已经发生了适应性改变,使其能够在入侵地南方的极限低温下生存,表现出明显的“前适应”策略。

生物入侵同时亦导致本土物种进化出相应的生物适应性. 毛茛叶甲(*Pyrrhalta viburni*)在入侵地(北美)生境中取食大量荚蒾属(*Viburnum*)植物, 并在取食过的荚蒾茎秆伤口上产卵. 然而 Desurmonta 等人^[17]通过野外试验发现, 毛茛叶甲原产地的荚蒾由于存在被损伤的历史, 因此做出适应性进化, 它们能够通过迅速愈合伤口从而挤碎毛茛叶甲的卵, 防止进一步的损害; 而北美本土的荚蒾没有进化历史, 对于损害的反应微弱, 因此雌性毛茛叶甲选择在其上大量产卵, 加速入侵.

1.3 生理响应机制

入侵生物通过调节其自身生理代谢途径, 加速入侵进程. 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)在入侵地中国表现出对本土物种强烈的抑制作用, 而在原产地墨西哥, 这种抑制作用很弱. 野外调查和控制实验发现, 入侵地和原产地紫茎泽兰体内的挥发性化合物(volatile organic compounds, VOC)组成发生很大变化, 暗示紫茎泽兰入侵与体内挥发性化合物的生理代谢变化是关联的^[18]. 此外, 紫茎泽兰入侵种群还通过生理响应选择了快速偿还型能量利用策略, 即提高叶片氮浓度和比叶面积, 较高的氮素分配增强了紫茎泽兰入侵种群的光合能力, 进而导致高的光合能量利用效率和短的成本偿还时间, 有利于入侵种加快生长和提高活力^[19]. 原产于欧洲的双子叶植物毛蕊花(*Verbascum thapsus*)在入侵美国后, 其体内的环烯醚萜苷类(iridoid glycosides)化学防御物质的分布发生显著性变化, 在原产地中, 毛蕊花新叶中的环烯醚萜苷类含量比老叶高 2 倍, 而在入侵地, 新叶比老叶高了 6.5 倍, 说明在入侵地中毛蕊花将化学防御物质优先用于保护新叶, 通过生理响应重新分配资源物质来优化防御体系^[20]. 入侵美国的乌桕(*Triadica sebifera*)同样表现出显著的生理响应现象, 相对于原产地中国, 乌桕在入侵地具有更大的总生物量和地表生物量, 并采取“地上优先”的资源分配策略提高对地上成虫取食的耐受性^[21], 选择增强耐受性而降低抵抗性, 补偿生长十分旺盛^[22]; 同时, 生化测定表明, 乌桕入侵种群的类黄酮含量升高而单宁含量下降, 不同类型化学防御物质之间存在权衡, 说明乌桕通过在入侵地调节生理代谢过程, 将构建抗性所节余的部分资源用于生长繁殖, 进而提高其入侵竞争力^[23]. 在北美地区, 入侵边缘区(已经建群

65 年)的金银花(*Lonicera japonica*)比入侵核心区(已经建群 100~150 年)拥有更高的生长特性, 边缘区种群个体分枝数和生物量分别高于核心区种群的 36% 和 30%, 表明在入侵边缘地带, 入侵物种虽然建群时间较短, 但通过生理响应产生更高的生长能力来扩大入侵区域^[24].

入侵生物同样也可以诱导本土物种的生理代谢发生改变, 合成某些次级代谢产物以促进入侵进程. 例如, 真菌长梗细帚霉(*Leptographium procerum*)是由红脂大小蠹(*Dendroctonus valens*)携带从美国入侵到中国, 并在中国形成了独特单倍型, 使其具有在中国寄主油松上的较强竞争能力, 同时它还能显著诱导寄主油松产生红脂大小蠹聚集信息素三萜烯(3-carene), 从而协助入侵, 这种新型的虫菌共生入侵现象也加剧了红脂大小蠹在入侵地发生变异后重返原产地危害健康寄主树木的风险^[25].

1.4 种间互作机制

入侵物种的出现可能打破原有的生产者-消费者-分解者的稳定状态, 改变入侵种与本土种, 甚至本土物种之间的固有关系, 重新建立种间或种内的动态平衡.

生态位机遇理论认为, 外来生物成功入侵主要依赖于资源可利用性以及其天敌的丰富度^[26]. 天敌释放假说(enemy release hypothesis, ERH)也认为物种入侵成功主要是脱离了原产地天敌的控制^[27], 天敌通过捕食行为提供生物抵抗力来对抗外来入侵者^[28]. 芹叶牻牛儿苗(*Erodium cicutarium*)20 年来由于适应了入侵区适宜的气候条件以及缺乏草食性天敌, 已成为美国亚利桑那州东南部沙漠生态系统中优势度最大的入侵物种; 在美国夏威夷州, 由于人为驱赶有蹄类草食性动物, 外来种植物千里光(*Senecio madagascariensis*)减少了被捕食的几率, 盖度由小于 0.01% 迅速增加到 14.7%, 促使其入侵成功^[29]; 小颖短柄草(*Brachypodium sylvaticum*)在由欧亚大陆传播到美国后, 同样由于缺乏天敌捕食, 目前已广泛入侵美国森林、草原和海岸带等生态系统^[27]. 当然, 入侵种和捕食者之间的关系也受到各自种群密度的影响. 新西兰蜗牛(*Potamopyrgus antipodarum*)入侵过程与其天敌小龙虾(*Pacifastacus leniusculus*)的密度密切相关, 在小龙虾密度较小(<0.2 个/m²)的环境下, 蜗牛可以成功入侵, 而当小龙虾密度超过 0.2 个/m²时,

蜗牛则很难建群^[28]。此外,入侵种通过多种方式来抵抗捕食者。例如,入侵旧金山的互花米草(*Spartina alterniflora*)与本土同属种大米草(*Spartina foliosa*)杂交后,适口性下降,能够减少被本地草食性动物牧鹅(grazing geese)捕食的几率,以加速其入侵扩散能力^[30];入侵植物矢车菊(*Centaurea cyanus*)被入侵地草食性动物取食后,导致草食性动物生长缓慢,这种草食性动物在生物地理学上的差异性表现为矢车菊提供了入侵机会^[31]。

自然群落中,除了捕食,物种对于有限资源的竞争也是常见的种间互作关系^[32]。Rinella 等人^[33]在美国蒙大纳州矢车菊入侵严重的草原系统中人为引入3种本土植物进行连续观测,在起初的3年多时间内,矢车菊具有很高的种群密度,然而本土种最终削弱了入侵者的优势地位,尤其是本土种偃麦草(*Thinopyrum intermedium*),15年内共通过竞争作用削减了矢车菊93%的生物量,表明虽然入侵者在短期内可以通过强大的竞争能力压制本土种,但究竟能否在较长时间维持其入侵优势地位尚待进一步探究。竞争并不一定导致本土种灭绝,非对称的生物交互作用(比如二者的生长率、死亡率、扩散能力以及对于捕食者反应的差异)促使入侵种和本土种可能在入侵生态系统中共存^[32,34]。相对于本土种-入侵者而言,入侵种之间的竞争则相对较弱。飞廉(*Carduus nutans*)和节毛飞廉(*Carduus acanthoides*)是入侵美国的同属菊科植物,研究表明,二者并不存在显著竞争行为,在共同入侵区域,二者的种群密度均较低,由于共享传粉者等因素使得这两种入侵生物也能够在此共存^[35]。

入侵种与本土种互作产生的“避难所效应”(refuge effect)近年成为解释生物入侵的一个重要机理^[36,37]。入侵植物通过为本土广食性消费者提供避难所(比如提供良好的觅食条件、安全的栖息微环境等)而加大对其他本土植物的压力,从而调节入侵种和本土种之间的竞争关系,有利于外来植物入侵^[25],尤其是当外来者在入侵初期竞争能力较弱时,避难所效应更为明显。例如,瑞典 Skagerrak 海峡的入侵种钩苔藻(*Bonnemaia hamifera*)为本土等足类草食性动物提供良好生境避难所,加大了草食性动物对其他本土藻类的取食,减小本土种对入侵种的竞争压力,从而提升入侵种群增长率和丰度^[38]。入侵者的“避难所效应”同时也带来“阿利效应”(Allee effect)^[36],即

一些物种要依赖较大的种群密度才能完成配偶选择、躲避天敌、共同觅食等生存行为,随着种群密度上升,个体生长率反而增加,表现为“正种群密度依赖”(positive density dependence)。阿利效应对这些外来物种入侵过程中的建群期和扩散期至关重要^[38],因此人为移除入侵物种的部分个体,将入侵生物种群密度降至阿利阈值以下有利于入侵防治。

1.5 群落可入侵性

外来物种能否入侵成功在部分程度上依赖于本土生物群落的抵抗力和稳定性^[39],即群落可入侵性(invasibility),它同时也反映出本土群落生境对于外来物种定居和建群过程的易感性。群落可入侵性水平取决于群落自身结构及环境因素的共同作用,其中多样性-可入侵性关系已经广泛引起生态学者的兴趣^[40]。

Byun 等人^[41]利用控制实验和模型拟合相结合的方法研究了芦苇(*Phragmites australis*)入侵北美的过程,结果显示,相对于物种结构复杂的群落而言,结构较为单一的群落更容易被入侵,可能的原因是芦苇入侵后,群落内部发生生态位争夺和生态位分割,为其入侵提供有利条件,同时也表明,功能组同一性和物种多样性是评判群落可入侵性的优良指标。控制实验通常会认为多样性-可入侵性是一种负向关系,然而野外调查时发现二者之间同样会呈现出正相关关系,这主要是由时空差异性驱动的^[40]。Clark 等人^[40]利用仿真模型探索了30种外来物种入侵本土生物群落的过程,结果表明,在首次入侵时,群落多样性-可入侵性表现为负相关,但随着时间推移,本土种和入侵种均受到“入侵后进程(post-introduction processes)”(干扰、扩散和繁殖)的影响,多样性-可入侵性转变为正向关系,且二者随时间的变化速率主要依赖于外来物种的繁殖能力。

陆地生态系统的初级生产者通过与入侵者种间竞争来降低群落可入侵性。然而,Kimbro 等人^[39]研究发现,在海洋生态系统中,初级生产者与入侵者的竞争中通常失败,而草食性消费者的捕食作用在降低群落可入侵性过程中扮演重要角色。此外,海洋生物群落所处的生境状况以及入侵者的种类也会影响群落可入侵性。因此,准确区分究竟是竞争作用还是捕食作用制约了群落可入侵性具有重要意义。Pearson 等人^[42]也通过补偿和嵌套实验探讨了草食性消

费者对美国蒙大拿州中西部草原群落可入侵性的影响,发现由于啮齿类消费者地松鼠(*Spermophilus columbianus*)和鹿鼠(*Peromyscus maniculatus*)的存在,使得入侵种霜毛婆罗门参(*Tragopogon dubius*)的物种丰度被压制在极低水平,1 m²样方中其平均盖度不足0.5%,并且这些草食性消费者还能显著降低霜毛婆罗门参的种子出苗率,阻碍其生长繁殖,从而降低草原群落可入侵性。

环境条件同样也影响群落多样性-可入侵性的关系。Ruijven 等人^[43]研究认为,干旱会导致群落抵抗力稳定性随生物多样性下降而降低,但在干旱扰动之后,群落的恢复力稳定性(盖度、生物量)反而增加,并且这种增加不依赖于生物多样性水平。Scharfy 等人^[44]探讨了植物-土壤的反馈作用对群落可入侵性的影响,发现当在瑞士本土群落土壤中添加入侵种巨大一枝黄花(*Solidago gigantea*)群落土壤提取液后,3种本土群落的生物量下降了31%~46%,同时,巨大一枝黄花入侵还导致土壤中细菌数量下降而真菌数量显著升高,表明植物-土壤交互作用提高了群落的可入侵性,同时也暗示巨大一枝黄花的入侵进程可能被本土群落土壤中某些病原细菌所制约。Cleland 等人^[45]采用氮素富集实验探讨了土壤氮素对群落可入侵性的影响,结果显示,氮素富集并不一定总是提高群落可入侵性,这还与入侵种自身属性有很大关系。入侵种丰度最高点出现在其与本土种功能特性高度相似的区域,而当入侵种和本土物种功能特性差异较大时,较高的氮素含量也很难提高入侵种丰度。

2 生物入侵对生态系统和人类健康的影响

外来入侵生物影响自然环境和人类社会的很多方面。近年来,更多的研究关注生物入侵如何改变生态系统结构、如何影响生物多样性以及对人类健康的威胁。

2.1 改变生态系统结构

生态系统是由生物群落与无机环境构成的统一整体,不同类型的生态系统有其独特的结构和功能特点。入侵生物作为一种外来干扰机制介入到生态系统中,必然会对生态系统能量流动、物质循环、信息传递等功能产生影响。由于入侵种的优势地位,本土物种很难对生态系统的运行过程产生决定性作用,

导致入侵生物易形成小生境并逐步改变系统的环境状况。Wright 等人^[46]对澳大利亚南部有盾叶蕨藻(*Caulerpa taxifolia*)入侵和无入侵的生境做了对比,结果发现,相对于没有入侵的地域,盾叶蕨藻入侵生境具有水流缓慢、水体溶氧量低、淤泥沉淀物增多等特点,改变了入侵地小生境。同时,不同入侵生物对生态系统影响的大小和方向也存在差异^[47]。Vila 等人^[47]分析了全球范围内135个入侵植物类群对本土种、群落和生态系统的影响,结果表明,虽然生态系统总体水平的物种丰富度下降,但是某些系统的初级生产力和一些生态过程反而被加强,比如固氮入侵植物的出现增强了生态系统的氮素循环能力。此外,入侵美国的原生动物亚洲环毛蚓(*Asian Aemylus agrestis*)也影响到其所在的土壤生态系统。亚洲环毛蚓在入侵地能够灵活转换摄食行为,并与土壤中的革兰氏阳性菌共生,从而加快其对于有机物的消化分解,改变土壤系统的稳态,以利于入侵^[48]。除了入侵植物和动物,外来微生物同样入侵各种生态系统,如蓝细菌(cyanobacteria)、根瘤菌(rhizobial bacteria)、菌根真菌(mycorrhizal fungi)等已经广泛入侵世界各处。入侵微生物具备高增长率、高资源利用率和强竞争力的特点,并倾向于入侵生物多样性水平较低的生态系统^[49]。因此,在未来制约生态系统功能的入侵物种中,微生物入侵比率可能增加。

2.2 影响生物多样性

生物多样性是生物群落长期会聚过程的结果。入侵种可以通过直接或间接作用影响全球生物多样性。在美国夏威夷季节性旱区森林,裂稈草(*Schizachyrium condensatum*)入侵带来林区火灾,造成本土物种盖度和丰富度的急剧下降;在燃烧后的林地上,固氮树种火树(*Morella faya*)二次入侵,土壤含氮量大增,促进矿质营养循环,为新的入侵物种提供沃土,严重威胁本土物种多样性^[50]。在加利福尼亚州,入侵植物矢车菊(*Centaurea solstitialis*)通过增强其资源利用效率,大量排挤本土物种密花山矾(*Hemizonia congesta*),造成密花山矾种群丰度大规模下降和生物量的减少^[51]。

入侵生物在总体水平上降低了本土种的生物多样性,然而生物入侵对于多样性的限制性作用同时也受到时间、干扰等外界因素的制约。在生物入侵初期,外界干扰可能为入侵创造一个有利的环境资源

波动,加速首次入侵,但随着时间的推移,入侵态势逐渐趋于稳定,此时外界干扰则会打破入侵系统的稳态,对入侵产生抑制作用,有利于本土生物多样性的恢复^[52]. Richardson 等人^[53]调查了美国俄勒冈州西部海拔 500 km 梯度范围内的 10 个牧草样地,并量化无机环境、入侵种和本土种三者关系.研究表明,在低海拔区,水分适宜,入侵物种通过干扰植被盖度,使土壤暴露,地表温度上升,水分蒸发加大,从而不利于本土物种幼苗生长,降低多样性水平;而在较高海拔区域,环境条件恶劣,在这些逆境中,入侵生物可能作为先锋物种改善了土壤营养条件,对于本土植物建群起到一定的推动作用.

尽管生物入侵已经严重威胁到全球生物多样性,但生物入侵在较大时空尺度上是否会造成生物多样性灭绝却依然值得商榷. Powell 等人^[54]对夏威夷州、密苏里州和佛罗里达州的 3 种入侵植物群落进行了对比分析,研究结果表明,即随着取样面积的上升,入侵所带来的生物多样性下降趋势被削弱.在野外取样中也发现,在 1 m² 和 10 m² 的样地中,入侵区和非入侵区物种丰富度差异显著;当取样面积达到 100 m²,两个区域之间的物种丰富度差异被缩小;而当取样面积扩大到 1000 m² 时,入侵地和非入侵地的物种丰富度非常接近,无显著性差异.说明在较大空间尺度上,生物入侵并不一定会造成生物多样性的灭绝. Gilbert 和 Levine^[55]也从较大时间尺度阐述了入侵对生物多样性的影响,通过分析车前草 (*Plantago erecta*)、鼠尾草 (*Salvia columberiae*) 等欧洲杂草入侵美国加利福尼亚州的过程,认为入侵种主要通过缩减本土种的避难所规模和阻断避难所之间的连通性来加速入侵.然而数学模型表明,在该区域由于入侵导致主要本土物种完全灭绝至少需要几百年以上的时间序列,即在较短时间内,生物入侵并不能造成本土生物多样性的灭绝.

2.3 威胁人类健康

许多入侵物种倾向于分布在人类干扰活动较大或人口中心区域,直接或间接地对人类健康构成威胁.金银花 (*Lonicera maackii*) 是入侵北美的主要灌木之一,它能够吸引花蜱 (*Amblyomma americanum*) 种群,而花蜱是艾利希体菌 (*Ehrlichia ewingii*) 的携带者.由于金银花大量入侵白尾鹿 (*Odocoileus virginianus*) 活动区域,使得花蜱叮咬白尾鹿的几率上升,艾利希

体菌进入鹿血中,并通过人和鹿的接触最终使人致病^[56]. 入侵北美的西尼罗河病毒 (west Nile virus, WNV) 长期以来也对该地区人类健康造成很大的负面影响.在入侵区, WNV 快速适应感染当地的病毒传播者——蚊子,且 WNV 在城镇化区域传播速率最高,因为其寄主和病菌传播者多集中在人类活动地带.例如,美洲知更鸟 (*Turdus migratorius*) 喜欢在人类活动改变过的景观区筑巢繁殖,成为蚊子叮咬对象,加速病毒传播^[57]. 入侵美国俄克拉荷马州的杜松 (*Juniperus rigida*) 不但消耗放牧区大量水分造成牧草减产,而且排放高密度的致敏性花粉,诱发人类疾病,同时杜松也为蚊子提供了栖息地,加剧蚊子体内 WNV 病毒扩散^[58].

许多媒介性疾病如疟疾、乙脑、登革热病等都与入侵生物的发生息息相关,仅登革热病一项每年就有 100 多个国家的超过 5000 万人口被传染^[59]. 入侵生物能够通过影响媒介物种加剧病原体扩散,从而威胁人类健康,但入侵生物与媒介物种之间绝非简单的相关关系. Conley 等人^[60]通过对美国密苏里州东部金银花入侵群落分析认为,金银花能够吸引白纹伊蚊 (*Aedes triseriatus*) 在其上产卵繁殖扩散 La Crosse 病毒,但是这种吸引能力与金银花密度有关,当金银花种群密度上升时,白纹伊蚊的产卵率呈显著下降趋势.入侵生物与人类健康的关系虽然密切,但其大部分是通过入侵生物-生境变化-媒介物种-病菌扩散这样的间接途径逐步发挥功效.因此在探究二者关系时应紧扣食物链及群落中的每一个环节,充分认识各个环节的作用,从整体上遏制生物入侵对人类健康的危害.目前,部分学者已针对入侵-人类健康反应途径的某些环节进行了研究.如 Walker 等人^[59]发现,沃巴赫氏菌 (wMelPop-CLA) 能入侵到登革热病的传播媒介埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 体中,诱导伊蚊细胞质发生不协调性再生,并通过母系遗传抑制其种群扩增,在抑制病原体传播途径中起到一定作用,降低人类患登革热病的风险;而在北美金银花的入侵地带,当人为移除金银花后,通过检测分析,病原体传播者白尾鹿血液中的病原菌含量显著下降,该地区人类感染艾利希体病的几率明显降低^[36]. 这些研究表明,虽然多数情况下入侵生物并不是威胁人类健康的重大媒介性疾病的源头,但是其作为“传染源-传播途径-易感人群”链条的中间环节,对病原菌的增殖与扩散起到推动作用,因此,

控制外来物种入侵势将成为维护人类健康的重要途径之一。

3 全球变化下的生物入侵

全球变化是指由于自然、人为等因素引起的全球性环境变化,它主要包括大气组成变化、全球气候变化以及由于人口、经济和社会压力而引起的土地利用方式的改变。全球变化背景下的大尺度环境扰动为外来生物扩散和入侵提供了有利途径,其中,气候变化和人类活动(经济一体化、国际交往等)对生物入侵进程的影响尤为明显。

3.1 气候变化对生物入侵的影响

环境波动、气候变化是加速生物入侵进程的重要驱动力。气候变化能够增加生境条件的紊乱水平,从而提升入侵风险^[61]。在全球气候变化趋势的影响下,入侵物种表现出比本土种更为强烈的响应机制^[62]。

Sorte 等人^[63]调查了美国加州 Bodega 海港的海洋底栖动物群落,研究表明,该区域的外来物种能够忍受更高的海水温度上升,对本土物种造成负面影响更强烈,因此,在过去 40 年海洋变暖进程中,入侵生物的主导作用被进一步增强。实验室内模拟海洋升温也出现类似状况,当温度升高 3℃ 和 4.5℃ 时,入侵物种生长更为活跃。同时,Sorte 等人^[62]还对美国陆生、水域生态系统的 157 种入侵生物和 204 种本土生物做了对比,结果显示,在气候变化导致的温度上升和二氧化碳浓度升高的条件下,入侵生物能够很快适应,表现出比本土物种优越的耐受性,从而积极扩增。而且,水域生态系统的入侵种对于气候变化的响应高于陆生生态系统。暗示随着全球气候变化,水域生态系统将面临更为严峻的入侵威胁。

气候变化也影响了入侵生物的生态位转化。经典生态位理论认为,自然环境下由于资源限制性以及各生物都有其特殊结构、生理和行为,因此每个物种的生态位是固有的、稳定的。但这些理论大多来源于对营养生态位的研究结果,并不能认为物种的气候生态位也同样被限制^[64],探究入侵生物在原产地和入侵地之间不同的气候生态位表现是预测入侵风险的关键^[65]。Petitpierre 等人^[65]在较大尺度上对入侵欧亚大陆、北美和澳大利亚的 50 种陆生植物做了气候生态位保守性测验。结果表明,只有不到 15% 的陆生入侵植物的气候生态位发生拓展,而且其拓展的

生态位幅度仅为 10% 左右。Petitpierre 等人^[65]据此认为,陆生入侵者在大尺度上很难转换其气候生态位。然而,Webber 等人^[64]对此持相反态度,认为当生物被引入到新的环境中,入侵物种可能脱离原产地生物和非生物条件的限制,而突破固有的气候生态位,主要原因有:(i) 在新的气候变动压力下,生存压力促使入侵物种形成能够适应变动的生态系统的能力;(ii) 入侵生物由于逃离了天敌控制,而将更多的资源分配到用于适应新气候条件,或者新的气候环境是一种有力的生境干扰模式。

入侵物种在气候变化条件下的一系列持续性的优化生长繁殖响应,将加剧生物入侵对生态系统的负面作用。Willis 等人^[66]分析了美国马萨诸赛州 Concord 镇 150 年来的植物和物候数据,结果表明,自 1850 年以来,该区温度平均升高 2.4℃。相对于本土种而言,该区域入侵物种迅速适应气温变化,在过去 100 年里,入侵种开花期平均提前 11 d,如洋甘菊(*Matricaria chamomilia*)的花期竟提前 23 d,而本土物种的花期依然和 1900 年左右水平一致。极端气候条件也影响入侵种的无性繁殖能力。在美国加州 Solano 镇的许多池塘中,由于极端气候变化,本土种和入侵种的种群密度和种子繁殖能力均下降,然而一些主要入侵种如大麦(*Hordeum marinum*)和多花黑麦草(*Lolium multiflorum*)等的无性繁殖能力迅速增强,并进一步占领原来的本土种生活区,加速入侵^[67]。Fridley^[68]调查了美国东部落叶林,发现在全球气候变暖的作用下,林中入侵植物通过提前其叶芽萌发时间和延缓老叶衰落时间来增加碳素吸收率,加速其自身营养循环,积累更多生物量。在气候变化条件下,入侵生物可能通过快速适应,减少了非生物因素制约,并利用极端气候削弱本土物种抵抗性,通过非生物和生物的综合途径增强其生长繁殖能力,推动入侵进程。

此外,全球气候变化也会影响到入侵植物与天敌昆虫的多级营养关系,从而间接影响植物入侵。Lu 等人^[69]通过野外调查和田间模拟增温实验,探讨了气候变暖对空心莲子草与其天敌互作关系的影响,研究表明,二者在空间分布上存在差异,空心莲子草对低温的耐受能力较高,而莲草直胸跳甲(*Agasicles hygrophila*)对低温的耐受能力低于空心莲子草,因此,在较高纬度地区,植物入侵态势将因缺乏天敌昆虫而加剧(天敌“逃逸”)。

3.2 人类活动加速入侵进程

日益增长的全球化贸易和发达的国际旅游使得外来生物入侵的几率大幅度上升. 壶菌(*chytrid fungus Batrachochytrium dendrobatidis*)是对两栖动物有致死性的病原菌, 已导致全球超过 200 种两栖动物的严重减少或绝灭. Liu 等人^[70]通过 5 年来对中国 10 个省区两栖动物壶菌的野外采样和实验室分析, 并结合壶菌在 80 多个国家的精确分布资料, 探索了壶菌的分布格局与因素之间的关系, 结果显示, 该病原菌的分布随贸易量以及外来两栖动物宿主的分布增加而上升. 红火蚁(*Solenopsis invicta*)是在 20 世纪由偷渡者的货船无意间引入到美国南部的, 现在已经扩散到世界其他区域. Ascunce 等人^[71]通过对全世界范围内 75 个地点的 2144 个红火蚁种群不同位点基因进行分子标记分析, 发现至少有 9 个独立的种群已经入侵新的区域, 并且可能通过高速发达的交通运输条件入侵到中国台湾. Kajita 等人^[72]对比分析了入侵美国的七星瓢虫(*Coccinella septempunctata*)的繁殖体大小、繁殖体数量和入侵位置, 并估算了线粒体 DNA 细胞色素氧化酶 I 区域(*cytochrome oxidase I*)的基因变异程度, 结果发现, 入侵种群的基因多样性与繁殖体大小、数量正相关, 而与最近入侵点的距离负相关, 表明多次的人类引入和短距离的入侵区扩张加速了七星瓢虫入侵.

杜松入侵美国俄克拉荷马州的过程则是由当地牧民的直接活动所造成的^[58]. 牧民为了保护牧草, 人为种植防护林以保持区域水土, 并控制火烧威胁, 结果导致该区域土壤分裂, 为杜松入侵提供了良好环境. 互花米草在 20 世纪 70 年代被引入到中国用于防治海岸侵蚀, 目前已在雷州半岛一带广泛分布, 并逐步入侵到东南沿海的红树林分布区, 使我国红树林保护和恢复面临重大生态和环境问题^[73]. 正常情况下, 由于红树林林冠郁闭度高, 互花米草很难在林下层形成入侵种群, 一般仅存活 10 周左右即死亡. 然而由于沿海居民从事海洋生物养殖等活动, 严重干扰和破坏了红树林系统, 使林冠层郁闭度降低, 为互花米草的成功入侵创造了有利条件. 这些人为活

动将加速互花米草的入侵, 未来很有可能取代咸淡水交汇区潮间带的红树林系统.

全球变化下频繁的人类活动给外来种提供了多种入侵机会和渠道, 并且这些贸易、旅游等行为引起的入侵危害具有潜伏性和持续性. 因此, 各个国家应及早根据实际情况制定适合于本区域的环境保护措施并加大出入境检疫力度, 协调好人类生产活动与自然生态环境保护的关系, 在第一时间将外来种的入侵威胁减到最小.

4 结语

经过近些年的发展, 入侵生态学在生物入侵机理、入侵后效以及入侵种对环境变化的响应等方面都取得了很大进步. 但是, 由于影响入侵生物的因素很多, 入侵生态学研究仍然面临很多挑战, 例如, 如何综合多重因素建立入侵生态学框架^[74], 以及如何建立较为完善的本土种-入侵种比较框架从而更加精细地确定影响入侵的因素等^[75].

入侵生态学是一门交叉学科, 除了生态学以外, 还与生物地理学、遗传学、进化学等密切相关. 入侵生物可以为这些学科提供很好的研究案例, 而这些学科的发展, 也为入侵生态学理论的完善奠定基础. 因此, 将其他学科的新理论和新技术有机地融合起来, 运用到生物入侵机理和生态学后效的研究中, 将有助于入侵生态学理论的发展. 例如, 表观遗传学、代谢组学和转录组学的迅猛发展为研究入侵生物的遗传和进化提供了新技术和新方法; 全球变化生物学的发展则从宏观尺度上, 为预测入侵生物的地理格局变化提供了新视角和新思路.

除了继续探讨入侵机制和生态学后效外, 入侵生物对人类健康的影响将继续成为今后的研究重点. 尽管目前已有部分研究揭示了入侵生物对人类媒介性疾病的影响, 但是媒介生物种类繁多, 而且入侵物种与媒介生物之间的相互作用过程目前尚未明晰. 应该从媒介生物的寄主选择性、入侵生物微环境条件以及二者互作关系等角度来更深层次阐明入侵生物与人类健康的关系. 此外, 其他一些对人类健康有直接或间接危害的有毒有害动植物将成为今后研究的重点.

参考文献

- 1 Keane R M, Crawley M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol*, 2002, 17: 164–170
- 2 Ding J Q, Mack R N, Lu P, et al. China's booming economy is sparking and accelerating biological invasions. *Bio Science*, 2008, 58: 317–324

- 3 Michael I, Westphal, Michael B, et al. The link between international trade and the global distribution of invasive alien species. *Biol Invasions*, 2008, 10: 391–398
- 4 Gao L X, Geng Y P, Li B, et al. Genome-wide DNA methylation alterations of *Alternanthera philoxeroides* in natural and manipulated habitats: Implications for epigenetic regulation of rapid responses to environmental fluctuation and phenotypic variation. *Plant Cell Environ*, 2010, 33: 1820–1827
- 5 Rollins L A, Woolnough A P, Sinclair R, et al. Mitochondrial DNA offers unique insights into invasion history of the common starling. *Mol Ecol*, 2011, 20: 2307–2317
- 6 Krebs C, Mahy G, Matthies D, et al. Taxa distribution and RAPD markers indicate different origin and regional differentiation of hybrids in the invasive *Fallopia* complex in central-western Europe. *Plant Biol*, 2010, 12: 215–223
- 7 Hodgins K A, Lai Z, Nurkowski K. The molecular basis of invasiveness: Differences in gene expression of native and introduced common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in stressful and benign environments. *Mol Ecol*, 2013, 22: 2496–2510
- 8 Zhang Y Y, Zhang D Y, Barrett S C H. Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Mol Ecol*, 2010, 19: 1774–1786
- 9 Konečný A, Estoup A, Duplantier J M, et al. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Mol Ecol*, 2013, 22: 286–300
- 10 Lombaert E, Guillemaud T, Thomas C E, et al. Inferring the origin of populations introduced from a genetically structured native range by approximate Bayesian computation: Case study of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Mol Ecol*, 2011, 20: 4654–4670
- 11 Perdereau E, Bagnères A G, Bankhead-Dronnet S, et al. Global genetic analysis reveals the putative native source of the invasive termite, *Reticulitermes flavipes*, in France. *Mol Ecol*, 2003, 22: 1105–1119
- 12 Ježić M, Krstin L, Rigling D, et al. High diversity in populations of the introduced plant pathogen, *Cryphonectria parasitica*, due to encounters between genetically divergent genotypes. *Mol Ecol*, 2012, 21: 87–99
- 13 Rey O, Estoup A, Vonshak M, et al. Where do adaptive shifts occur during invasion? A multidisciplinary approach to unravelling cold adaptation in a tropical ant species invading the Mediterranean area. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1266–1275
- 14 Flory S L, Long F R, Clay K. Invasive *Microstegium* populations consistently outperform native range populations across diverse environments. *Ecology*, 2011, 92: 2248–2257
- 15 Qin R M, Zheng Y L, Valiente-Banuet A, et al. The evolution of increased competitive ability, innate competitive advantages, and novel biochemical weapons act in concert for a tropical invader. *New Phytol*, 2013, 197: 979–988
- 16 Sol D, Maspons J, Vall-Ilosera M, et al. Unraveling the life history of successful invaders. *Science*, 2012, 337: 580–583
- 17 Desurmonta G A, Donoghue M J, Clement W L, et al. Evolutionary history predicts plant defense against an invasive pest. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 7070–7074
- 18 Inderjit, Evans H, Crocoll C, et al. Volatile chemicals from leaf litter are associated with invasiveness of a neotropical weed in Asia. *Ecology*, 2011, 92: 316–324
- 19 Feng Y L, Li Y P, Wang R F, et al. A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: A potential mechanism for the evolution of increased competitive ability. *J Ecol*, 2011, 99: 1116–1123
- 20 Alba C, Bowers M D, Huffaure R. Combining optimal defense theory and the evolutionary dilemma model to refine predictions regarding plant invasion. *Ecology*, 2012, 93: 1912–1921
- 21 Huang W, Carrillo J, Ding J Q, et al. Invader partitions ecological and evolutionary responses to above- and belowground herbivory. *Ecology*, 2012, 93: 2343–2352
- 22 Wang Y, Huang W, Siemann E, et al. Lower resistance and higher tolerance of invasive host plants: Biocontrol agents reach high densities but exert weak control. *Ecol Appl*, 2011, 21: 729–738
- 23 Wang Y, Siemann E, Wheeler G S, et al. Genetic variation in anti-herbivore chemical defences in an invasive plant. *J Ecol*, 2012, 100: 894–904
- 24 Kilkenny F F, Galloway L F. Adaptive divergence at the margin of an invaded range. *Evolution*, 2012, 67: 722–731
- 25 Lu M, Wingfield M J, Gillette N, et al. Do novel genotypes drive the success of an invasive bark beetle-fungus complex? Implications for potential reinvasion. *Ecology*, 2011, 92: 2013–2019
- 26 Allington G R H, Koons D N, Morgan Ernest S K, et al. Niche opportunities and invasion dynamics in a desert annual community. *Ecol Lett*, 2013, 16: 158–166
- 27 Roy B A, Coulson T, Blaser W, et al. Population regulation by enemies of the grass *Brachypodium sylvaticum*: Demography in native and invaded ranges. *Ecology*, 2011, 92: 665–675
- 28 Twardochleb L A, Novak M, Moore J W. Using the functional response of a consumer to predict biotic resistance to invasive prey. *Ecol Appl*, 2012, 22: 1162–1171
- 29 Kellner J R, Asner G P, Kinney K M, et al. Remote analysis of biological invasion and the impact of enemy release. *Ecol Appl*, 2011, 21: 2094–2104

- 30 Grosholz E. Avoidance by grazers facilitates spread of an invasive hybrid plant. *Ecol Lett*, 2010, 13: 145–153
- 31 Schaffner U, Ridenour W M, Wolf V C, et al. Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology*, 2011, 92: 829–835
- 32 Schwinning S, Kelly C K. Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. *Funct Ecol*, 2013, 27: 886–897
- 33 Rinella M J, Mangold J M, Espeland E K. Long-term population dynamics of seeded plants in invaded grasslands. *Ecol Appl*, 2012, 22: 1320–1329
- 34 Dangremond E M, Pardini E A, Knight T M. Apparent competition with an invasive plant hastens the extinction of an endangered lupine. *Ecol*, 2010, 91: 2261–2271
- 35 Rauscher E S J, Shea K. Invasional interference due to similar inter- and intraspecific competition between invaders may affect management. *Ecol Appl*, 2012, 22: 1413–1420
- 36 Orrock J L, Holt R D, Baskett M L. Refuge-mediated apparent competition in plant-consumer interactions. *Ecol Lett*, 2010, 13: 11–20
- 37 Enge S, Nylund G M, Pavia H. Native generalist herbivores promote invasion of a chemically defended seaweed via refuge-mediated apparent competition. *Ecol Lett*, 2013, 16: 487–492
- 38 Tobin P C, Berec L, Liebhold A M. Exploiting Allee effects for managing biological invasions. *Ecol Lett*, 2011, 14: 615–624
- 39 Kimbro D, Cheng B S, Grosholz E D. Biotic resistance in marine environments. *Ecol Lett*, 2013, 16: 821–833
- 40 Clark G F, Johnston E L, Leung B. Intrinsic time dependence in the diversity—invasibility relationship. *Ecology*, 2013, 94: 25–31
- 41 Byun C, Blois D S, Brisson J. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *J Ecol*, 2013, 101: 128–139
- 42 Pearson D E, Potter T, Maron J L. Biotic resistance: Exclusion of native rodent consumers releases populations of a weak invader. *J Ecol*, 2012, 100: 1383–1390
- 43 Ruijven J V, Berendse F. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. *J Ecol*, 2010, 98: 81–86
- 44 Scharfy D, Gusewell S, Gessner M O, et al. Invasion of *Solidago gigantea* in contrasting experimental plant communities: Effects on soil microbes, nutrients and plant-soil feedbacks. *J Ecol*, 2010, 98: 1379–1388
- 45 Cleland E E, Clark C M, Collins S L, et al. Patterns of trait convergence and divergence among native and exotic species in herbaceous plant communities are not modified by nitrogen enrichment. *J Ecol*, 2011, 99: 1327–1338
- 46 Wright J T, Gribben P E, Byers J E. Invasive ecosystem engineer selects for different phenotypes of an associated native species. *Ecology*, 2012, 93: 1262–1268
- 47 Vila M, Espinar J L, Hejda M, et al. Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett*, 2011, 14: 702–708
- 48 Zhang W X, Hendrix P F, Snyder B A, et al. Dietary flexibility aids Asian earthworm invasion in North American forests. *Ecology*, 2010, 91: 2070–2079
- 49 Litchman E. Invisible invaders: Non-pathogenic invasive microbes in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecol Lett*, 2010, 13: 1560–1572
- 50 Antonio C D, Hughes R F, Tunison J T. Long-term impacts of invasive grasses and subsequent fire in seasonally dry Hawaiian woodlands. *Ecol Appl*, 2011, 21: 1617–1628
- 51 Hulvey K B, Zavaleta E S. Abundance declines of a native forb have nonlinear impacts on grassland invasion resistance. *Ecology*, 2012, 93: 378–388
- 52 Clark G F, Johnston E L. Temporal change in the diversity—invasibility relationship in the presence of a disturbance regime. *Ecol Lett*, 2011, 14: 52–57
- 53 Richardson P J, Macdougall A S, Stanley A G, et al. Inversion of plant dominance—diversity relationships along a latitudinal stress gradient. *Ecology*, 2012, 93: 1431–1438
- 54 Powell K I, Chase J M, Knight T M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*, 2013, 339: 316–318
- 55 Gilbert B, Levine J M. Plant invasions and extinction debts. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 110: 1744–1749
- 56 Allana B F, Dutra H P, Goessling L S. Invasive honeysuckle eradication reduces tick-borne disease risk by altering host dynamics. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 18523–18527
- 57 Kilpatrick A M. Globalization, land use, and the invasion of west Nile virus. *Science*, 2011, 334: 323–327
- 58 Lempien E W. On great plains, juniper invasion signals prairies in distress. *Science*, 2012, 336: 432
- 59 Walker T, Johnson P H, Moreira L A. The wMel *Wolbachia* strain blocks dengue and invades caged *Aedes aegypti* populations. *Nature*, 2011, 476: 450–455
- 60 Conly A, Watling J I, Orrock J L. Invasive plant alters ability to predict disease vector distribution. *Ecol Appl*, 2011, 21: 329–334

- 61 Winder M, Jassby A D, Nally R M. Synergies between climate anomalies and hydrological modifications facilitate estuarine biotic invasions. *Ecol Lett*, 2011, 14: 749–757
- 62 Sorte C J B, Ibanez I, Blumenthal D M. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecol Lett*, 2013, 16: 261–270
- 63 Sorte C J B, Williams S L, Zerebecki R A. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 2010, 91: 2198–2204
- 64 Webber B L, Le Maitre D C, Kriticos D J. Comment on “climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders”. *Science*, 2012, 338: 193
- 65 Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 2012, 335: 1344–1347
- 66 Willis C G, Ruhfel B R, Primack R B, et al. Favorable climate change response explains non-native species’ success in Thoreau’s woods. *PLoS One*, 2010, 5: 1–5
- 67 Collinge S K, Ray C, Gerhardt F. Long-term dynamics of biotic and abiotic resistance to exotic species invasion in restored vernal pool plant communities. *Ecol Appl*, 2011, 21: 2105–2118
- 68 Fridley J D. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions. *Nature*, 2012, 485: 359–364
- 69 Lu X M, Siemann E, Shao X, et al. Climate warming affects biological invasions by shifting interactions of plants and herbivores. *Glob Change Biol*, 2013, 19: 2339–2347
- 70 Liu X, Rohr J R, Li Y. Climate, vegetation, introduced hosts and trade shape a global wildlife pandemic. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2013, 280: 1–8
- 71 Ascunce M S, Yang C C, Oakey J, et al. Global invasion history of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Science*, 2011, 331: 1066–1068
- 72 Kajita Y, O’Neill E M, Zhang Y B, et al. A population genetic signature of human releases in an invasive ladybeetle. *Mol Ecol*, 2012, 21: 5473–5483
- 73 Zhang Y H, Huang G M, Wang W Q, et al. Interactions between mangroves and exotic *Spartina* in an anthropogenically disturbed estuary in southern China. *Ecology*, 2012, 93: 588–597
- 74 Ryabov A B, Blasius B. A graphical theory of competition on spatial resource gradients. *Ecol Lett*, 2011, 14: 220–228
- 75 van Kleunen M, Dawson W, Schlaepfer D, et al. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecol Lett*, 2010, 13: 947–958

Recent progress in invasion ecology

WU Hao^{1,2} & DING JianQing¹

¹ Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China;

² University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Biological invasion has been one of the hottest topics in ecology in recent years. There has been much progress in understanding the mechanisms of biological invasions and their impacts on ecosystems. At a time of rapid global changes, we are facing new challenges from biological invasions. Here we review recent progress in invasion ecology with respect to invasion mechanisms, the impacts of invasive species on ecosystems and human health, and the responses of invasive species to global changes. We recommend that priorities for future study are the impacts of biological invasions on human health, biological invasions under global change, and invasive species in aquatic ecosystems.

biological invasion, invasion mechanism, biodiversity, human health, global change

doi: 10.1360/972013-450