

## 植物入侵对土壤微生物的影响

彭鑫怡<sup>1,2</sup>, 李永春<sup>1,2</sup>, 王秀玲<sup>1,2</sup>, 李永夫<sup>1,2</sup>, 陈志豪<sup>1,2</sup>, 徐秋芳<sup>1,2</sup>

(1. 浙江农林大学 环境与资源学院 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300)

**摘要:** 入侵植物通过影响入侵地土壤微生物生物量、微生物群落多样性及功能菌群等造成环境威胁, 危害生态、经济和社会安全。植物入侵已成为全球性问题, 也是当前的研究热点之一。综述了国内外植物入侵影响土壤微生物的研究进展, 总结了毛竹 *Phyllostachys edulis* 入侵天然阔叶林影响土壤微生物特征的生物学机制。研究发现: 入侵植物会提高入侵地土壤微生物生物量, 增加土壤微生物多样性, 为入侵创造有利土壤环境; 入侵植物通过改变土壤微生物功能类群进而改变养分循环和其他环境条件, 最终实现入侵。加强植物入侵对土壤微生物影响及其驱动的营养循环研究, 阐明“植物—土壤”反馈机制, 有助于预防和控制植物入侵。参 77

**关键词:** 土壤学; 入侵植物; 土壤微生物群落; 功能菌群; 毛竹; 综述

**中图分类号:** S718.5      **文献标志码:** A      **文章编号:** 2095-0756(2019)05-1019-09

## Effects of invasive plants on soil microbial communities: a review

PENG Xinyi<sup>1,2</sup>, LI Yongchun<sup>1,2</sup>, WANG Xiuling<sup>1,2</sup>, LI Yongfu<sup>1,2</sup>, CHEN Zhihao<sup>1,2</sup>, XU Qiufang<sup>1,2</sup>

(1. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, College of Environmental and Resource Sciences, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

**Abstract:** Invasive plants cause great harm to the social, economic and ecological environment in the invaded areas by affecting soil microbial biomass, microbial community diversity and functional microbiota. Plant species invasion has become a global problem and one of the hotspots of current research. In this paper, we summarized the effects of plant invasion on soil microorganism, and the biological mechanism of the influence of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasion on soil microorganism characteristics. Studies showed that invasive plants would increase soil microbial biomass and soil microbial diversity to create favorable soil environment for invasive plant species. Invasive plants would change nutrient cycling and other environmental conditions through changing functional groups of soil microorganisms, and in turn promote the process of plant invasion. Enhanced research on the effects of plant invasion on soil microbes and associated nutrient cycling would help clarify the “plant—soil” feedback mechanism, which could provide a basis for the prevention, control and habitat restoration of plant invasion. [Ch, 77 ref.]

**Key words:** soil science; invasive plant; soil microbial community; functional microbiota; *Phyllostachys edulis*; review

作为一个生态系统多样性丰富的国家, 中国面临着植物入侵概率大, 入侵面积广, 危害范围大的处

收稿日期: 2018-09-30; 修回日期: 2019-02-24

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31670618); 国家级大学生创新训练资助项目(201810341008); 浙江省大学生科技创新活动计划暨新苗人才计划资助项目(2018R09); 浙江农林大学大学生科技创新资助项目(2013200034)

作者简介: 彭鑫怡, 从事土壤微生物学研究。E-mail: 17367077524@163.com。通信作者: 李永春, 副教授, 博士, 从事土壤与环境微生物学研究。E-mail: ycli@zafu.edu.cn

境<sup>[1-2]</sup>。植物入侵对中国的农林业生产,地区经济社会和生态发展均有威胁<sup>[3]</sup>。事实上,防治外来植物入侵早已成为亟待解决的问题。植物入侵的机制高度复杂<sup>[4]</sup>,成功入侵存在物种特异性<sup>[5]</sup>。通常认为植物进入新栖息地并成功入侵受到植物预适应机制、植物进化机制、天敌逃避机制、生物抗性机制、化感作用机制等<sup>[6-7]</sup>控制;被入侵地区的气候、土壤情况、环境扰动、入侵种与土著种之间的相互作用等是影响外来植物入侵成功的客观因素。此外,地上植被碳吸存<sup>[8]</sup>、土壤微生物群落组成和结构变化、营养物质循环改变等<sup>[9-10]</sup>也可能参与其中。入侵是这些因素综合作用产生的结果。现阶段的研究尚未能阐明植物入侵过程中入侵种与各种因素,尤其是与土壤的互作关系,这可能是一个以往被忽视但却重要的方面。入侵植物与土壤养分的相互作用是影响入侵种入侵的重要环节。研究发现:入侵植物有时会改变土著植物根表土壤中速效养分<sup>[11-12]</sup>,如随着黄顶菊 *Flaveria bidentis* 入侵程度增加,土壤磷质量分数显著降低<sup>[13]</sup>,而盐生草 *Halogeton glomeratus*<sup>[14]</sup>入侵却显著提高土壤有机质、全氮、速效氮和全磷质量分数。此外,生境、入侵种的生长节律等<sup>[15]</sup>因素也会影响土壤养分。进一步研究发现:入侵植物改变了被入侵地土壤微生物群落,这种变化也导致土壤养分循环的改变<sup>[16-17]</sup>。入侵植物通过竞争养分,影响被入侵地土壤的性质及养分含量,特别是通过土壤微生物群落驱动的生物地球化学循环,对土壤养分循环起到正反馈或者负反馈<sup>[18-20]</sup>。入侵植物这种通过影响地下微生物群落,从而影响生态系统变化的机制<sup>[21]</sup>在其成功入侵生态系统中起着关键作用<sup>[22-23]</sup>。反之,入侵地微生物对入侵植物的适应性和竞争力也有影响,甚至参与或介导了植物的入侵过程<sup>[24]</sup>。于兴军等<sup>[25]</sup>发现土壤细菌群落特征的变化与当地植物的生长表现出明显的相关性,土壤微生物群落在外来植物与本地植物之间可能起到了“桥梁”作用;一些研究发现<sup>[26-30]</sup>:植物入侵时,土壤微生物及功能菌群在改变土壤养分循环、影响土壤氮素矿化过程中扮演了重要角色。对入侵植物通过改变并趋向形成有利于自身的土壤养分环境、排斥当地植物并成功入侵的研究已臻成熟;而对入侵植物如何影响其土壤微生物学机制的研究甚少报道。本研究综述了植物入侵影响土壤微生物生物量、群落结构和多样性、功能菌群的研究成果,以毛竹 *Phyllostachys edulis* 为例总结了植物入侵并影响土壤微生物的生物学机制,为明晰植物入侵及其与土壤微生物相互作用和反馈机制提供参考。

## 1 植物入侵对土壤微生物生物量的影响

多数研究表明:植物入侵会增加土壤微生物生物量。SAGGAR 等<sup>[31]</sup>比较了新西兰入侵植物绿毛山柳菊 *Hieracium pilosella* 与土著植物土壤中微生物群落的生物量,发现绿毛山柳菊宿地土壤微生物生物量显著增加。李钧敏等<sup>[32]</sup>对3种薇甘菊 *Mikania micrantha* 入侵前后土壤微生物群落的特性比较分析后发现,薇甘菊入侵提高了土壤微生物生物量,改变了土壤化学特性。与未入侵地相比,互花米草 *Spartina alterniflora* 的生长会提高土壤微生物生物量,且这种效应随着植被的生长而变化<sup>[33]</sup>;黄顶菊入侵样地中土壤微生物生物量碳质量分数较对照显著提高<sup>[34]</sup>。植物入侵提高土壤微生物生物量的原因,一方面可能是入侵植物根系分泌出更多有机酸和碳水化合物<sup>[35]</sup>,刺激了土壤微生物的生长和繁殖;另一方面则归因于入侵植物凋落物数量与质量的改变,土壤有机质增加,土壤微生物生物量碳、氮和磷质量分数亦随之提高,最终导致土壤酶活性、微生物功能及营养循环发生改变。

植物入侵后土壤相关微生物类群的变化,主要表现为占优势的活性微生物相对于休眠的微生物具有更高的微生物量碳氮比(C/N),而C/N的升高会使相应的微生物类群发生改变<sup>[11]</sup>,从而影响土壤微生物群落的多样性与其功能菌群。

## 2 植物入侵对土壤微生物群落多样性的影响

植物入侵可能通过多种方式影响入侵地生态系统结构和功能,同时影响土壤微生物群落组成和酶活性<sup>[36]</sup>,进而引起土壤微生物功能和多样性的改变<sup>[37-38]</sup>。张玉曼<sup>[39]</sup>发现随着菊科 *Compositae* 植物的入侵程度加剧,丛枝菌根的物种丰度和香农-威纳(Shannon-Wiener)指数也显著增加。相比之下,紫茎泽兰 *Eupatorium adenophora* 入侵地土壤的细菌多样性变化较小,酸杆菌门 *Acidobacteria* 和疣微菌门 *Verrucomicrobia* 在本地植物群落、混合群落和紫茎泽兰单优群落中的相对丰度呈现出先增加后减少的趋势<sup>[40]</sup>。有报道<sup>[41]</sup>称某些入侵物种可能会通过降低入侵地真菌的丰度,增加土壤中细菌与真菌的比率;也有研究发现:入侵物种增加真菌生物量(PLFA)<sup>[42]</sup>,导致细菌与真菌比率降低。总体而言,外来植物入

侵与土壤微生物的多样性之间呈负相关<sup>[43]</sup>。植物入侵造成的土壤微生物群落结构和多样性的改变,破坏了本地植物与土壤微生物之间经过长期历史形成的平衡共生关系;入侵植物通过增加有利于自身的菌群多样性,为生长创造有利的土壤环境<sup>[44]</sup>。植物入侵对土壤微生物特定类群多样性和丰度的影响<sup>[40,43]</sup>,主要体现在土壤中微生物中功能菌群的改变上<sup>[45-46]</sup>;但其中功能菌群是否会对植物形成正反馈或者负反馈效应,以及相关功能菌群在植物入侵方面所发挥的功能还有待研究。

### 3 植物入侵对土壤微生物功能菌群的影响

入侵植物能够在不同生境下成功实现入侵,很大程度上归因于相关功能微生物类群的变化,导致入侵地土壤环境的改变。反之,土壤微生物中的功能菌群也可以随着土壤环境的改变,如氮循环、有机物降解等一系列生态过程变化而发生改变。有研究发现:植物入侵可以选择性地抑制优势细菌种类,使氨氧化细菌(AOB)相对丰度增加,从而影响或改变土壤氮循环<sup>[47-48]</sup>。宋振等<sup>[49]</sup>发现:随着黄顶菊入侵的加剧,根际土壤中固氮菌、有机磷细菌、无机磷细菌和钾细菌的数量显著增加,根际土壤中功能菌群的群落结构发生改变。任玉晶<sup>[50]</sup>采用无氮培养基及末端限制性片段长度多态性(terminal-restriction fragment length polymorphism, T-RFLP)技术研究了紫茎泽兰对入侵地土壤中自生固氮菌群落结构的影响,发现紫茎泽兰入侵不仅成倍增加了土壤中自生固氮菌的数量,而且改变了土壤中优势自生固氮菌的种类;通过改变自生固氮菌菌群的数量与种类,紫茎泽兰得到了充裕的氮源实现其迅速扩张生长。

植物入侵程度的增加,使得根际土壤有机碳与有效氮、磷、钾发生显著变化,土壤微生物功能菌群作用机制也发生改变。随着非本土植物的侵入,某些参与氮循环的微生物类群会改变土壤有效养含量,如通过硝态氮和铵态氮的增加为植物提供氮源<sup>[51]</sup>。即入侵植物通过与某些本地物种的相互作用,改变了土壤中微生物功能菌群数量及其多样性,也改变了土壤中各种物理化学性质,客观上创造了适合自身生长的土壤微环境,实现了进一步入侵。

### 4 毛竹入侵阔叶林地后土壤微生物群落和养分的动态变化

毛竹为禾本科 Gramineae 竹亚科 Bambusoideae 刚竹属 *Phyllostachys* 植物,主要分布在中国亚热带地区。由于生态位宽、生态位重叠度较大,是竹林中最强的优势种,具有较明显竞争优势<sup>[52]</sup>。毛竹还具有潜在的化感作用,其叶、根等器官产生的化感物质,可抑制其他树种种子的萌发与幼苗的生长,从而危害周边森林环境<sup>[53]</sup>。毛竹向天然阔叶林的扩张和入侵,近年来在地处亚热带的多个自然保护区如天目山、武夷山和井冈山等均见报道。如欧阳明等<sup>[54]</sup>发现:毛竹扩张导致次生常绿阔叶林群落组成和结构简化、物种多样性下降,对森林生态系统功能产生负面影响。白尚斌等<sup>[55]</sup>发现:毛竹入侵后森林群落的乔木层和灌木层的物种丰富度、辛普森多样性(Simpson)指数和均匀度(Pielou)指数均显著降低,对周围森林群落植物物种多样性产生了不利影响。毛竹入侵导致生物多样性锐减、森林土壤退化<sup>[56-57]</sup>、土壤水分循环改变<sup>[58]</sup>,已经严重影响了亚热带自然保护区的生态安全,引发了一系列宏观生态问题。因此,开展毛竹入侵天然阔叶林的生态学和林学研究非常有必要。

毛竹通过改变土壤的氮素矿化和养分循环等影响土壤的养分状态,从而实现入侵。宋庆妮等<sup>[59]</sup>比较了毛竹林和常绿阔叶林在不同水分条件下土壤氮素的矿化作用后发现,毛竹林土壤氮素矿化受水分变化的影响较小,向邻近的常绿阔叶林扩展时凋落物的产量和质量均下降,土壤氮的矿化速率降低,最终减慢氮循环<sup>[60]</sup>;即相比常绿阔叶林,毛竹林土壤氮素更不易被矿化。毛竹入侵与土壤氮素存在一定相关性。如吴家森等<sup>[61]</sup>发现:在毛竹入侵地土壤中易分解氮含量增加,但总氮没有变化;刘骏等<sup>[62]</sup>发现:竹林土壤总氮含量高于相邻常绿阔叶林土壤;LI等<sup>[63]</sup>发现毛竹入侵阔叶林后,土壤氮转化速率和一氧化二氮( $N_2O$ )的排放量均降低,而包含有毛竹的混交林土壤氮转化速率却增加。李永春等<sup>[27]</sup>发现:毛竹入侵地土壤真菌数量与硝态氮呈显著正相关,推测真菌在阔叶林土壤中介导了异养硝化作用,并有助于毛竹入侵。还有研究发现毛竹入侵阔叶林过程中,土壤丛枝菌根真菌群落结构变化明显,生物量显著增加,土壤有机碳固存也相应增加<sup>[28]</sup>,为毛竹入侵并竞争土壤养分提供了物质基础。

毛竹入侵能够改变土壤细菌和真菌群落特征,进而改变由土壤微生物驱动碳、氮等养分循环过程<sup>[29]</sup>。王奇赞等<sup>[64]</sup>发现:天目山自然保护区内天然林受到毛竹入侵后,土壤细菌群落结构及多样性总体变化不



显著;但LI等<sup>[29]</sup>发现:随着毛竹入侵,土壤硝态氮生产速率降低,真菌群落多样性和土壤有机碳化学组分均发生改变,且两者呈显著相关。何冬华等<sup>[65]</sup>研究了由马尾松 *Pinus massoniana* 林改造成毛竹林后的土壤,发现固氮菌的多样性随种植年限呈现先明显提高、后逐渐降低、继而稳定的趋势,推测毛竹与其他林分类型的转换改变了氮素矿化过程及其有效性<sup>[26]</sup>,也改变了土壤微生物数量、土壤微生物类群及多样性,那些与碳、氮循环相关的功能菌群的变化,造成了天然阔叶林地养分循环以及其他环境条件的改变。毛竹对资源的获取能力得到提高,进一步将土壤中的物理化学条件转变为有利于自身生长的环境,实现种群扩张<sup>[30,64]</sup>。一些固碳自养细菌群落与毛竹入侵阔叶林的联系尤为紧密。研究发现<sup>[30]</sup>:入侵后形成的毛竹纯林土壤微生物固碳潜力较常绿阔叶林显著增加。

毛竹的这种扩张现象可以用“内禀优势—资源机遇—干扰促进”的生物入侵假说来解释<sup>[66]</sup>。毛竹扩张或入侵,土壤中的微生物群落则通过改变养分循环对入侵或扩张产生反馈。总体而言,毛竹入侵不仅仅影响了土壤养分循环,也造成了土壤中细菌与真菌的群落结构差异较大<sup>[27]</sup>;但土壤微生物对养分循环及土壤碳氮矿化的作用,及其对入侵的反馈和驱动机制亟待深入研究。

## 5 植物入侵后土壤微生物群落改变对植物的反馈效应

外来植物入侵改变了土壤肥力、微生物群落及其动态结构,而土壤微生物数量与多样性的改变又会反馈到土壤环境的变化,增强外来种的扩张优势。研究发现<sup>[45-46]</sup>:加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* 会对根区土壤中病原菌产生抑制作用,原因是根系分泌的次生代谢产物通过化感作用,形成了入侵植物与土壤微生物互作的正反馈调节。而飞机草 *Eupatorium adenophorum* 则会富集入侵地土壤中的半裸镰刀菌 *Fusarium semitectum* 并抑制当地植物的生长,通过对本地植物进行负反馈调节,促进并巩固自身的入侵<sup>[67-68]</sup>。比较土壤微生物对紫茎泽兰和林泽兰 *Eupatorium lindleyanum*, 狗尾草 *Setaria viridis* 的生长反馈效应,肖博等<sup>[69]</sup>发现:根际土壤微生物对3种植物的生长均产生正反馈作用。收集黄顶菊和紫茎泽兰根际土壤并栽植本地植物早稻 *Oryza sativa*, 结果发现:灭菌后土壤栽植比灭菌前土壤,更有效地促进了早稻株高增长<sup>[70]</sup>。可见入侵植物对本地植物产生了负反馈作用。于文清等<sup>[71]</sup>研究发现,紫茎泽兰根围土壤可分离到包括丛枝菌根真菌在内的多种土壤微生物,后者可增强入侵杂草对本地植物种的竞争力。真菌可以通过影响植物—植物相互作用的方式来决定植物的群落组成<sup>[72]</sup>和相对丰度<sup>[73]</sup>。

植物入侵通过改变土壤微生物群落结构和功能影响本地植物的适合度和生态系统功能<sup>[74]</sup>,改变后的土壤微生物群落通过调节反馈作用促进外来植物的入侵<sup>[75]</sup>。入侵种通过植物—土壤反馈作用,产生更有利于自身生长的正反馈,降低本地植物的多样性<sup>[76-77]</sup>,形成利于其自身生长扩散的微生态环境,进一步促进了竞争性扩张。但是,土壤微生物是通过何种机制产生相应的反馈作用来影响入侵植物及当地植物的生长过程,以及哪些因素会影响反馈作用,这些问题待深入研究。

## 6 展望

土壤微生物在植物入侵过程中深刻影响着土壤环境和理化性质等<sup>[11-15]</sup>。在植物入侵过程中,受到植物根系分泌物以及凋落物等的影响<sup>[35]</sup>,土壤微生物改变自身的群体数量和组分结构,从而改变相关微生物多样性<sup>[39-44]</sup>和功能菌群的作用<sup>[47-51]</sup>。土壤微生物的改变同样也反作用于环境<sup>[75]</sup>,通过改变水、气、热等物理特性和土壤的理化性质,更适合入侵植物的生长和扩张。整体看来还存在以下问题:①当前研究多为野外观测实验,控制实验研究较少。今后可以通过去除或交换入侵生境地表凋落物等开展野外控制实验,以及对全球变化的响应与适应等控制实验,深入探讨植物入侵及其响应环境变化的机理。②当前研究多数针对植物入侵过程中土壤微生物的变化进行,入侵地土壤微生物改变后是否反馈植物入侵,通过何种方式进行反馈及其作用机理还有待深入研究。③土壤生物与生态系统过程之间有着密切的联系,今后的研究应该注重对入侵植物、土壤生物和土壤生态系统过程三者之间的相互关系,即在入侵过程中的三者的变化及其相互作用的全面分析研究。

## 7 参考文献

- [1] 鞠瑞亭,李慧,石正人,等.近10年中国生物入侵研究进展[J].生物多样性,2012,20(5):581-611.

- JU Ruiting, LI Hui, SHI Zhengren, *et al.* Progress of biological invasions research in China over the last decade [J]. *Biodiversity Sci*, 2012, **20**(5): 581 – 611.
- [2] 吴昊, 丁建清. 入侵生态学最新研究动态[J]. 科学通报, 2014, **59**(6): 438 – 448.  
WU Hao, DING Jianqing. Recent progress in invasion ecology [J]. *Chin Sci Bull*, 2014, **59**(6): 438 – 448.
- [3] 许光耀, 李洪远, 莫训强, 等. 入侵植物生态效应及其影响因素研究进展[J]. 安全与环境学报, 2018, **18**(1): 375 – 380.  
XU Guangyao, LI Hongyuan, MO Xunqiang, *et al.* Research review on the advances of the invasive plants and the ecological effects of the related factors concerned [J]. *J Saf Environ*, 2018, **18**(1): 375 – 380.
- [4] 徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 等. 生物入侵机制研究进展[J]. 生物多样性, 2001, **9**(4): 430 – 438.  
XU Chengyuan, ZHANG Wenju, LU Baorong, *et al.* Progress in studies on mechanisms of biological invasion [J]. *Biodiversity Sci*, 2001, **9**(4): 430 – 438.
- [5] MACK R N, SIMBERLOFF D, LONSDALE W M, *et al.* Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control [J]. *Ecol Appl*, 2000, **10**(3): 689 – 710.
- [6] 王大力. 豚草属植物的化感作用研究综述[J]. 生态学杂志, 1995, **14**(4): 48 – 53.  
WANG Dali. Review of allelopathy research of *Ambrosia* genus [J]. *Chin J Ecol*, 1995, **14**(4): 48 – 53.
- [7] 何锦峰. 外来植物入侵机制研究进展与展望[J]. 应用与环境生物学报, 2008, **14**(6): 863 – 870.  
HE Jinfeng. Advance in studies on invasion mechanisms of exotic plants [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, **14**(6): 863 – 870.
- [8] BRADLEY B A, HOUGHTON R A, MUSTARD J F, *et al.* Invasive grass reduces aboveground carbon stocks in shrublands of the Western US [J]. *Global Change Biol*, 2006, **12**(10): 1815 – 1822.
- [9] ELGERSMA K J, EHRENFELD J G, YU Shen, *et al.* Legacy effects overwhelm the short-term effects of exotic plant invasion and restoration on soil microbial community structure, enzyme activities, and nitrogen cycling [J]. *Oecologia*, 2011, **167**(3): 733 – 745.
- [10] SHANNON-FIRESTONE S, REYNOLDS H L, PHILLIPS R P, *et al.* The role of ammonium oxidizing communities in mediating effects of an invasive plant on soil nitrification [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **90**: 266 – 274.
- [11] 杨星, 张利辉, 郑超, 等. 黄顶菊入侵对土壤微生物、土壤酶活性及土壤养分的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, **18**(4): 907 – 914.  
YANG Xing, ZHANG Lihui, ZHENG Chao, *et al.* Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil microbial communities, enzyme activities and nutrients [J]. *Plant Nutr Fert Sci*, 2012, **18**(4): 907 – 914.
- [12] 刘小文, 周益林, 齐成媚, 等. 入侵植物薇甘菊对土壤养分和酶活性的影响[J]. 生态环境学报, 2012, **21**(12): 1960 – 1965.  
LIU Xiaowen, ZHOU Yilin, QI Chengmei, *et al.* Effects of *Mikania micrantha* invasion on soil nutrient contents and enzyme activities [J]. *Ecol Environ Sci*, 2012, **21**(12): 1960 – 1965.
- [13] 张天瑞, 皇甫超河, 白小明, 等. 黄顶菊入侵对土壤养分和酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2010, **29**(7): 1353 – 1358.  
ZHANG Tianrui, HUANGFU Chaohe, BAI Xiaoming, *et al.* Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil nutrient contents and enzyme activities [J]. *Chin J Ecol*, 2010, **29**(7): 1353 – 1358.
- [14] 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]. *Biol Fert Soils*, 2003, **38**(2): 72 – 77.
- [15] 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.  
WU Tianma, DING Hui, LIU Zhilei, *et al.* Effects of alien invasive plant *Eupatorium adenophorum* on soil nutrients [J]. *J Ecol Rural Environ*, 2007, **23**(2): 94 – 96.
- [16] 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.  
NIU Hongbang, LIU Wanxue, WAN Fanghao. Invasive effects of *Ageratina adenophora* Sprengel (Asteraceae) on soil microbial community and physical and chemical properties [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27**(7): 3051 – 3060.
- [17] KOURTEV P S, EHRENFELD J G, HUANG W Z. Effects of exotic plant species on soil properties in hardwood

- forests of New Jersey [J]. *Water Air Soil Pollut*, 1998, **105**(1/2): 493 – 501.
- [18] LIAO Chengzhang, PENG Ronghao, LUO Yiqi, *et al.* Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis [J]. *New Phytol*, 2008, **177**(3): 706 – 714.
- [19] JACKSON R B, BANNER J L, JOBBÁGY E G, *et al.* Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands [J]. *Nature*, 2002, **418**(6898): 623 – 626.
- [20] JOHNSON N C, WEDIN D. Soil carbon, nutrients, and mycorrhizae during conversion of dry tropical forest to grassland [J]. *Ecol Appl*, 1997, **7**(1): 171 – 182.
- [21] van der PUTTEN W H, VET L E M, HARVEY J A, *et al.* Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists [J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, **16**(10): 547 – 554.
- [22] BISSETT A, BROWN M V, SICILIANO S D, *et al.* Microbial community responses to anthropogenically induced environmental change: towards a systems approach [J]. *Ecol Lett*, 2013, **16**(suppl 1): 128 – 139.
- [23] van der PUTTEN W H, BARDGETT R D, BEVER J D, *et al.* Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges [J]. *J Ecol*, 2013, **101**(2): 265 – 276.
- [24] WOLFE B E, KLIRONOMOS J N. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion [J]. *Bioscience*, 2005, **55**(6): 477 – 487.
- [25] 于兴军, 于丹, 卢志军, 等. 一个可能的植物入侵机制: 入侵种通过改变入侵地土壤微生物群落影响本地种的生长[J]. 科学通报, 2005, **50**(9): 896 – 903.
- YU Xingjun, YU Dan, LU Zhijun, *et al.* A new mechanism of invader success: exotic plant inhibits natural vegetation restoration by changing soil microbe community [J]. *Chin Sci Bull*, 2005, **50**(9): 896 – 903.
- [26] 宋庆妮, 杨清培, 刘骏, 等. 毛竹扩张对常绿阔叶林土壤氮素矿化及有效性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(2): 338 – 344.
- SONG Qingni, YANG Qingpei, LIU Jun, *et al.* Effects of *Phyllostachys edulis* expansion on soil nitrogen mineralization and its availability in evergreen broadleaf forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, **24**(2): 338 – 344.
- [27] 李永春, 梁雪, 李永夫, 等. 毛竹入侵阔叶林对土壤真菌群落的影响[J]. 应用生态学报, 2016, **27**(2): 585 – 592.
- LI Yongchun, LIANG Xu, LI Yongfu, *et al.* Effects of *Phyllostachys edulis* invasion of native broadleaf forest on soil fungal community [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27**(2): 585 – 592.
- [28] QIN Hua, NIU Limin, WU Qifeng, *et al.* Bamboo forest expansion increases soil organic carbon through its effect on soil arbuscular mycorrhizal fungal community and abundance [J]. *Plant Soil*, 2017, **420**(1/2): 407 – 421.
- [29] LI Yongchun, LI Yongfu, CHANG S X, *et al.* Bamboo invasion of broadleaf forests altered soil fungal community closely linked to changes in soil organic C chemical composition and mineral N production [J]. *Plant Soil*, 2017, **418**(1/2): 507 – 521.
- [30] LI Yongchun, LIANG Xue, TANG Caixian, *et al.* Moso bamboo invasion into broadleaf forests is associated with greater abundance and activity of soil autotrophic bacteria [J]. *Plant Soil*, 2018, **428**(1/2): 163 – 177.
- [31] SAGGAR S, MCINTOSH P D, HEDLEY C B, *et al.* Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under *Hieracium* (*H. pilosella* L.) [J]. *Biol Fert Soils*, 1999, **30**(3): 232 – 238.
- [32] 李钧敏, 钟章成, 董鸣. 田野菟丝子(*Cuscuta campestris*)寄生对薇甘菊(*Mikania micrantha*)入侵群落土壤微生物生物量和酶活性的影响[J]. 生态学报, 2008, **28**(2): 868 – 876.
- LI Junmin, ZHONG Zhangcheng, DONG Ming. Change of soil microbial biomass and enzyme activities in the community invaded by *Mikania micrantha*, due to *Cuscuta campestris* parasitizing the invader [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(2): 868 – 876.
- [33] 周军, 肖炜, 钦佩. 互花米草入侵对盐沼土壤微生物生物量和功能群的影响[J]. 南京大学学报(自然科学), 2007, **43**(5): 494 – 500.
- ZHOU Jun, XIAO Wei, QIN Pei. Effect of an alien species (*Spartina alterniflora*) on soil microbial biomass and functional groups in salt marshes [J]. *J Nanjing Univ Nat Sci*, 2007, **43**(5): 494 – 500.
- [34] 赵晓红, 杨殿林, 王慧, 等. 黄顶菊入侵对不同地区土壤氮循环及微生物量的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(2): 62 – 69.
- ZHAO Xiaohong, YANG Dianlin, WANG Hui, *et al.* Effects of *Flaveria bidentis* invasion on soil nitrogen cycling and

- soil microbial biomass in different regions [J]. *Acta Pratacultural Sin*, 2015, **24**(2): 62 – 69.
- [35] 李永慧, 闫明, 李钧敏. 入侵植物喜旱莲子草预培养土壤对自身及同属本地植物生长的影响及机制[J]. 浙江大学学报(理学版), 2013, **40**(3): 324 – 329.  
LI Yonghui, YAN Ming, LI Junmin. Effect of *Alternanthera philoxeroides*-primed soil on the growth of itself and congeneric native *Alternanthera sessilis* and the possible mechanisms [J]. *J Zhejiang Univ Sci Ed*, 2013, **40**(3): 324 – 329.
- [36] SUN Xin, GAO Cheng, GUO Liangdong. Changes in soil microbial community and enzyme activity along an exotic plant *Eupatorium adenophorum* invasion in a Chinese secondary forest [J]. *Chin Sci Bull*, 2013, **58**(33): 4101 – 4108.
- [37] KOURTEV P S, EHRENFELD J G, HÄGGBLÖM M. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities [J]. *Soil Biol Biochem*, 2003, **35**(7): 895 – 905.
- [38] LI Weihua, ZHANG Congbang, JIANG Hongbo, et al. Changes in soil microbial community associated with invasion of the exotic weed, *Mikania micrantha* H. B. K [J]. *Plant Soil*, 2006, **281**(1/2): 309 – 324.
- [39] 张玉曼. 3 种外来菊科植物入侵对 AM 真菌群落多样性的影响及其互作反馈[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2015.  
ZHANG Yuman. *Effects of the Invasion of Three Alien Composite Plants on the Diversity of AM Fungi and Its Feedback* [D]. Qinhuangdao: Hebei Normal University of Science & Technology, 2015.
- [40] 朱珣之, 李强, 李扬苹, 等. 紫茎泽兰入侵对土壤细菌的群落组成和多样性的影响[J]. 生物多样性, 2015, **23**(5): 665 – 672.  
ZHU Xunzhi, LI Qiang, LI Yangping, et al. *Eupatorium adenophorum* invasion alters soil bacterial community and diversity [J]. *Biodiversity Sci*, 2015, **23**(5): 665 – 672.
- [41] VOGELSANG K M, BEVER J D. Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion [J]. *Ecology*, 2009, **90**(2): 399 – 407.
- [42] KOURTEV P S, EHRENFELD J G, HÄGGBLÖM M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil [J]. *Ecology*, 2002, **83**(11): 3152 – 3166.
- [43] 类延宝, 肖海峰, 冯玉龙. 外来植物入侵对生物多样性的影响及本地生物的进化响应[J]. 生物多样性, 2010, **18**(6): 622 – 630.  
LEI Yanbao, XIAO Haifeng, FENG Yulong. Impacts of alien plant invasions on biodiversity and evolutionary responses of native species [J]. *Biodiversity Sci*, 2010, **18**(6): 622 – 630.
- [44] 陈亮, 李会娜, 杨民和, 等. 入侵植物薇甘菊和三叶鬼针草对土壤细菌群落的影响[J]. 中国农学通报, 2011, **27**(8): 63 – 68.  
CHEN Liang, LI Huina, YANG Minhe, et al. The influence of invasion of *Mikania micrantha* and *Bidens pilosa* to the bacterial community in the root soils [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2011, **27**(8): 63 – 68.
- [45] ZHANG Shanshan, JIN Yili, TANG Jianjun, et al. The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy [J]. *Appl Soil Ecol*, 2009, **41**(2): 215 – 222.
- [46] ZHANG Shanshan, ZHU Wenjie, WANG Bing, et al. Secondary metabolites from the invasive *Solidago canadensis* L. accumulation in soil and contribution to inhibition of soil pathogen *Pythium ultimum* [J]. *Appl Soil Ecol*, 2011, **48**(3): 280 – 286.
- [47] EHRENFELD J G. Ecosystem consequences of biological invasions [J]. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2010, **41**(1): 59 – 80.
- [48] PIPER C L, SICILIANO S D, WINSLEY T, et al. Smooth brome invasion increases rare soil bacterial species prevalence, bacterial species richness and evenness [J]. *J Ecol*, 2015, **103**(2): 386 – 396.
- [49] 宋振, 纪巧凤, 付卫东, 等. 黄顶菊入侵对土壤中主要功能细菌的影响[J]. 应用生态学报, 2016, **27**(8): 2636 – 2644.  
SONG Zhen, JI Qiaofeng, FU Weidong, et al. Effects of *Flaveria bidentis* invasion on the diversity of functional bacteria in rhizosphere soil [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27**(8): 2636 – 2644.
- [50] 任玉晶. 入侵植物紫茎泽兰对土壤自生固氮菌和丛枝菌根真菌群落的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011.



- REN Yujing. *Effects of An Invasive Plant Species, Ageratina adenophora Sprenger (Compositae) on the Communities of Free Living Nitrogen Fixing Microorganism and Arbuscular Mycorrhizal Fungi* [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011.
- [51] 戴莲, 李会娜, 蒋智林, 等. 外来植物紫茎泽兰入侵对根际土壤有益功能细菌群、酶活性和肥力的影响[J]. 生态环境学报, 2012, **21**(2): 237 - 242.
- DAI Lian, LI Huina, JIANG Zhilin, *et al.* Invasive effects of *Ageratina adenophora* (Asteraceae) on the changes of effective functional bacteria, enzyme activity and fertility in rhizosphere soil ecosystem [J]. *Ecol Environ Sci*, 2012, **21**(2): 237 - 242.
- [52] 杨清培, 王兵, 郭起荣, 等. 大岗山毛竹林中主要树种生态位及 DCA 排序分析[J]. 江西农业大学学报, 2012, **34**(6): 1163 - 1170.
- YANG Qingpei, WANG Bing, GUO Qirong, *et al.* Niche characteristics and DCA ordination of main species of *Phyllostachys edulis* forests in Dagangshan Mountain, Jiangxi Province [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2012, **34**(6): 1163 - 1170.
- [53] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 等. 毛竹入侵对常绿阔叶林主要树种的化感作用研究[J]. 环境科学, 2013, **34**(10): 4066 - 4072.
- BAI Shangbin, ZHOU Guomo, WANG Yixiang, *et al.* Allelopathic potential of *Phyllostachys edulis* on two dominant tree species of evergreen broad-leaved forest in its invasive process [J]. *Environ Sci*, 2013, **34**(10): 4066 - 4072.
- [54] 欧阳明, 杨清培, 陈昕, 等. 毛竹扩张对次生常绿阔叶林物种组成、结构与多样性的影响[J]. 生物多样性, 2016, **24**(6): 649 - 657.
- OUYANG Ming, YANG Qingpei, CHEN Xin, *et al.* Effects of the expansion of *Phyllostachys edulis* on species composition, structure and diversity of the secondary evergreen broad-leaved forests [J]. *Biodiversity Sci*, 2016, **24**(6): 649 - 657.
- [55] 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 等. 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化[J]. 生物多样性, 2013, **21**(3): 288 - 295.
- BAI Shangbin, ZHOU Guomo, WANG Yixiang, *et al.* Plant species diversity and dynamics in forests invaded by Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) in Tianmu Mountain Nature Reserve [J]. *Biodiversity Sci*, 2013, **21**(3): 288 - 295.
- [56] 赵雨虹. 毛竹扩张对常绿阔叶林主要生态功能影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- ZHAO Yuhong. *Effect of Phyllostachys edulis Expansion to Evergreen Broadleaf Forests on Significant Ecologic Function* [D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2015.
- [57] TOUYAMA Y, YAMAMOTO T, NAKAGOSHI N. Myrmecofaunal change with bamboo invasion into broadleaf forests [J]. *J For Res*, 1998, **3**(3): 155 - 159.
- [58] SHINOHARA Y, OTSUKI K. Comparisons of soil-water content between a Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest and an evergreen broadleaved forest in western Japan [J]. *Plant Species Biol*, 2015, **30**(2): 96 - 103.
- [59] 宋庆妮, 杨清培, 王兵, 等. 水分变化对毛竹林与常绿阔叶林土壤 N 素矿化的潜在影响[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(12): 3297 - 3304.
- SONG Qingni, YANG Qingpei, WANG Bing, *et al.* Potential effects of soil moisture variation on soil nitrogen mineralization for *Phyllostachys edulis* forest and evergreen broadleaved forest in a subtropical region of China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32**(12): 3297 - 3304.
- [60] SONG Qingni, OUYANG Ming, YANG Qingpei, *et al.* Degradation of litter quality and decline of soil nitrogen mineralization after moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) expansion to neighboring broadleaved forest in subtropical China [J]. *Plant Soil*, 2016, **404**(1/2): 113 - 124.
- [61] 吴家森, 姜培坤, 王祖良. 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响[J]. 江西农业大学学报, 2008, **30**(4): 689 - 692.
- WU Jiasen, JIANG Peikun, WANG Zuliang. The effects of *Phyllostachys pubescens* expansion on soil fertility in National Nature Reserve of Mount Tianmu [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, **30**(4): 689 - 692.
- [62] 刘骏, 杨清培, 余定坤, 等. 细根对竹林-阔叶林界面两侧土壤养分异质性形成的贡献[J]. 植物生态学报, 2013, **37**(8): 739 - 749.
- LIU Jun, YANG Qingpei, YU Dingkun, *et al.* Contribution of fine root to soil nutrient heterogeneity at two sides of



- the bamboo and broad-leaved forest interface [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2013, **37**(8): 739 – 749.
- [63] LI Zhenzhen, ZHANG Lin, DENG Bangliang, *et al.* Effects of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) invasions on soil nitrogen cycles depend on invasion stage and warming [J]. *Environ Sci Pollut Res*, 2017, **24**(32): 24989 – 24999.
- [64] 王奇赞, 徐秋芳, 姜培坤, 等. 天目山毛竹入侵阔叶林后土壤细菌群 16S rDNA V3 区片段 PCR 的 DGGE 分析 [J]. 土壤学报, 2009, **46**(4): 662 – 669.
- WANG Qizhan, XU Qiufang, JIANG Peikun, *et al.* DGGE analysis of PCR of 16s rDNA V3 fragments of soil bacteria community in soil under natural broadleaf forest invaded by *Phyllostachy pubescens* in Tianmu Mountain nature reserve [J]. *Acta Pedol Sin*, 2009, **46**(4): 662 – 669.
- [65] 何冬华, 沈秋兰, 徐秋芳, 等. 不同年限毛竹林土壤固氮菌群落结构和丰度的演变 [J]. 土壤学报, 2015, **52**(4): 934 – 942.
- HE Donghua, SHEN Qiulan, XU Qiufang, *et al.* Evolvement of structure and abundance of soil nitrogen-fixing bacterial community in *Phyllostachys edulis* plantations with age of time [J]. *Acta Pedol Sin*, 2015, **52**(4): 934 – 942.
- [66] 杨清培, 杨光耀, 宋庆妮, 等. 竹子扩张生态学研究: 过程、后效与机制 [J]. 植物生态学报, 2015, **39**(1): 110 – 124.
- YANG Qingpei, YANG Guangyao, SONG Qingni, *et al.* Ecological studies on bamboo expansion: process, consequence and mechanism [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, **39**(1): 110 – 124.
- [67] VAISAKH M N, PANDEY A. The invasive weed with healing properties: a review on *Chromolaena odorata* [J]. *Int J Pharm Sci Res*, 2012, **3**(1): 80 – 83.
- [68] MANGLA S, CALLAWAY R M. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants [J]. *J Ecol*, 2008, **96**(1): 58 – 67.
- [69] 肖博, 周文, 刘万学, 等. 紫茎泽兰入侵地土壤微生物对紫茎泽兰和本地植物的反馈 [J]. 中国农业科技导报, 2014, **16**(4): 151 – 158.
- XIAO Bo, ZHOU Wen, LIU Wanxue, *et al.* Feedback of *Ageratina adenophora* soil microbe on *A. adenophora* and native plants [J]. *J Agric Sci Technol*, 2014, **16**(4): 151 – 158.
- [70] 李会娜, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰和黄顶菊入侵对土壤微生物群落结构和旱稻生长的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2011, **19**(6): 1365 – 1371.
- LI Huina, LIU Wanxue, WAN Fanghao, *et al.* Effect of *Ageratina adenophora* (Spreng.) and *Flaveria bidentis* (Linn.) invasion on soil microbial community and *Oryza sativa* L. growth [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2011, **19**(6): 1365 – 1371.
- [71] 于文清, 万方浩, 何新华, 等. 土壤微生物增强了外来植物紫茎泽兰对本地植物种的竞争力 [J]. 生物安全学报, 2014, **23**(3): 156 – 164.
- YU Wenqing, WAN Fanghao, HE Xinhua, *et al.* Soil microbes enhance competition ability of the exotic *Ageratina adenophora* Sprengel against native plant species [J]. *J Biosaf*, 2014, **23**(3): 156 – 164.
- [72] BENNETT J A, CAHILL J F. Fungal effects on plant-plant interactions contribute to grassland plant abundances: evidence from the field [J]. *J Ecol*, 2016, **104**(3): 755 – 764.
- [73] 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]. *J Ecol*, 2005, **93**(5): 890 – 898.
- [74] BATTEN K M, SCOW K M, DAVIES K F, *et al.* Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands [J]. *Biol Invasions*, 2006, **8**(2): 217 – 230.
- [75] NIU Hongbang, LIU Wanxue, WAN Fanghao, *et al.* An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives [J]. *Plant Soil*, 2007, **294**(1/2): 73 – 85.
- [76] CALLAWAY R, NEWINGHAM B, ZABINSKI C A, *et al.* Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours [J]. *Ecol Lett*, 2010, **4**(5): 429 – 433.
- [77] KLIRONOMOS J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities [J]. *Nature*, 2002, **417**(6884): 67 – 70.