

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2023.03.001

基于功能性状多维性理解外来物种入侵的达尔文归化难题

王世雄^{1,2*}, 何跃军², 王文颖¹
¹青海师范大学生命科学学院, 青海省青藏高原生物多样性形成机制与综合利用重点实验室, 青海 西宁 810008; ²贵州大学林学院, 森林生态研究中心, 贵州 贵阳 550025

摘要: 达尔文归化难题是进行外来物种入侵预测的重要理论依据,然而,达尔文归化假说和预适应假说却预测了2种截然不同的结果。事实上,达尔文归化难题争论的焦点是物种间的差异性还是相似性促进了外来物种的成功入侵,究其原因可能是忽略了功能性状的多维性。所谓功能性状的多维性,就是不同的功能性状可能代表着不同的生态功能轴,外来物种的入侵是多个维度上不同生态过程的综合结果。本研究以现代物种共存理论为基础,构建了一个基于环境过滤和适合度差异2个维度的入侵预测模型框架,不同维度对应着不同的功能性状以及不同的种间相似性关系。该预测模型表明,在环境过滤维度上与本地物种性状趋同,同时,在适合度维度上与本地物种性状趋异的外来物种是潜在的入侵物种,而其危害程度主要取决于本地群落的构建过程。该模型框架可为外来物种入侵预警提供理论依据,也可为生物多样性保护、外来物种的防治与管理等提供实践指导。

关键词: 达尔文归化假说; 预适应假说; 功能性状; 适合度差异; 生态位差异; 入侵预测



开放科学标识码
(OSID 码)

Understanding Darwin's naturalization conundrum of alien species invasion based on the multidimensional nature of functional traits

WANG Shixiong^{1,2*}, HE Yuejun², WANG Wenying¹
¹College of Life Sciences, Qinghai Normal University, Key Laboratory of Biodiversity Formation Mechanism and Comprehensive Utilization of the Qinghai-Tibet Plateau in Qinghai Province, Xining, Qinghai 810008, China; ²College of Forestry, Research Center for Forest Ecology, Guizhou University, Guiyang, Guizhou 550025, China

Abstract: Darwin's naturalization conundrum provides an important theoretical basis for predicting the invasion of alien species. However, Darwin's naturalization and pre-adaptation hypotheses predicted two different results. Darwin's naturalization conundrum debates whether differences or similarities among species promote the successful invasion of alien species, which may be due to the neglect of the multidimensional nature of functional traits. The multidimensional nature of functional traits implies that different functional traits represent different ecological functional axes. Invasion by alien species is the result of different ecological processes in multiple dimensions. According to the modern species coexistence theory, this study constructed a model framework for invasion prediction based on the two dimensions of environmental filtering and fitness differences. Different dimensions correspond to different functional traits and species-similarity relationships. The prediction model showed that alien species that tended to be similar to native species in terms of environmental dimensions and different from native species in terms of fitness dimensions were potentially invasive species, and their damage mainly depended on the community assembly of native communities. The model framework can provide a theoretical basis for the early warning of alien species invasion and practical guidance for biodiversity protection and management.

Key words: Darwin's naturalization hypothesis; pre-adaptation hypothesis; functional traits; fitness difference; niche dissimilarity; invasion prediction

收稿日期(Received): 2022-07-21 接受日期(Accepted): 2022-12-18
基金项目: 国家自然科学基金(32160267); 贵州省科技计划项目(黔科合基础[2019]1060); 青海师范大学中青年科研基金项目(2019zr011)
作者简介: 王世雄, 男, 博士, 副教授。研究方向: 物种多样性保护与恢复生态学
* 通信作者(Author for correspondence), 王世雄, E-mail: wangshix812@163.com

全球贸易的持续增加以及全球气候变化给外来物种的传播和建立提供了条件和机遇 (Seebens *et al.*, 2015; Sheppard *et al.*, 2014), 导致了全球生物多样性前所未有的变化 (杨继和李博, 2017; Molnar *et al.*, 2008)。预测外来物种的潜在入侵性已成为生物多样性保护的重要研究内容 (郑珊珊等, 2018; Mack *et al.*, 2000; Sheppard, 2019)。利用物种性状特征及其进化历史进行外来物种的入侵预测可以追溯到达尔文假说 (Lemoine *et al.*, 2016)。达尔文归化假说 (Darwin's naturalization hypothesis, DNH) 认为, 在含有同属本地物种较多的地方, 外来物种不太容易建立自我维持的可持续种群 (Daehler, 2001)。因为较近的亲缘关系表现为较大的物种相似性, 这意味着强烈的种间竞争、共同的天敌以及相似的病原菌。因此, 在引入的范围内于本地物种没有近亲关系的外来物种应该有较高的入侵成功率 (Darwin, 1859), 这可以用空余生态位、种间竞争减少以及天敌缺乏来解释 (Sheppard, 2019)。同时, 达尔文也意识到, 外来物种在含有较多同属本地物种的生境成功入侵也是可能的。相似的生态特征意味着相似的生态需求, 使得外来物种对当地环境反而有更好的适应性而有利于成功入侵 (Procheş *et al.*, 2008)。这就是预适应假说 (pre-adaptation hypothesis, PAH), 该假说可以通过环境过滤机制解释, 非生物环境条件会选择区域种库中具有相似适应性状的物种的子集 (Lemoine *et al.*, 2016)。近年来, 学者们对这 2 个假说进行了验证, 研究结果也呈现了多元化的结论 (于文波和黎绍鹏, 2020): 一部分研究表明, 和本地物种功能性状相似的外来物种更容易成功入侵 (EI-Barougy *et al.*, 2020), 另一部分研究却得出相反的结论 (Escoriza & Ruhí, 2016); 也有研究发现, 外来物种与本地物种功能性状的差异对生物入侵的影响是情景依赖的, 在不同入侵阶段有着不同的作用 (Divišek *et al.*, 2018)。总体上, 外来物种和本地物种的功能性状差异如何影响生物入侵依旧是一个充满争议和不确定性的问题 (Jones *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2020), 达尔文归化假说和预适应假说也被合称为达尔文归化难题 (Darwin's conundrum) (郑珊珊等, 2018; Diez *et al.*, 2008)。

事实上, 达尔文归化难题争论的焦点是物种间的差异性还是相似性促进了外来物种的成功入侵。

或者说, 外来物种和本地物种间的差异性 (或相似性) 何时促进外来物种的入侵以及何时又阻止。这些不一致的结论究其原因可能是忽略了外来物种入侵过程和功能性状的多维性。植物功能性状反映了外来物种入侵的不同维度, 入侵维度的引入将使入侵科学中的假设检验更加清晰 (Palma *et al.*, 2021)。仅关注单一性状维度, 忽略其他性状维度的生态位分化, 会限制功能性状对群落物种共存的解释能力 (Wang *et al.*, 2022)。外来植物的成功入侵与功能性状密切相关, 入侵结果依赖于不同的功能性状组合 (韩月龙等, 2019; 刘建等, 2010)。一些性状 (如种子质量) 与入侵具有复杂的关系: 它们对入侵的不同维度有明显的促进、阻碍作用或没有显著影响 (Palma *et al.*, 2021)。例如, 区域尺度上的成功入侵与促进快速定殖的性状有关, 而局域尺度上的成功入侵与食草动物的适口性有关。同时, 一些成功入侵者由于较强的耐受力 and 保守的生态策略也表现了与本地物种极大的相似性 (Liao *et al.*, 2021)。物种在某些生态条件下使用的策略可能是近乎最优的, 但并非所有生态条件下都是最优的。因此, 将外来物种入侵过程的多维性与描述物种生理、形态和生活史策略的功能性状的多维特征联系起来可能是破解达尔文归化难题的有效途径。在综述前人研究成果的基础上, 本研究提出了一个基于物种功能性状的“阶段与维度”分步预测外来物种入侵的研究框架。该模型框架可为外来物种入侵预警提供理论依据, 也可为生物多样性保护、外来入侵物种的防治与管理等提供实践指导。

1 入侵过程的多维性

生物入侵在一定程度上可以看成是外来物种和本地物种的共存问题 (于文波和黎绍鹏, 2020; Latombe *et al.*, 2021), 生物入侵的过程可以视为一系列“过滤器”的筛选过程 (图 1)。

在区域尺度上, 扩散限制是决定外来物种入侵的第一道“过滤器” (Funk *et al.*, 2008)。扩散性状可以决定物种库中存在哪些潜在入侵物种。例如, 入侵物种可能具有与远距离扩散相关的特征, 而本地物种具有或不具有这些性状。在局域尺度上, 环境过滤将是外来物种入侵的第二道“过滤器” (Keddy, 1992; Kraft *et al.*, 2015)。最后, 个体之间的竞争排斥, 即生物过滤, 只发生在小范围内的邻近区域, 成为影响外来物种入侵的第三道“过滤器”。由

于极限相似性 (Abrams, 1983; Divišek *et al.*, 2018; Violle *et al.*, 2011), 共存的物种之间将出现性状差异。扩散限制、环境过滤和生物过滤决定了哪些功能性状或特征值对于特定的环境是最优的。这些“过滤器”会限制群落中可行的生态策略的范围, 并决定群落内性状的不同分布 (Funk *et al.*, 2008)。

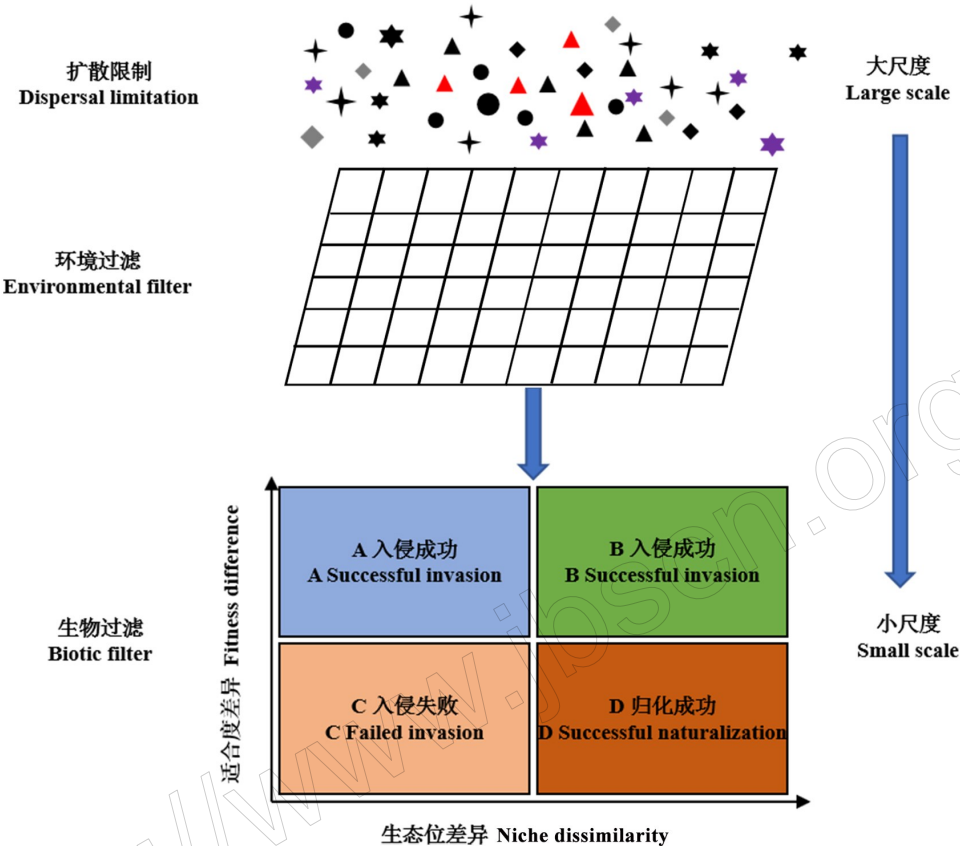


图 1 外来物种入侵过程的多维性
Fig.1 Invasion process of alien species and its multidimensional nature

环境过滤和生物过滤在群落构建方面代表了相反的力量。环境过滤会使更接近于环境最适状态、与本地物种相似的物种更丰富或更容易定居, 这将产生性状趋同。相反, 竞争排斥作为一种基本的生物过滤, 限制共同出现物种的性状相似性, 并产生性状趋异而呈均匀分布 (Franzén, 2004; Weiher *et al.*, 1998), 这种结果被称为生态位限制或极限相似性。当群落包含更多物种时, 生态位空间就会饱和, 这一观点的延伸也构成了物种丰富度与入侵抵抗力假设的基础 (Case, 1990)。通过更有效地获取资源, 功能多样化的本地群落可以消除或减少入侵者可用的空缺生态位 (Moore *et al.*, 2001)。

然而, 如果物种入侵是随机的, 那么它们与本地群落的关系往往比预期的要小, 这意味着与本地物种的竞争是外来物种入侵成功的重要决定因素 (Lemoine *et al.*, 2016)。现代物种共存理论认为, 物种间的竞争依赖于生态位差异和适合度差异 2

个维度 (Chesson, 2000; MacDougall *et al.*, 2009)。通过对生物入侵过程的梳理, 可发现生物入侵可以在现代物种共存理论这个统一框架下进一步解读和阐述。其中, 生态位差异强调的是物种在资源、空间、时间和天敌等维度上的分化 (储诚进等, 2017)。物种之间的生态位差异越大, 种间竞争的强度就越小, 物种就越容易共存。适合度差异强调的是物种在资源利用效率、对抗天敌取食和生长繁殖能力上的差异, 可以通俗地理解为物种竞争能力的差异 (于文波和黎绍鹏, 2020)。适合度差异越大的物种越难以共存, 因为适合度高的物种总是倾向于将适合度低的物种竞争排除。因此, 与本地物种相比, 成功入侵的外来物种通常具有适合度优势或生态位差异, 但是只有适合度优势才会对本地群落产生重大影响 (Sheppard, 2019)。

理论分析表明, 并不是所有的物种都会平等地与一个新物种竞争 (MacDougall *et al.*, 2009)。在使

用的资源上与入侵物种有很大差异的本地物种不太可能参与竞争和被取代,即生态位差异机制(Carboni *et al.*, 2021)。此外,在争夺共同资源的物种中,对获取资源适应性较差的物种,也就是在竞争等级中较低的本地物种,很可能最先被入侵的优秀竞争物种取代,即竞争优势机制(Carboni *et al.*, 2021)。如果本地群落是基于生态位分化构建的,假设一个外来物种与本地某一物种的生态位高度重叠,那么它将与该物种的竞争最激烈。当这种情况发生时,本地物种和外来物种之间的适合度差异决定了哪些物种

将被竞争排斥(图 2A)。如果本地群落的构建是基于扩散限制等中性过程,也就是说即使本地群落没有生态位的分化,但是,只要外来物种与本地物种有显著的适合度差异,外来物种的成功入侵也是可能的,并且一旦成功入侵,将导致较多本地物种的竞争排斥,从而造成十分巨大的危害(图 2B)。这 2 种机制(生态位差异和竞争优势)将控制哪些物种及其生态策略将与外来物种共存,哪些物种将被排除,从而导致入侵群落功能构成的可预测变化(Kuebbing *et al.*, 2018; Mouillot *et al.*, 2013)。

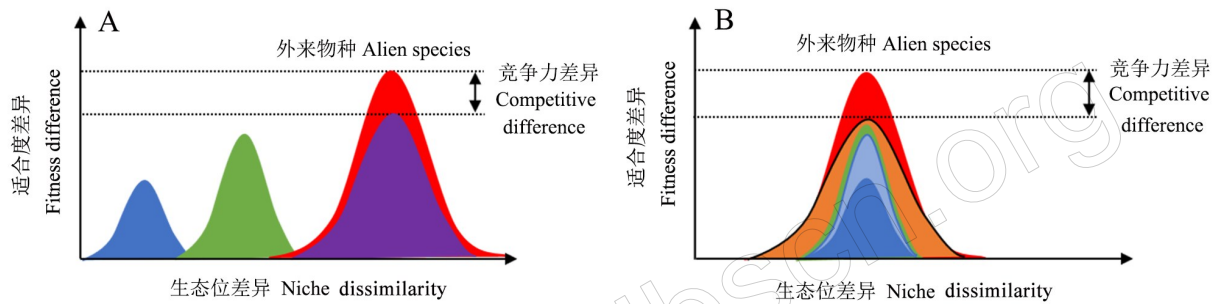


图 2 入侵过程中的外来物种与本地物种间的相互作用机制
Fig.2 The interaction mechanisms between alien species and native species in the process of invasion
A: 生态位差异机制; B: 竞争优势机制。
A: Niche dissimilarity mechanism; B: Competitive superiority mechanism.

2 功能性状的多维性

功能性状是影响生物体表现或适应性的形态、生化、生理、结构、物候或行为特征(Roscher *et al.*, 2018),其决定了物种个体的存活、生长和繁殖(Adler *et al.*, 2014)以及物种间相互作用的强度和标志(Kunstler *et al.*, 2016),可以作为定量物种生态位参数的有效工具(Violle & Jiang, 2009)。所谓功能性状的多维性(multidimensional nature of functional traits),就是不同的功能性状可能代表着不同的生态功能轴,甚至同一性状在不同情境下可能表征不同生态功能(Bittebiere *et al.*, 2019)。研究发现,单个种间性状差异与驱动物种排斥的竞争不对称之间存在着若干关联,但没有发现与稳定物种共存的生态位差异有关(Pérez-Ramos *et al.*, 2019);但是,当考虑性状变异的多个轴(如物候、种子大小、高度、比根长)时生态位差异才被发现,这表明物种多样性的维持具有多维性(Kraft *et al.*, 2015)。在比较不同性状维度的结果时,缺乏一个普遍和一致的模式,这表明功能性状在很大程度上取决于所考虑的生态位轴。考虑到这些多重功能,物种的功能性状就是多维的,也就不能简化为与资源经济学谱相

关的一维轴(Valverde-Barrantes & Blackwood, 2016)。

具体来说,以往的研究主要集中在形态(多为地上部分)性状,因为这些性状容易测量或在全球数据库中容易获得,从而遗漏了其他一些关键性状在物种共存中的重要性。同时,这些性状可能只表征了入侵的一个维度,而外来物种的入侵是多维度的。在不同维度上,功能性状的作用是不一样的,在有些维度上,外来物种和本地物种间的功能相似性对外来物种的入侵是重要的,相反,在另外一些维度上,外来物种和本地物种间的功能相异性却是重要的。研究发现,外来植物入侵力由不同要素构成,并由不同的功能性状所驱动(Liao *et al.*, 2021):能显著减少本地植物多度的入侵植物具有“理想杂草”的特质,即具有强的资源获取能力和低的被取食概率;相反地,一些在本地群落中具有优势或产生巨大危害的外来植物甚至与本地优势植物类似,采用了强胁迫耐受和保守性资源投资策略。功能性状多维性的缺失凸显了开展更大范围内物种功能性状和环境条件研究的必要性,以便捕捉更广泛的生态维度,使得能够检测和区分功能性状作为外来物种入侵驱动因素的多维影响。越来越多的研

究表明,达尔文的2种对立假说并不一定相互排斥(Carboni *et al.*, 2013; Park *et al.*, 2020; Procheş *et al.*, 2008)。相反,每种假说都可以正确地预测生物入侵在不同环境或空间尺度下的结果(Molnar *et al.*, 2008)。因此,选择功能性状的维度,确定哪些性状彼此相关或不相关,以及哪些性状组合是最佳的至关重要(Holdaway *et al.*, 2011)。

3 基于功能性状多维性的入侵预测模型框架

理论上,可以在扩散限制、环境过滤和生物过滤3个阶段上进行外来物种入侵的预测研究。在最初的扩散限制阶段,外来物种可能具有与远距离扩散相关的特征性状就意味着潜在入侵可能性。扩散轴上的性状独立于本地物种,也就是说本地物种可能也具有或不具有这些性状,并不需要比较本地物种和外来物种间的扩散性状差异就能初步预测。同时,这一轴上的预测准确性可能并不高,原因是外来物种的扩散一部分依赖于自身的扩散性状,还有一部分依赖于其他性状,如花色、用途等人类偏好特征,因为人为有意的引进也是外来物种扩散的重要途径。

如果外来物种能够突破扩散限制,那么决定外来物种能否成功入侵的重要过程就是环境过滤和生物过滤(包括生态位分化和适合度差异2个维度)2个阶段。生态位分化在外来物种入侵过程中是重要的,但不是必需的,而真正决定外来物种定居和造成入侵严重危害的是物种间的竞争力差异,即适合度差异或者竞争优势。因此,对于外来物种的入侵预测可以进一步压缩为环境过滤和适合度差异2个维度(图3)。

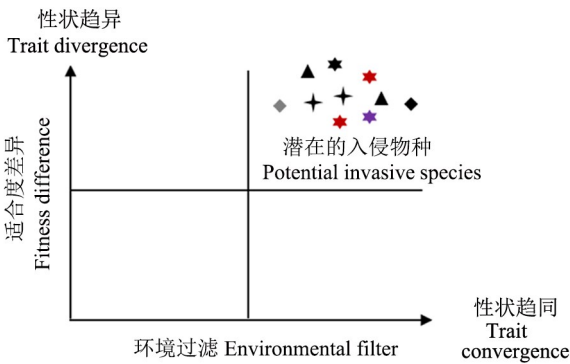


图3 基于物种功能性状的入侵预测机制模型

Fig.3 Prediction model of species invasion based on the multidimensional nature of functional traits

可以预测:在环境过滤维度上,需要外来物种与本地物种性状趋同,这意味着外来物种可能比本地物种更能适应新环境,导致外来物种更容易定居和归化;相应地,在适合度差异维度上,要求表征外来物种与本地物种竞争力的性状趋异,差异越大,外来物种的竞争力越大,成为入侵物种的可能性越大,同时,入侵成功后的危害程度也就越大。因此,在环境过滤维度上与本地物种性状趋同,同时,在适合度维度上与本地物种性状趋异的外来物种很有可能是潜在的入侵物种(图3)。同时,这些潜在入侵物种的危害程度取决于本地群落的构建过程:如果本地群落是基于生态位分化的群落构建过程,这些潜在入侵种可能只会导致与其生态位高度重叠的本地种竞争排斥或者灭绝(图2A);而如果本地群落是基于扩散限制等中性过程构建的,那么这些潜在的入侵物种将可能导致本地群落中与其生态位重叠的大多数物种的竞争排斥甚至灭绝,应该引起足够的重视(图2B)。研究表明,在中欧温带地区的6种不同生境中,归化的外来物种往往在功能性状上与同一生境类型中的本地物种极其相似,但入侵物种与本地物种以及归化的外来物种都有所不同,它们占据了每个生境中所代表植物功能性状空间的外围,即性状空间的边缘(Divíšek *et al.*, 2018)。比较本地物种、归化的外来物种和入侵物种的性状差异发现,外来物种在本地植物群落中成功建立的主要决定因素是环境过滤。然而,外来物种要想成为入侵物种,就需要有足够的差异性来占据新的生态位空间(Divíšek *et al.*, 2018),这在一定程度上印证了本研究提出的预测模型框架。

4 研究展望

本研究基于功能性状的多维性呈现了一个比较清晰的外来物种入侵预测的研究框架,但是,要实现外来物种能否成功入侵的准确预测,依然存在着很多挑战。主要表现在如下几个方面。

4.1 功能性状的多样性

尽管功能性状在植物策略中的作用变得越来越清晰,但是,将功能性状应用到入侵预测中最大的挑战在于识别最能代表群落中物种策略的性状。长期以来,人们对于物种性状的研究仅仅停留在某几个所谓的“关键性状”(如植株高度、比叶面积等),忽略了环境变化与性状响应的对应性以及性状与功能的相关性。一些研究使用了预先定义的

功能性状,如用生长型来测试极限相似性(Sheley & James, 2017; Tilman, 1997),但这些性状是否真的代表了所要表征的功能特征缺少明确的证据支持。此外,性状的选择还要考虑性状功能的情景依赖性。例如,与资源有效利用相关的性状在胁迫条件下使物种表现出更高的竞争优势,但在有利的环境下并不一定表现出这样的竞争优势(Pérez-Ramos *et al.*, 2019)。因此,有效的途径是测量大量的预选性状,然后再进一步筛选。例如,比叶面积、成熟高度、种子质量以及与生活史策略相关的功能性状(如寿命)等均被证明与植物入侵性相关(Byun *et al.*, 2013; Westoby, 1998),这些性状都要在基于物种功能性状特征的研究中重点关注。通过多元分析方法(如典范对应分析等)对预选性状进行筛选,建立起性状与生态功能维度间的显著对应关系。对筛选出的功能性状进行下一步的研究才是基于物种性状进行外来物种入侵预测研究的基础。

4.2 功能性状的可塑性

本研究强调物种性状的多维性在外来物种入侵中的重要性,但是,对于特定的功能性状,其本身的变异性,即性状可塑性(trait plasticity)也是决定外来物种能否成功入侵的重要因素。性状可塑性可以有效避免或者缓冲种内竞争,是物种生存策略的权衡,具有十分重要的进化和生态学意义(Mackay *et al.*, 2009)。这些性状及其可塑性可以增强生态位差异或者适合度优势,并在物种间产生竞争权衡,促进了物种在各种环境条件下的共存或者入侵(Pérez-Ramos *et al.*, 2019)。将功能性状的种内变异引入到外来物种的入侵,不仅可以极大提高外来物种入侵过程检测的灵敏度(Jung *et al.*, 2010; Paine *et al.*, 2011),而且可以有效揭示入侵机制(Albert *et al.*, 2011; Clark *et al.*, 2011)。

研究表明,性状可塑性能够提高入侵植物对资源的获取能力及使用效率,加速入侵物种的生长和繁殖,从而增强其种群竞争能力。与本地植物相比,入侵植物常常具有较大的性状可塑性(潘玉梅等, 2017; Daehler, 2003; Mozdzer & Megonigal, 2012),约有 50% 的外来植物的入侵能力与其性状可塑性相关(刘建等, 2010; 郑欣颖和薛立, 2018; Ren & Zhang, 2009)。表型可塑性进化假说(evolution of plasticity hypothesis)认为外来植物在入侵地可能进化出了更强的表型可塑性,从而促进其成功

入侵。植物性状不仅对养分、水分、天敌等具有表型可塑性,邻体植物的存在也会诱导其可塑性的表达。性状的种内变异与种间分化是外来物种适应异质生境、实现成功入侵的不同但又不相矛盾的策略。同时,物种功能性状的多维性与可塑性间可能存在交互作用。因此,下一步,应该进一步明确不同过程对外来物种成功入侵的相对贡献。

4.3 功能性状的整合性

基于功能性状的物种入侵预测研究,实际上就是要探明关键功能性状在局域尺度环境中特定的表达式样以及不同功能性状间的内在联系和权衡关系(杨继和李博, 2017)。表型整合性(trait integration),定义为不同性状之间的权衡关系,是赋予外来物种入侵性的重要特征(Godoy *et al.*, 2012)。表型整合性已被证明是促进入侵成功的潜在因素(Richards *et al.*, 2006)。研究表明,表型整合性使得外来物种对环境变化的反应更有效,产生对环境更适应的响应(Waite & Levin, 1993)。此外,表型整合性还可以通过降低不适应或非适应可塑性性状的成本来提高存活率(Poot & Lambers, 2008)。然而,目前关于表型整合性的经验知识很少,需要做更多的工作来理解表型整合性在物种入侵中的作用。例如,以前的实证研究发现表型可塑性和表型整合性之间存在负相关关系(Gianoli & Palacio-López, 2009),这是一个令人惊讶的发现,因为从理论上讲,两者都有利于植物的适应性(Godoy *et al.*, 2012)。因此,在不同入侵维度上进行预测研究,不仅要关注特定功能性状的差异性或者相似性,还要关注这些功能性状间的权衡与整合,甚至需要进一步分解特定性状、性状可塑性以及性状整合在促进外来物种入侵中的相对贡献。

5 结语

鉴于入侵物种的全球化趋势,迫切需要预测外来物种的潜在入侵性已成为生物多样性保护的重要内容。利用物种功能性状特征及其进化历史是进行外来物种入侵预测的重要途径,但是,达尔文归化难题却预测了 2 种截然不同的结果。本文解析了达尔文归化难题的内涵,提出将外来物种入侵过程的多阶段性与描述物种生理、形态和生活史策略的功能性状的多维特征联系起来可能是破解达尔文归化难题的有效途径。在综述前人研究成果的基础上,本研究提出一个基于环境过滤和适

合度差异的两维入侵预测模型框架。该模型预测表明,在环境过滤维度上与本地物种性状趋同,同时,在适合度维度上与本地物种性状趋异的外来物种是潜在的入侵物种,而其危害程度取决于本地群落的构建过程。该模型框架可为外来物种入侵预警提供理论依据,也可为生物多样性保护、外来入侵物种的防治与管理等提供实践指导。但是,外来物种的入侵预测仍然任重而道远,主要存在如下3个方面的挑战:第一,功能性状的选择与分维,这是基于功能性状多维性进行入侵预测的基础;第二,功能性状可塑性在物种入侵预测中的重要性不应因其多维性而被忽视;第三,不仅要关注特定性状的差异性或者相似性,还要关注功能性状间的权衡与整合,甚至需要进一步分解特定性状、性状可塑性以及性状整合性在促进外来物种入侵中的相对贡献。本文在综述前人研究的基础上,引入功能性状的多维性,构建了一个理论上可行的简单模型框架,旨在抛砖引玉,希望更多的专家学者关注外来物种的入侵预测,对这一模型框架进一步完善,并推动其早日应用于实践工作。

参考文献

储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良, 2017. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 25(4): 345–354.

韩月龙, 杨康, 孔令杰, 柳旭, 闫静, 张风娟, 2019. 不同植物(组合)对入侵杂草黄顶菊功能性状的影响. 生物安全学报, 28(2): 140–146.

刘建, 李钧敏, 余华, 何维明, 于飞海, 桑卫国, 刘国方, 董鸣, 2010. 植物功能性状与外来植物入侵. 生物多样性, 18(6): 569–576.

潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 李象钦, 2017. 不同光照和水分条件下鬼针草属入侵种与本地种生长、光合特征及表型可塑性的比较. 生物多样性, 25(12): 1257–1266.

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.

于文波, 黎绍鹏, 2020. 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. 生物多样性, 28(11): 1362–1375.

郑珊珊, 陈旭波, 许微楠, 骆争荣, 夏更寿, 2018. 外来种–本地种亲缘关系对外来植物归化和入侵的影响. 植物生态学报, 42(10): 990–999.

郑欣颖, 薛立, 2018. 入侵植物三叶鬼针草与近缘本地种金盏银盘的可塑性研究进展. 生态学杂志, 37(2): 580–587.

ABRAMS P, 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Re-*

view of Ecology and Systematics, 14(1): 359–376.

ADLER P B, SALGUERO-GMEZ R, COMPAGNONI A, HSU J S, RAY-MUKHERJEE J, MBEAU-ACHE C, FRANCO M, 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(2): 740–745.

ALBERT C H, GRASSEIN F, SCHURR F M, VIEILLEDENT G, VIOLLE C, 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3): 217–225.

BYUN C, DE BLOIS S, BRISSON J, 2013. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *Journal of Ecology*, 101(1): 128–139.

CARBONI M, LIVINGSTONE S W, ISAAC M E, CADOTTE M W, 2021. Invasion drives plant diversity loss through competition and ecosystem modification. *Journal of Ecology*, 109(10): 3587–3601.

CARBONI M, M NKEM LLER T, GALLIEN L, LAVERGNE S, ACOSTA A, THUILLER W, 2013. Darwin's naturalization hypothesis: scale matters in coastal plant communities. *Ecography*, 36(5): 560–568.

CASE T J, 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(24): 9610–9614.

CHESSON P, 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1): 343–366.

CLARK J S, BELL D M, HERSH M H, KWIT M C, MORAN E, SALK C, STINE A, VALLE D, ZHU K, 2011. Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters*, 14(12): 1273–1287.

DAEHLER C C, 2001. Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158(3): 324–330.

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(1): 183–211.

DARWIN C, 1859. *The origin of species*. London: John Murray.

DIEZ J M, SULLIVAN J J, HULME P E, EDWARDS G, DUNCAN R P, 2008. Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions. *Ecology Letters*, 11(7): 674–681.

DIVÍŠEK J, CHYTY M, BECKAGE B, GOTELLI N J, LOSOSOVÁ Z, PYŠEK P, RICHARDSON D M, MOLOFSKY J, 2018. Similarity of introduced plant species to native ones

- facilitates naturalization, but differences enhance invasion success. *Nature Communications*, 9(1): 4631.
- EI-BAROUGY R F, ELGAMAL I, ROHR R P, PROBERT A F, KHEDR A-H, BACHER S, 2020. Functional similarity and dissimilarity facilitate alien plant invasiveness along biotic and abiotic gradients in an arid protected area. *Biological Invasions*, 22(6): 1997–2016.
- ESCORIZA D, RUHÍ A, 2016. Functional distance to recipient communities may favour invasiveness: insights from two invasive frogs. *Diversity and Distributions*, 22(5): 519–533.
- FRANZÉN D, 2004. Plant species coexistence and dispersion of seed traits in a grassland. *Ecography*, 27(2): 218–224.
- FUNK J L, CLELAND E E, SUDING K N, ZAVALA E S, 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(12): 695–703.
- GIANOLI E, PALACIO-LÓPEZ K, 2009. Phenotypic integration may constrain phenotypic plasticity in plants. *Oikos*, 118(12): 1924–1928.
- GODOY O, VALLADARES F, CASTRO-DÍEZ P, 2012. The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. *New Phytologist*, 195(4): 912–922.
- HOLDAWAY R J, RICHARDSON S J, DICKIE I A, PELTZER D A, COOMES D A, 2011. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 99(4): 954–963.
- JONES E I, NUISMER S L, GOMULKIEWICZ R, 2013. Revisiting Darwin's conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(51): 20627–20632.
- JUNG V, VIOLE C, MONDY C, HOFFMANN L, MULLER S, 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98(5): 1134–1140.
- KEDDY P A, 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 157–164.
- KRAFT N J B, ADLER P B, GODOY O, JAMES E C, FULLER S, LEVINE J M, 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5): 592–599.
- KRAFT N J B, GODOY O, LEVINE J M, 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3): 797–802.
- KUEBBING S E, MAYNARD D S, BRADFORD M A, 2018. Linking functional diversity and ecosystem processes: a framework for using functional diversity metrics to predict the ecosystem impact of functionally unique species. *Journal of Ecology*, 106(2): 687–698.
- LATOMBE G, RICHARDSON D M, MCGEOCH M A, ALT-WEGG R, CATFORD J A, CHASE J M, COURCHAMP F, ESLER K J, JESCHKE J M, LANDI P, MEASEY J, MIDGLEY G F, MINOARIVÉLO H O, RODGER J G, HUI C, 2021. Mechanistic reconciliation of community and invasion ecology. *Ecosphere*, 12(2): e03359.
- LI S P, GUO T, CADOTTE M W, CHEN Y J, KUANG J L, HUA Z S, ZENG Y, SONG Y, LIU Z, SHU W S, LI J T, 2015. Contrasting effects of phylogenetic relatedness on plant invader success in experimental grassland communities. *Journal of Applied Ecology*, 52(1): 89–99.
- LIAO H, PAL R W, NIINEMETS Ü, BAHN M, CERABOLINI B E L, PENG S, 2021. Different functional characteristics can explain different dimensions of plant invasion success. *Journal of Ecology*, 109(3): 1524–1536.
- MACK R N, SIMBERLOFF D, MARK LONSDALE W, EVANS H, CLOUT M, BAZZAZ F A, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689–710.
- MACKAY T F C, STONE E A, AYROLES J F, 2009. The genetics of quantitative traits: challenges and prospects. *Nature Reviews Genetics*, 10(8): 565–577.
- MOLNAR J L, GAMBOA R L, REVENGA C, SPALDING M D, 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(9): 485–492.
- MOORE J L, MOUQUET N, LAWTON J H, LOREAU M, 2001. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. *Oikos*, 94(2): 303–314.
- MOUILLOT D, GRAHAM N A J, VILLGER S, MASON N W H, BELLWOOD D R, 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3): 167–177.
- MOZDZER T J, MEGONIGAL J P, 2012. Jack-and-master trait responses to elevated CO₂ and N: a comparison of native and introduced *Phragmites australis*. *PLoS ONE*, 7(10): e42794.
- PÉREZ-RAMOS I M, MATÍAS L, GÓMEZ-APARICIO L, GODOY Ó, 2019. Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic con-

- ditions. *Nature Communications*, 10(1): 2555.
- PAINE C E T, BARALOTO C, CHAVE J, H RAULT B, 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, 120(5): 720–727.
- PALMA E, VESK P A, WHITE M, BAUMGARTNER J B, CATFORD J A, 2021. Plant functional traits reflect different dimensions of species invasiveness. *Ecology*, 102(5): e03317.
- PARK D S, FENG X, MAITNER B S, ERNST K C, ENQUIST B J, 2020. Darwin's naturalization conundrum can be explained by spatial scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(20): 10904–10910.
- POOT P, LAMBERS H, 2008. Shallow-soil endemics: adaptive advantages and constraints of a specialized root-system morphology. *New Phytologist*, 178(2): 371–381.
- PROCHEŞ Ş, WILSON J R U, RICHARDSON D M, REJM NEK M, 2008. Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1): 5–10.
- REN M X, ZHANG Q G, 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Research*, 49(5): 449–460.
- RICHARDS C L, BOSSDORF O, MUTH N Z, GUREVITCH J, PIGLIUCCI M, 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9(8): 981–993.
- SEEBENS H, ESSL F, DAWSON W, FUENTES N, MOSER D, PERGL J, PYŠEK P, VAN KLEUNEN M, WEBER E, WINTER M, BLASIUS B, 2015. Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. *Global Change Biology*, 21(11): 4128–4140.
- SHELEY R L, JAMES J, 2017. Resistance of native plant functional groups to invasion by medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*). *Invasive Plant Science and Management*, 3(3): 294–300.
- SHEPPARD C S, 2019. Relative performance of co-occurring alien plant invaders depends on traits related to competitive ability more than niche differences. *Biological Invasions*, 21(4): 1101–1114.
- SHEPPARD C S, BURNS B R, STANLEY M C, 2014. Predicting plant invasions under climate change: are species distribution models validated by field trials? *Global Change Biology*, 20(9): 2800–2814.
- TILMAN D, 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78(1): 81–92.
- VALVERDE-BARRANTES O J, BLACKWOOD C B, 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum: commentary on Kramer-Walter et al. (2016). *Journal of Ecology*, 104(5): 1311–1313.
- VIOLE C, JIANG L, 2009. Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2(2): 87–93.
- VIOLE C, NEMERGUT D R, PU Z, JIANG L, 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters*, 14(8): 782–787.
- WATT D E, LEVIN D A, 1993. Phenotypic integration and plastic correlations in *Phlox drummondii* (Polemoniaceae). *American Journal of Botany*, 80(10): 1224–1233.
- WANG X Z, SUN S W, SEDIO B E, GLOMGLIENG S, CAO M, CAO K F, YANG J H, ZHANG J L, YANG J, 2022. Niche differentiation along multiple functional-trait dimensions contributes to high local diversity of Euphorbiaceae in a tropical tree assemblage. *Journal of Ecology*, 110(11): 2731–2744.
- WEIHER E, CLARKE G D P, KEDDY P A, 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81(2): 309–322.
- WESTOBY M, 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2): 213–227.

(责任编辑:郭莹)