

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

于兴军 于丹 卢志军 马克平*

(武汉大学生命科学学院, 武汉 430072; 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093.

* 联系人, E-mail: kpma@ibcas.ac.cn)

摘要 测定了紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)重度入侵地土壤(对照于轻度入侵地土壤)的pH, 有机质, N, P, K养分状况和细菌群落特征(Biolog EcoPlateTM)的变化; 并通过紫茎泽兰的水浸提液处理土壤, 检测了紫茎泽兰对土壤细菌群落作用; 然后通过盆栽实验研究了土壤性质的改变对外来植物紫茎泽兰入侵过程的意义. 土壤性质分析结果表明, 2个样地间的土壤pH, 有机质, 全N, 全P和全K差异较小, 而重度入侵地土壤的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^+\text{-N}$ 和有效性P, K比轻度入侵地显著地提高, 2个样地间的土壤细菌群落结构存在明显的差异; 紫茎泽兰水浸提液处理的轻度入侵地土壤在细菌功能群结构上与原土壤存在较大差异, 而与重度入侵地土壤具有很高的相似性. 盆栽实验结果表明, 当生长于重度入侵地土壤时, 紫茎泽兰和三叶鬼针草的生长不受影响, 但本地植物生长受到明显的抑制, 在用活性炭除去土壤中可能残留的紫茎泽兰化感物质后, 仍然表现出相同的规律. 在以上结果中, 土壤养分状况的差异无法解释生长于二种土壤上的本地植物生长的差异, 而土壤细菌群落特征在样地间的变化与本地植物的生长表现出明显的相关性, 暗示着改变土壤细菌群落可能是紫茎泽兰入侵过程的一个重要组成部分. 土壤微生物群落可能在外来植物与本地植物的关系中起到了重要的“桥梁”的作用, 外来植物可以通过改变重度入侵地土壤微生物群落结构阻碍本地植物的生长和更新.

关键词 外来入侵植物 紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*) 土壤微生物群落 土壤养分

外来植物入侵已对全球的农业和自然生态系统的生产力和生态系统健康造成了严重的威胁. 为什么在原产地只是普通群落组成种的外来种, 而在入侵地却恣肆扩张呢? 人们常常用外来植物的繁殖、生活史和生理学特性来解释它的入侵性^[1-3], 但区域尺度的数据分析表明, 并非所有的入侵种都具有这些特征^[4,5]. “天敌释放学说”也被广泛的引用来说明外来植物的入侵现象, 提出入侵植物的成功入侵是因为入侵植物在入侵地逃避了它的天敌, 从而发挥了其潜在的竞争优势^[6,7]. 最近的研究进一步补充提出了外来种逃避的天敌也包括原产地的土壤病原菌等微生物成分^[8], 但引进天敌的生物防治实践并没有得到很好的结果^[7,9]. 长期以来, 一直有研究者试图通过外来入侵植物的化感作用来解释它的入侵机制^[10,11]. 最近, Callaway和Aschehou^[12]以及Bais等人^[13]的研究证明了外来种的化感作用是它入侵的“特殊的武器”, 更使人们惊讶的认识到化感作用在外来植物入侵中的地位.

外来植物与本地植物的关系是复杂的, 外来植

物可以通过化感作用直接对相邻的植物产生影响, 也可能通过化感作用或其他方式改变周围的某些环境因子的性质间接地对本地植物产生影响. 土壤是本地植物和外来植物共同的环境媒介. 有研究证明土壤的生物、非生物性质会受到外来入侵植物的影响^[14-16], 也有研究证明土壤生物、非生物性质会对外来植物的入侵进程产生影响^[17,18]. 然而, 由于土壤系统的复杂性和实验手段的限制, 缺乏实验基于生态学过程直接的研究外来植物入侵过程中“外来植物-土壤-本地植物”的生态反应机制. Callaway等人^[12,19]采用活性炭吸附的方法定量研究植物化感作用的实验, 为我们提供了操作、评价植物化感作用的手段, 使我们能够操作植物的化感作用, 研究“外来植物-土壤-本地植物”的生态反应过程中土壤成分的反应及其对外来种和本地植物的种间关系的影响, 探讨外来植物入侵的生态机制.

本研究选用的植物材料紫茎泽兰是菊科泽兰属植物, 原产于中美洲, 现在已出现在世界多个国家和地区, 尤其在澳大利亚、新西兰、美国(夏威夷)、日

本、印度和中国等国家, 已对入侵地区的森林、草地、农田等生态系统的健康和生物多样性造成了严重威胁, 成为不可忽视的世界性的入侵植物。中国的紫茎泽兰入侵主要发生于西南地区, 但目前该植物正以很快的速度向东向北扩展。紫茎泽兰的成功入侵, 通常被理解为紫茎泽兰逃离了原产地的天敌, 因而有许多地区从其原产地引入天敌(泽兰食蝇)进行生物防治^[20~22], 但都没有达到预期的效果^[23,24]。紫茎泽兰的化感作用作为其入侵力的一个原因也常常被研究^[25,26], Baruah等人^[27]还从紫茎泽兰植株提取液中分离并鉴定了其化感物质, 但是关于紫茎泽兰化感作用的研究并不能给它的入侵以一个令人信服的解释。以紫茎泽兰为对象研究其入侵的生态过程, 探索其成功入侵的生态机制, 不仅对于紫茎泽兰入侵地的科学管理具有重要的现实意义, 也将提高人们对外来植物入侵和管理的理解, 丰富生物入侵生态学理论。本实验中的本地鬼针草(*Bidens parviflora*)是研究地区自然群落的组成种; 三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)属于外来种, 和紫茎泽兰有相同的原产地, 现在也已经广布于中国西南地区, 但没有表现出过大的危害, 该种与本地鬼针草具有近似的生境要求。

1 材料与方法

() 野外调查。在中国西南地区的常绿阔叶混交林下设定 2 个临时样地调查野外条件下草本植被层中本地种和紫茎泽兰的生长状况。该地区位于东经 101°08′~102°15′, 北纬 26°05′~27°21′, 属亚热带干热河谷气候, 有明显干湿季节变化。两样地(样地 和样地)位置相邻近, 海拔均为 1900 m, 具有相同的地貌、地形特征, 相同的土壤起源、土壤发展历史和土壤类型。两样地曾经是植被组成和结构都相同的常绿阔叶林, 只是最近 20~30 年来的人为干扰使两样地混入不同比例的落叶树种, 样地 受到了较强的人为干扰, 上层林木中落叶树种比例较高; 而样地 人为干扰较轻, 常绿树种比例较高。两样地的群落主要树种组成均为润楠(*Machilus pingii*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis plaucoides*)、滇石栎(*Lithocarpus dealbatus*)、爆仗杜鹃(*Rhododendron spinuliferum*)、桤木(*Alnus cremastogyne*)、油茶(*Camellia oleifera*)、乌药(*Lindera strychnifolia*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等。两样地自最近 20~30 年来均被紫茎泽兰入侵, 但样地 的紫茎泽兰盖度较低(<10%), 故被确

定为轻度入侵样地; 而样地 紫茎泽兰盖度较高(>50%), 被确定为重度入侵样地。两样地大小均为 20 m×30 m, 在调查过程中在样地对角线上均匀设定 15 个 1×1 m²的样方, 调查每个样方的主要本地草本植物和紫茎泽兰的多度和高度, 计算每个样地的本地种的总多度和多样性指数(Shannon-Wiener index)。

() 土壤收集与栽培试验设计。在 2003 年 5 月, 分别在样地 和 内按“井”字设置取土样点, 使各点均匀分布于各样地内, 去除地面植被和地表凋落物, 收集 0~10 cm 土层土壤用于盆栽试验, 装盆之前按样地分别将所取的土壤充分混和。

分别播种紫茎泽兰、三叶鬼针草和本地鬼针草种子于 18 个装填了等量的重度入侵地土壤的塑料盆(上口直径 22 cm, 下口直径 15 cm, 高 25 cm), 以调查外来种覆盖下的土壤对外来种和本地种生长的作用(每个处理重复 6 次), 对照处理为轻度入侵地土壤。为了能与下面的活性炭处理试验相比较, 盆内土壤混入一定量的砂(土砂比为 4:1(体积比))。为了检测土壤中可能残留的紫茎泽兰化感物质的作用, 另分别播种紫茎泽兰、三叶鬼针草和鬼针草于 18 个装有混入活性炭的重度入侵地土壤的盆中(土炭比为 4:1(体积比)), 每个处理重复 6 次, 对照处理为轻度入侵地土壤混入活性炭。各盆播种量为紫茎泽兰 100 粒或三叶鬼针草 30 粒或鬼针草 30 粒。

在整个实验期间, 给予各处理相同的环境条件, 并供应充足的水分, 30 d 后定植为每盆 4 株目标植物, 其余全部去除。生长 4 个月后分别收获各植株, 将之分别根和茎各自于 80 °C 条件下烘干 48 h, 称重。

因为少量活性炭粉添加到土壤里可能改变基质的水分保持力, 我们设计一个实验检测 2 种生长媒介之间的土壤水分蒸发损失总量差异, 即设置 5 盆装入混砂土壤, 5 盆装入混活性炭土壤(每盆装土量同前面实验, 土砂或活性炭比例也同于前面实验)。所有盆在第 1 天供应充足的水, 称重, 在之后的连续 7 d 里不再供应水, 每天称重(直到盆内的土壤全干), 计算水分遗失的速率(水分质量占盆总质量的百分率)的降低, 比较混砂土壤和混活性炭土壤之间的水分蒸发速率差异。

() 土壤化学实验样品的采集与分析。2003 年 7 月, 在样地 和 内重新随机布设采样点 15 个(避开上述的取土点), 每个点采集土壤样品约 200 g 作为土壤化学分析之用, 取样前除去地面植物和凋落物,

取土深度 0~10 cm. 将各土壤样品分别风干、碾碎、拣去细根和石块, 然后过筛(2 mm), 备用. 土壤 pH 用电极法测定, 土壤悬浊液为土水比 1:2.5(质量比); 土壤有机质用重铬酸钾法测定; 土壤全 N 用凯氏定氮法测定, NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 用 2.0 mol/L KCl (土液比 1:4) 浸提, 用流动分析仪测定(流动分析仪 SANplus, 荷兰 Skalar 公司生产); 土壤全 P 用浓 HClO_4 和浓 H_2SO_4 (10:1, 体积比) 消煮-分光光度计比色法测定, 可溶性 P 用 Olsen 法测定. 土壤 K 用火焰光度法测定, 全 K 用氢氟酸-高氯酸溶液消煮, 可溶性 K 用 1 mol/L 醋酸铵浸提. 每个样品分析重复 3 次.

() 土壤微生物实验样品的采集与样品制备. 2003 年 7 月, 我们在 2 块样地用()所述方法分别采集 15 个样品(非根际, 除去活的或死的植物根, 采集深度 0~10 cm), 轻度入侵地每个点采集土壤样品约 800 g, 重度入侵地每个点采集土壤样品约 200 g, 取样时用封口塑料袋封好并暂存于已经预冷的便携冰箱中带回实验室. 分别取出上述土壤样品约 200 g(重度入侵地样品取全部), 过筛(2 mm)、去除根系和石子, 然后从中分别称取 100 g, 并随机地将同一样地的 5 个 100 g 样品混合在一起, 搅拌均匀, 然后从混合后的土壤样品中取 200 g 作为 1 个混合样品, 这样得到每个样地的混合样品 3 个, 将之密封保存于 4℃ 冰箱中, 一周内进行土壤微生物 Biolog 实验.

野外采集紫茎泽兰植物新鲜材料, 用便携冰箱带回实验室, 剪取各植株根系, 去除附带土壤和死亡根系, 称重, 按根系:水=1:100(质量比)的比例, 用去离子蒸馏水浸提 24 h, 然后将根系取出, 过滤浸提液, 并用去离子蒸馏水稀释, 制成原液的 100%, 10% 和 1% 浓度的稀释液.

称取每个轻度入侵地的土壤样品各 100 g, 并随机将 5 个样品均匀混合在一起, 得到 3 个 500 g 的混合样品(作为 3 个重复), 按同样的随机组合重复以上操作 3 次共得到 4 组的混合样品(每组各有 3 个重复), 分别作为 100%, 10% 和 1% 浓度的紫茎泽兰根浸提液处理组和对照组; 然后分别将以上各个混和样品放入 12 个 20 cm×20 cm 的消消毒的容器中, 按组分别喷洒上述的 100%, 10% 和 1% 浓度的紫茎泽兰根浸提液, 喷洒量为 100 mL/500 g 土壤, 使土壤持水量约在 50% 田间持水量, 然后盖好容器盖子, 放入已经

预热 25℃ 的恒温恒湿培养箱进行培养, 每天用适量的相应浓度的浸提溶液喷洒以维持土壤湿度在 50% 田间持水量, 72 h 后取出进行土壤微生物的 Biolog 实验.

() 微生物的 Biolog 实验. 称取 10 g 去除了根系和石块的保鲜土壤, 加入 100 mL 灭过菌的去离子水, 震荡(200 次/min) 10 min, 然后取混浊液 5 mL, 加入 45 mL 灭过菌的去离子水, 再震荡 (200 次/min) 10 min, 并按此法再重复 2 次, 即得到稀释 1000 倍的混浊液. 将混浊液离心 10 min(1500 r/min, 15℃), 静置 3 min, 取上清液接种到 BIOLOG EcoPlate™ 微平板的微孔内, 每孔 150 μL(BIOLOG EcoPlate™ 微平板, BIOLOG Inc., USA). 当可培养的细菌生长时, 碳源被氧化的量与相应细菌的活性成正比, 可以通过显色剂的颜色变化而定量, 通过这些可培养的土壤细菌代谢活性和代谢多样性来评价它的密度(多度)和功能多样性¹⁾. 将接种土壤细菌的微平板培养于 25℃ 培养箱, 每隔 24 h 用紫外分光光度计于 590 nm 读数(Multiskan MK3 LABSYSTEMS Finland), 于培养之后的 24, 48, 72, 96, 120 和 144 h 分别记录吸光度值. 根据测定结果, 参照 Biolog 公司产品推荐, 确定以培养 72 h 后的微生物代谢活性值作为土壤微生物特征值, 进行两样地土壤的比较分析. 土壤含水量和田间持水量的测定采用常规的烘干称重和风干称重的方法.

() 数据分析. 轻度入侵地和重度入侵地土壤的各种养分数据、两土壤及各个处理的微生物对各个 C 底物的代谢活性数据、各个盆栽处理的植物生长数据都符合正态分布, 用单因子方差分析 (SPSS 10.0) 对以上数据的进行两土壤间或不同处理间的差异显著性检验.

群落的生物多样性 Shannon-Wiener 指数计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i;$$

H' : Shannon-Wiener 指数; S : 群落中植物种总数; P_i : 种“ i ”个体数量占所有种个体总数的比例.

土壤细菌群落 Biolog 实验数据的主成分分析和聚类分析采用统计软件 SPSS 10.0.

1) <http://www.biolog.com>

2 结果

2.1 研究群落概况

在轻度入侵地草本植物层中,紫茎泽兰的平均密度为 11.3 株/m²,仅占接近草本植物层总密度的约 16%,种群平均高为 52.2 cm;本地种的平均密度为 59.8 株/m²,占到草本植物层总密度的约 84%,平均高为 13.3 cm. 在重度入侵地,紫茎泽兰的平均密度为 19.2 株/m²,占到草本植物层总密度的约 60%,种群平均高接近 120 cm;本地种的平均密度为 13.9 株/m²,只占到草本植物层总密度的约 38%,比轻度干扰地减少了 77%,平均高仅为 8.9 cm,比轻度干扰地减少了 33%. 可见,重度入侵地的本地草本植物无论在密度和高生长均比轻度入侵地受到更多的负的影响.

2.2 土壤化学性质

土壤养分分析显示出,重度入侵地的土壤 pH,有机质含量和土壤的全 N,全 P,全 K 含量与轻度入侵地差异均较小,方差分析不显著或刚刚达到临界的显著水平;而重度入侵地的土壤 NH₄-N, NO₃-N 和有效性 P,有效性 K 比轻度入侵地显著提高,方差分析显示均达到了极显著的差异 ($P < 0.001$ 或 0.01) (表 1).

2.3 土壤微生物培养

重度入侵和轻度入侵样地土壤的 Biolog 实验结果(AWCD 值)显示出两样地的土壤细菌群落对不同碳源的代谢功能格局的显著差异(图 1). Fisher's LSD 分析结果显示,重度入侵地土壤的细菌群落对 Pyruvic Acid Methyl Ester, D-Cellobiose, N-Acetyl-D-Glucosamine, 2-Hydroxy-Benzoic Acid, α -Ketobutyric-Acid, L-Threonine, Putrescin 等酸类物质的代谢能力显著高于轻度入侵地土壤细菌群落,而轻度入侵地

土壤细菌群落对 α -D-Lactose, β -Methyl-D- Glucoside, D-Xylose, i-Erythritol 等糖、醇类物质的代谢能力显著高于重度入侵地土壤细菌群落.

主成分分析结果反映出两土壤材料的微生物功能群结构存在较大的差异(2 个主因子 PC1, PC2 的特征值之和达到总方差的 67%,其中 PC1 因子的特征值达到总方差的约 44%)(图 2).

紫茎泽兰水浸提液处理过的轻度入侵地土壤的细菌群落对不同碳源的代谢功能结构与对照的轻度入侵地土壤产生了一定差异(图 3),而且这一差异随所用浸提液浓度的升高而增大;Fisher's LSD 分析结果显示,100%紫茎泽兰水浸提液处理的土壤细菌群落对 Glycogen, D-Cellobiose, N-Acetyl-D-Glucosamine, Glucose-1-Phosphat, γ -Hydroxybutyric Acid, α -Ketobutyric-Acid, L-Threonine, Putrescin, α -D-Lactose, β -Methyl-D-Glucoside, D-Xylose, i-Erythritol 等碳源的代谢能力与对照存在显著差异.

主成分分析结果显示出(图 4),紫茎泽兰水浸提液(100%)处理的轻度入侵地土壤在微生物群落水平的代谢特征上与轻度入侵地土壤产生了较大差异,而与重度入侵地土壤差异接近(2 个主因子 PC1, PC2 的特征值之和达到总方差的 63%,其中 PC1 因子的特征值达到总方差的约 41%).

聚类分析结果也显示出,紫茎泽兰水浸提液(100%)处理的轻度入侵地土壤的微生物群落水平的代谢特征与重度入侵地土壤具有较高的相似性,而与轻度入侵地土壤具有明显的差异(图 5).

2.4 栽培试验

当生长于混有砂的重度入侵地土壤时,本地鬼针草的生物量比生长在混有砂的轻度入侵地土壤显著降低($F_{(1,11)} = 9.158$, $P < 0.001$);而外来种紫茎泽兰

表 1 两样地土壤化学性质的比较^{a)}

土壤化学性质	轻度入侵地	重度入侵地	df	F 值
pH	6.14 $\pm$ 0.0794	5.926 $\pm$ 0.0547	1,29	1.923*
C/g $\cdot$ kg ⁻¹	65.869 $\pm$ 3.8658	71.099 $\pm$ 3.2185	1,29	0.881 ^{NS}
N/g $\cdot$ kg ⁻¹	5.061 $\pm$ 0.2288	5.776 $\pm$ 0.2963	1,27	3.114*
NO ₃ -N/mg $\cdot$ kg ⁻¹	11.369 $\pm$ 1.4180	43.907 $\pm$ 4.2194	1,29	56.532***
NH ₄ -N/mg $\cdot$ kg ⁻¹	17.329 $\pm$ 2.0899	26.822 $\pm$ 2.5729	1,28	8.413**
全P/g $\cdot$ kg ⁻¹	0.847 $\pm$ 0.0371	0.704 $\pm$ 0.0305	1,27	9.480**
有效P/mg $\cdot$ kg ⁻¹	1.770 $\pm$ 0.2588	5.953 $\pm$ 0.3829	1,25	75.635***
全K/g $\cdot$ kg ⁻¹	4.608 $\pm$ 0.3688	3.807 $\pm$ 0.2691	1,29	0.999**
速效K/mg $\cdot$ kg ⁻¹	25.038 $\pm$ 1.7834	47.057 $\pm$ 3.2685	1,27	32.047***

a) 平均值 $\pm$ SE. *示 $P < 0.05$, **示 $P < 0.01$, ***示 $P < 0.001$, NS 示 $P > 0.05$

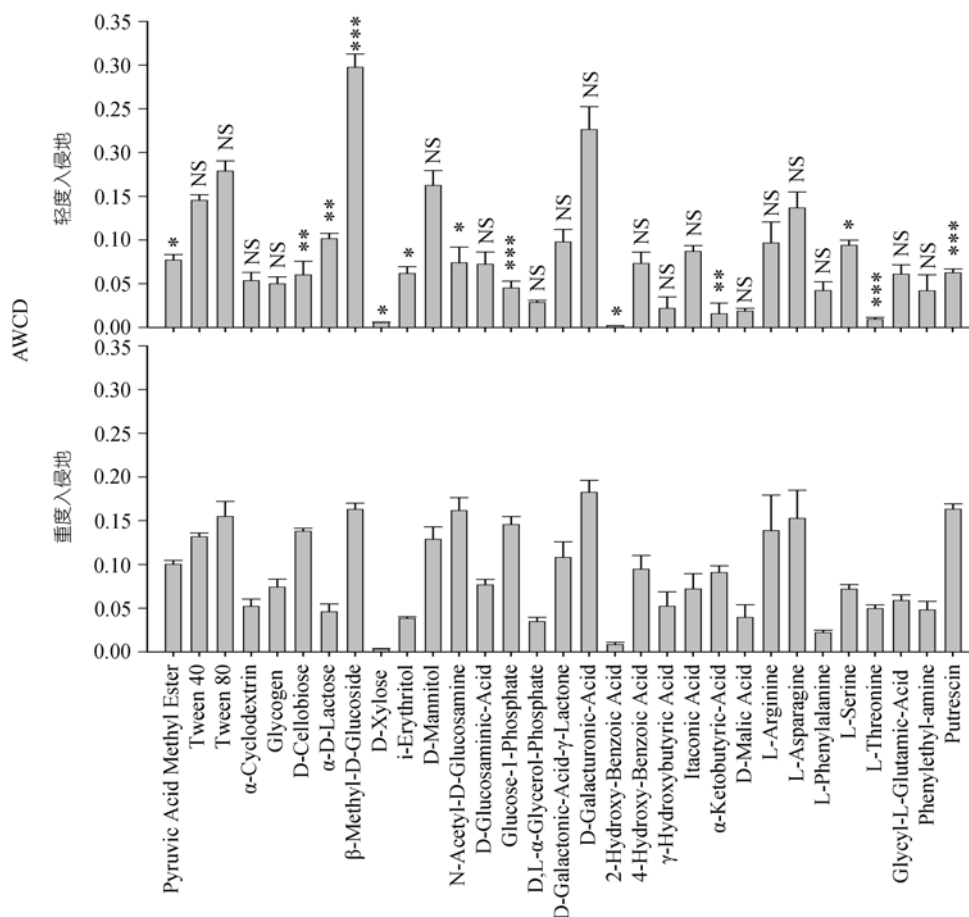


图1 不同样地的土壤细菌群落对31种碳底物代谢反应的AWCD值比较

图中所示为开始培养后72 h的结果。*示 $P < 0.05$, **示 $P < 0.01$, ***示 $P < 0.001$, NS示 $P > 0.05$

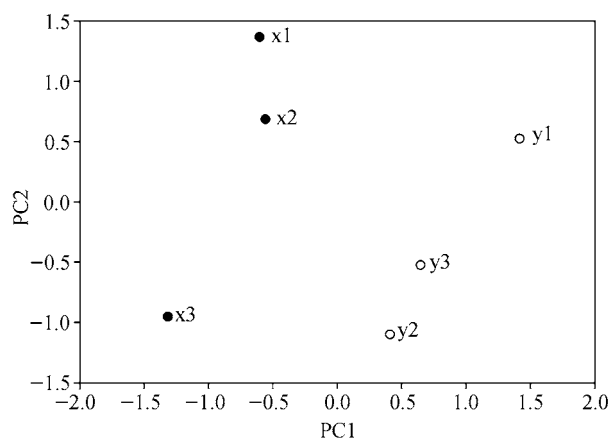


图2 不同样地的土壤细菌群落的代谢强度的主成分分析
图中所示为开始培养后72 h的结果。x1, x2, x3分别为轻度入侵地的土壤样品; y1, y2, y3分别为重度入侵地的土壤样品

和三叶鬼针草生物量在两土壤之间均没有显著差别 ($F_{(1,11)} = 0.198$, $P_{\text{紫}} > 0.05$; $F_{(1,11)} = 0.458$, $P_{\text{三}} > 0.05$; 图6)。

当生长于混有活性C的重度入侵地土壤时, 紫茎泽兰和三叶鬼针草的生物量比生长于混砂处理的重度入侵地土壤时略有降低, 但差异均不显著 ($F_{(1,11)} = 0.015$, $P > 0.05$; 图1); 而本地鬼针草的生物量比生长在混砂的重度入侵地土壤时有所提高, 但比生长于活性C处理的轻度入侵地土壤低约40%, 差异极显著 ($F_{(1,11)} = 8.040$, $P < 0.001$; 图6)。

在7 d的土壤水分蒸发损失总量实验中, 混砂的土壤比加炭的土壤的水分蒸发速度快, 可是该活性炭的添加对水分损失速率的作用并不显著 ($F_{(1,9)} = 0.571$, $P > 0.05$), 说明活性炭本身的作用没有对土壤性质产生过大的影响, 这一结果在Ridenour和Callaway^[19]的研究中也得到证实。

3 讨论

很多研究表明外来植物的入侵会提高或降低入侵地土壤的肥力水平^[16,28,29]。对于紫茎泽兰, 有实验

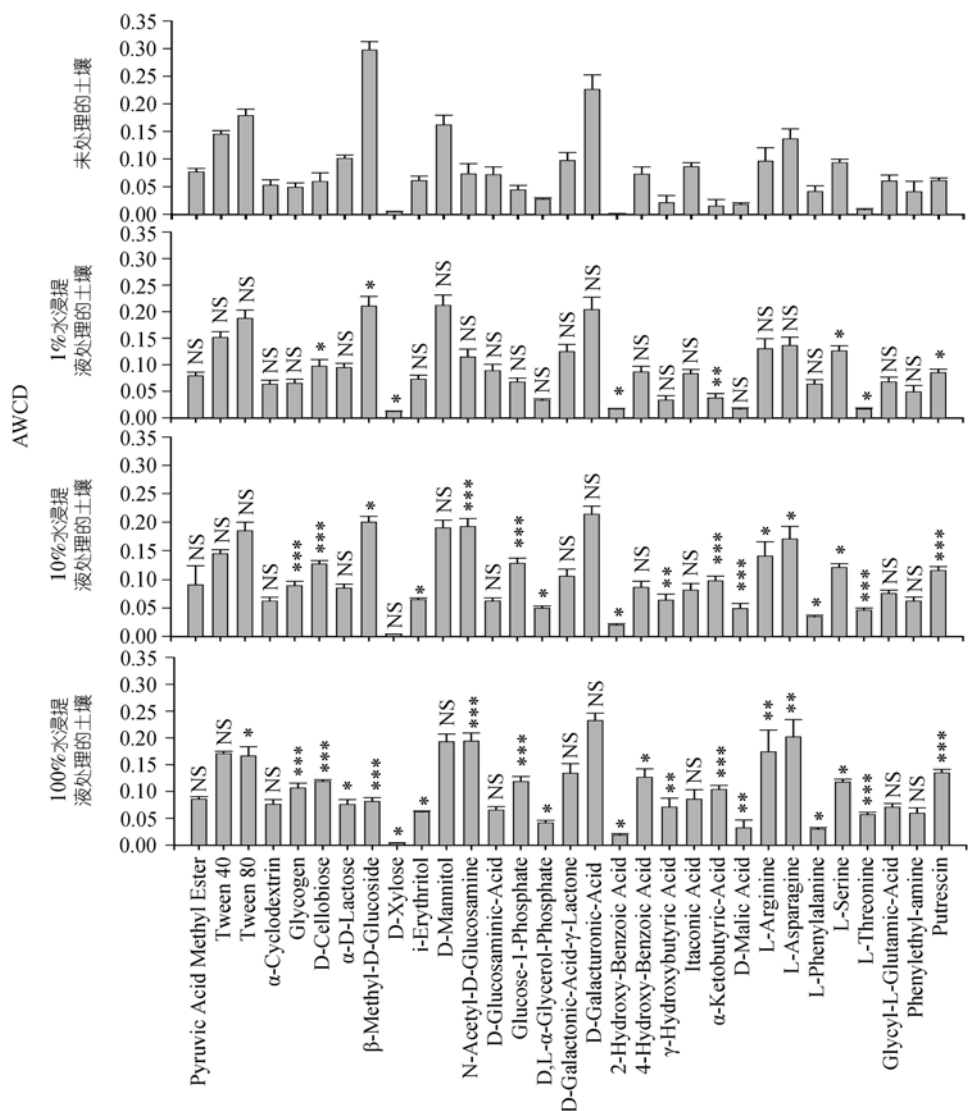


图 3 不同浓度紫茎泽兰水浸提液处理的土壤细菌群落对 31 种碳底物代谢反应的 AWCD 值比较
图中所示为开始培养后 72 h 的结果。*示 $P < 0.05$, **示 $P < 0.01$, ***示 $P < 0.001$, NS 示 $P > 0.05$

表明它生长迅速、可以积累大量的养分，并因此推测它通过消耗大量的土壤养分而阻碍本地植物的生长，形成生物入侵^[30]，但我们的研究结果显示，紫茎泽兰重度入侵地土壤的有效性氮、磷、钾含量均比轻度入侵地显著地提高，无法对这一推论提供有效的支持。

外来入侵植物多具有生长速度快和养分吸收能力强的特性，较高的土壤养分水平可以促进入侵种的快速生长，有利于外来种的入侵和扩散^[31,32]。但我们的盆栽实验结果表明，生长于土壤有效养分水平较高的重度入侵地土壤的外来植物紫茎泽兰和三叶鬼针草并没有比生长于养分水平较低的轻度入侵地

土壤时获得更高的生长优势。相反，生长于重度入侵地土壤的本地鬼针草比生长于轻度入侵地土壤时受到严重的生长抑制，两土壤养分状况的差异不能解释重度入侵地土壤对本地种的这种抑制作用。

紫茎泽兰的化感物质可能会残留于土壤，并对本地植物种的生长发生阻碍作用。但我们的活性炭添加实验表明，残留于土壤的紫茎泽兰化感作用物质只有很小的作用，即使去除重度入侵地土壤中可能存在的紫茎泽兰的化感物质的影响^[19]后，生长于重度入侵地土壤的本地种生物量仍然低于生长于轻度入侵地土壤约 40%。

在特定的生境内，由于长期的共同发展，土壤微

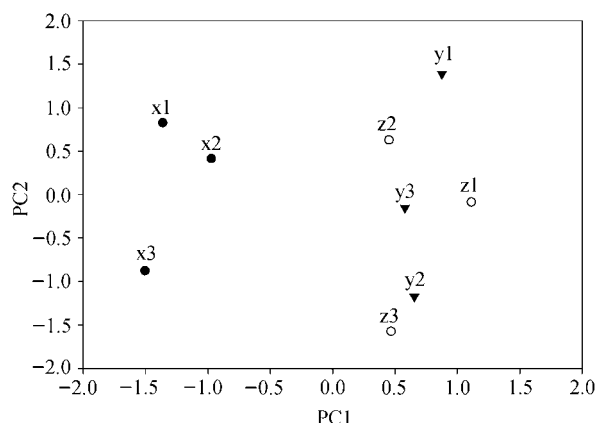


图4 100%水浸提液处理的土壤与轻度入侵地和重度入侵地土壤的细菌群落的代谢特性的主成分分析

图中所示为开始培养后72 h的结果。x1, x2, x3为轻度入侵地的土壤样品; y1, y2, y3为重度入侵地的土壤样品; z1, z2, z3为100%水浸提液处理的土壤样品

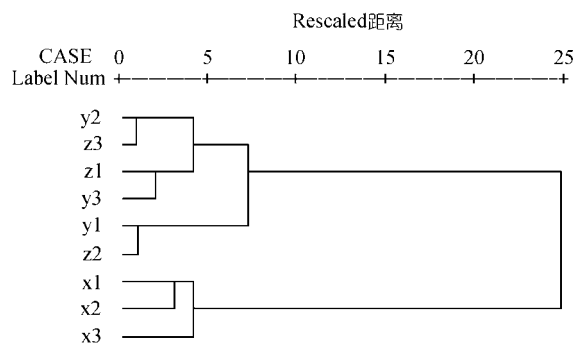


图5 100%水浸提液处理的土壤与轻度入侵地和重度入侵地土壤的细菌群落的代谢特性的聚类分析树形图

图中所示为开始培养后72 h的结果。x1, x2, x3为轻度入侵地土壤; y1, y2, y3为重度入侵地土壤; z1, z2, z3为100%水浸提液处理的轻度入侵地土壤

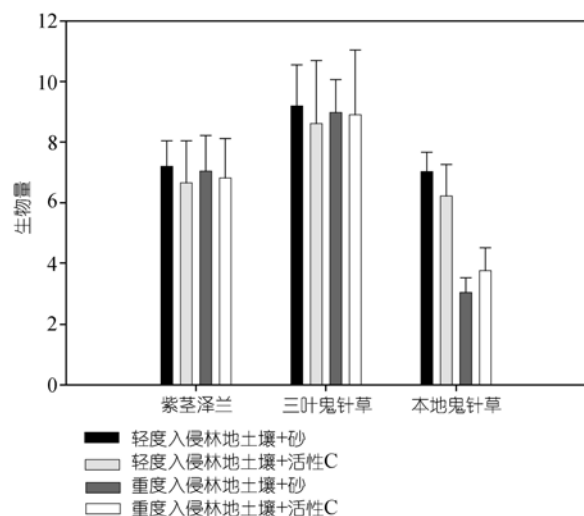


图6 各植物的生物量在不同土壤处理间的比较 (平均值 $\pm$ SE)

生物群落可以形成与本地植物相对协调稳定的生态关系^[33], 但土壤微生物群落又是易变的, 它会受到植物群落多样性变化和外来植物入侵的影响^[15,34,35]. 本研究用Biolog EcoPlate™方法检测到紫茎泽兰重度入侵地土壤细菌群落比轻度入侵地发生了代谢功能结构上改变, 虽然该方法检测到的只是土壤中的小部分微生物(可培养的细菌)群落, 但其结果可以给我们一个有意义的指示——重度入侵地土壤微生物群落在组成结构相对于轻度入侵地土壤发生了显著的变化。

有研究表明, 一些土壤微生物的介入会提高外来植物的竞争优势, 对外来植物和本地植物的种间关系产生影响^[36~38]. 我们的盆栽实验中, 在排除了土壤养分和残留的紫茎泽兰化感物质的影响之后, 生长于重度入侵地土壤的本地鬼针草的生长抑制结果与该土壤的微生物功能群的变化显示出引人注目的关联. 紫茎泽兰植株的水浸提液处理轻度入侵地土壤的实验进一步证明了紫茎泽兰的入侵创造了不同于本地自然土壤的重度入侵地土壤的微生物群落构成. 这一实验结果暗示着一个可能的生物入侵的机制: 在外来植物与本地植物的关系中, 土壤细菌群落可能起到了桥梁的作用; 外来种通过改变了入侵地土壤的微生物群落结构, 破坏了本地种植物与土壤微生物之间经过长期历史形成的平衡的共生关系, 影响本地种的生长和种群的更新, 使自身间接的获得了偏利, 形成成功入侵. 这一结果也提示我们, 土壤微生物的效应往往具有长期性, 其损伤可能是不易恢复的, 入侵植物改变土壤微生物群落功能结构对自然生态系统是非常广泛而严重的环境污染, 它可能是农业或自然生态系统的外来种治理和自然植被恢复重建的一个巨大障碍。

因为紫茎泽兰的入侵通过破坏土壤的性质阻碍了本地植物的生长和更新, 所以目前针对紫茎泽兰所采用的机械、化学和生物防治等片面的治理措施都难以取得理想的效果, 而通过人为促成的本地植物替代控制修复土壤可能是有效管理的关键. 自然生态系统是极复杂的, 其中的任何生物、非生物因素都不是独立的, 所以从个别因素研究生物入侵的机制必然是不完整的, 只有从系统的观念出发, 研究生物入侵的生态过程, 才有可能对生物入侵进行科学合理的解释。

致谢 感谢中国科学院植物研究所耿玉英老师、桑卫国博士、高贤明博士、李芊博士生和米湘成博士在实验设计和论文撰写过程中给予的无私帮助。感谢四川省攀枝花市林业局、攀枝花市务本乡政府在实验基地建设中的支持。本工作为中国科学院知识创新工程重大资助项目(批准号: KSCX1-SW-13-0X-0X)。

参 考 文 献

- Rejmanek M, Richardson D M. What attributes make some plant species more invasive? Ecology, 1996, 77(6): 1655~1661
- Reichard S H, Hamilton C W. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. Conservation Biology, 1997, 11(1): 193~203[DOI]
- Schweitzer J A, Larson K C. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. J Torrey Bot Soc, 1999, 126(1): 15~23
- Pysek P, Prach K, Smilauer P. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: Pysek P, prach K, rejmanek M, et al. eds. Plant Invasions-General Aspects and Special Problems. Amsterdam: SPB Academic publishing, 1995. 39~60
- Williamson M H, Fitter A. The characters of successful invaders. Biol Conserv, 1996, 78: 163~170[DOI]
- Wolfe L M. Why alien invaders succeed: Support for the Escape-from-enemy Hypothesis. Am Nat, 2002, 160(6): 705~711[DOI]
- Crawley M J. The population dynamics of plants. In: Hassell M P, May R M, eds. Population Regulation and Dynamics. London: Royal Society, 1990. 3~18
- Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, et al. Soil biota and exotic plant invasion. Nature, 2004, 427(6976): 731~733[DOI]
- Strong D R, Lawton J H, Southwood R. Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms. Oxford: Blackwell Scientific Inc. 1984
- Muir A D, Majak W. Allelopathic potential of diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*) extracts. Can J Plant Sci, 1983, 63: 989~996
- 王大力, 祝心如. 三裂叶豚草的化感作用研究. 植物生态学报, 1996, 20(4): 330~337
- Callaway R M, Aschehoued E T. Invasive Plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. Science, 2000, 290(5491): 521~523[DOI]
- Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, et al. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. Science, 2003, 301(5638): 1377~1380[DOI]
- McLean M A, Parkinson D. Changes in structure, organic matter and microbial activity in pine forest soil following the introduction of *Dendrobaena octaetra* (*Oligochaeta Lumbricidae*). Soil Biol Biochem, 1997, 29(3-4): 537~540[DOI]
- Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Haeggbloom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. Ecology, 2002, 83(11): 3152~3166
- Mack M C, D'Antonio C M. Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. Ecol Appl, 2003, 13(1): 154~166
- Ehrenfeld J G, Kourtev P, Huang W Z. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. Ecol Appl, 2001, 11(5): 1287~1300
- Ehrenfeld J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. Ecosystems, 2003, 6(6): 503~523[DOI]
- Ridenour W M, Callaway R M. The relative importance of allelopathy in interference: The effects of an invasive weed on a native bunchgrass. Oecologia, 2001, 126(3): 444~450[DOI]
- Bess H A, Haramoto F H. Biological control of Pamakani (*Eupatorium adenophorum*) in Hawaii by a tephritid gall fly (*Procecidochares utilis*). 2. Population studies of the weed, fly and parasites of the fly. Ecology, 1959, 40: 244~249
- Dodd A P. Biological control of *Eupatorium adenophorum* in Queensland. Aust J Sci, 1961, 23: 356~365.
- Erasmus D J, Bennett P H, van Staden J. The effect of galls induced by the gall fly *Procecidochares utilis* on vegetative growth and reproductive potential of crofton weed (*Ageratina adenophora*). Ann Appl Biol, 1992, 120(1): 173~181
- Auld B A, Martin P M. The autoecology of *Eupatorium adenophorum* Spreng in Australia. Weed Res, 1975, 15: 27~31
- Julien M H. Biological Control of Weeds: A World Catalogue of Agents and their Target Weeds. United Kingdom: Commonwealth Agricultural Bureau, Commonwealth Institute of Biological Control, Farnham Royal, Slough, 1982. 108
- Tripathi R S, Singh R S, Rai J P N. Allelopathic potential of *Eupatorium adenophorum*, a dominant ruderal weed of Meghalaya India. Proc Indian Natl Sci Acad PtB: Biol Sci, 1981, 47(3): 458~465
- 和爱军, 刘伦辉. 紫茎泽兰浸提液对几种植物发芽的影响. 杂草学报, 1990, 4(4): 35~38
- Baruah N C, Sarma J C, Sarma S, et al. Seed germination and growth inhibitory cadinenes from *Eupatorium adenophorum* Spreng. J Chem Ecol, 1994, 20(8): 1885~1892
- Tiedemann A R, Klemmedson J O. The influence of western juniper development on soil nutrient availability. Northwest Sci, 1995, 69(1): 1~8
- Standish R J, Williams P A, Robertson A W, et al. Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in warm temperate lowland forest remnants. Biological Invasions, 2004, 6(1): 71~81[DOI]
- 赵国鼎, 马云萍. 云南省紫茎泽兰的分布与危害的调查研究. 杂草学报, 1989, 3(2): 37~40
- Huenneke L, Hamburg S P, Koide R, et al. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. Ecology, 1990, 71(2): 478~491
- Grubb P J. Root competition in soil of different fertility: A paradox resolved? Phytocoenologia, 1994, 24: 495~505
- Misaghi I J, Olsen M W. Underground Allies Aid Farmers. Arizona Land and People, 1982, 33(2): 6~9
- Zabinski C A, Gannon J E. Effects of recreational impacts on soil bacteria communities. Environmental Management, 1997, 21(2): 233~238[DOI]
- Andre S, Heyer A H, Schmid B. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. J Ecol, 2000, 88: 988~998[DOI]
- Marler M J, Zabinski C A, Callaway R M. Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. Ecology, 1999, 80(4): 1180~1186
- Callaway R M, Newingham B, Zabinski C A, et al. Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbors. Ecol Lett, 2001, 4(5): 429~433[DOI]
- Klironomos J. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. Nature, 2002, 417(6884): 67~70[DOI]

(2004-11-15 收稿, 2005-04-11 收修改稿)