

# 土壤遗留效应对两种入侵植物幼苗生长和竞争的影响

代婉婷<sup>1</sup>, 倪馨莹<sup>1,2</sup>, 赵彩云<sup>1\*</sup>

1. 中国环境科学研究院生态研究所, 北京 100012

2. 兰州大学生命科学学院, 甘肃 兰州 730000

**摘要:** 外来植物入侵对自然保护区的生物多样性造成了严重的威胁, 掌握影响入侵植物成功定殖的关键因素对于其防控具有重要意义。植物入侵后会产生土壤遗留效应, 这种效应会影响自身和其他入侵植物的萌发生长和竞争关系。该研究以两种外来入侵植物——飞机草 (*Chromolaena odorata*) 和鬼针草 (*Bidens pilosa*) 为研究对象, 以广西恩城国家级自然保护区为研究区域, 以飞机草入侵野外驯化的土壤为研究材料, 设置飞机草未入侵 (盖度为 0%)、轻度入侵 (盖度 < 50%)、中度入侵 (盖度 50%~90%) 以及重度入侵 (盖度 > 90%) 四种处理的灭菌与未灭菌土壤对比试验, 探究飞机草驯化后产生的土壤遗留效应对两种入侵植物萌发、生长以及竞争的影响。结果表明: ①与未灭菌土壤相比, 灭菌土壤中飞机草仅发芽, 鬼针草的发芽率、株高、根长和生物量分别降低了 63.9%、68.9%、58.1% 和 95.9%。②飞机草轻度入侵下的土壤微生物对鬼针草产生抑制作用, 中度和重度入侵对其有促进作用, 表明土壤遗留效应驱动了飞机草与鬼针草之间的入侵熔毁。③相对竞争强度 (RCI) 指数表明, 共同入侵下, 无论土壤灭菌还是未灭菌, 鬼针草在入侵初期的竞争力均高于飞机草, 且在飞机草中度和重度入侵下的土壤中鬼针草竞争能力更强。研究显示, 由微生物介导的土壤遗留效应在外来植物入侵过程中起重要作用, 并且入侵植物对土壤微生物的改变促进了其他外来植物的定殖与入侵。

**关键词:** 土壤遗留效应; 飞机草; 鬼针草; 入侵程度; 入侵熔毁; 相对竞争强度

中图分类号: X36; S154.1 文章编号: 1001-6929(2024)10-2278-10

文献标志码: A

DOI: 10.13198/j.issn.1001-6929.2024.05.14

## Soil Legacy Effects on Seedling Growth and Competition of Two Invasive Alien Plants: *Chromolaena odorata* and *Bidens pilosa*

DAI Wanting<sup>1</sup>, NI Xinying<sup>1,2</sup>, ZHAO Caiyun<sup>1\*</sup>

1. Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

2. School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu 730000, China

**Abstract:** Invasive alien plants pose a serious threat to biodiversity of natural reserves, and understanding the key factors influencing their successful colonization is crucial for their management. Invasive alien plants can lead to soil legacy effects, which impact the germination, growth, and competitive abilities of themselves and other invasive plants. This study selected two invasive plants, *Chromolaena odorata* and *Bidens pilosa*, within Encheng National Nature Reserve in Guangxi as research objects. We conducted a comparative experiment using soil from the areas invaded by *C. odorata*. Four levels of soil invasion by *C. odorata*, including no invasion (0%), light invasion (<50%), moderate invasion (50%-90%), and heavy invasion (>90%), along with soil sterilization, to explore the effects of soil microorganisms following the domestication of *C. odorata* on the germination, growth and competition of two invasive alien plants. Our results indicated that: (1) Compared with the unsterilized soil, only *C. odorata* germinated, and the germination rate, plant height, root length and biomass of *B. pilosa* were reduced by 63.9%, 68.9%, 58.1% and 95.9%, respectively. (2) The microbial communities in lightly invaded soil showed suppressive effects on *B. pilosa*, while the microbial communities in the moderately and heavily invaded soil showed promoting effects, indicating that soil legacy effects are responsible for driving the invasive meltdown between *C. odorata* and *B. pilosa*. (3) The relative competition intensity (RCI) index indicated that regardless of soil sterilization, *B. pilosa* exhibited higher competitiveness than *C. odorata* in the early stages of invasion, with stronger competitiveness in moderately or heavily invaded soil. These findings

收稿日期: 2024-03-21 修订日期: 2024-05-21

作者简介: 代婉婷(2000-), 女, 河南商丘人, [dwt526@163.com](mailto:dwt526@163.com)

\* 责任作者: 赵彩云(1977-), 女, 山西晋城人, 研究员, 博士, 主要从事生物安全与生物多样性保护研究, [zhaocai@cares.org.cn](mailto:zhaocai@cares.org.cn)

基金项目: 国家重点研发计划项目 (No.2016YFC1201100)

Supported by National Key Research and Development Program of China (No.2016YFC1201100)

highlight the crucial role of soil legacy effects mediated by microorganisms in invasive alien plants invasion. Changes in soil microorganisms due to invasive alien plants are responsible for promoting the colonization and invasion of other alien plant species.

**Keywords:** soil legacy effects; *Chromolaena odorata*; *Bidens pilosa*; invasion degree; invasional meltdown; relative competition intensity

外来入侵植物威胁着入侵地的生物多样性和生态安全,特别是自然保护区<sup>[1-3]</sup>。外来植物入侵是一个渐进的过程,土壤微生物在其成功入侵过程中起着关键作用<sup>[4-6]</sup>。研究发现,外来入侵植物进入新环境时往往会与土壤微生物产生正向反馈,这种优势会随着入侵程度的上升而减弱,逐步转变为中性甚至负反馈<sup>[7]</sup>。土壤遗留效应是指外来植物的入侵会改变入侵地土壤微生物群落的结构和功能,从而影响后续植物的生长和繁殖<sup>[8-10]</sup>。例如,入侵植物能积累土壤中本地植物病原体<sup>[11-12]</sup>、菌根真菌<sup>[11,13-15]</sup>或固氮细菌<sup>[16-17]</sup>等微生物,影响与其他植物的竞争,从而促进其成功入侵。已有研究表明,土壤遗留效应会增加后续外来植物成功入侵的概率<sup>[18-19]</sup>,如入侵植物的相互作用会引发土壤微生物的正向反馈,导致更严重的共同入侵<sup>[20-22]</sup>。一种外来植物能促进其他外来植物建立和生长的现象被称为入侵熔断(invasional meltdown),已有研究证明入侵熔断对于外来植物的成功入侵至关重要<sup>[9,23-24]</sup>。但目前很少有研究探讨外来植物不同入侵程度下的土壤遗留效应对自身及后续入侵植物生长的影响。

自然保护区是生物多样性保护的重点区域,但同时也面临着严重的植物入侵问题<sup>[1-2,25]</sup>。广西恩城国家级自然保护区生物多样性丰富,气候条件优越,该保护区与越南接壤,其特殊的地理位置有利于外来植物的传播扩散<sup>[26]</sup>。近些年来该保护区内人类干扰频繁,生境破碎化严重,加剧了外来植物的入侵<sup>[27]</sup>,尤其是飞机草(*Chromolaena odorata*)和鬼针草(*Bidens pilosa*)。飞机草是菊科多年生草本植物,是入侵性极强的外来物种,现已成为全球公认的恶性入侵性杂草之一<sup>[28-31]</sup>,其入侵常与另一种外来植物鬼针草伴生<sup>[26,32-33]</sup>。鬼针草是菊科一年生草本植物,结实量高且质量轻,种子萌发率高,具有强大的竞争力<sup>[34]</sup>。笔者在前期野外调查中发现,该保护区内常见这两种入侵植物形成的单优群落或严重的共同入侵现象。已有许多研究表明,飞机草入侵后会产生土壤遗留效应,积累土壤病原体以抑制本地植物的生长<sup>[10,35]</sup>,或是增加与土壤养分循环相关的微生物数量以促进其生长竞争<sup>[20,33,36]</sup>,但目前关于飞机草和鬼针草共同入侵和种间竞争的研究较少,且并不清楚二者的入侵是否支持入侵熔断。

该研究以广西恩城国家级自然保护区为研究区

域,主要探讨飞机草不同入侵程度土壤的灭菌和未灭菌处理对单一栽培及混种栽培中飞机草和鬼针草萌芽生长的影响,以及在混种栽培中飞机草和鬼针草的竞争关系。本研究拟回答以下几个问题:飞机草土壤遗留效应是否会促进其本身的生长;飞机草土壤遗留效应是否会促进鬼针草入侵,且两个入侵种之间是否存在入侵熔断;飞机草和鬼针草共存时,飞机草土壤遗留效应对两个入侵种幼苗萌芽和生长以及竞争强度会产生怎样的影响。该研究结果可为保护区飞机草和鬼针草共同入侵防控技术研发提供理论依据,也为其他外来植物共同入侵研究提供了思路。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于广西恩城国家级自然保护区撂荒地生境(106°58'16"E~107°15'36"E、22°36'29"N~22°50'05"N),为飞机草和鬼针草严重入侵区域。该区位于广西壮族自治区西南部大新县,属于热带季风气候,季风分明,年均气温 21.3℃,年降水量 1 362 mm,降水量季节分布不均,干湿季分明<sup>[27]</sup>。

### 1.2 样品采集

根据采样点飞机草的入侵趋势和生长盖度,在研究区域内设置 5 个样地,样地间距 10 m 左右,每个样地设置 4 种入侵程度,分别是未入侵(盖度 0%)、轻度入侵(盖度<50%)、中度入侵(盖度 50%~90%)以及重度入侵(盖度>90%)。每个入侵程度设置 5 个 1 m×1 m 的样方,样方间距 10 m 左右,共设置 20 个样方。2022 年 7 月,进行土壤采集。在每个样方内去除凋落物后收集土壤(五点采样法,深度为 0~25 cm,取样范围直径为 10 cm),将每个入侵程度的 5 个子样本彻底混合后均质,形成复合样品后带回实验室。2022 年 11 月,在研究区域内于飞机草和鬼针草生长末期采集成熟饱满的种子,自然风干后置于 4℃冰箱内保存备用。

### 1.3 实验设计

#### 1.3.1 土壤处理

该实验设置灭菌和未灭菌两种土壤处理方式。带回实验室的土壤均匀混合后过筛,去除碎石块和植物根系,将 4 种入侵程度的土壤样本均分为 2 份,一份保存用于直接种植,另一份用立式高压蒸汽锅灭菌 3 次。灭菌条件为 121℃(0.1~0.2 MPa)、30 min,

每次灭菌间隔 24 h。

### 1.3.2 温室实验

实验地点位于北京市中国环境科学研究院温室 (116°24'36"E、40°02'24"N)。全部使用从野外带回的土壤,将 700 mL 的未灭菌土或灭菌土放置于容积 1.8 L 的花盆,每个花盆均匀播种 30 粒种子。种植前将飞机草和鬼针草的种子用 35~40 °C 的温水浸泡 12 h 以打破休眠。定苗前每隔 24 h 浇一次水,定苗后每隔 48 h 浇一次水。种植期间温度设置为 25~35 °C,湿度设置为 45%~50%。实验为期 5 个月。

该实验共设置 3 种栽培类型,包括飞机草单独种植、鬼针草单独种植以及二者共同种植。每盆最终保留 2 个植株,两组单独种植分别用于评估飞机草不同入侵程度的土壤微生物对飞机草和鬼针草生长的影响,混种栽培用于评估土壤微生物对两种入侵植物竞争的影响。该实验共设置 2 种土壤处理方式(灭菌、未灭菌)、3 种栽培类型(单独种植飞机草、单独种植鬼针草、飞机草和鬼针草混种)以及 4 种入侵程度(未入侵、轻度入侵、中度入侵、重度入侵)的土壤,每个处理设置 5 个重复,共计 120 盆(见图 1)。

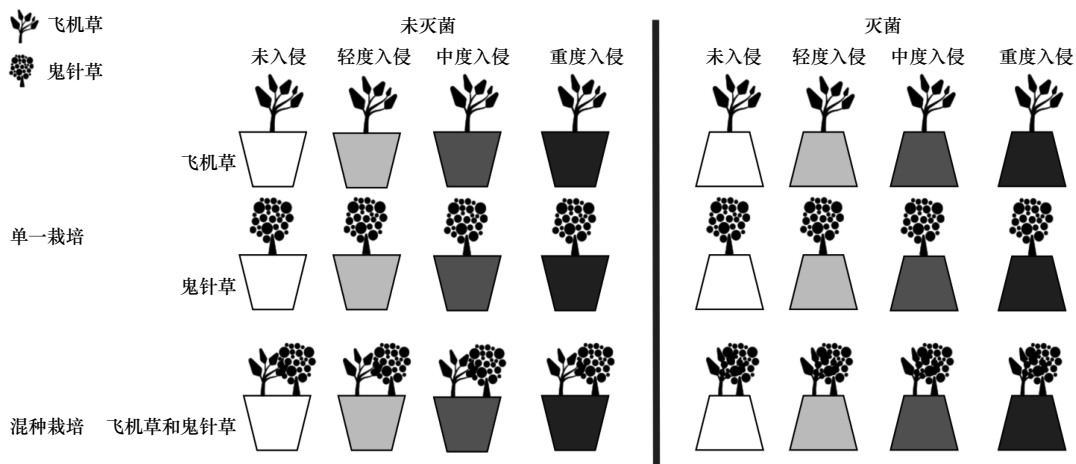


图 1 实验设计示意

Fig.1 Diagrammatic drawing of experimental design

## 1.4 测量指标

### 1.4.1 发芽测定指标

盆中第一颗种子发芽后,连续记录 30 d 内种子的发芽数量,计算不同处理条件下的种子发芽率,计算公式如下:

$$A=W/T \times 100\% \quad (1)$$

式中:  $A$  代表种子发芽率,%;  $W$  代表种子最终发芽数,粒;  $T$  代表种子总数,粒。

### 1.4.2 幼苗生长指标

当幼苗长出 3~4 片真叶时,每盆最终保留 2 株长势最好的植物,其余萌发的幼苗全部拔除,种植 5 个月收获。收获后,用直尺测量植物的株高和根长;将整株植物放置于 65 °C 的烘箱内烘干至恒质量后,用千分之一电子天平测量植株地上或地下部分的干质量,作为生物量指标。实验过程中,单一栽培下灭菌土壤中的飞机草以及混种栽培下的飞机草仅发芽,均没有正常生长,故后续分析中缺乏相关的株高、根长、生物量指标。

### 1.4.3 相对竞争强度指标

为了确定飞机草和鬼针草的竞争关系,分别计算土壤灭菌-未灭菌处理和飞机草不同入侵程度下二者的相对竞争强度 (relative competition intensity, RCI),计算公式如下:

$$RCI_a = (B_{aa} - B_{ab}) / B_{aa} \text{ 或 } RCI_b = (B_{bb} - B_{ba}) / B_{bb} \quad (2)$$

式中:  $a$ 、 $b$  分别代表飞机草、鬼针草;  $B_{aa}$  代表单一栽培时飞机草的总生物量, g;  $B_{bb}$  代表单一栽培时鬼针草的总生物量, g;  $B_{ab}$  代表混合栽培时飞机草的总生物量, g;  $B_{ba}$  代表混合栽培时鬼针草的总生物量, g。

当 RCI 值在 0~1 之间时, RCI 值越大,表明该植物在混种栽培时竞争力越小;当 RCI=1 时,表明该植物已经被排斥出去;当 RCI=0 时,表明该植物对混种栽培中其他植物的生物量没有影响;当 RCI<0 时,表明混种中的其他植物能促进该植物的生长<sup>[37-38]</sup>。

## 1.5 数据处理与分析

对数据进行正态性和方差齐性检验,对于不满足的数据进行对数转换,采用双因素方差分析 (Two-Way ANOVA) 对不同处理下的发芽率和生长指标进行差异显著分析,采用  $T$  检验 ( $T$ -test) 比较 RCI 值与

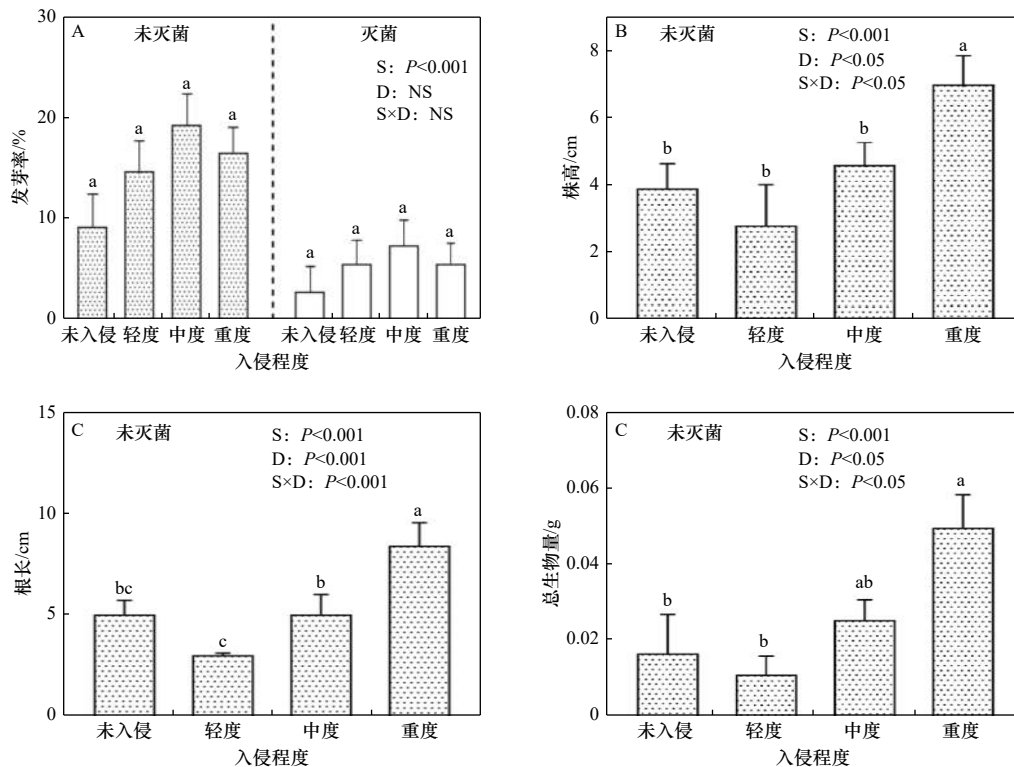
假设检验 0 值之间的差异显著性。采用 SPSS 26 软件进行方差分析, 使用 GraphPad prism 8.0.2 软件进行差异分析并制图。

## 2 结果与分析

### 2.1 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对单一种植飞机草生长特征的影响

灭菌处理对飞机草发芽率、株高、根长和总生物量产生了显著影响, 未灭菌处理下飞机草的发芽率[见图 2(A)]、株高[见图 2(B)]、根长[见图 2(C)]和总生物量[见图 2(D)]均显著高于灭菌处理 ( $P<0.05$ ); 入侵

程度以及二者的交互作用对飞机草株高[见图 2(B)]、根长[见图 2(C)]和总生物量[见图 2(D)]的影响显著 ( $P<0.05$ )。未灭菌土壤中, 随着入侵程度的增加, 飞机草发芽率[见图 2(A)]无明显变化趋势, 而株高[见图 2(B)]、根长[见图 2(C)]和生物量[见图 2(D)]均表现出上升趋势; 重度入侵下飞机草株高[见图 2(B)]和根长[见图 2(C)]显著高于其他入侵程度 ( $P<0.05$ ), 且生物量[见图 2(D)]显著高于未入侵和轻度入侵 ( $P<0.05$ )。在灭菌土壤中, 飞机草发芽率[见图 2(A)]在不同入侵程度下均未表现出显著性差异 ( $P>0.05$ )。



注: S 表示土壤灭菌/未灭菌处理, D 表示飞机草不同入侵程度, S×D 表示二者的交互作用; P 值表示不同土壤灭菌处理、不同入侵程度及其交互作用对飞机草生长特征产生的影响,  $P<0.05$  表示处理间差异显著; NS 表示无显著影响。下同。

图 2 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对单一种植飞机草生长特征的影响

Fig.2 Effect of sterilized or unsterilized soil with different invasion degree on the growth characteristics of *C. odorata* under monoculture conditions

### 2.2 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对单一种植鬼针草生长特征的影响

鬼针草的发芽率、株高、根长、地上生物量、地下生物量以及总生物量在灭菌/未灭菌处理中均表现出极显著差异, 未灭菌土壤中鬼针草的发芽率和各生长指标均极显著高于灭菌土壤 ( $P<0.001$ , 见图 3); 入侵程度对鬼针草发芽率[见图 3(A)]和根长[见图 3(C)]的影响差异显著 ( $P<0.05$ ), 对株高[见图 3(B)]、地上生物量[见图 3(D)]和总生物量[见图 3(F)]的影响差

异极显著 ( $P<0.01$ ); 二者的交互作用仅在发芽率[见图 3(A)]、地上生物量[见图 3(D)]和总生物量[见图 3(F)]这三个指标上存在显著性差异 ( $P<0.05$ )。

未灭菌土壤中, 随着入侵程度的增加, 鬼针草的发芽率[见图 3(A)]呈现先上升后下降的趋势, 而株高[见图 3(B)]、地上生物量[见图 3(D)]、地下生物量[见图 3(E)]和总生物量[见图 3(F)]呈现先下降后上升的趋势; 中度和重度入侵下, 鬼针草的株高[见图 3(B)]、地上生物量[见图 3(D)]、地下生物量[见图 3(E)]和总生物量[见图 3(F)]均表现出上升趋势。

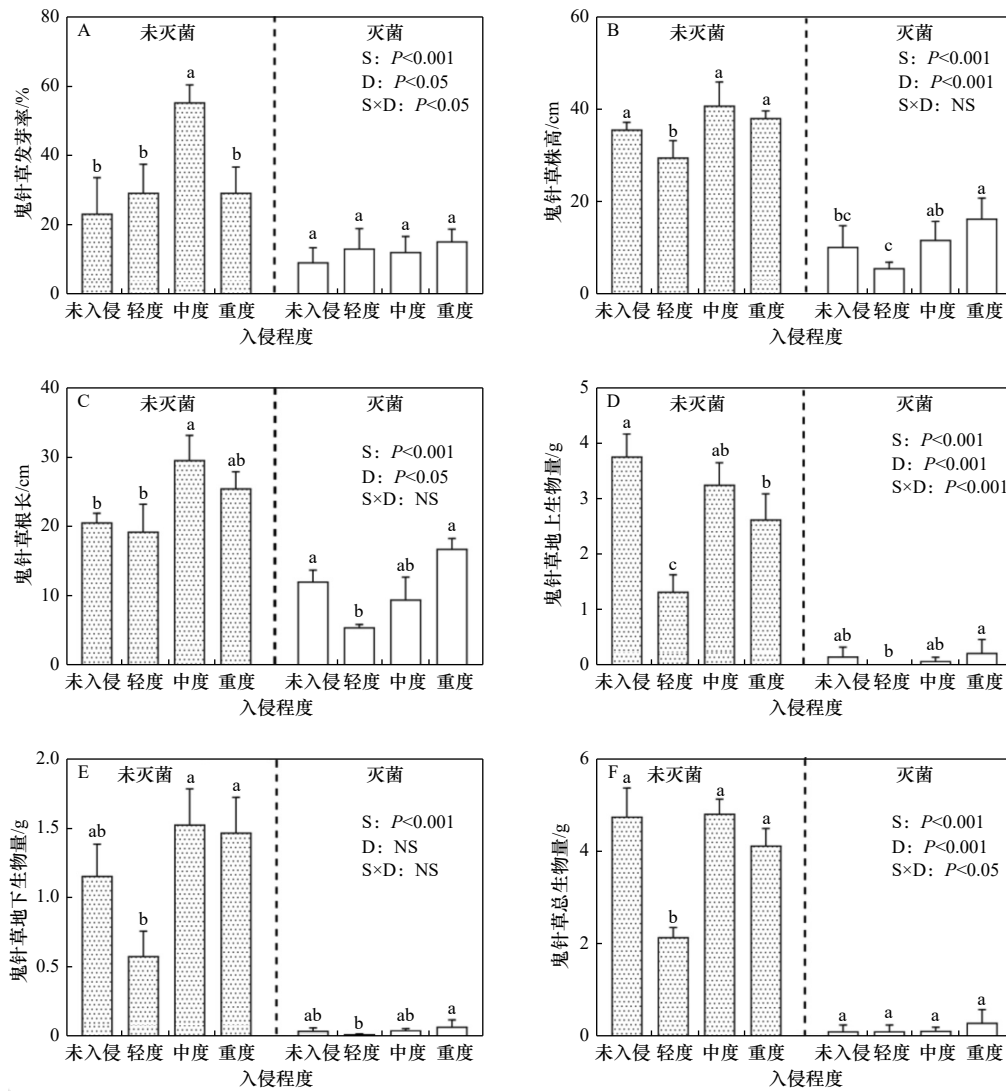


图3 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对单一种植鬼针草生长特征的影响

Fig.3 Effect of sterilized or unsterilized soil with different invasion degree on the growth characteristics of *B. pilosa* under monoculture conditions

图3(E)]和总生物量[见图3(F)]均显著高于轻度入侵 ( $P<0.05$ )。灭菌土壤中,随着入侵程度的增加,鬼针草的发芽率[见图3(A)]和总生物量[见图3(F)]均无明显变化趋势;轻度入侵下鬼针草的根长显著低于未入侵[ $P<0.05$ ,见图3(C)];重度入侵下鬼针草的株高显著高于未入侵[ $P<0.05$ ,见图3(B)],地上生物量[见图3(D)]和地下生物量[见图3(E)]均显著高于轻度入侵 ( $P<0.05$ )。

### 2.3 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对混种栽培下飞机草和鬼针草生长特征的影响

灭菌处理对飞机草发芽率和鬼针草各生长指标的影响均存在显著性差异,未灭菌土壤中飞机草发芽率和鬼针草各生长指标均显著高于灭菌处理 ( $P<0.05$ ,见图4);入侵程度以及二者的交互作用仅对鬼针草

的株高[见图4(C)]和根长[见图4(D)]影响显著 ( $P<0.05$ )。

未灭菌土壤中,飞机草轻度入侵的土壤显著提高了飞机草发芽率[ $P<0.05$ ,见图4(A)],而飞机草重度入侵下鬼针草发芽率显著高于中度入侵[ $P<0.05$ ,见图4(B)];中度入侵下鬼针草的地上生物量[见图4(E)]和总生物量[见图4(G)]显著高于其他入侵程度 ( $P<0.05$ ),中度和重度入侵下鬼针草的株高[见图4(C)],地上生物量[见图4(E)],地下生物量[见图4(F)]和总生物量[见图4(G)]均显著高于轻度入侵 ( $P<0.05$ )。灭菌土壤中,飞机草轻度入侵的土壤显著降低了飞机草发芽率[ $P<0.05$ ,见图4(A)],鬼针草发芽率随着飞机草入侵程度的增加无明显变化趋势[ $P>0.05$ ,见图4(B)];重度入侵下鬼针草株高[见图4(C)]、根长[见图4(D)]

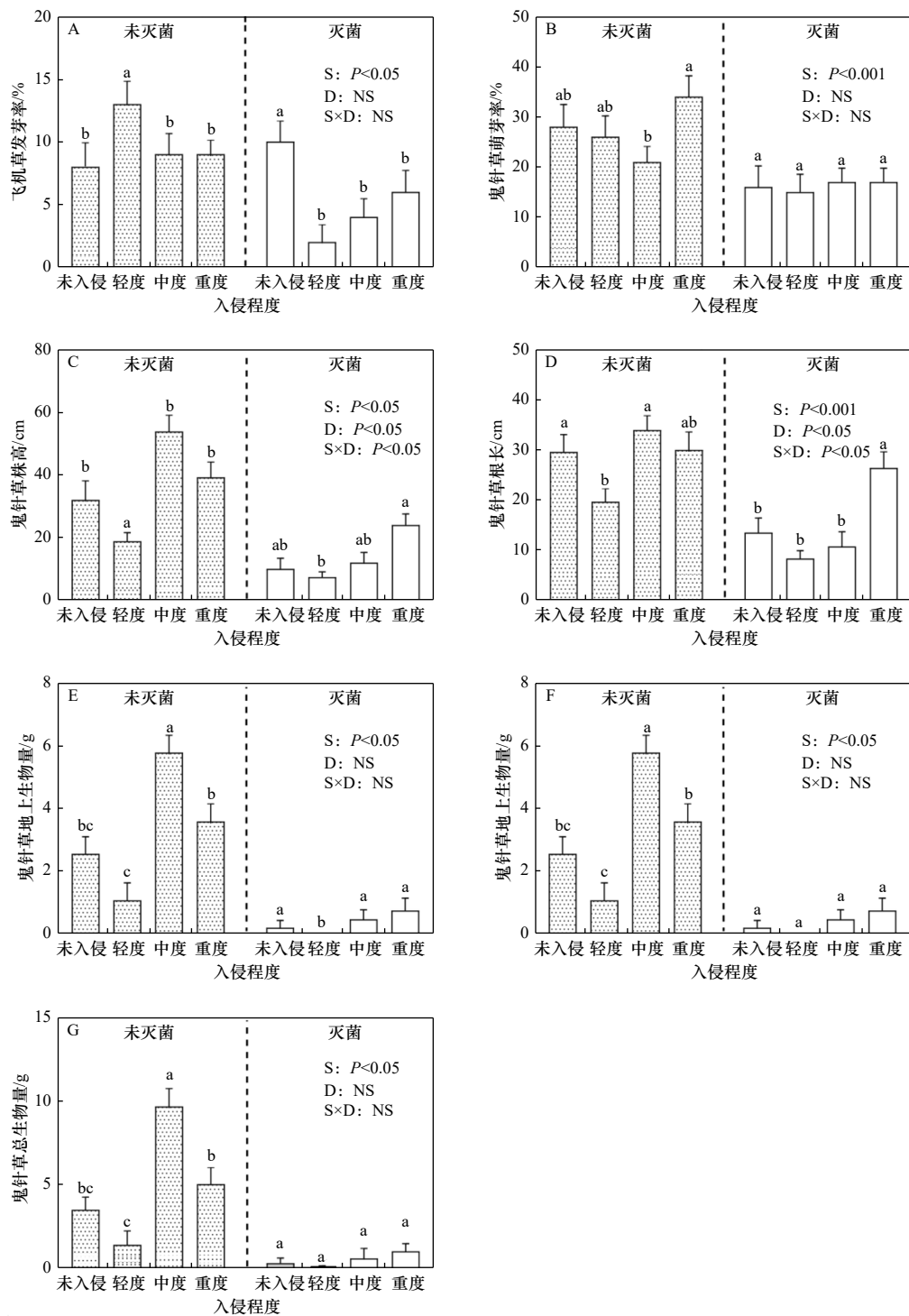


图 4 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对混种栽培下飞机草和鬼针草生长特征的影响

Fig.4 Effect of sterilized or unsterilized soil with different invasion degree on the growth characteristics of *C. odorata* and *B. pilosa* under mixed conditions

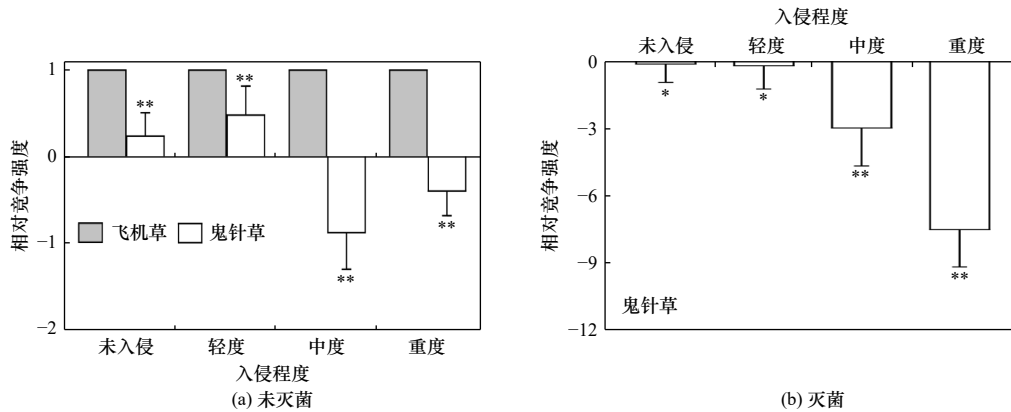
和地上生物量[见图 4(E)]均显著高于轻度入侵 ( $P < 0.05$ ), 地下生物量[见图 4(F)]和总生物量[见图 4(G)]随着飞机草入侵程度的增加无明显变化趋势 ( $P > 0.05$ )。

**2.4 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌土壤对混种栽培下飞机草和鬼针草竞争强度的影响**  
未灭菌土壤中, 混种栽培下飞机草仅发芽, 缺少

生物量数据, 因此不同入侵程度土壤中飞机草相对竞争强度 ( $RCI_a$ ) 均为 1 [见图 5(a)], 表明飞机草受到排斥, 对鬼针草的影响较小; 未入侵和轻度入侵下, 鬼针草的  $RCI_b$  值在 0~1 之间 [见图 5(a)], 小于飞机草的  $RCI_a$ , 表明飞机草虽然影响了鬼针草生物量的积累, 但鬼针草的竞争能力仍大于飞机草; 中度和重度

入侵下,鬼针草的  $RCI_b$  值小于 0,表明混种时飞机草能促进鬼针草生物量积累,且飞机草中度入侵土壤的促进作用更显著。灭菌土壤中,单一栽培和混栽下的飞机草均仅萌芽,无法获得两组生物量数据,因此只计算了鬼针草的相对竞争强度[见图 5(b)];飞

机草未入侵土壤中,鬼针草的  $RCI_b$  趋近于 0,表明鬼针草对飞机草的生物量影响较小;轻度、中度和重度入侵下鬼针草的  $RCI_b$  值均小于 0,表明鬼针草竞争能力大于飞机草,混种下飞机草能促进鬼针草的生长。



注: \*表示竞争强度指数与假设检验 0 值之间存在显著性差异 ( $P<0.05$ ), \*\*表示竞争强度指数与假设检验 0 值之间存在极显著性差异 ( $P<0.01$ )。

图 5 飞机草不同入侵程度的灭菌和未灭菌处理下飞机草和鬼针草的竞争关系

Fig.5 Effect of the presence or absence of sterilization soil with different invasion degree on the competitive relationship of *C. odorata* and *B. pilosa*

### 3 讨论

该研究结果表明,飞机草的生长特征随着入侵程度的增加表现为正反馈。飞机草轻度入侵的土壤抑制鬼针草入侵,但在中度和重度入侵下,飞机草入侵后产生的土壤遗留效应对鬼针草的入侵具有促进作用,二者存在入侵熔毁。共同入侵下,飞机草仅萌芽,且无论土壤灭菌还是未灭菌,中度和重度入侵土壤中鬼针草的相对竞争强度指数 ( $RCI$ ) 均小于 0,表明鬼针草具有更高的竞争能力,混种条件下会抑制飞机草的生长。

飞机草入侵后会产生土壤遗留效应,引发土壤微生物的正向反馈,有利于其种子萌发和幼苗生长,这与其他研究结果<sup>[20,36]</sup>一致。飞机草入侵可以改善入侵地的土壤条件,通过改变微生物群落活动,加速土壤养分循环<sup>[36]</sup>。Ni 等<sup>[39]</sup>研究发现,飞机草入侵后能在根际富集与土壤氮循环有关的有益细菌,如具有反硝化脱氮功能的土单胞菌属 (*Terrimonas*),通过增加土壤的养分以促进自身生长并进一步入侵。然而,土壤灭菌会消除对飞机草生长有益的土壤微生物,可能导致其生物量降低<sup>[10,20,33,35]</sup>,高压灭菌还会影响土壤的理化性质,如灭菌处理会降低土壤的通透性并改变土壤中养分含量<sup>[40-41]</sup>,从而影响植物生长和养分的获取,这可能是导致该研究中灭菌土壤中飞机草仅萌芽的原因。植物的生长常取决于土壤养分、土壤结构以

及与植物根系相关的土壤微生物活性<sup>[42-43]</sup>。灭菌处理消除了未入侵地和入侵地土壤之间由于飞机草入侵导致的土壤微生物差异,本研究发现在灭菌处理中,未入侵地与入侵地土壤的飞机草发芽率无显著差异,但未灭菌处理下飞机草的发芽率及各生长指标均显著高于灭菌处理,证明土壤微生物对飞机草的生长有促进作用,且重度入侵未灭菌土壤中飞机草生长指标显著高于其他入侵程度,进一步表明了植物-土壤的正向反馈。上述结果与以往研究一致,如 Emam 等<sup>[44]</sup>发现土壤灭菌降低了入侵植物旱雀麦 (*Bromus tectorum*) 的生物量,且土壤微生物群落会对该植物的入侵产生积极反应;Oduor 等<sup>[45]</sup>研究发现,与无菌或未入侵土壤相比,入侵时间较长的加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*) 在同种根际土壤中能够产生更强的植物-土壤正向反馈,并且具有更大的竞争响应(即产生更高的株高和地上生物量)。

一个物种的表现可能会受到之前在该土壤上生长的其他物种的影响,这种土壤遗留效应可能是正向、中性或负向的<sup>[9,18,46]</sup>。该研究结果表明,飞机草轻度入侵土壤产生的土壤遗留效应会抑制鬼针草的入侵,可能是飞机草入侵初期会在根际富集一些对自身生长有利而抑制其他植物生长的病原菌<sup>[47]</sup>,产生的这种土壤遗留效应使得后续种植的鬼针草生物量显著减少。然而,飞机草中度和重度入侵的土壤对鬼针草的

入侵具有正向促进作用,支持入侵熔毁<sup>[23,48]</sup>。有研究发现,在飞机草中度和重度入侵的情况下,根际土壤中病原菌的数量显著下降,而腐生细菌的数量大幅度增加<sup>[47]</sup>。腐生菌具有分解土壤有机碳的能力,能够为植物生长提供必要的养分,在土壤碳氮循环中扮演着关键角色<sup>[49]</sup>。因此,腐生菌数量的增加会使土壤养分更为丰富,这可能是促进鬼针草生物量积累的一个重要因素。灭菌实验证实了土壤微生物在鬼针草入侵过程中发挥着关键作用,因为灭菌处理下的鬼针草发芽率和各项生长指标均显著低于未灭菌土壤。上述结果与已有研究结果一致,如 Zhang 等<sup>[9]</sup>将多对入侵植物组合种植,发现土壤微生物群落驱动着入侵植物之间的入侵融毁现象;Flory 等<sup>[18]</sup>也用实验证明了入侵植物产生的土壤遗留效应能增加后续外来植物成功入侵的可能性。因此,防止鬼针草进入飞机草入侵区域有助于避免更严重的外来植物入侵。

该研究结果表明,飞机草与鬼针草共同入侵下,鬼针草在入侵初期的竞争能力比飞机草更强,飞机草会促进鬼针草生物量的积累。虽然飞机草轻度入侵土壤产生的土壤遗留效应会抑制鬼针草的入侵,但无论是土壤灭菌还是未灭菌,两个物种混种时鬼针草的竞争能力均高于飞机草,这可能与鬼针草自身的入侵特性密切相关。入侵植物的种子特性在其入侵过程中起到重要作用,入侵成功率往往与种子萌发能力呈正相关<sup>[50-52]</sup>。鬼针草是我国分布较广、危害较大的外来入侵物种,种子小而轻,为了提高幼苗的定殖率,鬼针草形成了种子高萌发率和较短的种子萌发持续时间的生态对策,使得其进入新的环境后能迅速完成入侵与定殖,在入侵初期就能在与其他物种的竞争中产生优势<sup>[51,53-54]</sup>。此外,鬼针草具有强大的化感作用,它会通过根系分泌物等化感途径降低周围植物的光合效率并抑制其正常生长<sup>[55-56]</sup>。因此在混种条件下,鬼针草凭借着种子自身的入侵特性以及化感作用,在与飞机草竞争初期就产生竞争优势,鬼针草地上部分和地下根系快速生长,可能降低了飞机草的光照获取和养分吸收能力,从而使其无法继续生长。也可能是鬼针草在中度和重度入侵的未灭菌土壤中受到微生物介导的种间竞争的影响大于种内竞争,因此使得混种情况下鬼针草生长得更好。有研究发现,种内竞争时,外来入侵植物对共生菌的竞争更大,这可能会导致种间竞争中更正向的反馈<sup>[57]</sup>。

#### 4 结论

a) 该研究结果显示,飞机草入侵后会产生土壤遗留效应,随着入侵程度的增加,该效应促进了飞机草

生物量的积累,且对其生长的影响始终为正效应,土壤微生物是重要的驱动因素。

b) 鬼针草入侵到飞机草中度和重度入侵的地区时,由土壤微生物介导的土壤遗留效应产生的正反馈会促进鬼针草的入侵,出现入侵熔毁现象。

c) 飞机草和鬼针草共同入侵下,幼苗期鬼针草表现出较高的资源竞争能力,促进了其生物量的积累。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] BRAUN M,SCHINDLER S,ESSL F.Distribution and management of invasive alien plant species in protected areas in Central Europe[J].*Journal for Nature Conservation*,2016,33:48-57.
- [ 2 ] VARDARMAN J,BERCHOVÁ-BÍMOVÁ K,PĚKNICOVÁ J.The role of protected area zoning in invasive plant management[J].*Biodiversity and Conservation*,2018,27(8):1811-1829.
- [ 3 ] 王楠,吕锡斌,李辉,等.贵州省河谷型村镇建设中外来植物的入侵风险评估[J].*环境科学研究*,2021,34(7):1719-1727.  
WANG N,LI X B,LI H,et al.Invasion risk assessment of alien plants in valley-type villages and towns in Guizhou Province[J].*Research of Environmental Sciences*,2021,34(7):1719-1727.
- [ 4 ] BATES S E,WANDRAG E M,BARRETT L G,et al.Soil biotic effects and competition:what are the mechanisms behind being a successful invader?[J].*Pedobiologia*,2021,87/88:150749.
- [ 5 ] HAHN D R.Alteration of microbial community composition and changes in decomposition associated with an invasive intertidal macrophyte[J].*Biological Invasions*,2003,5(1):45-51.
- [ 6 ] SUN Y Y,ZHANG Q X,ZHAO Y P,et al.Beneficial rhizobacterium provides positive plant-soil feedback effects to *Ageratina adenophora*[J].*Journal of Integrative Agriculture*,2021,20(5):1327-1335.
- [ 7 ] DIEZ J M,DICKIE I,EDWARDS G,et al.Negative soil feedbacks accumulate over time for non-native plant species[J].*Ecology Letters*,2010,13(7):803-809.
- [ 8 ] HEINEN R,HANNULA S E,de LONG J R,et al.Plant community composition steers grassland vegetation via soil legacy effects[J].*Ecology Letters*,2020,23(6):973-982.
- [ 9 ] ZHANG Z J,LIU Y J,BRUNEL C,et al.Soil-microorganism-mediated invasional meltdown in plants[J].*Nature Ecology & Evolution*,2020,4(12):1612-1621.
- [ 10 ] LI W T,BI X T,ZHENG Y L.Soil legacy effects on biomass allocation depend on native plant diversity in the invaded community[J].*Science Progress*,2023,106(1):368504221150060.
- [ 11 ] KLIRONOMOS J N.Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities[J].*Nature*,2002,417:67-70.
- [ 12 ] 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.
- [ 13 ] ALLEN E B,ALLEN M F.Competition between plants of different successional stages:mycorrhizae as regulators[J].*Canadian Journal of Botany*,1984,62(12):2625-2629.

- [14] DRIGO B, PIJL A S, DUYTS H, et al. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(24):10938-10942.
- [15] NIJER S, ROGERS W E, LEE C T 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.
- [16] REINHART K O, CALLAWAY R M. Soil biota and invasive plants[J]. *The New Phytologist*, 2006, 170(3):445-457.
- [17] HUANG J X, XU X, WANG M, et al. Responses of soil nitrogen fixation to *Spartina alterniflora* invasion and nitrogen addition in a Chinese salt marsh[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6:20384.
- [18] FLORY S L, BAUER J T. Experimental evidence for indirect facilitation among invasive plants[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1):12-18.
- [19] KUEBBING S E, PATTERSON C M, CLASSEN A T, et al. Co-occurring nonnative woody shrubs have additive and non-additive soil legacies[J]. *Ecological Applications*, 2016, 26(6):1896-1906.
- [20] XIAO H F, FENG Y L, SCHAEFER D A, et al. Soil fungi rather than bacteria were modified by invasive plants, and that benefited invasive plant growth[J]. *Plant and Soil*, 2014, 378(1):253-264.
- [21] WANG C, ZHOU J, LIU J, et al. Responses of the soil fungal communities to the co-invasion of two invasive species with different cover classes[J]. *Plant Biology*, 2018, 20(1):151-159.
- [22] WEI M, WANG S, XIAO H G, et al. Co-invasion of daisy fleabane and Canada goldenrod pose synergistic impacts on soil bacterial richness[J]. *Journal of Central South University*, 2020, 27(6):1790-1801.
- [23] SIMBERLOFF D, von HOLLE B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?[J]. *Biological Invasions*, 1999, 1(1):21-32.
- [24] KUEBBING S E, NUÑEZ M A. Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives[J]. *Nature Plants*, 2016, 2:16134.
- [25] 生态环境部. 2020 中国生态环境状况公报 [EB/OL]. 北京: 生态环境部, (2021-05-26)[2024-03-12]. <https://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/zghjzkgb/202105/P020210526572756184785.pdf>.
- [26] 唐赛春, 李象钦, 韦春强, 等. 广西外来入侵植物的现状及研究进展[J]. *广西科学院学报*, 2023, 39(2):146-155.
- TANG S C, LI X Q, WEI C Q, et al. Current status and research progress of alien invasive plants in Guangxi[J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2023, 39(2):146-155.
- [27] 李文华, 宋晴川, 黄蓉, 等. 广西恩城保护区黑叶猴种群数量和保护现状[J]. *兽类学报*, 2019, 39(6):623-629.
- LI W H, SONG Q C, HUANG R, et al. Current status and conservation of François' Langurs (*Trachypithecus francoisi*) in Encheng National Nature Reserve in Guangxi, China[J]. *Acta Theriologica Sinica*, 2019, 39(6):623-629.
- [28] den BREEËN A, GROENEWALD J Z, VERKLEY G J M, et al. Morphological and molecular characterisation of Mycosphaerellaceae associated with the invasive weed, *Chromolaena odorata*[J]. *Fungal Diversity*, 2006, 23:89-110.
- [29] 余香琴, 冯玉龙, 李巧明. 外来入侵植物飞机草的研究进展与展望[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(5):591-600.
- YU X Q, FENG Y L, LI Q M. Review of research advances and prospects of invasive *Chromolaena odorata*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(5):591-600.
- [30] GOODALL J M, ERASMUS D J. Review of the status and integrated control of the invasive alien weed, *Chromolaena odorata*, in South Africa[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 1996, 56(3):151-164.
- [31] WITKOWSKI E T F, WILSON M. Changes in density, biomass, seed production and soil seed banks of the non-native invasive plant, *Chromolaena odorata*, along a 15 year chronosequence[J]. *Plant Ecology*, 2001, 152(1):13-27.
- [32] 陈新微, 魏子上, 刘红梅, 等. 云南菊科入侵物种与本地共生物种光合特性比较[J]. *环境科学研究*, 2016, 29(4):538-546.
- CHEN X W, WEI Z S, LIU H M, et al. Comparison of photosynthetic characteristics between invasive and co-occurring native Asteraceae plants in Yunnan Province, China[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2016, 29(4):538-546.
- [33] 赵婧, 曹磊. 入侵植物对洪泽湖湿地杨树林土壤微生物特性和酶活性的影响[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(11):2039-2046.
- ZHAO J, CAO L. Effects of invasive plants on soil microbial properties and soil enzyme activities of poplar forest in Hung-tse Lake Wetland[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(11):2039-2046.
- [34] 郑欣颖, 薛立. 入侵植物三叶鬼针草与近缘本地种金盏银盘的可塑性研究进展[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(2):580-587.
- ZHENG X Y, XUE L. Research progress about phenotypic plasticity of exotic invasive species *Bidens pilosa* and a congeneric native species *B. biternate*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(2):580-587.
- [35] MANGLA S, INDERJIT, CALLAWAY R M. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants[J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96(1):58-67.
- [36] KONÉ A W, KASSI S P A Y, KOFFI B Y, et al. *Chromolaena odorata* (L.) K&R (Asteraceae) invasion effects on soil microbial biomass and activities in a forest-savanna mosaic[J]. *CATENA*, 2021, 207:105619.
- [37] GRACE J B. On the measurement of plant competition intensity[J]. *Ecology*, 1995, 76(1):305-308.
- [38] 徐怀秀, 马森. 意大利苍耳与乌拉尔甘草种间竞争能力比较[J]. *生态学报*, 2021, 41(16):6644-6653.
- XU H X, MA M. Comparison of interspecific competitive ability between *Xanthium italicum* Moretti and *Glycyrrhiza uralensis* Fisch[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(16):6644-6653.
- [39] NI X Y, ZHAO C Y, LI J S, et al. Comparison of bacterial diversity in the rhizosphere of *Chromolaena odorata* (L.) RM King and H. Rob. in different habitats[J]. *Sustainability*, 2023, 15(3):2315.
- [40] de DEYN G B, RAAIJMAKERS C E, van der PUTTEN W H. Plant

- community development is affected by nutrients and soil biota[J]. *Journal of Ecology*,2004,92(5):824-834.
- [ 41 ] TROELSTRA S R,WAGENAAR R,SMANT W,et al. Interpretation of bioassays in the study of interactions between soil organisms and plants:involvement of nutrient factors[J].*New Phytologist*,2001,150(3):697-706.
- [ 42 ] LYNCH J M.Interactions between biological processes,cultivation and soil structure[J].*Plant and Soil*,1984,76(1):307-318.
- [ 43 ] PASSIOURA J B.Soil structure and plant growth[J].*Soil Research*,1991,29(6):717.
- [ 44 ] EMAM T M,ESPELAND E K,RINELLA M J.Soil sterilization alters interactions between the native grass *Bouteloua gracilis* and invasive *Bromus tectorum*[J].*Journal of Arid Environments*,2014, 111:91-97.
- [ 45 ] ODUOR A M O,ADOMAKO M O,YUAN Y G,et al.Older populations of the invader *Solidago canadensis* exhibit stronger positive plant-soil feedbacks and competitive ability in China[J]. *American Journal of Botany*,2022,109(8):1230-1241.
- [ 46 ] MANGAN S A,SCHNITZER S A,HERRE E A,et al.Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest[J].*Nature*,2010,466(7307):752-755.
- [ 47 ] 倪馨营.两种生境飞机草不同入侵程度下植物-土壤反馈机制研究 [D].兰州:兰州大学,2023:26-48.
- [ 48 ] STOTZ G C,CAHILL J F,BENNETT J A,et al.Not a melting pot: Plant species aggregate in their non - native range[J].*Global Ecology and Biogeography*,2020,29(3):482-490.
- [ 49 ] CLARHOLM M.Interactions of bacteria,protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen[J].*Soil Biology and Biochemistry*,1985,17(2):181-187.
- [ 50 ] 王丽娟,李爱雨,冯旭,等.外来入侵植物假苍耳种子的萌发特性 [J].生态学杂志,2021,40(7):1979-1987.
- WANG L J,LI A Y,FENG X,et al.Seed germination of an invasive species *Iva xanthiifolia*[J].*Chinese Journal of Ecology*,2021, 40(7):1979-1987.
- [ 51 ] 郝建华,刘倩倩,强胜.菊科入侵植物三叶鬼针草的繁殖特征及其与入侵性的关系 [J].植物学报,2009,44(6):656-665.
- HAO J H,LIU Q Q,QIANG S.Reproductive traits associated with invasiveness in *Bidens pilosa* (Asteraceae)[J].*Chinese Bulletin of Botany*,2009,44(6):656-665.
- [ 52 ] 曾建军,肖宜安,孙敏.入侵植物剑叶金鸡菊的繁殖特征及其与入侵性之间的关系 [J].植物生态学报,2010,34(8):966-972.
- ZENG J J,XIAO Y A,SUN M.Reproductive traits associated with invasiveness in *Coreopsis lanceolata*[J].*Chinese Journal of Plant Ecology*,2010,34(8):966-972.
- [ 53 ] 罗娅婷,王泽明,崔现亮,等.白花鬼针草的繁殖特性及入侵性 [J].生态学杂志,2019,38(3):655-662.
- LUO Y T,WANG Z M,CUI X L,et al.The reproductive traits and invasiveness of *Bidens pilosa* var. *radiata*[J].*Chinese Journal of Ecology*,2019,38(3):655-662.
- [ 54 ] 杜浩,李宗锴,只佳增,等.白花鬼针草种子萌发对不同湿度、pH、盐度和渗透势的响应 [J].热带农业科学,2020,40(5):27-33.
- DU H,LI Z K,ZHI J Z,et al.Response of seed germination of *Bidens pilosa* to different humidity,pH,salinity and osmotic potential[J].*Chinese Journal of Tropical Agriculture*,2020,40(5): 27-33.
- [ 55 ] KHANH T D,CONG L C,XUAN T D,et al.Allelopathic plants:20. hairy beggarticks (*Bidens pilosa* L.)[J].*Allelopathy Journal*,2009, 24(2):243-254.
- [ 56 ] 张开梅,沈羽,刘颖,等.三叶鬼针草和黑心菊根系分泌物对井栏边草配子体叶绿素荧光特性的影响 [J].湖北农业科学,2014, 53(20):4861-4864.
- ZHANG K M,SHEN Y,LIU Y,et al.Effects of the root exudates of *Bidens pilosa* and *Rudbeckia hirta* on chlorophyll fluorescence of the gametophyte of *Pteris multifida*[J].*Hubei Agricultural Sciences*,2014,53(20):4861-4864.
- [ 57 ] HILBIG B E,ALLEN E B.Plant-soil feedbacks and competitive interactions between invasive *Bromus diandrus* and native forb species[J].*Plant and Soil*,2015,392(1):191-203.

(责任编辑:周巧富)