



昼夜增温对外来入侵植物竞争力的影响*

陈宝明

中山大学生命科学学院 / 广东省热带亚热带植物资源与利用重点实验室, 广东 广州 510275

摘要: 全球存在明显的昼夜不对称增温现象, 光合作用只在白天发生, 而呼吸作用在白天和晚上都在进行, 昼夜增温可能会改变光合作用和呼吸作用之间的平衡, 进而影响植物的生长。入侵植物通常具有较强的资源捕获能力与能量利用效率, 那么在昼夜增温对外来入侵植物的生长及竞争力有何影响? 为此, 选取两种严重危害的菊科入侵植物白花鬼针草(*Bidens alba*)和假臭草(*Eupatorium catarium*), 同时选取本地植物一点红(*Emilia sonchifolia*)作为对照, 设置不同的昼夜增温处理, 研究增温对入侵植物和本地植物的生物量分配及种间竞争的影响。结果表明, 白天增温显著提高了入侵植物白花鬼针草和假臭草的总生物量和地上生物量, 而全天增温显著提高了本地植物一点红的总生物量和地上生物量; 白花鬼针草在全天增温处理下的根冠比显著高于其他增温处理的, 而其他2种植物的根冠比在全天增温处理下最低。夜间增温和全天增温加剧了入侵植物对本地植物一点红生长的抑制作用; 3种增温模式都不同程度地降低了两种入侵植物对一点红的竞争响应, 但不同增温模式之间差异并不显著, 说明增温背景下本地植物一点红对入侵植物的竞争响应并未表现出明显的竞争者依赖性。

关键词: 全球变暖; 外来植物; 入侵性

中图分类号: Q948.112⁺.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-0137(2024)06-0114-08

Effects of day and night warming on growth and competitive ability of invasive alien plants

CHEN Baoming

School of Life Sciences / Guangdong Key Laboratory of Plant Resources, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Abstract: There is an obvious diurnal asymmetrical warming around the world. Photosynthesis takes place at daytime, while respiration occurs through day and night. Day and night warming may change the balance between photosynthesis and respiration, consequently influencing plant growth. Invasive alien plants usually have stronger resource capture ability and energy use efficiency relative to native plants. What is the effect of day and night warming on the growth and competitiveness of invasive plants? Thus, two invasive plants *Bidens alba* (also called *Bidens pilosa*) and *Eupatorium catarium*, and a native plant *Emilia sonchifolia* were selected. The effects of warming on plant growth, biomass allocation and inter-competition of invasive plants and native plants were studied. The results showed that daytime warming significantly increased the total biomass and aboveground biomass of the two invasive plants, while whole day warming significantly increased the total biomass and aboveground biomass of the native plants. The root-shoot ratio of *B. alba* under whole-day warming was significantly

* 收稿日期: 2024-05-16

录用日期: 2024-05-23

网络首发日期: 2024-07-22

基金项目: 国家自然科学基金(31670479); 广东省林业科技创新项目(2021KJ CX014)

作者简介: 陈宝明(1972年生), 男; 研究方向: 入侵生态学;

E-mail: chenbaom@mail.sysu.edu.cn

论文视频摘要见增强出版



ZR20240158



ZR20240158

higher than that under other warming treatments, while the root-shoot ratio of the other two plants was the lowest under whole-day warming. Night warming and whole day warming promoted the inhibitory effect of invasive plants on native plants. All three warming treatments reduced the competitive response of the two invasive plants to *E. sonchifolia*, but the difference between different warming treatments was not significant, indicating that the competitive response of native plants to *E. sonchifolia* did not show significant competitor dependence.

Key words: global warming; exotic plants; invasiveness

随着全球变暖的加剧, 入侵植物和本地植物对增温的响应备受关注。外来入侵植物和本地植物对气候变暖的响应存在差异(Welshofer et al., 2018), 一方面增温改变了本地植物长期适应的气候条件(Walther et al., 2009), 另一方面入侵植物能快速地适应环境条件的变化(Song et al., 2010; Sandel et al., 2012), 因此通常认为全球变暖会加速外来植物入侵(Hellmann et al., 2008; Bradley et al., 2010; 彭扬等, 2016; 张桥英等, 2018)。

全球变暖存在着明显的昼夜不对称增温现象(Vose et al., 2005; Zhou et al., 2009), 因为光合作用只在白天发生, 而呼吸作用在白天和晚上都在进行, 昼夜增温可能会改变光合作用和呼吸作用之间的平衡。研究发现白天增温、夜间增温均促进紫茎泽兰 *Eupatorium adenophorum* 地上部生长, 而对本地种华泽兰 *Eupatorium chinense* 没有显著影响, 但是全天增温抑制紫茎泽兰生长, 并且使华泽兰全部死亡, 表明昼夜增温提高了入侵植物的相对表现(He et al., 2012)。Chen et al.(2017)针对华南地区常见的几种入侵植物及其本地近缘植物的研究发现, 入侵植物均较本地植物具有更大的总生物量和茎生物量分配, 而且冬季和夏季的昼夜增温对入侵植物与本地植物生长的影响作用也存在差异。而有研究发现白天增温和夜间增温对入侵植物空心莲子草的克隆片段匍匐茎形态和生长没有显著影响(Li et al., 2012; 褚延梅等, 2014), 有的研究发现夜间增温增加了本地植物的根生物量和总生物量, 而对入侵植物的影响不大(Su et al., 2021)。

竞争是外来植物是否能够成功入侵的重要机制(Levine et al., 2003; Corbin et al., 2004; Metlen et al., 2013), 理解增温对入侵植物与本地植物竞争关系的影响是评估全球变暖生态影响的基础。在增温条件下对半干旱草原的入侵植物旱雀麦 (*Bromus tectorum*) 的研究表明, 无论是否与本地植物竞争, 增温使旱雀麦的生物量和种子生物量在两年时间增加了3倍多, 有利于其进一步入侵

(Blumenthal et al., 2016)。Verlinden et al.(2014)研究了增温对两种比利时入侵植物与本地植物的竞争关系的影响, 发现入侵植物窄叶黄菀 (*Senecio inaequidens*) 和本地植物长叶车前 (*Plantago lanceolata*) 的竞争, 入侵植物占据优势地位, 而入侵植物大黄花 (*Solidago gigantea*) 和本地植物柳叶菜 (*Epilobium hirsutum*) 的竞争, 本地植物占据优势地位, 说明增温对两种入侵植物竞争能力的影响不同。

那么, 外来入侵植物的生长及其竞争力对昼夜增温有何响应? 为此, 本研究选取两种危害严重的入侵植物白花鬼针草 (*Bidens alba*, 也称 *Bidens pilosa*) 和假臭草 (*Eupatorium catarium*) 作为实验材料, 同时选取本地植物一点红 (*Emilia sonchifolia*) 作为对照, 设置昼夜增温及全天增温处理, 研究昼夜增温对入侵植物和本地植物的生长、生物量分配及种间竞争的影响。

1 材料与方法

1.1 研究对象

本研究采用华南地区常见的外来入侵植物: 白花鬼针草 (*Bidens alba*) 和假臭草 (*Eupatorium catarium*) 作为试验材料, 同时选取本地近缘植物一点红 (*Emilia sonchifolia*) 作为对照, 所选3种植物同属菊科。种子的采集地为广州市增城区和广州市小谷围岛, 每种植物均选取6~8个种群, 选择颗粒饱满、成熟的种子, 将所采的同种植物种子混合, 自然风干后备用。

1.2 研究方法

1.2.1 研究地概况 研究样地位于广东省广州市增城区园林科学研究所苗圃(北纬23°05'~23°37', 东经113°32'~114°00'), 属于南亚热带海洋性季风气候。在苗圃选择无干扰荒地(20 m × 20 m), 清除样地杂草后将0~50 cm的土层混匀平整, 然后覆盖黑色地膜, 利用高温将遗留在样地土壤里的原有植物的种子杀死, 然后将膜移除用于实验。

1.2.2 实验设计 设置不增温、白天增温、夜间

增温、全天增温4种温度处理。每种温度处理模式设置4个重复,共16个小区,每个小区大小为3 m × 3 m,每两个增温小区之间间隔2.5 m,在每个增温小区设置5个1 m × 1 m的小样方,共80个小样方。每个小样方种植4株植物,设计5个植物种植处理:3种植物单独种植,2种混合种植(2种入侵植物分别与本地植物一点红混合种植,入侵与本地植物各2株)。

采用美国 Kalglo 公司的 MRM2420 红外辐射器进行增温处理,每个增温样方正上方悬挂一个红外辐射器,通过调节红外辐射器功率设置不同的增温幅度,对照(不增温)样方使用相同的灯罩模拟遮光。白天增温时间为6:00~18:00,夜间为18:00~6:00,红外辐射器功率设定为2 000 W,增温幅度为1.5~2.0 °C。将3种植物的种子萌发育苗后,等小苗3 cm高时移栽到不同温度处理的小样方中。移苗后的一周内,每天定时给所移栽的植物浇水,每棵植物浇等量的水,确保其移栽后能够成功存活,之后不再浇水。

1.3 指标测定

将每个样方里的每种植物按照地上部分和地下部分分开进行收获。将所收集的植物在60 °C烘箱中烘干72 h,进行植物生物量的测定。总生物量为地上生物量和地下生物量的总和,根冠比为地下生物量与地上生物量的比值。

外来入侵植物与本地植物的竞争关系用相对交互指数(RII, relative interaction intensity)来进行量化(Armas et al., 2004), RII的计算公式为

$$RII = (F_w - F_o) / (F_w + F_o),$$

式中 F_w 为某种植物和邻体植物共植时的指标值, F_o 为某种植物与邻体植物单独种植时的指标值。

本研究主要测定植物的生物量,当相对交互指数RII的取值范围介于-1和1之间,RII值为负时表示植物的生长受到了邻体植物的抑制;RII值为0时表示不受邻体植物的影响;RII值为正时则表示邻体植物促进了某种植物的生长(Armas et al., 2004)。若以外来入侵植物为目标植物,则将入侵植物对本地植物的影响称为竞争影响(Comp-E, competitive effect),把本地植物对外来入侵植物的影响称为竞争响应(Comp-R, competitive response,)。

1.4 数据分析

所有分析均在IBM SPSS 21.0中进行,检验的显著性水平为 $P < 0.05$ 。采用双因素(物种、增温)方差分析检验它们对植物的生物量、根冠比、相对交互指数(RII)的影响;采用单因素方差分析(one-

way ANOVA)比较每种植物在增温处理的差异。

2 结果

2.1 昼夜增温对入侵植物和本地植物生长与生物量分配的影响

结果表明,增温对3种植物的总生物量、地上生物量、地下生物量和根冠比具有显著的影响作用(表1)。两种入侵植物的总生物量与地上生物量显著高于本地植物一点红的(图1),而不同植物对不同增温的响应不同,物种与增温对植物的生长存在显著的交互作用(表1)。植物的总生物量和地上生物量对增温的响应相似,与不增温和夜间增温相比,白天增温显著提高了入侵植物白花鬼针草和假臭草的总生物量和地上生物量,而全天增温显著提高了本地植物一点红的总生物量和地上生物量(图1a~b)。3种植物的地下生物量对增温处理的响应不如地上生物量明显,总体来看全天增温的显著高于其他处理的(图1c)。

就生物量分配根冠来看,白花鬼针草在全天增温处理下的根冠比显著高于其他增温处理的,而其他2种植物假臭草与一点红的根冠比反而在全天增温处理下最低(图1d)。

2.2 昼夜增温对入侵植物和本地植物竞争关系的影响

结果表明,两种入侵植物与本地植物一点红竞争时,增温对它们总生物量、地上生物量及地下生物量表征的RII均存在显著的影响作用,而增温处理下两种入侵植物与本地植物的竞争关系只在地下生物量表征的RII存在显著差异(表2)。不同增温处理之间本地植物RII的差异明显比两种入侵植物的大,尤其夜间增温显著降低了本地植物的竞争力(图2)。

入侵植物白花鬼针草和本地植物一点红混种时,增温显著降低了白花鬼针草的总生物量和地上生物量表征的竞争响应,说明白花鬼针草与一点红竞争时增温抑制了其生长,而昼夜增温之间的差异并不显著;就白花鬼针草对一点红的竞争影响来说,夜间增温与全天增温却显著增强了白花鬼针草对一点红的竞争抑制力,而白天增温显著促进了本地植物一点红的生长(图2a~c),说明夜间增温和全天增温条件下本地植物一点红的生长受到入侵植物白花鬼针草更强的竞争抑制作用。

入侵植物假臭草和本地植物一点红混种时,与对照不增温相比,3种增温模式均显著降低了假臭

表1 昼夜增温对3种植物的总生物量、地上生物量、地下生物量和根冠比影响的双因素方差分析结果¹⁾

Table 1 Effects of species, day warming and night warming on the total biomass, aboveground biomass, underground biomass and root-to-shoot ratio of invasive plants and native plants grown alone (results of two-way ANOVA)

因子		总生物量	地上生物量	地下生物量	根冠比
物种	<i>F</i>	855.725	565.231	265.789	208.447
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
增温	<i>F</i>	20.903	24.005	7.237	4.668
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.001	0.007
物种 × 增温	<i>F</i>	16.387	28.279	4.271	17.677
	<i>P</i>	<0.001	<0.001	0.002	<0.001

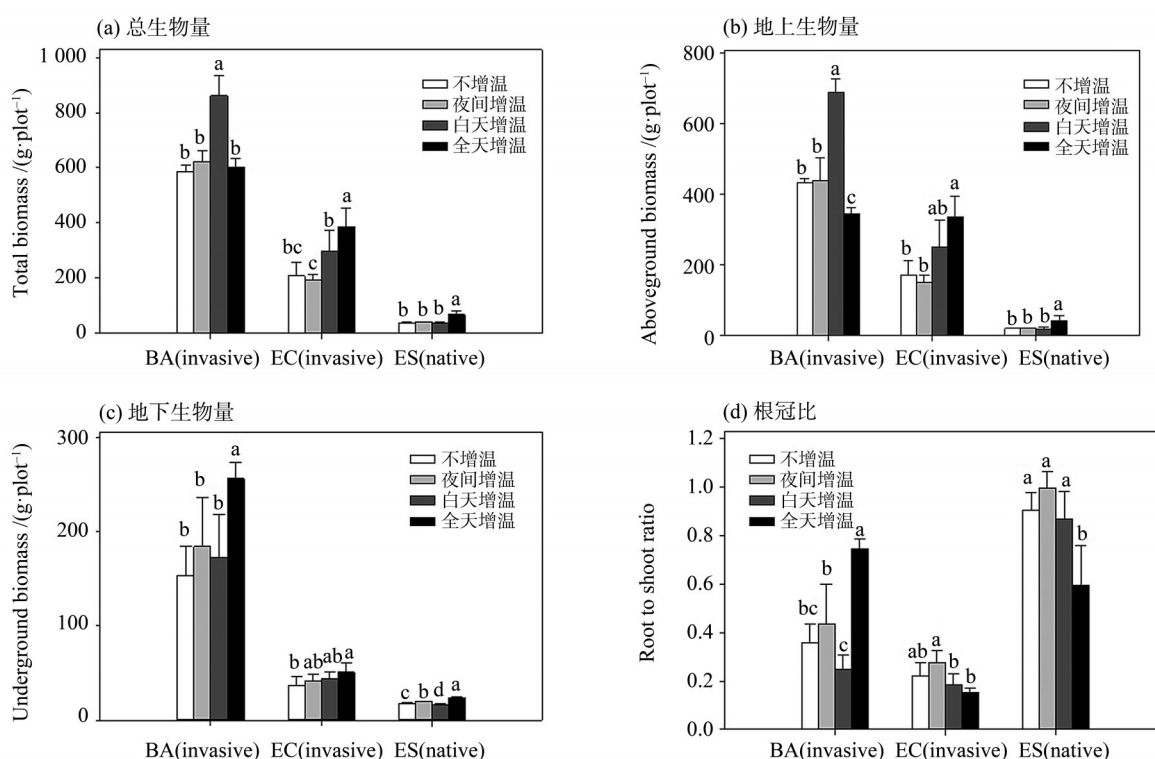
1) 加粗字体表示具有显著性 ($P < 0.05$)。BA (invasive): 白花鬼针草 (入侵植物); EC (invasive): 假臭草 (入侵植物); ES (native): 一点红 (本地植物); 不同小写字母表示同一植物不同增温之间存在显著差异 ($P < 0.05$); 数值为平均值 \pm 标准差。

图1 昼夜增温对入侵植物和本地植物单独种植时生长的影响

Fig. 1 Effects of day and night warming on the growth of invasive plants and native plants when grown alone

草地下生物量表征的竞争响应, 而对于总生物量表征的竞争响应 RII 来说只有全天增温显著降低了假臭草的竞争响应; 而假臭草对本地植物一点红的竞争影响依然表现为夜间增温和全天增温具有显著的抑制作用(图 2d~f), 即夜间增温和全天增温显著提高了假臭草对本地植物一点红的竞争抑制力。

本地植物一点红无论是与入侵植物白花鬼针草竞争还是与假臭草竞争, 夜间增温和全天增温都增强了入侵植物对其生长的抑制作用, 说明增

温背景下本地植物一点红对入侵植物的竞争响应并未表现出明显的竞争者依赖性。

3 讨论

外来入侵植物与本地植物的生物学特性差异明显, 大多数外来入侵植物比本地植物生长速率高、资源捕获能力强、光合利用效率也高 (Grotkopp et al., 2007; Lee et al., 2017)。那么, 入侵植物与本地植物的生物学特性对增温的响应有何差

表2 昼夜增温对RII-总生物量、RII-地上生物量和RII-地下生物量影响的双因素方差分析结果¹⁾

Table 2 Results of two-way ANOVA for effects of species pair and warming on the RII-total biomass, RII-aboveground biomass and RII-underground biomass of invasive plants and native plants in mixed planting

因子		RII-总生物量	RII-地上生物量	RII-地下生物量
物种对	<i>F</i>	2.177	0.947	8.969
	<i>P</i>	0.153	0.425	<0.001
增温	<i>F</i>	49.374	10.235	81.524
	<i>P</i>	<0.001	0.002	<0.001
物种对 × 增温	<i>F</i>	33.666	3.169	16.106
	<i>P</i>	<0.001	0.033	<0.001

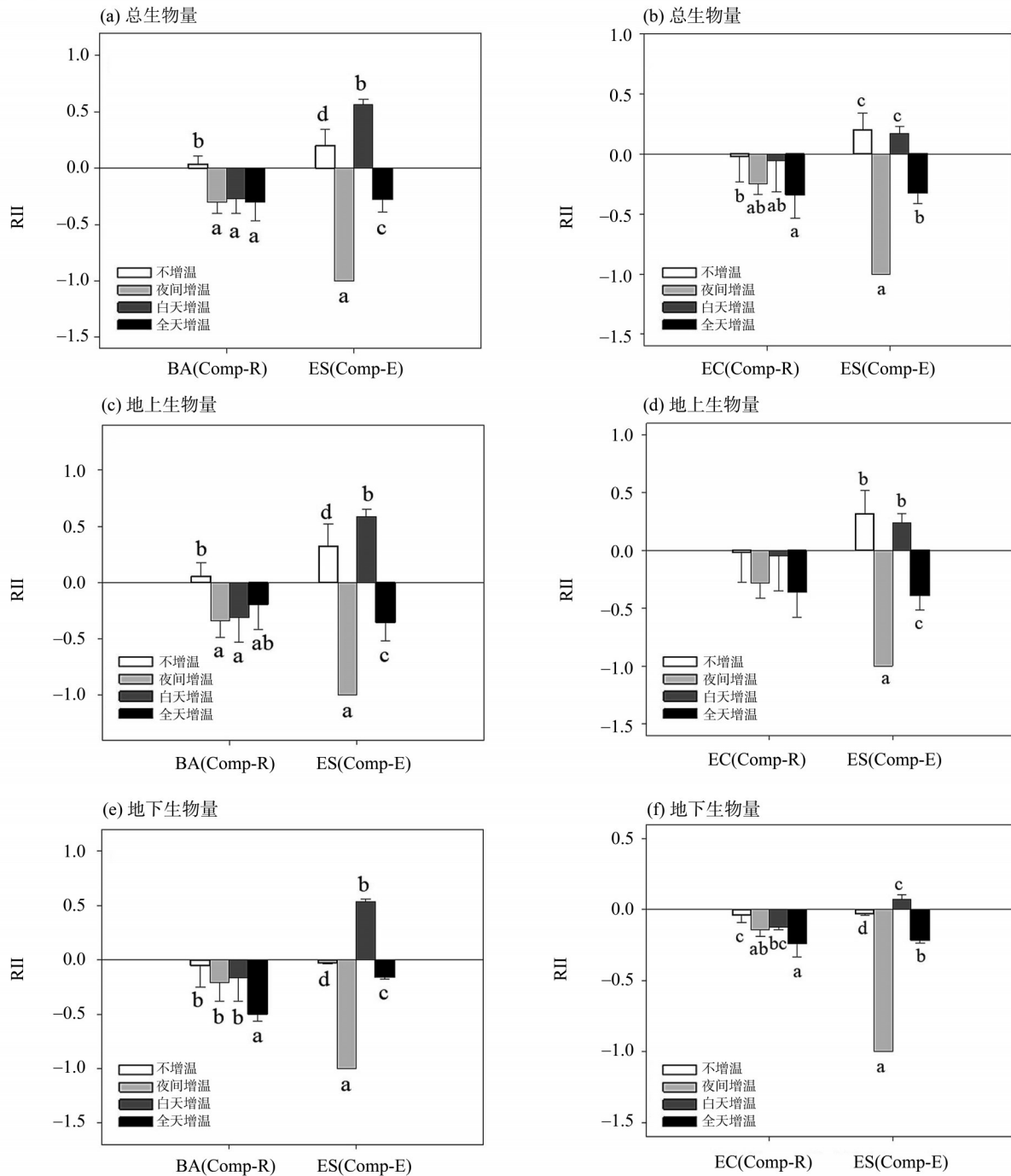
1) 加粗字体表示具有显著性 ($P < 0.05$)。

异? Liu et al. (2017)研究了74种外来入侵植物和117种本地植物生长对增温的响应,结果表明增温对入侵植物促进作用强于本地植物。植物的生长和生物量积累取决于光合作用与呼吸作用之间的平衡,植物在白天进行光合作用积累有机物,而在夜间有一部分有机物会通过呼吸作用被消耗(Turnbull et al., 2002),说明白天增温和夜间增温对植物生长的影响不同。本研究结果表明,白天增温显著提高了入侵植物白花鬼针草和假臭草的总生物量,对本地植物一点红的总生物量无显著影响,而夜间增温提高了一点红的总生物量,说明白天增温有利于入侵植物的生长,夜间增温更有利于本地植物的生长。生物量分配能够反映植物应对环境变化的资源分配策略,温度升高对植物生物量分配的影响取决于植物光合与呼吸对增温的响应及各部位的碳平衡(Carlen et al., 1999; Atkin et al., 2000)。本研究发现夜间增温提高了入侵植物白花鬼针草的根冠比,但对入侵植物假臭草和本地植物一点红的根冠比无显著影响;夜间增温并没有提高白花鬼针草的根生物量,这可能是夜间增温并没有提高白花鬼针草总生物量的原因。增加根生物量分配可能是入侵植物和本地植物适应增温的一种方式(Lin et al., 2010),根生物量分配的增加有利于植物在增温环境里更好的吸收水分,保证了自身充足的水分供应,从而促进其生长(Xia et al., 2014)。夜间增温条件下,入侵植物白花鬼针草提高其自身的根生物量分配,这可能有利于增强其入侵力,本研究的结果也证实了这一点,即夜间增温提升了白花鬼针草对一点红的地下的竞争抑制作用(图2c)。

外来植物与本地植物之间的竞争是决定外来植物能否成功入侵的主要原因之一(Callaway et

al., 2001; Corbin et al., 2004; Fagúndez et al., 2019; Rojas-Botero et al., 2022)。植物与邻体植物存在竞争时,它们通过整合生物与非生物的信息,调整它们的生长策略(Cahill Jr et al., 2010)。当入侵植物与本地植物的竞争时,它们对增温的响应也会受到邻体植物的影响,增温对它们竞争关系的影响在一定程度上决定了未来全球变暖背景下外来植物的入侵进程(Liu et al., 2017; Gong et al., 2020)。研究发现增温更倾向于抑制本地物种的生长而非外来入侵植物,进而有可能增加入侵植物的竞争力(Verlinden et al., 2010)。然而,增温并非总是有利于入侵植物的竞争,增温对入侵植物与本地植物的竞争关系的影响依赖于入侵植物物种及其本地竞争者(Verlinden et al., 2014)。增温对入侵植物竞争力的影响差异可能与昼、夜增温对入侵植物竞争力的不同影响有关。本研究结果表明,当两种入侵植物白花鬼针草、假臭草和本地植物一点红竞争时,都表现出夜间增温和全天增温加剧了入侵植物对本地植物一点红生长的抑制作用,说明夜间增温和全天增温条件下本地植物一点红的生长受到入侵植物白花鬼针草更强的竞争抑制作用。而白花鬼针草与一点红竞争时,白天增温显著促进了本地植物一点红的生长。这种昼、夜增温对入侵植物与本地植物竞争关系的影响差异在一定程度上解释了增温有时促进入侵有时不利于入侵的矛盾,主要取决于白天增温与夜间增温影响作用的强弱。

土壤水分是影响植物生长的重要因素,增温会增强土壤水分的散失而降低土壤含水量,进而不利于植物的生长;增温会影响土壤微生物结构与功能,以及土壤的矿化与硝化等过程,进而影响土壤养分的可利用性(Wan et al., 2002, 2005)。由



BA (Comp-R): 一点红对白花鬼针草的竞争响应 ;EC (Comp-R): 一点红对假臭草的竞争响应 ;ES (Comp-E): 入侵植物对一点红的竞争影响。不同小写字母表示同一植物不同增温之间存在显著差异 ($P < 0.05$)。数值为平均值 \pm 标准差。

图2 昼夜增温对入侵植物和本地植物竞争关系的影响

Fig. 2 Effects of warming on the competition between invasive plants and native plant *Emilia sonchifoli*

此可见，增温引起的土壤水分、养分循环等的变化对入侵植物与本地植物生长及竞争关系的影响不容忽视。植物根系在土壤中的资源利用性竞争被认为是相对体积对称(relative-size symmetric)的(Weiner, 1990; Casper et al., 1997)。当根系大小不同的植物根系重叠时，由于土壤养分能够随水流动，根际不

会因为大根系植物更强的吸收作用造成局部资源的竭尽，所以大根系对小根系并没有形成与体积不成比例的竞争优势(Schwinning et al., 1998)。

入侵植物一方面利用更大的根系和更高的资源利用效率与本地植物进行资源的利用性竞争(Sakai et al., 2001; Ren et al., 2009)，另一方面通过

根系分泌的化感物质抑制本地植物的生长,产生干扰性竞争(Callaway et al., 2001; Bais et al., 2003)。入侵植物分泌的化感物质通常会抑制本地植物的生长(Callaway et al., 2004),研究发现增温可能会增强入侵植物的化感作用(Wang et al., 2011; Zhang et al., 2014),而昼、夜增温可能会通过影响入侵植物

的化感作用而影响其竞争力。此外,丛枝菌根也会影响植物的化感作用(Cheng et al., 2022),进而间接影响入侵植物和本地植物之间的竞争关系(Lorenzo et al., 2013)。因此,未来应加强昼、夜增温对入侵植物化感作用的影响,以及这些变化对外来入侵植物竞争力的影响与相关作用机制的研究。

参考文献:

- 褚延梅, 杨健, 李景吉, 等, 2014. 三种增温情景对入侵植物空心莲子草形态可塑性的影响[J]. 生态学报, 34(6): 1411-1417.
- 彭扬, 李景吉, 彭培好, 2016. 三种增温情景对入侵植物紫茎泽兰种子出苗的影响[J]. 生态科学, 35(5): 50-55.
- 张桥英, 彭少麟, 2018. 增温对入侵植物马缨丹生物量分配和异速生长的影响[J]. 生态学报, 38(18): 6670-6676.
- ARMAS C, ORDIALES R, PUGNAIRE F I, 2004. Measuring plant interactions: A new comparative index[J]. Ecology, 85(10): 2682-2686.
- ATKIN O K, EDWARDS E J, LOVEYS B R, 2000. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming[J]. New Phytol, 147(1): 141-154.
- BAIS H P, VEPACHEDU R, GILROY S, et al, 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions [J]. Science, 301 (5638) : 1377-1380.
- BLUMENTHAL D M, KRAY J A, ORTMANS W, et al, 2016. Cheatgrass is favored by warming but not CO₂ enrichment in a semi-arid grassland [J]. Glob Change Biol, 22(9): 3026-3038.
- BRADLEY B A, BLUMENTHAL D M, WILCOVE D S, et al, 2010. Predicting plant invasions in an era of global change[J]. Trends Ecol Evol, 25(5): 310-318.
- CAHILL Jr J F, MCNICKLE G G, HAAG J J, et al, 2010. Plants integrate information about nutrients and neighbors [J]. Science, 328(5986): 1657.
- CALLAWAY R, NEWINGHAM B, ZABINSKI C A, et al, 2001. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours[J]. Ecol Lett, 4(5): 429-433.
- CALLAWAY R M, RIDENOUR W M, 2004. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability[J]. Front Ecol Environ, 2(8): 436-443.
- CARLEN C, KÖLLIKER R, NÖSBERGER J, 1999. Dry matter allocation and nitrogen productivity explain growth responses to photoperiod and temperature in forage grasses[J]. Oecologia, 121(4): 441-446.
- CASPER B B, JACKSON R B, 1997. Plant competition underground[J]. Annu Rev Ecol Syst, 28(4): 545-570.
- CHEN B M, GAO Y, LIAO H X, et al, 2017. Differential responses of invasive and native plants to warming with simulated changes in diurnal temperature ranges[J]. AoB Plants, 9(4): plx028.
- CHENG J K, CAO M Y, YANG H R, et al, 2022. Interactive effects of allelopathy and arbuscular mycorrhizal fungi on the competition between the invasive species *Bidens alba* and its native congener *Bidens biternata* [J]. Weed Res, 62(4): 268-276.
- CORBIN J D, D'ANTONIO C M, 2004. Competition between native perennial and exotic annual grasses: Implications for an historical invasion[J]. Ecology, 85(5): 1273-1283.
- FAGÚNDEZ J, LEMA M, 2019. A competition experiment of an invasive alien grass and two native species: Are functionally similar species better competitors?[J]. Biol Invasions, 21(12): 3619-3631.
- GONG X, CHEN Y, WANG T, et al, 2020. Double-edged effects of climate change on plant invasions: Ecological niche modeling global distributions of two invasive alien plants[J]. Sci Total Environ, 740: 139933.
- GROTKOPP E, REJMÁNEK M, 2007. High seedling relative growth rate and specific leaf area are traits of invasive species: Phylogenetically independent contrasts of woody angiosperms[J]. Am J Bot, 94(4): 526-532.
- HE W M, LI J J, PENG P H, 2012. A congeneric comparison shows that experimental warming enhances the growth of invasive *Eupatorium adenophorum*[J]. PLoS One, 7(4): e35681.
- HELLMANN J J, BYERS J E, BIERWAGEN B G, et al, 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species[J]. Conserv Biol, 22(3): 534-543.
- LEE M R, BERNHARDT E S, van BODEGOM P M, et al, 2017. Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: A meta-analysis[J]. New Phytol, 213(1): 128-139.

- LEVINE J M, VILÀ M, D'ANTONIO C M, et al, 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions[J]. *Proc Biol Sci*, 270(1517): 775–781.
- LI J J, PENG P H, HE W M, 2012. Physical connection decreases benefits of clonal integration in *Alternanthera philoxeroides* under three warming scenarios [J]. *Plant Biol*, 14(2): 265–270.
- LIN D L, XIA J Y, WAN S Q, 2010. Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: A meta-analysis[J]. *New Phytol*, 188(1): 187–198.
- LIU Y, ODUOR A M O, ZHANG Z, et al, 2017. Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants?[J]. *Glob Change Biol*, 23(8): 3363–3370.
- LORENZO P, HUSSAIN M I, GONZÁLEZ L, 2013. Role of allelopathy during invasion process by alien invasive plants in terrestrial ecosystems[M]// *Allelopathy*. Berlin, Heidelberg: Springer: 3–21.
- METLEN K L, ASCHEHOUG E T, CALLAWAY R M, 2013. Competitive outcomes between two exotic invaders are modified by direct and indirect effects of a native conifer[J]. *Oikos*, 122(4): 632–640.
- REN M X, ZHANG Q G, 2009. The relative generality of plant invasion mechanisms and predicting future invasive plants. *Weed Res*, 49(5): 449–460.
- ROJAS-BOTERO S, KOLLMANN J, TEIXEIRA L H, 2022. Competitive trait hierarchies of native communities and invasive propagule pressure consistently predict invasion success during grassland establishment[J]. *Biol Invasions*, 24(1): 107–122.
- SAKAI A K, ALLENDORF F W, HOLT J S, et al, 2001. The population biology of invasive species[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 32(1): 305–332.
- SANDEL B, DANGREMOND E M, 2012. Climate change and the invasion of California by grasses [J]. *Glob Change Biol*, 18(1): 277–289.
- SCHWINNING S, WEINER J, 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants[J]. *Oecologia*, 113(4): 447–455.
- SONG L, CHOW W S, SUN L, et al, 2010. Acclimation of photosystem II to high temperature in two *Wedelia* species from different geographical origins: Implications for biological invasions upon global warming[J]. *J Exp Bot*, 61(14): 4087–4096.
- SU J Q, HAN X, CHEN B M, 2021. Do day and night warming exert different effects on growth and competitive interaction between invasive and native plants?[J]. *Biol Invasions*, 23(1): 157–166.
- TURNBULL M H, MURTHY R, GRIFFIN K L, 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides* [J]. *Plant Cell Environ*, 25(12): 1729–1737.
- VERLINDEN M, de BOECK H J, NIJS I, 2014. Climate warming alters competition between two highly invasive alien plant species and dominant native competitors [J]. *Weed Res*, 54(3): 234–244.
- VERLINDEN M, NIJS I, 2010. Alien plant species favoured over congeneric natives under experimental climate warming in temperate Belgian climate [J]. *Biol Invasions*, 12(8): 2777–2787.
- VOSE R S, EASTERLING D R, GLEASON B, 2005. Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 2004 [J]. *Geophys Res Lett*, 32(23): L23822.
- WALTHER G R, ROQUES A, HULME P E, et al, 2009. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities [J]. *Trends Ecol Evol*, 24(12): 686–693.
- WAN S, LUO Y, WALLACE L L, 2002. Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie[J]. *Glob Change Biol*, 8(8): 754–768.
- WAN S, HUI D, WALLACE L, et al, 2005. Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie [J]. *Glob Biogeochem Cycles*, 19(2): GB2014.
- WANG R L, ZENG R S, PENG S L, et al, 2011. Elevated temperature may accelerate invasive expansion of the liana plant *Ipomoea cairica*[J]. *Weed Res*, 51(6): 574–580.
- WELSHOFER K B, ZARNETSKE P L, LANY N K, et al, 2018. Short-term responses to warming vary between native vs. exotic species and with latitude in an early successional plant community [J]. *Oecologia*, 187(1): 333–342.
- WEINER J, 1990. Asymmetric competition in plant populations[J]. *Trends Ecol Evol*, 5(11): 360–364.
- XIA J, CHEN J, PIAO S, et al, 2014. Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming[J]. *Nat Geosci*, 7: 173–180.
- ZHANG Q, ZHANG Y, PENG S, et al, 2014. Climate warming may facilitate invasion of the exotic shrub *Lantana camara*[J]. *PLoS One*, 9(9): e105500.
- ZHOU L, DICKINSON R E, DIRMEYER P, et al, 2009. Spatiotemporal patterns of changes in maximum and minimum temperatures in multi-model simulations [J]. *Geophys Res Lett*, 36(2): L02702.