arXiv:2303.06362v1 [stat.AP] 11 Mar 2023

利用关系事件模型分析生态动态：生物入侵案例

Ruta Juozaitiene

维尔纽斯大学数据科学与数字技术研究所，立陶宛维尔纽斯；维陶塔斯·马格努斯大学，立陶宛考纳斯

Hanno Seebens

森肯堡生物多样性与气候研究中心，德国法兰克福Guillaume Latombe

进化生物学研究所，英国爱丁堡大学

Franz Essl

生物入侵。全球变化。宏观生态学组，

植物学与生物多样性研究系，维也纳大学，奥地利

Ernst C. Wit*

研究所计算机研究所，意大利语区瑞士大学，卢加诺，瑞士

摘要

Aims

时空过程在生态学中发挥着关键作用，涵盖从基因到大尺度宏观生态学和生物地理过程的各个层面。现有研究此类时空结构化数据的方法，要么简化动态结构，要么简化生态驱动因素之间的复杂相互作用。本文旨在提出一种通用的生态学研究方法，使研究者能够

*通信请联系：wite@usi.ch

通过纳入驱动这些动态的时变变量，分析大尺度空间范围内生物过程的时空模式。

地点
在272个区域的层面进行全球分析。

方法
我们介绍一种称为关系事件建模（REM）的方法。REM依赖于时间交互动态，用以编码关系事件序列；这些事件在特定时间点连接发送节点与接收节点。我们将REM应用于分析1880年至2005年间外来物种在全球范围内的扩散，追踪这些物种在原生分布范围之外的地理区域中被偶然或有意引入的情况。在此背景下，关系事件表示根据外来物种此前的分布情况，该物种在某区域中的新出现。

结果
将关系事件模型应用于四个主要分类群中4835种已定殖外来物种首次报告的原生分布范围之外的入侵，有助于我们揭示入侵外来物种扩散动态的主要驱动因素。将外来物种首次记录数据与其他时空信息相结合，使我们能够探明哪些因素促成了物种在全球范围内的扩散。除了贸易、土地利用和气候条件等物种入侵的常见驱动因素外，我们还发现了物种间相互关联影响外来物种扩散的证据。

结论
关系事件模型能够考量生物入侵等生态事件发生的时间序列，并探究这些事件与潜在驱动因素之间的关系如何随时间变化。

关键词： 生态动态；首次记录数据库；关系事件模型；物种入侵。

1 引言

近几个世纪以来，外来物种的数量持续增加（Seebens 等，2017年），对物种的生物地理学、生态系统功能和本地物种造成了深远影响（Pyˇsek 等，2020年）。物种被引入其原生分布范围之外，归因于人类活动——无论有意还是无意，这些活动都使它们得以

跨越基本的地理障碍。入侵物种的快速分布范围扩张，是对全球生物多样性和生态系统的主要威胁。更深入地了解生物入侵，或有助于确定预防和减轻入侵影响的潜在策略。然而，此类跨区域扩散的动态可能十分复杂，会随时间、空间以及物种而异。此外，这些动态通常由多种因素同时驱动，其中涉及外生的生态和社会经济因素，例如交通枢纽（Floerl 等，2009年）、栖息地适宜性、气候条件或土地利用（Pyˇsek 等，2010年；Dyer 等，2017；Essl 等，2019年）。鉴于自然和人为时空因素之间的复杂相互作用，研究同时影响外来物种扩散的多种因素至关重要。

现有旨在预测外来物种出现与扩散的统计方法，从相关性方法（例如 Elith and Leathwick，2009年）到动态建模工具（Dullinger 等，2009年；Chapman 等，2016年；Paini and Yemshanov，2012年），通常局限于单个物种，并忽视某一特定区域内入侵发生的时间，也未考虑入侵驱动因素的影响大小乃至方向可能随时间发生的变化。尤其是，物种分布模型（SDM）在生态学中被广泛用于估算物种的地理分布范围，并了解物种分布的驱动因素。然而，这些模型因缺乏重要机制（如物种扩散、定殖和生物相互作用）以及独立验证等而受到批评（Ara´ujo and Peterson，2012年）。有观点认为，与多物种研究相比，SDM 在单物种研究中预测独立数据的能力更强。一项详细的文献综述发现，聚焦单一物种的研究中有 77% 认为这些模型成功预测了物种出现；而纳入多个物种的研究中，只有 23% 明确支持 SDM 的预测能力（Lee-Yaw 等，2022年）。此外，绝大多数既往研究仅关注静态物种分布模型，这类模型未考虑预测变量和响应变量的时间变化（Bellard 等，2016年；Ni and Hulme，2021年）。其他方法建议分析仅含一个预测变量的模型残差，以首先消除混杂效应，例如采样力度（Sofaer and Jarnevich，2017年；Bonnamour 等，2021）或区域面积（Brown

等，2021年）。为考虑外来物种引入驱动因素的时间变化，有若干研究尝试针对每个关注时段分别开展分析。例如，研究者建立了多元线性回归模型，以比较不同时间段内外来物种数量与解释变量之间的关系（Dyer 等，2017年；Brown 等，2021年）。然而，每个子集都由汇总数据构成，代表各区域整个时段的总体情况。近期一项研究使用贸易开放度年度数据和每年的入侵数量，分析了全球外来物种入侵的时间动态（Bonnamour 等，2021年）。该研究基于皮尔逊积矩相关，分析这两个时变变量之间的关系。因此，这种方法无法同时量化多个驱动因素的效应大小，也忽略了单变量建模中十分常见的潜在混杂因素。

本文旨在介绍一种生成式事件史模型，该模型通过整合可能相关的因素，捕捉外来物种引入与扩散的时变动态。所谓关系事件模型最初是在社会网络分析领域发展起来的（Butts，2008年；Perry and Wolfe，2013；Juozaitien˙e 和 Wit，2022年），之后被应用于多个其他领域，例如牛群之间的互动（Patison 等，2015）、患者在医院之间的转运（Vu 等，2017）以及政治互动（DuBois 和 Smyth，2010）。关系事件指带有时间戳的互动，例如某物种出现在一个新地点。因此，关系事件模型会按照关系事件实际发生的时间顺序，对事件序列进行分析。生态入侵过程具有关键的关系事件特征：入侵是一种时间事件，指某物种开始出现在某个新区域。使用关系事件模型的方法学优势在于，它们能够描述潜在的一般互动模式，处理时变变量和时变效应，并且配备了一套诊断工具，可用于检验模型对实际数据的适用性。

首先，我们介绍来自外来物种首次记录数据库（FirstRecords）的四个分类群（即哺乳动物、鸟类、昆虫和维管植物）的入侵事件数据。该数据库是记录世界各区域物种首次记录最全面的来源（Seebens 等，2017）。接下来，

我们介绍关系事件模型（REM），用于研究推动外来物种在大空间尺度（即全球范围）和长时间尺度（即1880—2005年）扩散的因素。我们分析了各种驱动因素对外来物种首次记录时间的效应。基于这些结果，我们综合阐述了使用关系事件模型研究生态入侵的优势与注意事项。最后，我们提出关于如何应用关系事件模型、在各种生态情境下分析生态关系事件时间序列的一般思路。

2 方法

本节首先介绍本研究所用的数据，然后概述适用于生态数据的关系事件模型，并说明如何将其应用于外来物种入侵过程。

2.1 数据

本研究基于外来物种首次记录数据库（Seebens 等，2017），该数据库记录了全球各区域（即国家及岛屿、群岛和联邦州等次国家级区域）不同分类群已定殖外来物种的首次记录年份。已定殖外来物种是指被偶然或有意引入其自然地理分布范围之外，并在那里建立了可存续种群的物种（Blackburn 等人，2011）。数据包含全球 275 个区域中 16,922 种已定殖外来物种的 47,000 多条记录。大多数数据来自植物（48%），其次是昆虫（26%）和鸟类（6%）；哺乳动物则占记录的 3%。区域通常对应于国家或样本数量特别多的岛屿。在本文中，我们使用了1880年至2005年间四大主要陆生分类群——维管植物、昆虫、鸟类和哺乳动物——的首次记录，这些分类群和时段拥有最丰富的可用信息。将年份截止于2005年的原因是首次记录数据的可用性。此前的研究（Seebens 等，2017, 2018）发现，2005年之后的首次记录明显受到报告滞后的影响。物种需要经过一段时间，才会在新环境中被发现、被认定为外来物种并具有

已定殖（即能够繁殖）的种群，且新记录得以发表。此前研究估计，这一过程平均需要10至15年，因此无法在全球尺度上可靠地解读较近时期的首次记录。所选分类群涵盖了外来物种首次记录数据库中81%的数据。

我们考虑了一系列解释变量，用于描述空间位置、气候条件、国家之间的政治关系（例如昔日的殖民关系），以及该时期的各种社会经济变量（见表 1）。研究表明，这些变量对于解释外来物种当前的分布具有重要意义（例如 Pyˇsek 等，2010；Dawson等，2017；Essl 等，2019）。

研究表明，土地覆盖类型与外来物种出现的不同程度相关（Chytr`y 等，2009；Polce 等，2011；S´anchez-Ortiz 等，2020）。本文利用土地覆盖信息描述各区域对外来物种定殖的潜在适宜性，以及有利于物种定殖的人为干扰程度。土地覆盖以耕地、牧场和城市区域的比例来描述；数据取自全球协调土地利用数据集 V1（Hurtt 等，2011）。本研究将网格数据按所研究的区域和年份（1971—2012年）取平均。由于土地覆盖数据按十年为间隔提供，而分析以年度为尺度进行，因此将土地覆盖变量从10年分辨率插值，以获得年度分辨率。

预计有利的气候条件会促进外来物种扩散，而不适宜且具有胁迫性的环境往往会导致较低的定殖成功率（Finch 等，2021年）。为评估栖息地适宜性，我们采用距地面 2 米处的气温作为近地表气温。该变量用于表示气候条件，使用了涵盖 1871 年至 2012 年期间的模拟年度数值（Watanabe 等，2011）。对 1871 年至 2012 年间各区域和各年份的年度近地表气温数值取平均值。

国际贸易被认为是外来物种引入的重要驱动因素（通过增加繁殖体压力和定殖压力），因此会提高物种

成功定殖的概率（Westphal 等，2008年；Chapman 等，2017年；Blackburn 等人，2020年；Bagnara 等，2022年）。国际贸易数据取自战争相关项目（Barbieri 等，2009）。该数据集包含 1871 年至 2009年国家间贸易流量的信息。双边贸易数据集中的数值表示以当期美元计价的从一国进口自另一国的商品价值。由于某些国家在特定时期的贸易流量未知，且部分国家未被纳入数据集，因此数据存在缺失。为处理这一问题，对于观测期开始时出现的缺失值，若相应时间序列起始值为零，则将其替换为零。在其他情况下，即对于国家 i 与 j 之间首条记录的贸易额不为零的时间序列，我们使用对数线性模型对缺失值进行外推：$\log(\text{trade}(i, j, t) + 1) = \alpha_{ij} + \beta_{ij}t$。该模型假设国家 i与 j 之间的贸易量的对数与时间点 t之间存在线性关系，其中时间为 t 。原则上，任何外推模型都可用于此目的。然而，考虑到经济增长的性质，指数增长模型较为适用，因此我们采用该模型来确定缺失值。

许多最重要的贸易路线形成于殖民时期。人们认为，过去的殖民关系促进了外来物种的扩散和定殖（Yang等，2021年；Lenzner等，2022年）。因此，本分析采用殖民日期数据集（COLDAT）（Becker，2019），将殖民关系纳入考量。该数据集提供了欧洲殖民帝国的范围和存续时间信息。每个国家都根据其所属的殖民帝国予以唯一标识；若不存在殖民关系，则归类为独立国家。

以往研究发现，观测到的入侵动态与采样力度的变化高度相关。因此，在对生物入侵的时间趋势得出结论之前，必须先处理这种偏差（Bonnamour 等，2021；Sofaer 和 Jarnevich，2017）。为控制采样力度的变化，我们使用1880年某一区域内存在的物种数量作为替代指标。现存物种数量通过将截至1880年的首次记录数量与本地物种数量相加计算得出。我们将此变量作为采样力度的近似指标，其假设是，当时各国尚未记录的本地物种库尚未饱和，且采样力度随时间保持不变。

我们假设当时各国尚未记录的本地物种库尚未饱和，且采样力度随时间保持不变。为获取分析中涉及的所有物种的原生分布范围信息，我们整合了多个来源的数据。对于哺乳动物和鸟类，我们分别从世界自然保护联盟的分布图（https://www.iucnredlist.org，访问日期：08.07.2016）和 BirdLife（http://datazone.birdlife.org/species/requestdis，访问日期：01.11.2016）提取其原生分布范围。随后，若某物种的分布图与首次记录数据库所列区域相交，则将该物种归入该区域。对于维管植物和昆虫，我们分别从（van Kleunen 等人，2018）和CABI入侵物种纲要（https://www.cabi.org，访问日期：15.07.2016）提取其原生分布范围。我们对区域名称进行了统一，使其与首次记录数据库中提供的区域名称一致。

为确认解释变量之间的独立性，我们使用相关性热图展示了所有变量之间的相关性（图2）。系数值较小，观测到的最高相关性为0.42。因此，我们得出结论，多重共线性不会对模型拟合造成问题。

对于每个物种，用于分析的最终数据集包含其原生分布范围和外来分布范围，以及相应的首次记录。最终数据集纳入了4835个物种的16403起入侵事件记录（615种鸟类、186种哺乳动物、3920种植物和114种昆虫）。各分类群的入侵事件平均数量为：每种昆虫 ~ 5 条记录，每种鸟类和哺乳动物 ~ 4 条记录，每种植物 ~ 3 起记录事件。每个区域平均记录了 ~ 46 起入侵事件，数量从1起到1685起不等（图3）。157个区域的观察记录少于15条，其中33%位于非洲；36个区域的记录超过100条。入侵事件数量最多的区域是澳大利亚。图4展示了来自不同分类群的四种物种的扩散模式：麝鼠（哺乳动物）、普通豚草（植物）、木薯粉蚧（昆虫）和和尚鹦鹉（鸟类）。这些图表为影响外来物种扩散和定殖的自然环境屏障是否存在提供了重要线索。例如，木薯粉蚧原产于南美洲，但自20世纪70年代初意外传入撒哈拉以南非洲后，便开始在该地区扩散（Parsa 等，2012）。数据

支持本研究发现的数据可通过 https://doi.org/10.6084/m9. figshare.20017691.v1 公开获取。我们还提供了完整的源代码，可通过 https://
github.com/Juozaitiene/REM-for-species-invasion 获取。

2.2 生态数据的关系事件模型

关系事件模型（REM）是一种概率模型，用于描述一组发送节点 $S(t)$（可能是动态的）与一组接收节点 $R(t)$ 之间的时间交互（Butts，2008年）。发送节点和接收节点既可以代表同一群体中的元素，即所谓的单模网络，例如一群灵长类动物之间的理毛关系；也可以代表不同群体中的元素，即所谓的二部网络，例如捕食者与猎物之间的捕食关系。与传统的网络分析不同，关系事件模型明确将这些网络视为嵌入时间之中。生态关系嵌入时间的方式主要有两种。首先，生态关系持续的时间可能是该关系本身一个重要且值得关注的方面。例如，在某些动物物种中，会依次经历若干单配期，其持续时间可能各不相同。其次，关注的重点可能是交互发生的时间位置，而非其持续时间，例如梳理事件。关系事件模型旨在对第二种类型的交互进行建模。

本节将介绍关系事件模型。首先，我们聚焦于适用于任何类型生态数据的通用模型表述，旨在阐释该模型背后的理念，以及如何根据数据对其进行估计。随后，我们将介绍一种专门用于模拟物种入侵的关系事件模型实现。

2.2.1 通用模型表述

关系事件模型属于所谓的生成式概率模型。这意味着，它们旨在描述产生发送节点与接收节点之间已观测到的交互事件的潜在过程。这是为了将这些模型与纯粹现象学的统计模型区分开来；后者旨在描述某些观测变量之间的相关性，例如

某一特定时期内涉及某只特定灵长类动物的梳理事件数量与其年龄之间的关系。事实上，关系事件模型并非对某种汇总量建模，而是旨在分别对每个单独事件建模。接下来，我们将介绍关系事件模型，以及用于根据实际数据估计这些模型的技术。图1展示了本文介绍的所有概念。

在某个时间区间 $[t_b, t_e]$内考虑一个关系事件模型，其中 t_b 是生态过程观测期的开始， t_e 是结束。在此期间，发送节点组与接收节点组之间会在时间点 $t \in [t_e, t_b]$发生交互事件。可用的发送者和接收者集合会随时间变化，并非必须保持不变。这是相较于其他网络模型的一项重要优势，因为其他网络模型通常要求交互元素在整个观测期内保持不变。

风险集。 例如，考虑一个水坑，成群的猎物和捕食者会定期前来饮水。在观测过程开始时， $S(t_b)$表示捕食者集合， $R(t_b)$表示猎物群体。捕食者有时会在猎物聚集饮水时发动攻击并杀死其中一些猎物。第一次攻击可以表示为：某个特定捕食者$s \in S(t_b)$在某个时间 $T_{sr} > t_b$杀死了某个特定猎物 $r \in R(t_b)$。这次攻击之后，即$t > T_{sr}$，猎物集合缩小，即 $R(t) = R(t_b) \backslash \{r\}$，而捕食者集合保持不变，$S(t) = S(t_b)$。然而，如果有一只新的捕食者在时间 t加入群体，那么 $S(t) = S(t_b) \cup \{s_{\text{new}}\}$

在任意时间 t，可能发生的交互（s， r）属于所谓的风险集

$$\mathcal{R}(t) \subset S(t) \times R(t).$$

原则上，对于每个元素（s， r） $\in \mathcal{R}$（t），都存在事件时间 $T_{sr} > t$，其定义为 t 之后 s 与 r 之间首次发生交互的时间。然而，这些事件时间中只有第一个

$$T = \arg\min_{(s,r) \in \mathcal{R}(t)} T_{sr}$$

这是实际观测到的那个。之后，正如我们上文所见，风险集可能会发生变化，某些事件时间可能会被删失，也可能会引入新的事件时间。

历史。事件发生后，情况还可能以另一种重要方式发生变化。如果某个捕食者 s 在时间 $T = t$ 杀死了猎物 r，那么我们可以假设系统会发生两种变化：捕食者可能会暂时吃饱，从而延迟时间 $T_{sr'}$，使其晚些时候才攻击另一只猎物 $r' \neq r$；此外，其他猎物可能会受到惊吓并提高警惕，因此攻击时间 $T_{s'r'}$ 也会延后，即使攻击来自其他捕食者 $s' \neq s$。为了描述先前事件的集合，我们引入「过程历史」这一概念，

$$\mathcal{H}_t = \{\text{all time-stamped interaction events } (s_i, r_i, t_i) \text{ by time } t, \text{ i.e., } t_i \leq t\}$$

与 th 相关　is 是集合 $\mathcal{H}_{t-}$，它表示严格早于时间 t.

速率函数。有了上述关于风险集和历史的定义，现在便可以为交互事件序列定义一个通用且生成式的模型。尽管形式上需要通过定义一个底层计数过程来实现（Perry and Wolfe，2013），但我们采用更直观的方式，通过事件序列 $\{(s_i,\ r_i,\ t_i) \mid i = 1, \ldots\ldots, n\}$来描述。假设每个事件时间 T_{sr} 都服从具有（非恒定）速率函数 $\lambda_{sr}(t|\mathcal{H}_{t-})$的广义指数分布，即可表达事件时间对不断变化的风险集和历史的依赖关系。速率函数的选择应能表达生态学家希望检验的有关生态交互过程的科学假设。鉴于速率函数严格为正，通常会将其写成指数形式（Cox，1972），

$$\lambda_{sr}(t|\mathcal{H}_{t-}) = \lambda_0(t)e^{x_{sr}(t)'\beta}, \tag{1}$$

其中，$x_{sr}(t) \in \mathbb{R}^p$ 是 p 在时间 t 已知的二元协变量，这些协变量可以依赖于时间 t之前的过程历史 $\mathcal{H}_{t-}$。参数 $\beta \in \mathbb{R}^p$ 表示上述每个协变量的效应大小。实证生态学研究通常旨在利用数据检验 β 效应大小的显著性、方向和大小，从而检验一个或多个相关的生态学假设。基准风险是时间的未知函数，旨在捕捉与发送者和接收者并无严格关联的残余效应。

例如，在捕食者-猎物的例子中，我们假设捕杀过程的速率可能取决于捕食者的食欲和猎物的警觉性。若将 $x_s(t)$ 定义为时间 t 之前捕食者 s 捕杀猎物的最近一次时间，那么我们可以假设如下速率函数，

$$\lambda_{sr}(t|\mathcal{H}_{t-}) = \lambda_0(t)e^{\beta_1(t-x_s(t))+\beta_2(1-\max_{s'} x_{s'}(t))},$$

其中，β_1 描述捕食者的饱和过程，β_2 描述猎物的警觉性。检验 $\beta_1 = 0$ 或 $\beta_2 = 0$ 是否成立，可以帮助科学家判断这两个生态学假设中的任何一个是否真实。基准风险 $\lambda_0(t)$可以描述昼夜周期，反映捕食者可能在一天中的某些时段比其他时段更加活跃这一事实。

基于数据的效应估计。利用指数分布的标准性质，可以证明，每个事件间隔时间 $t_i - t_{i-1}$ 都服从速率为$\int_{t_{i-1}}^{t_i} \sum_{(s,r)\in\mathcal{R}(t)} \lambda_{sr}(t|\mathcal{H}_{t-})\ dt$的指数分布；更重要的是，在时间 t_i 发生事件（s_i, r_i）的条件概率为$\frac{\lambda_{s_i r_i}(t_i|\mathcal{H}_{t_i-})}{\sum_{(s,r)\in\mathcal{R}(t_i)} \lambda_{sr}(t_i|\mathcal{H}_{t_i-})}$。这个比值是实际事件（$s_i, r_i$）的风险率（位于分子）与时间 t_i可能发生的所有其他事件（s, r）的风险率（位于分母）相对大小的结果。利用公式（1）中的指数风险率形式，~~基准风险 $\lambda_0(t_i)$相互~~抵消，得到

$$P\left((s_i, r_i) \text{ happens} \mid t_i\right) = \frac{e^{x_{s_i r_i}(t_i)'\beta}}{\sum_{(s,r)\in\mathcal{R}(t_i)} e^{x_{sr}(t_i)'\beta}}.$$

该效应 β 可通过最大化所有已发生事件的概率来估计，即，

$$\hat{\beta} = \arg\max_\beta \prod_{i=1}^{n} \frac{e^{x_{s_i r_i}(t_i)'\beta}}{\sum_{(s,r)\in\mathcal{R}(t_i)} e^{x_{sr}(t_i)'\beta}}.$$

ˆ这通常称为部分似然估计，具有许多理想的性质（Cox，1975年）。基准风险可根据 Breslow（1975年）在事后进行估计。

2.2.2 首次入侵事件的关系事件模型

本节将定义外来物种入侵新区域时首次入侵事件的关系事件模型。在此，发送方是物种，接收节点是区域；入侵事件描述的是外来物种在某一区域的首次记录，记录信息来自 FirstRecords 数据库。原则上，也可以将发送方和接收方视为地理单元，但由于缺少有关物种来自哪个区域（即发送方）的信息，我们无法采用这种方法。将关系事件模型应用于生物入侵的主要目的，是厘清物种与区域之间“首次入侵”关系随时间变化的生成过程。我们分别分析四类物种： $L_i = \{s_1, \ldots, s_n\}$（$i$=哺乳动物、鸟类、植物、昆虫），考察其在固定时间范围 $[1880, 2005]$, 内的入侵过程；在此期间，相对于由 272 个预先指定区域构成的地理集合 $C = \{c_1, \ldots, c_{272}\}$，记录物种的入侵过程。如果某物种在时间 t 出现在一个新区域 c，那么这次入侵事件可表示为三元组 $e = (s,\ c,\ t)$，即物种 s 在时间 t扩散到区域 c。关系事件模型提供了一个通用框架，用于建模和推断物种随机入侵过程 $\{(s,\ c,\ t)\}_{t\in[1880,2005]}$，以识别特定物种为何入侵特定区域，以及为何在相应时间入侵。尽管我们将某一分类群中的许多物种放在一起研究，但这并不意味着关系事件模型假定这些物种之间存在物理交互。事实上，联合混合效应分析能够识别推动物种扩散的共同全球驱动因素，同时捕捉物种动态的各个方面。

我们重点考察若干可能的入侵驱动因素，并将其分为四组（见表 2）。前两组涵盖两类动态过程。第一组由时变因素（即取值随时间变化的驱动因素）构成，但这些因素的效应不随时间变化。这通过风险函数中的恒定系数 β 表示。这组因素包括温度、殖民关系和先前入侵的数量。第二组同样关注时变因素，但其效应会随时间变化。例如，国际贸易量不仅会随时间变化，贸易量对入侵事件发生率的效应也可能随时间变化。这通过

REM 中的时变系数来表示。这组因素包括距离、土地覆盖和贸易。某种效应应归入第一组还是第二组，取决于数据中的证据是否表明恒定效应已足够。第三组涵盖一元类型的随机效应，即在区域或物种层面测量的变量（物种入侵性和区域可入侵性）；最后一组因素则考虑二元随机效应，指在物种对层面测量的变量，用于捕捉外来物种扩散中的相互依赖关系。

我们针对每个分类群（植物、鸟类、昆虫、哺乳动物）分别拟合了一个关系事件模型，用以表示1880年至2005年间的全球入侵动态。各分类群物种入侵动态的整体时间依赖风险函数如下：

$$\begin{aligned}\log \lambda_{sc}(t) &= \log \lambda_0(t) + d_{sc}(t)\beta_1(t) + tr_{sc}(t)\beta_2(t) + dt_{sc}(t)\beta_3 + l_c(t)\beta_4(t) \\ &\quad + u_c(t)\beta_5 + k_{sc}(t)\beta_6 + pi_c(t)\beta_7 + se_c\beta_8 + b_s + b_c + b_{ss_{c(t)}},\end{aligned} \tag{2}$$

其中

- 基准风险 $\lambda_0(t)$ 表示整体入侵过程强度随时间变化的内在趋势。

- $d_{sc}(t)$表示截至时间t物种 s 存在的最近区域 c 的距离。所提出的定义既考虑已入侵国家之间的距离，也考虑原生分布范围之间的距离。通过自然扩散造成的长距离入侵事件通常较为罕见。因此，物种需要跨越的两个区域之间的距离，可能是导致外来物种入侵的一个重要因素。两个区域之间的距离定义为其边界之间的最短距离，因此相邻区域之间的距离为零。所提出的距离协变量是时变的，因为随着新区域遭到入侵，某个区域与另一个已入侵区域之间的最小距离会随时间变化。图1展示了一个示例，并解释了估计程序。

• 时变量 $tr_{sc}(t)$表示区域 c 与截至时间 t 已被物种 s 入侵的其他区域之间年度贸易流量总和的对数——采用对数转换是为了体现饱和效应。

• 变量 $dt_{sc}(t)$ 表示截至时间 t，区域 c 与其他已被物种 s 入侵的区域之间的温度最小绝对差。该变量随时间变化，因为物种 s 已入侵区域的列表会随时间改变。

• $l_c(t)$ 是一个时变变量，用于描述农业用地比例，其定义为时间 t区域 c 内耕地和牧场比例之和。

• $u_c(t)$ 是时间 t区域 c 的城市面积比例。

• $k_{sc}(t)$ 表示时间 t 区域内是否存在物种 s，该区域位于某个殖民国家的领土范围内。

• 变量 $pi_c(t)$ 是区域 c中先前入侵次数的加权值。我们采用标准的反向指数降权方法，对近期入侵事件进行降权，以反映某些区域当前遭受外来物种入侵的易入侵性，即 $pi_c(t) = \sum_{s \in L_i} 1_{\{t_{sc}<t\}} 0.95^{t-t_{sc}}$，其中 t_{sc} 是物种 s 入侵区域 c的时刻。该变量通过提高近期事件的权重来概括当前的易入侵性。

• 变量 se_c 旨在通过反映各国家之间不同的采样力度，校正混杂效应。其定义为截至1880年，每个国家记录到的物种数量。

• 关系事件模型还纳入了代表物种入侵性（b_s）和区域可入侵性（b_c）的随机效应。预计不同物种的扩散行为可能有所不同，而某些区域也可能比其他区域更具吸引力，因而成为更受青睐的目的地。

• 最后一组模型解释变量考察二元随机效应，旨在捕捉外来物种扩散中的相互依赖性。效应 $b_{ss'}$ 描述了物种 s 和 s' 在扩散模式中的亲和性。物种指示变量 $s_c(t)$ 定义为最后

在 c 之前入侵的物种 t。我们既考虑一种一般形式，在这种形式中会考虑物种入侵的先后顺序，也考虑更简约的对称形式，该形式对 $b_{ss'} = b_{s's}$施加约束。结果表明，尽管对称形式通常已足够，但对于某些分类群，一般的非对称随机效应具有额外的解释力。然而，某些物种组合非常罕见，甚至从未出现在数据中。为了稳健地估计扩散中物种相互依赖的效应，使其不受入侵次数较少的影响，我们聚焦于记录到入侵事件次数最多的物种。因此，这一特定效应仅根据每个分类群中分布最广的前三十种外来物种的信息进行估计。

通过为五个长度相等的时期（1880年—1905年、1906年—1930年、1931年—1955年、1956年—1980年和1981年—2005年）分别估计分段常数系数，对时变效应进行建模。在 R 统计软件中使用 coxme 程序包 2.2-16 版的 $coxme()$ 函数拟合具有混合效应的 Cox 比例风险模型（R 核心团队，2022年；Therneau，2020年）。使用卡方检验比较不同模型。为评估拟合的 Cox 回归模型是否能充分描述数据，我们进行了模型诊断。通过基于缩放 Schoenfeld残差的统计检验和图形诊断，检验比例风险假设。因此，我们使用 survival程序包 3.2-13 版（Therneau，2022年）中的 $cox.zph()$ 函数检验残差与时间之间是否独立，使用 survminer程序包 0.4.9 版（Kassambara 等，2021年）中的 $ggcoxzph()$ 函数进行图形诊断，并使用 survminer程序包 0.4.9 版中的 $ggcoxdiagnostics()$ 函数检验影响点或离群值。诊断检验表明模型总体拟合良好，详情请参见补充材料（S2 节）。关于推断和模型诊断的更详细说明，请参见在线补充材料。

3 结果

本节使用关系事件模型呈现外来物种入侵分析的结果。最终的关系事件模型对数据作出了简约描述，概述如下

表4。根据分类群的不同，这些模型解释了12.39%至26.1%的方差，如表4所示（所有p值 $< 10^{-4}$）。请注意，所提供的R^2 值不应与线性回归的 R^2 混淆。在关系事件模型等事件史模型中，若不存在额外的过度离散，且所有根本原因及其效应大小均已完全掌握，则 R^2 系数的理论上限约为56%（Zheng和Agresti，2000）。从这个角度看，报告的 R^2 值表明，这些模型能显著揭示潜在的生成过程。为验证某些因素的效应大小可能随时间变化这一假设，我们检验了纳入时变效应是否有益。因此，我们分析了大量不同的模型，最小模型仅包含静态系数，最大模型则包含所有时变系数。为每个分类群选出最佳模型，我们对简单效应进行了Wald检验，并对时变效应进行了卡方检验。表3所示的拟合优度检验表明，包含若干时变系数的所提出的模型，显著优于仅包含静态系数的模型以及仅包含时变系数的模型。更详细的结果见补充材料（表S1-S2）。分析结果显示，包含距离、土地覆盖和贸易的模型均高度显著，唯一的例外是昆虫的耕地—牧场效应。

贸易流量。众所周知，贸易对于外来物种在全球范围内扩散至关重要（Seebens et al., 2015；Dawson等，2017；Essl et al., 2011）。然而，对于入侵事件而言，实际情况似乎比预想的更加复杂。尽管贸易在20世纪初确实极为重要，但近些年来这种效应似乎已大幅消失。在前两个时期（1880-1930），贸易的效应为正，即区域间贸易量越大，扩散速率越高（图5）。但此后，这种效应转为负值。这一发现看似有悖直觉，但部分原因在于，受进口商品与外来物种数量之间饱和关系的影响，引入物种的数量未能跟上贸易量的增长（Seebens 等，2017）。因此，随着时间推移，贸易作为预测外来物种入侵因素的相对重要性有所下降。此外，近几十年来，与引入外来物种高度相关的商品（如农业和林业产品，例如木材、谷物）所占比例大幅下降（Luppold, 1988）。

商品构成也发生了结构性转变，例如，大宗商品已被加工后的即用型消费品所取代。大宗商品的占比从1980年的50%降至1995年的32%，而非大宗商品的占比则从50%升至68%。此外，在1980年至2000年间，外来物种引入风险较低的产品（如电子产品、其他技术密集型产业的商品，以及劳动密集型产品，尤其是服装）在世界出口中增长最快（Mayer et al., 2003）。更全面地分析贸易商品的绝对值，有助于深入了解国际贸易流的发展情况。然而，要确定过去一个世纪原材料的绝对贸易量（以吨等重量单位计）发生了多大变化，极为困难。即使是大宗商品贸易额也不是良好的替代指标，而且即便如此，也只有少数个案有相关数据。

距离。 距离对入侵事件发生率具有负效应，这意味着长距离入侵事件通常较为罕见。此外，对于大多数分类群，效应大小随时间推移而增大；也就是说，近年来距离对物种入侵的重要性有所上升（图6a）。我们认为，这可能是由于国家和国际层面制定了旨在降低通过运输引入外来物种风险的法律文书（Turbelin等，2017）。1980年后，距离对哺乳动物和植物的效应尤为显著，这与自20世纪90年代以来有关入侵外来物种的立法大幅增加相吻合，尤其是在物种入侵率较高的国家。昆虫则呈现相反趋势：距离的效应随时间推移而减弱，但仍为负效应。

土地覆盖变量。 区域内城市面积比例的效应仅对维管植物显著。在我们分析的整个时间跨度内，这种效应始终保持一致（表5）。如负系数所示，区域内城市面积比例的增加与植物扩散速率呈负相关。具体而言，每增加

1%的城市化，该区域的入侵事件速率就会降低16.8%。另一方面，耕地和牧场对入侵事件速率的效应更为复杂，并且随时间以非线性方式发生了变化。该效应对植物、哺乳动物和鸟类均显著，其时变系数为负值，并且在所考察的大部分时期内绝对值不断增大。近期，这种效应对鸟类而言似乎又有所减弱（图6b）。这意味着，区域内耕地和牧场的比例越高，扩散速率就越低。现代农业技术可能是造成这些特定变化的原因。

采样力度。采样力度的代理指标对植物、昆虫和哺乳动物的物种入侵速率有显著影响，这证实了 Bonnamour 等人（2021年）此前的研究。就我们的研究而言，采样力度被证明是一项重要的混杂效应，应在模型中加以控制，以便正确解读其他结构效应。

特定区域内发现的外来物种数量。植物和昆虫受到已入侵某个区域的物种数量的显著影响。在已遭许多其他物种入侵的区域，植物和昆虫的记录频率都较低。不过，植物所受效应很小，但在统计上显著，即每发生一次入侵，风险率就降低 0.5%。昆虫所受效应更大：此前的入侵使风险率降低了 10.4%。

热相似性。 对于所有分类群，接收区域的气候条件都会显著影响入侵事件发生的速率。温度差对所有分类群的效应均为负（表5）。与 $dt_{sc}(t)$ 相关的参数值意味着，在其他条件不变的情况下，接收区域与最近的已入侵区域之间的年平均气温每相差一度，植物、昆虫、哺乳动物和鸟类的扩散速率分别下降15.8%、8.5%、6.2%和5.1%。所有分类群中温度的负效应表明，生物入侵受到气候条件的显著影响。这一发现支持气候匹配对于区域间外来物种扩散和定殖的重要性（Abell´an 等人，2017年；Lovell 等人，2021年）。

殖民关系。 殖民关系的效应对任何分类群而言，在统计上都不显著。

物种入侵性。分析随机效应，可以识别出入侵倾向最高的物种（即在考虑协变量影响后，物种在不同区域间的扩散速率）。在考虑了上述其他效应后，随机入侵速率反映了不同物种扩散的倾向。补充材料表 S3 列出了每个分类群中排名前五的外来物种。西伯利亚花栗鼠（*Tamias sibiricus*）、貉（*Nyctereutes procyonoides*）和美洲水貂（*Neovisonvison*）是入侵速率最高的哺乳动物。这些结果与以往的研究一致（Tedeschi 等，2021年b、a），表明这些物种在欧洲分布最广，每种至少入侵了 27 个国家。这些物种的广泛分布可能与许多猎物物种和毛皮动物被迁移、引入，甚至从养殖场逃逸到野外有关。

在植物中，水生植物（*Hydrocotyle ranunculoides*）以及加勒比松（*Pinus caribaea*）和花旗松（*Pseudotsuga menziesii*）等针叶树排名第一。有观点认为，从种植园逃逸并成为入侵物种的针叶树，往往是种植范围最广、种植时间最长的物种（K̆riv´anek 等，2006年）；而较小的种子质量、较短的幼年期，以及大种子结实量之间较短的间隔，已被证明有助于针叶树入侵（Richardson 和 Rejm´anek，2004）。

入侵速率最高的前三种鸟类依次是原鸽（*Columbalivia*）、亚历山大鹦鹉（*Psittacula eupatria*）和埃及雁（*Alopochen aegyptiaca*）。事实上，原鸽在欧亚大陆和北非分布广泛（Goodwin，1960年）；亚历山大鹦鹉和埃及雁则被认为是欧洲分布最广的外来物种之一（Gyimesi 和 Lensink，2012年；S¸ahin 和 Arslang¨undo˘gdu，2019年）。

排名最高的昆虫是害虫，即一种果蝇（*Bactrocera invadens*），它最初被引入肯尼亚，随后迅速扩散至非洲28个国家（Khamis 等，2012年）；扶桑绵粉蚧（*Maconellicoccus hirsutus*）则被视为一种极具入侵性的物种

这种物种已被引入全球75个国家（Milonas 和 Partsinevelos，2017年）；西花蓟马（*Frankliniella occidentalis*）则被认为是全球主要的农作物害虫（Kirk 和 Terry，2003年）。

区域可入侵性。 图7展示了鸟类的随机区域效应，反映了区域可入侵性。其他分类群的图见补充材料中的图S15。对于所有四个分类群，曾属于大英帝国的几个国家（新西兰、南非、英国、美国）都位居国家入侵倾向榜单前列。这一发现与此前关于八个分类群全球入侵热点的研究结果一致，这些国家都十分突出（Dawson等，2017）。这一结果可能由多种因素共同解释。有趣的是，这些国家大多幅员辽阔，且长期拥有先进的生态科学基础设施，能够准确记录包括物种入侵在内的生物学数据。此外，这些国家曾属于最大的欧洲帝国之一，融入近乎全球性的政治实体，以及这些区域之间较高水平的贸易和人口流动，也可能助长了生物入侵（Lenzner等，2022）。另一方面，其中一些国家（如新西兰和澳大利亚）已实施严格的生物安全政策，以阻止外来物种的引入（Turbelin等，2017）。然而，这些政策大多实施时间较短，可能受到此处考察的时间范围（1880—2005年）的掩盖。

外来物种扩散的相互依赖性。 随机效应的标准差表明，在大多数情况下，物种对扩散倾向相互依存性的对称形式与非对称形式具有相近的解释力（表5）。只有在哺乳动物中，非对称随机效应才提供了额外的解释力。在这种情况下，哺乳动物之间物种相互作用的时间对称效应并不显著，而哺乳动物的时间非对称效应则高度显著。这清楚地表明，时间顺序是解释物种入侵的重要方面。不区分时间顺序的模型将无法识别这种

效应。昆虫的估计随机效应如图8所示，其他结果则收录于补充材料中。

基准风险。基准风险 $\lambda_0(t)$ 是关系事件模型中的一个余项。它表示随时间变化、且无法由模型中所纳入的驱动因素解释的潜在扩散速率。图9展示了所涵盖的四个分类群的累积基准风险估计值。植物和鸟类的基准风险均呈线性形态，这表明它们的基准风险 $\lambda_0(t) = {}^{d\Lambda_0}{}_{(t)\ dt}$ 大致恒定，也就是说，模型所解释的这些物种的扩散速率基本保持不变。哺乳动物的累积基准风险自20世纪60年代以来趋于平缓，这表明其扩散速率一直在下降。此前，哺乳动物的扩散速率是其他分类群的两到三倍。有趣的是，哺乳动物曲线的两个大幅波动与两次世界大战相对应，这表明世界大战导致物种入侵发生了实际变化（国际贸易和旅行减少，但军用车辆除外）；同时，这也与记录偏差有关，因为抽样减少可能导致可用的首次记录数量下降。相比之下，鸟类和植物的风险率相当稳定，表明其扩散速率总体上并未增加。然而，昆虫的情况截然不同：自20世纪80年代以来，昆虫的基准风险显著上升。这意味着自那时起，昆虫的扩散速率一直在加快，而这种趋势无法用模型中的现有变量解释，这与此前的研究结果一致（Bonnamour 等，2021）。这些结果在一定程度上表明，国际生物安全政策和立法对不同分类群的成效各异。我们假设，与阻止昆虫入侵相比，预防和控制早期哺乳动物及鸟类入侵要容易得多。大多数哺乳动物和鸟类物种是被有意引入的，用于狩猎运动、商业化和驯养，作为家畜或宠物，或用于害虫防治（Carpio 等，2020）。另有一些物种是半故意引入的（有意进口但意外逃逸），而大多数昆虫入侵则是意外发生的。这是因为大多数昆虫体型很小，往往不易被察觉，直到它们已经定殖（Eschen等，2015）。

4 讨论

本节将首先讨论将关系事件模型应用于外来物种入侵过程时所面临的复杂性和局限性。此外，我们还将讨论在生态学中更广泛地应用该模型的机遇与困难。

关系事件模型能够考虑生态关系事件（如生物入侵）的动态特性，并研究这些事件与潜在驱动因素之间的关系如何随时间变化。原则上，这些模型能够通过考虑几乎肯定存在于任何复杂生态情境中的混杂效应，识别关系过程的因果驱动因素。然而，关系事件模型需要关于潜在驱动因素和事件的全面、准确的时间数据，而这类数据往往十分匮乏或难以获取。我们的分析应结合以下背景来理解：某物种首次在某一区域被引入的记录可能存在延迟。其他偏差来源包括在空间和时间上的抽样不均，以及特定物种的可探测性问题。可探测性可能受到多种因素影响，例如物种丰富度、体型，以及植被结构或演替变化等环境因素（Isaac 等人，2011年）。外来物种在各区域的抽样不均，反映了人口和社会经济活动分布的不均。一些区域拥有悠久的历史和先进的生态科学基础设施，其生物学数据记录（包括物种入侵记录）远比其他区域完善。这些不确定性或许可以解释解释变异相对较低的程度。贸易、土地利用和经济变量的信息不易获取，因此不得不采用代理指标。

此外，外来物种扩散的过程远比本文所述关系事件模型所呈现的复杂，该模型建立在若干简化假设之上。例如，距离会影响引入后的自然扩散，也会影响人为介导的扩散（Wilson 等人，2009年）。对于自然扩散，距离对外来物种扩散的效应因物种而异（取决于其扩散能力）；对于人为介导的扩散，距离对扩散的效应则取决于传播途径（例如，有意或意外）、传播媒介（例如，汽车、船只或飞机），也取决于物种性状（例如，附着能力、产卵行为、偏好的

基质）（Meurisse 等，2019年）。有些物种的自然扩散能力可能较弱，却很容易通过人为介导的扩散被运输；另一些物种则能在最初引入后自行广泛扩散（例如，黄脚胡蜂）（Verdasca 等，2021年）。这意味着，尽管我们的关系事件模型更细致地呈现了物种入侵过程随时间变化的情况，但参数估计仍须结合这些局限性加以解读。

本文介绍了一种灵活且强大的关系事件模型建模方法，用于分析生态数据，并通过将该方法应用于外来物种入侵过程，展示了其可行性和有效性。这些模型具有很强的通用性，只需提供有关互动时间序列的信息即可。任何统计软件包都可以实现分析软件，因此在生态学中更广泛地使用这些模型几乎不存在实际障碍。

关系事件模型可以推广至任何生态交互过程，其中多个行动者会随时间共同发生相互作用。生物相互作用（我们通常将其称为“关系事件”）是塑造生命多样性的基本过程（Del-Claro 和 Torezan-Silingardi，2021a）。这些关系事件体现了生态学中的重要基本关系（Del-Claro 和 Torezan-Silingardi，2021b ）。它们可以是种内的，例如雄性间干扰竞争（ Dijkstra 和 Border，2018）或交配；也可以是种间的，例如捕食或授粉；还可以构成更广义的交互，例如物种与其栖息地或环境之间的交互。通常可以将特定的时间事件与这些相互作用联系起来，此时事件类型和发生时间都十分重要。例如，关系事件模型非常适用于动物行为研究中常见的数据结构：通过接近记录器收集的行为数据，能够可靠且精细地提供动物之间社会相互作用的信息。关系事件模型已用于构建牛的动物社会网络模型（Patison 等，2015；Tranmer 等，2015）。该模型还可用于研究这样的情形：社会连通性与种群结果相关，而这些结果又与合作（Clutton-Brock，2009）、疾病传播（Silk 等，2017）或社会学习（Hoppitt 和 Laland，2011）等社会因素有关。

关系事件模型最初是为小规模网络设计的，因为其计算成本相当高。本研究展示了，尽管如此，仍可基于高质量、标准化的生态数据数据库，将其应用于更复杂的网络。进一步开发新颖、计算高效的实现方案和用户友好软件，将有助于定量生态学家将该方法常规化并推广应用，从而更广泛地研究时间依赖的生态现象。

补充材料

补充　材料可在 http://biostatistics.oxfordjournals.org 获取。

利益冲突：未声明。

参考文献

P. Abell´an、J. L. Tella、M. Carrete、L. Cardador 和 J. D. Anad´on。《气候匹配推动近期非故意鸟类引入的扩散速率，却不影响定殖成功》。《美国国家科学院院刊》，114(35):9385–9390，2017年。doi: https://doi.org/10.1073/pnas.1704815114。

M. B. Ara´ujo 和 A. T. Peterson。《生物气候包络建模的用途与误用》。《生态学》，93(7):1527–1539，2012年。doi: https://doi.org/10.1890/11-1930.1。

M. Bagnara、L.Nowak、H.J. Boehmer、F.Sch¨oll、F.M.Schurr 和 H.Seebens。《模拟外来物种沿水路和陆地运输网络的扩散与定殖：一种多路径、高分辨率方法》。《Journal of Applied Ecology》，2022年。

K. Barbieri、O. Keshk 和 B. Pollins。《贸易数据：评估我们的假设和编码规则》。*Faculty Publications*，26，2009年11月。doi：https://doi.org/10.1177/0738894209343887。

B. Becker。《殖民日期数据集》(COLDAT)。SFB1342 技术报告，Socium，不来梅，2019年。

C. Bellard、B. Leroy、W. Thuiller、J.-F. Rysman 和 F. Courchamp。全球入侵风险的主要驱动因素。*Ecosphere*，7(3)：e01241，2016年。doi：https://doi.org/10.1002/ecs2. 1241。

T. Blackburn、G. Edwards、S. Tulaczyk、M. Scudder、G. Piccione、B. Hallet、N. McLean、J. Za- chos、B. Cheney 和 J. Babbe。温暖的间冰期期间东南极洲威尔克斯盆地的冰川退缩。*Nature*，583:554–559，2020年07月。doi：https://doi.org/10.1038/s41586-020-2484-5。

T. M. Blackburn、P. Pyˇsek、S. Bacher、J. T. Carlton、R. P. Duncan、V. Jaroˇs´ık、J. R. Wilson 和 D. M. Richardson。关于生物入侵的统一框架提案。*Trends inEcology & Evolution*，26(7):333–339，2011年。doi：https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023。

A. Bonnamour、J. M. Gippet 和 C. Bertelsmeier。昆虫和植物入侵遵循全球化的两波浪潮。*Ecology Letters*，24(11):2418–2426，2021年。doi：https://doi.org/10.1111/ele.13863。

N. E. Breslow。删失生存数据的协方差分析。*Biometrics*，30(1):89–99，1975年。

M. E. Brown、R. Oviedo Prieto、J. D. Corbin、J. H. Ness、R. Borroto-P´aez、T. S. McCay 和 M. S Farnsworth。加勒比地区的植物海盗：古巴是否因其革命经济而免受影响? *FrontiersinEcologyand the Environment*，19(4):208–215，2021年。doi：https: // doi.org/10.1002/fee.2311。

C. T. Butts. 社会行动的关系事件框架。*Sociological Methodology*，38(1): 155–200，2008年。doi: https://doi.org/10.1111/j.1467-9531.2008.00203.x.

´A. J. Carpio, Y. Alvarez, J. Oteros, F. Le´on, and F. S. Tortosa. 拉丁美洲外来鸟类和哺乳动物的有意引入途径。*Global Ecology and Conservation*，22:e00949，2020年。doi: https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e00949.

D. Chapman、B. V. Purse、H. E. Roy 和 J. M. Bullock。全球贸易网络决定入侵性外来物种的分布。《全球生态学与生物地理学》，26(8):907–917，2017年。doi: https://doi.org/10.1111/geb.12599。

ˇ D. S. Chapman、L. Makra、R. Albertini、M. Bonini、A. P´aldy、V. Rodinkova、B. Sikoparija、E. Weryszko-Chmielewska 和 J. M. Bullock。模拟非本地物种的引入与扩散：国际贸易和气候变化推动豚草入侵。*Global ChangeBiology*，22(9):3067–3079，2016年。doi：https://doi.org/10.1111/gcb.13220。

M. Chytr`y、P. Pyˇsek、J. Wild、J. Pino、L. C. Maskell 和 M. Vil`a。基于跨栖息地定量评估的欧洲外来植物入侵地图。《多样性与分布》，15(1):98–107，2009年。doi: https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00515.x。

T. Clutton-Brock。动物社会中非亲缘个体之间的合作。*Nature*，462(7269):51–57，2009年。doi: https://doi.org/10.1038/nature08366。

D. R. Cox。回归模型与生命表。《英国皇家统计学会杂志：*B*辑（方法论）》，34(2):187–202，1972年。

D. R. Cox。部分似然。《生物统计学》，62(2):269–276，1975年。

W. Dawson、D. Moser、M. Van Kleunen、H. Kreft、J. Pergl、P. Pyˇsek、P. Weigelt、M. Winter、B. Lenzner、T. M. Blackburn 等。全球各分类群外来物种丰富度的热点地区及相关因素。《自然·生态与进化》，1(7):1–7，2017年。doi：https://doi.org/10.1038/s41559-017-0186。

K. Del-Claro 和 H. Torezan-Silingardi。植物-动物相互作用：生物多样性的来源。Springer Nature，2021年05月。ISBN 978-3-030-66876-1。doi：https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8。

K. Del-Claro 和 H. M. Torezan-Silingardi。关于植物-动物相互作用的进化视角。植物-动物相互作用：生物多样性的来源，第1页，2021b。doi：https: //doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8 1。

P. D. Dijkstra 和 S. E. Border。雄性之间的竞争如何在物种形成过程中产生负频率依赖选择和分裂选择？《当代动物学》，64(1):89–99，2018。doi: https://doi.org/10.1093/cz/zox079。

C. DuBois 和 P. Smyth。通过潜在类别对关系事件建模。载于第*16*届*ACM SIGKDD*国际知识发现与数据挖掘会议论文集，第803–812页，2010。doi: https://doi.org/10.1145/1835804.1835906。

S. Dullinger、I. Kleinbauer、J. Peterseil、M. Smolik 和 F. Essl。基于生态位的入侵外来植物分布建模：种群状态、繁殖体压力和入侵历史的效应。生物入侵，11(10):2401–2414，2009年。doi：https://doi.org/10.1007/ s10530-009-9424-5。

E. E. Dyer、P. Cassey、D. W. Redding、B. Collen、V. Franks、K. J. Gaston、K. E. Jones、S. Kark、C. D. L. Orme 和 T. M. Blackburn。外来鸟类物种丰富度的全球分布及其驱动因素。《*PLoS*生物学》，15(1):e2000942，2017年。doi：https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000942。

J. Elith 和 J. R. Leathwick。物种分布模型：跨越空间和时间的生态学解释与预测。《生态学、进化与系统学年度评论》，40：677–697，2009年。doi: https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159。

R. Eschen、A. Roques 和 A. Santini。欧洲影响木本植物的外来节肢动物、线虫和病原体在截获与定殖模式中的分类学差异。《多样性与分布》，21(1)：36–45，2015年。doi: https://doi.org/10.1111/ddi.12267。

F. Essl、S. Dullinger、W. Rabitsch、P. E. Hulme、K. H¨ulber、V. Jaroˇs´ık、I. Kleinbauer、F. Kraus- mann、I. K¨uhn、W. Nentwig 等。社会经济遗留效应造成入侵债务。《美国国家科学院院刊》，108(1)：203–207，2011年。doi：https://doi.org/10.1073/pnas.1011728108。

F. Essl、W. Dawson、H. Kreft、J. Pergl、P. Pyˇsek、M. Van Kleunen、P. Weigelt、T. Mang、S. Dullinger、B. Lenzner、D. Moser、N. Maurel、H. Seebens、A. Stein、E. Weber、C. Chatelain、Inderjit、P. Genovesi、J. Kartesz、O. Morozova、M. Nishino、P. M. Nowak、S. Pagad、W.-S. Shu 和 M. Winter。《地球上归化和入侵植物物种相对丰富度的驱动因素》。《*AoB*植物》，11(5)，2019年09月。ISSN 2041-2851。doi: https://doi.org/10.1093/ aobpla/plz051。URL https://doi.org/10.1093/aobpla/plz051。plz051。

D. M. Finch、J. L. Butler、J. B. Runyon、C. J. Fettig、F. F. Kilkenny、S. Jose、S. J. Frankel、S. A. Cushman、R. C. Cobb、J. S. Dukes、，J. A. Hicke 和 S. K. Amelon。《气候变化对入侵物种的影响》。载于 T. M. Poland、T. Patel-Weynand、D. M. Finch、C. F. Miniat、D. C. Hayes 和 V. M. Lopez（编），美国森林和牧场中的入侵物种，第57–83页。施普林格，2021年。

O. Floerl、G. Inglis、K. Dey 和 A. Smith。交通枢纽在跳板式入侵中的重要性。*Journal ofApplied Ecology*，46(1):37–45，2009年。doi: https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01540.x。

D. Goodwin。伦敦市中心鸽子的比较生态学。《英国鸟类》，53(5):201–212，1960年。

A. Gyimesi 和 R. Lensink。埃及雁 *Alopochen aegyptiaca*：一种在荷兰及其周边扩散的引入物种。《水禽》，62:128–145，2012年12月。

R. J. Hijmans、E. Williams 和 C. Vennes。geosphere：球面三角学。R 包版本 1.5-7，2017年。

W. Hoppitt 和 K. N. Laland。使用网络检测社会学习：用户指南。《美国灵长类学杂志》，73(8):834–844，2011年。doi: https://doi.org/10.1002/ajp.20920。

G. Hurtt、L. Chini、S. Frolking、R. Betts、J. Feddema、G. Fischer、J. Fisk、K. Hibbard、R. Houghton、A. Janetos、C. Jones、G. Kindermann、T. Kinoshita、K. K. Goldewijk、K. Riahi 和 E. 土地利用情景在1500–2100年期间的协调：600年的全球网格化年度土地利用转变、木材采伐及由此产生的次生土地。《气候变化》，109(1):117–161，2011年11月。doi: https://doi.org/10.1007/s10584-011-0153-2。URL https://ideas.repec.org/a/spr/climat/v109y2011i1p117-161.html。

N. J. Isaac、K. L. Cruickshanks、A. M. Weddle、J. Marcus Rowcliffe、T. M. Brereton、R. L. Dennis、D. M. Shuker 和 C. D. Thomas。距离抽样与监测蝴蝶种群的挑战。《生态学与进化方法》，2(6):585–594，2011年。doi: https: // doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00109.x。

R. Juozaitien˙e 和 E. C. Wit。节点异质性可能会在关系事件模型中引发幽灵三元效应，2022年。网址：https://arxiv.org/abs/2203.16386。

A. Kassambara、M. Kosinski 和 P. Biecek。*survminer*：使用 *'ggplot2'* 绘制生存曲线，2021年。网址：https://CRAN.R-project.org/package=survminer。R 包版本 0.4.9。

F. M. Khamis、D. K. Masiga、S. A. Mohamed、D. Salifu、M. de Meyer 和 S. Ekesi。入侵性果蝇害虫 $Bactrocera\ invadens$ 的分类学身份：形态测量学与 DNA 条形码的一致性。《公共科学图书馆·综合》，7(9)，2012年。doi：https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044862。

W. D. Kirk 和 L. I. Terry。西花蓟马 西花蓟马（Pergande）的扩散。《农业与森林昆虫学》，5(4):301–310，2003年。doi：https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00192.x。

M. Kˇriv´anek、P. Pyˇsek 和 V. Jaroˇs´ık。种植历史和繁殖体压力作为温带地区木本物种入侵的预测因子。《保护生物学》，20(5):1487–1498，2006年。doi：https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00477.x。

J. Lee-Yaw、J. L. McCune、S. Pironon 和 S. N. Sheth。物种分布模型很少能预测真实种群的生物学特征。《生态地理学》，2022(6):e05877，2022年。doi：https://doi.org/10.1111/ecog.05877。

B. Lenzner、G. Latombe、A. Schertler、H. Seebens、Q. Yang、M. Winter、P. Weigelt、M. van Kleunen、P. Pyˇsek、J. Pergl 等。归化外来植物区系仍承载着欧洲殖民主义的遗留影响。《自然·生态与进化》，6(11):1723–1732，2022年。doi：https://doi.org/10. 1038/s41559-022-01865-1。

R. S. Lovell、T. M. Blackburn、E. E. Dyer 和 A. L. Pigot。环境阻力能够预测外来物种的扩散。《自然·生态与进化》，5(3):322–329，2021年。doi: https: // doi.org/10.1038/s41559-020-01376-x。

W. G. Luppold。硬木进口趋势，第619卷。美国农业部林务局东北森林试验站，1988年。doi：https://doi.org/10.2737/NE-RP-619。

J. Mayer、A. Butkevicius、A. Kadri 和 J. Pizarro。世界出口中的动态产品。《世界经济评论》，139(4):762–795，2003年。doi：https://doi.org/10.1007/BF02653112。

N. Meurisse、D. Rassati、B. P. Hurley、E. G. Brockerhoff 和 R. A. Haack。非本地森林昆虫在国际和国内传播的常见途径。《害虫科学杂志》，92：13–27，2019年。doi：https://doi.org/10.1007/s10340-018-0990-0。

P. Milonas 和 G. Partsinevelos。希腊的扶桑绵粉蚧 *Maconellicoccus hirsutus*（green）（半翅目：粉蚧科）。《希腊植物保护杂志》，10(2)：80–83，2017年。doi：https://doi.org/10.1515/hppj-2017-0009。

M. Ni 和 P. E. Hulme。植物园在中国外来植物首次记录的区域分布中发挥关键作用。《全球生态学与生物地理学》，30(8)：1572–1582，2021年。doi：https://doi.org/10.1111/geb.13319。

D. R. Paini 和 D. Yemshanov。通过国际海运网络模拟入侵生物的传入：谷斑皮蠹案例研究。《公共科学图书馆·综合》，7(9):e44589，2012年。doi: https: // doi.org/10.1371/journal.pone.0044589。

S. Parsa、T. Kondo 和 A. Winotai。亚洲的木薯粉蚧（木薯粉蚧）：首次记录、潜在分布及检索表。《公共科学图书馆·综合》，7(10):e47675，2012年。doi: 10.1371/journal.pone.0047675。

K. Patison、E. Quintane、D. Swain、G. Robins 和 P. Pattison。时间至关重要：关系事件模型在动物社会网络中的应用。《行为生态学与社会生物学》，69(5):841–855，2015年。doi: https://doi.org/10.1007/s00265-015-1883-3。

P. O. Perry 和 P. J. Wolfe。《有向交互网络的点过程建模》。《英国皇家统计学会杂志》：*B* 系列：统计方法学，第 821–849 页，2013 年。doi：https://doi.org/10.1111/rssb.12013。

C. Polce、W. E. Kunin、J. C. Biesmeijer、J. Dauber、O. L. Phillips 和 A. F. S. Network。外来植物和本土植物对欧洲的气候和土地利用表现出截然不同的响应。*Global*

《生态学与生物地理学》，20(3):367–379，2011年。doi: https://doi.org/10.1111/j.1466-8238. 2010.00619.x。

P. Pyˇsek、V. Jaroˇs´ık、P. E. Hulme、I. K¨uhn、J. Wild、M. Arianoutsou、S. Bacher、F. Chiron、V. Didˇziulis、F. Essl 等。解析环境与人为压力在欧洲生物入侵中的作用。《美国国家科学院院刊》，107(27)：12157–12162，2010年。doi：https://doi.org/10.1073/pnas.1002314107。

P. Pyˇsek、P. E. Hulme、D. Simberloff、S. Bacher、T. M. Blackburn、J. T. Carlton、W. Dawson、F. Essl、L. C. Foxcroft、P. Genovesi 等。科学家关于入侵外来物种的警告。《生物学评论》，95(6)：1511–1534，2020年。

R 核心团队。*R*：用于统计计算的语言与环境。R 统计计算基金会，维也纳，奥地利，2022年。网址：https://www.R-project.org/。

D. M. Richardson 和 M. Rejm´anek。针叶树作为入侵外来物种：全球调查与预测框架。《多样性与分布》，10(5-6):321–331，2004年。doi：https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00096.x。

D. S¸ahin 和 Z. Arslang¨undoˇgdu。伊斯坦布尔城市公园中玫瑰环颈鹦鹉（*Psit-tacula krameri*）和亚历山大鹦鹉（*Psittacula eupatria*）的繁殖状况与巢穴特征。应用生态学与环境研究，17(2):2461–2471，2019年。doi：http://dx.doi.org/10. 15666/aeer/1702 24612471。

K. S´anchez-Ortiz, K. J. Taylor, A. De Palma, F. Essl, W. Dawson, H. Kreft, J. Pergl, P. Pyˇsek, M. van Kleunen, P. Weigelt 等。《土地利用变化及相关压力对岛屿群落外来与本地子集的影响》。《公共科学图书馆·综合》，15(12):e0227169，2020年。doi: https: // doi.org/10.1371/journal.pone.0227169。

H. Seebens、F. Essl、W. Dawson、N. Fuentes、D. Moser、J. Pergl、P. Pyˇsek、M. van Kleunen、E. Weber、M. Winter 等。气候变化背景下，全球贸易将加速新兴经济体的植物入侵。*Global Change Biology*，21(11):4128–4140，2015年。doi：https://doi.org/10.1111/gcb.13021。

H. Seebens、T. Blackburn、E. Dyer、P. Genovesi、P. Hulme、J. Jeschke、S. Pagad、P. Pyˇsek、M. Winter、M. Arianoutsou、S. Bacher、B. Blasius、G. Brundu、C. Capinha、L. Celesti-Grapow、W. Dawson、S. Dullinger、N. Fuentes、H. J¨ager 和 F. Essl。全球外来物种的累积并未达到饱和。《自然通讯》，8，2017年2月。doi：https://doi.org/10.1038/ncomms14435。

H. Seebens、T. Blackburn、E. Dyer、P. Genovesi、P. Hulme、J. Jeschke、S. Pagad、P. Pyˇsek、M. van Kleunen、M. Winter、M. Ansong、M. Arianoutsou、S. Bacher、B. Blasius、E. Brock- erhoff、G. Brundu、C. Capinha、C. Causton、L. Celesti-Grapow 和 F. Essl。新来源库可及性的提高导致新兴外来物种全球增多。《美国国家科学院院刊》，115：201719429，2018年2月。doi：https://doi.org/10.1073/ pnas.1719429115。

M. J. Silk、D. P. Croft、R. J. Delahay、D. J. Hodgson、N. Weber、M. Boots 和 R. A. McDonald。统计网络模型在疾病研究中的应用。《生态学与进化方法》，8(9)：1026–1041，2017年。doi：https://doi.org/10.1111/2041-210X.12770。

H. R. Sofaer 和 C. S. Jarnevich。考虑抽样模式后，贸易和气候对外来植物全球共享的重要性相对关系发生逆转。《全球生态学与生物地理学》，26(6):669–678，2017年。doi: https://doi.org/10.1111/geb.12577。

L. Tedeschi、D. Biancolini、C. Capinha、C. Rondinini 和 F. Essl。欧盟关注的入侵性外来哺乳动物。*bioRxiv*，2021年a。doi: https://doi.org/10.1101/2021.04.21.440832。URL https://www.biorxiv.org/content/early/2021/04/22/2021.04.21.440832。

L. Tedeschi、D. Biancolini、C. Capinha、C. Rondinini 和 F. Essl。欧洲入侵性外来哺乳动物物种的引入、扩散及影响。《哺乳动物评论》，2021年b。doi: https: // doi.org/10.1111/mam.12277。

T. M. Therneau。*coxme*：混合效应 *Cox* 模型，2020年。网址：https://CRAN.R-project.org/package=coxme。R 包版本 2.2-16。

T. M. Therneau。*R* 中的生存分析包，2022年。网址：https://CRAN.R-project.org/package=survival。R 包版本 3.3-1。

M. Tranmer、C. S. Marcum、F. B. Morton、D. P. Croft 和 S. R. de Kort。使用关系事件模型（rem）研究动物社会网络的时间动态。《动物行为》，101:99–105，2015年。

A. J. Turbelin、B. D. Malamud 和 R. A. Francis。绘制入侵外来物种的全球现状：入侵模式与政策应对。《全球生态学与生物地理学》，26(1): 78–92，2017年。doi: https://doi.org/10.1111/geb.12517。

M. van Kleunen、P. Pyˇsek、W. Dawson、F. Essl、H. Kreft、J. Pergl、P. Weigelt、A. Stein、S. Dullinger、C. K¨onig、B. Lenzner、N. Maurel、D. Moser、H. Seebens、J. Kartesz、M. Nishino、A. Aleksanyan、M. Ansong、L. Antonova 和 M. Winter。全球归化外来植物区系（glonaf）数据库。《生态学》，100，2018年10月。doi: https://doi.org/10.1002/ecy.2542。

M. J. Verdasca, H. Rebelo, L. Carvalheiro, 和 R. Rebelo。《道路上的入侵性胡蜂：管理黄脚胡蜂的计划必须考虑高速公路驱动的扩散》。《新生物群》，69:177–198，2021年11月。doi: 10.3897/neobiota.69.71352。

D. Vu, A. Lomi, D. Mascia, 和 F. Pallotti。《用于纵向网络数据的关系事件模型及其在医院间患者转运中的应用》。《医学统计学》，36(14): 2265–2287，2017年。doi: https://doi.org/10.1002/sim.7247。

S. Watanabe, T. Hajima, K. Sudo, T. Nagashima, T. Takemura, H. Okajima, T. Nozawa, H. Kawase, M. Abe, T. Yokohata, T. Ise, H. Sato, E. Kato, K. Takata, S. Emori, 和 M. Kawamiya。MIROC-ESM 2010：CMIP5-20C3M实验的模型描述和基本结果。《地球科学模型发展》，4(4):845–872，2011年。doi: https://doi.org/10. 5194/gmd-4-845-2011。URL https://gmd.copernicus.org/articles/4/845/2011/。

C. Westphal、R. Bommarco、G. Carr´e、E. Lamborn、N. Morison、T. Petanidou、S. G. Potts、S. P. Roberts、H. Szentgy¨orgyi、T. Tscheulin 等。测量不同

欧洲栖息地和生物地理区域中的蜜蜂多样性。《生态学专论》，78(4):653–671，2008年。doi: https://doi.org/10.1890/07-1292.1。

J. R. Wilson、E. E. Dormontt、P. J. Prentis、A. J. Lowe 和 D. M. Richardson。你如何移动：扩散途径影响入侵成功。生态学与进化趋势，24(3):136–144，2009年。doi: https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.007。

Q. Yang、P. Weigelt、T. S. Fristoe、Z. Zhang、H. Kreft、A. Stein、H. Seebens、W. Dawson、F. Essl、C. K¨onig 等。全球植物区系独特性的丧失。《自然通讯》，12(1):1–10，2021年。doi: https://doi.org/10.1038/s41467-021-27603-y。

B. Zheng 和 A. Agresti。概述广义线性模型的预测能力。医学统计学，19(13):1771–1781，2000。doi: https://doi.org/10.1002/1097-0258(20000715) 19:13⟨1771::aid-sim485⟩3.0.co;2-p。

变量	描述	数据来源
$d_{sc}(t)$	区域间最近距离	(Hijmans 等，2017年)
$tr_{sc}(t)$	国际贸易	(Barbieri 等，2009年)
$dt_{sc}(t)$	近地表气温	(Watanabe 等，2011年)
$l_c(t)$	耕地和牧场比例之和	(Hurtt 等，2011年)
$u_c(t)$	城市面积比例	(Hurtt 等，2011)
$k_{sc}(t)$	殖民关系	(Becker，2019)
$pi_c(t)$	外来物种首次记录数据库	(Seebens 等，2018)

表 1：分析中使用的变量和数据来源列表。尽管各种数据来源所涵盖的时间范围更广，但我们的分析聚焦于 1880年 至 2005年，因此随后也将各个数据库的时间范围限定于此。

效应	定义	Type	理由
$d_{sc}(t)$	到最近的距离 物种 s 到 c 时已出现的区域 已出现。	时变 able with 随时间变化	变 效应	地理 may 影响 行为和策略	距离 迁徙
$tr_{sc}(t)$	.....之和的对数 .....之间年度贸易流 区域 c 与其他区域 被物种 s 入侵的 时间 t	时变 able with 随时间变化	差异 效应	国际贸易是 全球的关键途径 外来物种扩散的	
$dt_{sc}(t)$	最小绝对差 异：温度差 区域 c 与其他 被物种入侵的区域 s 按时间 t	时变 量的恒定 效应	变	气候上 范围促进定殖 外来物种	适宜
$l_c(t)$	耕地和牧场的比例总和 ture 比例 in the re- 区域 c 在时间 t	时变 量具有恒定 效应	变	Land 使用变化 为.....提供机会 扩散与定殖 外来物种	pro-
$u_c(t)$	城市面积比例 区域 c 在时间 t	时变 具有恒定 效应	变异	Land 用变化 为.....提供机会 扩散和定殖 外来物种	pro-
$k_{sc}(t)$	物种 s 在 时间 t 内的区域 某殖民国家的领土范围	时变 ，具有恒定 效应	可变的	在殖民时代，外来 物种曾被有意 引入	
$pi_c(t)$	先前入侵的加权数量 区域 c 中的入侵	时变 量，常数为 效应	变-	时间变量，表示 区域重要性随时间变 化 c 的效应 time	
se_c	采样力度	常数 具有恒定效应	变量	The 数量 每个区域的物种被用作 抽样效应的替代指标 fort	of 本地
b_s	物种入侵性	单子随机效应- fect		不同物种可能在 其扩散行为方面存在差异	
b_c	区域可入侵性	单子随机效应- fect		某些区域可能 more 有吸引力的 的地	be 目
$b_{ss'}$	物种 s 和 s'的亲和性 在其扩散模式中	二元随机效应- fect		外来物种 相似的入侵途径	may take

表 2：用于模型拟合的解释变量列表。

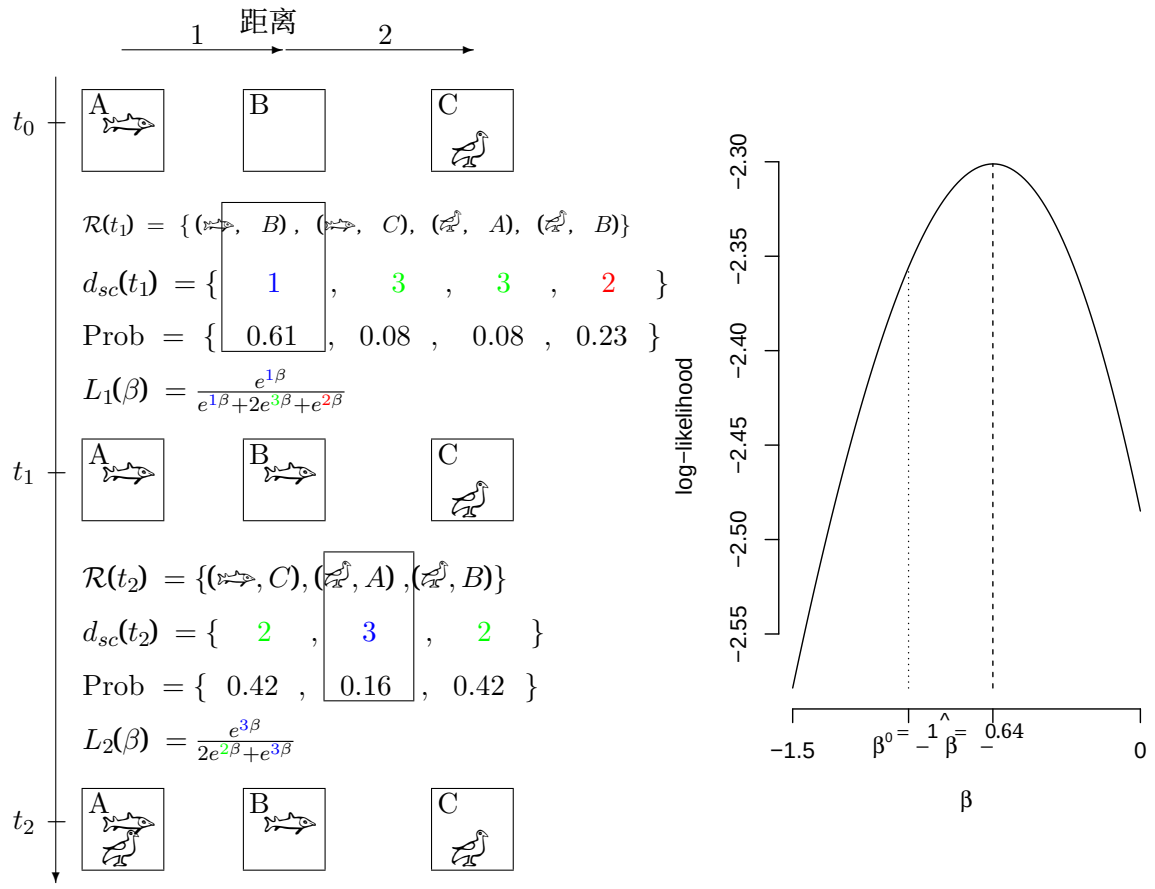


图1：两个物种{🐟, f}在三个国家 $\{A, B, C\}$中入侵过程的示例 $\lambda_{sc}(t) = \lambda_0(t)e^{-1\times d_{sc}(t)}$，假设入侵事件发生率取决于与最近已入侵国家的距离 $d_{sc}(t)$。距离的效应大小为负，即 $\beta_0 = -1$，这意味着远距离入侵的可能性较低。在时间 t_0，物种g存在于国家A，物种f存在于国家C。在时间t_1，物种 🐟 入侵国家B；在时间 t_2，物种f入侵国家A。 $\mathcal{R}(t)$是由时间 t 所有可能的入侵事件构成的风险集， $d_{sc}(t)$是相应入侵事件在时间 t 与最近已入侵区域之间的距离。每个入侵事件的概率按照事件指示变量公式计算（见第2.2.1节）。图中，风险集内的观测事件以方框标出。为估计距离的效应（即参数 β），我们采用部分最大似然法。第 i个入侵事件的部分似然记为 $L_i(\beta)$。观察到两个入侵事件（🐟, B）和（🐦, A）后，$\hat{}$ 部分对数似然 $\log(L_1(\beta)) + \log(L_2(\beta))$ 在 $\beta = -0.64$处达到最大值，与距离的真实效应大小 $\beta_0 = -1$相差不远。

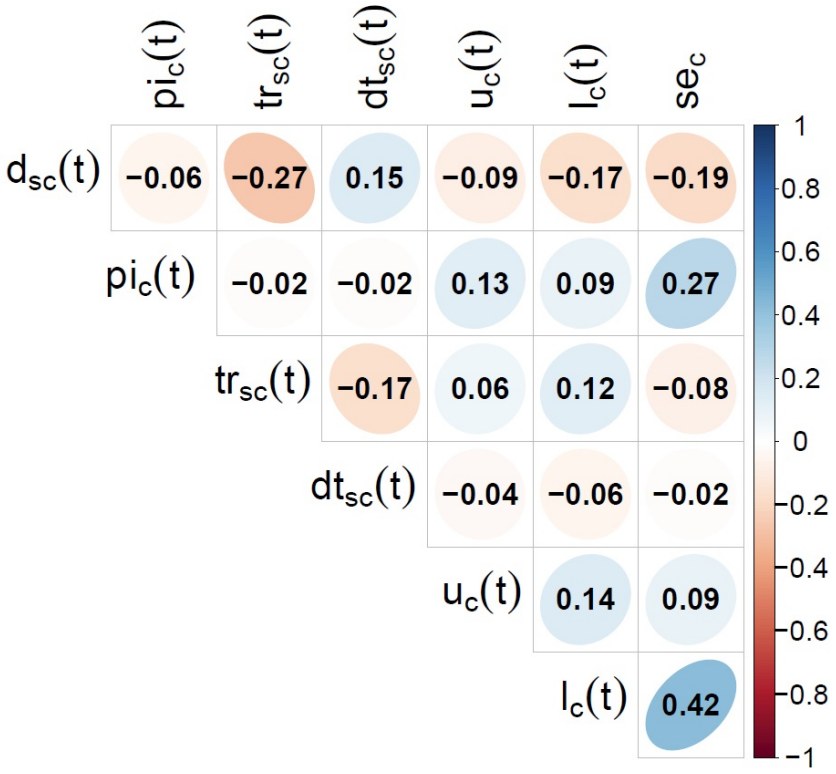


图2：展示模型中各解释变量之间相关性的热图。可以看出，变量之间的多重共线性较低，表明估计结果稳定。

		模型对数似然	χ^2 统计量	df	p值
鸟类	仅有恒定效应	-16746			
	所提出的模型	-16597	298.4	12	$p < 10^{-4}$
	仅有时变效应	-16592.6	8.8	4	0.07
哺乳动物	仅有恒定效应	-3513.6			
	所提出的模型	-3299.9	427.37	12	$p < 10^{-4}$
	仅时变效应	-3295.7	8.4	4	0.08
植物	仅恒定效应	-88361.0			
	所提出的模型	-85782.0	5156.7	12	$p < 10^{-4}$
	仅时变效应	-85772.0	20.1	12	0.07
昆虫	仅恒定效应	-3163.1			
	所提出的模型	-3136.5	53.3	8	$p < 10^{-4}$
	仅时变效应	-3132.2	8.5	8	0.39

表3：方差分析结果汇总表，显示对于所有分类群，包含若干时变效应的所提出的模型更受青睐。

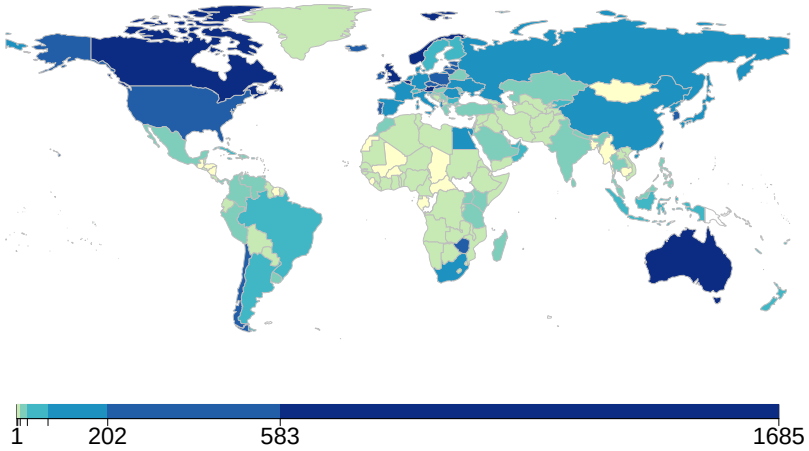


图 3：各国入侵事件数量的全球地图。分析的入侵事件总数为 $n = 16403$。澳大利亚是首次记录最多的国家（$n = 1685$）。

分类群	R^2	零模型对数似然	模型对数似然	AIC	BIC	χ^2 统计	df	p值
鸟类	18.9	-20463.1	-16597.2	7695.9	7597.1	7731.9	18	$p < 10^{-4}$
哺乳动物	25.6	-4437.2	-3299.9	2236.6	2159.4	2274.6	19	$p < 10^{-4}$
植物	26.1	-116051.9	-85782.3	60497.2	60348.7	60539.2	21	$p < 10^{-4}$
昆虫	12.3	-3577.9	-3136.5	852.8	794.3	882.8	15	$p < 10^{-4}$

表4：所选最终入侵模型的汇总表，显示所有分类群的整体拟合度在12.3%至26.1%之间。

效应	植物	昆虫	哺乳动物	鸟类
$pi_c(t)$：先前入侵	-0.005*	-0.11*	n.s.	n.s.
$dt_{sc}(t)$：温度差	-0.172*	-0.089*	-0.064*	-0.052*
$k_{sc}(t)$：殖民关系	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
$u_c(t)$：城市景观	-18.42*	n.s.	n.s.	n.s.
se_c：采样力度	1.8*	0.65*	0.99*	n.s.
σ_{spc}：物种入侵性	0.64*	0.85*	0.98*	0.92*
σ_{cnt}：区域可入侵性	3.59*	1.22*	1.36*	1.49*
σ_{int}：扩散中的相互依存性	n.s.	0.71*	**0.22***	0.41*
$\sigma^{\text{sym}}_{\text{int}}$：价差中的对称相互依存性	n.s.	**0.82***	n.s.	**0.34***

表5：四个分类群的非时间固定效应参数估计及随机效应标准差（* p值 < 0.001，n.s.：p值 > 0.05）。粗体值表示各情况下扩散效应中相互依赖的首选表述，即在解释力与所需参数数量之间权衡最佳的随机效应。

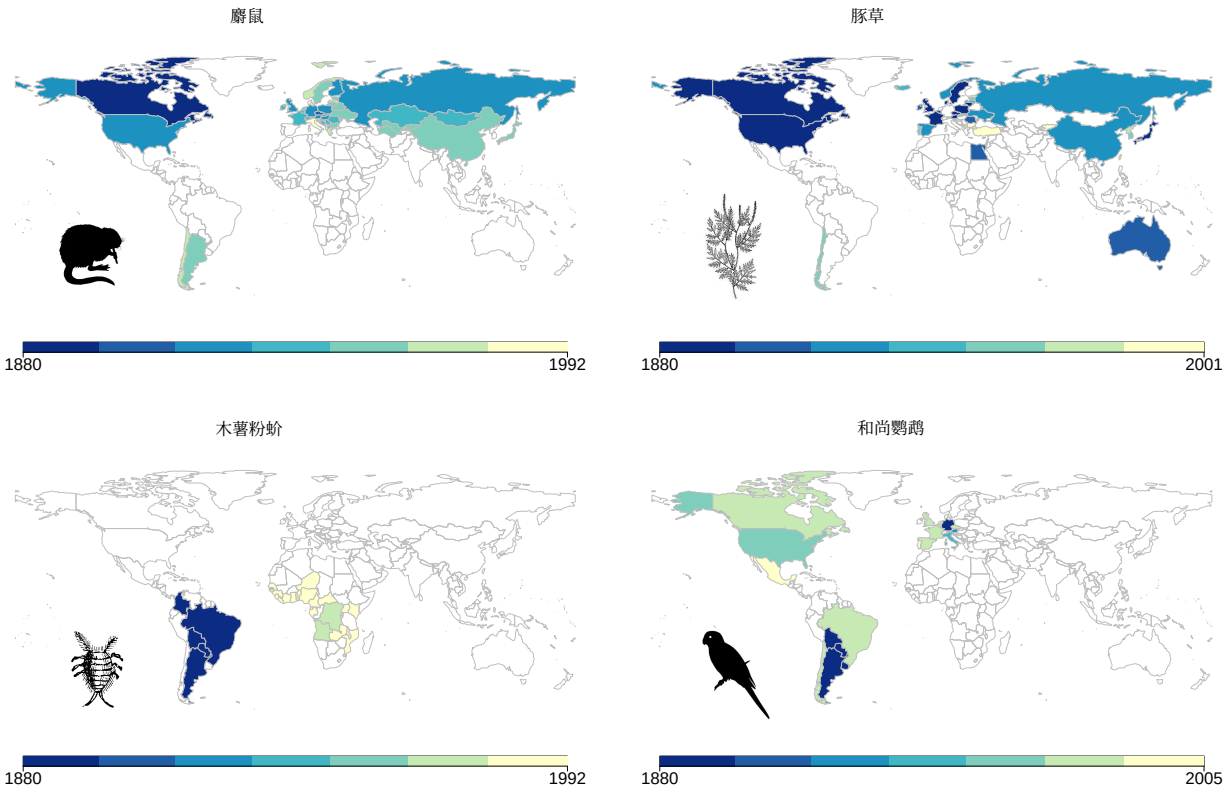


图4：来自四个不同分类群的物种扩散轨迹：（左上）麝鼠，（右上）普通豚草，（左下）木薯粉蚧，（右下）和尚鹦鹉。各国家按遭入侵时间从早到晚依次着色（颜色由深至浅）。黑色表示该物种在1880年原本占据的区域。未发现该物种的国家以白色显示。

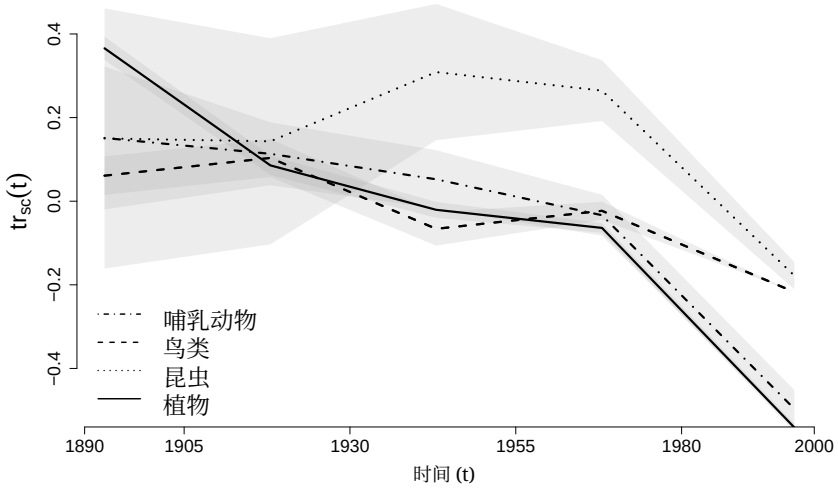
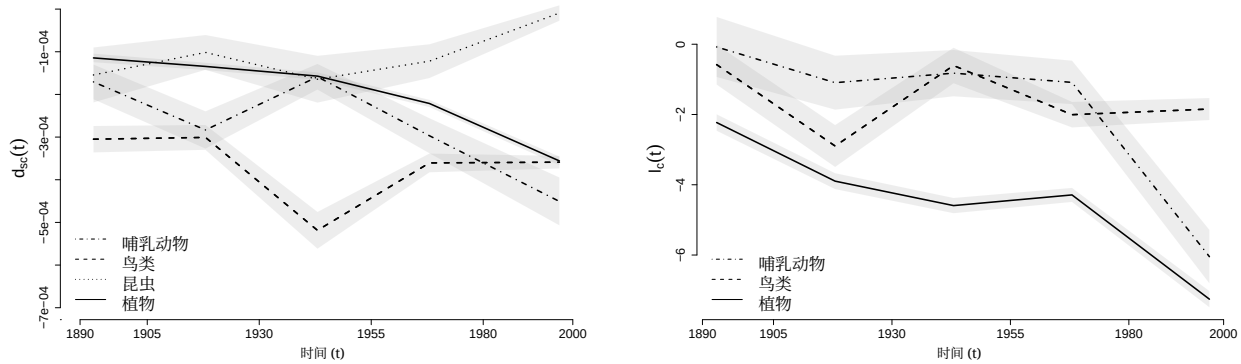


图 5：贸易对外来物种扩散过程的效应。初期呈现正效应后，近来贸易的效应似乎已转为负面。灰色阴影区域表示 68% 置信区间。对于所有分类群，均可拒绝贸易效应不存在时变性的零假设，因为所有相关 p值 < 0.001。



(a) (b)

图 6：a）距离和 b）耕地与牧场比例对入侵率的效应。a）距离对入侵事件率的负效应随时间推移，在哺乳动物和植物中均有所增强。对于所有分类群，p值 < 0.001。b）耕地和牧场比例对入侵事件率有负效应。灰色阴影区域表示 68% 置信区间。对于所有分类群，均可拒绝距离和土地覆盖效应不存在时变性的零假设，因为所有相关 p值 < 0.001。

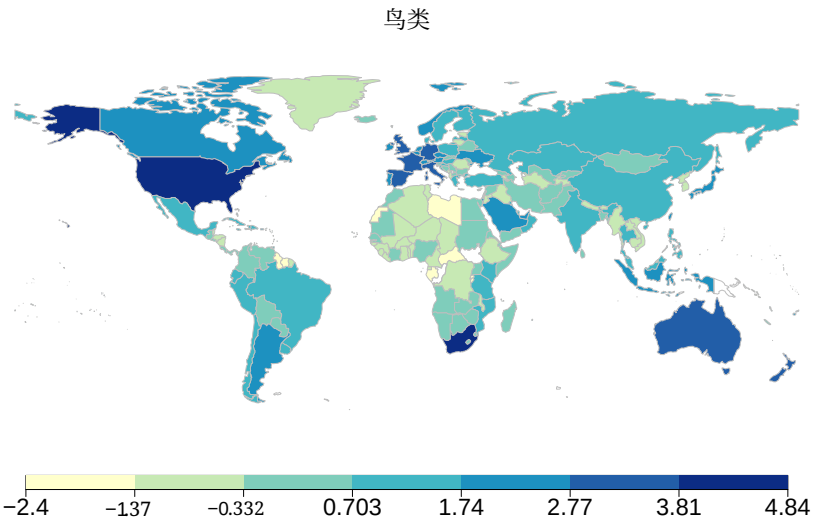


图7：区域可入侵性的全球地图，显示各区域对外来物种入侵的易感性。国家按入侵倾向从高到低分级（黑色表示最高，浅灰色表示最低），并对关系事件模型中的所有固定效应进行校正。美国、南非、澳大利亚和新西兰是鸟类入侵的地理热点。

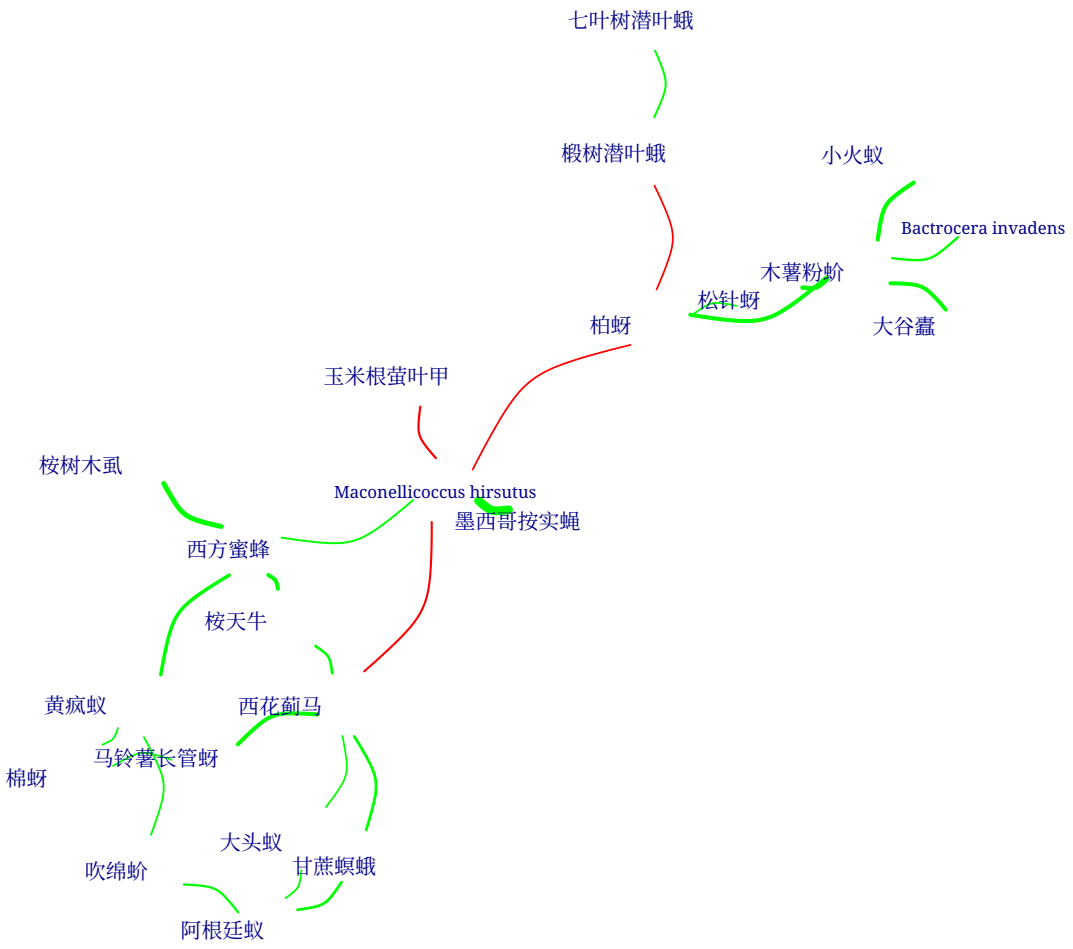


图 8：扩散效应中的对称性昆虫相互依赖关系。每个节点代表一个物种，边表示扩散倾向中的相互依赖关系。绿色边表示两个物种的扩散往往相继发生，而红色边则表明两个物种在时空扩散过程中往往相互避开。此外，边的粗细表示测得的相互依赖强度。该图仅包含权重值最高的边子集，即使入侵风险率增加或降低 2 倍的边。为便于解读，较弱的相互依赖关系已被移除。

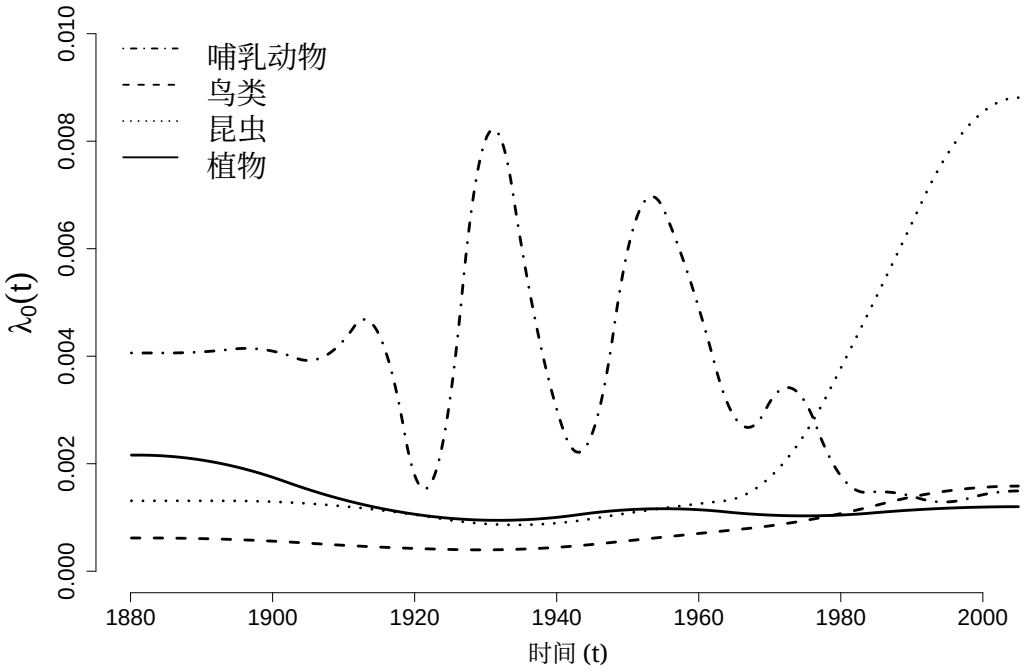


图9：不同分类群入侵速度的基准风险。尽管哺乳动物的入侵速度最快，但近期正在放缓，而自1980年以来，昆虫的扩散速度则在加快。