

紫茎泽兰入侵过程中生物群落的交互作用

张红玉

贵州师范大学生命科学学院, 贵州 贵阳 550001

摘要: 生物入侵在全球范围内影响了生物群落的结构与功能, 打破了群落内物种共存的生态格局, 继而反馈性影响全球环境。该文就外来杂草紫茎泽兰入侵对生物群落之间交互作用的影响进行了分析。1) 紫茎泽兰通过竞争排斥降低了土著植物群落的多样性, 造成依赖于土著植物的节肢动物群落减少或丧失适宜的栖息环境。2) 打破了土著植物与节肢动物之间相互依存的状态, 并通过单优群落优势和强烈化感作用制约天敌昆虫的自然控制作用。3) 通过改变地表生境和枯落物种类影响土壤动物群落。4) 引起土壤微生物群落组成和功能的变化, 改变土壤中可利用资源的形式和数量, 影响并重塑了生物种间互作模式, 并动态反馈于地面植物群落新格局的形成。分析指出: 1) 入侵过程中群落之间的交互作用通过多层次生态过程对群落结构与功能的生态改变发挥影响。2) 入侵对生物群落的改变所产生的生态驱动反馈性作用于群落互作模式的重塑、群落和生态系统新格局的重建。同时, 指出了生物入侵对群落影响的复杂性以及后续研究的方向。

关键词: 生物群落; 生物入侵; 互作模式; 可利用资源; 紫茎泽兰

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 08-1451-06

引用格式: 张红玉. 紫茎泽兰入侵过程中生物群落的交互作用[J]. 生态环境学报, 2013, 22(8): 1451-1456.

ZHANG Hongyu. The interaction between biological communities in the process of invasion of *Ageratina adenophora* [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(8): 1451-1456.

在自然界中生物往往是成群生长或生活在一起的, 成群生长是生物的自然属性。生物群落 (biocoenosis) 是指某一地区内彼此相互联系的、相互影响的生物集合体 (assemblage), 组成群落的植物、动物、微生物等各种生物有机体有序而协调地生活在一起。然而, 生物入侵对群落和生态系统的稳定性以及所有物种都赖以生存的自然界的平衡, 造成了长期的威胁。全球变化促进了生物入侵, 生物入侵则在全球范围内影响了生物群落的结构与功能, 继而反馈性影响全球环境^[1]。作为一个复杂的链式过程^[2], 生物入侵对群落结构与功能的影响突出表现在彼此关联的以下几个方面: (1) 外来入侵种通过其强大的繁殖能力和竞争能力能够在新的栖息地迅速形成单一优势种群, 改变群落或生态系统基本的生态学特征, 如群落中的优势种、生态系统的物理特征、营养循环以及植物的生产力等^[3-4]。(2) 入侵种不仅影响入侵地生境地上部分群落的结构和功能, 而且影响地下生态系统^[5-6]。例如, 通过影响群落凋落物的输入数量、质量以及输入时间, 影响陆地生态系统地下碳循环及碳库^[7]; 通过破坏土著植物与土壤微生物的共生关系、分泌化感物质影响入侵地微生物群落结构和功能^[8], 进而间接改变土壤

养分循环^[9]; 通过多种途径改变土著丛枝菌根真菌群落结构、功能及其与外来宿主植物的共生互作关系^[10]等等。最终, 生物入侵往往导致局部或区域性的生物多样性减少^[11-12]、对农业生态系统的生产和自然生态系统的结构和功能构成威胁^[13]。

菊科多年丛生型半灌木草本植物紫茎泽兰 (*Ageratina adenophora* (Sprengel) R. King & H. Robinson) 作为一种世界性入侵杂草, 不仅给入侵地的农、林、畜牧业生产造成了严重的经济损失, 还对生态环境造成“绿色灾难”。目前针对紫茎泽兰的生物学和生态学特性^[14-16]、入侵机理和控制策略^[17]等方面已开展了大量深入而广泛的研究, 但是, 作为遭受入侵群落组分的各类生物在紫茎泽兰入侵过程的交互作用及其对入侵是否存在抵制或促进作用, 仍然不是很清楚。

群落是研究生物入侵的合理尺度^[18], 基于群落生态学基本的理论框架对生物入侵问题的研究可以丰富人们对生物竞争、群落结构和多物种组成以及生态过程的理论认识^[19,20]。本文基于群落生态学基本理论, 以外来杂草紫茎泽兰入侵对群落生态格局的改变为例, 深入分析和探讨外来种入侵究竟如何打破群落各类生物之间长期建立的

基金项目: 国家自然科学基金(31260152); 贵州省科技计划项目 (黔科合 SY 字 (2012) 3026 号); 贵州师范大学资助博士科研项目(11904-05032110015)

作者简介: 张红玉(1973年生), 女(彝族), 副教授, 博士, 主要从事有害生物防控和昆虫生态的研究。E-mail: gzuzhhy@qq.com

收稿日期: 2013-05-08

有序、和谐的生态格局,以期更为清楚地认识外来物种在生物入侵过程中,对于群落结构、生态进程、物种交互作用格局、资源的可利用性等方面的影响,以及这一系列链式改变对于入侵过程本身可能存在的生态作用。紫茎泽兰属于世界性入侵杂草,以其为探讨对象,具有研究的代表性和普遍意义,可为研究其他外来种入侵提供参考。

1 通过竞争排斥,紫茎泽兰在入侵过程中降低本土植物群落的多样性

紫茎泽兰往往依赖繁殖能力强、扩散快等优势,一方面通过竞争占据本地植物生态位,使本地植物失去生存空间和资源;另一方面分泌释放化感物质抑制其它植物生长。在紫茎泽兰入侵3-5年后,草本植物通常会被排挤而形成大面积的紫茎泽兰单优群落^[21],导致本土植物群落衰退和消失,表现出典型的竞争排斥性。

本土植物群落对紫茎泽兰入侵的易感性至少与两个因素有关,并伴随着入侵过程在时间向上演进。因素之一是入侵对本土植物群落物种多样性的破坏速率。例如撂荒地植物群落丰富度与紫茎泽兰优势度明显呈负相关的关系^[22]。在入侵撂荒地的初期,紫茎泽兰通过提高植株高度和地上生物量积累、个体的快速生长逐渐获取空间优势生态位,之后,随着紫茎泽兰盖度增高,群落中其它的物种越少,紫茎泽兰对本土植物的破坏和替代速度愈快,扩张愈加速。当其盖度达到90%以上时,植被类型由原先多种草本、灌木并存的撂荒地,转变成大面积紫茎泽兰单优群落,一年中的大多数时间只有紫茎泽兰1种植物。因素之二是植被类型。受入侵影响,植物群落多样性指数的下降程度从大至小依次为:一年生草本植物为主的群落>多年生草本和灌木植物为主的群落>包含更多植物种类的多年生草本和灌木构成的植物群落^[23]。光照似乎是影响入侵进程的一个重要的非生物因素,而本土植物群落内的光照条件又与乔木盖度及物种丰富度相关。有研究表明紫茎泽兰盖度的增加与光照强度呈显著正相关,与乔木盖度、物种丰富度呈显著负相关,覆盖较好的自然植物群落能较好抑制紫茎泽兰的扩散和入侵。同样是遭受紫茎泽兰入侵的半湿润常绿阔叶林次生植被,紫茎泽兰高度和盖度在半湿润性常绿阔叶林中最小,而在桉树人工林、云南松林、荒山灌草丛中依次增高^[24]。

2 紫茎泽兰入侵对植物群落的影响进一步造成依赖于本土植物的其他物种减少或丧失适宜的栖息环境,并反馈于对紫茎泽兰的自然控制作用

植物是节肢动物,尤其是植食性昆虫的栖息、取食和繁衍的场所。在紫茎泽兰占据了群落绝对优势的情况下,其它植物种类及数量稀少。群落组成的这一改变,至少产生两种情形,一是植食性昆虫因食物缺乏和栖息环境变得不再适宜而导致其种类和数量降低,紫茎泽兰灌丛通常仅被少数植食性昆虫作为临时栖息场所。二是在遭受入侵的生物群落当中,紫茎泽兰的优势度与盖度、本土植物的种类和个体数,以及各类植物的高度及郁闭度等群落结构因素均对地上节肢动物(以昆虫纲为绝对优势类群)的群落多样性指数、物种丰富度及个体数存在直接影响。受紫茎泽兰入侵的影响,昆虫的群落物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数、个体数在撂荒地、农林交错地带、林地中表现出依次减小,此外,随着群落组成、结构和外貌的改变,节肢动物功能群明显分化,表现出撂荒地以植食性功能群占优势,农林交错地带和林区则以捕食性功能群占优势^[25]。节肢动物对于生境的细微变化极其敏感,具有生态因子探针的功能。入侵过程中节肢动物功能群的分化反映出:随着入侵的推进,群落内部生境异质化和多样化,并反馈于群落内物种组成格局的发育过程,进而导致构成群落的物种组成发生变化、群落内部结构与生态功能亦随之发生分化。

植物结构(以高度和盖度为重要指标)对昆虫有重要影响^[26],但若基于生境异质性,则植物物种多样性较植被结构对于昆虫多样性影响起更重要的作用^[27]。Haddad等^[28]对昆虫与植物多样性关系的实验测定表明昆虫物种丰富度取决于植物物种丰富度。这从资源利用的角度可以得到解释,即资源多样性越大,则支持的消费者越多。Symstad等^[29]、Haddad等^[28]进一步研究发现不同植物功能群对不同昆虫集团的影响有差异,随着植物功能群多样性的增大,一些昆虫多样性增加,一些下降。同时认为,植物功能群对昆虫影响的原因是相同功能群植物有相似的组织质量。然而,对于遭受入侵的生物群落而言,仍不清楚是植物物种多样性还是植物群落的组成和结构成为影响节肢动物群落多样性变化和多样性分化的主要原因,抑或是两者的交互作用促进或抑制了微小生境的异质化和多样化,然后共同影响节肢动物群落组成结构的变化和生态功能的分化。

从表面上看,发生紫茎泽兰入侵干扰后,节肢动物群落多样性的差异反映出群落的结构动态与生态过程因生境异质性而明显不同。当然,紫茎泽兰次生代谢产物的抑虫活性也可能直接对地

上节肢动物群落产生影响^[30]，尤其紫茎泽兰的自然天敌（包括植性食天敌和寄生性天敌）的种类、数量、取食或寄生强度、控制作用极有可能受到紫茎泽兰单优群落及其化感作用的限制。目前野外调查结果表明虽然引进了原产地的专食性天敌泽兰实蝇(*Procecidochares utilis*)，但因其寄生强度不足而难以控制紫茎泽兰单优群落的扩张^[31]，而从叶片上虫食造成的缺刻或斑痕仅能推断某些昆虫可能成为紫茎泽兰的植性食天敌。天敌假说(enemies hypothesis)(Root,1973)认为^[32]，植物多样性增大可为天敌提供更多的庇护场所和其他资源，故植物多样的生境中天敌种类和数量更加丰富，更能发挥其生态控制作用。这可以部分解释紫茎泽兰入侵后形成的单优群落减少了天敌昆虫所需的庇护场所及其他资源，导致天敌昆虫(及病原微生物)所能发挥的生态控制作用受到限制，从这个角度来看，外来种紫茎泽兰在数量上增长和空间分布上的扩张符合“天敌逃避假说”(enemy release hypothesis)^[2]中因天敌压力的减少而导致的生态结果。但值得注意的是，在实现天敌(如泽兰实蝇)的引入后，紫茎泽兰并不是通过“逃避”原有寄生者(或植食者)的方式来获得种群扩张，而是更多地表现出通过个体数量占据优势和强烈化感作用的方式导致其天敌的调节作用降低。另一方面，入侵所导致的节肢动物的数量及多样性降低，不可避免地影响到入侵地生物群落中昆虫作为一个主要类群，在土著植物传粉、传播种子、控制病虫害等密切关联的多个方面所发挥着极其重要的生态作用。因此，通过打破土著植物与昆虫之间长期相互作用与相互适应的格局，致使土著植物在竞争过程中处于劣势。再者，当土著植物的多样性随着入侵进程而降低时，就会间接地调节植物生物量与盖度，而发生了改变的植物组成、植物大小、营养质量和微小生境又进一步影响到昆虫功能团的组成与多样性，尤其是天敌昆虫多样性^[33]。

在这些交互作用的生态过程当中，紫茎泽兰自身的特性(如生命力强、生长迅速、繁殖率高、化感作用强、资源抢占力强等)、天敌的种类和控制力、土著植物的竞争力、植物群落多样性、节肢动物群落多样性等各方面的因素随着入侵过程的时空变化究竟是如何发生“链式”反应的？是单纯的生物的种类、习性或数量，还是更多复杂的多因素共同“操纵”着该“链式”反应的方向和生态进程？抑制天敌昆虫(及病原微生物)种群数量增长并使其生态控制作用降低或丧失的关键因子是什么？紫茎泽兰原产地群落和入侵地群落究竟

存在何种差异而导致天敌的控制效应大相径庭？目前对于此类问题尚缺乏实验、对比和相关的定量分析。

3 紫茎泽兰入侵直接影响土壤动物群落多样性

作为陆地生态系统重要组成部分，土壤动物在有机质的分解、养分循环、改善土壤结构和土壤肥力方面扮演着十分重要的角色。土壤动物群落之间的相互作用，及其与地上植物群落、食草动物之间存在直接和间接的相互作用与影响^[34]，土壤动物群落和类群能够对环境变化做出敏感响应^[35]。

刘志磊等人^[36]对紫茎泽兰入侵地带地表腐叶层土壤动物的研究表明，虽然入侵往往造成土壤动物类群总数、个体总数显著减少，但是入侵对土壤动物群落的影响程度不仅与植被在地表形成的小生境类型及枯落物种类有关，还可能与不同类群的土壤动物对紫茎泽兰生长或繁殖的不同时期所分泌的活性物质的敏感性和抗性有关。在地表植物稀疏、盖度低、落叶层薄且缺乏积累和腐化、地表环境较为干燥的情况下，土壤动物群落多样性差，更易于因紫茎泽兰入侵而导致其类群数和个体数显著降低。在入侵地带地表腐叶层中，鞘翅目成虫、蚯蚓、综合纲、伪蝎目数量下降，而弹尾目数量虽有所下降仍保持较高数量水平和优势类群地位。另外，当紫茎泽兰种群下积累的深厚落叶层改善了原本稀疏的植被时，往往由于在地表营造出荫湿的小生境反而提高了避光性土壤动物多样性指数和均匀度指数，优势类群弹尾目数量明显增加，一些稀有类群个体数有一定程度增加，另一些类群则因生境荫湿反而减少。

土壤动物研究已深入生态学研究的多个领域，但有关外来植物入侵对土壤动物群落影响的研究尚且不足。还不清楚入侵对土壤动物功能群结构和功能的改变及其反馈作用如何？入侵对土壤动物的影响究竟会给地上、地下生态系统带来哪些变化？

4 紫茎泽兰入侵引起与之密切相关的土壤微生物群落发生改变，并动态反馈于外来入侵植物和土著植物之间的竞争以及地上植物群落新格局的形成

土壤中的微生物群落在调节生态系统水平上的各过程中发挥着重要的作用，也是影响植物群落空间分布、物种组成和物种多样性的因素之一，决定着植物群落演替方向及进程^[37-38]。目前的研究表明，入侵对于紫茎泽兰与土壤微生物群落的交互影响至少表现在两个方面。

首先,紫茎泽兰根系分泌物可能较强地改变了土壤微生物功能群的结构和功能,特别是增加了与土壤养分循环相关的微生物功能类群(例如土壤自生固氮菌、氨氧化细菌和真菌)的数量,引起土壤酶活性的改变,提高了土壤有机质、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、有效磷、有效钾和土壤脲酶、磷酸酶和蔗糖酶的含量^[39-43]。此类土壤微生物功能群的组成与生态作用因紫茎泽兰入侵所发生的变化,可能直接或间接地改造了土壤中可利用资源的形式和数量,从而形成可利用资源被侵占和被利用的新格局。当可利用资源的新格局对紫茎泽兰有利而对土著植物不利时,紫茎泽兰在地下生态系统中的竞争优势可能因此在很大程度上得以提高。另一方面,紫茎泽兰可能通过叶片凋落物在入侵地土壤中降解,释放化感物质,抑制伴生植物的种子萌发和幼苗生长^[44],如果是这样的话,那么该过程至少在客观上减少了土著植物对土壤可利用资源(养分、水分、生长空间等)的争夺,延缓了可利用资源被消耗的时间,在可利用资源的数量、质量、空间分布及其保有时间上,这就有可能为紫茎泽兰在对可利用资源的持久性抢占和对根际生长空间的占据上提供更大的可能性,从而有利于紫茎泽兰在与土著植物的竞争过程中获胜。

Davis等^[45]通过实验及长期监测发现,生物入侵的过程依赖于资源量,可利用资源的波动是决定可入侵性的关键因素,由此提出了“资源机遇假说”(resource opportunity hypothesis)。该假说认为,当外来种不与土著种存在对资源的强烈的竞争时,入侵成功率就会增大,进而成为入侵种。从紫茎泽兰入侵对根际周围与土壤养分循环有关的微生物功能类群的影响和对土壤养分与酶活性的改变来看,在地下生态系统中,紫茎泽兰与土著植物的根系在客观上存在着对资源(如水分、养分、酶、生长空间、互惠共生伙伴等)的竞争,但资源类型(种类、质量、数量、空间分布等)和资源的可利用性、可利用形式、可占有性等似乎与入侵成功与否乃至与扩张速率的关系更为紧密和关键。

其次,紫茎泽兰入侵在改变土壤微生物群落的组成与结构的同时,很大程度上影响了甚至重塑了生物种间互作模式,使土壤生境中的某些生物因素(如共生伙伴、互利伙伴、制约者、竞争者等)可能朝着有利于入侵的生态过程发展。紫茎泽兰具有在其根际富集丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)的能力^[39]。通过更多地积累AMF,紫茎泽兰改变了原本以土著

植物根际富集土壤外生菌根真菌为主的土著土壤菌根真菌(mycorrhizal fungi, MF)群落的结构及其功能^[10],不但干扰了外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungi, EMF)与土著植物所形成的长期稳定的菌丝网,还可能通过与土著AMF的互惠共生增强其对入侵地土著植物的竞争力。另外,紫茎泽兰通过增加土壤中放线菌、细菌和真菌的数量^[39,41],破坏土著植物与土壤微生物之间经过长期历史形成的平衡的共生关系,并可能因此获得偏利或互利共生作用而促进入侵^[8,10,40]。

渐崩共生假说(Degraded Mutualisms Hypothesis)认为:外来植物入侵降低了土壤中菌根菌的丰富度,导致那些强烈依赖菌根菌的土著植物由于与菌根菌的共生关系逐渐崩溃而在竞争中受到外来植物的排挤,从而促进了入侵进程^[46-48]。促进共生假说(Enhanced Mutualisms Hypothesis)认为:外来种与入侵地土壤微生物新形成的共生关系促进了外来种的定植^[49]。还有研究认为外来植物通过分泌化感物质抑制自身根际病原菌^[50-51],或是通过聚集对土著植物具排挤作用的土传病原菌^[52]来促进其入侵进程。这些假说和研究共同揭示了地下生态系统的改变对地上部分植物间的竞争与分布格局的显著影响,尤其说明了在土壤微生物群落当中,微生物种间的相生或相克关系对入侵种和土著种存在重要的影响。从这个角度而言,紫茎泽兰入侵对于地下生态系统中种间互作模式的重塑在多个层次上影响了多因素(包括直接或间接的、生物或非生物的因素)的交互作用以及它们之间的相互依存、相互转化的联系。当其中的某些环节或因素在这个重塑过程中被“放大”时(例如紫茎泽兰根际富集丛枝菌根真菌并与之形成互惠共生关系),其生态作用将通过地下和地上生态系统中入侵种与土著种的竞争结果被凸显出来。

上述紫茎泽兰入侵对土壤生态系统中可利用资源和种间互作模式的改变是密切联系在一起的,综合地起作用并共同对入侵过程产生影响。还不清楚的是,是可利用资源还是生物间的交互作用所起的作用更大?或者说在入侵的不同阶段谁更为关键?

Shea和Chesson(2002)提出“生态位机遇假说”(niche opportunity hypothesis)试图将天敌、资源、生态位等因素纳入一个理论框架之中^[18],该假说认为,资源、天敌和物理环境这3个因素决定一个入侵种的增长率,强调这3个因素都是随时间和空间而变化的,一个物种对这些因素的时空变化的反应如何,决定了它的入侵能力。而物理

因素(如温度、湿度、水分)和生物因素(食物资源、天敌)在某一个特定时间、空间点的结合决定了“生态位空间”(niche space)的一个点。生态位被定义为:物种对每个生态位空间点的反应和效应。强调其中的“效应”包含对资源的消耗、与其他有机体获取资源时的相互干扰、对天敌的支出及对空间的占有。那么,紫茎泽兰对地下生态系统中可利用资源格局的影响和改造(这些资源对其他土著植物可能因此变成“不可利用”、“只能有限利用”或“虽然可利用,但失去了对可利用资源的占据空间与占有优势”)反映出紫茎泽兰对土壤中资源的消耗和对包括土著植物在内的其他生物对可利用资源的“可获得性”的干扰。紫茎泽兰对于土壤微生物及其种间互作模式的影响则较强地反映出生态系统自身的超级复杂性,入侵过程中随着时间和空间的变化,使生物因素和非生物因素之间的交互作用呈现出富于变化性、随机性、多面性和难以预测性,显示出此类研究的困难和挑战。

5 总结与研究展望

自然生态系统中的任一环节都不是独立存在的,入侵与扩张是紫茎泽兰自身特性与遭受入侵群落之间共同作用的结果。紫茎泽兰入侵过程中群落的交互作用反映出群落中各类生物与非生物因素之间多层次的密切关联、相互依存、相互制约、互为变化因果、共同起作用的生态复杂性。在入侵过程中,群落之间的交互作用通过多个因素在多层次生态过程中的正负反馈作用交织的多个环节发挥着重要的生态作用,影响着入侵进程,也对入侵地群落的组成、结构及功能的生态改变起到重要作用。

紫茎泽兰的入侵成功不仅与紫茎泽兰自身的特性(包括生物学特性、生态学特性、遗传特性等)直接相关,更大程度上得益于组成群落的不同类群的结构和生态功能对入侵的响应。由此看来,外来物种入侵固然打破了原有群落中各类生物之间原有的“有序与和谐”的局面,并影响到原有群落和生态系统的稳定性和物种共存的平衡状态,但“破坏”所带来的生态驱动同样在群落互作模式的重塑、群落和生态系统新格局的重塑与重建过程中持续地起着作用。

紫茎泽兰并非仅仅是简单地造成入侵地物种多样性的降低,还对入侵地生态系统中包括可利用资源、种间互作、群落交互作用在内的多个生态过程存在干扰、破坏甚至重塑等一系列复杂影响。入侵是一个复杂的链式过程,群落中各类生物及其与环境的交互作用也呈现出复杂的“链式

反应”。加强对各环节之间内在关联的研究,重视生物入侵对生境资源可利用性的影响,筛选入侵过程中影响一系列生态过程的主导因素,对于探索外来物种的入侵规律、切实保护物种多样性、深化人们对于入侵生态学和群落生态学的认识和理论的形成,可以提供必要的依据和研究范例;对于实现阻遏和切断生物入侵“链式反应”,具有十分重要的现实意义。

参考文献:

- [1] DUKES J S, MOONEY H A. Does global change increase the success of biological invaders? [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14 (4): 135-139.
- [2] 徐汝梅, 叶万辉. 生物入侵理论与实践[M]. 北京: 科学出版社, 2003, 1-2.
- [3] VITOUSEK P M. Biological invasions and ecosystem process: towards an integration of population biology and ecosystem studies[J]. *Oikos*, 1990, 5(1): 7-13.
- [4] 彭少麟, 向言词. 植物外来种入侵及其对生态系统的影响[J]. *生态学报*, 1999, 19(4): 560-568.
- [5] 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.
- [6] INDERJIT, WIM H, VAN DER PUTTEN. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2010, 25(9): 512-519.
- [7] 闫宗平, 仝川. 外来植物入侵对陆地生态系统地下碳循环及碳库的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(9): 4440-4450.
- [8] 于兴军, 于丹, 卢志军, 等. 一个可能的植物入侵机制: 入侵种通过改变入侵地土壤微生物群落影响本地种的生长[J]. *科学通报*, 2005, 50, 896-903.
- [9] 张桂花, 彭少麟, 李光义, 等. 外来入侵植物与地下生态系统相互影响的研究进展[J]. *中国农学通报*, 2009, 25(14): 246-251.
- [10] 于文清, 刘万学, 万方浩. 外来植物紫茎泽兰入侵对菌根群落的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(4): 883-889.
- [11] SALA O E, CHAPIN F S, ARMESTO J J, et al. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100[J]. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [12] 陆树刚, 徐成东, 董晓东, 等. 中国西南纵向岭谷区外来入侵植物对生物多样性的影响[J]. *动物植物研究*, 2006, 28(6): 607-614.
- [13] LOEWENSTEIN N J, LOEWENSTEIN E F. Non- native plants in the understory of riparian forests across a land use gradient in the Southeast[J]. *Urban Ecosystems*, 2005, 8(1): 79-91.
- [14] 刘伦辉, 刘文耀, 郑征, 等. 紫茎泽兰个体生物学及生态学特性研究[J]. *生态学报*, 1989, 9(1): 66-71.
- [15] 王俊峰, 冯玉龙. 人工群落中苗期紫茎泽兰的化感作用和对光环境的适应[J]. *生态学报*, 2006, 26(6): 1809-1817.
- [16] 张常隆, 李扬苹, 冯玉龙, 等. 表型可塑性和局域适应在紫茎泽兰入侵不同海拔生境中的作用[J]. *生态学报*, 2009, 29(4): 1940-1946.
- [17] 万方浩, 刘万学, 郭建英, 等. 外来植物紫茎泽兰的入侵机理与控制策略研究进展[J]. *中国科学*, 2011, 41(1): 13-21.
- [18] SHEA K, CHESSON P. Community ecology theory as a framework for biological invasions[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17(4): 170-176.
- [19] 叶万辉. 物种多样性与植物群落的维持机制[J]. *生物多样性*, 2000, 8(1): 17-24.
- [20] 高增祥, 季荣, 徐汝梅, 等. 外来种入侵的过程、机理和预测[J]. *生态学报*, 2003, 23(3): 559-570.
- [21] 蒋智林, 桂富荣, 刘万学, 等. 林下和撂荒地生境紫茎泽兰幼苗的生长特征及其种内竞争形态反应[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(8): 1408-1412.
- [22] 王文琪, 王进军, 赵志模, 等. 紫茎泽兰入侵对弃耕荒地植物群落多样性的影响[J]. *华中农业大学学报*, 2010, 29(3): 300-305.
- [23] 丁晖, 徐海根, 刘志磊. 外来入侵植物紫茎泽兰对植物多样性的影响[J]. *生态与农村环境学报*, 2007, 23(2): 29-32, 75.

- [24] 付登高, 阎凯, 李博, 等. 滇中地区公路沿线紫茎泽兰的分布格局及其生境因子[J]. 生态学杂志, 2010, 29(3): 566-571.
- [25] 王文琪, 王进军, 赵志模, 等. 不同生境紫茎泽兰对生态群落中节肢动物多样性的影响[J]. 西南大学学报, 2009, 31(12): 14-20.
- [26] HAYSON K A, COULSON J C. The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity [J]. Ecological Entomology, 1998, 23(4): 377-385.
- [27] 朱慧, 彭媛媛, 王德利. 植物对昆虫多样性的影响[J]. 生态学杂志, 2008, 27(12): 2215-2221.
- [28] HADDAD N M, TILMAN D, HAARSTAD J, et al. Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment[J]. The American Naturalist, 2001, 15(1): 17-35.
- [29] SYMSTAD A, SIEMANN E, HAARSTAD J. An experimental test of the effect of plant functional group diversity on arthropod diversity [J]. Oikos, 2000, 89(2): 243-253.
- [30] 李永明, 李正跃, 叶敏. 紫茎泽兰不同部位的化学成分及其生物活性[J]. 云南农业大学学报, 2008, 23(1): 42-46.
- [31] 李爱芳, 高贤明, 党伟光, 等. 泽兰实蝇寄生状况及其对紫茎泽兰生长与生殖的影响[J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 496-503.
- [32] ROOT R B. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*) [J]. Ecological Monographs, 1973, 43(1): 95-124.
- [33] KORICHEVA J, MULDER C P H, SCHMID B. Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands [J]. Oecologia, 2000, 125(2): 271-282.
- [34] 殷秀琴, 宋博, 董炜华, 等. 我国土壤动物生态地理研究进展[J]. 地理学报, 2010, 65(1): 91-102.
- [35] KNOEPP J D, COLEMAN D C, CROSSLEY D A, et al. Biological indices of soil quality: an ecosystem case study of their use[J]. Forest Ecology and Management, 2000, 138(1): 357-368.
- [36] 刘志磊, 徐海根, 丁晖. 外来入侵植物紫茎泽兰对昆明地区土壤动物群落的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2006, 22(2): 31-35.
- [37] STEIN C, RISSMANN C, HEMPEL S, et al. Interactive effects of mycorrhizae and a root hemiparasite on plant community productivity and diversity [J]. Oecologia, 2009, 159(1): 191-205.
- [38] VAN DER HEIJDEN M G A, HORTON T R. Socialism in soil? The importance of mycorrhizal fungal networks for facilitation in natural ecosystems [J]. Journal of Ecology, 2009, 97(6): 1139-1150.
- [39] Niu H B, Liu W X, Wan F H, et al. An invasive aster (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives[J]. Plant and Soil, 2007, 294(1/2): 73-85.
- [40] 牛红榜, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(7): 3051-3060.
- [41] 李会娜, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰和黄顶菊入侵对土壤微生物群落结构和旱稻生长的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(6): 1365-1371.
- [42] 李会娜, 刘万学, 戴莲, 等. 紫茎泽兰入侵对土壤微生物、酶活性及肥力的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(11): 3964-3971.
- [43] 戴莲, 李会娜, 蒋智林, 等. 外来植物紫茎泽兰入侵对根际土壤有益功能细菌群、酶活性和肥力的影响[J]. 生态环境学报, 2012, 21(2): 237-242.
- [44] 万欢欢, 刘万学, 万方浩. 紫茎泽兰叶片凋落物对入侵地4种草本植物的化感作用[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 130-134.
- [45] DAVIS M A, GRIME J P, THOMPSON K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility [J]. Journal of Ecology, 2000, 88(3): 528-534.
- [46] VOGELSANG K M, REYNOLDS H L, BEVER J D. Mycorrhizal fungal identity and richness determine the diversity and productivity of a tallgrass prairie system[J]. New Phytologist, 2006, 172(3): 554-562.
- [47] STINSON K A, CAMPBELL S A, POWELL J R, et al. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms[J]. PLoS Biology, 2006, 4(5): 727-731.
- [48] WOLFE B E, RODGERS V L, STINSON K A, et al. The invasive plant *Alliaria petiolata* (garlic mustard) inhibits ectomycorrhizal fungi in its introduced range[J]. Journal of Ecology, 2008, 96(4): 777-783.
- [49] REINHART K O, CALLAWAY R M. Soil biota and invasive plants[J]. New Phytologist, 2006, 170(3): 445-457.
- [50] BAIS H P, VEPACHEDU R, GILROY S, et al. Allelopathy and exotic plants: from molecules and genes to species interactions [J]. Science, 2003, 301(5638): 1377-1380.
- [51] VIVANCO J M, BAIS H P, STERMITZ F R, et al. Biogeographical variation in community response to root allelochemistry: novel weapons and exotic invasion[J]. Ecology Letters, 2004, 7(4): 285-292.
- [52] EPPINGA M B, RIETKERK M, DEDDER S C, et al. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions[J]. Oikos, 2006, 114(1): 168-176.

The interaction between biological communities in the process of invasion of *Ageratina adenophora*

ZHANG Hongyu

School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

Abstract: Biological invasion influence the structure and function of biological communities in the global scale, break the ecological pattern of species coexistence, then, feedback to the global environment. This paper reviewed the influence of the foreign weed *Ageratina adenophora* to the interactions between biological communities in the process of biological invasion. 1) Invasion reduces the diversity of native plant communities through competitive exclusion, then, reduces the suitability habitation environment for arthropod community. 2) Breaks the interdependence state between native plants and arthropod animals, restricts the natural control effect of natural enemies of insects relying on the *Ageratina adenophora* single dominant community advantages and strong allelopathy. 3) Influences soil animal communities by changing the surface habitat and associated litter. 4) Due to changes in composition and function of soil microbial community, changes the form and quantity of available resources of soils, influences and reshapes the biological species interaction model, dynamic feedbacks to the formation of the new pattern of plant community. Then, the paper analyzed and pointed out: 1) In the process of biological invasion, the interaction effect plays an important role in the ecological change of plant community structure and function by the ecological process of multiple levels. 2) An ecological driving force was produced because of the impact of biological invasion on communities, then, it feedback effect to the remodeling of community interaction patterns and reconstruction of the new pattern of community and ecosystem. The complexity of biological invasion on community impact and future developments about the effects of biological invasion on communities and ecosystem were pointed out.

Key words: biological community; biological invasion; interaction model; available resources; *Ageratina adenophora*