

群落多样性对群落可入侵性影响的研究进展

谢家杰

浙江师范大学生命科学学院, 浙江 金华

收稿日期: 2024年2月29日; 录用日期: 2024年3月28日; 发布日期: 2024年4月3日

摘要

外来入侵植物(alien invasive plants, AIP)的成功入侵可能改变群落结构和群落可入侵性,并破坏本地植物群落生物多样性及其生态系统。群落多样性常用指标涵盖了物种多样性、功能多样性和谱系多样性等方面,而这些多样性指标与群落可入侵性存在复杂的相关性。群落可入侵性是评价群落对抗外来入侵物种能力的重要指标之一,其与群落多样性密切相关。如何准确理解群落多样性的变化对群落可入侵性的影响,是入侵生态学领域一个研究和争论的焦点问题。对现有的群落可入侵性相关性研究进行梳理,发现群落多样性对群落可入侵性的作用因生境和研究尺度的不同而异。过去的研究往往集中于单一多样性维度对群落可入侵性的作用,同时对不同群落可入侵评估方法的比较研究较少,且缺乏一个通用的群落可入侵性量化的指标。未来的研究需要更加深入地探讨多种多样性指数与群落可入侵性之间的相互作用,为理解外来入侵植物入侵机制提供科学基础。在构建生态管理和生物多样性保护策略框架时,群落多样性的考量至关重要。这不仅有助于加深对入侵生态学的认识,而且还能指引研究者实施更加有效的预防、监测和干预手段,从而在全球变化的背景下,保护和恢复生态系统的健康和完整性。

关键词

外来入侵植物, 群落可入侵性, 群落多样性, 入侵干预, 入侵生态

Research Progress on the Effect of Community Diversity on Community Invasibility

Jiajie Xie

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang

Received: Feb. 29th, 2024; accepted: Mar. 28th, 2024; published: Apr. 3rd, 2024

文章引用: 谢家杰. 群落多样性对群落可入侵性影响的研究进展[J]. 农业科学, 2024, 14(4): 366-375.
DOI: 10.12677/hjas.2024.144046

Abstract

The successful invasion of alien invasive plants (AIP) may change the community structure and community invasibility, and destroy the biodiversity and ecosystem of the local plant community. The common indicators of community diversity cover species diversity, functional diversity and pedigree diversity, and there is a complex correlation between these diversity indicators and community invasibility. Community invasibility is one of the important indexes to evaluate the ability of community to resist alien invasive species, and it is closely related to community diversity. How to accurately understand the impact of community diversity on community invasibility is a focus of research and debate in the field of invasion ecology. By combing the existing studies on the correlation of community invasibility, it is found that the effect of community diversity on community invasibility varies with habitat and research scale. Previous studies have often focused on the effect of a single diversity dimension on community invasibility, while there are few comparative studies on invasion assessment methods of different communities, and lack of a general quantitative index of community invasibility. Future research needs to explore the interaction between multiple diversity indexes and community invasibility more deeply, so as to provide a scientific basis for understanding the invasion mechanism of alien invasive plants. When constructing the strategic framework of ecological management and biodiversity conservation, the consideration of community diversity is very important. This not only helps to deepen the understanding of invasive ecology, but also guides researchers to implement more effective prevention, monitoring and intervention measures, so as to protect and restore the health and integrity of ecosystems in the context of global change.

Keywords

Alien Invasive Plants, Community Invasibility, Community Diversity, Invasive Intervention, Invasive Ecology

Copyright © 2024 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

外来入侵植物是指由于人类活动或与人类活动相关的因素，被引入到它们原本不存在的地区或生态系统中的植物分类单元，外来入侵植物通过种子、孢子或其它能够繁殖的生物材料形式，扩散并定居在新环境中，它们的侵入和扩散已经造成或有潜在可能造成显著的生态危害、经济滞后，甚至带来公共健康隐患[1]。外来入侵植物可能导致本地生物多样性降低、当地生态系统服务被破坏、社会经济负担加重以及对人类健康造成潜在威胁，已日益成为现代生态学 and 环境保护中的一个重要议题[2] [3] [4]。因此，深入研究外来入侵植物的群落和多样性特征，对于我国乃至全球的生态可持续发展具有至关重要的意义。

2. 群落多样性及其研究概况

物种多样性是生态学中常用的测量指标之一，包括香农威纳指数、辛普森指数、均匀度指数等[5]。随着入侵生态学发展，功能多样性和谱系多样性成为外来入侵研究的热点方向。功能多样性指群落中物种之间的功能差异程度，即影响生态系统功能的物种性状值和范围，包括功能分散度、功能均匀度、二次熵指数等[6] [7]。谱系多样性泛指群落中物种之间的系统发育距离总量，受物种之间的亲缘关系影响，

也同物种数量相关[8]。群落多样性的概念具有多种维度,涵盖物种多样性、功能多样性和谱系多样性[9]。

外来入侵植物相关研究表明,外来入侵植物的成功入侵不仅取决于外来入侵植物本身的固有生物学特性,而且与目标群落的可入侵性(invasibility)密切相关[10][11][12],包括目标群落中的资源竞争水平、群落多样性水平等,这些要素共同构成了一个外来入侵植物在新环境中成功定殖并扩散的关键生态驱动力[13][14]。“多样性-入侵性”假说(diversity-invasibility hypothesis)认为,植物群落的物种多样性越高,其对外来入侵植物的抵抗力越强,从而降低了外来物种的入侵成功率,这一假设暗示了物种多样性与外来入侵植物成功入侵之间可能存在负相关关系[10][15]。外来入侵植物的物种丰富度和多度皆是划定入侵程度和衡量入侵成功的指标之一[13][16][17]。

除了物种多样性,以往的研究表明,植物功能多样性,也被认为是影响入侵成功的重要因素[18]。功能多样性关注生态系统内物种的功能性状差异性,为衡量生态系统功能提供了一个量化的指标,通过研究外来入侵植物和本地种功能多样性在入侵过程中的变化,我们能更深入地理解入侵的生态机制[19][20]。在开花繁殖策略、植物株高生长和更新策略等资源利用方面,不同的功能性状反映了物种对资源的利用策略,有研究表明本地植物群落内较高的功能多样性与较低的群落入侵抵抗能力有关[21][22]。在群落抵抗力和恢复方面,功能多样性被认为与群落的抵抗力和恢复能力有关,本地种的相对多度下降会导致群落的功能多样性降低,进而为外来入侵植物的成功入侵创造有利条件[23],而外来入侵植物的功能多样性差异在一定程度上控制了群落资源的分配,可能通过干扰群落中本地种的生物量和资源利用效率,建立起一种促进其进一步入侵的“正反馈”机制,这同时也会影响群落恢复的稳定性和效率[24][25]。

谱系多样性已被用于预测外来入侵植物能否成功入侵本地群落,但是这种预测结果喜忧参半。达尔文谜团认为外来入侵植物同本地种的系统发育距离远近在不同研究尺度上具有截然相反的结果[26]。有研究发现,已经成功入侵的外来入侵植物同归化种相比,谱系多样性的相关性更大,表明与本地种区系相关性更加密切的归化种更容易形成生物入侵[27]。然而,另有研究发现,在特殊生境条件下如干旱等水资源匮乏的条件下,谱系多样性相关性更小的外来入侵植物可以最大程度的利用当地资源,并增强共存和物质生产,从而完成整个入侵过程[28]。

3. 群落可入侵性的研究概况

群落可入侵性(Community Invasibility)指群落内物种补员的过程,即新的物种进入群落的能力,这些新物种可能是本地种,也可能是来自于其他地区的非本地种[29],群落可入侵性用于估算一个生态系统或群落抵抗外来物种入侵的能力,也指群落易受外来种入侵的程度,反映了入侵种在新环境中建立、扩散和持续存在的潜力[30][31][32]。

群落可入侵性的研究揭示了一个复杂的相互作用网络,其中种间关系在决定群落对外来入侵植物的抵抗力中扮演关键角色[33]。外来入侵植物同本地动物的共生关系会间接促进外来入侵植物在新地区的定殖和扩散或抑制本地种生长,例如改变食草动物行为或者吸引本地传粉媒介[34]。也有研究表明入侵成功率的增加与外来入侵植物的多样性联系密切,外来入侵植物的丰富度增加直接促进了其入侵到本地植物群落的成功率[35]。土壤微生物群落介导外来入侵植物对环境改变的不同响应,外来入侵植物更容易从土壤微生物群落中获得资源,群落土壤微生物的作用在这一过程中可能比直接作用更为关键,间接抑制本地种生长[36]。外来入侵植物通常通过限制本地种的生长来促进其自身扩张,其中一些入侵植物还能通过化感作用释放特定的化学物质,这些物质可以直接对本地种的生长造成抑制[37]。群落可入侵性受到植物间相互作用的显著影响,外来入侵植物对本地种的促进或抑制作用可能是直接的,也可能是间接的[38]。

除了聚焦植物间的种间关系之外,群落多样性也常被纳入群落可入侵性影响因素。群落可入侵性不仅取决于群落内本地种的多样性,还取决于群落内植物的功能群和外来入侵植物与本地种的系统发育距

离[28] [39] [40]。传统的生物抵抗假说(biotic resistance hypothesis)认为,本地种丰富度越高的群落,其对入侵的抵抗力也越强[15]。然而,这种关系可能并不是绝对的,有研究表明在某些情况下,本地种多样性与群落可入侵性呈现正相关或者负相关关系[41] [42]。除了物种多样性之外,群落内植物的功能群也是影响其可入侵性的重要因素,克隆功能性状改善了外来入侵植物的生长并有效减少了本地种的生长,有利于增强外来入侵植物对本地植物群落的入侵效率[43]。近年来,谱系多样性被证明会影响外来入侵植物成功入侵,有研究发现本地种同外来入侵物种谱系多样性越高,群落被入侵概率越低[44]。

4. 群落多样性和群落可入侵性的相关性

4.1. 物种多样性和群落可入侵性的相关性

在当代生态学研究中,物种多样性与群落可入侵性之间的相互作用成为一个核心议题,凸显其重要性和影响力[31]。自 Elton [10]提出生物抵抗假说以来,对于物种多样性如何影响群落对外来入侵植物的抵抗力的研究一直备受关注[17] [45] [46]。

物种多样性较高的群落能够更加高效地利用环境资源进行资源竞争,从而减少生态位的空缺,并增强对入侵物种的抵抗力[10] [47]。以往多项研究结果已提供支持,证实了这一假设的有效性[48] [49] [50]。在测定群落物种水平对群落可入侵性的影响时,通常认为外来入侵植物可以引起本地物种多样性水平的下降,间接导致群落可入侵性上升,这些研究发现本地群落物种多样性与群落可入侵性的负相关关系,例如, Hejda [51]等通过研究不同盖度条件下外来入侵植物的物种多样性对群落组成的影响,发现在草本植物群落中外来入侵植物能否占据相对更多的生态位与群落入侵程度直接相关。高末[52]通过进行野外控制实验,分析外来入侵植物物种多样性差异对其定殖和扩散的影响以及外来入侵植物对群落优势度的响应,发现在小尺度生境下,当外来入侵植物进入新环境的初期阶段,群落的郁闭度和本地物种多样性对外来入侵植物的生长和扩散具有显著影响。物种多样性高的草本植物群落中,由于其大部分生态位被本地种占据,导致外来入侵植物可利用的资源有限,本地种群落对外来入侵植物的生物抵抗能力更高[53]。吴昊[54]等为探讨喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)入侵对本地植物群落的影响,将群落物种多样性同群落内所有物种的功能性状进行回归拟合,发现随着入侵程度增加,本地植物群落抵抗入侵的能力遭受削减,从而增加其入侵成功率及群落可入侵性。

然而,部分研究发现群落可入侵性与本地物种多样性之间的关系可能正相关[30]。Zeiter 和 Stampfli [55]在物种多样性高的草本群落中进行控制实验,以探究不同物种多样性和丰富度条件下的外来入侵植物的入侵成功率及成功入侵后的存活率,研究表明,在某些成熟的草本植物群落中,物种多样性与群落可入侵性之间存在正相关性。

但也有研究发现群落可入侵性与本地物种丰富度之间可能不存在明显的相关性[41] [42] [56]。Mungi [57]等研究发现,外来入侵植物和本地种丰富度在不同生境环境下的相关性有所不同,当生境类型为干燥森林群落时,外来入侵植物丰富度与本地种丰富度呈正相关,但在湿润森林(半常绿和常绿)的保护区中,外来入侵植物丰富度与本地种丰富度呈负相关。

上述研究结果揭示了群落可入侵性受到众多生物和非生物因素的综合作用,而这些因素导致的结果各异。因此,有必要进一步深入研究物种多样性同群落可入侵性之间的相互作用,以更好地理解群落可入侵性的具体机制。

4.2. 功能多样性和群落可入侵性的相关性

研究者们讨论外来入侵植物的功能多样性对群落可入侵性的影响时,包括株高、比叶面积、根冠比、资源利用效率、光合速率和适合度等。内禀优势假说(Inherent superiority hypothesis)认为相比本地种,外

来入侵植物的成功入侵是由于本身具有更强的竞争能力或者拥有更加优越的功能性状[47]。

Van Kleunen [12]等对 117 项田间或实验样地研究进行研究,统计了 125 种外来入侵植物和 196 种本地种的功能性状的成对差异,深入探讨入侵机制及外来入侵植物和本地种在功能性状上的差异,研究发现外来入侵植物同本地种在某些性状方面存在明显差异,表明外来入侵植物在资源竞争方面比本地种具有更高的价值。然而,其他研究通过不同的多元回归分析外来入侵植物和本地种在其他功能多样性方面的差异性,发现外来入侵植物在碳捕获能力、生长速率、光合速率等功能多样性方面,外来入侵植物与本地种之间并没有显著差异[58] [59] [60]。

存在证据表明,群落可入侵性与群落物种间的功能性状相似性有关,生境过滤假说(Habitat filtering hypothesis)强调了生物体与其所处环境之间的相互作用关系,该假说认为由于外来入侵植物和本地种共享同一生态系统,它们在长期的共存和演化过程中,受到了相似的环境选择压力,导致了两者在功能性状上的趋同,因此具有相似甚至相同的功能性状,这种功能性状的趋同可能是外来入侵植物能够成功定殖并在新群落中存活的关键因素之一[61]。外来入侵植物功能性状与本地种的功能性状保持一定的相似性可能促进其在当地群落中的适应性[62],从而改变群落可入侵性。

另有研究表明外来入侵植物的成功入侵在很大程度上可能依赖于其与本地种关键功能性状上的显著差异。Gallagher [63]通过比较外来入侵植物和本地种在开花时间、叶片面积、株高、比叶面积、种子质量以及不同的环境因素上的差异,发现外来入侵植物往往具有较大的比叶面积和更延长的开花期,可能为外来入侵植物提供了更强的适应性和更高效的资源获取能力,增强外来入侵植物的竞争力从而提高群落可入侵性。Rabia [64]的研究进一步强调了这一点,指出具备独特功能性状的外来入侵植物更有助于其在新群落中存活和扩散,这些功能性状的差异让外来入侵植物能够占据尚未被本地物种充分利用的生态位,为后续群落可入侵的改变奠定基础。相较于本地种,很多外来入侵植物在关键的功能性状上展现出了更优的表现,这可能是它们能够在新生境中建立稳定种群的关键因素。

进化增强竞争能力假说(evolution of increased competitive ability hypothesis)认为,外来入侵植物到达新的生态系统时,经历了自然选择,导致它们在防御性状上的投入减少,而在生长和繁殖方面的投入增加[65] [66] [67],这可能增强其在新环境中的竞争能力[68]。Helsen [69]等通过比较不同纬度梯度的喜马拉雅凤仙花(*Impatiens glandulifera*)性状差异,外来入侵植物的性状变异模式反映了外来入侵植物成功入侵时的最佳生长状态,认为外来入侵植物性状的独立进化可能有助于外来入侵植物的成功入侵。在特定植物群落中,随着时间的推移,外来入侵植物的构成及其功能多样性可能会发生变化,这种现象揭示了群落可入侵性是一个动态过程,它不仅受到时间的影响,还受到多种环境和生物因素的共同作用[70]。即使外来入侵植物的功能性状有利于促进其入侵,也不表明其一定能入侵成功,因为群落内的生物和非生物因素均影响外来植物能否成功入侵[71] [72]。这些研究结果强调了群落可入侵性的复杂性,并指出在管理外来物种入侵时需要考虑群落内外的多种因素。

综上所述,这些发现突显了功能性状对于群落可入侵性的重要性,并强调了外来入侵植物与本地种之间复杂的相互关系。

4.3. 谱系多样性和群落可入侵的相关性

关于系统发育距离如何影响外来种的归化和入侵,达尔文在 *On the Origin of Species* 一书中提出了截然相反的两个假说[73]。一方面,达尔文认为近缘物种之间存在着强烈的种间竞争,本土植物会抑制近缘外来种的归化和入侵。因此,和本地种系统发育距离较远的外来种更容易成功入侵,这一假说被称为“达尔文归化假说(Darwin's naturalization hypothesis)” [74]。另一方面,达尔文认为近缘物种偏好相似的生境,因此土著种占据的生境更适合其近缘外来种生存,导致它们更容易成功定居,该假说被称为“预适应假

说(preadaptation hypothesis)” [75]。然而，现代生态学研究显示了这两个假说的复杂性。已有研究认为，系统发育距离对于外来种归化和入侵的影响很可能是多维度的，同时受到环境条件和物种特性的相互作用的影响，将达尔文归化假说和预适应假说综合在一起被称为“达尔文归化谜团(Darwin's naturalization conundrum)” [26]。有研究整理了伊利诺伊州 1000 万公顷的 150 个草原样地，分析纵向生物抗性模型和纵向竞争排除模型，统计分析发现谱系多样性较高的外来入侵植物更容易入侵本地植物群落[44]。达尔文归化谜团揭示了外来种归化和入侵的复杂性，深入研究谱系多样性因素，对于我们全面理解外来物种的归化和入侵行为，进一步探索群落可入侵性同谱系多样性的相关性提供帮助。

4.4. 群落可入侵性的量化研究

量化群落可入侵性可以帮助理解哪些类型群落更容易受到入侵，为管理外来入侵植物和保护生物多样性提供科学依据。在群落生态学中，外来入侵植物最大丰富度和外来入侵植物生物量被用于估算群落可入侵性，有利于研究入侵群落动态变化[16] [76]。除此之外，有研究将生物量指数作为群落可入侵性的量化指标，将外来入侵植物生物量除以群落内所有物种生物量可得到外来入侵植物生物量指数[50]，利用生物量指数可能有利于更好地理解生物入侵机制。有研究将群落内外来入侵植物相对多度作为群落可入侵性指数用来指示群落的入侵程度，指数越高代表入侵程度越高[17]。在森林生态系统中，有的研究利用凋落物生物量及林下物种丰富度作为预测群落入侵程度的重要指标[77]。

在评估群落对入侵种的可入侵性方面的研究中，Guo [16]等研究 119 篇群落可入侵性的相关文献，发现目前的群落可入侵性研究并没有统一标准化的量化方法，其中仅有 14% 的研究使用了入侵种的数量或其在群落中的相对多度作为衡量群落可入侵性的指标，其余的研究则运用了多样且复杂的度量标准，包括但不限于入侵种盖度、生物量、繁殖能力和生长速率等，这些指标各自反映了入侵种在群落中的定殖和扩散潜力。例如，Wang [17]等在研究一年蓬(*Erigeron annuus*)和加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的植物多样性对群落可入侵性的影响，采用了入侵种相对多度作为群落可入侵性量化指标。Zheng [50]等人在研究飞机草(*Chromolaena odorata*)功能性状和谱系多样性如何影响其入侵成功时，采用了飞机草在群落中的生物量比例作为群落可入侵性的量化指标。Pande [78]等综合考虑各影响因素设计了公式来计算群落可入侵性，他们所使用的指标包括入侵种多度、丰富度、时间序列等，但这一多指标方法的复杂性增加了采样和计算的难度。

群落可入侵性的量化，可能有助于研究人员科学监测和评估外来入侵植物对本地群落的入侵程度。综合运用群落可入侵性与其他生态学指标，如物种多样性指数、功能多样性指数和谱系多样性指数，能够促进我们对它们相互关系的深入探究，并提供一个更全面的框架来评估群落的易入侵性。

5. 结论和展望

生物入侵已经在全球范围内发生，由于人类活动导致外来入侵物种的发生，并对当地的生物多样性、生态系统和物种生存产生负面影响。围绕群落多样性对群落可入侵性的相关性研究，发现群落可入侵性同群落多样性之间存在复杂的相关性关系。从群落多样性的角度出发，将多样性结合起来，使入侵机制得到更加深入的研究。物种多样性、功能多样性、谱系多样性与群落可入侵性的关联在不同生境和尺度上呈现不同的相关性。此外，目前的群落可入侵性量化指标急需一种便于理解、采集和分析的统一标准[79]。

未来的研究应更加注重多尺度和多维度的群落特征，如物种多样性、功能多样性和谱系多样性等，以及这些多样性在不同的环境梯度和扰动情景下如何影响群落可入侵性。此外，考虑到全球变化背景下的环境压力，如气候变化、土地利用变化和氮沉降等，这些因素如何与群落多样性交互作用，进而影响

群落可入侵性，是未来研究的重要方向。

未来研究还应当关注生态系统服务的角度，探讨群落多样性保护和提升如何帮助维持和增强生态系统的功能，如碳储存、水源涵养和病害控制等，以及这些生态系统服务如何在抵御入侵的同时为人类社会带来益处。

参考文献

- [1] 李博, 徐炳声, 陈家宽. 从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征[J]. 生物多样性, 2001, 9(4): 446-457.
- [2] Qin, F., Xue, T.-T., Liang, Y.-F., *et al.* (2023) Present Status, Future Trends, and Control Strategies of Invasive Alien Plants in China Affected by Human Activities and Climate Change. *Ecography*, **2024**, e06919. <https://doi.org/10.1111/ecog.06919>
- [3] Zhang, Z.J., Yang, Q., Frisioe, T.S., *et al.* (2023) The Poleward Naturalization of Intracontinental Alien Plants. *Science Advances*, **9**, eadi1897. <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi1897>
- [4] 类延宝, 肖海峰, 冯玉龙. 外来植物入侵对生物多样性的影响及本地生物的进化响应[J]. 生物多样性, 2010, 18(6): 622-630.
- [5] Roswell, M., Dushoff, J. and Winfree, R. (2021) A Conceptual Guide to Measuring Species Diversity. *Oikos*, **130**, 321-338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- [6] 韩涛涛, 唐玄, 任海, 等. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望[J]. 生态学报, 2021, 41(8): 3286-3295. <https://doi.org/10.5846/stxb201903080442>
- [7] Petchey, O.L. and Gaston, K.J. (2002) Functional Diversity (FD), Species Richness and Community Composition. *Ecology Letters*, **5**, 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- [8] Srivastava, D.S., Cadotte, M.W., MacDonald, A.A.M., *et al.* (2012) Phylogenetic Diversity and the Functioning of Ecosystems. *Ecology Letters*, **15**, 637-648. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01795.x>
- [9] Borcard, D., Gillet, F. and Legendre, P. (2018) Community Diversity. In: Borcard, D., Gillet, F. and Legendre, P., Eds., *Numerical Ecology with R*, Springer International Publishing, Cham, 369-412. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2_8
- [10] Elton, C. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4899-7214-9>
- [11] Germain, R.M., Mayfield, M.M. and Gilbert, B. (2018) The ‘Filtering’ Metaphor Revisited: Competition and Environment Jointly Structure Invasibility and Coexistence. *Biology Letters*, **14**, Article 20180460. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0460>
- [12] Kleunen, M.V., Weber, E. and Fischer, M. (2010) A Meta-Analysis of Trait Differences between Invasive and Non-Invasive Plant Species. *Ecology Letters*, **13**, 235-245. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>
- [13] Davis, M.A., Grime, J.P. and Thompson, K. (2000) Fluctuating Resources in Plant Communities: A General Theory of Invasibility. *Journal of Ecology*, **88**, 528-534. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x>
- [14] Van Kleunen, M., Bossdorf, O. and Dawson, W. (2018) The Ecology and Evolution of Alien Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **49**, 25-47. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062654>
- [15] Pearson, D.E., Ortega, Y.K., Villarreal, D., *et al.* (2018) The Fluctuating Resource Hypothesis Explains Invasibility, but not Exotic Advantage Following Disturbance. *Ecology*, **99**, 1296-1305. <https://doi.org/10.1002/ecy.2235>
- [16] Guo, Q.F., Fei, S.L., Dukes, J.S., *et al.* (2015) A Unified Approach for Quantifying Invasibility and Degree of Invasion. *Ecology*, **96**, 2613-2621. <https://doi.org/10.1890/14-2172.1>
- [17] Wang, C., Wei, M., Wang, S., *et al.* (2020) *Erigeron annuus* (L.) Pers. and *Solidago canadensis* L. Antagonistically Affect Community Stability and Community Invasibility under the Co-Invasion Condition. *Science of The Total Environment*, **716**, Article 137128. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137128>
- [18] Feng, Y. and Van Kleunen, M. (2016) Phylogenetic and Functional Mechanisms of Direct and Indirect Interactions among Alien and Native Plants. *Journal of Ecology*, **104**, 1136-1148. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12577>
- [19] Dyderski, M.K. and Jagodziński, A.M. (2019) Functional Traits of Acquisitive Invasive Woody Species Differ from Conservative Invasive and Native Species. *NeoBiota*, **41**, 91-113. <https://doi.org/10.3897/neobiota.41.31908>
- [20] 刘建, 李钧敏, 余华, 等. 植物功能性状与外来植物入侵[J]. 生物多样性, 2010(6): 8.
- [21] Fried, G., Carboni, M., Mahaut, L., *et al.* (2019) Functional Traits Modulate Plant Community Responses to Alien Plant Invasion. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **37**, 53-63. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.02.003>

- [22] Wang, C., Jiang, K., Liu, J., *et al.* (2018) Moderate and Heavy *Solidago canadensis* L. Invasion Are Associated with Decreased Taxonomic Diversity but Increased Functional Diversity of Plant Communities in East China. *Ecological Engineering*, **112**, 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.12.025>
- [23] Zhang, P., Li, B., Wu, J.H., *et al.* (2019) Invasive Plants Differentially Affect Soil Biota through Litter and Rhizosphere Pathways: A Meta-Analysis. *Ecology Letters*, **22**, 200-210. <https://doi.org/10.1111/ele.13181>
- [24] Teixeira, L.H., Yannelli, F.A., Ganade, G., *et al.* (2020) Functional Diversity and Invasive Species Influence Soil Fertility in Experimental Grasslands. *Plants*, **9**, Article 53. <https://doi.org/10.3390/plants9010053>
- [25] Vetter, V.M.S., Kreyling, J., Dengler, J., *et al.* (2020) Invader Presence Disrupts the Stabilizing Effect of Species Richness in Plant Community Recovery after Drought. *Global Change Biology*, **26**, 3539-3551. <https://doi.org/10.1111/gcb.15025>
- [26] Diez, J.M., Sullivan, J.J., Hulme, P.E., *et al.* (2008) Darwin's Naturalization Conundrum: Dissecting Taxonomic Patterns of Species Invasions. *Ecology Letters*, **11**, 674-681. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01178.x>
- [27] Qian, H. (2023) Intercontinental Comparison of Phylogenetic Relatedness in Introduced Plants at the Transition from Naturalization to Invasion: A Case Study on the Floras of South Africa and China. *Plant Diversity*, **45**, 363-368. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2023.02.003>
- [28] El-Barougy, R., Macivor, J.S., Amillas, C.A., *et al.* (2020) Richness, Phylogenetic Diversity, and Abundance All Have Positive Effects on Invader Performance in an Arid Ecosystem. *Ecosphere*, **11**, e03045. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3045>
- [29] Lonhart, S. (2009) Natural and Climate Change Mediated Invasions. In: Rilov, G., Crooks, J.A., Eds., *Biological Invasions in Marine Ecosystems*, Springer Berlin, Heidelberg, 57-69. https://doi.org/10.1007/978-3-540-79236-9_3
- [30] Lonsdale, W.M. (1999) Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. *Ecology*, **80**, 1522-1536. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1522:GPOPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1522:GPOPIA]2.0.CO;2)
- [31] 许凯扬, 叶万辉, 曹洪麟, 等. 植物群落的生物多样性及其可入侵性关系的实验研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 385-391.
- [32] 郑景明, 马克平. 植物群落多样性与可入侵性关系研究进展[J]. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1338-1343.
- [33] Hui, C., Richardson, D.M., Landi, P., *et al.* (2016) Defining Invasibility and Invasibility in Ecological Networks. *Biological Invasions*, **18**, 971-983. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1076-7>
- [34] Stewart, P.S., Hill, R.A., Stephens, P.A., *et al.* (2021) Impacts of Invasive Plants on Animal Behaviour. *Ecology Letters*, **24**, 891-907. <https://doi.org/10.1111/ele.13687>
- [35] Wang, X., Wang, J., Hu, B., *et al.* (2022) Richness, not Evenness, of Invasive Plant Species Promotes Invasion Success into Native Plant Communities via Selection Effects. *Oikos*, **2022**, e08966. <https://doi.org/10.1111/oik.08966>
- [36] Zhang, X., Oduor, A.M.O. and Liu, Y.J. (2023) Invasive Plants Have Greater Growth than Co-Occurring Natives in Live Soil Subjected to a Drought-Rewetting Treatment. *Functional Ecology*, **37**, 513-522. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14244>
- [37] Orr, S.P., Rudgers, J.A. and Clay, K. (2005) Invasive Plants Can Inhibit Native Tree Seedlings: Testing Potential Allelopathic Mechanisms. *Plant Ecology*, **181**, 153-165. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-5698-6>
- [38] Cavieres, L.A. (2021) Facilitation and the Invasibility of Plant Communities. *Journal of Ecology*, **109**, 2019-2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>
- [39] Howeth, J.G. (2017) Native Species Dispersal Reduces Community Invasibility by Increasing Species Richness and Biotic Resistance. *Journal of Animal Ecology*, **86**, 1380-1393. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12733>
- [40] Symstad, A.J. (2000) A Test of the Effects of Functional Group Richness and Composition on Grassland Invasibility. *Ecology*, **81**, 99-109. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0099:ATOTEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0099:ATOTEO]2.0.CO;2)
- [41] Jauni, M. and Hyvönen, T. (2012) Positive Diversity-Invasibility Relationships across Multiple Scales in Finnish Agricultural Habitats. *Biological Invasions*, **14**, 1379-1391. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0163-z>
- [42] Roscher, C., Beßler, H., Oelmann, Y., *et al.* (2010) Resources, Recruitment Limitation and Invader Species Identity Determine Pattern of Spontaneous Invasion in Experimental Grasslands. *Journal of Ecology*, **97**, 32-47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01451.x>
- [43] Wang, Y.J., Liu, Y.Y., Chen, D., *et al.* (2022) Clonal Functional Traits Favor the Invasive Success of Alien Plants into Native Communities. *Ecological Applications*, **34**, e2756. <https://doi.org/10.1002/eap.2756>
- [44] Ernst, A.R., Barak, R.S., Hipp, A.L., *et al.* (2022) The Invasion Paradox Dissolves When Using Phylogenetic and Temporal Perspectives. *Journal of Ecology*, **110**, 443-456. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13812>
- [45] Naeem, S., Knops, J.M.H., Tilman, D., *et al.* (2000) Plant Diversity Increases Resistance to Invasion in the Absence of Covarying Extrinsic Factors. *Oikos*, **91**, 97-108. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910108.x>

- [46] Pysek, P., Krivánek, M. and Jarosík, V. (2009) Planting Intensity, Residence Time, and Species Traits Determine Invasion Success of Alien Woody Species. *Ecology*, **90**, 2734-2744. <https://doi.org/10.1890/08-0857.1>
- [47] 于文波, 黎绍鹏. 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架[J]. 生物多样性, 2020, 28(11): 1362-1375.
- [48] Beaury, E.M., Finn, J.T., Corbin, J.D., *et al.* (2020) Biotic Resistance to Invasion Is Ubiquitous Across Ecosystems of the United States. *Ecology Letters*, **23**, 476-482. <https://doi.org/10.1111/ele.13446>
- [49] Tomasetto, F., Duncan, R.P. and Hulme, P.E. (2019) Resolving the Invasion Paradox: Pervasive Scale and Study Dependence in the Native-Alien Species Richness Relationship. *Ecology Letters*, **22**, 1038-1046. <https://doi.org/10.1111/ele.13261>
- [50] Yu-Long, Z., Burns, J.H., Liao, Z.-Y., *et al.* (2018) Species Composition, Functional and Phylogenetic Distances Correlate with Success of Invasive *Chromolaena odorata* in an Experimental Test. *Ecology Letters*, **21**, 1211-1220. <https://doi.org/10.1111/ele.13090>
- [51] Hejda, M., Pysek, P. and Jarosík, V. (2009) Impact of Invasive Plants on the Species Richness, Diversity and Composition of Invaded Communities. *Journal of Ecology*, **97**, 393-403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
- [52] 高末. 外来草本植物入侵定居影响因子的研究[D]: [硕士学位论文]. 杭州: 杭州师范大学, 2011.
- [53] Török, P., Deák, B., Vida, E., *et al.* (2010) Restoring Grassland Biodiversity: Sowing Low-Diversity Seed Mixtures Can Lead to Rapid Favourable Changes. *Biological Conservation*, **143**, 806-812. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.024>
- [54] 吴昊, 杜奎, 李万通, 等. 空心莲子草入侵对豫南草本植物群落多样性及稳定性的影响[J]. 草业科学, 2019, 36(2): 382-393.
- [55] Zeiter, M. and Stampfli, A. (2012) Positive Diversity-Invasibility Relationship in Species-Rich Semi-Natural Grassland at the Neighbourhood Scale. *Annals of Botany*, **110**, 1385-1393. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs193>
- [56] Peng, S., Kinlock, N.L., Gurevitch, J., *et al.* (2019) Correlation of Native and Exotic Species Richness: A Global Meta-Analysis Finds No Invasion Paradox across Scales. *Ecology*, **100**, e02552. <https://doi.org/10.1002/ecy.2552>
- [57] Mungi, N.A., Qureshi, Q. and Jhala, Y.V. (2021) Role of Species Richness and Human Impacts in Resisting Invasive Species in Tropical Forests. *Journal of Ecology*, **109**, 3308-3321. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13751>
- [58] Daehler, C.C. (2003) Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 183-211. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132403>
- [59] Leishman, M.R., Thomson, V.P. and Cooke, J. (2010) Native and Exotic Invasive Plants Have Fundamentally Similar Carbon Capture Strategies. *Journal of Ecology*, **98**, 28-42. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01608.x>
- [60] Lemoine, N.P., Burkepille, D.E. and Parker, J.D. (2016) Quantifying Differences between Native and Introduced Species. *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 372-381. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.008>
- [61] Ordonez, A. (2014) Global Meta-Analysis of Trait Consistency of Non-Native Plants between Their Native and Introduced Areas. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 264-273. <https://doi.org/10.1111/geb.12123>
- [62] Divíšek, J., Chytrý, M., Beckage, B., *et al.* (2018) Similarity of Introduced Plant Species to Native Ones Facilitates Naturalization, but Differences Enhance Invasion Success. *Nature Communications*, **9**, Article No. 4621. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06995-4>
- [63] Gallagher, R.V., Randall, R.P. and Leishman, M.R. (2015) Trait Differences between Naturalized and Invasive Plant Species Independent of Residence Time and Phylogeny. *Conservation Biology*, **29**, 360-369. <https://doi.org/10.1111/cobi.12399>
- [64] Mathakutha, R., Steyn, C., le Roux, P.C., *et al.* (2019) Invasive Species Differ in Key Functional Traits from Native and Non-Invasive Alien Plant Species. *Journal of Vegetation Science*, **30**, 994-1006. <https://doi.org/10.1111/jvs.12772>
- [65] Notzold, B.R. (1995) Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887-889. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- [66] Muller-Scharer, H., Schaffner, U. and Steinger, T. (2004) Evolution in Invasive Plants: Implications for Biological Control. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 417-422. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.010>
- [67] Hierro, J.L., Eren, Ö., Cuda, J., *et al.* (2022) Evolution of Increased Competitive Ability May Explain Dominance of Introduced Species in Ruderal Communities. *Ecological Monographs*, **92**, e1524. <https://doi.org/10.1002/ecm.1524>
- [68] Feng, Y.L., Lei, Y.B., Wang, R.F., *et al.* (2009) 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808434106>
- [69] Helsen, K., Acharya, K.P., Graae, B.J., *et al.* (2020) Earlier Onset of Flowering and Increased Reproductive Allocation

- of an Annual Invasive Plant in the North of Its Novel Range. *Annals of Botany*, **126**, 1005-1016. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa110>
- [70] El-Barougy, R.F., Elgamal, I.A., Khedr, A.H.A., *et al.* (2021) Contrasting Alien Effects on Native Diversity Along Biotic and Abiotic Gradients in an Arid Protected Area. *Scientific Reports*, **11**, Article No. 13557. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92763-2>
- [71] Thuiller, W., Gallien, L., Boulangeat, I., *et al.* (2010) Resolving Darwin's Naturalization Conundrum: A Quest for Evidence. *Diversity and Distributions*, **16**, 461-475. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00645.x>
- [72] 刘艳杰, 黄伟, 杨强, 等. 近十年植物入侵生态学重要研究进展[J]. 生物多样性, 2022, 30(10): 272-288.
- [73] Darwin, C. (1915) On the Origin of Species. *Soil Science*, **71**, 473. <https://doi.org/10.1097/00010694-195106000-00010>
- [74] Daehler, C.C. (2001) Darwin's Naturalization Hypothesis Revisited. *The American Naturalist*, **158**, 324-330. <https://doi.org/10.1086/321316>
- [75] Ricciardi, A. and Mottiar, M. (2006) Does Darwin's Naturalization Hypothesis Explain Fish Invasions? *Biological Invasions*, **8**, 1403-1407. <https://doi.org/10.1007/s10530-006-0005-6>
- [76] Lanta, V. and Lepš, J. (2008) Effect of Plant Species Richness on Invasibility of Experimental Plant Communities. *Plant Ecology*, **198**, 253-263. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9401-6>
- [77] Dyderski, M.K. and Jagodzinski, A.M. (2018) Drivers of Invasive Tree and Shrub Natural Regeneration in Temperate Forests. *Biological Invasions*, **20**, 2363-2379. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1706-3>
- [78] Pande, J., Tsubery, Y. and Shnerb, N.M. (2022) Quantifying Invasibility. *Ecology Letters*, **25**, 1783-1794. <https://doi.org/10.1111/ele.14031>
- [79] Wang, C.Y., Yu, Y.L., Cheng, H.Y., *et al.* (2022) Which Factor Contributes Most to the Invasion Resistance of Native Plant Communities under the Co-Invasion of Two Invasive Plant Species? *Science of the Total Environment*, **813**, Article 152628. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152628>