

外来植物入侵对土壤生物多样性和生态系统过程的影响

陈慧丽 李玉娟 李 博 陈家宽 吴纪华*

(复旦大学生物多样性科学研究所, 生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 上海 200433)

摘要: 随着科学家对生态系统地下部分的重视, 评价外来植物入侵对土壤生态系统的影响成为当前入侵生态学领域的研究热点之一。本文综述了外来植物入侵对土壤微生物、土壤动物以及土壤碳、氮循环动态影响的研究, 并探讨了其影响机制。已有的研究表明, 植物入侵对土壤生物多样性及相关生态系统过程的影响均存在不一致的格局, 影响机制也是复杂多样的。外来植物与土著植物凋落物的质与量、根系特征、物候等多种生理生态特性的差异可能是形成格局多样性和影响机制复杂性的最主要原因。今后, 加强多尺度和多生态系统的比较研究、机制性研究、生物多样性和生态系统过程的整合性研究及土壤生态系统对植物入侵的反馈研究是评价外来植物入侵对土壤生态系统影响的发展趋势。

关键词: 外来植物, 土壤生物, 碳循环, 氮循环, 入侵生态学

Impacts of exotic plant invasions on soil biodiversity and ecosystem processes

Huili Chen, Yujuan Li, Bo Li, Jiakuan Chen, Jihua Wu*

Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai 200433

Abstract: As increasing attention has been paid to below-ground ecosystems in recent years, the impact of exotic plant invasions on soil ecosystems has emerged as a central issue in invasion ecology. In this paper, effects of exotic plant invasions on soil biota and soil nutrient cycling processes are reviewed, and the mechanisms that underlie these impacts are discussed. The available literature suggests that no consistent pattern exists on the impacts of exotic plant invasions on soil microbes, soil animals, soil carbon cycling and nitrogen cycling. The mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions are also complex and diverse. The discrepancies most likely arise from the differences between invasive and native plants in a variety of physiological and ecological traits, such as litter quality and quantity, root distribution, and phenology. Future studies are recommended to (a) compare the impacts across multiple scales and multiple ecosystems; (b) intensify mechanical studies of the impacts; (c) link the impacts on biodiversity and ecosystem processes; and (d) explore the mutualistic interactions between soil ecosystems and exotic plants.

Key words: invasive plants, soil biota, carbon cycling, nitrogen cycling, invasion ecology

入侵生态学是当今生态学家极其关注的研究领域(李博和陈家宽, 2002; 陈兵和康乐, 2003; 徐汝梅和叶万辉, 2003; Ehrenfeld, 2003; Levine *et al.*, 2003; Zedler & Kercher, 2004), 该领域的研究热点之一是评价外来植物入侵对其入侵地生物多样性与生态系统功能的影响(彭少麟和向言词,

1999; Vitousek *et al.*, 1987; D'Antonio & Kark, 2002)。目前, 大量评价植物入侵生态后果的研究都集中于外来植物入侵对生态系统地上部分的影响, 即外来植物如何影响其入侵地的植物多样性与生态系统地上部分消费者的多样性, 而对于生态系统地下部分的生物多样性及生态系统过程影

收稿日期: 2005-03-09; 接受日期: 2005-07-07

基金项目: 国家自然科学基金(30570299)、上海市青年科技启明星计划(04QMX1405)和上海市科委重大项目(04D219301)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jihua@fudan.edu.cn

响的研究相对较少(Ehrenfeld, 2003; Levine *et al.*, 2003)。随着对生态系统地下部分重要性认识的深入(贺金生等, 2004; Copley, 2000; Callaway *et al.*, 2004; De Deyn *et al.*, 2004; Johnson *et al.*, 2004; Wardle *et al.*, 2004), 越来越多的科学家开始重视了解外来植物入侵对土壤生物多样性及生态系统过程的影响(Belnap & Phillips, 2001; Kourtev *et al.*, 2002; Duda *et al.*, 2003; Ehrenfeld, 2003; Hook *et al.*, 2004; Rice *et al.*, 2004)。

植物作为生产者土壤生物提供有机碳, 而土壤生物分解的有机质则为植物生长提供相应的营养(Porazinska *et al.*, 2003; Wardle *et al.*, 2004), 因而生态系统的地上和地下部分紧密联系、互为依存。不同植物群落的土壤中常具有不同的生物类群及组成(Wardle *et al.*, 1999; Eom *et al.*, 2000), 同时, 土壤生物多样性的不同又影响生态系统过程(Heemsbergen *et al.*, 2004)。外来植物扩散到新栖息地并形成稳定的种群, 会影响入侵地的植物群落结构(Levine *et al.*, 2003), 进而引起土壤生物多样性和生态系统过程发生改变。反过来这种改变很可能有利于外来植物在与土著植物的竞争中占据优势, 从而加剧外来植物的扩散(Ehrenfeld & Scott, 2001; Levine *et al.*, 2003)。因此, 了解外来植物入侵对土壤生物和生态系统的影响, 对于管理外来植物和修复入侵地的生态系统有着深远的意义。

本文综述了外来植物入侵对土壤微生物与动物多样性以及土壤碳、氮循环动态影响的研究成果, 旨在促进对外来植物入侵后果的全面评价。

1 外来植物入侵对土壤生物多样性的影响

1.1 对土壤微生物多样性的影响

土壤微生物直接参与凋落物分解、根系养分吸收等土壤生态系统过程, 其多样性改变对生态系统功能和稳定性有着重要影响。但由于土壤微生物群落变化的复杂性及土壤微生物生态学研究方法的限制, 有关植物入侵对土壤微生物群落结构影响的研究迄今为止很少报道(Saggar *et al.*, 1999; Belnap & Phillips, 2001; Kourtev *et al.*, 2002, 2003; Duda *et al.*, 2003; Ravit *et al.*, 2003)。

Saggar等(1999)比较了入侵新西兰的外来植物绿毛山柳菊(*Hieracium pilosella*)与土著植物群

落土壤中微生物的生物量, 结果表明外来植物显著增加了土壤微生物的生物量。Belnap和Phillips(2001)比较了入侵美国犹他州的外来植物旱雀麦(*Bromus tectorum*)、土著C₃植物(*Stipa comata*和*S. hymenoides*)及C₄植物(*Hilaria jamesii*)群落土壤中真菌物种组成与数量及活细菌生物量, 结果表明土著C₃与C₄植物群落土壤真菌的物种种类与数量均显著高于外来植物; 土著C₃植物群落土壤活细菌的生物量亦显著高于外来植物, 但C₄植物群落土壤活细菌的生物量却显著低于外来植物。Kourtev等(2002)比较了入侵美国新泽西州的外来植物日本小檗(*Berberis thunbergii*)和柔枝莠竹(*Microstegium vimineum*)与土著越橘属植物(*Vaccinium* spp.)的根际土(rhizosphere soil)与非根际土(bulk soil)中微生物群落的结构与功能, 结果表明两种外来植物与土著种根际土和非根际土微生物群落的结构与功能之间差异显著。随后, 他们用受控实验进一步证实了这一结果(Kourtev *et al.*, 2003)。Duda等(2003)亦发现入侵美国西部的盐生草(*Halogeton glomeratus*)的土壤细菌功能多样性显著高于土著植物。

Ravit等(2003)在湿地生态系统中研究外来植物入侵对其入侵地土壤微生物群落的结构与功能的影响时, 设计了2×2因子的实验, 即两个地点与两种植物。两个地点包括一个未受干扰的原生境和一个受重金属污染的生境; 两种植物包括外来植物芦苇(*Phragmites australis*)和土著种互花米草(*Spartina alterniflora*)。结果表明在未受干扰的地点, 外来植物芦苇和土著种互花米草土壤微生物群落的结构和功能均有显著差异, 而在受干扰的地点, 外来植物芦苇和土著植物互花米草土壤微生物群落的结构与功能差异较小。

外来植物之所以会改变其入侵地土壤微生物的多样性, 究其原因, 首先是不同植物物种根系分泌物(rhizosphere exudates)的化学组成及根周转(root turnover)速率通常存在差异(Coleman *et al.*, 2000), 因而外来植物取代土著植物后会改变根系对土壤的物质输入, 从而影响土壤微生物的结构与功能(Kourtev *et al.*, 2002); 其次, 外来植物与土著植物凋落物数量和质量的改变也会影响土壤微生物(Saggar *et al.*, 1999)。此外, 外来植物会改变其入侵地土壤的水分状况及土壤结构等物

理特性, 从而间接地影响土壤微生物的多样性 (Kourtev *et al.*, 2002)。但还需要更多的研究才能充分揭示这种影响及其形成机制。

1.2 对土壤动物多样性的影响

外来植物入侵对生态系统地上部分动物多样性的影响已有相当多的报道, 主要集中于昆虫 (Olckers & Hulley, 1991; Harris *et al.*, 2004; Samways & Taylor, 2004) 和鸟类 (Ramos, 1996; Schmidt & Whelan, 1999) 等, 而对土壤动物多样性影响的研究相对较少。

多数研究表明外来植物入侵可以增加土壤动物多样性或生物量。Aplet(1990)比较了入侵美国夏威夷的火树(*Myrica faya*)群落与土著植物群落土壤中蚯蚓的生物量, 发现外来植物入侵显著增加了蚯蚓的生物量。Kourtev等(1999)发现美国新泽西州的两种外来植物群落中单位面积土壤的蚯蚓数量显著高于土著植物群落。Gremmen等(1998)比较了新西兰次南极区群岛外来植物占优势的植物群落与土著植物群落的土壤动物, 结果表明前者有更多的大型无脊椎动物和螨类物种。米草属(*Spartina*)植物是全球滨海湿地的典型入侵杂草, 很多研究表明米草入侵光滩后, 土壤中的无脊椎动物总密度和丰富度要高于邻近的土壤 (童远瑞等, 1985; 蒋福兴等, 1992; Lana & Guiss, 1991; Dumbauld *et al.*, 1997)。Porazinska等(2003)比较了入侵北美的须芒草属植物(*Andropogon bladhii*)和土著植物土壤中线虫的多样性, 结果表明虽然没有显著差异, 但外来植物土壤中各线虫营养类群, 如摄食细菌性、摄食真菌性、杂食性以及植物寄生性线虫的密度都趋于增加。

还有一些研究发现外来植物入侵反而减少土壤动物的数量。如Belnap和Phillips(2001)报道旱雀麦入侵美国犹他州导致了土壤无脊椎动物数量的降低, 物种数也由原先的19种减到了8种。French和Major(2001)则发现, 一种入侵南非的金合欢属植物(*Acacia saligna*)群落与土著植物群落相比, 土壤中蚂蚁的物种数虽然没有显著差异, 但蚂蚁的个体数量显著减少, 群落组成也显著不同。Samways等(1996)研究了入侵南非的6种杂草对地表无脊椎动物的影响时, 发现入侵植物下无脊椎动物的丰富度和多样性都略低于土著种。Ratsirarson等(2002)比较了南非开普半岛国家公

园中入侵植物组成的桉树园和松树园与土著植物组成的森林凋落物中膜翅目(Hymenoptera)、盲蛛目(Opiliones)和端足目(Amphipoda)3类无脊椎动物, 发现土著植物森林凋落物中无脊椎动物物种数多于两种外来植物。

也有研究指出外来植物入侵对土壤动物群落没有影响。Hedge和Kriwoken(2000)在澳大利亚塔斯马尼亚岛比较外来植物大米草(*Spartina anglica*)群落与土著植物群落, 发现外来植物对大型土壤动物的种类与数量没有影响。Posey等(2003)亦观察到入侵美国东海岸的芦苇与土著植物互花米草土壤中的大型动物之间没有显著差异。

上述研究表明各种外来植物影响土壤动物多样性的格局是不一致的, 即使同一种外来植物对各种土壤动物类群的影响格局也存在差异。Yeates和Williams(2001)比较了新西兰3种外来植物群落与土著植物群落土壤中的线虫、轮虫、桡足动物和缓步动物等小型无脊椎动物的多样性, 结果表明不同的土壤动物物种或类群对外来植物的响应表现出增加、减少或没有改变多种格局。Talley和Levin(2001)比较入侵美国东海岸的芦苇与土著植物群落土壤中的大型土壤动物多样性亦发现了类似结果。

植物入侵可能通过多种机制对土壤动物产生影响。首先, 植物入侵改变地上部分的初级生产力和植物组织化学特性, 导致通过分解作用进入碎屑食物网的资源产生质和量的不同, 进而影响土壤动物的组成和多样性。如Alkemade等(1993)指出, 大米草入侵荷兰东斯凯尔德海湾增加土壤无脊椎动物数量的原因是米草盐沼常具有较高的净初级生产力, 大米草衰老的茎秆被分解后, 通过食物链或食物网的养分和能量流动可以支持更多的地下生物。其次, 入侵植物和土著植物生长特征(如生长密度、根系特征和物候等)的差异也会影响土壤无脊椎动物多样性。陈中义等(2005)在对入侵我国长江河口湿地的互花米草的研究中指出, 互花米草入侵导致入侵地植物群落的高度、密度、盖度和生物量的变化, 进而造成了土壤无脊椎动物群落结构的改变。第三, 土壤生态系统食物网各营养级之间存在着捕食、竞争等复杂的相互作用, 因此, 各种动物类群对植物入侵

的响应模式各不相同。Belnap和Phillips(2001)的研究指出,由于旱雀麦的入侵,土著C₃植物土壤中有6个属的食真菌螨类消失,据推测可能与土壤中某些真菌种类和数量的变化有关,而螨类数量和种类的变化又进一步影响更高一级的捕食者的数量和种类。然而,现有的研究对上述现象形成的内在机制的探讨只是建立在假设推断的基础上,缺少进一步研究和验证。

2 外来植物入侵对土壤生态系统过程的影响

2.1 对土壤碳循环的影响

净初级生产力、凋落物的数量和分解率、土壤有机碳含量、土壤碳的矿化速率等均是影响土壤碳循环的重要因素(Ehrenfeld, 2003)。

外来入侵植物与土著植物净初级生产力的不同会导致土壤碳库(carbon stocks)的差异。与土著植物比较,大多数研究表明外来植物引起净初级生产力或生物量增加(Windham, 2001; Valéry *et al.*, 2004), Ehrenfeld(2003)指出,80%以上的入侵案例中外来入侵植物的生物量高于土著种。由此可见外来植物入侵很可能会增加碳库存。一些研究发现外来植物比土著植物个体高大,并具有更发达的根系及冠层结构,使得净初级生产力增加。例如Dudley(2000)发现入侵美国加利福尼亚的芦竹(*Arundo donax*)的地上部分与根际部分的生物量均显著高于土著植物,这主要是因为其根茎非常发达,不仅增加了地下部分生物量,而且有利于吸收养分以支持地上部分营养物质的合成。另外一些研究则发现外来植物与土著植物生态生理特征存在差异,如外来植物具有相对较高的生长率,使得净初级生产力增加(Pattison *et al.*, 1999; Baruch & Goldstein, 1999)。Pattison等(1999)比较了美国夏威夷5种外来植物与4种土著植物,结果表明外来植物的相对生长率均高于土著植物,这是因为外来植物具有较高的净二氧化碳同化效率。

除了净初级生产力的变化以外,凋落物动态也是影响土壤碳含量的重要因素。首先,从凋落物的数量看,虽然入侵植物通常具有较高的生产力,但其凋落物的数量未必高于土著种。例如,入侵瑞士的扭叶松(*Pinus contorta*)虽然具有较高的

生物量(von Segebaden, 1993),但凋落物的数量反而比土著植物少(Agren & Knecht, 2001)。其次,从凋落物的性质来看,凋落物的化学成分与其降解速率密切相关。通常当凋落物中木质素含量显著高于或碳氮比显著低于土著植物时,外来植物比土著植物表现出更慢的凋落物分解速率;反之则分解快。此外,植物各部分器官的分解率和生物量配比也是决定降解过程的重要因子。如千屈菜(*Lythrum salicaria*)和芦苇两种入侵植物叶片的降解速率都高于土著种,但茎的降解速率却相反,所以茎叶比成了影响降解速率的最终决定因子(Emery & Perry, 1996; Meyerson *et al.*, 2000; Windham, 2001)。

综上,凋落物量、降解速率和植物生物量分配等多个因素共同决定了凋落物的分解率。从已有报道来看,一些研究认为外来植物比土著植物有更快的凋落物分解速率(Allison & Vitousek, 2004; Lindsay & French, 2004; Standish *et al.*, 2004),而另一些研究则表明外来植物的凋落物比土著植物分解慢(Windham, 2001; Valéry *et al.*, 2004)。

外来植物对土壤有机碳含量的影响存在两种不同格局。Saggar等(1999)研究表明外来植物入侵增加了土壤有机碳的数量;但是, Windham和Lathrop(1999)发现美国新泽西州的入侵种芦苇和土著种狐米草(*Spartina patens*)虽然具有不同的生物量和凋落物动态,但土壤有机碳含量没有显著差异,这可能是由于碳矿化速率不同引起的。

一些研究表明外来植物入侵增加了土壤碳的矿化速率。例如Vinton和Burke(1995)在比较了入侵美国科罗拉多东北部的藜科植物地肤(*Kochia scoparia*)与6种土著植物土壤碳的矿化速率后,发现前者比后者平均高出40%。而另一些研究则表明外来植物土壤碳的矿化速率比土著植物低(Trent *et al.*, 1994; Valéry *et al.*, 2004)。例如Trent等(1994)报道入侵美国的芒草属植物(*Taeniatherum caput-medusae*)土壤碳的矿化速率低于土著植物。还有一些研究则发现两者相比较,土壤碳的矿化速率没有改变(Porazinska *et al.*, 2003)。

总之,外来植物入侵能够影响其入侵地的土壤碳循环,但不同的外来植物对土壤碳循环不同

环节的影响是不一致的。

2.2 对土壤氮循环的影响

自从 Vitousek 等(1987)与 Vitousek 和 Walker (1989)报道外来固氮植物火树戏剧性地改变了美国夏威夷火山国家公园土壤氮循环以后, 探讨外来植物是否影响其入侵地土壤氮循环已成为研究热点之一(Ehrenfeld, 2003; Levine *et al.*, 2003; Windham & Ehrenfeld, 2003)。这些研究主要集中于比较外来植物与土著植物土壤的总氮、无机氮、氮矿化率、硝化率和反硝化率等的变化(Mack & D'Antonio, 2003; Hook *et al.*, 2004; Rice *et al.*, 2004; Wolf *et al.*, 2004; Yelenik *et al.*, 2004)。

外来植物入侵对土壤总氮的影响格局并不一致。一些研究表明外来植物增加了其入侵地土壤总氮含量(Vitousek *et al.*, 1987; Stock *et al.*, 1995; Asner & Beatty, 1996; Otto *et al.*, 1999; Saggar *et al.*, 1999; Yelenik *et al.*, 2004)。Scott等(2001)在新西兰研究杂草入侵对土壤生态系统过程的影响时发现, 山柳菊属植物(*Hieracium* spp.)入侵的土壤中总氮含量显著增加, 他们认为可能是由于氮的净矿化速率下降, 因而氮循环速率下降, 使得土壤总氮不断富集。另一些研究则报道外来植物减少了其入侵地土壤总氮(贺握权和黄忠良, 2004; Feller, 1983; Bhatt *et al.*, 1994; Trent *et al.*, 1994; Christian & Wilson, 1999)。原产于亚洲的多年生C₃杂草——冰草(*Agropyron cristatum*)入侵加拿大, 导致其入侵地土壤含氮量显著下降, 原因是外来植物的根系生物量显著低于土著种, 从而减少了通过根周转向土壤输入的总氮量(Christian & Wilson, 1999)。贺握权和黄忠良(2004)在对鼎湖山自然保护区的研究中亦发现, 铺地蜈蚣菊(*Wedelia prostrata*)的入侵使土壤含氮量降低了20%。还有一些研究发现外来植物没有改变入侵地土壤总氮(Otto *et al.*, 1999; Belnap & Phillips, 2001; Porazinska *et al.*, 2003; Windham & Ehrenfeld, 2003; Hook *et al.*, 2004)。Windham和Ehrenfeld(2003)在美国东海岸的研究发现, 相对于土著植物狐米草, 入侵植物芦苇的凋落物中含氮量显著增加, 但由于入侵植物土壤中的氮矿化速率高于土著植物, 因此, 土壤中的氮储量并没有很大改变。

外来植物入侵对土壤无机氮(铵态氮和硝态氮)的影响同样存在增加、减少或没有影响3种格局。有些研究表明外来植物使土壤无机氮增加(Kourtev *et al.*, 1999, 2003; Yelenik *et al.*, 2004), 有些研究则表明使土壤无机氮减少(Wolf *et al.*, 2004)。如由于山柳菊属植物入侵, 新西兰南岛土壤氮的矿化水平下降, 从而导致土壤无机氮含量下降(Scott *et al.*, 2001)。Kourtev等(1999)研究美国新泽西州外来植物日本小檗和柔枝莠竹时发现, 两种外来植物土壤的硝态氮含量都比土著种高, 而铵态氮含量相对较低。另一些研究报道外来植物入侵没有改变土壤无机氮含量, 如入侵美国东海岸的芦苇, 其土壤无机氮含量与土著植物没有显著差异(Windham & Ehrenfeld, 2003)。

通常外来植物入侵会导致土壤氮的矿化作用(mineralization)增强(Vinton & Burke, 1995; Ehrenfeld *et al.*, 2001; Windham & Ehrenfeld, 2003)。如Windham和Ehrenfeld(2003)的研究发现, 美国东海岸入侵种芦苇土壤的氮矿化速率是土著植物的3倍, 这是因为芦苇组织的含氮量高, 刺激了土壤微生物对有机氮的矿化。但是, 也有部分研究发现外来植物土壤的氮矿化速率低于土著植物土壤(Trent *et al.*, 1994; Saggar *et al.*, 1999; Evans *et al.*, 2001; Scott *et al.*, 2001; Wolf *et al.*, 2004), 或与土著植物的土壤没有差异(Otto *et al.*, 1999; Porazinska *et al.*, 2003)。如Mack和D'Antonio (2003)通过比较美国夏威夷火山公园去除入侵杂草和未去除杂草的林地土壤的氮循环, 发现在干季前者的土壤矿化作用比后者增加60%, 而年矿化速率没有差别, 故推测这可能是因为是在雨季大量的无机氮被植物吸收用于生长。有研究显示土壤氮的矿化作用与土壤氧化还原电位(reduction-oxidation potentials)密切相关, 而氧化还原电位又受根通气组织向地下的输氧状况及根呼吸水平的调节(Engelaar *et al.*, 1995); 同时, 也有研究报道土壤的矿化作用还受土壤pH的影响(Kourtev *et al.*, 1999)。

外来植物入侵对土壤的反硝化作用(denitrification)影响的研究相对较少, 得出的影响模式也不相同。Windham和Ehrenfeld(2003)发现入侵美国新泽西州的芦苇取代土著植物狐米草后, 土壤反硝化速率是入侵前的1.6倍。然而

Bolton等(1990)却发现外来植物旱雀麦土壤的反硝化速率低于土著植物; Otto等(1999)则报道芦苇和千屈菜入侵美国哈德孙河河口不影响土壤的反硝化速率。

综上所述, 外来植物入侵能够影响土壤氮循环, 但对氮循环各个环节的影响格局并不一致, 对氮循环的方向与大小的影响格局也有差异。目前, 由于氮的淋溶、反硝化作用等过程尚没有得到充分关注, 评估植物入侵对整个生态系统的氮循环动态的影响仍然是该领域的研究难点 (Ehrenfeld, 2003)。

2.3 植物入侵影响土壤生态系统过程的机制

从根本上讲, 外来植物入侵是否影响生态系统过程取决于入侵植物与土著植物在生理生态特性(草本和木本植物, 固氮和非固氮植物, C_3 和 C_4 植物等)及利用有效资源能力方面的差异性。例如, 固氮能力的差异会影响到土壤氮循环(Evans *et al.*, 2001)。然而, 入侵植物对具体某一生态系统的影响还取决于它对该系统中土著植物群落组成和多样性的改变程度。例如, Mack等(2001)比较了美国夏威夷火山公园外来植物群落、外来植物与土著植物共生群落及土著植物群落三者之间的氮循环, 发现外来植物群落中土壤有机质的氮矿化速率显著低于后两者, 而外来植物和土著植物共生群落土壤有机氮矿化速率与土著植物群落土

壤没有显著差异。

植物入侵可以通过多种机制影响土壤生态系统过程 (McLendon & Redente, 1992; Berendse, 1998; van Breeman, 1998; Hodge *et al.*, 2000; Ehrenfeld, 2003)(图1)。首先, 植物入侵使地上部分向土壤生态系统输入物质的质量和数量发生改变, 从而使土壤营养循环也随之改变 (Garland, 1996; Grayston & Campbell, 1998; Grieron & Adams, 2000); 其次, 外来植物入侵引起土壤理化特性的改变 (向言词等, 2003; Boettcher & Kalisz, 1989; Finzi *et al.*, 1998; Kelly *et al.*, 1998); 第三, 植物入侵改变土壤微生物和动物的群落结构和功能, 从而改变了碎屑食物网中物质循环和能量流动的路径、方向和大小, 即生态系统过程发生改变 (Belnap & Phillips, 2001; Yeates & Williams, 2001)。

在某个具体地点, 不同入侵植物物种的生理生态特征对改变生态系统过程的贡献存在差异; 在不同入侵事件中, 入侵植物同一生理生态特征对不同生态系统过程的影响也存在时空上的差异。但是土壤生态系统各营养元素循环对植物入侵过程的响应可能远比现有研究所认识到的更为复杂, 且这种响应用于评价植物入侵后果及研究其机制具有更重要的意义 (Ehrenfeld & Scott, 2001; Ehrenfeld, 2003)。

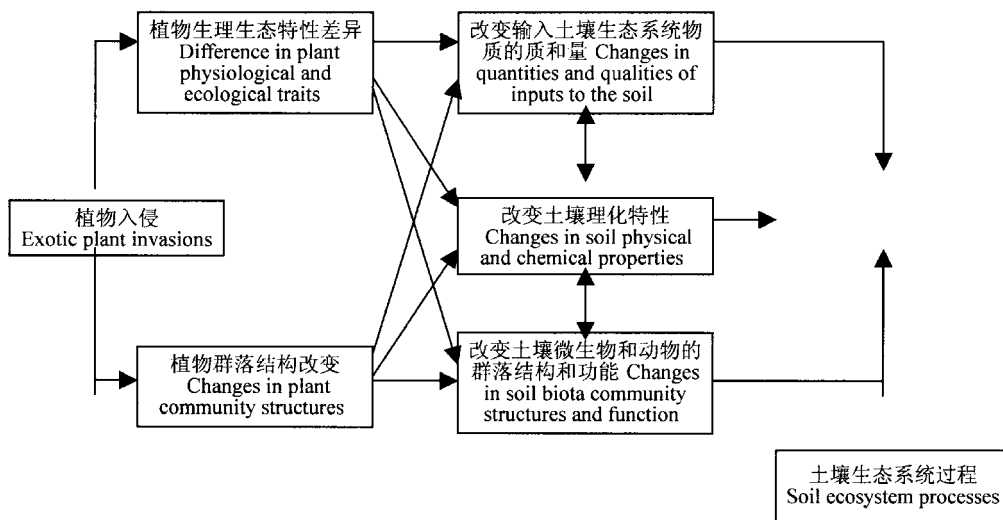


图1 植物入侵影响土壤生态系统过程的可能机制

Fig. 1 Possible mechanisms underlying the impacts of plant invasions on soil ecosystem processes

3 结论与展望

综上所述, 外来植物入侵对土壤微生物、土壤动物以及土壤碳、氮动态的影响均存在不一致的格局, 影响机制也是复杂多样的。外来植物与土著植物凋落物的质与量、根系特征、物候等生理生态特性的差异可能是形成格局多样性和影响机制复杂性的最主要原因。基于目前的研究现状和研究水平, 以下几方面的研究亟待加强:

(1)多尺度、多生态系统的比较研究。植物入侵对土壤生态系统的影响不仅取决于外来种本身的生物学特性及入侵历史, 还与被入侵生态系统的植被类型和生境特征等多种因素有关。即使同一种植物入侵不同地点, 所产生的影响也是不同的。如豆科金合欢属植物(*Acacia* spp.)入侵南非时, 在养分充足的土壤系统中氮矿化速率可以加快, 而在贫瘠土壤生态系统中却并不改变(Stock *et al.*, 1995)。这提示我们在预测某一植物入侵后对生物多样性和生态系统可能产生的影响时, 要考虑多方面的因素, 并整合不同尺度、不同生态系统下的研究成果。

(2)机制性研究。Levine等(2003)在综述外来植物入侵的影响机制时指出, 大多数的现有研究是在已入侵地点和尚未入侵地点之间作比较, 并在此基础上假设和讨论外来植物的影响机制。在研究外来植物对土壤生物多样性和生态系统过程的影响时, 这种现象尤其突出。因此, 外来植物对土壤生态系统的影响过程及机制的研究亟待加强。我们需要通过严格的受控实验、半自然半受控实验对机制进行验证。此外, 随着现代生态学的发展, 数学模型、稳定同位素技术和现代分子生物学技术的不断应用, 也会为我们探讨植物入侵对土壤生物和生态系统过程的影响机理带来全新的视野。

(3)生物多样性和生态系统过程的整合性研究。土壤生物与生态系统过程之间有着密切的联系, 很难完全割裂开来评价外来植物入侵对于两者的独立影响。例如, 土壤微生物群落的变化会直接影响凋落物分解, 而取食微生物的小型土壤动物尽管与凋落物分解没有直接关系, 但作为地下食物网的高营养级生物, 它们对微生物数量进行调节, 从而对生态系统营养循环产生影响

(Freckman *et al.*, 1997)。反过来, 外来植物也可能先影响土壤理化性质, 进而影响到土壤生物多样性。今后的研究应该更加注重全面地分析外来植物、土壤生物和土壤生态系统过程三者之间的相互关系, 而在种群、群落和生态系统多个层面上综合研究外来植物对土壤生态系统的影响将是未来研究工作的重点和难点。

(4)土壤生态系统对植物入侵的反馈机制研究。植物-土壤反馈(plant-soil feedback)途径是影响植物物种入侵力和生境可入侵性的一个重要方面。土壤生物如何影响外来植物入侵是当前备受关注的问题, Callaway等(2004)和Reinhart和Callaway(2004)已经率先开展了这方面工作, 他们的研究表明入侵地土壤生物能够促进外来植物入侵。这方面的研究将很快成为入侵生态学中的新热点, 而且入侵植物在原产地和入侵地之间的比较研究尤其需要加强, 从而可以更准确地阐明土壤生物在植物入侵过程中的作用。

当前, 我国科学家已相当重视入侵生态学的研究, 也有一定数量的有关外来植物生理生态特性、对土著植物群落的影响及化学和生物防治等方面的研究。例如, Deng等(2004)对不同生境下薇甘菊(*Mikania micrantha*)及其同属土著种的基本光合特性进行比较; Chen等(2004)研究了互花米草入侵对长江河口土著植物海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)种群动态的影响; 韩诗畴等(2001)对薇甘菊的天敌进行了调查研究。然而, 评价外来植物对土壤生物多样性和生态系统过程的影响的研究工作仍处于起步阶段。显然, 进一步深入评价植物入侵对土壤生态系统的影响不仅能在理论上推进入侵生态学的发展, 使人们更全面地了解植物入侵给自然生态系统带来的危害及其作用机制; 而且对我国入侵植物的管理和控制, 以及最终修复被入侵生态系统均具有重要的推动作用。

致谢 感谢复旦大学生物多样性科学研究所傅萃长博士对本文的修改提出宝贵意见。

参考文献

- Agren GI, Knecht M (2001) Simulation of soil carbon and nutrient development under *Pinus sylvestris* and *Pinus contorta*. *Forest Ecology and Management*, **141**, 117-129.

- Alkemade R, Wielemaker A, Hemminga MA (1993) Correlation between nematode abundance and decomposition rate of *Spartina anglica* leaves. *Marine Ecology Progress Series*, **99**, 293–300.
- Allison SD, Vitousek PM (2004) Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawaii. *Oecologia*, **141**, 612–619.
- Aplet GH (1990) Alteration of earthworm community biomass by the alien *Myrica faya* in Hawaii. *Oecologia*, **82**, 414–416.
- Asner GP, Beatty SW (1996) Effects of an African grass invasion on Hawaiian shrubland nitrogen biogeochemistry. *Plant and Soil*, **186**, 205–211.
- Baruch Z, Goldstein G (1999) Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, **121**, 183–192.
- Belnap J, Phillips SL (2001) Soil biota in an ungrazed grassland: response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*, **11**, 1261–1275.
- Berendse F (1998) Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry*, **42**, 73–88.
- Bhatt YD, Rawat YS, Singh SP (1994) Changes in ecosystem functioning after replacement of forest by *Lantana* shrubland in Kumaun Himalaya. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 67–70.
- Boettcher SE, Kalisz PJ (1989) Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology*, **71**, 1365–1372.
- Bolton H, Smith JL, Wildung RE (1990) Nitrogen mineralization potentials of shrub-steppe soils with different disturbance histories. *Soil Science Society of America Journal*, **54**, 887–891.
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427**, 731–733.
- Chen B (陈兵), Kang L (康乐) (2003) Biological invasion and its relation with global changes. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **22**(1), 31–34. (in Chinese with English abstract)
- Chen ZY (陈中义), Fu CC (傅萃长), Wang HY (王海毅), Li B (李博), Wu JH (吴纪华), Chen JK (陈家宽) (2005) Effect of *Spartina alterniflora* invasions on the benthic macro-invertebrates community at Dongtan of Chongming salt marsh, the Yangtze River Estuary. *Wetlands Science* (湿地科学), **3**, 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Chen ZY, Li B, Zhong Y, Chen JK (2004) Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. *Hydrobiologia*, **528**, 99–106.
- Christian JM, Wilson SD (1999) Long-term ecosystem impacts of an introduced grass in the northern Great Plains. *Ecology*, **80**, 2397–2407.
- Coleman MD, Dickson RE, Isebrands JG (2000) Contrasting fine-root production, survival and soil CO₂ efflux in pine and poplar plantations. *Plant and Soil*, **225**, 129–139.
- Copley J (2000) Ecology goes underground. *Nature*, **406**, 452–454.
- De Deyn GB, Raaijmakers CE, Van der Putten WH (2004) Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology*, **92**, 824–834.
- Deng X, Ye WH, Feng HL, Yang QH, Cao HL, Hui KY, Zhang Y (2004) Gas exchange characteristics of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in South China. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **45**, 213–220.
- Duda JJ, Freeman DC, Emlen JM, Belnap J, Kitchen SG, Zak JC, Sobek E, Tracy M, Montante J (2003) Differences in native soil ecology associated with invasion of the exotic annual chenopod, *Halogeton glomeratus*. *Biology and Fertility of Soils*, **38**, 72–77.
- Dumbauld BR, Peoples M, Holcomb L, Ratchford S (1997) The potential influence of the aquatic weed *Spartina alterniflora* and control practices on clam resources in Willapa Bay, Washington. In: *Proceedings of the Second International Spartina Conference* (ed. Pattern K), pp. 51–57. Washington State University, Olympia.
- Dudley TL (2000) *Arundo donax*. In: *Invasive Plants of California's Wildlands* (eds Bossard C, Randall J, Hoshovsky MC). University of California Press, Berkeley, CA.
- D'Antonio CM, Kark S (2002) Impacts and extent of biotic invasions in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 202–204.
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, **6**, 503–523.
- Ehrenfeld JG, Kourtev P, Huang W (2001) Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications*, **11**, 1287–1300.
- Ehrenfeld JG, Scott N (2001) Invasive species and the soil: effects on organisms and ecosystem processes. *Ecological Applications*, **11**, 1259–1260.
- Emery SL, Perry JA (1996) Decomposition rates and phosphorus concentrations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) and cattail (*Typha* spp.) in fourteen Minnesota wetlands. *Hydrobiologia*, **323**, 129–138.
- Engelaar WMHG, Symens JC, Laanbroek HJ, Blom CWPM (1995) Preservation of nitrifying capacity and nitrate availability in waterlogged soil by radial oxygen loss from roots of wetland plants. *Biology and Fertility of Soil*, **20**, 243–248.
- Eom A, Hartnett DC, Wilson GWT (2000) Host plant species effect on arbuscular mycorrhizal fungal communities in tallgrass prairie. *Oecologia*, **122**, 435–444.
- Evans RD, Rimer R, Sperry L, Belnap J (2001) Exotic plant

- invasion alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications*, **11**, 1301–1310.
- Feller MC (1983) Effects of an exotic conifer (*Pinus radiata*) plantation on forest nutrient cycling in south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management*, **7**, 77–102.
- Finzi AC, van Breemen N, Canham CD (1998) Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications*, **8**, 447–454.
- Freckman DW, Blackburn TH, Brussaard L, Hutchings P, Palmer MA, Snelgrove PVR (1997) Linking biodiversity and ecosystem functioning of soils and sediments. *Ambio*, **26**, 556–562.
- French K, Major RE (2001) Effect of an exotic *Acacia* (Fabaceae) on ant assemblages in South African fynbos. *Austral Ecology*, **26**, 303–310.
- Garland J (1996) Patterns of potential C source utilization by rhizosphere communities. *Soil Biology and Biochemistry*, **28**, 23–30.
- Grayston SJ, Campbell CD (1998) Functional biodiversity of microbial communities in the rhizosphere of hybrid larch (*Larix eurolepis*) and Sitka spruce (*Picea sitchensis*). *Tree Physiology*, **16**, 1031–1038.
- Gremmen N, Chown SL, Marshall DJ (1998) Impact of the introduced grass *Agrostis stolonifera* on vegetation and soil fauna communities at Marion Island, sub-Antarctic. *Biological Conservation*, **85**, 223–231.
- Grierson PF, Adams MA (2000) Plant species affect acid phosphatase, ergosterol and microbial P in a Jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Sm.) forest in southwestern Australia. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**, 1817–1827.
- Han SC(韩诗畴), Li LY(李丽英), Peng TX(彭统序), Liu WH(刘文惠), Li KH(李开煌), Chen QX(陈巧贤), Luo LF(罗莉芬) (2001) Preliminary survey of insects mites and fungal pathogens on the weeds *Mikania micrantha* and *M. cordata*. *Natural Enemies of Insects* (昆虫天敌), **23**, 119–126. (in Chinese with English abstract)
- Harris RJ, Toft RJ, Dugdale JS, Williams PA, Rees JS (2004) Insect assemblages in a native (kanuka—*Kunzea ericoides*) and an invasive (gorse—*Ulex europaeus*) shrubland. *New Zealand Journal of Ecology*, **28**, 35–47.
- He JS(贺金生), Wang ZQ(王政权), Fang JY(方精云) (2004) Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **49**, 1226–1233. (in Chinese)
- He WQ(贺握权), Huang ZL(黄忠良) (2004) Dynamics and impacts of invasion by nonnative plant species to Dinghushan Nature Reserve. *Journal of Guangdong Forestry Science and Technology*(广东林业科技), **20**, 42–45. (in Chinese with English abstract)
- Hedge P, Kriwoken LK (2000) Evidence for effects of *Spartina anglica* invasion on benthic macrofauna in Little Swanport estuary, Tasmania. *Austral Ecology*, **25**, 150–159.
- Heemsbergen DA, Berg MP, Loreau M, van Haj JR, Faber JH, Verhoef HA (2004) Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science*, **306**, 1019–1020.
- Hodge A, Robinson D, Fitter A (2000) Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trends in Plant Science*, **5**, 304–308.
- Hook PB, Olson BE, Wraith JM (2004) Effects of the invasive forb *Centaurea maculosa* on grassland carbon and nitrogen pools in Montana, USA. *Ecosystems*, **7**, 686–694.
- Jiang FX(蒋福兴), Wang WZ(王维中), Huang YS(黄耀生), Zhao QL(赵清良), Xu JZ(徐家铸) (1992) Preliminary study on interactions between *Spartina anglica* C. E. Hubbard and *Perinereis aihuhitensis* Grube. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **12**, 84–88. (in Chinese)
- Johnson D, Vandenkoornhuysen PJ, Leake JR, Gilbert L, Booth RE, Grime JP, Young JPW, Read D (2004) Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. *New Phytologist*, **161**, 503–515.
- Kelly EF, Chadwick OA, Hilinski TE (1998) The effect of plants on mineral weathering. *Biogeochemistry*, **42**, 139–143.
- Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Haggblom M (2002) Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, **83**, 3152–3166.
- Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Haggblom M (2003) Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, **35**, 895–905.
- Kourtev PS, Huang WZ, Ehrenfeld JG (1999) Differences in earthworm densities and nitrogen dynamics in soils under exotic and native plant species. *Biological Invasions*, **1**, 237–245.
- Lana P, Guiss C (1991) Influence of *Spartina alterniflora* on structure and temporal variability of macrobenthic associations in a tidal flat of Paranagua Bay, Brazil. *Marine Ecology Progress Series*, **73**, 231–234.
- Levine JM, Vila M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B—Biological Sciences*, **270**, 775–781.
- Li B(李博), Chen JK(陈家宽) (2002) Ecology of biological invasions: achievements and challenges. *World Science-Technology Research & Development* (世界科学技术研究与发展), **24**, 26–36. (in Chinese with English abstract)
- Lindsay EA, French K (2004) *Chrysanthemoides monilifera*

- ssp. *rotundata* invasion alters decomposition rates in coastal areas of south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management*, **198**, 387–399.
- Mack MC, D'Antonio CM, Ley RE (2001) Alteration of ecosystem nitrogen dynamics by exotic plants: a case study of C_4 grasses in Hawaii. *Ecological Applications*, **11**, 1323–1335.
- Mack MC, D'Antonio CM (2003) Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecological Applications*, **13**, 154–166.
- Meyerson LA, Saltonstall K, Windham L, Kiviat E, Findlay S (2000) A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, **9**, 89–103.
- McLendon T, Redente EF (1992) Effects of nitrogen limitation on species replacement dynamics during early secondary succession on a semiarid sagebrush site. *Oecologia*, **91**, 312–317.
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262–270.
- Olckers T, Hulley PE (1991) Impoverished insect herbivore faunas on the exotic bugweed *Solanum mauritianum* Scop. relative to indigenous *Solanum* species in Natal/KwaZulu and the Transkei. *Journal of the Entomological Society of South Africa*, **54**, 39–50.
- Otto S, Groffman PM, Findlay SEG, Arreola AE (1999) Invasive plant species and microbial processes in a tidal freshwater marsh. *Journal of Environmental Quality*, **28**, 1252–1257.
- Pattison RR, Goldstein G, Ares A (1999) Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. *Oecologia*, **117**, 449–459.
- Peng SL (彭少麟), Xiang YC (向言词) (1999) The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**, 560–568. (in Chinese with English abstract)
- Porazinska DL, Bardgett RD, Blaauw MB, Hunt HW, Parsons AN, Seastedt TR, Wall DH (2003) Relationships at the aboveground-belowground interface: plants, soil biota and soil processes. *Ecological Monographs*, **73**, 377–395.
- Posey MH, Alphin TD, Meyer DL, Johnson JM (2003) Benthic communities of common reed *Phragmites australis* and marsh cordgrass *Spartina alterniflora* marshes in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **261**, 51–61.
- Ramos JA (1996) Introduction of exotic tree species as a threat to the Azores bullfinch population. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 710–722.
- Ratsirarson H, Robertson HG, Picker MD, van Noort S (2002) Indigenous forests versus exotic eucalypt and pine plantations: a comparison of leaf-litter invertebrate communities. *African Entomology*, **10**, 93–99.
- Ravit B, Ehrenfeld JG, Haggblom M (2003) A comparison of sediment microbial communities associated with *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* in two brackish wetlands of New Jersey. *Estuaries*, **26**, 465–474.
- Reinhart KO, Callaway RM (2004) Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications*, **14**, 1737–1745.
- Rice SK, Westerman B, Federici R (2004) Impacts of the exotic, nitrogen-fixing black locust (*Robinia pseudoacacia*) on nitrogen-cycling in a pine-oak ecosystem. *Plant Ecology*, **174**, 97–107.
- Saggar S, McIntosh PD, Hedley CB, Knicker H (1999) Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under *Hieracium* (*H. pilosella* L.). *Biology and Fertility of Soils*, **30**, 232–238.
- Samways MJ, Caldwell PM, Osborn R (1996) Ground-living invertebrate assemblages in native, planted and invasive vegetation in South Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **59**, 19–32.
- Samways MJ, Taylor S (2004) Impacts of invasive alien plants on Red-listed South African dragonflies (*Odonata*). *South African Journal of Science*, **100**, 78–80.
- Schmidt KA, Whelan CJ (1999) Effects of exotic *Lonicera* and *Rhamnus* on songbird nest predation. *Conservation Biology*, **13**, 1502–1506.
- Scott NA, Saggar S, McIntosh PD (2001) Biogeochemical impact of *Hieracium* invasion in New Zealand's grazed tussock grasslands: sustainability implications. *Ecological Applications*, **11**, 1311–1322.
- Standish RJ, Williams PA, Robertson AW, Scott NA, Helderley DI (2004) Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in warm temperate lowland forest remnants. *Biological Invasions*, **6**, 71–81.
- Stock WD, Wienand KT, Baker AC (1995) Impacts of invading N_2 -fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems—evidence from soil incubation studies and ^{15}N natural abundance values. *Oecologia*, **101**, 375–382.
- Talley TS, Levin LA (2001) Modification of sediments and macrofauna by an invasive marsh plant. *Biological Invasions*, **3**, 51–68.
- Tong YR (童远瑞), Meng WX (孟文新), Xu Q (徐琴) (1985) A preliminary survey of animals in *Spartina anglica* marsh. *Journal of Nanjing University (Natural Science)*(南京大学学报(专刊)), 133–140. (in Chinese)
- Trent JD, Young JA, Blank RR (1994) Potential role of soil microorganisms in medusahead invasion. In: *Proceedings of Ecology and Management of Annual Rangelands* (eds Monsen SB, Kitchen SG), pp. 140–142. Report Number INT-GTR 313, USDA Forestry Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah, USA.
- van Breeman N (1998) *Plant-induced Soil Changes: Proc-*

- esses and Feedbacks*. Kluwer Academic, London.
- Valéry L, Bouchard V, Lefeuvre JC (2004) Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands*, **24**, 268–276.
- Vinton MA, Burke IC (1995) Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology*, **76**, 1116–1133.
- Vitousek PM, Walker LP (1989) Biological invasions by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation and ecosystem effects. *Ecological Monographs*, **59**, 247–265.
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD, Müller-Dombois D, Matson PA (1987) Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, **238**, 802–804.
- von Segebaden G (1993) Lodgepole pine in Sweden—a situation report. In: *Pinus contorta—from Untamed Forest to Domesticated Crop* (ed. Lindgren D), pp. 8–23. Report no. 11, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, **304**, 1629–1633.
- Wardle DA, Bonner KI, Barker GM, Yeates GW, Nicholson KS, Bardgett RD, Watson RN, Ghani A (1999) Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monographs*, **69**, 535–568.
- Windham L (2001) Comparison of biomass production and decomposition between *Phragmites australis* (common reed) and *Spartina patens* (salt hay) in brackish tidal marsh of New Jersey. *Wetlands*, **21**, 179–188.
- Windham L, Ehrenfeld JG (2003) Net impact of a plant invasion on nitrogen-cycling processes within a brackish tidal marsh. *Ecological Applications*, **13**, 883–896.
- Windham L, Lathrop RG (1999) Effects of *Phragmites australis* (common reed) invasion on aboveground biomass and soil properties in brackish tidal marsh of the Mullica River, New Jersey. *Estuaries*, **22**, 927–935.
- Wolf JJ, Beatty SW, Seastedt TR (2004) Soil characteristics of Rocky Mountain National Park grasslands invaded by *Melilotus officinalis* and *M. alba*. *Journal of Biogeography*, **31**, 415–424.
- Xiang YC (向言词), Peng SL (彭少麟), Rao XQ (饶兴权) (2003) Effect of exotic plants on soil characteristics. *Guihaia* (广西植物), **23**, 253–258. (in Chinese with English abstract)
- Xu RM (徐汝梅), Ye WH (叶万辉) (2003) *Biological Invasion: Theory and Practice* (生物入侵: 理论与实践). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Yeates GW, Williams PA (2001) Influence of three invasive weeds and site factors on soil microfauna in New Zealand. *Pedobiologia*, **45**, 367–383.
- Yelenik SG, Stock WD, Richardson DM (2004) Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology*, **12**, 44–51.
- Zedler JB, Kercher S (2004) Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **23**, 431–452.

(责任编辑: 周玉荣)