•生物入侵专题•

土壤微生物与植物入侵：研究现状与展望

付伟¹ 王宁¹ 庞芳¹ 黄玉龙¹ 吴俊¹
祁珊珊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：入侵植物在全球范围的快速扩张导致了全球生物多样性的快速丧失，这使得对其入侵机理的研究更具有现实性与紧迫性。在入侵生态学中，以往的关注重点多集中于宏观有机体上，但是越来越多的研究表明，入侵植物与土壤微生物之间的相互作用关系深刻影响着入侵植物的适应性和竞争力，在其成功入侵的过程中发挥着重要的作用。现阶段，在土壤微生物参与的植物入侵研究中，将微生物分为3个主要类群，即病原微生物(microbial pathogens)、共生微生物(mutualistic microbes)和腐生微生物(saprotrophic microbes)。本文从该3个类群出发总结了土壤微生物与入侵植物之间的相互关系，探讨其对外来植物入侵性的影响。另外，以往的研究多单独围绕总体层次或某一维度而展开，往往不能深入系统地揭示外来植物的入侵机理。然而，在陆地生态系统中，植物与微生物的相互作用关系主要始于根系，植物的根际为微生物提供了多样的异质性栖息环境(根际土壤、根表和内生环境)，并塑造了其功能的多样性。作者建议，今后关于土壤微生物对入侵植物影响的研究，在借鉴快速发展的高通量测序技术拓展研究的深度和广度的同时，同样需要注意根际微生境与宏观功能特性的结合与统一，并建立系统而又可重复性的研究模式，从现象特征的描述向机理阐述方向发展。

关键词：入侵植物；入侵机制；土壤微生物；根际环境；微生物分子生态学

Soil microbiota and plant invasions: current and future

Wei Fu¹, Ning Wang¹, Fang Pang¹, Yulong Huang¹, Jun Wu¹, Shanshan Qi¹, Zhicong Dai^{1,2*}, Daolin Du^{1,2}

1 Institute of Environment and Ecology, School of the Environment and Safety Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013

2 Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013

Abstract: Profound threats on global biodiversity caused by the expansion and accumulation of invasive species substantiate the urgent need to understand their invasion mechanisms. While most studies of invasive plants have focused on macro-organisms, it has become increasingly clear that microorganisms are pervasive and play central roles in successful invasion processes of exotic plants. According to studies examining soil microbes and invasive plants, we discuss the effects of invasive plants on soil microbial communities by dividing them into three separate groups, namely microbial pathogens, mutualistic microbes, and saprotrophic microbes. Roots are the primary site for interactions with microbes, and the rhizosphere is the largest reservoir of known microbial diversity. The rhizosphere provided a heterogeneity microhabitat at the root-soil interface (rhizosphere soil, rhizoplane, and endorhizosphere) and shapes the habitat into different functions. However, previous studies have tended to focus on either the single dimension or at the hole level, which fails to explain the scope and depth of the phenomenon. When examining this issue, we propose that future studies of the interactions between rhizosphere microbes and invasive plant should combine the root elaborate microhabitat and macro-functional traits. It is essential to construct a systematic and reproducible research framework by using high-throughput DNA sequencing technology and corresponding bioinformatic tools, to switch the mode of research from the description and prediction of the phenomenon into the elabora-

收稿日期: 2017-03-06; 接受日期: 2017-05-05

基金项目: 国家自然科学基金(31600326, 31570414)、国家重点研发计划(2017YFC1200100)、江苏省自然科学基金(BK20150504)、中国博士后基金(2016M590416, 2017T100329)和江苏大学科研立项项目(16A157)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: daizhicong@163.com

tion of the mechanism in the field of plant invasion.

Key words: invasive plant; invasion mechanisms; soil microbes; rhizosphere microhabitat; microbial molecular ecology

共生(symbiosis)关系改变着地球上生物的起源(Margulis, 1993)、组织形式(Lankau, 2012)和进化关系(Klepzig et al, 2009)。植物根系与微生物的相互作用是根系生物研究的热点(Geldner & Salt, 2014)。自 19 世纪发现与豆科植物共生的根瘤菌(rhizobium)开始, 人们对自然界中生物体的研究从割裂走向系统, 亦开始从发展和相互作用的维度来认识自然界中生物之间的相互关系(McFall-Ngai, 2008)。科学家们对共生现象的深入探究正不断改变着人们对生物界的认识, 其中微生物与植物之间的共生关系一直都是共生现象及生物进化研究的热点之一(Reinholdhurek et al, 2015)。外来入侵植物往往会与入侵地的环境产生强烈的相互作用(van der Putten et al, 2007a), 并建立新的共生关系。而这种新的共生关系将直接影响入侵植物在新环境中的定殖和种群的建立(Theoharides & Dukes, 2007), 并通常会成为外来植物成功入侵的关键环节(Callaway et al, 2004; Lankau, 2012)。

在植物根际定殖的微生物群落往往有着较高的种群多样性与功能多样性, 它们可以通过影响植物的免疫系统(van Wees et al, 2008)、病原菌的丰度(Berendsen et al, 2012)、养分的获取(Jones et al, 2009)和植物的抗逆性(Rolli et al, 2015)等途径影响宿主植物的健康和环境适应性。因而, 在用于解释外来植物成功入侵的主流生态学假说中, “天敌逃逸假说”(enemy release hypothesis)(Mitchell & Power, 2003; Blumenthal, 2006)、“本地病原菌积累假说”(accumulation of local pathogens) (Eppinga et al, 2006)、“共生促进假说”(enhanced mutualist hypothesis) (Marler et al, 1999; Reinhart & Callaway, 2004)等都是由根际土壤微生物主导的。例如, 一项验证“共生促进假说”的研究表明, 入侵植物加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的根际微生物显著提高了其种子的萌发率及其对中国土著植物长芒草(*Stipa bungeana*)的竞争能力(Sun & He, 2010)。虽然根际微生物对入侵植物的成功入侵贡献巨大(Pringle et al, 2009; Bakker et al, 2013), 但是目前已有的大部分相关研究仍主要停留在对现象的描述上, 因此,

未来关于外来入侵植物更为深入的研究将依赖于入侵生态学与微生物生态学的进一步紧密结合。

外来植物的入侵对全球各种生态系统及生物多样性造成的负面影响愈演愈烈, 而对其入侵机理的研究则是进一步对其进行预测与防控的基础。本文将主要总结入侵植物与土壤中 3 类主要微生物类群, 即病原微生物(microbial pathogens)、共生微生物(mutualistic microbes)和腐生微生物(saprotrophic microbes)之间的相互作用关系, 并由此出发探讨土壤微生物对外来植物入侵的重要作用。另外基于根际微生物生态学(microbial ecology at rhizosphere)研究的部分思路与方法, 提出对植物入侵研究的思考和建议, 希望能为未来入侵生态学的研究开辟新的思路。

1 土壤病原微生物与植物入侵

土壤病原微生物可以通过施加方向性的选择压力对植物群落的遗传结构和时空分布起重要作用(Gilbert, 2002; Blumenthal et al, 2009), 从而影响植物群落的演替方向。病原微生物对植物群落的调控往往是通过其自身的宿主专一性和宿主的双向选择作用共同实现的(Bever et al, 1997), 主要表现在植物-土壤反馈关系上, 即, 植物因为缺少了专性病原菌的抑制而表现出直接或间接的正反馈作用(Keane & Crawley, 2002; Callaway et al, 2004; Agrawal et al, 2005)。其中, 最为典型的是用于解释外来植物在入侵地成功获得相对竞争优势的“天敌逃逸假说”和“本地病原菌积累假说”。

“天敌逃逸假说”认为, 相对于新引入地的土著植物, 入侵植物由于缺乏相应的专性土壤病原微生物, 从而节约了防御成本, 最终获得竞争优势(Keane & Crawley, 2002; Blumenthal, 2006; Dai et al, 2015)。“本地病原菌积累假说”则认为一些入侵植物可以在入侵地通过快速积累土著病原菌, 从而影响到入侵植物和土著植物之间的竞争关系。虽然病原菌的积累在一定程度上也会限制入侵植物的丰度, 但是其对土著植物群落的负面影响往往更大, 使得入侵植物在此过程中间接获得了相对的竞争优势(Eppinga et

al, 2006; Nijjer et al, 2007; Mangla et al, 2008)。如相比于原产地种群, 入侵地的飞机草(*Chromolaena odorata*)种群根际浸提液可以使得植物病原真菌半裸镰孢菌(*Fusarium semitectum*)的孢子产生量增加 25 倍(Mangla et al, 2008)。最近的研究还表明, 入侵植物甚至可以携带病原菌至入侵地感染土著植物。例如外来植物互花米草(*Spartina alterniflora*)可以作为一种致病性镰刀菌(*Fusarium palustre*)的载体和存储库而导致土著植物芦苇(*Phragmites australis*)顶梢枯死, 很可能因此促进了互花米草在中国沿海滩涂的成功入侵(Li et al, 2014)。

还有一种观点认为, 虽然本地病原菌对入侵植物来说并不是专性致病菌, 但是其对入侵植物也有一定的致病作用, 所以“天敌逃逸假说”的影响应修正为对其原产地特定病原菌的逃离产生的直接促进作用与对入侵地广谱植物病原菌的积累而产生的负面作用的差值(Mitchell & Power, 2003; van der Putten et al, 2007b)。因此, 对土壤病原菌主导的“天敌逃逸假说”的验证, 需要同时对入侵地和原产地两处生境的土壤进行研究。如, Callaway 等(2004)利用土壤反馈试验研究了恶性入侵杂草斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)在不同生境下土壤反馈作用的异同, 结果发现无论选择何种来源的土壤, 未进行灭菌的土壤对植物的抑制作用均高于灭菌土, 而且相比于欧洲原产地种群, 北美入侵地种群的根际土壤微生物对斑点矢车菊的抑制作用要小许多。

此外, 在以往探求因逃离土传病害引起的“天敌逃逸假说”时, 生态学家常忽视了入侵植物在原产地土壤环境中与病原菌拮抗的本地微生物群落, 这部分微生物在入侵植物抗病的过程中往往起到了间接的正反馈(促进)作用。在农业生态学研究, 已经有很多研究揭示了根际微生物, 特别是受植物强烈调控的根表细菌和内生细菌在帮助植物对抗土传病害过程中发挥的重要作用。如根际细菌群落可以帮助甜菜(*Beta vulgaris*)对抗土传病害立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*) (Mendes et al, 2011), 假单胞菌(*Pseudomonas* spp.)可以帮助抵御小麦全蚀病菌(*Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*)的危害(Mauchline et al, 2015)。入侵植物在进入新的生境后, 往往会建立新的土壤根际微生物群落与土著病原菌相互作用, 然而, 这种入侵植物在入侵地和原产

地利用有益根际微生物群落间接抵御病原菌侵害的异同, 及其在外来植物成功入侵过程中所起的作用还鲜有报道。

2 根际共生微生物与植物入侵

在陆地生态系统中, 绝大多数的植物都与其根际微生物存在共生关系, 其中有益微生物主要包括菌根真菌(mycorrhizal fungi)、根瘤菌和许多其他的根际促生细菌(plant-growth-promoting rhizobacteria)(Lugtenberg & Kamilova, 2009)。植物和共生的微生物可以被认为是一个超级有机体(Berendsen et al, 2012), 植物可以依赖根际微生物群落为其提供特定的功能比如, 根际微生物群落可以帮助植物获取营养(Lugtenberg & Kamilova, 2009), 还可以通过调节植物体内的激素水平促进植物生长和提高植物抗逆性(Egamberdieva, 2009; Xu et al, 2011)。

生态学家在群落多样性、物种共生和植物入侵背景下对共生现象的研究亦已经取得了显著的进展。入侵植物与土壤微生物共生体可以通过调节根系分泌物破坏土著植物与微生物的共生关系(Callaway et al, 2008)、改变土壤物质循环(Laungani & Knops, 2009)等作用来加强入侵植物的竞争力。特别是菌根真菌与入侵植物所形成的共生体对外来植物的成功入侵具有重要影响(Pringle et al, 2008), 二者之间的相互作用关系催生出一对相反的平行假说, 即“共生退化假说”(Vogelsang & Bever, 2009)和“共生促进假说”(Marler et al, 1999; Reinhart & Callaway, 2004)。另外, 入侵植物还可能影响本地植物与菌根真菌之间的关系来获得相对的竞争优势, 如入侵北美的葱芥(*Alliaria petiolata*)本身为非菌根真菌共生植物, 其分泌的化感抗菌物质黑芥子苷可以破坏本地植物与菌根真菌的共生关系(Stinson et al, 2006)。反过来, 对于本地植物, 与之长期共生的专性共生体也可能在某种程度上抑制入侵植物的扩张。比如, Afkhami 和 Strauss(2016)发现土著植物的内生真菌可以抑制入侵植物双雄雀麦(*Bromus diandrus*)的入侵从而增加土著群落的多样性, 故对此类菌群的筛选或许可以从“根”源上控制外来植物的入侵, 应当作为入侵生态学未来研究的重点之一。

入侵植物对根际共生微生物的响应显著影响着入侵植物在新环境中的定殖和传播(Pringle et al, 2009)。比如, 研究人员利用组培无菌苗体系发现分

离自入侵植物南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)的内生细菌显著提高了南美蟛蜞菊的各种生长指标,但对土著植物蟛蜞菊(*W. chinensis*)没有明显的影响(Dai et al, 2016)。同时,因为生境差异、地理隔离和竞争关系等因素,共生微生物与入侵植物之间的作用关系可能是变化的(Rout & Callaway, 2012),如入侵杂草斑点矢车菊在营养丰富环境中趋于降低与丛枝菌根真菌的共生以提高其在入侵地的竞争力(Waller et al, 2016)。但对于某些入侵植物,如果入侵地不存在其专性共生体,则很可能其在新环境中的定殖会受到抑制。所以对共生体选择的灵活程度,在某种程度上也影响了外来植物的成功入侵(Coats & Rumph, 2014)。例如,研究人员通过对比中国乌桕(*Triadica sebifera*)在入侵地与原产地植物土壤反馈作用的异同,发现在北美入侵地,乌桕很可能逃离了原产地特有的土壤病原菌的侵害,并能够与入侵地丛枝菌根真菌建立更紧密的共生关系,这二者很可能促进了乌桕在北美建立种群及成功入侵(Yang et al, 2013)。另外,入侵植物与固氮细菌和氨氧化细菌的相互作用,改变着入侵地的氮素循环(Rout et al, 2013)。McLeod 等(2016)通过实验检测入侵地根际土壤中氮元素的形态和含量与氨氧化细菌和氨氧化古菌之间的关系,发现相比于土著植物,入侵植物根际氨氧化细菌的丰度明显提高,且土壤中氮的有效性增加。

植物对共生微生物的响应是多样化的。例如,丛枝菌根真菌和根瘤菌必须与植物进行共生并且为专性共生关系,而与之相较,很多外生菌根真菌和根际促生细菌与植物的关系为兼性共生。另一方面,共生关系受环境的影响也很大:植物与根际微生物的共生关系在贫瘠环境中常常很紧密,而在营养丰富环境中则相反(Denison, 2004; Lekberg & Koide, 2005)。最近的一项研究还发现丛枝菌根真菌的多样性对宿主植物的影响决定于丛枝菌根真菌在科水平上的丰富度而非科水平下的物种丰富度(Yang et al, 2017)。

3 腐生微生物与植物入侵

腐生微生物群落通常对植物有积极的反馈作用,这是因为植物为其提供有机碳源,而腐生微生物的分解作用则可以为植物提供无机营养物质(Hamilton & Frank, 2001)。因而,腐生微生物的群落

结构和功能受到植物种类的影响极大,同时它们又对土壤的物质循环起着重要的作用(Setälä & Mclean, 2004)。例如,植物凋落物塑造的土壤微生物群落就可以加快凋落物的分解(Keiser et al, 2014),甚至影响植物后期的群落结构和功能的变化(Elgersma et al, 2012)。所以,当有着不同功能属性的入侵植物在新引入地成功定殖后,很可能通过改变当地的腐生微生物群落结构和土壤物质循环过程,进而影响其他植物的营养获取和生长,最终影响整个群落演替进程与方向及生态系统的构成与功能。腐生微生物与植物病原菌及共生微生物不同,首先,其功能和结构决定于植物有机物质的种类和数量,与植物和微生物的专一性无关(Wardle, 2004);其次,大多数的腐生微生物类群存在于几乎所有的土壤中,并且有客观的功能冗余(Wertz et al, 2006),从而保证了入侵植物某些功能属在新环境中的实现。

入侵植物与入侵地土壤微生物之间的相互关系可以用于解决生态学家提出的“入侵植物悖论”(Rout & Callaway, 2009),即:为什么入侵植物可以在入侵地形成高密度的单一种群,而其在原产地却只能维持在低密度状态。一种可能的解释是入侵植物可以调控土壤腐生微生物群落,加速物质循环(Vanderhoeven et al, 2005)。腐生生物中的分解者受到入侵植物的影响巨大,主要有两方面的原因:一方面入侵植物可以为新的生境带来新的功能属性,从而改变腐生微生物的群落结构和功能。这主要是因为入侵植物与土著植物的凋落物在组成上往往有显著差异,从而塑造了特异性的腐生微生物群落,而且即使地上植物群落结构发生了演替,这一特异性的微生物群落也可以作为“遗产”影响后期的植物群落结构和功能变化(Elgersma et al, 2012)。另一方面,入侵植物通常都生长迅速,有着较大的生物量,迫使入侵地的物质循环速度大大增加(Allison & Vitousek, 2004),提高了分解者在土壤功能分配中的比重。这主要表现在入侵植物可以给予土壤大量营养丰富的有机物质(McLeod et al, 2016),从而也增强了土壤为入侵植物提供氮元素的能力(Allison & Vitousek, 2004),这种正反馈作用加上其逃离了土传病害等其他因素的影响,使入侵植物得以在短时间内大量繁殖并占据新的生境。

除了通过加速土壤物质循环, 入侵植物还可以通过降低土壤的物质循环来改变生态系统过程。作为全球百种恶性入侵生物之一的虎杖(*Fallopia japonica*) (Lowe et al, 2000)对欧洲和北美洲入侵地的生物多样性造成了严重的影响, 因为 C/N 比过高, 其凋落物的微生物降解速率比土著植物慢 3–4 倍 (Mincheva et al, 2014), 但其本身却可以通过高效的光合作用和根状茎对营养物质的积累来获得相对的竞争优势。

现阶段关于入侵植物对土壤腐生作用的了解还比较少, 主要是因为研究主要集中在对可培养微生物的功能探究上, 而大部分的微生物却是非可培养的; 另一方面, 腐生作用往往是通过一个垂直系统来参与的(van der Putten et al, 2007a), 除了微生物, 还包括土壤动物、后生动物等多元体系。如 Eisenhauer 等(2010)研究发现土壤腐生真菌禾谷镰刀菌 (*Fusarium graminearum*) 与内栖类蚯蚓 (*Aporrectodea caliginosa*)的协同作用显著增强了冬小麦的各项生物学指标, 同时将积极影响传递给了植食蚜虫禾谷缢管蚜(*Rhopalosiphum padi*), 这说明不同界不同功能的土壤分解者可以协同完成相同的生态系统功能, 影响土壤物质循环的过程, 而我们对这个体系在外来植物入侵进程中的作用的认知还不够深入。

4 基于微生物生态学的植物入侵研究展望

陆地植物与微生物的相互作用往往都始于植物的根系, 尽管现阶段的研究发现根际微生物群落在维持植物健康和摄取营养方面发挥着重要的作用(Lugtenberg & Kamilova, 2009), 但是我们对土壤微生物与植物之间复杂相互作用关系还知之甚少。土壤为微生物提供了多样的异质性栖息环境, 并塑造了其功能的多样性(Reinholdhurek et al, 2015)。植物根际环境作为微生物丰度和功能多样性极丰富的热点区域(Bais et al, 2006), 同样为微生物的定殖提供了多样的微生境。植物根系的选择性也使得不同的生态位被不同的微生物群落所占据, 植物共生的菌根真菌、固氮细菌(特别是根瘤菌)、细菌与真菌分解者等在土壤生态系统中就分别占据着不同的生态位, 对植物起着不同的作用。然而, 以往的入侵生态学研究并未重视根际微生物对微生物定殖及其对宿主功能调节的影响。通常情况下, 根际微生物生态学的研究对根际微环境精细区分为以下三部分(图 1) (Reinholdhurek et al, 2015; Dai et al, 2016): 根际土壤(rhizosphere soil)、根表(rhizoplane)和内生环境(endorhizosphere)。根际微环境因为植物根系的影响使内生细菌、根表细菌和土壤细菌的群落结构和功能产生了巨大的差异(Rosenblueth & Martínez, 2006; Compant et al, 2010)。所以, 为了深

图 1 入侵植物-土壤微生物相互作用关系及根际微环境划分

Fig. 1 The microhabitat in rhizosphere and the interaction of invasive plant and soil microbiota

入解析根际不同微环境的微生物在外来植物成功入侵过程中的重要作用,未来相关的研究也应对根际微生境进行精细划分。根际环境异质性条件极为复杂,定殖在土壤与入侵植物根系交界面的微生物群落与根际土壤或者内生细菌群落结构有何异同,其功能又是如何变化的?这些均鲜有报道。另外,有研究表明根际微生物群落中定殖组与活跃组有很大的差异,且有显著的宿主特异性(Ofek et al, 2014),而这种现象又会如何影响入侵植物与土壤之间的反馈关系,从而改变入侵植物与土著植物间的竞争关系,都有待于更深入和细致的研究。

入侵生态学中现阶段大部分关于微生物机理的研究主要集中在两个方面:第一,微生物总体层次(细菌、真菌、原生动物等的总和);第二,微生物个体层面(细菌、真菌)。从微生物的总体来看,该类研究只能说明微生物存在作用,不够深入;从微生物的个体层面来看,揭示的只是片面的作用,不够系统。随着微生物分子生态学的深入研究,可以通过将传统纯培养法与高通量测序技术二者紧密结合,以克服现阶段入侵生态研究的不足。基于细菌、古菌等原核微生物的 16S-rRNA 和真菌真核微生物的 18S-rRNA 为指针序列的高通量测序技术,已经广泛应用于土壤、水体、食品、人类肠道和植物的微生物群落结构及多样性的研究中。而现阶段入侵生态学中涉及高通量测序的研究仍较为少见。目前一项来自于对原产于日本而入侵北美的刺楸(*Berberis thunbergii*)的“天敌逃逸假说”研究是相对最全面和深入的(Coats, 2013; Coats & Rumph, 2014)。该研究通过分别对入侵地和原产地的刺楸根际微生物群落(细菌、古菌和真菌)进行高通量测序,发现其入侵地根际病原菌的相对丰度确实要小于原产地。

入侵植物与土壤微生物的相互作用关系的深入挖掘,不仅有助于理解其入侵性、加深我们对入侵生态学的认识,而且可望从“根”源上更好地预测和防控生物入侵,以及降低生物入侵对全球范围内生态系统、经济及社会造成的损失。入侵生态学家是时候全面分享微生物分子生态研究的进展,开展系统而又深入的研究以揭示根际微生物群落对入侵植物成功入侵的影响。

参考文献

- Afkhami ME, Strauss SY (2016) Native fungal endophytes suppress an exotic dominant and increase plant diversity over small and large spatial scales. *Ecology*, 97, 1159–1169.
- Agrawal AA, Kotanen PM, Mitchell CE, Power AG, Godsoe W, Klironomos JN (2005) Enemy release? An experiment with congeneric plant pairs and diverse above- and below-ground enemies. *Ecology*, 86, 2979–2989.
- Allison SD, Vitousek PM (2004) Rapid nutrient cycling in leaf litter from invasive plants in Hawaii. *Oecologia*, 141, 612–619.
- Bais HP, Weir TL, Perry LG, Gilroy S, Vivanco JM (2006) The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and outer organisms. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 233–266.
- Bakker PA, Berendsen RL, Doornbos RF, Wntermans PC, Pieterse CM (2013) The rhizosphere revisited: root microbiomics. *Frontiers in Plant Science*, 4, 165.
- Berendsen RL, Pieterse CMJ, Bakker PA (2012) The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 17, 478–486.
- Bever JD, Westover KM, Antonovics J (1997) Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach. *Journal of Ecology*, 85, 561–573.
- Blumenthal DM (2006) Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecology Letters*, 9, 887–895.
- Blumenthal DM, Mitchell CE, Pyšek P, Jarošík V (2009) Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 7899–7904.
- Callaway RM, Cipollini D, Barto K, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Stinson K, Klironomos JN (2008) Novel weapons: Invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89, 1043–1055.
- Callaway RM, Thelen GC, Rodriguez A, Holben WE (2004) Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427, 731–733.
- Coats VC (2013) Microbial associates of *Berberis thunbergii* (*Japanese barberry*). PhD dissertation, University of Maine
- Coats VC, Rumph ME (2014) The rhizosphere microbiota of plant invaders: an overview of recent advances in the microbiomics of invasive plants. *Frontiers in Microbiology*, 5, 368.
- Compant S, Clément C, Sessitsch A (2010) Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 42, 669–678.
- Dai ZC, Fu W, Wan LY, Cai HH, Wang N, Qi SS, Du DL (2016) Different growth promoting effects of endophytic bacteria on invasive and native clonal plants. *Frontiers in*

- Plant Science, 7, 706.
- Dai ZC, Qi SS, Miao SL, Liu YT, Tian YF, Zhai DL, Ping H, Du DL (2015) Isolation of NBS-LRR RGAs from invasive *Wedelia trilobata* and the calculation of evolutionary rates to understand bioinvasion from a molecular evolution perspective. *Biochemical Systematics and Ecology*, 61, 19–27.
- Denison RF (2004) Lifestyle alternatives for rhizobia: mutualism, parasitism, and forgoing symbiosis. *FEMS Microbiology Letters*, 237, 187–193.
- Egamberdieva D (2009) Alleviation of salt stress by plant growth regulators and IAA producing bacteria in wheat. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31, 861–864.
- Eisenhauer N, Hörsch V, Moeser J, Scheu S (2010) Synergistic effects of microbial and animal decomposers on plant and herbivore performance. *Basic and Applied Ecology*, 11, 23–34.
- Elgersma KJ, Yu S, Vor T, Ehrenfeld JG (2012) Microbial-mediated feedbacks of leaf litter on invasive plant growth and interspecific competition. *Plant and Soil*, 356, 341–355.
- Eppinga MB, Rietkerk M, Dekker SC, Ruiter PCD, van der Putten WH (2006) Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos*, 114, 168–176.
- Geldner N, Salt DE (2014) Focus on roots. *Plant Physiology*, 166, 453–454.
- Gilbert GS (2002) Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. *Annual Review of Phytopathology*, 40, 13–43.
- Hamilton EW, Frank DA (2001) Can plants stimulate soil microbes and their own number supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology*, 82, 2397–2402.
- Jones DL, Nguyen C, Finlay RD (2009) Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 321, 5–33.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164–170.
- Keiser AD, Keiser DA, Strickland MS, Bradford MA (2014) Disentangling the mechanisms underlying functional differences among decomposer communities. *Journal of Ecology*, 102, 603–609.
- Klepzig KD, Adams AS, Handelsman J, Raffa KF (2009) Symbioses: A key driver of insect physiological processes, ecological interactions, evolutionary diversification, and impacts on humans. *Environmental Entomology*, 38, 67–77.
- Lankau RA (2012) Coevolution between invasive and native plants driven by chemical competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 109, 11240–11245.
- Laungani R, Knops JMH (2009) Species-driven changes in nitrogen cycling can provide a mechanism for plant invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 12400–12405.
- Lekberg Y, Koide RT (2005) Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. *New Phytologist*, 168, 189–204.
- Li H, Zhang X, Zheng R, Li X, Elmer WH, Wolfe LM, Li B (2014) Indirect effects of non-native *Spartina alterniflora* and its fungal pathogen (*Fusarium palustre*) on native salt-marsh plants in China. *Journal of Ecology*, 102, 1112–1119.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database. ISSG, SSC and IUCN. www.issg.org/pdf/publications/worst_100/english_100_worst.pdf
- Lugtenberg B, Kamilova F (2009) Plant-growth-promoting rhizobacteria. *Annual Review of Microbiology*, 63, 541–556.
- Mangla S, Inderjit, Callaway RM (2008) Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants. *Journal of Ecology*, 96, 58–67.
- Margulis L (1993) Origins of species: acquired genomes and individuality. *Biosystems*, 31, 121–125.
- Marler MJ, Zabinski CA, Callaway RM (1999) Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology*, 80, 1180–1186.
- Mauchline TH, Chedom-Fotso D, Chandra G, Samuels T, Greenaway N, Backhaus A, McMillan V, Canning G, Powers SJ, Hammond-Kosack KE, Hirsch PR, Clark IM, Mehrabi Z, Roworth J, Burnell J, Malone JG (2015) An analysis of *Pseudomonas* genomic diversity in take-all infected wheat fields reveals the lasting impact of wheat cultivars on the soil microbiota. *Environmental Microbiology*, 17, 4764–4778.
- McFall-Ngai M (2008) Are biologists in “future shock”? Symbiosis integrates biology across domains. *Nature Reviews Microbiology*, 6, 789–792.
- McLeod ML, Cleveland CC, Lekberg Y, Maron JL, Philippot L, Bru D, Callaway RM, Aerts R (2016) Exotic invasive plants increase productivity, abundance of ammonia-oxidizing bacteria and nitrogen availability in intermountain grasslands. *Journal of Ecology*, 104, 994–1002.
- Mendes R, Kruijt M, de Bruijn I, Dekkers E, van der Voort M, Schneider JH, Piceno YM, Desantis TZ, Andersen GL, Bakker PA (2011) Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria. *Science*, 332, 1097–1100.
- Mincheva T, Barni E, Varese GC, Brusa G, Cerabolini B, Siniscalco C (2014) Litter quality, decomposition rates and saprotrophic mycoflora in *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene and in adjacent native grassland vegetation. *Acta Oecologica*, 54, 29–35.
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421, 625–627.
- Nijjer S, Rogers WE, Siemann E (2007) Negative plant–soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to

- rapid accumulation of soil pathogens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2621–2627.
- Ofek M, Voronov-Goldman M, Hadar Y, Minz D (2014) Host signature effect on plant root-associated microbiomes revealed through analyses of resident vs. active communities. *Environmental Microbiology*, 16, 2157–2167.
- Pringle A, Bever JD, Gardes M, Parrent JL, Rillig MC, Klironomos JN (2009) Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 40, 699–715.
- Reinhart KO, Callaway RM (2004) Soil biota facilitate exotic acer invasions in Europe and North America. *Ecological Applications*, 14, 1737–1745.
- Reinholdhurek B, Bünge W, Burbano CS, Sabale M, Hurek T (2015) Roots shaping their microbiome: global hotspots for microbial activity. *Annual Review of Phytopathology*, 53, 403–424.
- Rolli E, Marasco R, Vigani G, Ettoumi B, Mapelli F, Deangelis ML, Gandolfi C, Casati E, Previtali F, Gerbino R, Pierotti Cei F, Borin S, Sorlini C, Zocchi G, Daffonchio D (2015) Improved plant resistance to drought is promoted by the root-associated microbiome as a water stress-dependent trait. *Environmental Microbiology*, 17, 316–331.
- Rosenblueth M, Martínez RE (2006) Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 132, 827–837.
- Rout ME, Callaway RM (2009) An invasive plant paradox. *Science*, 324, 734–735.
- Rout ME, Callaway RM (2012) Interactions between exotic invasive plants and soil microbes in the rhizosphere suggest that ‘Everything is not everywhere’. *Annals of Botany*, 110, 213–222.
- Rout ME, Chrzanowski TH, Westlie TK, DeLuca TH, Callaway RM, Holben WE (2013) Bacterial endophytes enhance competition by invasive plants. *American Journal of Botany*, 100, 1726–1737.
- Setälä H, Mclean MA (2004) Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. *Oecologia*, 139, 98–107.
- Stinson KA, Campbell SA, Powell JR, Wolfe BE, Callaway RM, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Klironomos JN (2006) Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, 4, e140.
- Sun ZK, He WM (2010) Evidence for enhanced mutualism hypothesis: *Solidago canadensis* plants from regular soils perform better. *PLoS ONE*, 5, e15418.
- Theoharides KA, Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*, 176, 256–273.
- van der Putten WH, Klironomos JN, Wardle DA (2007a) Microbial ecology of biological invasions. *The ISME Journal*, 1, 28–37.
- van der Putten WH, Kowalchuk GA, Brinkman EP, Doodeman GTA, van der Kaaij RM, Kamp AFD, Menting FBJ, Veenendaal EM (2007b) Soil feedback of exotic savanna grass relates to pathogen absence and mycorrhizal selectivity. *Ecology*, 88, 978–988.
- Vanderhoeven S, Dassonville N, Meerts P (2005) Increased topsoil mineral nutrient concentrations under exotic invasive plants in Belgium. *Plant and Soil*, 275, 169–179.
- van Wees SCM, van der Ent S, Pieterse CMJ (2008) Plant immune responses triggered by beneficial microbes. *Current Opinion in Plant Biology*, 11, 443–448.
- Vogelsang KM, Bever JD (2009) Mycorrhizal densities decline in association with nonnative plants and contribute to plant invasion. *Ecology*, 90, 399–407.
- Waller LP, Callaway RM, Klironomos JN, Ortega YK, Maron JL (2016) Reduced mycorrhizal responsiveness leads to increased competitive tolerance in an invasive exotic plant. *Journal of Ecology*, 104, 1599–1607.
- Wardle DA (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Wertz S, Degrange V, Prosser JJ, Poly F, Commeaux C, Freitag T, Guillaumaud N, Roux XL (2006) Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environmental Microbiology*, 8, 2162–2169.
- Xu J, Wang W, Sun J, Zhang Y, Ge Q, Du L, Yin H, Liu X (2011) Involvement of auxin and nitric oxide in plant Cd-stress responses. *Plant and Soil*, 346, 107–119.
- Yang HS, Zhang Q, Koide RT, Hoeksema JD, Tang JJ, Bian XM, Hu SJ, Chen X (2017) Taxonomic resolution is a determinant of biodiversity effects in arbuscular mycorrhizal fungal communities. *Journal of Ecology*, 105, 219–228.
- Yang Q, Carrillo J, Jin H, Shang L, Hovick SM, Nijjer S, Gahler CA, Li B, Siemann E (2013) Plant-soil biota interactions of an invasive species in its native and introduced ranges: implications for invasion success. *Soil Biology and Biochemistry*, 65, 78–85.

(责任编辑: 丁建清 责任编辑: 时意专)