

互利的不对等原理及其对生物入侵的启示

时培建 (南京林业大学生物与环境学院, 南京林业大学竹类研究所, 江苏南京 210037)

摘要 通过定义植物与动物的互利性及其不对等原理, 阐释了外来物种危害互利性的机制和过程, 分析了因生物入侵导致的互利性减弱或缺失所导致的入侵结果。认为植物和动物虽然互利但并不对等, 植物的贡献起着主导作用, 属于矛盾的主要方面, 植物为了吸引动物为其种群更新提供便利而产生对动物有益的化学成分和形态结构, 在很大程度上决定了动物的各种行为和生命周期。不同区域植物生物多样性不同, 若入侵生物原产地生物多样性较为贫瘠, 其入侵危害更为严重; 反之, 若入侵生物原产地生物多样性较为丰富, 其入侵危害相对较小。该研究从动植物互利性不对等的角度预测了不同的入侵动态和结果, 对于生物入侵的研究和防控具有一定的参考价值。

关键词 竞争; 进化; K 选择; 植物群落; r 选择

中图分类号 S-3 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)11-0007-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.11.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Principle of Inequality of Mutual Benefits between Animals and Plants and Its Implication for Biological Invasions

SHI Pei-jian (College of Biology and the Environment, Bamboo Research Institute, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037)

Abstract The present study defined the mutual benefits between animals and plants, and elucidated the possible mechanisms and processes of wrecking mutual benefits including the consequences of the reduction and lack of mutual benefits on the invasive dynamics. The mutual benefits were considered to be unequal between animals and plants. To attract the arrival of animals during the reproductive stage of plants, plants dominantly furnished more benefits for animals and largely affected the activities and life span for many animals. Plant communities in different geographical areas varied with spatial scale increasing. The invasive species from the areas with poorer biodiversity might result in a larger wreck by transferring K -selection or r -selection to a moderate or stronger r -selection; whereas the exotic species from the areas with more abundant biodiversity might lead to a weaker damage because of a transformation from r -selection or K -selection to a moderate or stronger K -selection. This study predicted the invasive dynamics and consequences based on the inequality of mutual benefits between animals and plants, which was surely valuable for future investigation of the theories and control of biological invasions.

Key words Competition; Evolution; K -selection; Plant community; r -selection

生物入侵是经济全球化、运载工具快速发展的一个副产品, 是一种损害区域生物多样性和生态系统服务功能的生物学和生态学现象。入侵生物能够引发被入侵区域严重的生态与环境灾害, 降低生物多样性, 导致一些本土物种灭绝, 破坏景观环境, 危害人畜健康。但入侵生物原产地生物多样性和被入侵区域生物多样性的差异对于入侵危害程度的研究一直处于阙如状态, 考虑到被入侵区域生物群落在种间和种内竞争中容易产生空白生态位和随机生态位, 这给入侵物种提供了入侵机会和入侵后入侵生物生态位快速进化的机会, 从而对本地生物多样性和生态系统服务功能造成难以估量的损失, 研究原产地和被入侵区域生物多样性的差异性对于阐明入侵危害具有重要科学价值, 同时可以针对入侵生物原产地划分入侵危害等级、降低生态风险, 对于生物多样性保护和农林生态系统的健康维护具有重要的实践意义。

1 互利的不对等原理

生物群落并非长期自然演化而形成的个体聚合体, 而是生命体从远古进化过程中历经多次生物灭绝、筛选后的遗留。已有证据表明生命在进化史上生物多样性在一个较短时间内呈现短暂时突然大发生, 如寒武纪生命大爆发, 生命

复杂性程度随着生命史呈现右偏的似钟型曲线, 生命复杂性开始一段时间突然增加, 而后缓慢降低^[1]。生物群落也并非来自不同区域生物的简单聚合体, 而是自然遗留或者在特殊地质时期, 栖息于避难所生物后期扩张和进化的产物, 如冰期避难所对植物多样性长期存继、模式、动态均起着至关重要的作用^[2-3]。

在有限的空间内, 植物较难快速移动, 因而通过一系列的竞争形成各自生态系统与特殊生活史, 如最典型的 r 选择者(体型小、个体多, 将更多资源投入到繁殖行为)和 K 选择者(体型大、个体少, 可选择性将一部分资源投资到非繁殖行为)^[4-5]。较之于植物(特别是木本植物)而言, 动物在行为上相对自由, 可以在栖息地来回移动, 而植物不可能做地表的自由移动, 因此植物对不良环境变化较动物相比更具忍耐力和适应性^[6]。尽管如此, 动物仍然无法完全独立于植物而生存, 受周围环境因素影响特别是植物环境异质性的影响存在一定的活动领域^[7], 但动物可以选择不同的植物群落定居(如果这些植物群落都可以提供足够的食物、躲避天敌的隐蔽场所和促进其健康生存繁殖的条件)。因为许多动物对植物种子的传播具有正向作用^[8], 而植物亦可以为这些动物提供生存繁殖所必需的诸多条件^[9], 因此双方对于各自生命史的发展具有互利作用^[10-12], 将此称之为互利性。但植物通过提供一系列生存福利给动物, 诱导动物在植物特定发育、繁殖阶段为其提供相应便利^[13], 其中植物的诱导作用要大于动物的反作用^[10, 14], 将之称为互利的不对等原理。

考虑到动物对植物群落的更新演替具有正向作用但同

基金项目 江苏高校优势学科建设工程项目。

作者简介 时培建(1982—), 男, 安徽泗县人, 副教授, 博士, 硕士生导师, 从事植物生态学、生态与进化方法研究。

鸣谢 南非斯坦陵布什大学惠荃教授对英文摘要进行了修改润色, 南京林业大学竹类研究所苏小飞硕士研究生帮助校对了初稿, 特此致谢!

收稿日期 2018-12-14

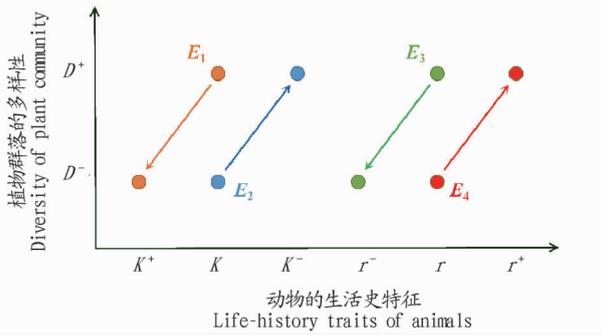
时动物可以自由迁徙,植物群落不同物种之间必然为争夺种子或者花粉传播媒介展开生存斗争,即植物群落不同物种之间围绕传播媒介动物有竞争关系^[15],从而在长期竞争和进化过程中导致植物群体成种事件。以往对物种形成的研究视角相对狭窄,往往从个体角度分析环境压力对原物种基因的改变,笔者认为植物群落的相互竞争导致植物成种事件不是孤立的,而是成批进行的,即生命进化是在相对较短地质时间上的集团行为。植物群落为了自身繁殖进化,除非生物传播媒介外,很多物种需要动物帮助进行传种授粉等生殖活动,围绕对动物资源的竞争,它们必须各自进化出对动物有益的化学物质和视觉吸引,从而产生植物群落对动物的系统服务功能,如森林群落可以提供给动物足够的氧气、食物、纯净的水源、隐蔽场所等,这也是为什么人类(其灵长目祖先也是来自森林)进入森林后会感到心情舒畅,因为树木使空气得到净化,负离子和氧气含量较多,人类血液中供给中枢神经系统的氧气充足,同时植物器官中的叶绿体使人的视觉疲劳得到缓解^[16]。植物群落也导致动物产生2种进化的倾向:①体型大、生命周期长、个体少、长记忆;②体型小、生命周期短、个体多、短记忆乃至仅保留原始记忆。动物和植物在长期自然进化过程中虽然存在一定比例上的协同进化现象^[17],即相互影响是完全或者近似对等的,但总体而言,动物和植物相互作用的程度并不对等,植物似乎起着更为主导的作用,导致动物的适应性进化,动物在一定程度上反作用于植物群落的竞争动态与进化过程,动物对栖息地植被的取食和破坏作用。各种植物的生命周期长短不一^[18],而特定的繁殖周期需要动物的参与,因而植物通过提供给动物果实或者种子以满足动物生存和繁殖所需要的营养物质,延长动物寿命或者增加社会性动物种群数量以利于自身种群的繁殖更新,世界上一些竹类植物最长开花周期为120年^[19],而人类最长寿命普遍接近这个极限^[20],研究证实竹子能影响到人类的进化^[21]。而营 r 选择的植物必须要有营 r 选择的动物与之相耦合,动物生命周期的长短和种群数量的多寡直接影响植物群落的竞争动态和种群更新^[22]。此外,动物的迁徙距离对于植物种群间物种的置换、基因的交流至关重要,否则植物群落许多物种(依赖动物进行种子传播)处于自我封闭状态,对外界环境刺激的抵抗力下降,如果遇到长时间的恶劣气候或者事件(如长时间的高温干旱、频繁活跃的地震现象),易在自然界进化过程中灭绝。生命周期长的动物在长开花周期植物种群更新过程中发挥重要作用,生命周期长的动物必然发展出长记忆能力,这种记忆能力可能源自于动物对植物种子资源收获频率的响应性进化。植物开花结实无外乎以下4种可能:①长周期、长果期;②长周期、短果期;③短周期、长果期;④短周期、短果期。对于开花周期间隔短的植物,无论其果期的长短,动物的取食行为均不会导致其灭绝,因为即使其果实被大量取食,只要有很少量的剩余果实,到下一次开花周期较短,灭绝概率降低。而对于开花周期较长植物而言,如果果期较长,则易被天敌大量取食,甚至整体取食,剩余少部分又要经历漫长的时间,当这段

时间出现极端恶劣的天气或者事件,这部分种子存活概率降低。只有短果期并尽量避开天敌种群出现的高峰期,如在偏僻或者复杂的生境下只允许少量天敌的存在,才有可能实现继存。因此长开花周期的植物往往具有短果期的特点,如禾本科竹亚科植物的开花间隔周期较其他禾本科植物开花间隔周期更长,通常有30~120年的时间间隔,但其果期较短,一旦成熟落地,在环境条件(特别是温度条件)允许的前提下即开始萌发^[19,23]。从这一点上讲,植物的最长开花周期间隔与动物不单是互利,也存在生存竞争和博弈,许多植物往往依赖于动物实现花粉或种子传播,只要动物取食后能促进其进一步传播,因此又要在很大程度上提供动物以生存便利和环境福利^[9-10]。而植物群落本身受到气候和地形诸多条件的影响,其群落结构和格局并非严重依赖于动物群落,更多受到非生物环境因子(如土壤中氮磷元素含量)的影响^[24-25]。

2 互利的不对等原理对生物入侵的启示

对营 K 选择的动物而言,一旦从原产地转移到其他不同地理区域,若此被入侵植物群落较之于原产地植物群落稀疏、多样性相对贫瘠,则此时动物从被入侵植物群落受益减少, K 选择程度将会增强,进一步增加个体竞争力,表现为体型变大、繁育后代时间更长、后代数量更小;反之,若被入侵植物群落较之原产地植物群落茂密、多样性更为丰富,则此动物受益增加, K 选择将向 r 选择方向转化,如扩散到太平洋岛屿上的家猪种群。对营 r 选择的动物而言,生活史策略将类似于营 K 选择的动物。图1直观地展示了上述论述。可以预测一种现象就是,在原产地营 K 选择(表现为危害程度较小)的动物入侵到植被较为丰富的区域,会增加种群数量,给被入侵区域的生物多样性造成严重的危害。而在原产地营 r 选择的动物(如昆虫)入侵到植物多样性贫瘠的区域,将向 K 选择方向转化,种群数量危害性程度相对降低。这种推论前提是入侵生物在入侵过程中生活史策略可以改变,而与先前一些研究发现入侵生物在快速扩大入侵区域过程中生活史策略可以改变的发现相一致^[26],而一些生物入侵动态呈现出的两相特征(即入侵生物的入侵距离或者入侵面积随着入侵时间的变化呈现出2个不同的增长阶段趋势特征^[27],这很可能暗示着生活史策略的成功转型。

以上涉及到的动物入侵,而对于植物入侵而言,其入侵的成败和入侵后适合度的高低主要受到3个因素影响:①被入侵区域气候和地形因素;②被入侵植物群落竞争力排序组织的严密程度;③被入侵区域动物群落的生存策略及其对植物群落的利用方式。外来入侵植物入侵到其他群落中,因外来入侵植物不属于被入侵植物群落,其对本地动物往往不可用甚至有害,因而本地动物无法通过取食(放牧)行为达到抑制其种群大小的作用。而本地植物群落对生境的利用存在“缝隙”,现存植物群落生态位的形成往往源自早先生命大爆发后的遗留物种经过长期筛选和自然演化得到,相对于外来入侵植物而言,存在大量可供外来入侵植物利用的生态位,从而引发许多外来入侵物种迅速占用这些生态位^[28],种群数量急剧增加,占位后通过生态位重新划分挤压被入侵植



注: x 轴表示 $K-r$ 选择的连续统, 其中上标 '+' 表示选择程度高, 上标 '-' 表示选择程度低, 无上标表示选择程度适中; y 轴表示原产地和入侵地区植物群落多样性, D^- 表示植物群落多样性较为贫瘠, D^+ 表示植物群落多样性较为丰富。箭头反映了从原产地入侵到其他植物群落后入侵生物的生活史特征改变的方向

Note: The x -axis represents the $K-r$ continuum; the superscript '+' denotes a higher degree of a type of selection; the superscript '-' denotes a lower degree of a type of selection; no superscript denotes a moderate degree of that type of selection. The y -axis represents the diversity extent of plant communities, where D^- represents that the diversity of a plant community is poor, and D^+ represents that the diversity of a plant community is abundant. The arrow reflects the changing direction of an invasive species' life-history trait from its native plant community to the community invaded

图 1 入侵动物生活史进化选择

Fig. 1 Lift-history evolutionary selection of invasive animals

物的生态位,降低被入侵植物群落丰富度和多度^[29]。空白生态位一旦被利用起来,通过对物质和能量流动的竞争,引起其他生态位发生裂变,即生态位的分层也是可变的^[30]。存在的空白生态位其实就是整个生态位空间中潜在的不稳定因素,一旦被外来入侵物种占据并加以利用会诱发多米诺骨牌效应。与此同时,被入侵前植物群落形成的对动物生存繁殖有益服务功能减弱,动物对植物群落的正作用降低,进一步加剧了本地植物群落稳定性降低,一些植物的种群数量下降而至消失。

3 气候变化和人类破坏对生物入侵的作用

第一次工业革命以来,人类活动日趋频繁,人口急速增长,在世界不同地方有意或者无意地引入了大量相对于本地而言的外来物种,威胁被引入区域自然环境,引发生态系统灾难^[31-32]。由于植物种群多是早先遗留生物在相互竞争、共同进化过程中形成了较为稳定的集合体,一旦被破坏,其进化过程不可逆,且一个群落物种的损失还会增加其他群落物种库限制(species pool limitation,能够在在一个群落中潜在生长存活但在一个现实物种库中并不存在),减少群落生产力^[33]。因为包含引入外来有害生物在内的人类活动引发的物种灭绝是不可恢复的,使得生物界进入第六次生物大灭绝阶段^[34]。并不是人类不努力控制环境污染、环境恶化,由于不同区域植物动物相互入侵,那些来自多样性贫瘠地区营 K

选择的动物变得更具入侵性,危害被入侵区域的动物群落。而那些处于多样性丰富地区的动物,因为气候变化和人类破坏,其生境处于破碎化、离散化的状态,植物群落变得分散,互利性功能降低,导致动物无法及时适应逐渐恶化的植物群落环境,当植物群落多样性损失时,一些动物面临灭绝的风险大大增加^[35]。

与此同时,栖息于不同地理区域的动植物已经适应于当地的气候类型,中高纬度的环境温度低于外温生物的生理最适温度,而中低纬度的环境温度和外温生物的生理最适温度接近。随着气候变暖,中高温度的环境温度接近外温生物的生理最适温度,因而这区域的外温生物会从中受益;相反,气候变暖条件下热带区域的环境温度会远远超出外温生物的生理最适温度^[36]。因为生物适合度热性能曲线是左偏的似钟型曲线^[37-38],适度高温能导致生物适合度增加,过高温反而导致生物适合度急剧下降。热带雨林属于外温植物群落聚合体,随着气候变暖,热带雨林植物的丰富度和多度均下降,而依赖于植物的动物虽然不直接受到气候变暖的危害,但植物对动物的服务功能下降,进而导致动物的物种丰富度和多度下降,引发全球生物多样性危机^[39]。据此预测,来自物种多样性相对贫瘠中高纬度地区的动植物入侵到中低纬度地区后,对此地区的物种多样性可能产生危害,通过竞争排斥进一步加剧热带区域生物多样性的损失。

参考文献

- [1] GOULD S J. The evolution of life on the earth [J]. Sci Amer, 1994, 271 (4): 85-91.
- [2] JANSSON R. Global patterns in endemism explained by past climatic changes [J]. Proc Roy Soc B; Biol Sci, 2003, 270(1515): 583-590.
- [3] MÉDAIL F, DIADEMA K. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin [J]. J Biogeogr, 2009, 36(7): 1333-1345.
- [4] GADGIL M, SOLBRIG O T. The concept of r - and K -selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations [J]. Am Nat, 1972, 106(947): 14-31.
- [5] PARRY G D. The meanings of r - and K -selection [J]. Oecologia, 1981, 48 (2): 260-264.
- [6] HARPER J L, CLATWORTHY J N, MCNAUGHTON I H, et al. The evolution and ecology of closely related species living in the same area [J]. Evolution, 1961, 15(2): 209-227.
- [7] CRIST T O, GUERTIN D S, WIENS J A, et al. Animal movement in heterogeneous landscapes: An experiment with *Eleodes* beetles in shortgrass prairie [J]. Funct Ecol, 1992, 6(5): 536-544.
- [8] WUNDERLE J M, JR. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands [J]. For Ecol Manag, 1997, 99(1/2): 223-235.
- [9] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence [J]. Am Nat, 1986, 127(6): 870-892.
- [10] OWEN D F. How plants may benefit from the animals that eat them [J]. Oikos, 1980, 35: 230-235.
- [11] JORDANO P, BASCOMPTE J, OLESEN J M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions [J]. Ecol Lett, 2003, 6 (1): 69-81.
- [12] STRAUSS S Y, IRWIN R E. Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions [J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 2004, 21(35): 435-466.
- [13] JARNE P, CHARLESWORTH D. The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals [J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 1993, 24(1): 441-466.
- [14] BELSKY A J, CARSON W P, JENSEN C L, et al. Overcompensation by plants: Herbivore optimization or red herring? [J] Evol Ecol, 1993, 7 (1): 109-121.

此,穗重和出谷率对谷子产量的增加具有重要作用。决策系数 $R^2(1) > R^2(2)$, 且 X_1 的直接作用最大, 故 X_1 为主要决策变量。因此, 要提高产量, 必须提高穗重, 同时考虑出谷率。

3 结论与讨论

作物产量是由产量构成因素决定的, 如何协调和利用各产量因素之间的关系, 是育种家和栽培专家的首要目标^[18]。性状间的相互作用是复杂的, 既相辅相成, 又相互制约。为了提高产量, 应该抓住某个主要性状进行选择 and 调控, 同时兼顾其他性状^[19]。该试验谷子品种“长农 39”的主要农艺性状与产量的变异分析显示, 产量、株高、穗粒重、穗重的变异系数较大, 说明可以通过改善栽培措施使这些性状获得一定程度的改善。相关性分析结果显示, 穗重、穗粒重、出谷率、穗长、千粒重与产量呈正相关, 其中穗重与产量呈显著正相关; 穗重与穗粒重呈显著相关, 与穗长、出谷率呈正相关, 与株高、千粒重呈负相关; 株高与产量呈负相关。通径分析显示, 穗重和出谷率对谷子产量的影响较大, 其中穗重对谷子产量的增加影响最大。综上所述, 可以通过合理的栽培措施实现穗重与出谷率的最优状态; 通过适当调控长农 39 的株高, 提高长农 39 的穗重、穗粒重, 进而增加长农 39 的产量。

在生产实践中必须协调好各个农艺性状之间的关系以发挥每个农艺性状对谷子产量的最大作用。采用合理的栽培措施, 协同改善产量构成因素是谷子产量提高的关键, 也是谷子高产栽培研究的重要方向。

参考文献

[1] 朱志华, 李为喜, 刘方, 等. 谷子种质资源品质性状的鉴定与评价[J].

杂粮作物, 2004, 24(6): 329-331.

- [2] 杨慧卿, 王军, 袁峰, 等. 西北春谷区中晚熟组谷子主要农艺性状的相关和通径分析[J]. 河北农业科学, 2010, 14(11): 105-106, 111.
- [3] 李晓宇, 王昆鹏, 刘迎春, 等. 谷子主要农艺性状分析[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2015, 36(2): 26-30.
- [4] 张霞, 冯永忠. 神木县不同谷子品种主要农艺性状及产量分析[J]. 西北农业学报, 2017, 26(1): 32-37.
- [5] 刘斌, 李书田, 王显瑞, 等. 谷子主要农艺性状的分析[J]. 种子, 2014, 33(5): 88-90.
- [6] 袁峰, 杨慧卿, 王军, 等. 谷子产量相关性状的成分分析[J]. 河北农业科学, 2010, 14(11): 112-114.
- [7] 王欢欢, 贾亚涛, 许鹏飞, 等. 谷子主要农艺性状与产量的关系[J]. 山西农业科学, 2014, 42(7): 657-659, 754.
- [8] USHA KIRAN G, PANDURANGA RAO C, SAMBA MURTHY J S V, et al. Correlation and path analysis over environments in Italian millet [J]. Andhra agricultural journal, 2012, 59(1): 20-23.
- [9] 李齐霞, 李中青, 郭二虎, 等. 不同播期·密度·施肥量对“长农 39 号”产量及农艺性状的影响[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(12): 41-43, 46.
- [10] 郭春华. 常用统计软件在生命科学中的应用[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 74-155.
- [11] 杨勇, 周斌, 杨超华, 等. 夏播绿豆不同品种产量与主要农艺性状的相关分析[J]. 作物杂志, 2015(4): 65-68.
- [12] 郭平毅. 生物统计学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2006: 26-29.
- [13] 严丽坤. 相关系数与偏相关系数在相关分析中的应用[J]. 云南财贸学院学报, 2003, 19(3): 78-80.
- [14] 张琪, 丛鹏, 彭勃. 通径分析在 Excel 和 SPSS 中的实现[J]. 农业网络信息, 2007(3): 109-110.
- [15] 袁志发, 周静宇, 郭满才, 等. 决策系数——通径分析中的决策指标[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(5): 131-133.
- [16] 杜家菊, 陈志伟. 使用 SPSS 线性回归实现通径分析的方法[J]. 生物学通报, 2010, 45(2): 4-6.
- [17] 宋小园, 朱仲元, 刘艳伟, 等. 通径分析在 SPSS 逐步线性回归中的实现[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 108-113.
- [18] 游俊梅, 陈能刚, 陈惠查, 等. 优质香稻黔香优 302 农艺性状与产量的相关性分析[J]. 种子, 2010, 29(7): 80-82.
- [19] 元振, 赵广才, 常旭红, 等. 小麦产量与农艺性状的相关分析和通径分析[J]. 作物杂志, 2016(3): 45-50.

(上接第 9 页)

- [15] REAL L. Pollination biology[M]. Orlando: Academic Press, 1983.
- [16] LEE J, PARK B J, TSUNETSUGU Y, et al. Effect of forest bathing on physiological and psychological responses in young Japanese male subjects[J]. Pub Heal, 2011, 125(2): 93-100.
- [17] BASCOMPTE J, JORDANO P. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity[J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 2007, 38: 567-593.
- [18] HEYMAN J, KUMPF R P, DE VEYLLER L. A quiescent path to plant longevity[J]. Trends Cell Biol, 2014, 24(8): 443-448.
- [19] JANZEN D H. Why bamboos wait so long to flower[J]. Ann Rev Ecol Evol Syst, 1976, 7: 347-391.
- [20] OLSHANSKY S J, CARNES B A, CASSEL C. In search of Methuselah: Estimating the upper limits to human longevity[J]. Science, 1990, 250(4981): 634-640.
- [21] POPE G G. Bamboo and human evolution[J]. Nat Hist, 1989, 98(10): 48-57.
- [22] HARPER J L. Population Biology of Plants [M]. London: Academic Press, 1977.
- [23] LIN S Y, SHAO L J, HUI C, et al. The effect of temperature on the developmental rates of seedling emergence and leaf-unfolding in two dwarf bamboo species[J]. Trees, 2018, 32(3): 751-763.
- [24] LAUGHLIN D C, ABELLA S R. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests[J]. Ecol Model, 2007, 205(1/2): 231-240.
- [25] KOFFEL T, BOUDSOCQ S, LOEUILLE N, et al. Facilitation vs. competition-driven succession: The key role of resource-ratio[J]. Ecol Lett, 2018, 21(7): 1010-1021.
- [26] BURTON O J, PHILLIPS B L, TRAVIS J M J. Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion[J]. Ecol Lett, 2010, 13(10): 1210-1220.
- [27] HUI C, RICHARDSON D M. Invasion dynamics[M]. Oxford: Oxford Uni-

versity Press, 2017.

- [28] HARVEY P H, RAMBAUT A. Comparative analyses for adaptive radiations[J]. Phil Trans Roy Soc B: Biol Sci, 2000, 355(1403): 1599-1605.
- [29] 时培建, 戈峰, 王建国, 等. 外来物种入侵后的多物种竞争共存的集合种群模型[J]. 生态学学报, 2009, 29(3): 1241-1250.
- [30] BROENIMANN O, TREIER U A, MÜLLER-SCHÄRER H, et al. Evidence of climatic niche shift during biological invasion[J]. Ecol Lett, 2007, 10(8): 701-709.
- [31] HERN W M. Is human culture carcinogenic for uncontrolled population growth and ecological destruction? [J]. Bioscience, 1993, 43(11): 768-773.
- [32] SIMBERLOFF D. Non-native species do threaten the natural environment! [J]. J Agric Environ Ethics, 2005, 18(6): 595-607.
- [33] LEPSŠ J. What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? [J]. Basic Appl Ecol, 2004, 5(6): 529-534.
- [34] BARNOSKY A D, MATZKE N, TOMIYA S, et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? [J]. Nature, 2011, 471(7336): 51-57.
- [35] HADDAD N M, CRUTSINGER G M, GROSS K, et al. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure[J]. Ecol Lett, 2009, 12(10): 1029-1039.
- [36] DEUTSCH C A, TEWKSBURY J J, HUEY R B. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105(18): 6668-6672.
- [37] SHI P J, REDDY G V P, CHEN L, et al. Comparison of thermal performance equations in describing temperature-dependent developmental rates of insects: (1) Empirical models[J]. Ann Entomol Soc Am, 2016, 109(2): 211-215.
- [38] 凡美玲, 方水元, 陈磊, 等. 温度与昆虫内禀增长率关系模型比较[J]. 植物保护学报, 2017, 44(4): 544-550.
- [39] TURNER I M. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence[J]. J Appl Ecol, 1996, 33(2): 200-209.