



“十一五”国家重点图书出版规划：生物入侵

# 入侵生物学

万方浩 谢丙炎 杨国庆 等 著

INVASION BIOLOGY



科学出版社



ISSN 0001-9138 (Print) 0001-9138 (Online) DOI: 10.1360/absc-2019-0000

# 人民生物学

中国科学院 中国科学院生物研究所 中国科学院植物研究所

中国科学院生物研究所 中国科学院植物研究所



中国科学院 中国科学院生物研究所 中国科学院植物研究所

“十一五”国家重点图书出版规划：生物入侵

**Invasion Biology**

**入侵生物学**

万方浩 谢丙炎 杨国庆 等 著

**科学出版社**

北京

## 内 容 简 介

本书系统介绍了入侵生物学的学科构建、理论体系和发展趋势,分为上、下两篇。上篇首先介绍入侵生物学的学科形成与发展,然后从个体角度论述入侵物种的入侵特性;从种群角度论述入侵物种的扩张与分布格局,从种间角度论述入侵物种与本地物种的相互作用,从群落角度论述入侵植物的化感作用以及与土壤微生物的相互作用,从生态系统角度论述全球变化对生物入侵的具体影响;下篇主要论述10个生物入侵核心假说,详细介绍了不同假说的产生背景、理论基础、研究案例、应用价值以及局限性,并对部分术语和概念进行界定。本书回顾和总结了过去数十年国际上入侵生物学的研究成果,在对基础理论和案例进行介绍的同时,着重探讨了入侵生物学中的关键科学问题,即入侵物种的入侵特性和生态系统的可入侵性。根据近年来中国生物入侵的研究模式和进展,提出了具有中国特色的入侵生物学学科体系,同时对入侵生物学的核心理论和方法进行详实的介绍和探讨。这些内容将有助于读者了解入侵生物学的发展脉络和学科特点,理解其核心科学问题,掌握入侵生物学研究的国际形势和发展趋势,同时将进一步加快我国入侵生物学学科的形成与发展,对我国未来生物入侵研究和相关政策制定具有重要的指导意义和参考价值。

本书适合于从事生物入侵、生物多样性、生态安全、动植物检疫、植物保护与环境保护等领域的科研人员、大专院校师生以及行政管理人员等使用。

### 图书在版编目(CIP)数据

入侵生物学= Invasion Biology / 万方浩等著. —北京: 科学出版社, 2011

(“十一五”国家重点图书出版规划: 生物入侵)

ISBN 978-7-03-030943-3

I. ①入… II. ①万… III. ①生物 侵入种 研究 IV. ①Q16

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 078160 号

责任编辑: 李秀伟 李晶晶 王 静 / 责任校对: 林青梅

责任印制: 钱玉芬 / 封面设计: 耕者设计工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

北京天时彩色印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

\*

2011年5月第一版 开本: 787×1092 1/16

2011年5月第一次印刷 印张: 34

印数: 1—1 500 字数: 763 000

定价: 118.00元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

## 资 助 项 目

### 国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目——

重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础 (2009CB119200)

农林危险生物入侵机理与控制基础研究 (2002CB111400)

### 国家自然科学基金重点项目——

Q型烟粉虱优势寄生蜂的竞争性互作及稳定性控制机制  
(30930062)

### “十一五”国家科技支撑计划课题 ——

入侵物种快速检测与监测技术研究 (2006BAD08A14)

入侵物种风险评估与早期预警技术 (2006BAD08A15)

入侵物种紧急处理与环境调控新技术 (2006BAD08A17)

农业入侵物种区域减灾与持续治理技术 (2006BAD08A18)

### 科技部基础性工作专项

中国外来入侵物种及其安全性考察 (2006FY111000)

### 欧盟合作项目——

欧亚外来入侵生物检测、监测、紧急处理和防治技术交流

## 作者简介



万方浩 博士，男，1956 年出生，研究员、博士生导师。主要从事生物入侵、昆虫生态、生物防治研究。

现为中国农业科学院植物保护研究所生物入侵研究室主任。兼任中国植物保护学会副理事长、北京市昆虫学会副理事长、中国昆虫学会及中国生态学会常务理事、中国植物保护学会生物入侵分会主任、华南农业大学丁颖讲座教授、西南大学和湖南农业大学兼职教授。同时出任《生物安

全学报》主编（之一），《昆虫学报》副主编，《中国农业科学》、《生物多样性》、《中国生物防治》、《中国农业科技导报》、《环境昆虫学报》、《中国农业生态学报》、《昆虫知识》和《植物保护》等刊物编委。曾任国际生物防治组织亚太地区学会（IOBC/APRS）副主席。

近年来，主要致力于生物入侵的基础与应用研究。已完成的项目主要有科技部“973”计划项目“农林危险生物入侵机理与控制基础研究”（2002CB111400）（首席科学家）、“十一五”国家科技支撑计划课题“农业入侵物种区域减灾与持续治理技术”（2006BAD08A18）、科技部国际合作项目“紫茎泽兰的控制基础与应用技术研究”（2005DFA31090）、农业部专项“外来入侵物种风险评估、早期预警与综合治理”（2003~2007）、国家科技基础条件平台工作面上项目“外来入侵生物风险预警及对生态经济影响评估”（2003DIB3J108）。目前承担的项目主要有“973”计划项目“重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础”（2009CB119200）（首席科学家）、国家自然科学基金重点项目“Q 型烟粉虱优势寄生蜂的竞争性互作及稳定性控制机制”（30930062）、科技部基础性工作专项“中国外来入侵物种及其安全性考察”（2006FY111000）。

在生物入侵方面的主要工作业绩：①提出和构建了我国入侵生物学的学科体系；②丰富与发展了生物入侵研究的理论、技术与方法，如外来种入侵的“前适应性”与“后适应性”机制、入侵种的“自我增强式化感作用”、“外来生防作用物风险构成的过滤理论体系”、有害生物定量风险评价的技术与方法；③构建了外来入侵物种区域减灾的持续治理技术体系，在豚草、烟粉虱等入侵物种的控制方面取得了显著成就；④在国内外发表有关学术论文 300 余篇，出版著作 10 余部，获得科技成果奖 10 余项。

## 作者简介



谢丙炎 博士，男，1960 年出生，研究员，博士生导师。主要从事生物入侵、分子植物病理学、植物病原生物基因组学与蔬菜抗病分子育种等方面的研究。

现任中国农业科学院蔬菜花卉研究所植物保护研究室主任，国家大宗蔬菜产业技术体系病虫害防治研究室主任；湖南农业大学兼职教授和博士生导师；中国植物病理学会常务理事，中国植物保护学会理事，北京市植物病理学会理事。

目前主持的重大科研项目有国家自然科学基金重点项目“黄瓜种质资源抗病优异基因的全基因组发掘、功能遗传解析及利用研究”（31030057）、“863”计划课题“番茄表达dsRNA介导抗线虫性状形成及其遗传稳定性研究”（2006AA10Z127）、“十一五”国家科技支撑计划课题“蔬菜大豆重大病虫害防控技术”（2006BAD08A08）、国家转基因生物新品种培育科技重大专项课题“高效 RNA 干涉基因的克隆及其与杀线虫 Bt 基因聚合转化作物抗线虫功能研究”（2009ZX08009-034B）。先后在国内外专业期刊上发表学术论文 130 余篇，获省部级以上科研成果奖 6 项。

## 作者简介



杨国庆 男，1978 年出生，博士，副教授，硕士生导师。中国植物保护学会生物入侵分会第一届委员会委员，中国植物保护学会青年工作委员会委员。现工作于扬州大学园艺与植物保护学院。2000 年扬州大学农学院植物保护系应用化学专业本科毕业；2003 年扬州大学农学院植物保护系农业昆虫与害虫防治专业硕士研究生毕业，方向为昆虫生态；2006 年中国农业科学院植物保护研究所生物安全专业博士研究生毕业，方向为外来生物入侵。

主要研究方向为外来有害生物入侵机理，近年主要以紫茎泽兰为对象，从化感作用的角度揭示其种群的扩张机理。

现主持国家自然科学基金青年科学基金项目“紫茎泽兰根际化感物质的解析及其在不同入侵程度土壤中的动态”（30900952），参加国家“973”计划项目“重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础”第三课题（2009CB119203）、“十一五”国家科技支撑计划课题“农业入侵物种区域减灾与持续治理技术”（2006BAD08A18）、国家科技部基础性工作专项课题“浙江省外来入侵物种及其安全性考察”（2006FY111000-0）等科研项目。在国内外期刊发表论文 20 余篇，参编外来生物入侵相关的学术专著 5 部。



# 《入侵生物学》著者名单

(按姓氏笔画排序)

- |     |                |
|-----|----------------|
| 万方浩 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 王娜  | 浙江大学农业与生物技术学院  |
| 王瑞  | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 王鑫  | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 申建茹 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 成新跃 | 北京师范大学生命科学学院   |
| 任明迅 | 北京师范大学生态学研究所   |
| 刘树生 | 浙江大学农业与生物技术学院  |
| 严盈  | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 李会娜 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 李保平 | 南京农业大学植物保护学院   |
| 杨瑞  | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 杨璞  | 浙江大学农业与生物技术学院  |
| 杨国庆 | 扬州大学园艺与植物保护学院  |
| 杨念婉 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 吴刚  | 华中农业大学植物科技学院   |
| 张大勇 | 北京师范大学生态学研究所   |
| 张原野 | 北京师范大学生态学研究所   |
| 武强  | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 金亚南 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 孟玲  | 南京农业大学植物保护学院   |
| 胡剑  | 浙江大学农业与生物技术学院  |
| 宫伟娜 | 中国农业科学院植物保护研究所 |
| 祝增荣 | 浙江大学农业与生物技术学院  |
| 桂富荣 | 云南农业大学植物保护学院   |
| 栾军波 | 浙江大学农业与生物技术学院  |

黄文坤 中国农业科学院植物保护研究所  
崔旭红 中国计量学院生命科学学院  
彭 露 中国农业科学院植物保护研究所  
蒋明星 浙江大学农业与生物技术学院  
蒋智林 云南农业大学植物保护学院  
谢丙炎 中国农业科学院蔬菜花卉研究所  
褚 栋 山东省农业科学院高新技术中心

## 序

我国是全球受外来有害生物入侵影响最大的国家之一。随着全球经济一体化进程的加快,生物入侵现象越来越普遍,所造成的影响愈加严重。生物入侵成了危害我国生物安全、生态安全和国民经济发展的一个十分重要和紧迫的问题,引起我国各级政府和公众的高度关注,其相关研究也得到了政府相关部门的积极支持。

2003年以来实施的国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目“农林危险生物入侵机理与控制基础研究”(2002CB111400),围绕科学预警、遗传分化和生态适应等科学问题,采用生态学、分子生物学、信息科学等学科理论、技术与方法,重点开展了农林危险外来入侵物种快速检测的分子基础、种群遗传分化与演变、分子生态适应、种群形成与扩张、农林生态系统对危险外来生物入侵的抵御、生物入侵风险和环境经济评估模式与体系、生物入侵的可持续控制策略与途径等研究。2006年立项的“十一五”国家科技支撑计划重大项目“农林重大生物灾害防控技术研究”(2006BAD08A),对农林外来入侵物种的预防预警、检测监测、应急处理和区域减灾等应用技术给予了重点支持。2007年科技部又立项开展了我国外来入侵物种普查和安全性评估的考察工作(2006FY111000)。2009年“973”计划项目“重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础”(2009CB119200)进一步聚焦于入侵物种种群形成与发展、入侵物种生态适应性与进化、生态系统响应等方面,开展了深入的入侵机理与机制研究。这些项目覆盖了外来有害生物入侵机制的理论基础、防控的应用技术手段、基础性科学数据的获取以及外来入侵物种的安全性评估等方面,在前所未有的深度和广度上展开了对生物入侵的系统性研究,并取得了大量可喜的研究成果,初步形成了我国生物入侵研究的特色和入侵生物学的学科体系,建立了一支涵盖多学科、多层面的稳定研究队伍。

目前,迫切需要及时掌握国内外入侵生物学理论研究的发展动态和成果,总结预防和控制外来入侵物种的经验、技术和取得的成绩,探讨科学管理外来生物入侵问题的途径,这对于加速提高我国入侵生物学研究水平、有效降低我国外来入侵物种的危害具有深远的学术意义和重大的应用价值。令人欣慰的是,万方浩博士组织入侵生物学研究与教学第一线的骨干编写出版一套系列丛书——《入侵生物学》、《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》、《生物入侵:管理篇》、《中国生物入侵研究》等,及时满足了我国从事入侵生物学研究与教学、外来生物入侵监测与控制以及相关管理领域工作者的需要。该丛书不仅跟踪了入侵生物学研究前沿的发展动态,而且总结分析了国内外在对外来入侵物种监测、控制与管理实践中积累的成功经验和教训、方法及技术;不仅介绍了国外最新的研究成果和实践成就,而且凝聚了我国在入侵生物学研究和实践工作积累的成果。丛书的出版适应了当代入侵生物学发展的需

要，对于高等院校师生、科研院所科技工作者、从事外来入侵物种监管与防治的科研人员以及管理工作具有重要的参考价值。丛书的出版将成为我国入侵生物学学科发展历程中的重要里程碑。

中国工程院院士

郭予元

2008年2月于北京

2010年9月修改于北京

# 前 言

人类现代社会的发展深刻地改变着环境，而这种改变使一个 50 年前还并不广泛的话题——生物入侵 (biological invasion) 进入人们视野，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障碍，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，经济全球化使生物入侵对人类社会的影响日益加深，由此造成的惨痛教训使人们更加清醒地认识到，有必要针对生物入侵现象进行专门的研究和探索，借此来解决这一人类社会发 展所面临的瓶颈问题。随着现代生物技术、计算机技术、信息技术等技术的不断革新，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，人们对外来有害生物的行为习性、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得到清晰和完整的解释，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，生物入侵研究本身表现出一定的特点和规律，并且更加系统和完善，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)。

随着技术手段的提高以及科学问题的客观需求，对外来有害生物入侵的生态过程及其机制的研究将向宏观与微观两极发展，科学问题将在不同的研究尺度上进一步明确。同时，入侵生物学也将与迅速发展的生态学、遗传学、生物地理学、信息学、数学和社会学等学科相结合并日益一体化。这种整合以及学科渗透将促使生物入侵基础研究从定性描述走向定量，从对机理推测走向科学预测和管理，从科学发现和机理认识走向服务于经济和社会可持续发展。“‘十一五’国家重点图书出版规划：生物入侵”的专著系列正是在这样的背景下应运而生，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成就的《中国生物入侵研究》及其英文版 *Research on Biological Invasions in China*。本丛书系列所包含的内容是国家重点基础研究发展计划(“973”计划)项目“农林危险生物入侵机理与控制基础研究”(2002CB111400)和“重要外来物种入侵的生态影响机制与监控基础”(2009CB119200)、“十一五”国家科技支撑计划课题“入侵物种快速检测与监测技术研究”(2006BAD08A14)、“入侵物种风险评估与早期预警技术”(2006BAD08A15)、“入侵物种紧急处理与环境调控新技术”(2006BAD08A17)和“农业入侵物种区域减灾与持续治理技术”(2006BAD08A18)，科技部基础性工作专项“中国外来入侵物种及其安全性考察”(2006FY111000)，农业部专项“外来入侵物种风险评估、早期预警与综合治理”，植物病虫害生物学国家重点实验室项目“入侵节肢动物条形码识别技术及信息系统构建”，国家自然科学基金重点项目“Q 型烟粉虱优势寄生蜂的竞争

性互动及稳定性控制机制”(30930062), 欧盟合作项目“欧亚外来入侵生物检测、监测、紧急处理和防治技术交流”等项目资助所取得的成果, 是所有参与上述项目的科学家和项目培养起来的年轻科研工作者的集体智慧与劳动的结晶。

在出版这套丛书的过程中, 由于撰写进度不一, 《生物入侵: 管理篇》和《生物入侵: 生物防治篇》首先于2008年出版, 2009年出版了《中国生物入侵研究》及其英文版 *Research on Biological Invasions in China*, 2010年出版了《生物入侵: 预警篇》, 2011年出版《生物入侵: 检测与监测篇》和《入侵生物学》。在首先出版的《生物入侵: 管理篇》和《生物入侵: 生物防治篇》前言中, 我们尝试提出了中国入侵生物学的学科体系, 随后在《中国生物入侵研究》第五章“中国生物入侵研究的模式与体系”中对该体系进行了修订并做了详细阐述, 为了保持丛书的一致性, 我们将中国入侵生物学学科体系框架以Box形式摘录于《入侵生物学》的第一章中, 以帮助读者了解中国入侵生物学的发展脉络和学科特点。

本书是“‘十一五’国家重点图书出版规划: 生物入侵”专著系列的理论分册。全书在总结归纳生物入侵领域已有研究成果的基础上, 围绕入侵生物学的关键理论和方法, 以外来物种的入侵机理和控制技术为核心, 系统地介绍入侵生物学的学科构建、理论体系和发展趋势。全书分为上、下篇, 上篇首先介绍入侵生物学的学科形成与发展, 然后从个体角度论述入侵物种的入侵特性, 从种群角度论述入侵物种的扩张与分布格局, 从种间角度论述入侵物种与本地物种的相互作用, 从群落角度论述入侵植物的化感作用以及与土壤微生物的相互作用, 从生态系统角度论述全球变化对生物入侵的具体影响; 下篇主要论述10个生物入侵核心假说, 详细介绍不同假说的产生背景、理论基础、研究案例、应用价值以及局限性, 并对部分术语和概念进行界定。本书在对入侵生物学基础理论和案例进行介绍的同时, 着重探讨入侵生物学中的关键科学问题, 即入侵物种的入侵特性和生态系统的可入侵性。根据近年来中国生物入侵的研究模式和进展, 提出了具有中国特色的入侵生物学学科体系, 同时对入侵生物学的核心理论和方法进行了详实的介绍和探讨。这些内容将有助于读者了解入侵生物学的发展脉络和学科特点, 理解其核心科学问题, 掌握入侵生物学研究的国际形势和发展趋势, 同时将进一步加快我国入侵生物学学科的形成与发展, 对我国未来生物入侵研究和相关政策制定具有重要的指导意义和参考价值。

参与本书著写的各位学者均是目前国内从事生物入侵研究的一线科研人员, 其中不乏取得令世人瞩目的科研成果的专家。他们在科研项目的实施过程中, 既掌握了大量国内外的文献信息, 又取得了丰富的实践经验, 在承担繁重研究工作的同时, 挤出时间完成书稿的撰写, 为本书的顺利出版作出了重要贡献, 在此表示衷心的感谢!

本书引用了大量的文献和图表, 引用之处均指明了出处, 在此对所引用文献的中外作者致以衷心的感谢!

本书得以顺利出版, 要特别感谢中国农业科学院植物保护研究所的严盈。他付出了艰辛的劳动, 协助全书的组织修改与审定, 特别是组织下篇章节的撰写等工作。

---

限于作者的学识和理解水平，书中难免存在不妥和疏漏之处，恳切希望读者和同行批评指正，以期再版时修订和完善。

万方浩

2010年8月于北京

# 目 录

序  
前言

## 上 篇

<b>第一章 入侵生物学学科形成与发展</b> .....	3
第一节 入侵生物学学科的发展历程.....	4
第二节 入侵生物学学科发展的国际背景 .....	14
第三节 中国入侵生物学学科体系框架 .....	30
第四节 中国入侵生物学学科的发展现状及趋势 .....	33
第五节 展望 .....	45
参考文献 .....	46
<b>第二章 入侵物种的生活史特征</b> .....	54
第一节 入侵物种生活史特征研究的基本方法 .....	55
第二节 入侵植物的生活史特征 .....	57
第三节 入侵动物的生活史特征 .....	60
第四节 展望 .....	62
参考文献 .....	63
<b>第三章 入侵物种的生殖对策</b> .....	66
第一节 入侵物种的生殖特性 .....	67
第二节 入侵过程中生殖和防御的能量分配特征 .....	74
第三节 入侵物种与本地其他物种间的生殖关系 .....	75
第四节 展望 .....	78
参考文献 .....	78
<b>第四章 入侵物种的种群遗传学</b> .....	83
第一节 入侵生物学中的种群遗传学问题 .....	84
第二节 入侵种群的遗传变异及效应观察 .....	88
第三节 入侵过程中的快速进化及其驱动力.....	109
第四节 发育地理学框架下入侵历史的重建.....	116
第五节 展望.....	118
参考文献.....	119
<b>第五章 入侵物种表型可塑性与适应性进化的基本理论</b> .....	124
第一节 表型可塑性的基本概念及其理论.....	125
第二节 表型可塑性在入侵物种生态适应中的作用.....	128



第三节 入侵物种表型可塑性与适应性进化·····	131
第四节 展望·····	134
参考文献·····	134
<b>第六章 入侵物种表型可塑性与适应性进化的研究分析</b> ·····	139
第一节 分析方法介绍·····	141
第二节 入侵植物的表型可塑性和适应性进化的普适性·····	142
第三节 入侵地环境特征和资源水平对入侵机制的影响·····	147
第四节 展望·····	158
参考文献·····	159
<b>第七章 入侵物种种群的形成与扩张</b> ·····	166
第一节 入侵物种的种群形成·····	167
第二节 入侵物种的种群扩张·····	172
第三节 展望·····	177
参考文献·····	179
<b>第八章 入侵物种的时空扩散与分布格局</b> ·····	185
第一节 入侵物种空间扩散模式·····	186
第二节 入侵物种扩散的自然限制因素·····	190
第三节 入侵物种潜在分布区预测·····	191
参考文献·····	193
<b>第九章 入侵物种与本地物种的相互作用</b> ·····	197
第一节 入侵物种与本地物种的竞争作用·····	199
第二节 入侵物种与本地物种的取食关系·····	210
第三节 入侵物种与本地物种的互利关系·····	213
第四节 入侵物种与本地物种的杂交·····	217
第五节 入侵物种与本地物种各种互作的综合效应·····	219
第六节 展望·····	220
参考文献·····	221
<b>第十章 入侵植物的化感作用</b> ·····	231
第一节 入侵植物化感作用的理论基础·····	232
第二节 入侵植物化感作用的证实·····	235
第三节 入侵植物的化感物质·····	245
第四节 入侵植物化感作用的影响因素·····	255
第五节 展望·····	257
参考文献·····	258
<b>第十一章 入侵植物与土壤微生态环境的相互作用</b> ·····	268
第一节 入侵植物对土壤微生态环境的影响·····	269
第二节 土壤微生态环境对入侵植物的反馈作用·····	275
第三节 入侵植物的替代控制与生态修复·····	278