

北京市湿地入侵植物群落与本地植物群落的生物多样性比较

赵婷婷^{1,2} 李 果² 李梦晴^{1,2} 张志伟^{1*} 赵彩云^{2*}

(1. 山西农业大学林学院, 太谷 030801; 2. 中国环境科学研究院生态研究所, 北京 100012)

摘要: 为明确外来入侵植物对本地湿地植物多样性的影响, 在北京市湿地选择23个样地共245个样方进行物种多样性调查, 并从不同植物性状数据库获取样方中所有植物的株高、叶长、叶宽、叶面积和比叶面积等10个功能性状数据, 对比分析入侵群落与本地群落的物种多样性、系统发育多样性和功能多样性特征。结果显示, 在北京市湿地共记录到26种外来入侵草本植物, 隶属10科19属, 其中, 菊科外来入侵植物种类最多, 有10种。除比叶面积、叶片碳含量和株高的系统发育信号显著外, 其余7种植物功能性状的系统发育信号均不显著, 表明大多数功能性状未表现出系统发育保守性。入侵群落所有物种的物种多样性指标Shannon-Wiener多样性指数、物种丰富度指数和Simpson优势度指数以及系统发育多样性指标谱系多样性和平均最近谱系发育距离均显著高于本地群落和入侵群落本地物种, 而入侵群落本地物种的功能分散指数和Rao'Q二次熵指数均显著高于本地群落, 表明外来物种入侵改变了湿地植物的生物多样性, 且外来物种入侵后群落谱系多样性趋于发散, 说明与本地植物亲缘关系越远的入侵物种越容易在湿地群落中建立种群, 符合达尔文归化假说。
关键词: 北京; 湿地; 入侵植物; 物种多样性; 系统发育多样性; 功能多样性

Comparisons of the biodiversity of invasive alien plant community and native plant community in Beijing wetlands

Zhao Tingting^{1,2} Li Guo² Li Mengqing^{1,2} Zhang Zhiwei^{1*} Zhao Caiyun^{2*}

(1. College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi Province, China; 2. Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China)

Abstract: To clarify the impacts of invasive alien plants on the diversity of native plants in wetland, 245 plots in 23 sites were investigated for the plant biodiversity in Beijing wetlands, and ten plant functional traits data such as plant height, leaf length, leaf width, leaf area, and specific leaf area of all plants were collected from different plant trait databases. Taxonomic diversity, phylogenetic diversity, and functional diversity of both invasive alien and native plant communities were analyzed. The resulted showed that a total of 26 invasive alien plants were recorded belonging to 19 genera, ten families. Among them, Asteraceae had the highest number with ten species. Only specific leaf area, leaf carbon content and plant height showed significant phylogenetic signals, and the other seven plant functional traits were not significant, indicating that most functional traits did not exhibit phylogenetic conservatism. In terms of taxonomic diversity, the Shannon-Wiener diversity index, species richness index, and Simpson dominance index of all plants in invasive community were significantly higher than native community and native plants in invasive community. In terms of phylogenetic diversity, phylogenetic di-

基金项目: 生态环境部生物多样性调查评估项目(2019HJ2096001006), 国家重点研发计划(2016YFC1201100)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: zhiweizhang2012@163.com, zhaocay@craes.org.cn

收稿日期: 2023-09-06

versity and the mean nearest taxon distance metrics of all plants in invasive community were significantly greater than native community and native plants in invasive community. Regarding functional diversity, both the functional dispersion index and Rao's Q quadratic entropy index demonstrate higher values for native plants in invasive community when compared with native community. Moreover, the community phylogenetic diversity tends to diverge after the invasion of alien species, indicating that invasive alien species with farther distance relative to native plants are more likely to establish populations in wetland communities, which is in line with the Darwin naturalization hypothesis.

Key words: Beijing; wetland; invasion plant; taxonomic diversity; phylogenetic diversity; functional diversity

湿地生态系统在保护地球生态环境、维持物种多样性和促进社会经济发展等方面具有不可替代的作用(谢勇等, 2020)。然而, 当前湿地面临过度开发利用、重金属污染以及富营养化等问题, 这些因素会加速外来植物的生长繁殖, 使得湿地成为外来植物入侵的重灾区。Zedler & Kercher (2004) 研究表明湿地面积占全球陆地面积的比例不到 6%, 但世界上约有 24% 的入侵植物是湿地物种。King & Hovick (2020) 对美国俄亥俄州 45 个湿地的植物群落进行调查, 发现密集城市地区非本地物种的丰富度和丰度分别占总物种的 56% 和 74%。张琼等 (2014) 在外来入侵植物对中国城市湿地生态系统的影响研究中发现, 入侵植物不仅会降低本地植物的适合度, 还有可能危害本地植物的正常生长代谢过程和生长调节系统。大量研究表明外来植物的入侵会减少湿地面积并抑制湿地内本地植物的生长 (Radford et al., 2008; Mills et al., 2009; Xiong et al., 2023), 但大多数研究都只关注 1 种或 2 种入侵物种的影响 (Wails et al., 2021; Xu et al., 2022), 关于湿地外来植物入侵群落对本地植物群落多样性的影响研究较少。

目前, 关于外来入侵植物与本地植物的多样性比较研究主要集中在物种多样性水平上 (Andrikou-Charitidou et al., 2020), 难以揭示外来入侵植物对本地植物群落结构和功能的影响 (Tretyakova et al., 2021)。不同的生物多样性指数代表不同的含义 (de Pauw et al., 2021), 系统发育多样性可通过物种亲缘关系推测历史进化对群落的影响 (Gerhold et al., 2011), 功能多样性可以反映物种自身生理生态情况及对外部环境适应的差异 (Dukes, 2001), 并且系统发育多样性和功能多样性能够很好地表征生态位差异 (Ernst et al., 2022)。系统发育多样性和功能多样性在生态学入侵领域内广泛应用, 然而目前国内从物种多样性、系统发育多样性和功能多样性这 3 个维度认识外来物种入侵对湿地植物多样性的影

响研究甚少。

外来植物成功入侵本地植物群落的机制是生态学、植物进化和保护学的关键科学问题 (Pinto-Ledezma et al., 2020), 达尔文归化假说和预适应假说从不同角度解释了外来植物成功入侵的原因。达尔文归化假说表明, 与本地物种亲缘关系密切的入侵物种很难归化成功, 因为它们生态位上已经被生态位相似的物种有效占据; 但与本地物种密切相关的外来物种更有可能被归化, 因为它们与本地物种之间的生态相似性使得其能更好地适应新的栖息地, 这被称为预适应假说 (Daehler, 2001)。近 20 年来, 生态学家们针对这 2 个对立的假说进行了很多实证研究, 但不同的研究往往得出相反的结论, 部分研究支持预适应假说, 部分研究支持达尔文归化假说, 也有部分研究没有明确结论 (于文波和黎绍鹏, 2020)。尽管生态学家试图从入侵阶段 (Li et al., 2015; Omer et al., 2022)、空间尺度 (Park et al., 2020; Qian et al., 2022) 和类群 (Qian, 2020) 等方面解释不同研究之间的分歧, 但仍需要更多的研究加以验证。目前鲜有研究验证这些机制在湿地外来植物入侵中的作用。本研究对北京市湿地 23 个样地 245 个样方进行调查, 分析入侵群落所有物种、入侵群落本地物种和本地群落间的物种多样性、系统发育多样性和功能多样性的关系, 探讨外来植物入侵对本地植物群落结构的影响, 并验证是达尔文归化假说还是预适应假说能更好地解释湿地外来植物的成功入侵, 以期为我国湿地外来入侵植物防控和生物多样性保护提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

北京市位于华北平原北端的中纬度地带, 全市总面积 1.64 万 km², 属于典型暖温带半湿润大陆性季风气候。境内河流属于海河流域, 包括潮白河、大

清河、永定河、北运河、蓟运河和温榆河6大水系,全市占地面积达到400 m²以上的湿地总面积约587 km²,占全市总面积的3.6%,其中河流、湖泊和沼泽等天然湿地面积约279 km²,库塘等人工湿地面积约308 km²(李果等,2022)。本研究于2022年7—9月在北京市5大水系及3个中心城区公园共选择23个湿地展开植物多样性调查。

1.2 方法

1.2.1 调查样方布设和外来入侵植物种类调查

本研究采用样带法进行湿地植物多样性调查,在23个湿地中分别将样带布设于水体边缘,并垂直于水陆交界线,水生植物和陆生植物的谱系距离差距大,因此只设置陆生样带,每条样带内设1~4个1 m×1 m的样方。本次调查共布设98条样带245个样方,包括北运河水系的北运河6条(22个样方)、南沙河5条(14个样方)、南海子4条(8个样方)、温榆河4条(10个样方)、清河3条(8个样方)、东沙河3条(8个样方)和南沙河3条(8个样方)样带,潮白河水系的潮白河8条(15个样方)、白河7条(20个样方)、密云水库7条(15个样方)、汉石桥湿地公园4条(8个样方)、琉璃河3条(7个样方)、白河堡水库2条(7个样方)、怀九河2条(7个样方)和怀沙河2条(5个样方)样带,永定河水系的永定河4条(9个样方)、野鸭湖4条(8个样方)和金牛湖3条(8个样方)样带,大清河水系的拒马河5条样带(8个样方),蓟运河水系的沟河5条样带(12个样方),以及中心城区公园的奥林匹克公园5条(14个样方)、翠湖湿地公园5条(12个样方)和龙潭公园4条(12个样方)样带。调查记录样方内所有植物的种类和株数,植物种类通过植物学专家鉴定并参考《中国入侵植物名录》(马金双,2013)确定是否为外来入侵物种,比对和确定所调查植物的分类地位及原产地。同时依据《中国入侵植物名录》(马金双,2013)明确每个外来物种的入侵等级,分别为恶性入侵(1级)、严重入侵(2级)、局部入侵(3级)和一般入侵(4级)。本研究将有1~4级入侵植物分布的样方定义为入侵群落,并进一步划分为入侵群落所有物种(包含该群落中所有物种)和入侵群落本地物种(仅包含该群落中的本地物种);将没有入侵植物的样方定义为本地群落。为验证入侵植物对湿地植物多样性的影响,首先比较入侵群落所有物种与本地群落之间的生物多样性是否存在差异,如果存在差异,再进一步比较本地群落与入侵群落本地物种之间、入侵群落本地物种与入侵群落所有物种之间的生物多样性差异,通过分析确定这

种差异是由本地物种引起的还是入侵物种引起的。

1.2.2 物种多样性分析

本研究中物种多样性分析指标包括物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数和Pielou均匀度指数,物种丰富度指数 R 即为调查样方中所有物种种类数 S ;Shannon-Wiener多样性指数 H' 的计算公式为 $H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$,式中, P_i 为调查样方内物种 i 的相对多度;Simpson优势度指数 D 的计算公式为 $D = 1 / \sum_{i=1}^S P_i^2$;Pielou均匀度指数 J' 的计算公式为 $J' = H' / H_{\max}$,式中 H_{\max} 为最大的物种多样性指数, $H_{\max} = \log_2 S$ (马克平和刘明玉,1994)。

1.2.3 系统发育多样性分析

由于蕨类植物和被子植物之间的系统发育距离很大,影响分析的精准度,因此将蕨类植物从1.2.1调查得到的草本植物中剔除,同时将在NCBI在线数据库中无本研究选择的3种基因序列的植物剔除,对最终保留的植物进行系统发育多样性分析,共有282种植物被纳入分析,其中包括26种外来入侵植物和256种本土植物。选择核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(rubisco, rbcL)、巨核细胞相关酪氨酸激酶(megakaryocyte-associated tyrosine kinase, matK)和内源转录间隔区(internally transcribed spacer, ITS)序列构建系统发育树(Igbari & Ogundipe, 2019)。从NCBI在线数据库获取保留的入侵植物和本地植物的3种基因序列数据,使用MAFFT 6软件对所有植物的3种基因序列数据分别进行比对(Kuraku et al., 2013),然后使用NCBI中BLAST功能来提高序列间的相似性和可靠性(Liu et al., 2023)。利用BioEdit和MEGA X软件对每种植物的3种基因序列进行手工剪切和序列串联,从而构建超矩阵序列(Hall, 2013)。运用IQ-TREE 2.2.0软件基于贝叶斯信息准则(Bayesian information criterion, BIC)选择最佳模型,并采用最大似然法构建系统发育树,对各节点支持率进行1 000次自展重复估计(Nguyen et al., 2015; Minh et al., 2020)。根据建立的群落矩阵和系统发育树计算本地群落、入侵群落本地物种和入侵群落所有物种的系统发育多样性指标,包括谱系多样性(phylogenetic diversity, PD)、平均谱系发育距离(mean pairwise distance, MPD)和平均最近谱系发育距离(mean nearest taxon distance, MNTD)。PD指群落内所有物种系统发育进化树的进化分支长度之和(Faith, 1992);MPD是一个群落中所有物

种对之间发生的系统发育距离的平均值,计算公式为 $MPD = 1/2 \left(\sum_{i=1}^{S_a} P_i \bar{d}_{ib} + \sum_{j=1}^{S_b} P_j \bar{d}_{ja} \right)$, 式中, S_a 代表样方 a 中所有物种种类数, P_i 表示样方 a 中物种 i 的相对多度, \bar{d}_{ib} 表示样方 a 中物种 i 与样方 b 中所有物种在谱系树上的平均成对距离, S_b 代表样方 b 中所有物种种类数, P_j 表示样方 b 中物种 j 的相对多度, \bar{d}_{ja} 表示样方 b 中物种 j 与样方 a 中所有物种在谱系树上的平均成对距离; MNTD 是一个群落中的物种与其最近的物种之间系统发育距离的平均值 (Carvalho et al., 2014), 计算公式为 $MNTD = 1/2 \left(\sum_{i=1}^{S_a} P_i \min d_{ib} + \sum_{j=1}^{S_b} P_j \min d_{ja} \right)$, 式中, $\min d_{ib}$ 表示样方 a 中物种 i 与样方 b 中所有物种在谱系树上的最小成对距离, $\min d_{ja}$ 表示样方 b 中物种 j 与样方 a 中所有物种在谱系树上的最小成对距离。当不同群落之间的系统发育多样性指标存在差异时, 利用 R 4.2.3 软件的 ggplot2 函数制作哑铃图, 分析外来物种入侵导致湿地样方的谱系多样性和平均最近谱系发育距离的分散和聚集情况。

1.2.4 功能多样性分析

本研究选择了 10 个植物功能性状进行分析, 包括叶面积、叶干物质含量、叶长、叶宽、比叶面积、叶片碳含量、叶片碳氮比、株高、种子鲜重和种子干重, 这些功能性状与植物适应性、繁殖策略、能量分配和资源利用有关 (Violle et al., 2007)。其中, 叶面积和叶干物质含量与植物的光能获取和养分保持能力密切相关; 狭长的叶片能提高光能利用效率, 因此选择了叶长和叶宽; 比叶面积可以体现植物对水分和光能的利用效率, 是预测植物适应策略的重要指标 (施润和等, 2005); 叶片碳含量体现了植物生长、繁殖以及抗旱能力 (程欢, 2022); 叶片碳氮比是反映植物营养利用效率的重要指标 (施润和等, 2005); 株高体现了植物的生长速度和争夺光照的能力等; 种子鲜重反映种子传播能力、寿命、产量及存活率; 种子干重可以反映植株的大小、品质、植物寿命和繁殖寿命等 (郑志兴等, 2011)。本研究从全球植物性状数据库 (TRY plant trait database) (<https://www.try-db.org/>)、西北欧植物区系植物功能性状数据库 LEDA Traitbases (<https://uol.de/en>) 和 R 4.2.3 软件 BIEN 程序获取以上性状数据, 当这些数据库中的物种性状有多个测量值时, 将多个测量值的平均值设为该物种功能性状的特征值。

使用 R 4.2.3 软件 dbFD 函数计算不同植物群落

的功能多样性指数 (Laliberte & Legendre, 2010), 包括功能分散指数 (functional dispersion index, FDis)、功能分异指数 (functional divergence index, FDiv)、功能均匀度指数 (functional evenness index, FEve)、功能丰富度指数 (functional richness index, FRic)、Rao'Q 二次熵指数 (Rao'Q quadratic entropy index, Rao'Q) 和群落加权平均数 (community weighted mean, CWM) 6 个指数。其计算公式分别为 $FDis = \frac{\sum_{j=1}^S f_j z_j}{\sum_{j=1}^S f_j}$; $FDiv = \frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^n \left[(\ln c_n - \overline{\ln x})^2 \times A_n \right] \right]$; $FEve = \sum_{i=1}^S \min \left(P_i, \frac{1}{S} \right)$; $Rao'Q = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S O_{ij} P_i P_j$; $FRic = SFc_i / R_c$; $CWM = \sum_i P_i \times x_i$; 式中, f_j 为物种 j 的多度, z_j 为物种 j 到加权质心的距离 (黄林娟等, 2022); c_n 为第 n 项功能性状的数值, $\overline{\ln x}$ 为物种功能性状值的自然对数, A_n 为第 n 项功能性状的丰度比例; O_{ij} 为物种 i 和物种 j 的功能性状的欧式距离, P_j 为调查样方内物种 j 的相对多度; SF_c 为群落中物种 i 的功能性状 c 所占据的生态位空间, R_c 为功能性状 c 的绝对值; x_i 为物种 i 的功能性状值 (江小雷和张卫国, 2010)。

功能分散指数表示群落内植物功能性状的多度分布在性状空间中的最大离散程度, 该指数越小, 说明物种间竞争越激烈, 生态位空间相对越紧张; 功能分异指数表示群落内植物特征值的差异性, 体现了群落内植物的生态位分化和资源竞争程度, 该指数越高, 说明群落内植物生态位互补程度越强, 竞争较弱; 功能均匀度指数是指在群落内植物功能特征在生态空间上分布的均匀程度, 多度量化生态功能空间如何被填充的指标, 该指数越大, 说明对有效资源利用越全面, 效率越高; 功能丰富度指数是指植物在群落中所占据的功能空间大小, 体现的是生态空间利用程度, 该指数越大, 生态空间利用程度越高; Rao'Q 二次熵指数整合了物种丰富度和物种对之间功能特征差异的信息, 主要体现物种间距离的变异; 群落加权平均数是指群落内植物功能性状的加权平均值 (张金屯和范丽宏, 2011; 陈又清, 2017)。

1.2.5 植物功能性状的系统发育信号分析

测试功能性状的系统发育信号是进行外来入侵植物系统发育群落组装分析的关键因素 (Miller et al., 2017)。本研究采用贝叶斯方法中的 Pagels' λ (Pagel, 1999) 测试 1.2.4 所述 10 种植物功能性状的系统发育信号。Pagels' λ 是通过比较植物功能性状

的观测值与布朗运动模型预测值的差异来判断该功能性状系统发育保守的程度(Blomberg et al., 2003)。 λ 的范围一般是0至1, λ 越大,该功能性状的系统发育保守性越强,即功能性状具有相对较强的系统发育信号(许格希等,2017)。功能性状的系统发育信号显著性检验是通过将观测得到的 λ 值与1.2.3构建的系统发育物种进行999次随机置换产生的模拟 λ 值从小到大进行排序,当排序值小于等于25或大于等于975时就认为功能性状表现出显著的系统发育信号。

1.3 数据分析

利用PAST 3软件计算植物群落的物种多样性指标,使用R 4.2.3软件包中的phylosig、picnate和FD程序分别计算系统发育信号、系统发育多样性指标和功能多样性指数。采用单因素方差分析比较不同群落的物种多样性、系统发育多样性和功能多样性是否存在显著性差异,如果存在差异采用Bonfer-

roni法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 北京市湿地外来入侵植物的组成

调查结果显示,本研究布设的254个样方中包含154个入侵样方,91个本地样方,共记录到327种草本植物,其中包括26种外来入侵植物和301种本地植物。外来入侵植物隶属10科19属,其中,菊科外来入侵植物种类最多,有10种,占有入侵植物种类的38.5%(表1)。从入侵等级来看,有8种入侵植物的入侵等级为1级,9种入侵植物的入侵等级为2级,3种入侵植物的入侵等级为3级,6种入侵植物的入侵等级为4级;从原产地来看,外来入侵植物起源于美洲的最多,有19种,占有入侵植物种类的73.08%,5种起源于南亚和西亚,仅2种原产于非洲;从生活型来看,外来入侵植物主要为一年生草本植物,共有22种,多年生草本植物仅有4种(表1)。

表1 北京市湿地26种外来入侵植物的入侵等级、科属分布、原产地和生活型

Table 1 Invasion level, family distribution, origin, and life type of 26 invasive alien plants in Beijing wetlands

入侵等级 Invasion degree	物种 Species	科 Family	原产地 Origin	生活型 Life type	
1	大狼把草 <i>Bidens frondosa</i>	菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
	豚草 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	菊科 Asteraceae	美洲 America	一年生草本 Annual	
	小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i>	菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
	喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	苋科 Amaranthaceae	南美洲 South America	多年生草本 Renascent	
	钻叶紫菀 <i>Symphyotrichum subulatum</i>	菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
	圆叶牵牛 <i>Ipomoea purpurea</i>	旋花科 Convolvulaceae	美洲 America	一年生草本 Annual	
	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>	菊科 Asteraceae	美洲 America	一年生草本 Annual	
	三裂叶豚草 <i>Ambrosia trifida</i>	菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
	2	粗毛牛膝菊 <i>Galinsoga quadriradiata</i>	菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual
		曼陀罗 <i>Datura stramonium</i>	茄科 Solanaceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual
刺果瓜 <i>Sicyos angulatus</i>		葫芦科 Cucurbitaceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
通奶草 <i>Euphorbia hypericifolia</i>		大戟科 Euphorbiaceae	美洲 America	一年生草本 Annual	
意大利苍耳 <i>Xanthium strumarium</i> subsp. <i>italicum</i>		菊科 Asteraceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
香丝草 <i>Erigeron bonariensis</i>		菊科 Asteraceae	南美洲 South America	一/二年生草本 Annual/biennial	
白车轴草 <i>Trifolium repens</i>		豆科 Fabaceae	北非 North Africa	多年生草本 Renascent	
牵牛 <i>Ipomoea nil</i>		旋花科 Convolvulaceae	美洲 America	一年生草本 Annual	
凹头苋 <i>Amaranthus blitum</i>		苋科 Amaranthaceae	北非 North Africa	一年生草本 Annual	
3		婆婆针 <i>Bidens bipinnata</i>	菊科 Asteraceae	美洲 America	一年生草本 Annual
	苘麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	锦葵科 Malvaceae	南亚 South Asia	一年生草本 Annual	
	斑地锦草 <i>Euphorbia maculata</i>	大戟科 Euphorbiaceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
4	豆瓣菜 <i>Nasturtium officinale</i>	十字花科 Brassicaceae	西亚 West Asia	多年生草本 Renascent	
	黄香草木樨 <i>Melilotus officinalis</i>	豆科 Fabaceae	西亚 West Asia	一/二年生草本 Annual/biennial	
	北美苋 <i>Amaranthus blitoides</i>	苋科 Amaranthaceae	北美洲 North America	一年生草本 Annual	
	苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	豆科 Fabaceae	西亚 West Asia	多年生草本 Renascent	
	大麻 <i>Cannabis sativa</i>	大麻科 Cannabaceae	南亚 South Asia	一年生草本 Annual	
	苦蕒 <i>Physalis angulata</i>	茄科 Solanaceae	南美洲 South America	一年生草本 Annual	

2.2 不同植物群落的物种多样性比较

单因素方差分析结果显示,不同群落之间的物种丰富度指数($F=14.359, P<0.001$)、Shannon-Wiener多样性指数($F=8.452, P<0.001$)和Simpson优势度指数($F=4.374, P=0.013$)均差异显著,而Pielou均匀度指数差异不显著($F=1.679, P>0.188$)。多重比较结果表明,入侵群落所有物种的物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数

均显著高于本地群落($P<0.05$),且物种丰富度指数和Shannon-Wiener多样性指数也显著高于入侵群落本地物种($P<0.05$),而Simpson优势度指数与入侵群落本地物种之间无显著差异;入侵群落本地物种的物种丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson优势度指数与本地群落之间均无显著差异(图1-A~C),表明外来植物入侵增加了湿地植物群落的物种丰富度指数和Shannon-Wiener多样性指数。

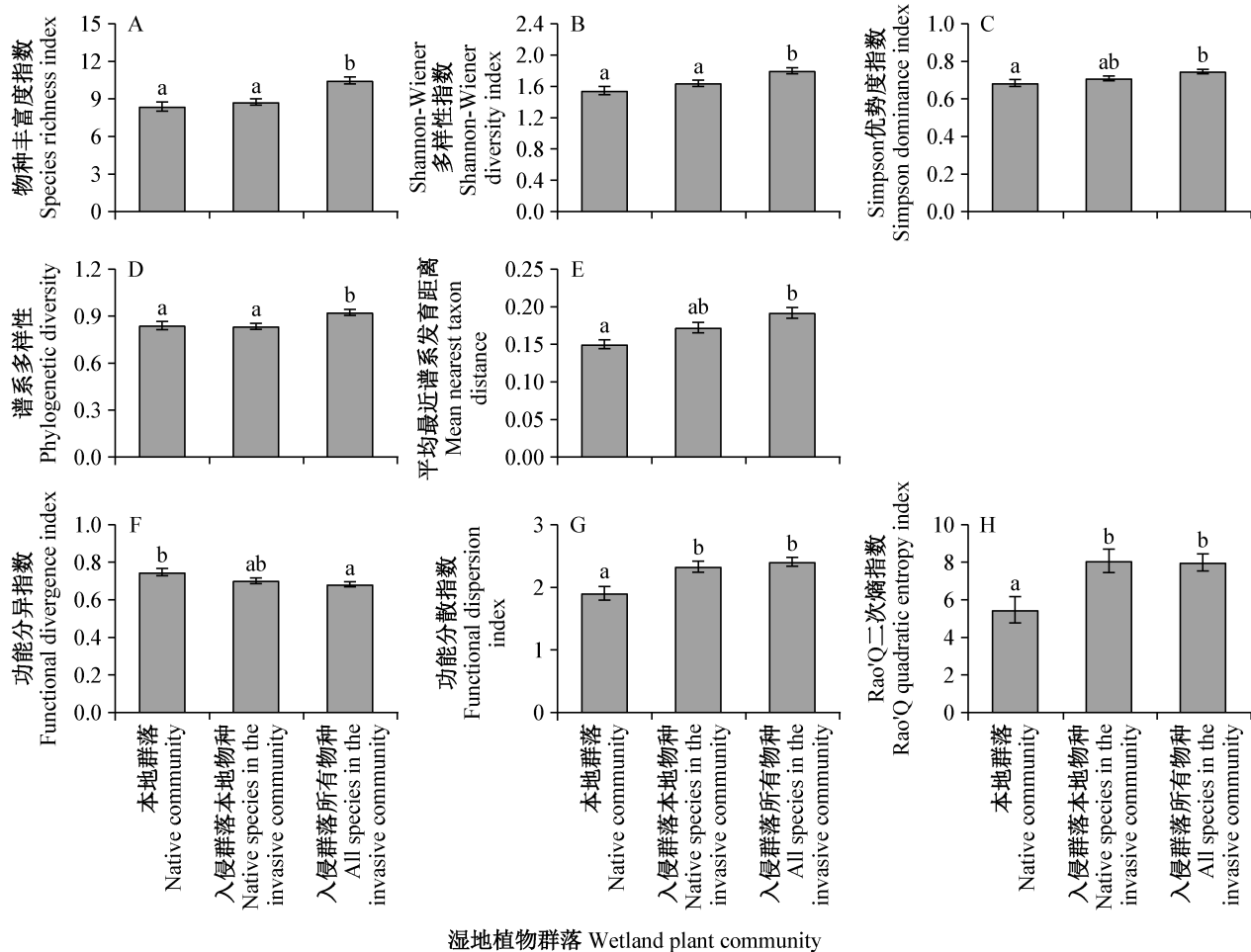


图1 北京市湿地不同植物群落的物种多样性(A~C)、系统发育多样性(D~E)和功能多样性(F~H)

Fig. 1 Taxonomic diversity (A~C), phylogenetic diversity (D~E) and functional diversity (F~H) of different plant communities in Beijing wetlands

图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经 Bonferroni 法检验差异显著 ($P<0.05$)。Data are mean ±SE. Different lowercase letters indicate significant difference by Bonferroni test ($P<0.05$).

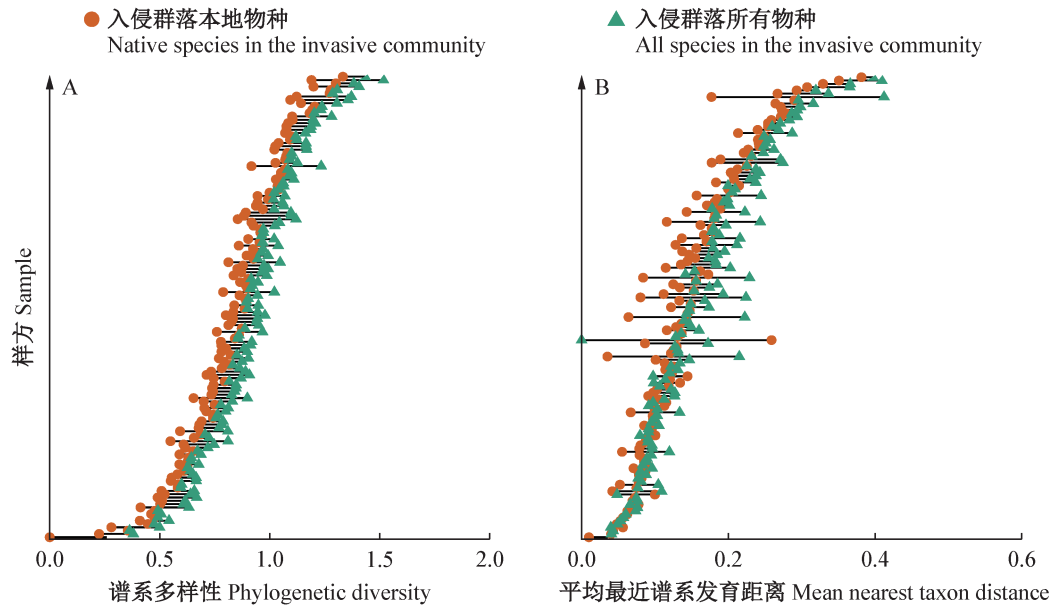
2.3 不同植物群落的系统发育多样性比较

单因素方差分析结果显示,不同植物群落之间的谱系多样性($F=20.173, P<0.01$)和平均最近谱系发育距离($F=3.333, P=0.037$)均差异显著,而平均谱系发育距离无显著差异($F=1.05, P>0.351$)。多重比较结果表明,入侵群落所有物种的谱系多样性和平均最近谱系发育距离均显著高于本地群落($P<$

0.05),且入侵群落所有物种的谱系多样性也显著高于入侵群落本地物种($P<0.05$),而入侵群落所有物种的平均最近谱系发育距离与入侵群落本地物种之间无显著差异;入侵群落本地物种的谱系多样性和平均最近谱系发育距离与本地群落之间均无显著差异(图1-D~E),表明外来植物入侵增加了湿地植物群落的谱系多样性。

在154个入侵样方中,有149个样方的谱系多样性分散,5个样方的谱系多样性聚集;有122个样方的平均最近谱系发育距离分散,32个样方的平均最

近谱系发育距离聚集,表明外来植物入侵导致湿地植物群落的谱系多样性和平均最近谱系发育距离更加分散(图2-A~B)。



绿色三角形位于红色圆圈右边,表示外来物种入侵导致群落谱系多样性和平均最近谱系发育距离分散,若位于左边则表示外来物种入侵导致群落谱系多样性和平均最近谱系发育距离聚集。If the green triangles are to the right of the red circles, it indicated that invasive alien species resulted in the dispersed relationships of phylogenetic diversity and the mean nearest taxon distance in communities, and the opposite indicated that phylogenetic diversity and the mean nearest taxon distance in the sample are clustered.

图2 北京市湿地入侵群落所有物种和入侵群落本地物种之间的谱系多样性和平均最近谱系发育距离比较

Fig. 2 Comparison of phylogenetic diversity and mean nearest taxon distance between all species in the invasive communities and native species in the invasive communities in Beijing wetlands

2.4 不同植物群落的功能多样性比较

单因素方差分析结果显示,不同植物群落之间的功能分异指数($F=3.548, P=0.03$)、功能分散指数($F=7.214, P<0.001$)和Rao'Q二次熵指数($F=4.732, P<0.01$)均差异显著,而功能均匀度指数($F=0.674, P=0.51$)和功能丰富度指数($F=0.134, P=0.875$)则无显著差异。多重比较结果表明,入侵群落所有物种和入侵群落本地物种的功能分散指数和Rao'Q二次熵指数均显著高于本地群落($P<0.05$);入侵群落所有物种的功能分异指数显著低于本地群落($P<0.05$),入侵群落本地物种的功能分异指数与入侵群落所有物种和本地群落之间均无显著差异(图1-F~H),表明外来植物入侵增加了湿地植物群落的功能分散指数和Rao'Q二次熵指数,而功能分异指数则下降。

单因素方差分析结果显示,不同群落植物的比叶面积($F=6.927, P<0.01$)、叶长($F=6.498, P<0.01$)和叶宽($F=28.890, P<0.001$)均差异显著,叶片干物

质含量($F=0.385, P=0.681$)、叶片碳含量($F=0.816, P=0.443$)、叶面积($F=0.562, P=0.571$)、株高($F=0.155, P=0.421$)、种子干重($F=0.154, P=0.456$)、种子鲜重($F=0.134, P=0.875$)和叶片碳氮比($F=0.123, P=0.884$)的加权平均值均无显著差异。多重比较结果表明,入侵群落所有物种和入侵群落本地物种的比叶面积、叶长和叶宽的加权平均值均显著高于本地群落($P<0.05$),入侵群落所有物种的叶长和叶宽的加权平均值均显著高于入侵群落本地物种($P<0.05$);入侵群落所有物种的比叶面积加权平均值与入侵群落本地物种之间无显著差异(图3-A~C),表明外来入侵植物通过增加比叶面积、叶长和叶宽在湿地植物群落中占据生态位。

2.5 植物功能性状的系统发育信号

通过比较植物功能性状的观察值与布朗运动模型预测值的差异,发现除比叶面积($\lambda=0.104, P=0.044$)、叶片碳含量($\lambda=0.242, P<0.001$)和株高($\lambda=0.805, P<0.001$)表现出显著的系统发育信号外,其

余7种功能性状均未表现出显著的系统发育信号(表2),表明本研究选择的大多数植物功能性状未

表现出系统发育保守性。

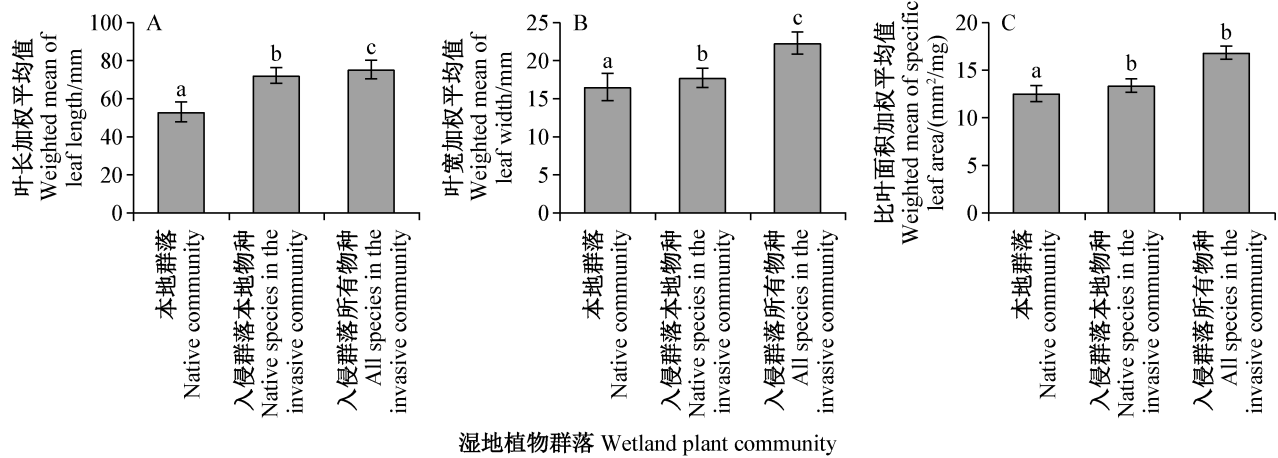


图3 北京市湿地植物功能性状加权平均值之间的差异

Fig. 3 Differences between weighted mean functional traits of different plant communities in Beijing wetlands

图中数据为平均数±标准误。不同小写字母表示经 Bonferroni 法检验差异显著 ($P < 0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters indicate significant difference by Bonferroni test ($P < 0.05$).

表2 北京市湿地植物10个功能性状的系统发育信号

Table 2 Phylogenetic signals of ten functional traits of herbaceous plants in Beijing wetlands

功能性状 Function trait	λ	P
叶片干物质含量 Leaf dry matter content	0.048	0.119
比叶面积 Specific leaf area	0.104	0.044*
叶片碳含量 Leaf carbon	0.242	<0.001***
叶长 Leaf length	0.025	0.524
叶宽 Leaf width	0.054	0.681
叶面积 Leaf area	0.075	0.555
株高 Plant height	0.805	<0.001***
种子干重 Seed dry weight	0.164	0.780
种子鲜重 Seed fresh weight	0.188	0.354
叶片碳氮比 Leaf carbon/nitrogen ratio	0.005	0.764

*表示在0.05水平差异显著,***表示在0.001水平差异显著。* indicates significant difference at the 0.05 level, and *** indicates significant difference at the 0.001 level.

3 讨论

本研究结果表明,外来物种的入侵导致北京市湿地植物群落的物种多样性增加。这与已有研究结果不一致,大多数研究认为外来物种的入侵会降低本地物种多样性(El-Barougy et al., 2021; Wang et al., 2021),并降低入侵群落的物种丰富度(Powell et al., 2013; Martin-Fores et al., 2017)。也有一部分研究与本研究结果相似,证明外来植物入侵增加了物种多样性,如 Wise et al. (1998)发现外来植物 *Hieracium lepidulum* 的入侵会导致本地群落的物种多样性增加; Wang et al. (2019)发现加拿大一枝黄花 *Sol-*

idago canadensis 的轻度入侵会增加群落的物种多样性; Wu et al. (2019)发现小蓬草 *Erigeron canadensis* 的低程度入侵增加了群落的物种多样性。在本研究中外来入侵植物增加了北京湿地植物群落的物种多样性,其可能原因是大部分入侵植物为一年生植物,这些生命周期较短的物种在群落出现可能只是随机事件。入侵导致物种多样性增加的原因也可能是入侵样方中入侵物种的种类和密度都较低,空余生态位的存在有利于植物入侵, Wang et al. (2019)验证了外来植物在轻度入侵下会导致群落的物种多样性增加。这可能是由于入侵物种的“过客效应”,生态变化后留下的外来入侵物种被认为是“过客”,

驱动群落环境变化的外来物种被认为是驱动因素(Wang et al., 2021)。综上可知,在入侵植物与本地植物关系的研究中,选择入侵程度高的区域进行数据采集更能反映入侵植物和本地植物的关系。

本研究发现入侵群落与本地群落之间的差异是由外来物种入侵导致的,且外来物种的入侵导致群落的系统发育多样性更加分散,这与Bezeng et al. (2013)和Lososová et al. (2015)的研究结果一致。这种现象可以被解释为与本地物种亲缘关系近的入侵物种更难被归化,因为两者在生态位上重叠,从而选择一些亲缘关系较远的入侵植物,导致群落更加分散,这验证了达尔文归化假说(Daehler, 2001)。产生这种结果的原因可能有3点:一是城市湿地容易受到自然或人为干扰,导致群落形成空生态位,与本地物种亲缘关系较远的外来物种填充空余生态位,减少了与本地植物的竞争,增加了群落物种丰富度,并且导致群落的生物多样性更加分散(赵彩云等, 2019; 李建等, 2023);二是远缘外来物种在入侵过程中可以取代某些特定的本地物种,从而增加了植物群落的系统发育差异(El-Barougy et al., 2021);三是在较小空间内,相似物种之间存在竞争性排斥和/或相同的天敌,因此远缘外来物种更有可能与本地物种共存,最后导致群落生物多样性分散(Chesson, 2000)。

本研究发现外来植物入侵不仅与入侵群落的物种多样性、系统发育多样性和功能多样性有关,而且还与群落中植物功能性状有关,这与Flynn et al. (2011)和Xie et al. (2018)的研究结果一致。本研究结果显示,入侵群落所有物种和本地物种的比叶面积、叶长和叶宽都显著高于本地群落,入侵群落所有物种的叶长和叶宽均显著高于入侵群落本地物种,表明本地物种的比叶面积、叶长和叶宽随着外来物种的入侵而变大,暗示本地物种和外来入侵物种存在竞争。入侵成功的物种在功能性状方面比本地物种更具优势(Loiola et al., 2018);而受入侵物种的影响,本地物种的功能性状向着更有竞争力的方向发展(Loiola et al., 2018)。比叶面积、叶长和叶宽已经被证明能够预测植物的生产力和竞争力(胡睿等, 2020),且比叶面积与植物的养分获取和利用有关,植物通过快速获取资源产生较高的生物量来提高竞争力(何芸雨等, 2019);具有较高叶长和叶宽指标的植株有利于维持较高的土壤养分与水分储存能力且增加土壤肥力,因此植物可以通过调整叶宽和叶长等性状来适应生存环境(董红霞等, 2023)。

在基于系统发育关系和功能性状的群落构建机制中,有一个非常重要的假设:系统发育关系更近的物种在生态学意义上总是更相似,同一个属的物种往往比非同属的物种在性状上更相似,因此物种间的系统发育关系与其功能性状具有很强的对应关系(Webb et al., 2006)。但是在北京市湿地中,系统发育关系与其功能性状之间并未表现出强烈的对应关系,即功能性状并没有表现出系统发育保守性,说明北京市湿地植物的系统发育关系对群落种间的功能性状影响较弱。这与张睿等(2022)在内蒙古滨海湿地的研究结果相似,说明功能性状进化存在一定的非保守性。这种结果可能是由两方面原因导致的,一是本研究所采集的植物功能性状数据并没有涵盖所有的功能性状信息,功能性状和系统发育不能在物种水平上达到完美的匹配关系(程毅康等, 2019);二是湿地环境较为适宜植物生长繁衍,植物对湿度高、土壤肥沃的环境长期适应会导致部分亲缘关系较远的物种发生趋同进化,鉴于北京市湿地水资源充足、土壤肥力高,植物叶片的功能性状受环境因素的影响而导致其系统发育信号较弱(姜晓燕等, 2022)。这也进一步解释了系统发育多样性指数与功能多样性指数并不一致的原因。尽管在很多生态学研究经常认为系统发育多样性可以替代功能多样性(El-Barougy et al., 2021),但是本研究结果表明系统发育多样性可以对功能多样性进行补充,不能被替代。

本研究虽然尝试从生物多样性的3个维度系统阐述北京市湿地入侵植物与本地植物多样性的关系,但研究区域仅局限于单个市,在下一步研究中可以在空间尺度上扩大采集范围,同时结合时间尺度进行验证,利用更全面的数据综合探究湿地入侵群落和本地群落之间的关系。

参 考 文 献 (References)

- Andrikou-Charitidou A, Boutsis G, Karadimou E, Kallimanis AS. 2020. Untangling the positive association of phylogenetic, functional, and taxonomic diversity with alien bird species richness. *Ecosphere*, 11(2): e03007
- Bezeng BS, Savolainen V, Yessoufou K, Papadopulos AST, Maurin O, van der Bank M. 2013. A phylogenetic approach towards understanding the drivers of plant invasiveness on Robben Island, South Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 172(2): 142-152
- Blomberg SP, Garland T Jr., Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evo-*

- lution, 57(4): 717–745
- Carvalho GO, Teillier S, Castro SA, Figueroa JA. 2014. The phylogenetic properties of native- and exotic-dominated plant communities. *Austral Ecology*, 39(3): 304–312
- Chen YQ. 2017. Functional diversity: a new view point in the relationship between biodiversity and ecosystem functioning research. *Journal of Yunnan University (Natural Sciences Edition)*, 39(6): 1082–1088 (in Chinese) [陈又清. 2017. 功能多样性: 生物多样性与生态系统功能关系研究的新视角. 云南大学学报(自然科学版), 39(6): 1082–1088]
- Cheng H. 2022. Effects of precipitation changes on the community structure, functional trait and aboveground biomass of plant communities in desert steppe. PhD thesis. Ya'an: Sichuan Agricultural University (in Chinese) [程欢. 2022. 降雨变化对荒漠草原植物群落结构、功能性状及地上生物量的影响. 博士学位论文. 雅安: 四川农业大学]
- Cheng YK, Zhang H, Wang X, Long WX, Li C, Fang YS, Fu MQ, Zhu KX. 2019. Effects of functional diversity and phylogenetic diversity on the tropical cloud forest community assembly. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43(3): 217–226 (in Chinese) [程毅康, 张辉, 王旭, 龙文兴, 李超, 方燕山, 符明期, 朱孔新. 2019. 功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响. 植物生态学报, 43(3): 217–226]
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343–366
- Daehler CC. 2001. Darwin's naturalization hypothesis revisited. *The American Naturalist*, 158(3): 324–330
- de Pauw K, Meeussen C, Govaert S, Sanczuk P, Vanneste T, Bernhardt-Römermann M, Bollmann K, Brunet J, Calders K, Cousins S, et al. 2021. Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges. *Journal of Ecology*, 109: 2629–2648
- Dong HX, Yang ZJ, Yang L, Wei W, Zhang QD. 2023. Effects of plant functional traits on ecosystem multifunctionality in the semi-arid loess area. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 46(5): 1227–1238 (in Chinese) [董红霞, 杨智姣, 杨磊, 王伟, 张钦弟. 2023. 植物功能性状对半干旱黄土区生态系统多功能性的影响. 山西大学学报(自然科学版), 46(5): 1227–1238]
- Dukes JS. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 126(4): 563–568
- El-Barougy RF, Elgamel IA, Khedr AH A, Bersier LF. 2021. Contrasting alien effects on native diversity along biotic and abiotic gradients in an arid protected area. *Scientific Reports*, 11: 13557
- Ernst AR, Barak RS, Hipp A, Kramer A, Marx HE, Larkin D. 2021. The invasion paradox dissolves when using phylogenetic and temporal perspectives. *Journal of Ecology*, 110: 443–456
- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1): 1–10
- Flynn DFB, Mirotnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S. 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity: ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92(8): 1573–1581
- Gerhold P, Pärtel M, Tackenberg O, Hennekens SM, Bartish I, Schaminée JHJ, Fergus AJF, Ozinga WA, Prinzing A. 2011. Phylogenetically poor plant communities receive more alien species, which more easily coexist with natives. *American Naturalist*, 177(5): 668–680
- Hall BG. 2013. Building phylogenetic trees from molecular data with MEGA. *Molecular Biology and Evolution*, 30(5): 1229–1235
- He YY, Guo SL, Wang Z. 2019. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43(12): 1021–1035 (in Chinese) [何芸雨, 郭水良, 王喆. 2019. 植物功能性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 43(12): 1021–1035]
- Hu R, Zhang YJ, Jin YH, Xu JW, Tao Y, He HS, Gao X, Han YY, Wang HY, Bai YY. 2020. Impacts of invasion of herbaceous plants on soil microbe and nutrients in the west slope alpine tundra of Changbai Mountain. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 52(2): 115–123 (in Chinese) [胡睿, 张英洁, 靳英华, 许嘉巍, 陶岩, 贺红土, 高翔, 韩莹莹, 王慧赟, 白云玉. 2020. 草本植物入侵对长白山西坡苔原土壤微生物与养分的影响. 东北师大学报(自然科学版), 52(2): 115–123]
- Huang LJ, Yu YM, An XF, Yu LL, Xue YG. 2022. Leaf functional traits, species diversity and functional diversity of plant community in Tiankeng forests. *Acta Ecologica Sinica*, 42(24): 10264–10275 (in Chinese) [黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规. 2022. 天坑森林植物群落叶功能性状、物种多样性和功能多样性特征. 生态学报, 42(24): 10264–10275]
- Igbari AD, Ogundipe OT. 2019. Phylogenetic patterns in the tribe Acaeciae (Caesalpinioideae: Fabaceae) based on *rbcL*, *matK*, *trnL-F* and ITS sequence data. *Asia Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology*, 27(2): 103–115
- Kuraku S, Zmasek CM, Nishimura O, Katoh K. 2013. aLeaves facilitates on-demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. *Nucleic Acids Research*, 41(W1): 22–28
- Jiang XL, Zhang WG. 2010. Functional diversity and its research method. *Acta Ecologica Sinica*, 30(10): 2766–2773 (in Chinese) [江小雷, 张卫国. 2010. 功能多样性及其研究方法. 生态学报, 30(10): 2766–2773]
- Jiang XY, Gao SJ, Jiang Y, Tian Y, Jia X, Zha TS. 2022. Species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity in plant communities at different phases of vegetation restoration in the Mu Us sandy grassland. *Biodiversity Science*, 30(5): 18–28 (in Chinese) [姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 田赞, 贾昕, 查天山. 2022. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性. 生物多样性, 30(5): 18–28]
- King CM, Hovick SM. 2020. Wetland plant community variation across replicate urban to rural gradients: non-native species as both drivers and passengers in systems impacted by anthropogenic land-use. *Urban Ecosystems*, 23(6): 1209–1226
- Laliberté E, Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1):

- 299–305
- Li G, Sun G, Zhao ZY, Liu DM, Xiao NW, Zhao ZP, Luo ZL. 2022. Ecological quality assessment of the wetlands in Beijing: based on plant diversity. *Environmental Science*, 43(4): 1988–1996 (in Chinese) [李果, 孙光, 赵梓伊, 刘冬梅, 肖能文, 赵志平, 罗遵兰. 2022. 基于植物多样性的北京市湿地生态质量评价. *环境科学*, 43(4): 1988–1996]
- Li J, Lu SJ, Qiu LS, Zhuang CX, Yang FF, Zhao JJ. 2023. Effects of invasive plants on species and functional diversity of herbs in the built-up area of Shenzhen, China. *Acta Ecologica Sinica*, 43(18): 7507–7522 (in Chinese) [李建, 卢世君, 邱礼杉, 庄春晓, 杨芳芳, 赵娟娟. 2023. 深圳市建成区入侵植物对草本植物种类及功能多样性的影响. *生态学报*, 43(18): 7507–7522]
- Li SP, Cadotte MW, Meiners SJ, Hua ZS, Shu HY, Li JT, Shu WS. 2015. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum. *Ecology Letters*, 18(12): 1285–1292
- Liu B, Zhang JL, Lau MK, Wang XG, Liang Y, Ma TX. 2023. Diversification and phylogenetic correlation of functional traits for co-occurring understory species in the Chinese boreal forest. *Journal of Systematics and Evolution*, 61(2): 369–382
- Loiola PP, Bello F, Chytrý M, Götzenberger L, Carmona CP, Pyšek P, Lososová Z. 2018. Invaders among locals: alien species decrease phylogenetic and functional diversity while increasing dissimilarity among native community members. *Journal of Ecology*, 106(6): 2230–2241
- Lososová Z, de Bello F, Chytrý M, Kuehn I, Pyšek P, Sadlo J, Winter M, Zelený D. 2015. Alien plants invade more phylogenetically clustered community types and cause even stronger clustering. *Global Ecology and Biogeography*, 24(7/8): 786–794
- Ma JS. 2013. The checklist of the Chinese invasive plants. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [马金双. 2013. 中国入侵植物名录. 北京: 高等教育出版社]
- Ma KP, Liu MY. 1994. Methods for measuring biome diversity, I: alpha diversity measures (2). *Chinese Biodiversity*, 2(4): 231–239 (in Chinese) [马克平, 刘玉明. 1994. 生物群落多样性的测度方法, I: α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 2(4): 231–239]
- Martín-Forés I, Guerin GR, Lowe AJ. 2017. Weed abundance is positively correlated with native plant diversity in grasslands of southern Australia. *PLoS ONE*, 12(6): e0178681
- Miller JT, Hui C, Thornhill AH, Gallien L, Le Roux JJ, Richardson DM. 2017. Is invasion success of Australian trees mediated by their native biogeography, phylogenetic history, or both? *AoB Plants*, 9(1): plw080
- Mills JE, Reinartz JA, Meyer GA, Young EB. 2009. Exotic shrub invasion in an undisturbed wetland has little community-level effect over a 15-year period. *Biological Invasions*, 11(8): 1803–1820
- Minh BQ, Schmidt HA, Chernomor O, Schrempf D, Woodhams MD, von Haeseler A, Lanfear R. 2020. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution*, 37(5): 1530–1534
- Nguyen LT, Schmidt HA, von Haeseler A, Minh BQ. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32(1): 268–274
- Omer A, Fristoe T, Yang Q, Razanajatovo M, Weigelt P, Kreft H, Dawson W, Dullinger S, Essl F, Pergl J, et al. 2022. The role of phylogenetic relatedness on alien plant success depends on the stage of invasion. *Nature Plants*, 8(8): 906–914
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401(6756): 877–884
- Park DS, Feng XA, Maitner BS, Ernst KC, Enquist BJ. 2020. Darwin's naturalization conundrum can be explained by spatial scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(20): 10904–10910
- Pinto-Ledezma JN, Villalobos F, Reich PB, Catford JA, Larkin DJ, Cavender-Bares J. 2020. Testing Darwin's naturalization conundrum based on taxonomic, phylogenetic, and functional dimensions of vascular plants. *Ecological Monographs*, 90(4): e01420
- Powell KI, Chase JM, Knight TM. 2013. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. *Science*, 339(6117): 316–318
- Qian H. 2020. Are species lists derived from modeled species range maps appropriate for macroecological studies: a case study on data from BIEN. *Basic and Applied Ecology*, 48: 146–156
- Qian H, Qian SH, Sandel B. 2022. Phylogenetic structure of alien and native species in regional plant assemblages across China: testing niche conservatism hypothesis versus niche convergence hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 31(9): 1864–1876
- Radford IJ, Grice AC, Abbott BN, Nicholas DM, Whiteman L. 2008. Impacts of changed fire regimes on tropical riparian vegetation invaded by an exotic vine. *Austral Ecology*, 33(2): 151–167
- Shi RH, Niu Z, Zhuang DF. 2005. Research on the effects of leaf biochemical concentrations on leaf spectra: case study of inversion of C:N ratio based on the absorption features centered at 2100 nm. *Journal of Remote Sensing*, 9(1): 1–7 (in Chinese) [施润和, 牛铮, 庄大方. 2005. 叶片生化组分浓度对单叶光谱影响研究: 以2100 nm吸收特征的碳氮比反演为例. *遥感学报*, 9(1): 1–7]
- Tretyakova AS, Yakimov BN, Kondratkov PV, Grudanov NY, Cadotte MW. 2021. Phylogenetic diversity of urban floras in the Central Urals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 663244
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5): 882–892
- Wails CN, Baker K, Blackburn R, Del Vallé A, Heise J, Herakovich H, Holthuijzen WA, Nissenbaum MP, Rankin L, Savage K, et al. 2021. Assessing changes to ecosystem structure and function following invasion by *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis*: a meta-analysis. *Biological Invasions*, 23(9): 2695–2709
- Wang CY, Cheng HY, Wu BD, Jiang K, Wang S, Wei M, Du DL. 2021. The functional diversity of native ecosystems increases during the major invasion by the invasive alien species, *Conyza canadensis*. *Ecological Engineering*, 159: 106093
- Wang S, Wei M, Wu BD, Jiang K, Du DL, Wang CY. 2019. Degree of

- invasion of Canada goldenrod (*Solidago canadensis* L.) plays an important role in the variation of plant taxonomic diversity and community stability in eastern China. *Ecological Research*, 34(6): 782–789
- Webb CO, Losos JB, Agrawal AA. 2006. Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, 87(S7): 1–2
- Wiser SK, Allen RB, Clinton PW, Platt KH. 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology*, 79(6): 2071–2081
- Wu BD, Zhang HS, Jiang K, Zhou JW, Wang CY. 2019. *Erigeron canadensis* affects the taxonomic and functional diversity of plant communities in two climate zones in the north of China. *Ecological Research*, 34(4): 535–547
- Xie G, Lundholm JT, MacIvor JS. 2018. Phylogenetic diversity and plant trait composition predict multiple ecosystem functions in green roofs. *Science of the Total Environment*, 628(88): 1017–1026
- Xie Y, Xu YF, You JR, Li JX, Xiong L, Li C. 2020. Species composition, flora and invasion hazard of alien plants in Huangjinhe National Wetland Park. *Chinese Journal of Ecology*, 39(11): 3613–3622 (in Chinese) [谢勇, 徐永福, 游健荣, 李家湘, 熊磊, 李畅. 2020. 黄河国家湿地公园外来植物种类组成、区系与入侵危害. *生态学杂志*, 39(11): 3613–3622]
- Xiong Y, Mo SH, Wu HP, Qu XY, Liu YY, Zhou L. 2023. Influence of human activities and climate change on wetland landscape pattern: a review. *Science of the Total Environment*, 879: 163112
- Xu GX, Shi ZM, Liu S, Chen HH, Tang JC, Ma FQ, Xu H, Liu SR, Li YD, Lin MX. 2017. Phylogenetic signals, correlations, and evolutionary patterns of some functional traits for forest canopy trees in Jianfengling tropical montane rainforest. *Acta Ecologica Sinica*, 37(17): 5691–5703 (in Chinese) [许格希, 史作民, 刘顺, 陈欢欢, 唐敬超, 马凡强, 许涵, 刘世荣, 李意德, 林明献. 2017. 尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式. *生态学报*, 37(17): 5691–5703]
- Xu SX, Li KX, Li GL, Hu ZY, Zhang JQ, Iqbal B, Du DL. 2022. Canada goldenrod invasion regulates the effects of soil moisture on soil respiration. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 19(23): 15446
- Yu WB, Li SP. 2020. Modern coexistence theory as a framework for invasion ecology. *Biodiversity Science*, 28(11): 1362–1375 (in Chinese) [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]
- Zedler JB, Kercher S. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5): 431–452
- Zhang JT, Fan LH. 2011. Development of species functional diversity and its measurement methods. *Journal of Mountain Science*, 29(5): 513–519 (in Chinese) [张金屯, 范丽宏. 2011. 物种功能多样性及其研究方法. *山地学报*, 29(5): 513–519]
- Zhang Q, Song YB, Jiang YP, Lin JC, Dong M. 2014. The impacts of plant invasion on the native plants in urban wetland ecosystems. *Journal of Hangzhou Normal University (Natural Science Edition)*, 13(6): 628–633 (in Chinese) [张琼, 宋垚彬, 蒋跃平, 林金昌, 董鸣. 2014. 植物入侵对城市湿地生态系统中本地植物的影响. *杭州师范大学学报(自然科学版)*, 13(6): 628–633]
- Zhang R, Liu HM, Kou X, Xu ZC, Yu XW, Cao XA, Wen L, Ma LQ, Wang LX. 2022. Functional traits of dominant plants and their adaptations in lakeshore wetlands of the Inner Mongolia Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 42(19): 7773–7784 (in Chinese) [张睿, 刘华民, 寇欣, 徐智超, 于晓雯, 曹晓霭, 温璐, 马林芊, 王立新. 2022. 内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性. *生态学报*, 42(19): 7773–7784]
- Zhao CY, Li JS, Liu F. 2019. Effects of different habitats on distribution of invasive alien grasses in Nabanhe River Basin National Nature Reserve, Yunnan Province. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 114–121 (in Chinese) [赵彩云, 李俊生, 刘峰. 2019. 云南省纳板河流域国家级自然保护区不同生境对外来入侵草本植物分布的影响. *植物保护学报*, 46(1): 114–121]
- Zheng ZX, Sun ZH, Zhang ZM, Ou XK. 2011. Comparison of leaf, height and seed functional traits of species in dry-hot valleys. *Acta Ecologica Sinica*, 31(4): 982–988 (in Chinese) [郑志兴, 孙振华, 张志明, 欧晓昆. 2011. 干热河谷植物叶片, 树高和种子功能性状比较. *生态学报*, 31(4): 982–988]

(责任编辑:李美娟)