

王 宁,杨洪宇,祁珊珊,等. 外来植物入侵的生物多样性响应及其生态防控综述[J]. 江苏农业科学,2019,47(12):13-17.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.12.003

外来植物入侵的生物多样性响应及其生态防控综述

王 宁¹,杨洪宇¹,祁珊珊¹,孙见凡¹,戴志聪^{1,2},杜道林^{1,2}

(1. 江苏大学环境与安全工程学院环境生态研究所,江苏镇江 212013;2. 江苏大学农业工程研究院,江苏镇江 212013)

摘要:生物多样性危机在外来物种入侵下愈演愈烈,研究入侵生境中各生物因素间的互作关系有助于更好地了解外来植物入侵下的生物多样性响应,确认该外来植物成功入侵的机制,以便探讨并采取综合长效的防控措施。在外来植物入侵背景下,笔者对植物、动物及土壤微生物各物种群落的响应进行了总结,并基于此探讨了利用构建群落生物多样性进行生态防控植物入侵的潜在手段与研究思路,以期为进一步发展生物多样性和维护生态系统稳态奠定基础。

关键词:入侵植物;生物多样性;本地植物;土著动物;根际微生物;生态防控

中图分类号: S451 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)12-0013-05

生物生存的稳定性会随着气候变化和生物多样性的丧失而下降,从气候变化方面预测生物演化速度,是调控物种生存和维护生态系统功能必须考虑的因素^[1]。然而,随着全球变化进程的加快,众多因外来入侵种的有意或无意引进而造成区域内物种丰富度降低的现象,也证明了生物入侵对于生物多样性在全球变化过程中起着非常重要的负效应^[2-3]。植物、动物和微生物之间的相互作用可能会对物种个体融合、生境群落多样性和生态系统功能产生重大影响^[4],尤为严重的是由于外来植物入侵已经对当地生态系统产生潜在的影响或造成了极端的威胁与破坏^[5]。

植物之间相互的协同进化及资源竞争关系、“动物-植物”间捕食关系等均在一定程度上会对生态系统的生物多样性造成直接或间接的影响。而土壤微生物作为自然生态系统中的分解者、土壤结构组分和共生生物等角色,其在生态环境的物质迁移、转化中发挥着中流砥柱的作用,其对植被群落的生物多样性也具有极其重要的影响。近年来,随着对植物入侵研究的深入开展,生态学者不断挖掘生物多样性变化下各食物链中物种间的微妙作用关系,揭示受入侵植物驱动下生境中固有动物、植物等的变化机制,同时深刻意识到微生物的关键作用也是植物入侵研究中需考虑的极其重要的因素之一^[6-7]。存在于入侵植物根部异质微生境(根际、根表和根内)中的土壤微生物可能影响着植株整体的功能性状乃至植物所在群落的生物多样性^[8]。因此,对外来植物入侵生境中“动物-植物-土壤微生物”三者间的相互作用的探讨将是未来研究对外来植物入侵机制进行深度揭示的关键环节,也是对外来植物入侵进行长效、经济防控的科学指导的理论基

础。笔者将从入侵生态学中关于植物、动物及根际微生物多样性对外来植物入侵的响应进行总结,并进一步讨论利用构造相应生物多样性来防控外来植物入侵的可能性手段及前景。

1 外来植物入侵的植物多样性响应及应用对策

Higgins 等基于生理学的物种分布模型很好地预测了草本植物的入侵风险及其在全球范围内潜在的分布^[9]。而在区域尺度上的研究则表明外来植物的成功入侵减少了本地植被中物种的丰富度和总盖度,如巴西南部草原的外来入侵植物扁画眉草(*Eragrostis plana*)^[4]、入侵我国热带亚热带的海南岛上的南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)等^[3]。然而,生态系统内植物的覆盖度、生物量往往随着生境中原生种群和物种丰富度的增加而增加^[3,10],生物多样性相比于其他众所周知的植物生产力的环境驱动因素(包括气候和可获得性营养等)有着同等甚至更强的影响。“生物多样性阻抗”假说(diversity or biotic resistance hypothesis)就强调各生态因素间建立的相互作用关系可限制入侵种的丰度或抵抗外来种的入侵^[11-12]。外来种入侵可大幅度加快物种灭绝速率,是造成生物多样性稳定性和生态系统功能失衡的重要原因^[13],而丰富的生物多样性则可缓解生态系统对极端气候事件的影响、降低外来植物入侵的风险^[14]。Bennett 等研究表明,植物种群库对本地种和入侵种实生苗和二者移栽苗的生物抵抗力呈现正效应,并且群落互补性能更好地提高对入侵种的移栽苗生长和实生苗的生物抵抗力^[15]。此外,土壤生物群落差异性表现出的化感作用、优先效应也会导致不同的植物群落形态,这将很可能影响外来植物在本地生境中的成功入侵。入侵种对新生境生物因素和不同的生物互作影响可作出适应性响应^[16-17],在引入外来种后,本土原生群落短期内可能会起到对外来种形成生态屏障的作用,长期上则表现为选择进化反应,即为“增强竞争力进化”假说(evolution of increased competitive ability)。这主要是因为外来种刚进入新本土生境时将面临生存繁殖压力,而该繁殖压力的程度又取决于本地物种群落的组成,本地群落增长率越大,则后引入的外来种的繁殖压力越大。但随着入侵时间的延长,入侵种群落之间以

收稿日期:2018-03-06

基金项目:国家重点研发计划(编号:2017YFC1200100);国家自然科学基金(编号:31600326、31570414);江苏省自然科学基金(编号: BK20150504、BK20150503);中国博士后基金(编号: 2017T100329);江苏大学科研项目(编号:Y15A142)。

作者简介:王 宁(1992—),男,内蒙古呼和浩特人,硕士,主要从事微生物、植物营养与病理研究。E-mail:ningangw@163.com。

通信作者:戴志聪,博士,副教授,主要从事环境生态学、环境资源开发与利用研究。E-mail:daizhicon@163.com。

及同一群落内的繁殖压力会不断改变,这将决定本地群落的生物抵抗力与外来物种入侵成功之间的关系^[18]。入侵种受本地群落的生态影响将随时间的推移变得不显著,而对本地物种而言,群落改变的影响则变得愈发严重^[19]。另外,外来植物入侵对群落的影响可能高度依赖于入侵种本身的特异性^[20]。生态学者认为,外来物种的入侵性与生理生态位在空间地理中的分布呈正相关关系,这说明能够耐受更广泛的环境条件的物种更容易成为入侵种,且入侵种能以不同的耐受机制来适应变化的生境条件^[21]。“空余生态位”假说(empty niche hypothesis)也提出了入侵植物在环境因素的时间和空间上的变化导致了“生态位空缺机会”从而为促进其入侵创造了有利条件^[22]。

植物密度依赖性的定植扩张行为受“植物-植物”相互间竞争或促进作用的影响。邻接植物可改善非生物条件,从而提高邻接植物群落的正效应。人工移除入侵种后虽可改变原入侵地入侵种和本地种的群落结构,但并不能恢复到被入侵前的群落形态,说明恢复和重建原生群落结构可能需要更多时间或需要特殊的建构策略^[4]。因而,在有效评估外来植物成功入侵的过程中,需谨慎考虑被入侵地的植物群落结构、物种多样性驱动的入侵状态和格局,从而通过调控入侵生境的植物多样性平衡分布来抑制入侵种的定植及个体生长与种群繁育,或许将是一种有效的生态防控方法,值得将来进一步加强研究。

2 外来植物入侵水平影响动物丰富度格局及其应用对策

动物多样性深受外来植物入侵的影响。在被外来植物入侵的生境中,本地草食性昆虫和节肢动物群落丰度普遍变低,且外来脊椎动物也表现出明显差异的多样性分布特点^[23]。一项研究了受外来植物入侵生境和非入侵生境中物种丰富度的 Meta 分析表明,入侵生境中的节肢动物分类丰富度与非入侵栖息地相比明显降低了,而且木本入侵植物的负效应比草本入侵植物更强^[24]。如当外来植物柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*)被引入后,节肢动物丰度下降了 39%,而肉食动物的丰度比草食动物减少的幅度更大^[25]。动物丰富度的降低表明植物入侵可形成自然食物链连锁反应,也说明入侵植物可间接影响消费者从而介导本土植物群落丰富度的减少。相反,入侵植物也可能会提高天敌的捕食者的数量从而间接促进入侵植物生长。如入侵植物葱芥(*Alliaria petiolata*)受益于自身提高了植食昆虫的天敌节肢动物(蜘蛛)的密度,生境中入侵植物的直接天敌植食昆虫受到捕食从而降低了该天敌的密度,甚至这些植食昆虫更多转向取食其他本地植物,这也可能会改变系统中营养物质的流动,最终改变植物群落和生态系统的动态^[26-27]。Grutters 等研究表明,重筒水螟(*Parapoynx stratiotata*)可摄食试验所用包括本地植物和入侵植物在内的 11 种植物中的 7 种,但其幼虫对本地或外来植物没有特别的摄食偏好,这与测量的植物性状无关,却很可能是由次生代谢产物驱动的^[28]。而入侵生态学中研究较多的以化感作用为研究对象的“新武器”假说(new weapon hypothesis)^[29]中入侵植物通过化感作用对付本土植物^[30]和动物取食^[31]的生态现象也是如此。因此,对外来植物成功入侵机制的研究,需全面考虑入侵地动物群落结构及多样性水

平;反之,通过增加本地植物到草食类昆虫、节肢动物和肉食类动物的食物网组分间的捕食效应^[32],很可能也可以成为生物防控入侵植物的有效手段。

3 入侵植物调控的微生物多样性响应及其应用对策

微生物群落研究揭示了土壤生物多样性 2 个方面的生态功能:(1)可以指示生态环境的系统状态;(2)可以作为生态系统中可调节组分用以提高系统恢复能力^[7,33]。而根际是植物根表和土壤之间的界面,此空间内数量和丰富度庞大的微生物和植物间相互作用对植物的生长、化学物质循环以及植物对生物和非生物胁迫的响应都有着重大的影响^[8,34-35]。研究表明,生活在地下的微生物多样性有助于形成地上生物多样性和维持陆地生态系统的功能,且土壤生物多样性在决定陆地生态系统对当前和未来环境变化的生态进化响应方面亦起着关键作用^[36]。

3.1 植物入侵改变微生物群落状态

随着气候、土壤氮素和外来植物入侵过程的变化,土壤中微生物群落的全球分布也受到极大的限制和改变^[37-38]。在入侵植物黄矢车菊(*Centaurea solstitialis*)和钩刺山羊草(*Aegilops triuncialis*)根际土壤微生物的研究中,这 2 种植物均会显著改变入侵地土壤微生物群落,且新入侵地的植物根际微生物群落与原始本土土壤群落相比,更相似于植物入侵多年地区的微生物群落^[39]。如此快速地改变根际微生物群落结构很可能受植物谱系的影响要强于入侵生境中环境因素的影响^[40]。无芒雀麦(*Bromus inermis* Leyss)的入侵,增加了其入侵地土壤中的细菌多样性,但真菌多样性却较低。而入侵地中本土植物的改变可能是由于外来植物入侵过程中真菌群落发生改变而驱动的。另外,真菌群落的变化受细菌、古菌丰度的影响,因此,细菌群落很可能关联了无芒雀麦生态效应,其入侵过程也是真菌群落变化的重要途径^[41]。基于高通量测序技术的研究发现,入侵植物互花米草(*Spartina alterniflora*)根部微生物多样性高于本地植物,且入侵种根内生菌对入侵的反应比根际细菌更敏感,其中主要的根际菌和内生菌包括可能影响碳、氮和硫循环的甲基球菌属(*Methylococcales*)和脱硫弧菌属(*Desulfovibrio*)等微生物^[42]。此研究更好地为入侵植物根部微生物群落变化和分离功能菌株提供了理论基础。另外,根际土壤中积累的微生物发生变化后可能直接导致生境中化学物质对入侵植物的生长扩散产生影响。比如,入侵植物紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)根际微生物在其生物入侵过程中可降解某些化感物质,减少对入侵种的化感作用,提高其丰度,也同样有利于减小化感物质对共生本地植物的抑制作用^[43]。因此,可考虑施用化感物质降解微生物来减缓入侵植物产生的对于本地植物的化感抑制,以促进入侵地或新生地的生态恢复。

3.2 植物入侵下的功能微生物响应

在外来植物成功入侵的整个过程中,土壤微生物群落分布可能在外来入侵种的影响下发生快速进化,导致植物益生菌集中或富集以促进植物生长;同时适应入侵种的天然病原微生物和腐生微生物也得以演化和加强,使其对本地植物致病效应得以增强的同时,也使入侵植物可获得性营养得到补偿。

大量研究表明,许多微生物均具有促进植物生长^[44-46]、增强植物对生物和非生物胁迫的耐受和防御等功能^[47-50]。“共生促进”假说(enhanced mutualisms hypothesis)认为,外来植物在入侵地接触到对其定植有强促进作用的土壤微生物,可与之形成良好的共生关系,从而促进外来植物更好地入侵^[51]。共生微生物种群可以在极大程度上影响植物功能性状更多体现在营养元素循环利用方面,菌根(mycorrhiza)是其中贡献卓著的一类微生物。丛枝菌根真菌(*Arbuscular mycorrhiza fungus*,简称AMF)在低营养条件下可从植物根部获得植物的光合产物碳营养,而植物可从AMF处获得氮、磷营养^[52],以抵抗病原体的入侵和干旱胁迫,从而获得共生互补优势。AMF与其他微生物很可能共同对植物的生长产生巨大影响。Heijden等报道了多种豆科植物幼苗同时与AMF和固氮菌形成共生关系,提高了15倍的植物生产力^[53]。相关研究表明,AMF可增强斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)侵入美国西部原生草原的能力^[54]。而通过促进土壤生物多样性和针对性管理土壤微生物群落组成,是一种提高农业可持续发展的新型生态强化的绿色方法^[55]。因此,以构建植物促生菌和共生微生物种群,定向改变微生物群落和功能多样性来发展植物入侵防控手段,也是微生物生态学未来研究可供参考的新领域和新思路。

外来植物在入侵地和原生地的“土壤微生物-植物”反馈作用可能有严格的功能差异。入侵生态学中“天敌逃逸/释放”假说(enemy release hypothesis,简称ERH)是较合理的、解释外来植物成功入侵的一个重要理论。入侵植物天敌主要包括病原微生物、植食性昆虫和其他食草动物。在生物胁迫下,一些微生物能够诱发与植物体内与防御有关的物理、化学及生化变化。Callaway等研究表明,欧洲原生长地土壤可能存在可抑制斑点矢车菊生长的微生物,而北美入侵地土壤微生物抑制斑点矢车菊的作用则大幅减轻^[56]。这种在入侵地与原产地反馈机制的差异很可能有助于斑点矢车菊在北美的成功入侵。关于病原微生物的另一项研究中,致病菌可侵染从欧洲引种到美国的473种植物,但相较于欧洲原生植物的真菌、病毒侵染程度则平均分别减少84%和24%^[57]。该研究较完整地验证了假说中天敌(病原微生物)释放和积累的生态功能可影响外来植物入侵。然而“天敌释放”假说传统观点可能会忽略外来种并非对入侵地消费者有适应性防御这一问题,因为外来种与土著天敌没有共同的进化历史,因此外来种对土著天敌很可能不会产生一定的固有防御行为^[58]。因此,利用土著天敌消除外来种的切入点也可作为防控外来植物入侵的有效手段。在高资源生境中生长的植物往往营养丰富但防御性不佳,受天敌影响较强。Blumenthal认为,高资源利用率的入侵种可能更容易受生物控制,而资源可利用性的增加将有利于外来植物入侵^[59]。即“天敌逃逸 & 资源机会利用”假说(ERH & resource opportunity hypothesis)^[60]说明只有存在天敌时,增加资源可用性才能增加外来植物入侵的丰度。

近年来,关于植物叶际微生物群落多样性表现出促生和防御功能的研究也被迅速开展^[61-62],而对入侵植物叶际微生物功能却鲜有报道。笔者认为,通过干扰调控入侵植物生长防御相关核心功能菌群的变化从而影响入侵植物的表型性状

和改变其生长防御状态,也不失为一项新型绿色控制入侵植物的方法。

4 结论与展望

传统的入侵生态学研究大多基于物种间的直接或间接影响来解释外来种成功入侵的策略。而现实生态环境中,正如生态博弈理论^[63]中提到的:资源分配模型预测植物萌芽和根系的资源分配往往预示着非竞争下植物各器官的投资将是最优分配方式。天敌防御的博弈理论模型表明,防御投资减少自身组织损害不仅是一种防御手段,也是一种反向于天敌竞争的手段。互利共生的博弈论模型表明,最优的互利共生可能反映植物间互惠互利的竞争关系。因此,进行人工构造植物、动物群落来抵抗外来植物入侵,或定向构造改变微生物群落多样性来调控外来入侵植物,极有可能将会成为简单高效的防控外来植物入侵的良方。国内外已有众多报道表明,利用除机械和化学防治之外的生物防控手段解决外来种入侵问题是切实可行且卓有成效的^[64-65]。如在利用叶甲科(Chrysomelidae)和象甲科(Curculionidae)等常效生物对入侵植物的防治过程中发现,它们可显著增加非靶标植物多样性^[66],在入侵生态系统重建本土植物多样性中起到了积极影响。另外,利用不同的本地植物恢复和提高区域内物种丰富度也可能会在一定意义上限制外来种黄顶菊(*Flaveria bidentis*)的生长^[67]或减少冰草(*Agropyron cristatum*)的入侵程度^[68]。同样地,准确评估和把握操纵微生物群落对于生态恢复方面的利用前景也十分广阔^[7]。

基于对过往研究观点的总结,未来的入侵生态学发展应将目标物种放在更完整的食物网中,以反映自然生物结构固有的复杂性,进而扩大对外来物种入侵的全面深刻认识。如结合多种直接效应的“植物-植物”相互作用(竞争作用、化感作用)、“植物-微生物”相互作用(促生作用、共生作用、抗病作用、诱导免疫)和“植物-植食动物”相互作用(天敌逃逸、防御反应)中体现的多种机制综合影响植物入侵。同时,还应将入侵植物置身于现实生态环境中,了解入侵植物在各非生物背景下和生境中生物因素相互作用下获取的生存资源。深入探讨导致食物网结构发生改变、对生物多样性造成改变,甚至生境环境引起变化的不同入侵后果的原因,反其道采取措施干扰或降低生物入侵对生态系统的破坏,有效的且有目的地改造入侵生境中物种丰富度和进化选择方向,必将在很大程度上降低外来种入侵造成的生态经济危害和损失,可持续性地长效维护生物多样性和生态系统多样性发展。

参考文献:

- [1] Tassin J, Thompson K, Carroll S P, et al. Determining whether the impacts of introduced species are negative cannot be based solely on science; a response to russell and blackburn[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2017, 32(4): 230-231.
- [2] Russell J C, Blackburn T M. Invasive alien species; denialism, disagreement, definitions, and dialogue[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2017, 32(5): 312-314.
- [3] Qi S S, Dai Z C, Zhai D L, et al. Curvilinear effects of invasive plants on plant diversity: plant community invaded by *Sphagneticola trilobata* [J]. PLoS One, 2014, 9(11): e113964.

- [4] Guido A, Pillar V D. Invasive plant removal: assessing community impact and recovery from invasion[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(4):1230–1237.
- [5] Pejchar L, Mooney H A. Invasive species, ecosystem services and human well – being[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(9):497–504.
- [6] 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.
- [7] Harris J. Soil microbial communities and restoration ecology: facilitators or followers? [J]. *Science*, 2009, 325(5940):573–574.
- [8] 付伟, 王宁, 庞芳, 等. 土壤微生物与植物入侵: 研究现状与展望[J]. *生物多样性*, 2017, 25(12):1295–1302.
- [9] Higgins S I, Richardson D M. Invasive plants have broader physiological niches[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(29):10610–10614.
- [10] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity[J]. *Nature*, 2017, 549(7671):261–264.
- [11] Levine J M, Adler P B, Yelenik S G. A meta – analysis of biotic resistance to exotic plant invasions[J]. *Ecology Letters*, 2004, 7(10):975–989.
- [12] Kennedy T A, Naeem S, Howe K M, et al. Biodiversity as a barrier to ecological invasion[J]. *Nature*, 2002, 417(6889):636–638.
- [13] Anderson S H, Kelly D, Ladley J J, et al. Cascading effects of bird functional extinction reduce pollination and plant density[J]. *Science*, 2011, 331(620):1068–1071.
- [14] Kreyling J, Dengler J, Walter J, et al. Species richness effects on grassland recovery from drought depend on community productivity in a multisite experiment[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(11):1405–1413.
- [15] Bennett J A, Riibak K, Kook E, et al. Species pools, community completeness and invasion: disentangling diversity effects on the establishment of native and alien species[J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(12):1496–1505.
- [16] Early R, Sax D F. Climatic niche shifts between species' native and naturalized ranges raise concern for ecological forecasts during invasions and climate change[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(12):1356–1365.
- [17] Uesugi A, Kessler A. Herbivore exclusion drives the evolution of plant competitiveness via increased allelopathy[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3):916–924.
- [18] Jones M L, Ramoneda J, Rivett D W, et al. Biotic resistance shapes the influence of propagule pressure on invasion success in bacterial communities[J]. *Ecology*, 2017, 98(7):1743–1749.
- [19] Buckley Y M. Invasion ecology unpredictable arms race in a jam jar[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(1):0028.
- [20] Buckley Y M, Catford J. Does the biogeographic origin of species matter? Ecological effects of native and non – native species and the use of origin to guide management[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1):4–17.
- [21] Higgins S I, O'Hara R B, Bykova O, et al. A physiological analogy of the niche for projecting the potential distribution of plants[J]. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(12):2132–2145.
- [22] Shea K, Chesson P. Community ecology theory as a framework for biological invasions[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(4):170–176.
- [23] Bezemer T M, Harvey J A, Cronin J T. Response of native insect communities to invasive plants[J]. *Annual Review of Entomology*, 2014, 59(1):119–141.
- [24] van Hengstum T, Hooftman D A, Oostermeijer J, et al. Impact of plant invasions on local arthropod communities: a meta – analysis[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1):4–11.
- [25] Simao M C, Flory S L, Rudgers J A. Experimental plant invasion reduces arthropod abundance and richness across multiple trophic levels[J]. *Oikos*, 2010, 119(10):1553–1562.
- [26] Smith – Ramesh L M. Invasive plant alters community and ecosystem dynamics by promoting native predators[J]. *Ecology*, 2017, 98(3):751–761.
- [27] Smith L M, Schmitz O J. Invasive plants may promote predator – mediated feedback that inhibits further invasion[J]. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(12):2411–2419.
- [28] Grutters B M, Gross E M, Bakker E S. Insect herbivory on native and exotic aquatic plants: phosphorus and nitrogen drive insect growth and nutrient release[J]. *Hydrobiologia*, 2016, 778(1):209–220.
- [29] 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.
- [30] Dai Z C, Wang X Y, Qi S S, et al. Effects of leaf litter on inter – specific competitive ability of the invasive plant *Wedelia trilobata* [J]. *Ecological Research*, 2016, 31(3):367–374.
- [31] Lankau R A, Rogers W E, Siemann E. Constraints on the utilisation of the invasive Chinese tallow tree *Sapium sebiferum* by generalist native herbivores in coastal prairies[J]. *Ecological Entomology*, 2004, 29(1):66–75.
- [32] Heleno R, Lacerda I, Ramos J A, et al. Evaluation of restoration effectiveness: community response to the removal of alien plants[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(5):1191–1203.
- [33] Hobbs R J, Harris J A. Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium[J]. *Restoration Ecology*, 2001, 9(2):239–246.
- [34] Philippot L, Raaijmakers J M, Lemanceau P, et al. Going back to the roots: the microbial ecology of the rhizosphere[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2013, 11(11):789–799.
- [35] Reinhold – Hurek B, Bunker W, Burbano C S, et al. Roots shaping their microbiome: global hotspots for microbial activity[J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2015, 53(1):403–424.
- [36] Bardgett R D, van der Putten W H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Nature*, 2014, 515(7528):505–511.
- [37] Callaway R M, Maron J L. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(7):369–374.
- [38] Si C C, Liu X E, Wang C Y, et al. Different degrees of plant invasion significantly affect the richness of the soil fungal community[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12):e85490.
- [39] Batten K M, Scow K M, Davies K F, et al. Two invasive plants alter soil microbial community composition in Serpentine grasslands[J]. *Biological Invasions*, 2006, 8(2):217–230.

- [40] Bowen J L, Kearns P J, Byrnes J E, et al. Lineage overwhelms environmental conditions in determining rhizosphere bacterial community structure in a Cosmopolitan invasive plant[J]. Nature Communications, 2017, 8(1): 1–8.
- [41] Mamet S D, Lamb E G, Piper C L, et al. Archaea and bacteria mediate the effects of native species root loss on fungi during plant invasion[J]. ISME Journal, 2017, 11(5): 1261–1275.
- [42] Hong Y W, Liao D, Hu A Y, et al. Diversity of endophytic and rhizoplane bacterial communities associated with exotic *Spartina alterniflora* and native mangrove using Illumina amplicon sequencing [J]. Canadian Journal of Microbiology, 2015, 61(10): 723–733.
- [43] Li Y P, Feng Y L, Kang Z L, et al. Changes in soil microbial communities due to biological invasions can reduce allelopathic effects[J]. Journal of Applied Ecology, 2017, 54(5): 1281–1290.
- [44] El-Daim I A, Bejai S, Meijer J. Improved heat stress tolerance of wheat seedlings by bacterial seed treatment[J]. Plant and Soil, 2014, 379(1/2): 337–350.
- [45] Kumari S, Vaishnav A, Jain S, et al. Bacterial-mediated induction of systemic tolerance to salinity with expression of stress alleviating enzymes in soybean (*Glycine max* L. Merrill)[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(3): 558–573.
- [46] Naveed M, Hussain M B, Zahir Z A, et al. Drought stress amelioration in wheat through inoculation with *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN [J]. Plant Growth Regulation, 2014, 73(2): 121–131.
- [47] Maksimov I V, Veselova S V, Nuzhnaya T V, et al. Plant growth – promoting bacteria in regulation of plant resistance to stress factors [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2015, 62(6): 715–726.
- [48] Dai Z C, Fu W, Wan L Y, et al. Different growth promoting effects of endophytic bacteria on invasive and native clonal plants [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7(7): 706.
- [49] Dai Z C, Qi S S, Miao S L, et al. Isolation of NBS-LRR RGAs from invasive *Wedelia trilobata* and the calculation of evolutionary rates to understand bioinvasion from a molecular evolution perspective[J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2015, 61: 19–27.
- [50] Choudhary D K, Kasotia A, Jain S A, et al. Bacterial-mediated tolerance and resistance to plants under abiotic and biotic stresses [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2016, 35(1): 276–300.
- [51] Reinhart K O, Callaway R M. Soil biota and invasive plants[J]. New Phytologist, 2006, 170(3): 445–457.
- [52] Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales [J]. New Phytologist, 2010, 185(3): 631–647.
- [53] Heijden M D, Bruin S D, Luckerhoff L, et al. A widespread plant – fungal – bacterial symbiosis promotes plant biodiversity, plant nutrition and seedling recruitment[J]. The ISME Journal, 2016, 10(2): 389–399.
- [54] Menzel A, Hempel S, Klotz S, et al. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species[J]. Ecology, 2017, 98(1): 92–102.
- [55] Bender S F, Wagg C, van der Heijden M G A. An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2016, 31(6): 440–452.
- [56] Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A, et al. Soil biota and exotic plant invasion[J]. Nature, 2004, 427(6976): 731–733.
- [57] Mitchell C E, Power A G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens[J]. Nature, 2003, 421(6923): 625–627.
- [58] Parker J D, Hay M E. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants[J]. Ecology Letters, 2005, 8(9): 959–967.
- [59] Blumenthal D. Interrelated causes of plant invasion[J]. Science, 2005, 310(5746): 243–244.
- [60] Heckman R W, Wright J P, Mitchell C E. Joint effects of nutrient addition and enemy exclusion on exotic plant success[J]. Ecology, 2016, 97(12): 3337–3345.
- [61] Vorholt J A. Microbial life in the phyllosphere[J]. Nature Reviews Microbiology, 2012, 10(12): 828–840.
- [62] Bodenhausen N, Bortfeld-Miller M, Ackermann M, et al. A synthetic community approach reveals plant genotypes affecting the phyllosphere microbiota [J]. PLoS Genetics, 2014, 10(4): e1004283.
- [63] McNickle G G, Dybzinski R. Game theory and plant ecology[J]. Ecology Letters, 2013, 16(4): 545–555.
- [64] van Driesche R, Hoddle M. Control of pests and weeds by natural enemies: an introduction to biological control[M]. Hoboken: John Wiley & Sons, 2009.
- [65] 强胜, 陈国奇, 李保平, 等. 中国农业生态系统外来种入侵及其管理现状[J]. 生物多样性, 2010, 18(6): 647–659, 674–675.
- [66] Clewley G D, Eschen R, Shaw R H, et al. The effectiveness of classical biological control of invasive plants[J]. Journal of Applied Ecology, 2012, 49(6): 1287–1295.
- [67] 皇甫超河, 张天瑞, 刘红梅, 等. 三种牧草植物对黄顶菊田间替代控制[J]. 生态学杂志, 2010, 29(8): 1511–1518.
- [68] Bakker J D, Wilson S D. Using ecological restoration to constrain biological invasion[J]. Journal of Applied Ecology, 2004, 41(6): 1058–1064.