

DOI: 10.20103/j.stxb.202401110105

王佳, 李柔柔, 宋兴江, 杨毅哲, 陈丽丽, 陈瑜, 李欣迪, 张献瑞, 张春玲, 刘刚. 基于气候因子的鬼针草入侵中国过程的生态位保守性与入侵风险研究. 生态学报, 2025, 45(21): 10616-10627.

Wang J, Li R R, Song X J, Yang Y Z, Chen L L, Chen Y, Li X D, Zhang X R, Zhang C L, Liu G. Study on the niche conservatism and invasion risk of *Bidens pilosa* L. during its invasion in China based on climatic factors. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(21): 10616-10627.

# 基于气候因子的鬼针草入侵中国过程的生态位保守性与入侵风险研究

王 佳<sup>1</sup>, 李柔柔<sup>1</sup>, 宋兴江<sup>1</sup>, 杨毅哲<sup>2</sup>, 陈丽丽<sup>2</sup>, 陈 瑜<sup>1</sup>, 李欣迪<sup>1</sup>, 张献瑞<sup>1</sup>, 张春玲<sup>1</sup>, 刘 刚<sup>1,3,4,\*</sup>

1 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119

2 陕西省耕地质量与农业环境保护工作站, 西安 710003

3 陕西师范大学无人机生态遥感研究中心, 西安 710119

4 陕西师范大学生态学教学科研基地, 西安 710119

**摘要:**入侵物种的气候生态位保守性对预测未来入侵风险具有重要意义。鬼针草自入侵以来, 给我国农业、生态、经济等方面带来巨大损失。然而, 目前对鬼针草入侵过程中的生态位变化研究较少, 在其入侵中国过程中, 生态位是否发生漂移尚不明确。结合鬼针草原产地和中国的分布数据与环境变量, 利用最大熵模型(MaxEnt)分析鬼针草在中国的潜在适生区及入侵阶段。同时利用主成分分析计算鬼针草生态位的重叠、稳定性、未填充和扩展, 进行生态位等价性和相似性检验。较高的生态位稳定性表明鬼针草在入侵过程中保持了气候生态位的保守性。原产地和中国生态位的差异主要是由生态位未填充导致的, 同时在其入侵过程中发生了极小的生态位扩展。虽然鬼针草在中国的生态位发生了变化, 但中国的生态位仍主要是原产地生态位的一个子集。模型结果表明, 鬼针草在中国的中高度适生区主要分布在华东、华中、华南和西南的大部分地区。中国南方大部分区域属于鬼针草的稳定入侵区, 而北部及南方的小部分地区存在其潜在拓殖区。年均气温(Bio1)和年均降水量(Bio12)在鬼针草分布中起着关键作用。研究结果说明, 鬼针草在中国的入侵尚未达到入侵平衡, 未来对中国的北部、东部沿海地区仍有较大的入侵威胁。在这些高入侵风险区域, 应建立系统的监测预警机制, 以动态掌握其扩展趋势, 避免其给当地造成巨大的经济和生态损失。

**关键词:**生态位保守性; 生态位漂移; MaxEnt 模型; 入侵阶段; 鬼针草

## Study on the niche conservatism and invasion risk of *Bidens pilosa* L. during its invasion in China based on climatic factors

WANG Jia<sup>1</sup>, LI Rourou<sup>1</sup>, SONG Xingjiang<sup>1</sup>, YANG Yizhe<sup>2</sup>, CHEN Lili<sup>2</sup>, CHEN Yu<sup>1</sup>, LI Xindi<sup>1</sup>, ZHANG Xianrui<sup>1</sup>, ZHANG Chunling<sup>1</sup>, LIU Gang<sup>1,3,4,\*</sup>

1 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

2 Farmland Quality and Agricultural Environment Protection Workstation of Shaanxi Province, Xi'an 710003, China

3 Research Center for UAV Remote Sensing, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

4 Changqing Teaching & Research Base of Ecology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

**Abstract:** The conservation of climate niches for invasive species holds paramount significance in anticipating future

**基金项目:**国家自然科学基金面上项目(32271584); 陕西省重点研发计划(2025SF-YBXM-514); 陕西省哲学社会科学专项(2022HZ1795)

**收稿日期:**2024-01-11; **网络出版日期:**2025-08-01

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 2003liugang@163.com

#限于数据的可获取性, 本研究尚未含中国港澳台统计数据。

invasion risks. Among these invaders, *Bidens pilosa* L., commonly known as Hairy beggarticks, has inflicted substantial losses on various sectors in China, including agriculture, ecology, and the economy since its introduction. However, a noticeable research gap exists concerning the ecological niche dynamics during the invasion process of *B. pilosa*, and the clarity regarding whether its niche has undergone shifts while invading China remains elusive. This study combined occurrences and environmental variables from both the native range and China, utilizing the Maximum Entropy model (MaxEnt) to analyze the potential suitable regions and invasion stages of *B. pilosa*. The aim was to investigate the invasion risk of *B. pilosa* in China. Through a comprehensive principal component analysis, the study calculated niche dynamics indices, including overlap, stability, unfilling, and expansion, conducting tests for niche equivalency and similarity. The findings revealed that while a slight overlap in the ecological niche existed, niche equivalence tests established that the niches in the two ranges were equivalent. Moreover, the results of niche similarity tests suggested a higher-than-expected similarity in the ecological niche between *B. pilosa*'s native and Chinese environments. The ecological niche dynamic indices added another layer of understanding, indicating that *B. pilosa* maintained a highly stable ecological niche during the invasion process, highlighting the conservatism of its climatic niche. The observed differences in the ecological niche between the native and Chinese environments primarily stemmed from unfilling, with minimal instances of niche expansion during the invasion process. Although some alterations in *B. pilosa*'s ecological niche were identified in the Chinese context, it was crucial to note that the Chinese ecological niche remained predominantly a subset of the native niche. Compared to the model based on native distribution occurrences, the model based on Chinese distribution points predicted a smaller region of high suitability, demonstrating a southward shift. This suggests that *B. pilosa* in China tends to favor regions with higher temperatures and greater precipitation. The results of the invasion stage indicated that most regions in southern China were stable invasion areas for *B. pilosa*, while potential colonization areas existed in the north and some parts of the south. Among the environmental variables used in the models, annual mean temperature (Bio1) and annual precipitation (Bio12) contributed the most, playing a key role in the distribution of *B. pilosa*. Notably, the research results underscored that the invasion of *B. pilosa* in China has not yet reached equilibrium, indicating a substantial invasion threat, especially in the northern and eastern coastal regions in the future. In these high-risk invasion areas, it is essential to establish a systematic monitoring and early warning mechanism to track the expansion trends of *B. pilosa* and identify new invasion hotspots, using species distribution models and remote sensing technology. The research findings are of significant importance for understanding the ecological niche dynamics of invasive species and developing effective control strategies, providing a scientific basis for addressing the issue of *B. pilosa* invasion in the future.

**Key Words:** niche conservation; niche shift; MaxEnt model; invasion stage; *Bidens pilosa* L.

近年来,随着全球贸易和人口流动的增加,外来生物入侵问题愈发严重,这在全球引起了广泛关注。外来入侵生物对引入地生态环境、经济和人类健康构成了重大威胁<sup>[1]</sup>。入侵物种在不同环境中有着很强的传播能力,对生物多样性构成严重威胁,甚至会导致本地物种灭绝,引起生态系统机构和功能的改变<sup>[1-2]</sup>。随着经济社会的快速发展,我国面临着外来物种不断增加的挑战,已成为遭受外来生物入侵威胁最大的国家之一<sup>[3]</sup>。

生态位模型(Ecological Niche Models, ENMs)是一种基于物种存在或丰富度数据以及环境因子数据,通过特定的算法来预测物种的实际分布和潜在分布的数学模型<sup>[4-5]</sup>。近年来,生态位模型在生态学和环境科学领域得到了广泛应用,为物种的气候适宜性评价<sup>[6-7]</sup>、入侵生物风险预测<sup>[8]</sup>等方面提供了有力的工具。特别是最大熵模型(MaxEnt),其预测性能稳定,评价精度高,具有较好的普适性,目前已成为评估外来物种入侵风险的重要工具<sup>[9-14]</sup>。

然而应用生态位模型的核心假设是物种的生态位在空间和时间上保持不变,即生态位保守性(Niche

conservatism)<sup>[5, 10–11]</sup>。许多研究指出,生态位保守性在不同的空间和时间尺度上普遍存在<sup>[15–19]</sup>。然而,越来越多的研究表明,入侵物种的生态位在原生和入侵范围之间可能不完全相同。当入侵物种的生态位由于非生物条件、生物相互作用、扩散限制等因素发生变化,占据其在原产地没有占据的生态位时,就认为物种发生了生态位漂移(Niche shift)。这一现象涉及多个类群,包括植物<sup>[20–21]</sup>、昆虫<sup>[22]</sup>、爬行动物<sup>[23]</sup>、鱼类<sup>[24]</sup>等。而生态位漂移不仅挑战了长期以来关于生态位保守性的传统看法,也降低了应用生态位模型预测外来物种入侵风险的可信度。目前对入侵种群是否在入侵范围保持生态位保守性的看法存在一定矛盾,尚未达成一致。因此,探究入侵物种在入侵范围内的生态位变化对预防外来物种入侵尤为重要。

鬼针草(*Bidens pilosa* L.)是菊科鬼针草属一年生草本植物,原产于美洲<sup>[25]</sup>。1857年首次在香港报道发现,于2014年被列入第三批《中国外来入侵物种名单》,2022年被列入《国家重点管理外来入侵物种名录》。鬼针草的瘦果上部有稀疏瘤状突起及刚毛,具倒刺毛,可粘附于人畜、货物进行扩散,具有强大的传播能力。同时鬼针草具有强大的繁殖能力,可以在短期内占领环境空间,造成大范围的植被更替,严重破坏当地的生态系统。鬼针草还具有较强的化感作用,通常会与作物争夺光照和养分,导致作物减产<sup>[26]</sup>。鬼针草自入侵以来,给我国农业、生态、经济等方面带来巨大损失。然而,目前对鬼针草入侵过程中的生态位变化研究较少。因此,有必要对该入侵物种的生态位变化及入侵风险进行更多的研究。

本研究基于鬼针草在原产地与中国的分布点及环境数据,通过生态位比较与 MaxEnt 模型,聚焦以下科学问题:(1)鬼针草在中国的入侵种群表现为生态位保守性还是生态位漂移?(2)影响鬼针草分布的主要因素是什么?(3)鬼针草在中国的入侵处于哪个阶段,是否达到了入侵平衡?研究旨在揭示鬼针草入侵过程中的生态位变化,评估其扩张风险,为外来物种的防控措施制定与风险评估提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 物种分布数据

本研究中鬼针草的分布数据来源于野外调查、中国数字植物标本馆(<https://www.cvh.ac.cn>)以及全球生物多样性数据库(<https://www.gbif.org>),共得到了来自全球的33752条发生数据。删除分布数据的重复点和海上分布点后,为减少采样偏差对生态空间和生态位模型预测的影响,对分布数据进行随机稀释(每2.5弧分保留1个分布点)。最终保留了11158个分布点用于建模。入侵范围共有7945个分布点,其中中国有1855个。此外还有3213个分布点来自鬼针草的原产地(图1)。

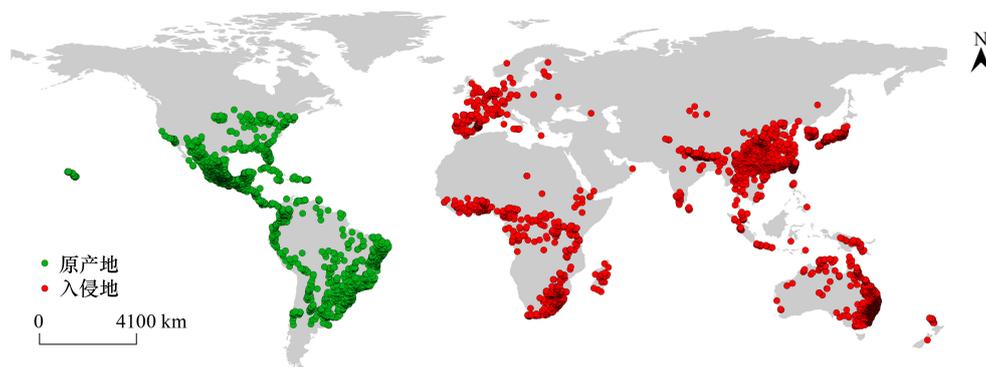


图1 世界范围内原产地和入侵地鬼针草的发生记录

Fig.1 Records of native and invasive occurrences of *Bidens pilosa* L. worldwide

### 1.2 环境数据

环境数据是从 WorldClim(<http://www.worldclim.org/>)<sup>[27]</sup>获得,包括19个生物气候因子和海拔,分辨率为2.5arcmin(约5km<sup>2</sup>)。为避免环境变量之间的高度共线性和模型过度拟合,利用 ENMTools 计算所有变量之间

的 Pearson 相关性(图 2)<sup>[28]</sup>。在预建模阶段,评估 20 个环境变量的贡献度百分比(表 1),剔除与其他变量高度相关(Pearson 相关系数大于 0.8)或贡献度较低的环境变量<sup>[29]</sup>。最终选取了年平均气温(Bio1)、年平均降水量(Bio12)、最干月份降水量(Bio14)和降水量季节性(Bio15)来构建模型(表 2)。

表 1 20 个环境变量在 10 次重复运行中对鬼针草模型的平均贡献度百分比和置换重要性

Table 1 Average percent contribution and permutation importance of 20 environmental variables to *Bidens pilosa* L. models across 10 replicate runs

环境变量 Environmental variable	变量描述 Description	贡献率 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance	环境变量 Environmental variable	变量描述 Description	贡献率 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance
Bio1	年平均气温	31.4	43.7	Bio11	最冷季度平均气温	23.6	6.4
Bio2	平均气温日较差	0.1	0	Bio12	年平均降水量	26.7	27.9
Bio3	等温性	0.3	3.3	Bio13	最湿月份降水量	0	0
Bio4	温度季节性	1.6	3.3	Bio14	最干月份降水量	11.9	10.1
Bio5	最暖月份最高温度	1	1.1	Bio15	降水量季节性	0.3	0.9
Bio6	最冷月份最低温度	0.3	0.2	Bio16	最湿季度降水量	1	1.6
Bio7	气温年较差	0.1	0.2	Bio17	最干季度降水量	0	0
Bio8	最湿季度平均温度	1	0.2	Bio18	最暖季度降水量	0.4	0.6
Bio9	最干季度平均温度	0	0	Bio19	最冷季度降水量	0.1	0.1
Bio10	最暖季度平均温度 r	0.1	0.1	Alt	海拔	0.1	0.3

表 2 鬼针草模型筛选后的环境变量在 10 次重复运行中的平均相对贡献值和置换重要性

Table 2 Average percent contribution and permutation importance of environment variables selected to *Bidens pilosa* L. models across 10 replicate runs

环境变量 Environmental variable	变量描述 Description	贡献度 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance	环境变量 Environmental variable	变量描述 Description	贡献度 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance
Bio1	年平均气温	55.2	67.7	Bio14	最干月份降水量	11.3	12
Bio12	年平均降水量	33.2	18.7	Bio15	降水量季节性	0.3	1.6

### 1.3 生态位模型构建

利用鬼针草原产地和中国的分布数据,结合筛选出的环境变量,本研究分别构建了原产地和中国的生态位模型。模型构建采用 MaxEnt 3.4.1<sup>[9]</sup> 软件。许多研究表明,MaxEnt 具有较好的稳定性和预测性能<sup>[13-14, 30]</sup>。在模型运行过程中,随机选取 25% 的分布点为测试集,剩余 75% 为训练集,最大迭代次数设置为 5000 次,收敛阈值设置为 0.00001,并重复运行 10 次<sup>[31]</sup>。利用 R 3.6.3 和 kuenm<sup>[32]</sup> 程序包对正则化乘数和要素类型进行优化,选择在统计学上显著、遗漏率低于阈值(0.05)且 delta AICc 值不高于 2 的模型。最终正则化乘数选择 3.9,要素类型选择 HLPQ,分别为片段化(Hinge)、线性(Linear)、乘积型(Product)和二次型(Quadratic)。模型精度通过受试者工作特征曲线(Receiver Operating Characteristic, ROC 曲线)评估,曲线下的面积即 AUC(Area Under the Receiver Operating Characteristic Curve)值,用于衡量模型的预测准确性,AUC 值的取值范围一般为 0—1,数值越接近 1,说明模型预测越准确<sup>[13-14, 33]</sup>。模型结果利用 ArcGIS 10.2 进行可视化。

### 1.4 气候生态位比较

研究利用 Broennimann 等<sup>[34]</sup> 的统计框架,采用了主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)排序技术量化物种原产地和中国种群之间的生态位重叠。将原产地与中国范围内的所有环境变量进行 PCA,并利用 PCA 的第一轴与第二轴定义二维平面,这两个主成分轴解释了数据中的大部分方差。将每个物种的分布数据投影到以 PCA 二维平面最小值和最大值为界划分成的 100×100 个单元格上<sup>[34]</sup>。然后使用核密度函数

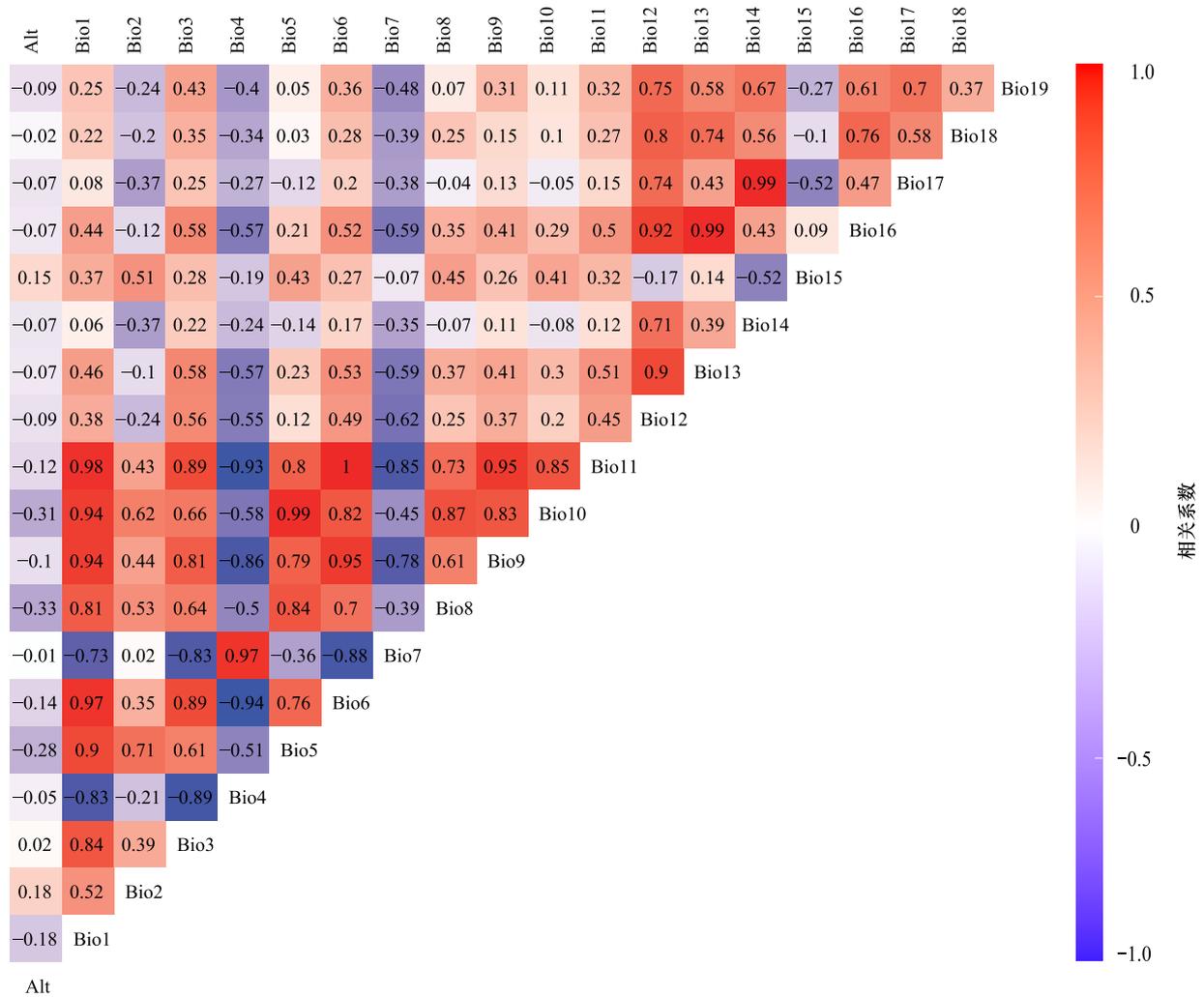


图2 20个环境变量的 Pearson 相关性热图

Fig.2 Pearson correlation heatmap of 20 environmental variables

Bio1:年平均气温 Annual mean temperature; Bio2:平均气温日较差 Mean diurnal range; Bio3:等温性 Isothermality; Bio4:温度季节性 Temperature seasonality; Bio5:最暖月份最高温度 Max temperature of warmest month; Bio6:最冷月份最低温度 Min temperature of coldest month; Bio7:气温年较差 Temperature annual range; Bio8:最湿季度平均温度 Mean temperature of wettest quarter; Bio9:最干季度平均温度 Mean temperature of driest quarter; Bio10:最暖季度平均温度 Mean temperature of warmest quarter; Bio11:最冷季度平均气温 Mean temperature of coldest quarter; Bio12:年平均降水量 Annual precipitation; Bio13:最湿月份降水量 Precipitation of wettest month; Bio14:最干月份降水量 Precipitation of driest month; Bio15:降水量季节性 Precipitation seasonality; Bio16:最湿季度降水量 Precipitation of wettest quarter; Bio17:最干季度降水量 Precipitation of driest quarter; Bio18:最暖季度降水量 Precipitation of warmest quarter; Bio19:最冷季度降水量 Precipitation of coldest quarter; Alt:海拔 Elevation

估计网格空间中每个物种的平滑发生密度,避免因采样偏差而导致的误差<sup>[34]</sup>。研究使用了 Schoener's  $D$  度量来估计原产地和中国之间的生态位重叠程度,取值范围为 0 (无重叠) 到 1 (完全重叠)<sup>[5,35]</sup>。其计算公式为:

$$D = 1 - \frac{1}{2} \left( \sum_{ij} |z_{1ij} - z_{2ij}| \right)$$

其中,  $z_{1ij}$  是物种在原产地/入侵地范围对环境空间的占用率,  $z_{2ij}$  是物种在入侵地/原产地范围对环境空间的占用率。

为了更好地描述生态位在原产地和中国之间的变化,研究采用了 Petitpierre 等<sup>[15]</sup> 提出的“COUE”框架来描述原产地和中国生态位之间的变化。“COUE”即是质心转移(Centroid shift)、生态位重叠(Overlap)、未填充

(Unfilling)、扩展(Expansion)的缩写。利用上述网格化环境变量数据与物种平滑发生密度计算生态位未填充、生态位扩展、生态位稳定性等生态位动态指数<sup>[15, 36]</sup>。生态位稳定性(Niche stability)是指在原产地和中国范围同时存在的生态位空间所占的比例;生态位扩展(Niche expansion)是指在中国范围内存在而在原产地范围内不存在的生态位空间所占的比例;生态位未填充(Niche unfilling)是指在中国范围内存在而在原产地范围内不存在的生态位空间所占的比例<sup>[5, 15, 36]</sup>。

此外,研究还利用了 Warren 等<sup>[37]</sup>的方法,对生态位等价性和生态位相似性进行了测试。生态位等价性测试是通过在两个范围内随机分配物种分布,来确定原产地和中国种群的生态位是否具有等价性,拒绝生态位等价性的零假设意味着原产地和中国种群的生态位在统计上并不相等<sup>[5, 37]</sup>。生态位相似性测试通过在其中一个范围内随机分配物种分布,来确定原产地与中国种群之间的生态位重叠是否比随机预期的大,拒绝生态位相似性的零假设意味着原产地与中国种群生态位之间的相似性大于随机预期<sup>[5, 37]</sup>。生态位等价性和生态位相似性测试的显著性水平都为 0.05。生态位重叠、生态位动态指数以及生态位等价性和相似性测试均使用 R 4.1.3 及 ade4<sup>[38]</sup> 和 ecospat<sup>[39]</sup> 程序包进行计算。

## 1.5 中国入侵阶段分析

根据 Gallien 等<sup>[40]</sup>提出的理论框架,研究分别利用除中国外全球区域的分布数据构建全球模型,以及利用中国的分布数据构建区域模型。采用最大训练灵敏度加特异性逻辑阈值(Maximum training sensitivity plus specificity logistic threshold, MTSS),将全球模型与区域模型的预测结果转换为二元结果。区域模型的 MTSS 阈值为 0.2603,而全球模型的 MTSS 阈值为 0.3194。将两个二元图层相减后,得到鬼针草在中国的入侵阶段分布图。分别有四种情况:(1)稳定入侵区,物种存在于区域生态位和全球生态位内;(2)局域适应区,物种存在于区域生态位内,而在全球生态位之外;(3)潜在拓殖区,物种存在于区域生态位之外,而在全球生态位内;(4)非适生区,物种存在于区域生态位和全球生态位之外<sup>[40]</sup>。分析结果利用 DIVA-GIS 和 ArcGIS 10.2 进行可视化。

## 2 结果

### 2.1 生态位变化

主成分分析结果表明,PC1 轴与年平均气温(Bio1)、年平均降水量(Bio12)、最干月份降水量(Bio14)和降水量季节性(Bio15)密切相关,解释了鬼针草生态位的 66.68%。PC2 轴与年平均气温(Bio1)和降水量季节性(Bio15)密切相关,解释了鬼针草生态位的 18.81%。生态位等价性检验结果表明鬼针草在原产地和中国生态位是等价的。生态位相似性检验结果表明鬼针草在原产地和中国的生态位相似性高于预期(图 3)。

鬼针草的原产地生态位和中国生态位具有轻微重叠(Schoener's  $D = 0.166$ )。生态位动态分析结果表明,鬼针草的生态位处于高度稳定状态(稳定指数为 0.989)。原产地和中国生态位之间发生了质心转移,并伴随着环境空间的转移。相对于原产地的生态位,鬼针草在中国的生态位出现了生态位未填充(未填充指数为 0.24),并发生了微小的生态位扩展(扩展指数为 0.011)。鬼针草在中国的生态位几乎是原产地生态位的子集(图 4)。

### 2.2 在中国的潜在适生区分布

模型评估结果表明,10 次重复运行的平均 AUC 分别为原产地  $0.841 \pm 0.003$ 、中国  $0.918 \pm 0.003$  和全球(不含中国)  $0.744 \pm 0.005$ ,模型均具有较高的预测性能,预测结果可靠。

模型结果显示,在基于原产地和全球(不含中国)分布点构建的模型中,年平均气温(Bio1)是贡献度最高的环境变量,分别为 62.7%和 65.2%,这表明气温是驱动鬼针草分布的主要因素。相比之下,基于中国分布点构建的模型年平均降水量(Bio12)的贡献度最高(45%),年平均气温(Bio1)的贡献度有所下降(30.2%),且降水量季节性(Bio15)的影响也显著增加,降水量相关因子对鬼针草分布的影响在该模型中更为突出(表 3)。

基于鬼针草在中国和原产地的分布点构建的模型结果表示,两个模型预测的鬼针草在中国的潜在适生区相似。中高度适生区都主要分布在中国的华东、华中、华南地区,以及西南地区的四川、重庆、贵州和西藏自治

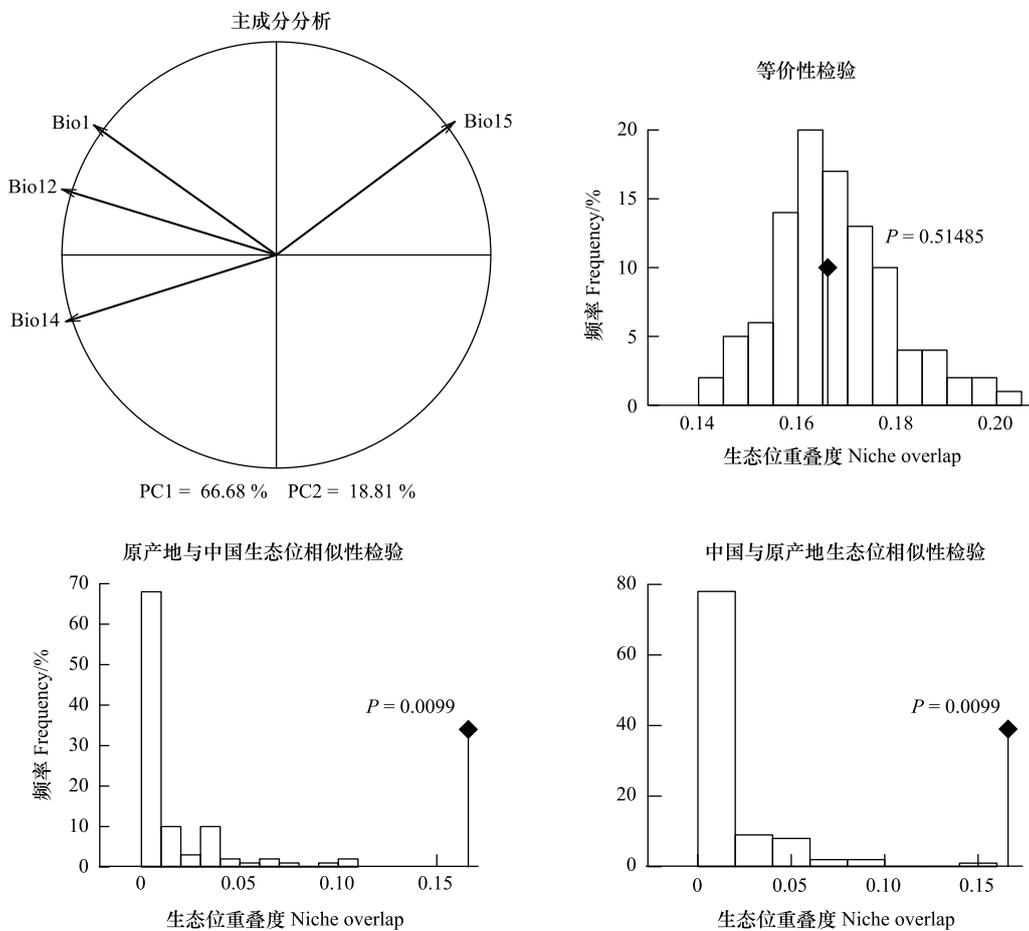


图 3 鬼针草的主成分分析及生态位检验结果

Fig.3 Principal component analysis and niche test results of *Bidens pilosa* L.

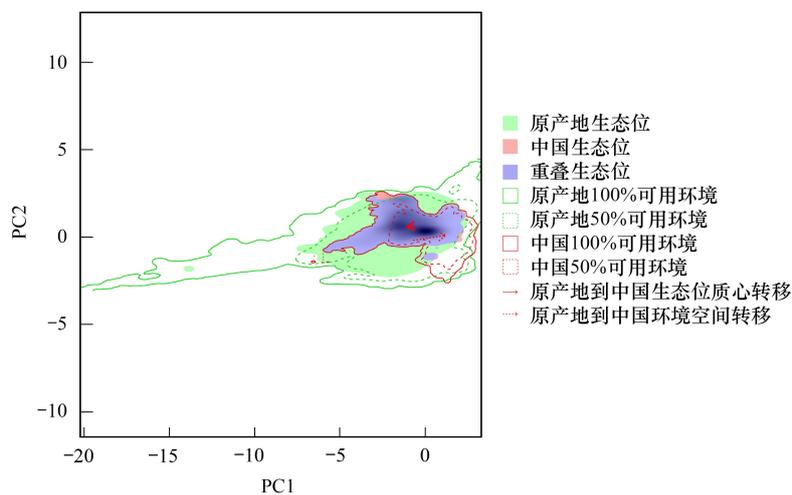


图 4 鬼针草的原产地生态位和中国生态位比较

Fig.4 Comparison of the ecological niches between the native range and China of *Bidens pilosa* L.

区的部分地区。低度适生区则主要分布在东北、华北、西北地区以及西藏自治区的大部分地区。然而,两个模型预测的潜在适生区也有差异。与基于原产地分布点的模型相比,基于中国分布点的模型预测的鬼针草中高

度适生区面积更小,且向南偏移(图 5)。

表 3 环境变量对不同鬼针草模型 10 次重复运行的平均贡献百分比和置换重要性

Table 3 Average percent contribution and permutation importance of environmental variables in different *Bidens pilosa* L. models across 10 replicate runs

环境变量 Environmental variable	变量描述 Description	原产地 Native		中国 China		全球(不含中国) Global (excluding China)	
		贡献率 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance	贡献率 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance	贡献率 百分比/% Percent contribution	置换 重要性/% Permutation importance
Bio1	年平均气温 Annual mean temperature	62.7	62.9	30.2	48.6	65.2	71.7
Bio12	年平均降水量 Annual precipitation	19.4	10.4	45	15.6	32.6	23.3
Bio14	最干月份降水量 Precipitation of driest month	16.1	19.6	9.6	15.8	1.9	3.9
Bio15	降水量季节性 Precipitation seasonality	1.7	7.1	15.2	20	0.3	1.1

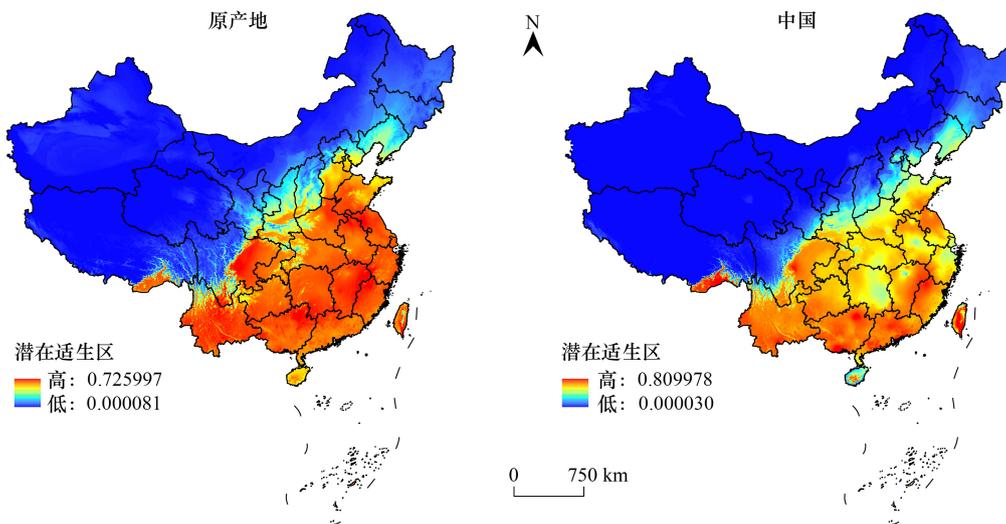


图 5 基于原产地和中国分布点预测得到的鬼针草在中国的潜在适生区

Fig.5 Prediction of the potential suitable regions of *Bidens pilosa* L. in China based on occurrences from native range and China

### 2.3 入侵阶段

鬼针草入侵阶段分析表明,鬼针草在中国的稳定入侵区主要集中在华中、华东、华南地区,以及西南地区的重庆、贵州、四川和西藏自治区的一些地区。潜在拓殖区主要分布在北京、天津、上海、海南、山东北部、河北南部、河南北部、陕西南部、湖南中部、浙江北部等地区。局域适应区分布极少,发生在辽宁、陕西、河南、湖北、四川、云南、西藏和台湾的极少部分地区。结果表明,鬼针草在中国区域环境中尚未达到入侵平衡(图 6)。

### 3 讨论

入侵物种的气候生态位保守性对预测未来入侵风险具有重要意义<sup>[41-42]</sup>。尽管鬼针草生态位只存在轻微的重叠,但生态位等价性和相似性测试表明,两者的生态位是等价的,并且鬼针草在原产地和中国的生态位相似度高预期(图 3)。生态位动态指数进一步揭示,鬼针草在入侵过程中保持了高度稳定的生态位,突出了

其气候生态位的保守性(图4)。这一结果与 Song 等<sup>[29]</sup>关于豚草(*Ambrosia artemisiifolia* L.)原产地与入侵范围间气候生态位变化的研究结果一致,强调了生态位保守性在生物入侵过程中的重要作用。有两种机制可能解释入侵物种气候生态位的保守性。首先,对受体生态系统的预适应是成功入侵的重要前提<sup>[43]</sup>。引入与其原生范围相似的气候的物种更有可能建立自我维持的种群,从而减少入侵物种发生生态位漂移的可能性<sup>[18]</sup>。Guo 等<sup>[44]</sup>通过对芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)在欧洲原产地和北美洲入侵地的生理特征比较发现,芦苇在引入北美洲前发生了预适应,促进了芦苇自我维持的种群的建立。其次,入侵种的来源可能包含原产地范围中具有特定谱系的种群<sup>[45]</sup>,这种具有特定基因型的物种的引入可能阻碍引入种群的基因混合,从而阻止入侵物种在新范围中扩展其生态位<sup>[18, 46]</sup>。

结果表明,尽管原产地和中国的鬼针草生态位之间存在相似之处,但也发生了一定的生态位变化(图4)。这种生态位差异主要由生态位未填充导致的,这与 Strubbe 等<sup>[19]</sup>对欧洲外来鸟类生态位变化的研究结果相似。造成生态位未填充的可能原因包括扩散限制(如地理屏障和栖息地破碎化)和入侵时滞(Time lag)效应<sup>[18, 43]</sup>。特别是,入侵时滞效应可能导致物种在经历初始引入阶段之后,需要一段时间才能扩散或显著影响生态系统,这限制了物种在所有潜在栖息地的扩散<sup>[43]</sup>。因此,它们在新环境中的实际生态位可能并未完全表现其潜在的适应性。另一种合理的假设是建立者效应(Founder effect)。建立者效应导致入侵范围的种群并不能很好地代表原产地种群的遗传多样性,预计将产生比原产地种群更窄的生态位,造成生态位未填充<sup>[47-48]</sup>。例如,在牧豆树(*Prosopis juliflora* (Sw.) DC.)和苍白牧豆树(*P. pallida* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Kunth)入侵巴西的过程中,建立者效应的作用导致了这两种物种在新环境中存在较大的生态位未填充<sup>[47]</sup>。生态位未填充的大量存在意味着鬼针草在中国只占据它们可用环境空间的一部分,中国种群的生态位只是原产地种群生态位的一个子集,大量生态位未填充区域仍面临较高的入侵风险<sup>[36]</sup>。鬼针草入侵过程中还发生了微小的生态位扩展,这可能是由于原生和入侵范围内生物相互作用和扩散机制的差异导致的<sup>[49]</sup>。

基于鬼针草在中国和原产地的分布点构建的模型结果表示,两个模型预测的鬼针草在中国的潜在适生区相似,中高度适生区都主要分布在华东、华中、华南和西南的大部分地区,面积广泛。而与基于原产地分布点的模型相比,基于中国分布点的模型预测的鬼针草中高度适生区面积更小,且向南偏移,表明了鬼针草在中国转向温度更高,降水更多的地区(图5)。这与鬼针草在中国的生态位质心转移方向一致(图4)。这进一步表明,鬼针草在中国相较于原产地种群,对寒冷干旱环境的适应性较差,且尚未扩展至中国北方的寒冷干旱区域,未来可能进一步逐渐向这些区域扩展,适应更广泛的气候条件。

本研究中选取了4个气候因子,即年平均气温(Bio1)、年平均降水量(Bio12)、最干月降水量(Bio14)和降水量季节性(Bio15),可有效代表温度与降水两个关键环境因素,对鬼针草的分布具有重要影响(表2)。已有研究表明,温度与降水均会显著影响鬼针草的种子萌发和建立过程<sup>[25, 50]</sup>。在基于原产地和全球(不含中国)分布点构建的模型中,年平均气温(Bio1)是贡献度最高的环境变量,表明温度是限制其分布的重要因素;而基于中国分布点构建的模型中,年平均降水量(Bio12)与降水季节性(Bio15)贡献提高,突出了降水相关因子在其入侵中国过程中的主导作用(表3)。目前鬼针草尚未扩展至中国北方干旱地区,可能主要受到降水不足的

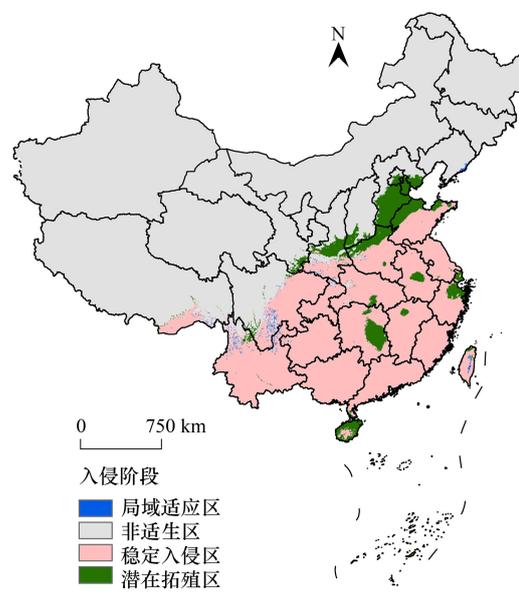


图6 鬼针草在中国的入侵阶段

Fig.6 Invasion stage of *Bidens pilosa* L. in China

限制。随着气候变化可能引发的降水格局变化,其向干旱区域扩张的潜在风险亦不容忽视。而未被纳入的其余 15 个生物气候因子和海拔,尽管在筛选过程中,研究已全部考虑,但因其与所选变量存在高度共线性,模型贡献度较低,故未纳入最终模型。然而,这并不意味着这些变量(如最冷月最低温度)对鬼针草无影响,特别是在中国北方或高海拔等边缘分布区,极端低温可能限制其定殖或越冬能力,值得进一步结合区域特征加以探讨<sup>[51]</sup>。

除了温度和降水之外,可能还有其他未被生态位模型考虑的因素会影响鬼针草的分布<sup>[13]</sup>。人类活动会直接或间接影响生物入侵过程<sup>[52]</sup>。人类的贸易或旅游活动可以打破物种传播过程中的地理障碍,导致生物地理分布的变化<sup>[53]</sup>。有研究证明养分可用性和养分供应波动显著地影响了鬼针草的入侵<sup>[54]</sup>。丛枝菌根真菌等微生物也会影响鬼针草的入侵范围,在外来植物的成功入侵中发挥重要作用<sup>[55]</sup>。本实验只利用了 MaxEnt 模型,尽管鬼针草在入侵中国时保持了其生态位的保守性,这使得生态位模型的结果相对准确,但 MaxEnt 模型本身的局限性,样本量、不完整的物种发生数据、非生物变量的选择等因素都会对模型的精度产生影响,影响鬼针草在中国的预测结果,因此模型的结果应谨慎解释<sup>[31]</sup>。

入侵阶段结果表明,鬼针草在中国仍存在尚未填充的区域,说明其入侵种群尚未达到区域平衡,部分地区仍面临较高的入侵风险(图 6)。中国南方大部分区域属于鬼针草的稳定入侵区,而北部及南方的小部分地区存在其潜在拓殖区。这些潜在拓殖区具体分布在北京、天津、上海、海南、山东北部、河北南部、河南北部、陕西南部、湖南中部、浙江北部等地区,尤其是北部及东部沿海地区在未来可能面临更为严重的入侵风险。目前,亟需建立系统的监测预警机制,以动态掌握其扩展趋势,及时识别新入侵热点区域。一方面,应加强对高风险区域的常态化监测和数据更新,结合遥感技术与物种分布模型,开展大尺度预警与风险评估;另一方面,对于已入侵区域,仍需落实切实可行的防控措施,以减缓扩张速度并降低其对生态系统和经济的潜在危害<sup>[56]</sup>。

#### 4 结论

研究结果表明,鬼针草在入侵中国过程中总体保留了原产地的气候生态位特征,表现出较强的生态位保守性,进一步支持了生态位保守性假说。中国种群的生态位主要是原产地生态位的一个子集,这表明仅依据入侵区域的分布无法充分评估该物种的潜在入侵风险。因此,研究建议,在评估外来物种的入侵潜力时,应综合考虑其在原产地与入侵地的气候生态位特征。而鬼针草原产地和中国的生态位差异主要是由生态位未填充导致的,可能与扩散限制、入侵时滞等因素密切相关,同时发生了极小的生态位扩展。生态位模型结果表明,鬼针草的中高度适生区主要分布在中国的华东、华中、华南和西南的大部分地区,年平均气温(Bio1)和年平均降水量(Bio12)是影响其分布的关键因子。入侵阶段结果表明,鬼针草在中国仍存在尚未填充的区域,入侵种群尚未达到平衡,部分地区仍面临较高的入侵风险。因此,亟需建立系统的监测预警机制,以动态掌握其扩展趋势,及时识别新入侵热点区域。研究结果不仅为鬼针草的科学防控和资源优化配置提供了理论依据,也为其他外来入侵植物的风险评估与管理策略制定提供了方法参考。

#### 参考文献(References):

- [1] Crowl T A, Crist T O, Parmenter R R, Belovsky G, Lugo A E. The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2008, 6(5): 238-246.
- [2] Bauer J T. Invasive species: "back-seat drivers" of ecosystem change? *Biological Invasions*, 2012, 14(7): 1295-1304.
- [3] 宋兴江, 陈晓艳, 张社朝, 赵纳勋, 李先敏, 张文刚, 叶新平, 刘刚. 大熊猫国家公园外来植物入侵现状——以陕西长青、太白山国家级自然保护区为例. *陕西师范大学学报:自然科学版*, 2023, 51(3): 96-108.
- [4] 郭彦龙, 赵泽芳, 乔慧捷, 王然, 卫海燕, 王璐坤, 顾蔚, 李新. 物种分布模型面临的挑战与发展趋势. *地球科学进展*, 2020, 35(12): 1292-1305.
- [5] 于俊灏. 典型菊科入侵植物生态位稳定性研究[D]. 云南: 云南大学, 2022.
- [6] 艾科拜尔, 木哈塔尔, 热木图拉, 阿卜杜克热, 马合木提, 哈力克. 基于生态位模型的艾比湖国家级自然保护区马鹿生境评价. *生态学报*, 2017, 37(11): 3919-3925.

- [ 7 ] 杨彪, 张全建, 王彬, 龚旭, 段晨松, 张远彬. 基于 MaxEnt 模型的雅鲁江冬麻豆生境适宜性评价. 生态学报, 2020, 40(17): 6077-6085.
- [ 8 ] Mainali K P, Warren D L, Dhileepan K, Mcconnachie A, Strathie L, Hassan G, Karki D, Shrestha B B, Parmesan C. Projecting future expansion of invasive species: comparing and improving methodologies for species distribution modeling. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 4464-4480.
- [ 9 ] Phillips S J, Anderson R P, Schapire R E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3-4): 231-259.
- [ 10 ] Peterson A T, Vieglais D A. Predicting species invasions using ecological niche modeling: new approaches from bioinformatics attack a pressing problem; a new approach to ecological niche modeling, based on new tools drawn from biodiversity informatics, is applied to the challenge of predicting potential species' invasions. *BioScience*, 2001, 51(5): 363-371.
- [ 11 ] Thuiller W, Richardson D M, Pyšek P, Midgley G F, Hughes G O, Rouget M. Niche - based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 2005, 11(12): 2234-2250.
- [ 12 ] Yang Y B, Liu G, Shi X, Zhang W G, Cai X W, Ren Z L, Yao N N, Zhu Z H, Nie H. Where will invasive plants colonize in response to climate change: predicting the invasion of *Galinsoga quadriradiata* in China. *International Journal of Environmental Research*, 2018, 12(6): 929-938.
- [ 13 ] 应邦肯, 田阔, 郭浩宇, 杨晓龙, 李伟业, 李启, 骆宇晨, 张秀梅. 基于 MaxEnt 模型预测未来气候变化情境下红树秋茄 (*Kandelia obovata*) 在中国潜在适生区的变化. 生态学报, 2024, 44(1): 224-234.
- [ 14 ] 徐永红, 陈力, 唐松, 丁德宽, 杨宇衡. 柑橘轮斑病的适生区预测及风险分析. 中国农业科学, 2020, 53(21): 4430-4439.
- [ 15 ] Petitpierre B, Kueffer C, Broennimann O, Randin C, Daehler C, Guisan A. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science*, 2012, 335(6074): 1344-1348.
- [ 16 ] Strubbe D, Beauchard O, Matthysen E. Niche conservatism among non-native vertebrates in Europe and North America. *Ecography*, 2015, 38(3): 321-329.
- [ 17 ] Hadly E A, Spaeth P A, Li C. Niche conservatism above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(supplement\_2): 19707-19714.
- [ 18 ] Liu C L, Wolter C, Xian W W, Jeschke J M. Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(38): 23643-23651.
- [ 19 ] Strubbe D, Broennimann O, Chiron F, Matthysen E. Niche conservatism in non-native birds in Europe: niche unfilling rather than niche expansion. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(8): 962-970.
- [ 20 ] Atwater D Z, Ervine C, Barney J N. Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(1): 34-43.
- [ 21 ] Zhang W G, Chen X Y, Liu R L, Song X J, Liu G, Zou J B, Qian Z Q, Zhu Z H, Cui L J. Realized niche shift associated with *Galinsoga quadriradiata* (Asteraceae) invasion in China. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(3): 538-548.
- [ 22 ] Hill M P, Gallardo B, Terblanche J S. A global assessment of climatic niche shifts and human influence in insect invasions. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 679-689.
- [ 23 ] Li Y M, Liu X, Li X P, Petitpierre B, Guisan A. Residence time, expansion toward the equator in the invaded range and native range size matter to climatic niche shifts in non-native species. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(10): 1094-1104.
- [ 24 ] Lauzeral C, Leprieur F, Beauchard O, Duron Q, Oberdorff T, Brosse S. Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(3): 407-414.
- [ 25 ] 严文斌, 全国明, 章家恩, 康小武, 郭靖. 环境因子对三叶鬼针草与鬼针草种子萌发的影响. 生态环境学报, 2013, 22(7): 1129-1135.
- [ 26 ] Hsueh M T, Fan C H, Chang W L. Allelopathic effects of *Bidens pilosa* L. var. *radiata* Sch. Bip. on the tuber sprouting and seedling growth of *Cyperus rotundus* L. *Plants*, 2020, 9(6): 742.
- [ 27 ] Fick S E, Hijmans R J. WorldClim 2: new 1 - km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, 37(12): 4302-4315.
- [ 28 ] Warren D L, Glor R E, Turelli M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 2010, 33(3): 607-611.
- [ 29 ] Song X J, Liu G, Qian Z Q, Zhu Z H. Niche filling dynamics of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) during global invasion. *Plants*, 2023, 12(6): 1313.
- [ 30 ] Elith J, Phillips S J, Hastie T, Dudík M, Chee Y E, Yates C J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, 17(1): 43-57.
- [ 31 ] Syfert M M, Smith M J, Coomes D A. The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *PLoS One*, 2013, 8(2): e55158.
- [ 32 ] Cobos M E, Peterson A T, Barve N, Osorio-Olvera L. kuenm: An R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ*, 2019, 7: e6281.
- [ 33 ] Hanley J A, Mcneil B J. The meaning and use of the area under a receiver operating characteristic (ROC) curve. *Radiology*, 1982, 143(1):

29-36.

- [34] Broennimann O, Fitzpatrick M C, Pearman P B, Petitpierre B, Pellissier L, Yoccoz N G, Thuiller W, Fortin M J, Randin C, Zimmermann N E, Graham C H, Guisan A. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(4): 481-497.
- [35] Schoener T W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 1970, 51(3): 408-418.
- [36] Guisan A, Petitpierre B, Broennimann O, Daehler C, Kueffer C. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(5): 260-269.
- [37] Warren D L, Glor R E, Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 2008, 62(11): 2868-2883.
- [38] Dray S, Dufour A-B. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 2007, 22(4): 1-20.
- [39] Di Cola V, Broennimann O, Petitpierre B, Breiner F T, D'Amen M, Randin C, Engler R, Pottier J, Pio D, Dubuis A, Pellissier L, Mateo R G, Hordijk W, Salamin N, Guisan A. ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions. *Ecography*, 2017, 40(6): 774-787.
- [40] Gallien L, Douzet R, Pratte S, Zimmermann N E, Thuiller W. Invasive species distribution models-how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21(11): 1126-1136.
- [41] Peterson A T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 2003, 78(4): 419-433.
- [42] Callen S T, Miller A J. Signatures of niche conservatism and niche shift in the North American kudzu (*Pueraria montana*) invasion. *Diversity and Distributions*, 2015, 21(8): 853-863.
- [43] Broennimann O, Mráz P, Petitpierre B, Guisan A, Müller-Schärer H. Contrasting spatio-temporal climatic niche dynamics during the eastern and western invasions of spotted knapweed in North America. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(6): 1126-1136.
- [44] Guo W Y, Lambertini C, Nguyen L X, Li X Z, Brix H. Preadaptation and post-introduction evolution facilitate the invasion of *Phragmites australis* in North America. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(24): 4567-4577.
- [45] Tingley R, Thompson M B, Hartley S, Chapple D G. Patterns of niche filling and expansion across the invaded ranges of an Australian lizard. *Ecography*, 2016, 39(3): 270-280.
- [46] Wiens J J, Graham C H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36(1): 519-539.
- [47] Oliveira B F, Costa G C, Fonseca C R. Niche dynamics of two cryptic *Prosopis* invading South American drylands. *Biological Invasions*, 2018, 20(1): 181-194.
- [48] Parker I M, Rodriguez J J, Loik M E. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general - purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology*, 2003, 17(1): 59-72.
- [49] Tingley R, Vallinoto M, Sequeira F, Kearney M R. Realized niche shift during a global biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(28): 10233-10238.
- [50] Reddy K N, Singh M. Germination and emergence of hairy beggarticks (*Bidens pilosa*). *Weed Science*, 2017, 40(2): 195-199.
- [51] Woodward F I, Fogg G E, Heber U. The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 1990, 326(1237): 585-593.
- [52] Chen J, Ma F Z, Zhang Y J, Wang C B, Xu H G. Spatial distribution patterns of invasive alien species in China. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01432.
- [53] Bertelsmeier C, Ollier S, Liebhold A, Keller L. Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(7): 0184.
- [54] Gao F L, He Q S, Xie R Q, Hou J H, Shi C L, Li J M, Yu F H. Interactive effects of nutrient availability, fluctuating supply, and plant parasitism on the post-invasion success of *Bidens pilosa*. *Biological Invasions*, 2021, 23(10): 3035-3046.
- [55] Zhang F J, Li Q, Yarger E H, Chen X, Shi Q, Wan F H. AM fungi facilitate the competitive growth of two invasive plant species, *Ambrosia artemisiifolia* and *Bidens pilosa*. *Mycorrhiza*, 2018, 28(8): 703-715.
- [56] Lodge D M, Simonin P W, Burgiel S W, Keller R P, Bossenbroek J M, Jerde C L, Kramer A M, Rutherford E S, Barnes M A, Wittmann M E, Chadderton W L, Apriesnig J L, Beletsky D, Cooke R M, Drake J M, Egan S P, Finnoff D C, Gantz C A, Grey E K, Hoff M H, Howeth J G, Jensen R A, Larson E R, Mandrak N E, Mason D M, Martinez F A, Newcomb T J, Rothlisberger J D, Tucker A J, Warziniack T W, Zhang H Y. Risk Analysis and Bioeconomics of Invasive Species to Inform Policy and Management. *Annual Review of Environment and Resources*, 2016, 41: 453-488.