



入侵植物对气候变化响应的研究新进展

吴昊, 董思谨, 苏仪函, 饶本强

引用本文:

吴昊, 董思谨, 苏仪函, 饶本强. 入侵植物对气候变化响应的研究新进展[J]. 信阳师范学院学报自然科学版, 2023, 36(2): 338–344. doi: 10.3969/j.issn.1003–0972.2023.02.028

WU Hao, DONG Sijin, SU Yihan, RAO Benqiang. Recent Progress in the Responses of Invasive Plants to Climate Change[J]. *Journal of Xinyang Normal University (Natural Science Edition)*, 2023, 36(2): 338–344. doi: 10.3969/j.issn.1003–0972.2023.02.028

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2023.02.028>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

气候变化对尼泊尔地区热带植物海拔分布格局的影响

The Influences of Climate Change on the Elevational Patterns of Tropical Plants in Nepal

信阳师范学院学报自然科学版, 2018, 31(2): 233–239. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2018.02.012>

信阳市入侵植物空心莲子草群落数量分类及功能群研究

Quantitative Classification and Functional Groups of Alien Plant *Alternanthera Philoxeroides* Invaded Community in Xinyang City

信阳师范学院学报自然科学版, 2020, 33(2): 250–257. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2020.02.012>

环境因子对滇西北地区植物多样性分布格局的影响

Effects of Environmental Factors on Spatial Patterns of Plant Diversity in Northwest Yunnan

信阳师范学院学报自然科学版, 2019, 32(1): 62–68. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2019.01.011>

具有脉冲入侵的Lotka–Volterra捕食系统的动力学分析

Dynamical Analyses of a Lotka–Volterra Predator–Prey system with Impulsive Invasion

信阳师范学院学报自然科学版, 2018, 31(3): 362–367. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2018.03.005>

最近150年气温升高的新认识

New Opinion about Temperature Rising for the Recent 150 Years

信阳师范学院学报自然科学版, 2016(1): 67–70. <https://doi.org/10.3969/j.issn.1003–0972.2016.01.016>

入侵植物对气候变化响应的研究新进展

吴昊,董思谨,苏仪函,饶本强*

(信阳师范学院 生命科学学院,河南 信阳 464000)

摘要:全球气候变化导致外来植物入侵问题愈发严重,对生物多样性和生态系统稳定性造成严重威胁。依据2012—2022年间Web of Science数据库中生态学领域国际权威期刊发表的关于入侵植物对气候变化响应的SCI论文,对该领域的最新研究动态进行了分析,为入侵植物防治及入侵态势预测提供参考。研究发现:全球气候变暖显著提升了入侵植物的物候可塑性、种间竞争能力、生长-防御权衡策略及沿纬度梯度的扩散速率,而降雨量上升、干旱和大气二氧化碳浓度上升对植物入侵进程的影响则存在多变性;全球化背景下多因子交互作用导致入侵生态系统的响应更为复杂。该领域未来研究重点包括:(1)生物、非生物因子对入侵植物的综合效应;(2)本土、入侵植物对于多类资源脉冲的异质性响应;(3)气候变化下入侵生态系统的多营养级互作关系;(4)采用原位群落移栽的手段探讨入侵植物的气候适应性。

关键词:生物入侵;气候变暖;纬度;降雨量;二氧化碳

中图分类号:S45;Q948.15 **文献标识码:**A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Recent Progress in the Responses of Invasive Plants to Climate Change

WU Hao, DONG Sijin, SU Yihan, RAO Benqiang*

(College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China)

Abstract: Global climate change leads to the increasingly serious alien plant invasion, which causes serious threat to biodiversity and ecosystem stability. Based on the SCI articles about the responses of invasive plants to climate change that published on international authoritative ecological journals in the web of science database from 2012 to 2022, the recent research trends on this field are analyzed, for providing reference for bio-control of invasive plants and predicting their invasion situations. It is found that global warming significantly improved the phenological plasticity, interspecific competitiveness, growth defense trade-off strategy and diffusion rate of invasive plants along latitudinal gradient, while the impacts of rising rainfall, drought and rising atmospheric carbon dioxide concentration on this process are variable. Under global change, the interaction of multiple factors would lead to the more complex responses of invasive ecosystems. Future research priorities include: (1) Comprehensive impacts of biotic and abiotic factors on invasive plants. (2) Heterogeneous responses of native and invasive plants to multiple resource pulses. (3) Multi-trophic interactions of invasive ecosystems under climate change. (4) Examining the climatic adaptability of invasive plants by using the situ community transplantation.

Key words: biological invasion; climate warming; latitude; rainfall; carbon dioxide

0 引言

当前全球正经历着迅速的气候变化过程,气候变暖、大气二氧化碳(carbon dioxide, CO₂)浓度上

升、干旱、洪涝等极端气候事件频发,显著影响全球生态系统结构、服务功能及其生物多样性水平^[1]。而作为全球变化的另一重要组分,外来植物入侵日益严重,给全球生态环境、经济发展及人类健康造

收稿日期:2022-07-06;修订日期:2022-11-10; *通信联系人, E-mail: wuhao86868686@163.com; rbqxy@163.com

基金项目:国家自然科学基金项目(31800460);信阳师范学院“南湖学者奖励计划”青年项目(2018B051)

作者简介:吴昊(1986—),男,河南光山人,副教授,博士,主要从事入侵生态学与群落生态学研究;饶本强(1974—),男,河南光山人,教授,博士,主要从事土壤生态学与生理生态学研究。

成巨大威胁,且气候变化会改变植物入侵进程^[2-3]。基于全球尺度的 Meta 分析表明,增温和 CO₂ 浓度上升会显著促进外来植物入侵,而干旱或降雨量增加对入侵植物的影响则存在不确定性^[4]。基于全球水、陆两境中 157 种入侵物种及 204 种本土伴生物种的差异性分析表明,入侵植物整体上比本土植物对气候变化的响应更为强烈(包括对适宜气候的正响应和对严酷气候的负响应),相对于水生系统,陆生系统中入侵/本土植物对于气候变化的响应相似性较高,而在水生系统中增温和 CO₂ 浓度上升会显著抑制本土植物生长,未来气候变化背景下水生系统更易遭受入侵威胁^[5]。作为“机会主义”者,外来植物在生理生态、生长防御权衡及生物互作等方面对全球气候变化做出的一系列响应,显著影响其生态效应及入侵态势。随着各国对气候变化和生物入侵问题的广泛关注,入侵植物对气候变化响应的研究取得了诸多重要进展。

本研究基于“气候变化”和“植物入侵”这两个主题词的常用英文写法,通过在美国科学信息研究所(Institute for Scientific Information) Web of Science (WOS) 科学引文索引扩展版 (Science Citation Index Expanded, SCI-E) 数据库中编制检索式 $TS = ((climate\ change)\ AND\ (plant\ invasion))$,对类型为“Article”和“Review”的 SCI 论文进行检索,并据此检索结果概述了 2012—2022 年国际生态学重要学术期刊,包括 Nature、Nature Ecology & Evolution、Nature Communications、Ecology Letters、Global Change Biology、The ISME Journal、New Phytologist、Ecology、Journal of Ecology 和 Functional Ecology 关于此领域的最新研究动态,以期为全球气候变化下的入侵植物防治及精确预测入侵态势提供参考。

1 入侵植物对气候变暖的响应

过去 100 年间全球平均气温已上升 1.0 °C,预计到 21 世纪末,地表温度还将持续升高约 3.0 °C。温度是影响植物生长和发育的重要生态因子,入侵植物对气候变暖的响应明显高于本土伴生植物,全球变暖可通过促进外来植物的生物量积累、化感作用、越冬能力及改变其与天敌的互作关系以加剧入侵态势,且气候变暖的昼夜不同步性将更加促进入侵植物向高纬度和高海拔区域扩散^[6]。最新研究表明:增温造成的生境缺水会对德国南部入侵植物

及本土植物均造成一定损伤,但随着气温增加,无论何种地理起源的入侵植物,其总生物量、开花数量以及存活率等均显著高于本土植物^[7];金银花 (*Lonicera japonica*) 在入侵过程中发生进化,其在新入侵区(65 年历史北界区)比在旧入侵区(100 年历史核心区)具有更高的生物量、分枝数和冬季存活率(耐寒性),且这种生存优势在气候变暖下会继续保持^[8]。入侵植物通常具有更高的物候可塑性,气候变暖使得美国密歇根州入侵植物与本土植物的开花期更为同步,从而有利于对传粉者的争夺^[9]。气候变暖也使得新西兰入侵种帚石南 (*Calluna vulgaris*) 与其本土伴生种天竺葵 (*Dracophyllum subulatum*) 的花期重叠比率更高,使得高密度入侵区天竺葵的授粉率及种子质量显著降低^[10]。美国东部森林中的入侵灌木对气候变暖更为敏感,气候变暖使得其秋季生长季的树叶物候期比本土植物平均延长 4 周,从而拥有更高的总碳吸收量^[11]。

增温和干扰交互作用打破了阻碍生物入侵的气候屏障,显著降低了德国本土植物的定殖成功率及生物量,增加本土群落的可入侵性,尤其有利于一年生、种子产量高的外来植物入侵^[12]。青藏高原寒旱区原位草本群落移植实验也表明:由中海拔移至更为温暖的低海拔区,其物种丰富度上升,群落具有更高的获益率;而由中海拔移至寒冷的高海拔区,群落物种丰富度及获益率均无明显变化,这表明本土群落在时空尺度上也具有一定追踪和适应气候变化的能力,可能会对气候变化下的植物入侵产生一定抗性^[13]。增温导致加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 入侵种群具有很强的母系效应,使得其后代种群具有更高的叶片干物质含量、总生物量以及种子质量,促进后代的物候可塑性^[14]。气候变暖导致入侵植物的生态位拓展,基于五大洲 815 种陆生入侵植物的数据分析表明,65% 以上的入侵植物的气候生态位都出现了拓展现象^[15],如入侵植物豚草 (*Ambrosia artemisiifolia*) 在气候温暖的入侵区出现生态位分化,使得其与本土种生态位重叠值增高,且随着纬度上升,豚草开花期提前,其生长速率、雌蕊比例、生物量和比叶面积均呈增加趋势^[16]。

气候变暖可显著改变入侵植物、本土伴生植物及天敌昆虫之间的生物互作关系,进而影响入侵动态。以恶性入侵杂草空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 为例,近期部分学者详细探讨了气

候变暖对该入侵生态系统三级互作关系的影响。空心莲子草为苋科莲子草属杂草,原产于南美洲亚马孙流域,由于具备强大的表型可塑性和水陆两栖型,其在大纬度梯度范围内(42°S—37°N)广泛扩散和建群^[17-18]。该入侵种目前已入侵至中国南北方20余省,对生态环境、生物多样性及经济发展造成巨大威胁。中国20世纪80年代引入其专食性天敌昆虫莲草直胸跳甲(*Agasicleshygrophilus*)进行入侵防治,在野外系统中空心莲子草可与其本土同属种莲子草(*A. sessilis*)形成共生群落^[19]。研究发现,中国境内陆生型空心莲子草发生量随纬度升高而增大,其入侵种群北界为36.8°N,而其天敌昆虫莲草直胸跳甲仅在31.8°N以南发生,气候变暖促进空心莲子草往更高纬度扩散,由于莲草直胸跳甲的低温耐受性弱于空心莲子草,故高纬度区域的入侵态势将因缺乏天敌昆虫而加剧^[20]。气候变暖也可调控空心莲子草与其本土同属种莲子草的关系,研究发现,莲草直胸跳甲对莲子草的取食危害度随纬度上升增加,且莲子草生活史由多年生变成一年生,气候变暖还使得莲子草生活史由一年生变成多年生,这增强了天敌昆虫对非靶标植物繁殖的抑制作用^[21]。增温还提升了混发群落中空心莲子草种群的天敌昆虫发生量,直接和间接地增强了本地植物莲子草的竞争能力,其结果是当生防天敌存在时,气候变暖可使入侵种空心莲子草优势群落变化为本土种莲子草优势群落^[22]。此外,空心莲子草入侵系统中植物、土壤真菌和节肢动物随纬度上升呈现出各异的变化趋势,且空心莲子草入侵和群落植物组成(植物系统发育)对于土壤致病真菌多样性及其功能群丰富度的影响高于气候因子,表明气候变化和生物入侵能同时影响生物体,但其效应大小取决于功能群的类型^[21]。

气候变暖还可影响入侵植物的遗传及代谢特性。研究表明,气候变暖导致入侵豚草的子代具有显著基因组变异,表现出更高的生长和繁殖能力;而生防天敌取食下,豚草子代发生代谢组变异,显著提高了次生代谢产物分泌,表现出更高的防御性,但其生长受到抑制,即存在生长-防御权衡。而在增温和天敌取食协同效应下,豚草子代的防御策略调整和入侵性状改变存在同步关系,其通过代谢组可塑性降低了增温条件下用于合成抵抗天敌取食的抗性物质成本,即气候变暖减弱了豚草的入侵生防效果^[24]。但北美车前的本土种群沿温度梯度

呈现出显著的遗传分化趋势,而其入侵种群基本没有;入侵种群具有更高的适合度和气候耐受性,且入侵、本土种群均表现出相同的繁殖低温限制,这支持植物入侵的生态位保守性假说(niche conservatism hypothesis)^[25]。

2 入侵植物对干旱/降雨量增加的响应

干旱或降雨量增加导致的生境水分条件波动,可显著提升外来入侵植物的繁殖体压力、抗氧化酶活性、表型可塑性、种间竞争能力及生态化学计量内稳性。在全球气候变化背景下,未来干旱或洪涝等极端气候事件的发生率增加,入侵-本土植物对于水分频繁波动的差异性响应将显著改变二者的竞争与共存格局^[6, 26]。研究表明,干旱和灌木入侵协同效应强烈削弱葡萄牙地中海型森林生态系统的蒸腾作用及碳同化能力,同时也加剧土壤水分蒸散,导致生态系统退化,但持续的干旱也在一定程度上削弱了入侵灌木的种间竞争能力^[27]。生物入侵会改变生态系统应对气候变化下频发干旱的碳汇响应,如美国加利福尼亚州的草本入侵植物,可通过增加对干旱的敏感性来削弱生态系统潜在固碳能力,入侵推迟了生态系统的整体绿化时间,导致归一化植被指数(normalized differential water index, NDVI)降低70%,并协同干旱胁迫加速本土灌木的衰亡^[28]。干旱可与氮沉降协同加剧植物入侵。基于连续6年间对加利福尼亚地中海型灌木林的调查显示,氮沉降增加本土灌木的死亡率,由于产量和叶面积增加引发其水分利用率显著下降,随之而来的群落中一年生入侵杂草盖度和生物量的增加,更使得本土灌木抗旱性降低进而加速死亡^[29]。KELSO等^[30]发现,干旱会导致美国旧金山湾区入侵种宽叶独行菜(*Lepidium latifolium*)密度下降,且其在低盐环境中受损率更高,其茎密度、株高比高盐环境中分别降低52%~100%、17%~47%,但施氮可有效缓解干旱对其茎部的损害,即氮添加缓解了干旱对于入侵者的负向生态效应,其与干旱协同降低了贫瘠土壤中本土群落对植物入侵的抗性。虽然高温条件下北美索诺拉沙漠中的入侵种狼尾草(*Pennisetum ciliare*)及其本土伴生种黄茅(*Heteropogon contortus*)均可通过休眠以保证存活,但复发性干旱降低了土壤资源可利用性,其与增温的交互效应超过了本土种的生理耐受限度,导致本土种的死亡率有更高,生物入侵和气候变化协同加剧了北美荒漠区植被的退化^[31]。

相较于一般植物而言, C₄型入侵杂草具有更高的耐旱性、耐高温性及水分利用率,成为生物入侵领域的世界性难题。干旱导致美国佛罗里达州 C₄入侵杂草白茅 (*Imperata cylindrica*) 的总生物量、发芽率及叶片碳含量均显著下降,其对白茅的入侵抑制作用高于土壤养分胁迫,且白茅子代生长依然受到先前水分胁迫的抑制,这表明可利用干旱气候加强对白茅入侵的防治,因为白茅在干旱下可能变得更为脆弱^[32];但 FAHEY 等^[33]研究表明,白茅自身也具有一定调节生境缺水胁迫的能力,使得入侵区土壤含水量高于对照区,干旱并未影响白茅的入侵盖度,这使得干旱条件下白茅入侵导致佛罗里达州本土植物繁殖率下降及部分物种灭绝、且 60% 的本土植物功能群多样性丧失。干旱还可提高入侵植物根际中的土壤真菌丰富度,但干旱和入侵协同作用造成的植物群落变化(如多样性下降、根系总量上升等)可缓解植物入侵对于土壤微生物的直接影响^[34]。

本土植物对降雨量波动进化出了资源保守型和资源获取型两种策略。研究表明,入侵植物对所有本土植物的生活史策略均会产生负面影响。入侵植物在干旱条件下通过增加死亡率和降低种子结实率的方式,来降低资源获取型本土植物的种群增长率,而在水淹条件下通过增加植株死亡率的方式,来抑制资源保守型本土植物种群增长。这说明植物入侵可与降雨波动相结合,在干旱年份对资源获取型本土种造成损伤,而在降雨充沛的年份对资源保守型本土种造成损伤,且入侵植物更倾向于破坏资源获取型本土种^[35]。降雨量增加对于植物入侵的单独效应通常很弱,降雨和氮沉降协同效应提升了美国加州入侵植物矢车菊 (*Centaurea solstitialis*) 和山羊草 (*Aegilop striuncialis*) 的生物量,且增加的降雨量主要提高了土壤肥沃以及受干扰程度较高区域的植物入侵^[36]。

此外,极端气候事件会导致生境资源呈现非稳态性波动,其通常以脉冲的形式出现,呈现频率低、强度高和持续时间短的特征,即形成资源脉冲,而入侵植物在变动环境中具有更高的资源利用率和生长速率^[37-38]。降雨量变化构成的水分资源脉冲会打破群落中固有的植物种间关系,进而影响植物入侵。研究发现,年际内的降雨脉冲会抑制美国堪萨斯州无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 入侵,但年际间的降雨脉冲会促进其入侵,且入侵群落、本土群落的植物丰富度和个体数均成正比,这说明水分资源

的可利用性驱动了无芒雀麦入侵,而本土植物群落结构、多样性水平及其生物滤过作用是次要的,这在较大时间尺度上验证了关于生物入侵的可利用性资源波动假说 (fluctuating resource availability hypothesis, FRAH) 的正确性^[39]。降雨波动通常以降雨量、降雨频率改变的形式来体现,降雨频率和降雨量显著改变了美国加州本土植物和入侵植物的种间竞争格局。降雨频次的增加使得深层土壤的水分和光照显著下降,进而导致一年生入侵杂草对本土灌木种子的抑制作用增强;而总降雨量的减少使得浅层土壤水分和入侵杂草气孔导度显著下降,进而导致本土灌木植物对入侵杂草的抑制作用增强^[40]。

3 入侵植物对 CO₂ 浓度上升的响应

自 1890 年至今,人类活动导致大气中的 CO₂ 浓度急剧上升,其含量由 0.027% 增加至 0.042%, CO₂ 作为主要的温室气体可直接导致全球气候变暖并影响外来植物入侵动态。研究表明: CO₂ 浓度的上升显著增加了美国怀俄明州入侵植物柳穿鱼 (*Linaria dalmatica*) 生物量、种子产量和克隆扩增能力,但却削弱其本土伴生植物牧冰草 (*Pascopyrum smithii*) 的气孔导度; CO₂ 上升还相对提高了柳穿鱼种的光合作用速率(入侵种为 87%、本地种为 23%); CO₂ 浓度上升导致的碳供给增加还与增温导致的土壤水分下降协同加速柳穿鱼入侵^[41]。

另外, CO₂ 影响入侵、本土植物的生理代谢。杂草体内通常会富集硅元素以减缓生物和非生物压力, CO₂ 浓度上升导致入侵杂草体内的次生防御物质酚类含量增加 11%, 但却导致本土植物体内的硅元素含量下降 19%, 且两种植物体内硅-酚含量呈显著负相关,即累积 CO₂ 条件下本土植物的防御力下降,如相对于入侵植物而言,小叶紫檀 (*Pterocarpus santalinus*) 在累积 CO₂ 条件下的生理防御性变差,更容易遭受昆虫取食^[42]。基于美国新墨西哥州自 1892 年以来的植物数据,植物体内 CO₂ 分压及其水分利用率均随大气 CO₂ 浓度上升而增加,这可弥补干旱胁迫下导致入侵植物气孔导度降低造成的固碳能力损失,即 CO₂ 浓度上升提高了外来杂草的抗旱性,加剧入侵^[43]。

CO₂ 可与氮沉降协同加速美国东海岸沼泽地中的芦苇入侵。氮主要引起芦苇的形态响应,而 CO₂ 主要引起其生理响应。CO₂ 浓度上升导致其

光饱和速率上升了37%，且该效应随土壤盐含量上升而加剧，氮富集分别提升了芦苇株高和叶面积，CO₂和氮沉降协同提升了芦苇的碳同化能力及产量^[44]。研究者还发现，入侵美国的不同起源型(欧洲型、地中海型)植物芦苇的种内关系会对CO₂浓度变化产生不同响应^[45]，尽管在CO₂富集情况下两种类型芦苇的地上生物量都有所增加，但在高盐浓度环境中地中海型具有更高的植株延伸率，且CO₂浓度上升与增温协同缓解了土壤高浓度盐离子对芦苇的损伤程度，使得其地上生物量、最大光饱和速率、电子传递速率、RUBP羧化酶(ribulose diphosphatecarboxylase)最大羧化速率及气孔导度均明显增加，即气候变暖背景下，大气CO₂浓度上升将促进芦苇向高盐碱区入侵蔓延。

4 结论与展望

经过近10年的发展，国内外研究者在入侵植物对气候变化响应的领域取得了诸多重要进展，从入侵植物的形态、生理特征、生态效应、种间互作等角度，全面阐释了其对于气候变暖、降雨量波动和大气CO₂浓度上升的响应过程及机制。气候变暖会导致入侵植物的物候可塑性、种间竞争能力、生长-防御权衡策略及沿纬度梯度的扩散速率等均优于本土植物。降雨量上升、干旱和CO₂浓度上升对入侵植物扩散和建群的影响存在一定不确定性，既可能促进入侵，也可能延缓入侵进程，这在很大程度上取决于入侵植物自身的生理属性及入侵-本土植物对于水分和CO₂资源波动的差异性响应。此外，

由于入侵生态系统自身存在着较为复杂的“入侵植物-本土植物-天敌昆虫”互作关系，这更加增添了变动环境中入侵植物群落演替、生防效果以及入侵-本土种间竞争的不确定性(图1)。

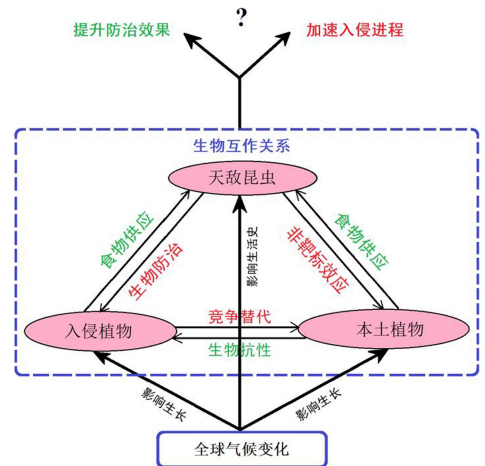


图1 气候变化对入侵生态系统中物种互作关系影响的概念图

Fig. 1 Conceptual map of the impact of climate change on the biological interactions in the invaded ecosystems

因此，研究者应继续从微观和宏观两个尺度探索气候变化背景下的入侵植物响应机制。今后应加强以下研究：(1)多因子交互效应对入侵植物的影响，包括气候因子内部交互效应以及气候因子与生物因子的交互效应；(2)气候变化导致的多类资源脉冲现象(水分、土壤养分等)对外来植物入侵的影响；(3)气候变化下入侵生态系统多营养级互作关系；(4)采用原位群落移栽的手段探讨入侵植物追踪气候变化的生态适应性。

参考文献：

- [1] 吴昊, 丁建清. 入侵生态学最新研究动态[J]. 科学通报, 2014, 59(6): 438-448.
WU Hao, DING Jianqing. Recent progress in invasion ecology[J]. Chinese Science Bulletin, 2014, 59(6): 438-448.
- [2] 潘绪斌, 王聪, 严进, 等. 经济全球化与气候变化对生物入侵的影响浅析[J]. 中国植保导刊, 2018, 38(4): 65-69, 33.
PAN Xubin, WANG Cong, YAN Jin, et al. Impacts of economic globalization and climate change on biological invasion[J]. China Plant Protection, 2018, 38(4): 65-69, 33.
- [3] 殷万东, 吴明可, 田宝良, 等. 生物入侵对黄河流域生态系统的影响及对策[J]. 生物多样性, 2020, 28(12): 1533-1545.
YIN Wandong, WU Mingke, TIAN Baoliang, et al. Effects of bio-invasion on the Yellow River basin ecosystem and its countermeasures[J]. Biodiversity Science, 2020, 28(12): 1533-1545.
- [4] LIU Yanjie, ODUOR A M O, ZHANG Zhen, et al. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? [J]. Global Change Biology, 2017, 23(8): 3363-3370.
- [5] SORTÉ C J B, IBÁÑEZ I, BLUMENTHAL D M, et al. Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance[J]. Ecology Letters, 2013, 16(2): 261-270.
- [6] WU Hao, DING Jianqing. Global change sharpens the double-edged sword effect of aquatic alien plants in China and beyond[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 787.

- [7] HAEUSER E, DAWSON W, VAN KLEUNEN M. The effects of climate warming and disturbance on the colonization potential of ornamental alien plant species[J]. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1698-1708.
- [8] KILKENNY F F, GALLOWAY L F. Evolution of marginal populations of an invasive vine increases the likelihood of future spread[J]. *New Phytologist*, 2016, 209(4): 1773-1780.
- [9] ZETTLEMOYER M A, SCHULTHEIS E H, LAU J A. Phenology in a warming world: Differences between native and non-native plant species[J]. *Ecology Letters*, 2019, 22(8): 1253-1263.
- [10] GIEJSZTOWT J, CLASSEN A T, DESLIPPE J R. Climate change and invasion may synergistically affect native plant reproduction[J]. *Ecology*, 2020, 101(1): e02913.
- [11] FRIDLEY J D. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions[J]. *Nature*, 2012, 485(7398): 359-362.
- [12] HAEUSER E, DAWSON W, VAN KLEUNEN M. Introduced garden plants are strong competitors of native and alien residents under simulated climate change[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1328-1342.
- [13] WANG Qi, ZHANG Zhenhua, DU Rui, et al. Richness of plant communities plays a larger role than climate in determining responses of species richness to climate change[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(4): 1944-1955.
- [14] ZHOU Xiaohui, LI Jingji, GAO Yuanyuan, et al. Maternal effects of climate warming and nitrogen deposition vary with home and introduced ranges[J]. *Functional Ecology*, 2022, 36(3): 751-762.
- [15] ATWATER D Z, ERVINE C, BARNEY J N. Climatic niche shifts are common in introduced plants[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(1): 34-43.
- [16] VAN BOHEEMEN L A, ATWATER D Z, HODGINS K A. Rapid and repeated local adaptation to climate in an invasive plant[J]. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 614-627.
- [17] 吴昊, 陈子寒, 王俊达, 等. 氮添加对水稻与入侵杂草空心莲子草种间竞争力的影响[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2022, 35(1): 45-55.
WU Hao, CHEN Zihan, WANG Junda, et al. Effects of nitrogen addition on interspecific competitive ability between *Oryza sativa* and invasive weed *Alternanthera philoxeroides* [J]. *Journal of Xinyang Normal University(Natural Science Edition)*, 2022, 35(1): 45-55.
- [18] 吴昊, 张三煜, 姬秋博, 等. 异质生境对水生型空心莲子草-双穗雀稗共存的影响[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(1): 85-96.
WU Hao, ZHANG Sanyu, JI Qiubo, et al. Effects of heterogeneous habitats on the coexistence of aquatic ecotype *Alternanthera philoxeroides* and *Paspalum paspaloides* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(1): 85-96.
- [19] 吴昊, 蔡东章, 高靓文, 等. 信阳市入侵植物空心莲子草群落数量分类及功能群研究[J]. *信阳师范学院学报(自然科学版)*, 2020, 33(2): 250-257.
WU Hao, CAI Dongzhang, GAO Liangwen, et al. Quantitative classification and functional groups of alien plant *Alternanthera philoxeroides* invaded community in Xinyang city[J]. *Journal of Xinyang Normal University(Natural Science Edition)*, 2020, 33(2): 250-257.
- [20] LU Xinmin, SIEMANN E, SHAO Xu, et al. Climate warming affects biological invasions by shifting interactions of plants and herbivores[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2339-2347.
- [21] LU Xinmin, SIEMANN E, HE Minyan, et al. Climate warming increases biological control agent impact on a non-target species[J]. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 48-56.
- [22] LU Xinmin, SIEMANN E, HE Minyan, et al. Warming benefits a native species competing with an invasive congener in the presence of a biocontrolbeetle[J]. *New Phytologist*, 2016, 211(4): 1371-1381.
- [23] GAO Lunlun, WEI Chunqiang, XU Hao, et al. Latitudinal variation in the diversity and composition of various organisms associated with an exotic plant: The role of climate and plant invasion[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(4): 1559-1569.
- [24] SUN Yan, ZÜST T, SILVESTRO D, et al. Climate warming can reduce biocontrol efficacy and promote plant invasion due to both genetic and transient metabolomic changes[J]. *Ecology Letters*, 2022, 25(6): 1387-1400.
- [25] ALEXANDER J M, VAN KLEUNEN M, GHEZZI R, et al. Different genetic clines in response to temperature across the native and introduced ranges of a global plant invader[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100(3): 771-781.
- [26] WU Hao, DING Jianqing. Abiotic and biotic determinants of plant diversity in aquatic communities invaded by water

- hyacinth [*Eichhorniacrassipes* (Mart.) Solms][J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020(11): 1306.
- [27] HABERSTROH S, CALDEIRA M C, LOBO-DO-VALE R, et al. Nonlinear plant-plant interactions modulate impact of extreme drought and recovery on a *Mediterranean ecosystem*[J]. *New Phytologist*, 2021, 231(5): 1784-1797.
- [28] ESCH E H, LIPSON D A, CLELAND E E. Invasion and drought alter phenological sensitivity and synergistically lower ecosystem production[J]. *Ecology*, 2019, 100(10): e02802.
- [29] VALLIERE J M, IRVINE I C, SANTIAGO L, et al. High N, dry: Experimental nitrogen deposition exacerbates native shrub loss and nonnative plant invasion during extreme drought[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(10): 4333-4345.
- [30] KELSO M A, WIGGINTON R D, GROSHOLZ E D. Nutrients mitigate the impacts of extreme drought on plant invasions[J]. *Ecology*, 2020, 101(4): e02980.
- [31] RAVI S, LAW D J, CAPLAN J S, et al. Biological invasions and climate change amplify each other's effects on dryland degradation[J]. *Global Change Biology*, 2022, 28(1): 285-295.
- [32] ZHANG Bo, YUAN Yingdan, SHU Lele, et al. Scaling up experimental stress responses of grass invasion to predictions of continental-level range suitability[J]. *Ecology*, 2021, 102(8): e03417.
- [33] FAHEY C, ANGELINI C, FLORY S L. Grass invasion and drought interact to alter the diversity and structure of native plant communities[J]. *Ecology*, 2018, 99(12): 2692-2702.
- [34] FAHEY C, KOYAMA A, ANTUNES P M, et al. Plant communities mediate the interactive effects of invasion and drought on soil microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(6): 1396-1409.
- [35] LAFORGIA M L, HARRISON S P, LATIMER A M. Invasive species interact with climatic variability to reduce success of natives[J]. *Ecology*, 2020, 101(6): e03022.
- [36] ESKELINEN A, HARRISON S. Exotic plant invasions under enhanced rainfall are constrained by soil nutrients and competition[J]. *Ecology*, 2014, 95(3): 682-692.
- [37] PAREPA M, FISCHER M, BOSSDORF O. Environmental variability promotes plant invasion [J]. *Nature Communications*, 2013, 4(1): 1604.
- [38] 秦文超, 陶至彬, 王永健, 等. 资源脉冲对外来植物入侵影响的研究进展和展望[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(6): 573-582.
- QIN Wenchao, TAO Zhibin, WANG Yongjian, et al. Research progress and prospect on the impacts of resource pulses on alien plant invasion[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(6): 573-582.
- [39] KOERNER S E, AVOLIO M L, CHAGN C C, et al. Invasibility of a mesic grassland depends on the time-scale of fluctuating resources[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103(6): 1538-1546.
- [40] GOLDSTEIN L J, SUDING K N. Intra-annual rainfall regime shifts competitive interactions between coastal sage scrub and invasive grasses[J]. *Ecology*, 2014, 95(2): 425-435.
- [41] BLUMENTHAL D M, RESCO V, MORGAN J A, et al. Invasive forb benefits from water savings by native plants and carbon fertilization under elevated CO₂ and warming[J]. *New Phytologist*, 2013, 200(4): 1156-1165.
- [42] JOHNSON S N, HARTLEY S E. Elevated carbon dioxide and warming impact silicon and phenolic-based defences differently in native and exotic grasses[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(9): 3886-3896.
- [43] DRAKE B L, HANSON D T, LOWREY T K, et al. The carbon fertilization effect over a century of anthropogenic CO₂ emissions: Higher intracellular CO₂ and more drought resistance among invasive and native grass species contrasts with increased water use efficiency for woody plants in the US Southwest[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 782-792.
- [44] MOZDZER T J, CAPLAN J S. Complementary responses of morphology and physiology enhance the stand-scale production of a model invasive species under elevated CO₂ and nitrogen[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(7): 1784-1796.
- [45] ELLER F, LAMBERTINI C, NGUYEN L X, et al. Increased invasive potential of non-native *Phragmites australis*: Elevated CO₂ and temperature alleviate salinity effects on photosynthesis and growth[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 531-543.

责任编辑:任长江