

DOI: 10.5846/stxb201307061848

徐猛, 罗渡, 顾党恩, 牟希东, 罗建仁, 章家恩, 胡隐昌. 福寿螺表型性状的空间尺度变异. 生态学报, 2015, 35(7): 2331-2338.

Xu M, Luo D, Gu D G, Mu X D, Luo J R, Zhang J E, Hu Y C. Variability in phenotypic traits of the apple snail (*Pomacea canaliculata*, Ampullariidae) at different spatial scales. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(7): 2331-2338.

福寿螺表型性状的空间尺度变异

徐 猛^{1,2}, 罗 渡^{1,2}, 顾党恩^{1,2}, 牟希东^{1,2}, 罗建仁^{1,2}, 章家恩³, 胡隐昌^{1,2,*}

1 中国水产科学研究院珠江水产研究所, 广州 510380

2 农业部热带亚热带水产资源利用与养殖重点实验室, 广州 510380

3 华南农业大学热带亚热带生态研究所, 广州 510642

摘要: 格局和尺度是生态学的核心概念。尺度的变化可能导致生态学格局的改变。入侵物种性状的变异会对种群的建立和扩散产生重要的影响。为了研究入侵物种福寿螺 (*Pomacea canaliculata*) 表型性状的空间尺度变异并推测可能的作用机制, 在广东省开展了福寿螺的体质量、体高、体宽、壳口宽 4 个表型性状在城市、乡镇、生境、样方、个体 5 个空间尺度上变异的研究。通过拟合混合模型, 进行方差分解, 结果发现个体和样方差异解释了近 80% 的性状变异, 生境的差异解释了除体重外其他性状的剩余变异; 除体重外乡镇和城市尺度上性状的变异并不明显。结果进一步表明, 区域尺度的过程如气候特征等对福寿螺表型性状变异不起主要作用; 福寿螺种群特征的研究及防控的重点应考虑其遗传结构特征及局部尺度环境因素。通过不同尺度下性状的变异系数和频度分布曲线的分析, 进一步验证了以上结果。

关键词: 尺度; 福寿螺; 表型性状; 方差分解

Variability in phenotypic traits of the apple snail (*Pomacea canaliculata*, Ampullariidae) at different spatial scales

XU Meng^{1,2}, LUO Du^{1,2}, GU Dangen^{1,2}, MU Xidong^{1,2}, LUO Jianren^{1,2}, ZHANG Jia'en³, HU Yinchang^{1,2,*}

1 Pearl River Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Guangzhou 510380, China

2 Key Laboratory of Tropical & Subtropical Fishery Resource Application & Cultivation, Ministry of Agriculture of the P. R. China, Guangzhou 510380, China

3 Institute of Tropical and Subtropical Ecology, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: There is increasing recognition that spatial scale(s), in terms of ecological processes, are critical to construct general ecological predictions. Ecological processes act at a variety of spatial and temporal scales and the variation of scale may lead to changes in ecological patterns. To understand a particular ecosystem, it is important to study the system at the appropriate scale(s), and to develop models that bridge the required scale(s). The aquatic golden apple snail (*Pomacea canaliculata*, Ampullariidae) was introduced from South America to mainland China around 1980s for commercial use. *P. canaliculata* has been listed as one of the 100 most invasive species by the Invasive Species Specialist Group of the International Union for Conservation of Nature. Given that the variation of traits in invasive species plays an important role in the establishment and spread of a population, it is necessary to examine trait variation at the spatial scale of the invasive species and to elucidate the possible underlying mechanisms. Using a nested sampling method, we collected individuals of *P. canaliculata* at different spatial scales in the Guangdong Province, southern China. We measured the phenotypic traits and conducted a variance component analysis. The variance in four phenotypic traits (body-mass, -height, -width and mouth width) was partitioned across five different nested spatial scales (in decreasing order of size: city, town, habitat, plot and

基金项目: NSFC-广东省联合基金 (U1131006); 农业部外来生物入侵防治项目 (2130108)

收稿日期: 2013-07-06; 网络出版日期: 2014-07-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huyec22@163.com

individual). The results indicated that the four selected phenotypic traits had a similar variation pattern across spatial scales, with most of the variation occurring below the habitat level. The most phenotypic variation occurred at the individual and plot level, explaining nearly 80% of all the variation in phenotype. We found that the habitat level accounted for the remaining variation, with the exception of body-mass. At the larger scale, such as the town and city, there was no significant increase in trait variation. Consistent with the variance partitioning, the coefficient of trait variation decreased as scale increased. The lowest trait variation value occurred at the city scale, declining sharply from the town level, while the individual level showed the largest value. This result was confirmed when we analyzed the frequency distributions of phenotypic traits among different towns within the city scale. Towns within a city have similar trait-value frequency distributions, indicating that the overall trait distribution is conserved at the town-level, with no large variance occurring at the town-scale. We can speculate on the likely processes of scale where *P. canaliculata* phenotype traits changed. Our results suggest that processes acting at the regional scale e.g., the influence of climate played no significant role in trait variation. To effectively manage and predict biological invasions, attention should be focused on the genetic characteristics and the effect of local environmental factors. Finally, our study provided a general model for investigating trait variation across different ecological scales where samples are collected across nested spatial structures and analyzed using variance component analysis. In the future, incorporating the theory of eco-evolutionary dynamics to study trait variability in invasive species will enhance our ability to predict and manage the incursion.

Key Words: scale; *Pomacea canaliculata*; phenotypic traits; variance partitioning

格局和尺度是生态学的两个核心的概念。经过近 20 年的发展,生态学家已经认识到为了得到普遍的规律,尺度的问题至关重要^[1]。格局意味着可重复,可重复则表明某些现象可以被预测^[1]。然而,生态学的过程发生在各种各样的时空尺度下,某一尺度下产生的格局在其他尺度上可能未必出现。为了研究生态系统的规律,在合适的尺度上开展研究非常重要,同时需要发展合适的跨尺度模型^[2]。随着数据的大量积累和计算机技术的发展,生态学家已经可以建立多尺度模型,在不同尺度上分析生态学过程^[3-4]。

生物入侵是全球生态系统功能和多样性的重要威胁^[5]。入侵物种的性状(例如,生活史性状:体质量、性成熟年龄等;行为性状:交配策略等)会对其在入侵地的建立和扩散产生重要的影响^[6-7]。因而,研究入侵物种的性状对于预测和管理生物入侵具有积极的意义。考虑到不同的空间尺度可能对物种性状产生影响,掌握物种在不同尺度的性状变异有助于分析其变异的驱动因素,为针对性地开展控制和管理措施提供科学依据。近年来,植物功能性状的研究成为热点,而动物性状特别是入侵物种性状的研究相对滞后。

原产于南美洲亚马逊河流域的福寿螺(*Pomacea canaliculata*, Ampullariidae),20 世纪 80 年代引入我国后对我国的粮食安全、社会公共卫生安全和生态安全均造成了严重危害^[8-10]。2000 年, IUCN (International Union for Conservation of Nature) 入侵物种专家委员会将福寿螺列为世界 100 种恶性入侵物种之一^[11]。2003 年,我国国家环保局也将福寿螺列为首批入侵中国的 16 种外来物种的“黑名单”。福寿螺作为一个恶性入侵物种,目前我国主要存在 3 种不同壳色(黑色、黄色和灰色)的群体^[12],了解福寿螺表型特征的尺度变异及其可能的驱动因素对于摸清其入侵机制、预测其种群动态特征及控制种群扩散具有积极的意义。福寿螺的表型性状特征的变异可能是适应性进化后个体遗传的结果,也可能是外界因素导致的表型可塑性。一些学者已经通过野外观察和控制实验对福寿螺的存活、繁殖、生长、取食等性状以及其对入侵地生态系统的影响开展了卓有成效的研究^[13-18]。分析其性状的尺度变异将拓宽人们研究的视角,同时对于其入侵的机制将给以更多的启示。

本研究在福寿螺危害严重的广东省采用统一的取样调查方法,应用方差分解的技术研究了福寿螺的体重、体高、体宽及壳口宽四个表型性状在城市、乡镇、生境、样方和个体 5 个空间尺度上的变异。本文旨在揭示福寿螺性表型变异发生的主要尺度,推测可能产生这种变异的原因,为预测该入侵物种的种群动态和科学

管理提供依据。同时,本研究采用的巢式取样方法以及拟合混合模型,方差分解的统计方法可以为研究其他物种的尺度效应提供一般的模式。

1 研究方法

1.1 研究地自然概况

本研究所有调查与取样工作在广东省内开展。广东省位于北纬 $20^{\circ}13'$ — $25^{\circ}31'$ 和东经 $109^{\circ}39'$ — $117^{\circ}19'$ 之间。全省年平均温度约为 19 — 24°C 。全省平均日照数为 1745.8 h ,年平均气温 22.3°C 。

1.2 取样及调查方法

2012 年上半年,选取广东省的 8 个城市:云浮、肇庆、珠海、韶关、河源、江门、茂名、阳江、梅州,开展调查研究。每个城市调查 2—3 个乡镇,每个乡镇选取水田、沟渠、池塘等 3 种不同生境,每种生境类型选择 3—5 个调查采样点。每个采样点为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$,统计样方中福寿螺的个体数并取样带回实验室测量其性状特征。这种取样方法构成了跨 5 个尺度(城市、乡镇、生境、样方和个体)的巢式取样,因而可以采用方差分解的方法来评估福寿螺的性状在不同尺度上的变异。

将样方中取回的福寿螺带回实验室,用游标卡尺测量福寿螺的表型特征(体高、体宽、口宽,精确到 0.01 cm),用电子天平测量体质量(精确到 0.01 g)。表型性状的测量采用以下标准:体高为螺壳轴线的最大长度;体宽为壳体的最大直径;口宽为壳口最大直径。

1.3 数据分析

本研究首先采用 R^[19] 软件“nlme”包的“lme”函数,应用受限最大似然(REML; the restricted maximum likelihood)方法,对 5 个相互嵌套的空间尺度(城市、乡镇、生境、样方和个体)的性状变异拟合一个线性混合效应模型,即随机效应巢式方差分析。巢式方差分析的方差是围绕平均值的变异。对于某一尺度(如样方),首先计算每个样方的平均值,然后计算这些样方平均值围绕更大尺度(生境)上平均值的变异。由于是巢式取样,所以每一尺度上的变异除了该尺度的方差成分还包含了更小尺度上的部分变异。参照 Logan^[20]的方法,计算每一尺度的方差成分。具体采用“ape”包的“varcomp”函数对上述拟合的模型开展不同尺度上性状的方差成分分析。所有数据在方差成分分析时进行自然对数(ln)转换以满足方差齐性和正态分布。最后应用 bootstrap 方法计算方差成分的置信区间。数据分析和作图均在 R(2.15.3 版本)中完成。

2 结果与分析

2.1 表型性状在城市间的变异

福寿螺体质量在各城市之间存在显著的变异($\chi^2 = 120.85$, $df = 7$, $P < 0.0001$),其中云浮、茂名两个城市福寿螺的平均体质量明显高于其他城市,其平均值接近 20 g ,而其他六个城市的均值在 5 g 左右(图 1)。同时,城市内部福寿螺体质量的数据存在大量的极端值,说明在城市内部不同生境、不同样方等采集的样本可能存在较大的变异。通过非参检验,发现福寿螺体高($\chi^2 = 169.64$, $df = 7$, $P < 0.0001$)、体宽($\chi^2 = 35.43$, $df = 7$, $P < 0.0001$)以及壳口宽($\chi^2 = 132.02$, $df = 7$, $P < 0.0001$)在城市之间都存在明显的差异,且性状的箱式图中箱体及箱须较长且存在较多的极端值,说明在城市内部可能存在较大的变异(图 1)。这些结果表明在城市之间性状存在显著的变异,但是城市内部性状也存在较大变异,不同城市之间观测到的性状变异可能是城市内部更小尺度上的变异所导致。对不同尺度上性状的变异开展方差分解可以确定变异发生的具体尺度。

2.2 福寿螺性状的方差分解

方差分解的结果表明,4 个表型性状的变异在空间尺度上具有相似的分布规律,小尺度上的个体及样方差异解释了绝大部分的性状变异。对于体高、体宽和壳口宽,生境差异解释了剩余变异,而更大尺度上城镇及城市的差异对福寿螺表型性状的变异没有显著的影响;对于体重,乡镇差异解释了其 16.2% 的变异,而生境的差异对其没有影响(表 1)。除了壳口宽,样方以下尺度的差异可以解释 80% 以上的性状变异。生境之间的差

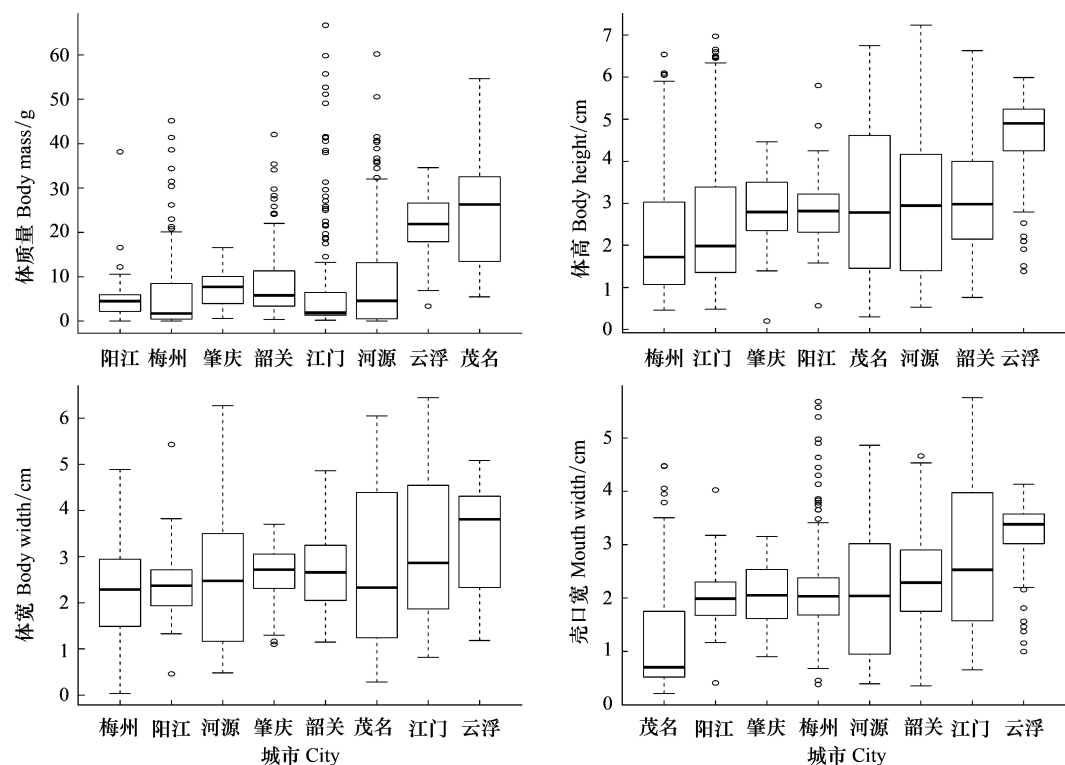


图 1 不同城市间福寿螺表型性状的变异
Fig.1 The variation of phenotypic traits of *P. canaliculata* among different cities

异解释了体高变异的 16%,壳口宽变异的 11%以及壳口宽变异的 36%。样方的差异解释了最高比例的体重、体高、体宽 3 个性状的变异,其次是个体之间的变异;而对于壳口宽,个体变异较样方之间的差异解释了更多的变异(表 1)。综上,可以得出福寿螺表型性状的变异主要发生在生境以下的尺度,个体遗传和局部环境的差异可能是导致这些性状变异的主要原因。

表 1 5 个空间尺度上福寿螺表型性状拟合混合模型后的方差分解

空间尺度 Spatial scales	各尺度性状的方差成分/%[95%置信区间] % Variance of traits [95% Confidence interval]			
	体重 Weight of body	体高 Height of body	体宽 Width of body	口宽 Width of mouth
	Individual and error	Plot	Habitat	Town
个体及误差 Individual and error	32.90 [30.24—40.52]	40.62 [37.49—47.69]	38.83 [32.66—51.48]	34.79 [30.62—45.09]
样方 Plot	50.90 [42.40—54.95]	43.33 [34.96—47.06]	49.95 [36.80—57.52]	28.82 [20.56—33.72]
生境 Habitat	0 [−5.61—4.56]	16.05 [10.79—22.01]	11.21 [5.85—16.76]	36.39 [18.90—71.69]
乡镇 Town	16.20 [8.32—24.95]	0 [0—0]	0 [−2.71—2.16]	0 [−42.14—21.57]
城市 City	0 [−2.29—1.97]	0 [0—0]	0 [−1.83—1.29]	0 [0—0]

所有数据分析之前 log 转换; 共分析福寿螺 991 个; 采用 bootstrap 方法(991 个随机取样数据点运行 500 步)计算置信区间, 标记在中括号中

2.3 不同尺度下福寿螺性状的变异系数

变异系数(方差/平均值×100%)可以衡量观测资料中各观测值的变异程度。通过计算各尺度下表性性状的变异可以印证方法分解的结果。从整体上看,福寿螺表型性状的变异系数随着衡量尺度的增加而降低。在个体尺度上,福寿螺的体高、体宽和口宽 3 个性状的变异系数超过 0.40;这些性状的变异系数在样方、生境和城镇尺度上没有发生明显的变化,稳定在 0.34—0.38 之间(图 2)。城市尺度上表型性状的变异系数最小,且较乡镇尺度其有明显的下降。变异系数的结果表明,小尺度上性状有更大的变异,大的空间尺度上性状变

异较小。

2.4 城市尺度下各乡镇福寿螺性状分布

为了进一步验证大尺度上福寿螺形状没有发生大的变异,以验证方差分解的结果,以韶关市为例,对市内不同乡镇的性状分布进行了分析(图3)。结果显示,同一城市(实线)内各性状在不同乡镇(虚线)的频度分布非常相似,不同乡镇的分布曲线与城市尺度的分布接近。这表明这些性状在城镇尺度上没有发生较大的变异。

3 讨论

阐明自然界的变异并解释其原因是生态和进化学科发展的核心推动力。个体、物种、种群之间的遗传变异是现代进化学研究的核心。生活史性状的变异与否是群落生态学中生态位理论和中性理论争论的焦点^[4]。近年,生态学家对植物功能性状的变异进行了大量的研究^[21-22]。而动物性状的研究主要集中在生活史性状的进化及其对种群特征的影响^[23-26],典型入侵物种生活史性状的多尺度变异特征仍缺乏研究。

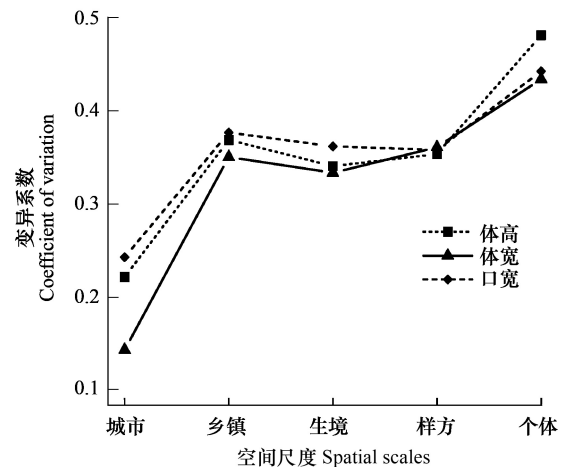


图2 5个空间尺度上福寿螺表型性状的变异系数

Fig. 2 Coefficient of variation on phenotypic traits of *P. canaliculata* at five spatial scales

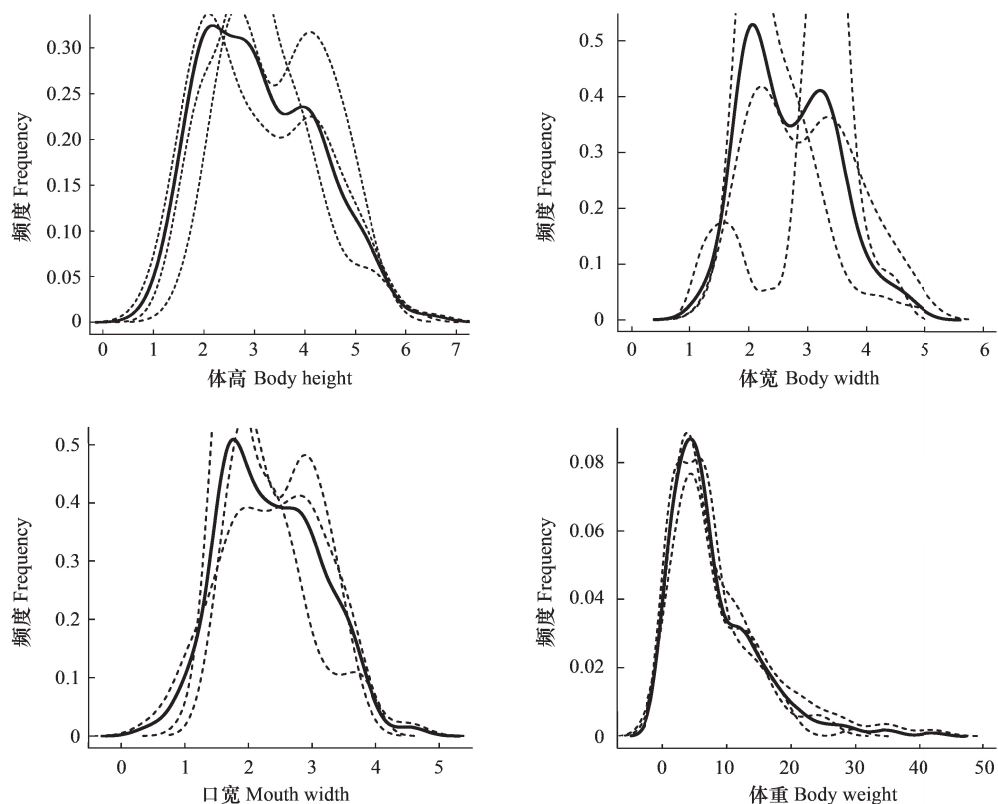


图3 城市尺度(韶关)下不同乡镇福寿螺表型性状频度分布曲线

Fig. 3 Frequency distributions of phenotypic traits of *P. canaliculata* in different towns of Shaoguan city

实线和虚线分别为城市以及城市下不同乡镇尺度上福寿螺表型性状的频度分布

方差分解是研究变异来源的一种重要方法。通过将响应变量的方差分解成各种组分,可以解释各水平上的变异。例如 Leamy 等^[27]通过方差分解的方法研究了性别和年龄对于实验繁殖的家鼠(Random-bred house

mice)表型性状的影响;同时,他们的研究比较了方差成分分析方法与计算平方和(SSQ: the sum of squares)方法的差别,发现方差成分分析优于SSQ,因前者不受样本量大小的影响。然而,这些关于方差分解的研究主要集中在实验动物,并且鲜见多个尺度的研究。最近在植物群落功能性状的研究中,Messier等^[4]采用巢式取样方法,通过方差分解研究了不同生态学尺度上植物叶性状的变异。他们的结果表明种内叶性状的变异接近于种间的变异,强调了生态学研究应该向基于性状的思路转变。我们的研究采用类似的方法,将不同的空间尺度设置为相互嵌套的随机因素,分离出各个尺度的方差来研究不同空间尺度上性状的变异。然而,本研究在取样上强调了空间尺度的变化,通过分解出各个空间尺度的方差,找到性状变化的主要空间尺度。同时,Messier等的研究更多地强调了性状沿着生态学时空规律变化的一般规律及对群落中物种共存机制的影响。而我们的研究重点探讨了入侵物种福寿螺在种群内和种群间的跨尺度性状变异,并以此推断该物种性状变异的可能原因。

方差分解的结果表明福寿螺的体高、体宽、口宽3个性状在空间上的变异一致。个体和样方的差异解释了这些性状变异的接近80%,生境的差异解释了剩余的变异,生境以上尺度福寿螺的性状变异并不明显。体重的空间变异与其他性状稍有不同,其生境尺度上没有明显的变异,而乡镇之间的差异却解释了其整体变异的16.2%。造成这种体重和其他表型性状变异不同步的原因,可能与螺龄有一定的关系。福寿螺成熟后体高等表型性状可能变化很小,而体重可能仍然随某些生态环境因素(如地区小气候条件、食物资源等)的改变而发生变化。除此之外,从图1中可以发现福寿螺的体重数据较其他性状存在更大的变异,较多极端值的出现可能对方差分解的结果产生一定影响。总体上看,福寿螺性状的变异发生在生境以下的尺度上,更大尺度上性状发生很少变异。样方(实际为“小生境”)之间的差异解释了福寿螺性状变异(除口宽外)的最大部分,这表明即使是同一生境条件下不同取样点之间福寿螺表型性状仍然存在很大变异。造成这一现象的原因可能与取样的方法及生境类型的划分和生境尺度范围的界定有关。在某一的生境类型下(如稻田)包含了很多田块,不同田块中可能在药物的使用、田间水肥管理与生产模式上存在一定的差异。随机设置的样方可能位于不同的田块,因而造成样方之间性状存在大的差异。这一结果表明性状变化受到更局部环境因素的强烈影响。

同时,通过分解不同尺度的变异,本文的研究对于区分种群内和种群间的性状变异提供了重要的启示。传统理论更多地强调了种间变异的作用,种内变异的重要性在生态学特别是群落生态学的研究中,长期以来被忽略^[28]。最近的研究表明生活史性状的变异是哺乳动物灭绝的缓冲器^[29],强调了性状变异在物种保护中的作用。然而,他们没有确定变异的具体来源,没有区分种群内的变异或种群间的变异。本研究通过考察不同空间尺度上性状的变异可以有效地区分个体之间的变异以及种群间的变异。本研究结果表明,个体的差异解释了35%左右的表型性状变异,小尺度(样方及生境尺度)上种群间的变异解释了绝大部分的其他变异;而更大尺度上,除体重外福寿螺种群间的表型性状并无明显变异。如能将性状缓冲物种灭绝的原理应用到入侵生态学中,并区分变异来源,将有利于人们对入侵物种实施控制。

分析不同尺度的格局可以推测相关的生态学过程。本研究的结果显示福寿螺表型性状的变异主要发生在个体和样方尺度上,这表明作用于这两个尺度上的过程很大程度上决定了性状的变异。物种性状特征的变异可能来自于个体的遗传变异也可能是环境因素导致的表型可塑性。样方内个体之间有非常相似的环境特征,因而分离出的个体尺度的变异应主要来自于其遗传变异和误差。结果表明个体之间的遗传变异以及误差解释了福寿螺表型性状变异的32.9%—42.62%。相同的生境尺度下,不同的样方之间性状的变异占总变异的40%左右。这表明即使在相似的生境条件下,调查样方之间的局部环境的差异仍然会使福寿螺性状发生很大变异。相同乡镇内生境的差异依然解释了部分的性状变异,这表明在这个尺度上环境的特征依然影响了福寿螺性状的变异。然而,除体重外更大尺度如乡镇和城市之间的差异对性状没有影响。这表明在这些尺度上起主要作用的过程,如气候特征等对性状的变异没有产生明显的影响。考虑到性状变异对于种群动态的可能影响^[30-32],本研究表明遗传特征及局部尺度上环境特征的变化是福寿螺研究及防控的重点。但需要说明的是,

本研究采样主要集中在广东一个省的范围内,其城市间的气候特征变化不是很明显或不足够大,故在所研究的城市和乡镇尺度上的性状差异可能未体现出来。如果采样扩展到多个省等更大的空间尺度上,福寿螺的表型性状也可能会因大尺度上的主要生态环境因子(如气候等)的变化而出现大的变异,该方面的规律还有待开展进一步的研究。

4 结论

采用方差分解的方法将福寿螺的4个性状在广东省境内的5个空间尺度上的变异进行了分析,并以此推断这些变异的可能机制。结果表明,个体和样方差异解释了近80%的性状变异,生境的差异解释了除体重外其他性状的剩余变异;除体重外乡镇和城市尺度上性状的变异并不明显。个体之间的遗传变异和局部环境(小生境)的差异可能是福寿螺表型性状变异的主要原因,而区域尺度的过程对性状变异不起主要作用。福寿螺防控的重点应放在遗传特征的分析及局部环境因素的控制。

关于种内性状差异的研究,更多的工作可能需要在以下方面开展:(1)将时间尺度纳入多物种性状变异的研究中;(2)区分物种性状变异的生态和进化过程;(3)应用生态-进化动力学理论^[25],分析生态过程如何影响物种性状的进化以及这种进化可能对种群和生态系统所产生的影响。通过发展多尺度的模型同时应用统一有效的取样方法,生态学家可以将种内性状的变异纳入到种群和群落生态学的研究中,进而更有效地预测种群的动态,探寻群落中物种共存的机制。

参考文献(References):

- [1] MacArthur R H. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. New Jersey: Princeton University Press, 1972.
- [2] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. Ecology, 1992, 73(6): 1943-1967.
- [3] Clark J S. Why environmental scientists are becoming Bayesians. Ecology letters, 2005, 8(1): 2-14.
- [4] Messier J, McGill B J, Lechowicz M J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. Ecology Letters, 2010, 13(7): 838-848.
- [5] Lockwood J L, Hoopes M F, Marchetti M P. Invasion Ecology. New Jersey: Wiley-Blackwell, 2009.
- [6] Sol D, Lefebvre L. Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. Oikos, 2000, 90(3): 599-605.
- [7] Forsman A, Wennersten L, Karlsson M, Caesar S. Variation in founder groups promotes establishment success in the wild. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences, 2012, 279(1739): 2800-2806.
- [8] Lv S, Zhang Y, Steinmann P, Yang G J, Yang K, Zhou X N, Utzinger J. The emergence of angiostrongyliasis in the People's Republic of China: the interplay between invasive snails, climate change and transmission dynamics. Freshwater Biology, 2011, 56(4): 717-734.
- [9] 杨叶欣, 胡隐昌, 李小慧, 汪学杰, 牟希东, 宋红梅, 王培欣, 刘超, 罗建仁. 福寿螺在中国的入侵历史, 扩散规律和危害的调查分析. 中国农学通报, 2010, 26(5): 245-250.
- [10] 李小慧, 胡隐昌, 宋红梅, 王培欣, 汪学杰, 牟希东, 刘超, 罗建仁. 中国福寿螺的入侵现状及防治方法研究进展. 中国农学通报, 2009, 25(14): 229-232.
- [11] Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 100 of the world's worst invasive alien species a selection from the global invasive species database. Invasive Species Specialist Group Auckland, New Zealand, 2000.
- [12] 孙志坚, 曾清香, 张波, 彭东觉, 曲振宇, 杨潇, 詹希美, 吴瑜. 中国不同品系福寿螺主要形态比较. 中国人兽共患病学报, 2011, 27(3): 184-189.
- [13] Qiu J W, Kwong K L. Effects of macrophytes on feeding and life-history traits of the invasive apple snail *Pomacea canaliculata*. Freshwater Biology, 2009, 54(8): 1720-1730.
- [14] Wong P K, Liang Y, Liu N Y, Qiu J W. Palatability of macrophytes to the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: differential effects of multiple plant traits. Freshwater Biology, 2010, 55(10): 2023-2031.
- [15] Tamburi N E, Martin P R. Effects of food availability on reproductive output, offspring quality and reproductive efficiency in the apple snail *Pomacea canaliculata*. Biological Invasions, 2011, 13(10): 2351-2360.
- [16] Fang L, Wong P K, Lin L, Lan C Y, Qiu J W. Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae. Freshwater Biology, 2009, 55(6): 1191-1204.

- [17] Carlsson N O L, Lacoursiere J O. Herbivory on aquatic vascular plants by the introduced golden apple snail (*Pomacea canaliculata*) in Lao PDR. *Biological Invasions*, 2005, 7(2): 233-241.
- [18] Wu J Y, Wu Y T, Li M C, Chiu Y W, Liu M Y, Liu L L. Reproduction and Juvenile Growth of the Invasive Apple Snails *Pomacea canaliculata* and *P. scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) in Taiwan. *Zoological Studies*, 2011, 50(1): 61-68.
- [19] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2013. URL <http://www.R-project.org/>.
- [20] Logan M. *Biostatistical Design and Analysis Using R: a Practical Guide*. New Jersey: Blackwell, 2011.
- [21] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [22] Ackerly D D, Cornwell W. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [23] Kolbe S E, Lockwood R, Hunt G. Does morphological variation buffer against extinction? A test using veneroid bivalves from the Plio-Pleistocene of Florida. *Paleobiology*, 2011, 37(3): 355-368.
- [24] De Bie T, De Meester L, Brendonck L, Martens K, Goddeeris B, Ercken D, Hampel H, Denys L, Vanhecke L, Van der Gucht K, Van Wichelen J, Vyverman W, Declerck S A J. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*, 2012, 15(7): 740-747.
- [25] Schoener T W. The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, 2011, 331(6016): 426-429.
- [26] Turcotte M M, Reznick D N, Hare J D. The impact of rapid evolution on population dynamics in the wild: experimental test of eco-evolutionary dynamics. *Ecology Letters*, 2011, 14(11): 1084-1092.
- [27] Leamy L. Variance partitioning and effects of sex and age on morphometric traits in randombred house mice. *Journal of Mammalogy*, 1983, 64(1): 55-61.
- [28] Violle C, Enquist B J, McGill B J, Jiang L, Albert C H, Hulshof C, Jung V, Messier J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 244-252.
- [29] Gonzalez-Suarez M, Revilla E. Variability in life-history and ecological traits is a buffer against extinction in mammals. *Ecology Letters*, 2013, 16(2): 242-251.
- [30] Filin I, Ovadia O. Individual size variation and population stability in a seasonal environment: A discrete-time model and its calibration using grasshoppers. *American Naturalist*, 2007, 170(5): 719-733.
- [31] Bolnick D I, Amarasekare P, Araujo M S, Burger R, Levine J M, Novak M, Rudolf V H W, Schreiber S J, Urban M C, Vasseur D A. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(4): 183-192.
- [32] Gonzalez-Suarez M, Le Galliard J F, Claessen D. Population and life-history consequences of within-cohort individual variation. *American Naturalist*, 2011, 178(4): 525-537.