

外来入侵植物与地下生态系统相互影响的研究进展

张桂花^{1,3}, 彭少麟², 李光义¹, 李勤奋¹

¹农业部热带农林有害生物入侵监测与控制重点开放实验室, 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南儋州 571737; ²中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室, 广州 510275;

³海南大学环境与植物保护学院, 海南儋州 571737)

摘要:生物入侵已成为世界性的生态、经济问题,是人类当前面临的巨大挑战。作为入侵生物中一个重要组分的外来入侵植物,其入侵不仅改变了入侵地地上植物群落的多样性,而且对入侵地的地下生态系统也产生了深刻影响。国内外的生态学家对于外来植物的入侵虽已提出多个机制假说,但真正机理还未明确。近年来兴起的外来入侵植物与入侵地土壤生态过程相互影响的研究为外来植物入侵机理的揭示提供了新思路。从两个方面综述了近年来对外来入侵植物与入侵地地下生态系统相互作用的研究结果:(1)入侵植物与入侵地土壤微生物的相互影响:外来入侵植物可通过破坏土著植物与土壤微生物间的共生关系、分泌化感物质影响入侵地微生物群落结构和功能、逃避原产地土传天敌、改变入侵地的微生物群落结构进而间接改变土壤养分循环等途径实现入侵;(2)入侵植物与入侵地土壤养分的相互影响:主要是入侵植物与入侵地土壤氮、磷、钾等几种大量元素及其他元素之间的相互作用。在综述国内外研究的基础上,探讨了外来入侵植物入侵机理研究中存在的问题及未来的研究方向,以期为外来植物入侵的预防、控制与生境恢复提供依据。

关键词:入侵植物;土壤微生物群落;土壤养分循环;作用机制

中图分类号:S154 文献标识码:A

Recent Advances in the Interaction between Invasive Plants and Belowground Ecosystem

Zhang Guihua^{1,3}, Peng Shaolin², Li Guangyi¹, Li Qinfen¹

¹Key Laboratory of Monitoring and Control of Tropical Agricultural and Forest Invasive Alien Pests, Ministry of Agriculture, Environment and Plant Protection Institute, CATAS, Danzhou Hainan 571737;

²State Key Laboratory of Biocontrol, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275;

³College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Danzhou Hainan 571737)

Abstract: The invasion of non-indigenous plants threatens the integrity of natural ecosystem and annually causes serious economic losses worldwide. Though several hypotheses have been proposed to explain the plant invasion, the mechanistic bases of the invasiveness of alien plants and invisibility of invaded communities are not well understood. For decades, the interactions of exotic plants with components of native ecosystem have focused on aboveground flora and fauna and neglected the interactions with belowground soil microbes and nutrient availability. With the development of biological invasion research, people have found soil microorganisms and nutrient cycling are closely connected with aboveground plant community and feedback exists among them. In this paper, we review some of recent research and ideas about the interaction between

基金项目:国家自然科学基金“从入侵杂草化感武器的破解途径入手研究外来杂草入侵系统的恢复途径及其机理”(30860066);海南省自然科学基金“利用化感作用研究控制热区果园主要入侵杂草的新途径”(30612);中国热带农业科学院博士启动基金。

第一作者简介:张桂花,女,1983年出生,内蒙古兴安盟人,硕士生,主要从事外来生物入侵研究。通信地址:571737 海南省儋州市中国热带农业科学院环境与植物保护研究所李勤奋课题组, E-mail: zhangguihua123123@yahoo.com.cn。

通讯作者:李勤奋,女,1974年出生,内蒙古鄂尔多斯人,副研究员,博士,主要从事农业环境保护研究, Tel: 0898-23306827, E-mail: qinfenli@sina.com。

收稿日期:2009-03-03, **修回日期:**2009-04-10。

invasive plant species and underground ecological processes, concerning two aspects: (1) the interaction between invasive plants and soil microorganisms, approaches employed by exotic plants to invade successfully: degrading mutualism between native plants and soil microbe, affecting the structure and function of microbial community through allelopathy, escaping native soil-borne enemy, indirectly changing nutrient cycling with altered microbial community and the invasion facilitated by indigenous microbe. (2) The interaction between exotic plants and soil nutrient such as nitrogen (N), phosphate (P), potassium (K) and other nutrient elements. We propose that information gathered from previous research would have important implications for the restoration of native ecosystem.

Key words: invasive plants, soil microbial community, nutrient cycling, mechanisms

0 引言

生物入侵是指一种生物能在其近代进化史上未曾分布的区域内存活、繁殖,并对入侵地造成明显的生态和经济后果^[1]。其中外来植物入侵是生物入侵中的一个重要组成部分。全球化的发展趋势促进了外来植物的引进,也加速了外来植物的入侵,据统计在引进物种中约有1%成为入侵种^[2]。究竟是什么原因导致这些外来植物变为入侵植物,生态学家就这个问题开展了大量的研究工作,以期探寻外来植物成功入侵的策略或机制。在早期的研究中,由于研究方法、技术条件的限制,对于入侵植物与入侵地生态系统各组间相互作用关系的研究多集中在地上部分,而忽视了对土壤生态过程影响的研究^[3]。但随着入侵生态学的发展,人们将这种相互作用关系的研究延伸至地下,并认识到外来植物入侵会改变入侵地土壤的生物(微生物群落)和非生物(养分循环)特性,反过来这种改变会影响外来植物的入侵进程^[4-5]。因此,外来入侵植物对入侵地土壤生态过程的影响不仅是一个入侵效应问题,而更是一个入侵机制问题^[6]。笔者就目前对外来入侵植物与入侵地土壤生态过程相互影响的研究进行了综述。

1 外来植物入侵的地下微生物学机制

土壤中的微生物群落在调节生态系统水平上的各过程时发挥着重要作用,其组成、功能与地上植物群落的组成、功能存在密切联系^[7],表现为动态反馈关系。在外来植物入侵过程中,这种反馈关系表现为:外来植物的入侵引起入侵地土壤微生物群落的改变,反过来这种变化通过影响外来植物与当地植物间的竞争来重新布局地上植物群落^[8]。其中反馈的形式包括正反馈、负反馈和中性反馈,反馈的方向主要取决于入侵地聚集的土传病原体产生的负效应与聚集的菌根真菌、固氮菌及其他有益土壤微生物产生的正效应的相对强弱^[9]。在自然生态系统中,植物与土壤微生物间普遍存在负反馈关系,这有助于保持物种多样性^[10]。而外来植物入侵往往会使得入侵生态系统的生物多样性降

低,因此外来植物的入侵可能与入侵地土壤微生物间的反馈作用有关。目前许多生态学家开展了这方面的研究,并提出了一系列可能的入侵机制。

1.1 入侵植物破坏土著植物与土壤微生物间的共生关系。

Vogelsang 等人通过对美国加州南部草地植物群落的研究提出了这一入侵方式,他们在研究中发现非菌根植物的入侵降低了入侵地丛枝菌根菌(Arbuscular mycorrhiza, AM)的丰富度,从而使那些强烈依赖AM的当地植物种在与入侵的非菌根植物竞争过程中受到排挤,最终实现外来种的入侵^[11]。这一入侵方式主要说明了由于外来种的入侵使当地种与其地下微生物间的共生关系逐渐崩溃,进而实现外来种的入侵,该方式又被称为渐崩共生假说(Degraded Mutualisms Hypothesis)。Hawkes 等人在研究美国加州和犹他州草地时指出,入侵该地的外来植物明显改变了当地种根部菌根群落组成,使其根部的微生物群落由菌根菌 *Glomus* spp. 变为非菌根菌,使当地种的竞争力下降,从而实现外来植物的入侵^[12]。入侵北美的外来植物葱芥(*Alliaria petiolata*)的入侵机制也为这一入侵方式提供了证据:Stinson 等人在研究北美森林生态系统中的外来植物葱芥时得出,其入侵明显减少了入侵地的AM,强烈削弱了依赖AM的当地林冠树种的生长^[13];Wolfe 等人对同一生态系统中葱芥的研究表明,其入侵大大降低了上层树种成熟根系中的外生菌根菌(ectomycorrhizal fungi, EMF)的数量,继而破坏了外生菌根菌与当地树种间存在的共生关系,从而有利于自身入侵^[14]。同时,上述两个有关葱芥入侵的研究都表明,葱芥向土壤中分泌的化感物质可能是引起菌根菌减少的原因,这也说明外来植物的入侵往往是多种机制综合作用的结果。

1.2 入侵地的土著微生物促进外来植物入侵

对于某些外来入侵植物,促进其定植、扩散的动力来源于入侵地的土壤微生物。Marler 等对入侵美国西北部草地的斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的研究证

明,入侵地的土著AM提升了斑点矢车菊对当地植物爱达荷狐茅(*Festuca idahoensis*)的抑制作用,从而使爱达荷狐茅在竞争中受到排挤^[15]。入侵美国加州中部的马耳他矢车菊(*Centaurea melitensis*)与土著植物种*Nassella pulchra*共同生长时,本土的土壤真菌把*Nassella pulchra*固定的光合产物运输给马耳他矢车菊,从而形成的由土壤真菌调节的寄生关系可能是促进这种矢车菊成功入侵的原因之一^[16]。菌根菌与植物之间普遍存在共生关系,因此外来植物若能与入侵地的菌根菌形成共生体,将大大提升其入侵潜力。目前,就有一个与之相关的假说被称为促进共生假说(enhanced mutualisms hypothesis),其内容为:与原产地相比,外来种在入侵地遇到了对其定植有更强促进作用的土壤微生物,其中外来种与微生物间表现为共生关系^[5]。Nijjer等在研究土壤微生物与施肥对乌柏(*Sapium sebiferum*)成功入侵的影响时发现,与土著植物相比,其根系丰富的AM可能是提高乌柏生长率、促进其入侵湿地温带林系统的原因^[17]。这一研究结果为促进共生假说提供了证据,然而,与其他入侵机制相比,支持该假说的研究还相对较少。

1.3 入侵植物对入侵地土壤微生物具有化感作用

化感作用是许多外来植物成功入侵的主要机制之一。外来植物通过分泌化感物质影响入侵地土壤微生物群落进而实现自身入侵已成为目前化感领域研究的热点之一。这一入侵方式在矢车菊属多个种的入侵过程中都有体现:侵入北美的斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)由其根部分泌的具防御根际病原体危害的化感物质儿茶酚(catechin)促进了它的入侵^[18];铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)通过根系分泌的一种具抗菌作用的化感物质8-羟基喹啉(8-hydroxyquinoline)通过改变入侵地土壤微生物群落而实现成功入侵^[19]。同时,儿茶酚和8-羟基喹啉都是螯合剂,对土壤中磷等养分元素具有很强的螯合能力^[20],这一点对矢车菊属植物的入侵可能也起到了促进作用。该方式在其他属外来植物入侵过程中也发挥着作用,沈荔花等通过研究加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis* L.)的化感作用对土壤微生物区系的影响,得出其分泌的化感物质对入侵地微生物群落的多样性具有明显的作用,在它入侵过程中扮演了重要的角色^[21]。

1.4 逃避土传天敌

入侵植物通过逃避原产地土传天敌而实现入侵的方式是天敌逃避假说内容的一部分,目前的研究证实许多外来植物的成功入侵都可用该理论来解释。如入侵欧洲西北部的北美黑樱桃(*Prunus serotina*)其成功

入侵是因为逃逸了原产地的土传病原体^[22]。Reinhart等研究发现,北美黑樱桃在其原产地美国之所以仅仅是一个普通植物种是由于受到当地一种卵菌纲土传病原体腐霉(*Pythium* spp.)的抑制^[23],但入侵欧洲的北美黑樱桃是否是因为逃脱了这种腐霉的危害还需进一步验证。通过对两种槭属(*Acer*)植物粉叶复叶槭(*Acer negundo*)和鹰爪挪威槭(*Acer platanoides*)在原产地及入侵地的密度模式(density pattern)比较研究得出,这两种植物在入侵地形成更高的密度是由于逃避了原产地的土传天敌^[24]。Van der Putten等人在研究入侵博茨瓦纳稀树干草原的外来植物*Cenchrus biflorus*时指出,逃避土传天敌也许是其成功入侵的原因^[25]。天敌逃避假说虽然是基于坚实的生态学理论基础提出的,并已成为生物控制的理论支撑,但该假说也不是十全十美的,具有自身的局限性。Beckstead等对入侵美国加州的欧洲海滨草(*Ammophila arenaria*)的研究表明,入侵地与原产地的土壤微生物对欧洲海滨草的生长均表现为负反馈作用^[26]。Eppinga等对入侵同一地区的欧洲海滨草的研究验证了Beckstead等人的结论,并通过建立数学模型得出,欧洲海滨草成功入侵的原因可能是它在入侵地可以聚集对土著植物种具有排挤作用的当地的土传病原体^[27],这一入侵机制的发现是对天敌逃避假说内容的扩充。

1.5 改变的土壤微生物群落影响土壤养分循环

外来入侵植物往往会改变入侵地土壤微生物群落,而变化的微生物群落,特别是某些功能群落对土壤养分循环和转化过程具有重要的调节作用。细茎野燕麦(*Avena babata*)和大麦状雀麦(*Bromus hordeaceus*)在入侵美国加州草地过程中,改变了入侵地土壤中氨氧化菌群落的组成并使其丰富度增加,使土壤中硝化作用的速度增加一倍,可利用氮含量显著上升,从而促进了他们的入侵^[28]。Ashton等在研究落叶混交林中入侵植物对养分循环的影响时指出,外来入侵种改变了入侵生境地下腐生微生物群落,从而使入侵种枯落物分解及释放氮的速度显著快于土著种^[29]。对入侵地和原产地不同生态型乌柏(*Sapium sebiferum*)的研究表明,其入侵改变了入侵地土壤细菌的丰富度和群落组成,继而促进了土壤N素的硝化及反硝化作用,因此获得更多竞争氮的优势也许是它成功入侵的原因之一^[30]。

2 外来植物入侵与土壤养分之间的相互影响

土壤是生态系统赖以存在的最重要的载体之一,其养分循环的改变可能对整个生态系统的结构和功能都将产生深远的影响。研究表明,外来植物入侵新环境会引起土壤中碳循环、氮循环、水循环及生态系统中

其他循环途径的改变,其中入侵植物对养分循环的影响程度取决于外来植物与入侵地现存植物群落特征的差异^[31]。外来植物入侵引起土壤养分循环途径的改变可能会导致入侵地物种多样性降低,创造利于其他外来植物入侵的生境。同时,这些后果可能会反过来影响外来植物的入侵潜力及生态系统的可入侵性^[32]。不同的入侵植物会导致不同土壤特性的改变,即使是同一种外来植物由于其入侵生境等因素的差异,对土壤特性的影响也会有区别^[33]。

2.1 与土壤中主要养分元素之间的相互影响

2.1.1 外来入侵的固氮植物与土壤氮素之间的相互影响

目前,在外来植物对入侵地土壤养分影响的研究中,大部分是有关土壤氮素的研究,但对其影响的研究结论并不一致,基本表现为增加、减少、不变三种格局。Howard等对纽约东南部44个样点的调查表明,土壤氮素矿化、硝化的速度与入侵地被入侵的程度存在密切关系^[34]。陈慧丽等综述了外来入侵植物对土壤的总氮、无机氮、矿化作用、反硝化作用等氮循环各环节的影响^[35]。由于固氮植物对土壤中氮素循环具有重要的调节作用,因此笔者只对外来入侵的固氮植物对入侵地土壤氮素的影响进行概述。通常,具固氮作用外来植物的入侵可以补充入侵地土壤的氮库、加快氮循环及提高氮的可利用性^[36]。入侵美国夏威夷火山土壤的火树(*Myrica fava*)使该生态系统中总氮的输入提高了约4倍、有效氮含量增加,从而加速了氮素循环^[37];外来植物洋槐(*Robinia pseudoacacia*)在入侵养分贫瘠的松树-栎树混交林时,使土壤氮库得到补充,促进了土壤净硝化速率及总的净氮矿化速率^[38]。在外来固氮植物入侵地恢复过程中,由其引起的入侵地土壤氮库补充可能会阻碍当地植物群落的重建及生态系统功能的恢复。但并不是在所有的生态系统中入侵的固氮植物都可以增加氮库及加速氮循环的各环节。入侵美国落基山国家公园草地的两种豆科植物黄花草木犀(*Melilotus officinalis*)和白花草木犀(*Melilotus alba*)降低了入侵地的速效氮及氮的矿化作用,提高了C/N^[39]。外来固氮植物对入侵地氮素循环影响的不同格局的出现,说明他们之间的相互作用关系还有待进一步研究。

2.1.2 入侵植物与磷之间的相互影响

磷是植物生长不可缺少的大量营养元素之一,具有重要的生理功能。土壤中磷含量的高低会干扰生态系统的正常循环过程,进而影响生态系统安全^[40-41]。外来植物在入侵过程中与入侵地土壤磷素循环间存在相互作用。Suding等指出,入侵地P含量的下降使铺散矢车菊(*Centaurea diffusa*)丧失竞争优势^[42],这一研究为铺散

矢车菊入侵地的恢复提供了思路。Wolf等研究草木犀属(*Melilotus*)两种入侵植物时发现入侵地的P含量显著低于未入侵地^[39],由于速效磷常常会限制氮的固定^[43],因此未入侵地较高的速效磷含量也许是阻止草木犀属植物入侵的原因,这或许为该类型入侵生境的恢复提供了一条值得尝试的途径。Brewer和Cralle报道,侵入美国东南部长叶松热带草原生态系统的白茅(*Imperata cylindrica*),与入侵地土著种相比,对磷具有更强的竞争能力,施肥实验表明,在入侵地大量添加磷素可以减缓白茅无性繁殖扩张的速度,而对当地植物不会产生负面影响^[44],这为白茅入侵地的恢复提供了理论依据。

2.1.3 入侵植物与钾之间的相互影响

钾通常是土壤中含量丰富的主要营养元素,也是容易受外来入侵植物影响的元素之一。Barger等在研究入侵委内瑞拉稀树草原的外来植物糖蜜草(*Melinis minutiflora*)时得出,施用钾肥会大大提高和增加移栽幼苗的存活率和生物量,而在自然条件下,糖蜜草的萌发率和建植率都极低^[45],即土壤中钾的增加也许会提高糖蜜草的入侵能力。Collins对入侵美国的白茅(*Imperata cylindrica*)的研究表明,外来植物在入侵过程中大大降低了入侵地的K⁺^[46],因此向土壤中添加钾素也许会促进当地植物的恢复。牛红榜在研究紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤理化性状影响时指出,其入侵显著提高了土壤中的速效钾含量,但总钾含量却降低^[6]。

2.2 入侵植物与土壤中其他养分元素之间的相互作用

外来入侵植物不仅可以影响入侵地土壤中的N、P、K等元素,而且还可以影响其他元素。Duda等人指出入侵美国的外来植物盐生草(*Haloptelone glomeratus*)提高了入侵地的钠含量,使土壤的理化性状发生明显变化,创造了有利于其进一步入侵的环境^[47]。一年生外来禾草水母头滨麦(*Taeniatherum caput-medusae*)成功入侵美国西部牧场的部分原因是其自身对Mn、Fe高的吸收利用能力,交互移栽实验表明,该植物在入侵地产生的种子(与原产地种子相比)长出的幼苗吸收Mn的能力更强^[48]。目前,有关外来入侵植物与土壤养分元素之间相互影响的研究多集中在N、P、K、C等几种大量元素,而对其他养分元素的研究则较少。然而,对于植物来讲,每一种养分元素都具有各自的生理作用,任何一个养分元素循环途径的改变都将影响植物的正常生长发育,因此对于外来入侵植物与其他养分元素之间相互影响的研究也应给予重视。

3 结语与展望

对外来入侵植物与土壤生态过程之间相互影响的

研究将有助于全面理解外来植物的入侵潜力及生态系统的可入侵性等入侵生态学中的关键问题^[3]。目前,尽管对外来植物入侵提出了很多机制或假说,但每一假说都有一定的局限性,仅适用于某几种植物或某几类生态系统,至今还没有一个普遍的理论可以解释外来植物入侵的真正原因^[49]。大多数生态学家认为外来植物入侵是多种机制综合作用的结果,而从地下生态学角度探寻外来植物入侵的原因将有利于揭示外来植物入侵的真正面纱。同时,了解外来入侵植物与土壤生态过程的相互影响对于有效预防和控制外来植物种、修复入侵生境都有重要的指导意义。由于有关外来入侵植物与土壤生态过程相互影响的研究刚刚兴起不久,因此还有大量的工作要做。

3.1 扩大外来入侵植物的研究范围

当前,有关入侵植物与入侵地土壤生物和非生物特性相互作用的研究仅局限在某个地区或某几种群落、生态系统类型^[9]。由于研究范围的有限性,其预测外来植物入侵、恢复入侵生境的措施也仅在一定的地域内适用。因此未来的研究应扩大入侵植物的研究地域范围、增加研究对象(包括入侵植物和入侵生境)的种类,以探寻对同一入侵植物或相似的被入侵的群落类型是否可以采取相同或相近的防控措施。

3.2 全面评估外来入侵植物与土壤微生物群落间的相互影响

目前,许多研究多集中在外来入侵植物与某一类微生物的相互作用上,而忽视了各种微生物间存在相互作用关系^[50],从而不能真实反应入侵植物与微生物群落间存在的反馈关系。因此,以后的研究应将各种土壤微生物间的相互作用纳入到入侵植物与微生物相互影响的过程研究中。

3.3 探索外来植物入侵与入侵地土壤养分循环之间的相互作用

目前,由于入侵植物种类不同、入侵生境各异,外来植物的入侵与入侵地土壤养分循环的关系呈现出不同的格局,没有一定的规律可循,这给外来种入侵机制的揭示增加了难度。因此,今后要扩大外来植物种的研究范围,探索不同物种入侵与土壤养分之间的关系,为入侵机理的揭示提供更多的证据。

3.4 探明外来入侵植物与入侵地土壤生态过程相互影响的关键阶段

外来植物入侵新生境时要经历引入、定居、扩散、建群及暴发等阶段^[51]。虽然很多研究表明入侵植物与入侵地土壤生态过程之间存在相互作用,但关于他们之间相互作用的关键时期的研究却很少,而有关这一

问题的研究对于入侵植物的控制及入侵地的生境恢复具有重要意义。

参考文献

- [1] 向言词,彭少麟,饶兴权.植物外来种对土壤理化特性的影响[J].广西植物,2003,23(3):253-258.
- [2] Williamson M, Fitter A. The varying success of invaders [J]. Ecology, 1996, 77(6):1661-1666.
- [3] Levine J M, Vila M, D'Antono C M, et al. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions[J]. Proceedings. Biological Sciences, 2003, 270(1517): 775-781.
- [4] Bever J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests[J]. New Phytologist, 2003, 157(3):465-473.
- [5] Reinhart K O, and Callaway R M. Soil biota and invasive plants [J]. New Phytologist, 2006, 170(3):445-457.
- [6] 牛红榜,刘万学,万方浩.紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响[J].生态学报, 2007, 27(7): 3051-3060.
- [7] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304(5677):1629-1633.
- [8] Wolfe B E, Klironomos J N. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion [J]. Bioscience, 2005, 55(6): 477-488.
- [9] van der Putten W H. Biotic interactions in plant-pathogen associations. New York: CAB International, 2001.285-305.
- [10] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities [J]. Nature, 2002, 417(6884): 67-70.
- [11] Vogelsang K M, Bever J D, Griswold M, et al. The use of mycorrhizal fungi in erosion control applications. Final Report for Caltrans. Sacramento: California Department of Transportation Contract No.65A0070, 2004. 150.
- [12] Hawkes C V, Belnap J, D'Antonio C, et al. Arbuscular mycorrhizal assemblages in native plant roots change in the presence of invasive exotic grasses[J]. Plant and soil, 2006, 281(1-2):369-380.
- [13] Stinson K A, Campbell S A, Powell J R, et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms[J]. Plos Biology, 2006, 4(5): e 140.
- [14] Wolfe B E, Rodgers V L, Stinson K A, et al. The invasive plant *Alliaria petiolata* (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 777-783.
- [15] Marler M J, Zabinski C A, Callaway R M. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass[J]. Ecology, 1999, 80(4):1180-1186.
- [16] Callaway R M, Mahall B E, Wicks C, et al. Soil fungi and the effects of an invasive forb on grass:neighbor identity matters[J]. Ecology, 2003, 84(1):129-135.
- [17] Nijjer S, Rogers W E, Lee C A, et al. The effects of soil biota and fertilization on the success of *Sapium sebiferum* [J]. Applied Soil

- Ecology, 2008, 38(1):1-11.
- [18] Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, et al. Allelopathy and exotic plants: from molecules and genes to species interactions [J]. Science, 2003, 301(5638): 1377-80.
- [19] Vivanco J M, Bais H P, Stermitz F R, et al. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion [J]. Ecology Letters, 2004, 7(4): 285-292.
- [20] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2004, 2(8): 436 - 443.
- [21] 沈荔花,郭琼霞,林文雄,等.加拿大一枝黄花对土壤微生物区系的影响[J].中国农学通报,2007,23(4):323-327.
- [22] Reinhart K O, Packer A, Van der Putten W H , et al. Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges[J]. Ecology Letters, 2003, 6(12):1046-1050.
- [23] Reinhart K O, Royo A A, Van der Putten W H, et al. Soil feedback and pathogen activity in *Prunus serotina* throughout its native range [J]. Journal of Ecology, 2005, 93(5):890-898.
- [24] Reinhart K O, Callaway R M. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and north America[J]. Ecological Applications, 2004, 14(6):1737-1745.
- [25] Van der Putten W H, Kowalchuk G A, Brinkman E P, et al. Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity [J]. Ecology, 2007, 88(4): 978-988.
- [26] Beckstead J, Parker I M. Invasiveness of *Ammophila arenaria*: Release from soil-borne pathogens? [J].Ecology, 2003, 84(11): 2824-2831.
- [27] Eppinga M B, Rietkerk M, Dekker S C, et al. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions[J]. Oikos, 2006, 114(1):168-176.
- [28] Hawkes C V, Wren I F, Herman D J, et al. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community[J]. Ecology Letters, 2005, 8(9):976-985.
- [29] Ashton I W, Hyatt L A, Howe K M, et al. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest [J]. Ecological Applications, 2005, 15(4): 1263-1272.
- [30] Zou J W, Rogers W E, DeWalt S J, et al. The effect of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*) ecotype on soil-plant system carbon and nitrogen processes [J]. Oecologia, 2006, 150(2): 272-281.
- [31] Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes [J]. Ecosystems, 2003, 6(6):503-523.
- [32] Ehrenfeld J G, Scott N. Invasive species and the soil: effects on organisms and ecosystem processes [J]. Ecological Applications, 2001, 11(5):1259-1260.
- [33] 吴天马,丁晖,刘志磊,等.外来入侵植物紫茎泽兰对土壤养分的影响[J].生态与农村环境学报,2007,23(2):94-96.
- [34] Howard T G, Gurevitch J, Hyatt L, et al. Forest invasibility in communities in southeastern New York [J]. Biological Invasions, 2004, 6(4): 393-410.
- [35] 陈慧丽,李玉娟,李博,等.外来植物入侵对土壤生物多样性和生态系统过程的影响[J].生物多样性,2005,13(6):555-565.
- [36] D' Antonio C M, Corbin J D. Models in ecosystem science. Princeton: Princeton University Press, 2003.363-384.
- [37] Walker L R, Vitousek P M. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii [J]. Ecology, 1991, 72 (4): 1449-1455.
- [38] Rice S K, Westerman B, Federici R. Impacts of the exotic, nitrogen-fixing black locust (*Robinia pseudoacacia*) on nitrogen-cycling in a pine-oak ecosystem[J]. Plant Ecology, 2004, 174(1): 97-107.
- [39] Wolf J J, Beattyand S W, Seastedt T R. Soil characteristics of Rocky Mountain National Park grasslands invaded by *Melilotus officinalis* and *M. alba*[J]. Journal of Biogeography, 2004, 31(3): 415-424.
- [40] 刘彦随,陈百明.中国可持续发展问题与土地利用/覆盖变化研究 [J].地理研究,2002,21(5):324-330.
- [41] 胡克伟,肇雪松,关连珠,等.水稻土中硅磷元素的存在形态及其相互影响研究[J].土壤通报,2002,33(4):272-274.
- [42] Suding K N, LeJeune K D, Seastedt T R. Competitive impacts and responses of an invasive weed: dependencies on nitrogen and phosphorus availability[J]. Oecologia, 2004, 141(3):526-535.
- [43] Evans R D, Belnap J. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an arid ecosystem [J]. Ecology, 1999, 80(1): 150-160.
- [44] Brewer J S, Cralle S P. Phosphorus addition reduces invasion of longleaf pine savanna (Southeastern USA) by a non-indigenous grass (*Imperata cylindrica*) [J]. Plant Ecology, 2003, 167(2): 237-245.
- [45] Barger N N, D' Antonio C M, Ghneim T, et al. Constraints to colonization and growth of the African grass, *Melinis minutiflora* in a Venezuelan savanna[J]. Plant Ecology, 2003, 167(1): 31-43.
- [46] Collins A R. Implications of plant diversity and soil chemical properties for Cogongrass (*Imperata cylindrical*) invasion in northwest Florida. Ph.D. dissertation, 2005, University of Florida, Gainesville, FL, USA.
- [47] Duda J J, Freeman D C, Emlen J M, et al. Differences in native soil ecology associated with invasion of the exotic annual chenopod, *Halogeton glomeratus*[J]. BiolFertilSoils, 2003, 38(2):72-77.
- [48] Blank R B, Rene' Sforza. Plant-soil relationships of the invasive annual grass *Taeniatherum caput-medusae*: a reciprocal transplant experiment[J]. Plant Soil, 2007, 298(1-2):7-19.
- [49] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility[J]. Journal of Ecology, 2000, 88(3): 528-534.
- [50] Van der Putten W H, Klironomos J N,Wardle D A. Microbial ecology of biological invasions[J]. The ISME Journal, 2007, 1(1): 28-37.
- [51] 徐汝梅.生物入侵理论与实践.北京:科学出版社,2003:1-2.