

黄帚橐吾种群扩张对土壤理化特性与微生物功能多样性的影响

石国玺^{1,2} 王文颖¹ 蒋胜竞³ 成岗³ 姚步青² 冯虎元^{3*} 周华坤^{2*}

¹青海师范大学生命与地理科学学院, 西宁 810008; ²中国科学院西北高原生物研究所, 青海省寒区恢复生态学重点实验室, 西宁 810008; ³兰州大学生命科学学院, 细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 兰州 730000

摘要 黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)是高寒草甸退化的指示物种, 其种群扩张已严重影响了草地生态系统的经济服务功能, 但目前仍不明确土壤微生物是否参与了黄帚橐吾的种群扩张。该研究依托兰州大学高寒草甸试验站, 选择了4个不同密度的黄帚橐吾斑块, 分析了黄帚橐吾种群扩张对该草甸土壤微生物功能多样性的影响。结果显示: 黄帚橐吾种群扩张虽然提高了土壤微生物活性, 但降低了土壤速效氮浓度。各斑块间土壤微生物Shannon指数、碳源利用种类、均一度指数均无显著差异, 但高密度斑块的土壤微生物碳源利用结构与对照斑块有显著差异。表明黄帚橐吾分布地土壤微生物功能多样性的改变所引起的土壤氮素限制是黄帚橐吾种群数量急剧增加的机制之一。

关键词 青藏高原; 黄帚橐吾; 种群扩张; 土壤微生物群落; 功能多样性

石国玺, 王文颖, 蒋胜竞, 成岗, 姚步青, 冯虎元, 周华坤 (2018). 黄帚橐吾种群扩张对土壤理化特性与微生物功能多样性的影响. 植物生态学报, 42, 126–132. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0111

Effects of the spreading of *Ligularia virgaurea* on soil physicochemical property and microbial functional diversity

SHI Guo-Xi^{1,2}, WANG Wen-Ying¹, JIANG Sheng-Jing³, CHENG Gang³, YAO Bu-Qing², FENG Hu-Yuan^{3*}, and ZHOU Hua-Kun^{2*}

¹College of Life Science and Geography, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; ²Key Laboratory of Restoration Ecology of Cold Area in Qinghai Province, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008; and ³Ministry of Education Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims *Ligularia virgaurea* is an indicator species of alpine meadow degradation. Recently, the vast spreading of *L. virgaurea* has brought the serious economic loss of grassland ecosystem, but it remains unclear whether soil microbes involve in the spreading of *L. virgaurea*.

Methods We chose four patches with different density of *L. virgaurea* to measure the influence of spreading of *L. virgaurea* on the functional diversity of soil microbial community in the Qinghai-Xizang Plateau.

Important findings The spreading of *L. virgaurea* increased soil microbial activity, but reduced soil available nitrogen concentration. The Shannon index, utilization number of carbon resource and evenness index of soil microbial community displayed no significant differences among patches, but the utilization structure of carbon resource in high density patch was significantly different from control patch. Our findings indicate that the limitation of soil nitrogen caused by the changing functional diversity of soil microbial community in the distributed sites is one of the mechanisms for the vast spreading of *L. virgaurea* in alpine meadow ecosystem.

Key words Qinghai-Xizang Plateau; *Ligularia virgaurea*; population spreading; soil microbial community; functional diversity

Shi GX, Wang WY, Jiang SJ, Cheng G, Yao BQ, Feng HY, Zhou HK (2018). Effects of the spreading of *Ligularia virgaurea* on soil physicochemical property and microbial functional diversity. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 126–132. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0111

收稿日期Received: 2017-04-27 接受日期Accepted: 2017-12-02

基金项目: 国家自然科学基金(31500427、31572354和31472135)、青海省自然科学基金(2016-ZJ-957Q和2016-ZJ-910)、青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20)和国家重点研发计划(2016YFC0501901)。Supported by the National Natural Foundation of China (31500427, 31572354 and 31472135), the Province Natural Foundation of Qinghai (2016-ZJ-957Q and 2016-ZJ-910), the Qinghai Innovation Platform Construction Project (2017-ZJ-Y20) and the National Key Research and Development Project of China (2016YFC0501901).

* 通信作者 Corresponding authors (Zhou HK, hkzhou@nwipb.cas.cn; Feng HY, fenghy@lzu.edu.cn)

长期过度放牧已导致中国青藏高原植被大面积退化, 严重影响了当地草地生态系统的生产服务功能(Zhou *et al.*, 2005)。草地植被的退化主要表现为毒杂草种群大肆扩张, 并逐渐取代原生草地中的优质牧草成为优势种。黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)属菊科橐吾属多年生草本植物, 为高寒草甸最常见一种的毒杂草, 在人为扰动较大的草地中极易成为优势种群, 被认为是该地区草地植被退化的指示物种(Wang *et al.*, 2008)。目前, 针对黄帚橐吾种群扩张机制, 研究人员从种群特征、生活史对策等方面进行了大量研究(单宝庆等, 2000; 刘左军等, 2002; 何彦龙等, 2007; 杨建美等, 2010)。现已发现黄帚橐吾种群的大面积扩张与其较强的种子扩散能力(谢田朋等, 2010)、无性与有性繁殖能力(Wu *et al.*, 2010)以及化感物质的分泌(Wu *et al.*, 2011)等密切相关, 但目前对其根际微生物是否参与了该过程仍不确定。

土壤微生物作为生态系统的重要组成部分, 驱动着土壤中有机物的分解与物质循环, 以正反馈或负反馈的形式作用于地上植物群落(Philippot *et al.*, 2013)。有研究表明, 入侵植物可通过改变入侵地土壤微生物群落种类组成及土壤酶活性等途径抑制土著植物的生长, 从而导致入侵种群数量的激增(于兴军等, 2005; 牛红榜等, 2007; 全国明等, 2016; 孙备等, 2016; 邵凤姣等, 2016)。黄帚橐吾虽不是入侵种, 但与入侵种有着相似的种群扩张特性。依此可推测, 黄帚橐吾也可以通过改变生长地土壤微生物群落来加速其自身种群的扩张。为验证这一推断, 本研究探究了高寒草甸黄帚橐吾种群扩张过程中植物群落、土壤理化特征及其土壤微生物功能多样性的动态变化, 旨在揭示黄帚橐吾种群扩张过程中土壤微生物群落功能多样性变化的规律, 为防治黄帚橐吾种群的进一步扩张提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

试验在甘肃省甘南州玛曲县境内的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站玛曲分站进行, 试验地地理坐标为33.73° N, 101.87° E, 海拔3 570 m。该地区为冷湿寒旱气候, 年平均气温1.2 °C, 年降水量611.9 mm。该区植被主要由极地、高寒及中国-阿拉善植被类型组成, 优势种为线叶

嵩草(*Kobresia capillifolia*)、三颖披碱草(又名垂穗披碱草)(*Elymus nutans*)及草玉梅(*Anemone rivularis*)等, 生长季为5-9月。

1.2 样地设置及样品采集

2012年8月, 在一块50 m × 50 m的平坦的草甸上, 选择对照(无黄帚橐吾, 对照), 低密度, 中密度及高密度4个黄帚橐吾种群斑块, 分别代表黄帚橐吾种群的4种扩张程度。密度等级的界定为相对密度等级, 各斑块黄帚橐吾种群密度详见表1。选择小而平坦的研究样地主要是为了减小研究区域的空间异质性对试验结果的影响。在每个斑块中, 随机选择5个0.5 m × 0.5 m的样方, 在记录各样方中的植物组成后, 将植物地上部分齐地表剪掉, 按4个功能群(莎草、禾草、豆科与杂草)进行归类, 80 °C烘干至恒质量, 测定生物量。在每个样方中随机采集5钻土壤(土钻直径3.8 cm, 深度25 cm), 充分混匀后, 分装为两份样品, 一份用于土壤理化性质的测定, 另一份用于土壤微生物分析。所有土样均置于冰盒内保存, 并于24 h内转移到实验室进行处理。

1.3 土壤理化性质的测定

将土壤在105 °C烘干至恒质量, 采用质量分析法测定土壤含水量。将土壤与1 mol·L⁻¹ KCl溶液按质量比1:5混合, 振荡1 h, 静置0.5 h后, 用pH计测定土壤pH值。将土壤在450和1 250 °C下燃烧, 使用CHNS分析系统(Elementar Analysen Systeme, GmbH, Hanau, Germany)分别测定土壤有机碳与总氮含量。土壤速效氮用2 mol·L⁻¹ KCl提取后, 用FIAstar分析仪(FOSS, Hillerød, Denmark)进行测定。土壤速效磷用Mehlich-3方法提取后, 用钼蓝比色法进行测定(Mehlich, 1984)。

1.4 土壤微生物功能多样性分析

用Biolog微平板作为微生物研究载体, 基于Garland和Mills (1991)的方法, 并改进如下: 在超净工作台将10 g鲜土加入盛有90 mL 0.85%无菌NaCl溶液的250 mL三角瓶中, 封口后以250 r·min⁻¹的速度振荡30 min; 静置10 min后, 取5 mL上清液加入45 mL 0.85%无菌NaCl溶液, 重复以上过程, 将土壤悬浮液最终稀释1 000倍, 用8道移液器吸取150 μL稀释液加入到3 × 31种碳源物质的Biolog-Eco微平板中, 最后将Biolog-Eco微平板置于25 °C恒温培养箱中培养, 每隔12 h在Biolog微孔板读数仪上读取590 nm波长的数据, 持续7天。

1.5 数据统计和分析

所有数据使用R 3.2.2 (<http://www.r-project.org/>) 进行统计和分析。在数据分析前,所有数据均进行正态性分布检验和方差齐性检验(Levene's检验),对于不符合正态分布的数据采用自然对数进行转化。由于培养72 h的微生物生长代谢处于旺盛时期,可以反映土壤微生物的功能多样性,因而选取培养时间72 h的Biolog数据进行土壤微生物分析。在土壤微生物分析中,利用平均颜色变化率(AWCD)来反映可培养细菌的活性,利用Shannon指数、均一度指数来表征土壤微生物功能多样性。

AWCD计算公式如下:

$$AWCD = \sum \frac{C_i - R_i}{n} \quad (1)$$

式中, C_i 为每个有培养基孔, R_i 为对照孔的590 nm的吸光值, n 为培养基孔数, Biolog-Eco板 n 值为31。

Shannon指数(H)用于估计物种多样性, 计算公式如下:

$$H = -\sum P_i (\ln P_i) \quad (2)$$

式中, P_i 为第 i 孔的相对吸光值与整个微平板的相对吸光值总和的比值, 计算公式如下:

$$P_i = \frac{C_i - R_i}{\sum (C_i - R_i)} \quad (3)$$

均一度指数(E)计算公式如下:

$$E = H / \ln S \quad (4)$$

式中 S 表示利用碳源种类的总数。

为了阐述土壤微生物碳源代谢结构与环境变量间的关系, 基于Bray-Curtis相异距离, 使用“envfit”函数, 将所有测定的植物变量、土壤理化性质与微生物功能多样性变量均拟合到土壤微生物碳源代谢结构的非度量多维尺度(NMDS)排序图上(Oksanen *et al.*, 2017)。同时, 使用“vegan”程序包中的“betadisper”函数计算各斑块间土壤微生物碳源代谢结构的差异显著性, 并使用“permutest”函数进行各

斑块间代谢结构差异的多重比较。斑块间的差异使用Diff表示, HSD Tukey用于检验各斑块间差异的显著性。使用“varpart”函数进行方差分解, 将样品间土壤微生物碳源代谢结构的差异分解为由黄帚橐吾种群密度、植物物种组成与植物生物量组成各自解释的差异与两两间组合解释的差异(Oksanen *et al.*, 2017)。为确定黄帚橐吾的种群密度对土壤微生物群落AWCD的直接与间接效应, 本文使用AMOS 17.0 (SPSS Inc.)构建了一个结构方程模型(SEM)。由于在过度放牧的情况下家畜的选择性采食会率先改变植物群落的组成, 而不是黄帚橐吾的种群密度, 因此, 该模型中植物物种组成被认为是黄帚橐吾种群扩张的原因, 而非结果。此外, 由于土壤碳氮比是驱动土壤微生物群落改变的一个关键因子(Wan *et al.*, 2015), 因此在该模型中土壤碳氮比被作为一个独立的变量。在方差分解与SEM模型中, 植物物种组成均由植物群落矩阵的NMDS排序第一轴的得分值代替。对NMDS的排序轴进行了旋转以确保NMDS第一轴能够最大程度地代表植物群落相异性的变异。植物生物量组成由4个功能群(莎草、禾草、豆科和杂草)生物量比例的主成分分析第一轴代替, 可解释45.2%的变异。最大似然 χ^2 拟合优度检验、Bollen-Stine靴带值检验与拟合优度指数(GFI)用于检验SEM模型的拟合优度。在这些检验中, 较高的 p 值(≥ 0.05)被认为是理想的拟合。

2 结果和分析

2.1 不同斑块的植物特征

从低密度到高密度斑块, 黄帚橐吾的个体数量递增, 且各斑块间差异显著($F = 174.7$, $p < 0.001$; 表1), 说明本研究所选择的密度梯度能够很好地反映黄帚橐吾的扩张程度。对照、低密度和中密度3个斑块中的植物物种丰富度均显著高于高密度斑块,

表1 不同斑块的植物特征的变化(平均值±标准误差, $n = 5$)

Table 1 Plant properties in different patches (mean ± SE, $n = 5$)

斑块 Patch	黄帚橐吾密度 <i>Ligularia vigaurea</i> density (Ind. · 0.25 m ⁻²)	物种丰富度 Species richness	总生物量 Total biomass (g · 0.25 m ⁻²)	植物生物量比例 Proportion of plant biomass (%)			
				莎草类 Sedge	豆科 Legume	禾草类 Grass	杂草类 Forbs
对照斑块 Control	0	22.0 ± 1.1 ^a	72.2 ± 11.9 ^b	27.6 ± 2.9 ^a	0.2 ± 0.1	29.3 ± 6.3 ^a	42.8 ± 4.2 ^b
低密度斑块 LD	8.8 ± 2.7 ^c	22.0 ± 1.2 ^a	86.7 ± 7.3 ^b	11.7 ± 5.2 ^{ab}	0.3 ± 0.1	17.9 ± 6.8 ^b	70.1 ± 5.2 ^{ab}
中密度斑块 MD	26.2 ± 1.4 ^b	21.6 ± 1.3 ^a	120.9 ± 11.3 ^{ab}	10.5 ± 1.9 ^b	0.5 ± 0.1	15.1 ± 2.9 ^b	73.9 ± 6.9 ^a
高密度斑块 HD	49.0 ± 2.2 ^a	16.4 ± 0.9 ^b	146.7 ± 23.7 ^a	15.4 ± 3.7 ^{ab}	0.2 ± 0.1	2.6 ± 1.7 ^b	81.8 ± 8.1 ^a

使用HSD Tukey检验不同斑块间每个变量的显著性差异, 不同小写字母表示差异显著($p \leq 0.05$)。

Significant differences within each variable among patches were tested using Tukey's HSD test, and different lowercase letters indicate significant difference ($p \leq 0.05$). LD, low density patch; MD, moderate density patch; HD, high density patch.

表2 不同斑块的土壤理化性质(平均值±标准误差, $n = 5$)Table 2 Soil characteristics in different patches (mean ± SE, $n = 5$)

斑块 Patch	含水量 Soil moisture (%)	pH值 pH value	含沙量 Sand content (%)	速效氮 Available nitro- gen ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	速效磷 Available Phos- phorus ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)	速效氮磷比 Available N/P	总氮 Total nitrogen (%)	有机碳 Organic carbon (%)
对照斑块 Control	35.5 ± 2.1	6.3 ± 0.2	20.1 ± 1.1	25.6 ± 3.1 ^{ab}	4.3 ± 0.9	6.9 ± 1.52 ^{ab}	0.5 ± 0.1	3.3 ± 0.4
低密度斑块 LD	39.2 ± 1.9	6.3 ± 0.2	19.1 ± 1.4	23.8 ± 1.2 ^{ab}	2.8 ± 0.1	8.7 ± 0.71 ^{ab}	0.5 ± 0.1	3.2 ± 0.1
中密度斑块 MD	36.1 ± 1.2	6.1 ± 0.2	17.8 ± 1.0	34.7 ± 4.4 ^a	3.2 ± 0.4	11.2 ± 1.04 ^a	0.6 ± 0.1	3.7 ± 0.4
高密度斑块 HD	41.3 ± 2.5	6.0 ± 0.2	17.5 ± 2.6	22.2 ± 1.6 ^b	3.9 ± 0.6	6.2 ± 1.11 ^b	0.6 ± 0.1	4.2 ± 0.5

使用HSD Tukey检验不同斑块间每个变量的显著性差异, 不同小写字母表示差异显著($p \leq 0.05$)。

Significant differences within each variable among patches were tested using Tukey's HSD test, and different lowercase letters indicate significant difference ($p \leq 0.05$). LD, low density patch; MD, moderate density patch; HD, high density patch.

从对照斑块到高密度斑块, 杂草生物量和总生物量依次升高, 而禾草的生物量依次减小(表1)。豆科生物量在4个斑块间无显著差异, 莎草生物量在对照斑块中最高, 并显著高于中密度斑块(表1)。

2.2 不同斑块的土壤理化性质

黄帚橐吾的种群扩张显著改变了土壤速效氮浓度($F = 3.9$, $p = 0.02$)与速效氮磷比($F = 3.3$, $p = 0.046$)。在高密度斑块中, 土壤速效氮浓度与速效氮磷比最低, 其他土壤理化指标(如土壤含水量、pH值、总氮、有机碳等)在各斑块间均无显著差异(表2)。

2.3 土壤微生物的功能多样性及群落组成

中密度与高密度斑块的AWCD显著高于对照斑块, 但低密度、中密度与高密度斑块间无显著差异(数据未显示); 各斑块间H、碳源利用数、E虽无显著差异, 但4个斑块间的土壤微生物碳源代谢结构差异显著(Permutest分析: $F = 7.0$, $p = 0.001$), 表现为对照斑块与低密度斑块间的碳源代谢结构相似($\text{Diff}_{\text{Control-LD}} = 0.024$, $p = 0.74$), 但不同于其他2个斑块($\text{Diff}_{\text{Control-MD}} = 0.081$, $p = 0.017$; $\text{Diff}_{\text{Control-HD}} = 0.093$, $p = 0.006$)(图1)。将植物、土壤与土壤微生物所有变量均拟合到NMDS排序图上, 发现有5个变量与土壤微生物碳源的代谢结构显著相关, 其中AWCD的相关性最高, 黄帚橐吾密度次之, 植物群落总生物量最小(图1)。

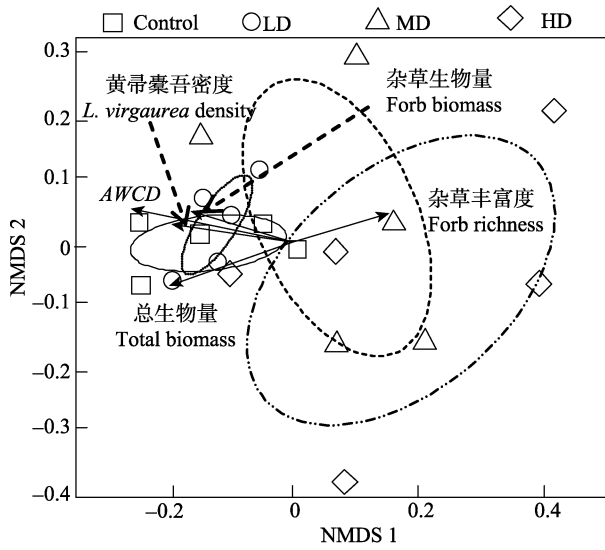
此外, 使用方差分解的方法探究黄帚橐吾密度、植物群落组成与生物量组成对土壤微生物碳源代谢结构的解释力, 发现上述变量共解释土壤微生物碳源代谢结构20.2%的变异。其中, 黄帚橐吾种群密度是最主要的解释因子, 能够解释19%的变异; 其次为植物物种组成, 解释8.9%的变异, 略高于植物生物量组成(6%)(图2)。

2.4 植物变量、土壤变量与土壤微生物群落间的关系

黄帚橐吾种群密度与土壤微生物群落的AWCD(图3A)、Shannon指数(图3B)与碳源利用数(图3C)均显著正相关。SEM模型很好地拟合了本试验所选取的变量(最大似然法, $\chi^2 = 1.7$, $df = 3$, $p = 0.65$; Bollen-Stine bootstrap, $p = 0.76$; $GFI = 0.97$)。在该模型中植物物种组成作为AWCD改变的总因, 对AWCD的效应主要通过两条路径实现, 一条由植物生物量组成的改变所介导, 另一条由黄帚橐吾种群密度的变化所介导(图4)。黄帚橐吾的种群密度所介导的路径总效应($\lambda = 0.126$)强于植物生物量组成所介导的路径效应($\lambda = 0.031$)(图4)。此外, 虽然该模型仅解释了10%的AWCD的变异, 但AWCD却对黄帚橐吾种群扩张存在较强的正反馈作用($\lambda = 0.27$)(图4)。

3 讨论

作为微生物研究载体, Biolog-Eco板通过微生物群落对碳源的不同利用程度来表征微生物功能的动态变化。接种培养的土壤微生物对每种碳源的利用能力不同, 因此通过测定土壤微生物群落的AWCD, 就可以获悉微生物群落碳源代谢的变化情况(Garland & Mills, 1991)。AWCD反映了土壤微生物利用碳源能力和代谢活性的大小, 其值越高, 土壤中微生物群落代谢活力也就越高(Konopka *et al.*, 1998)。在本研究中, 随着黄帚橐吾密度的增加, AWCD也线性增加, 说明黄帚橐吾种群的扩张提高了土壤微生物的代谢活力。该结果与Shi等(2011)的研究结果一致, 他们发现黄帚橐吾的种群扩张能够提高土壤酶活性。一般而言, 土壤微生物活性的提高会加速土壤养分的循环, 提高土壤养分含量。但



矢量 Vector	R ²	p
黄帚橐吾密度 <i>L. virgaurea</i> density	0.45	0.006
总生物量 Total biomass	0.34	0.031
杂草生物量 Forb biomass	0.38	0.016
杂草丰富度 Forb richness	0.37	0.020
AWCD	0.87	0.001

图1 基于Bray-Curtis相异性指数，黄帚橐吾根围土壤微生物碳源代谢结构的非度量多维尺度排序图(NMDS)。图上仅显示与土壤微生物碳源代谢结构显著相关的变量($p \leq 0.05$)。椭圆代表平行样品间的标准偏差。Control, 对照斑块; LD, 低密度斑块; MD, 中密度斑块; HD, 高密度斑块。AWCD, 平均颜色变化率。

Fig. 1 Nonmetric multidimensional scaling (NMDS) ordination patterns of carbon resources utilization of soil microbial community lived in the rhizosphere of *Ligularia virgaurea* based on Bray-Curtis dissimilarity. Only some significant vectors (r^2 -values and p -values were shown on the right panels) at the 95% confidence level were displayed onto the NMDS ordination plots. Ellipses represent standard deviation among parallel samples. Control, control patch; LD, low density patch; MD, moderate density patch; HD, high density patch. AWCD, average well color development.

在本研究中黄帚橐吾的种群扩张不仅未能提高土壤养分，反而降低了土壤养分。类似结果也出现在其他一些毒杂草的研究中，如加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis*)也可通过促进微生物的矿化速率和铵化速率，促进其自身快速生长而大量消耗入侵地的土壤养分，导致土壤养分的限制(陆建忠等, 2005)。此外，本研究中黄帚橐吾根的平均氮浓度 ($7.25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)显著低于其周围植物根的氮含量($11.24 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)，说明黄帚橐吾较其周围植物对土壤养分限制具有更高的耐受力。基于上述分析，可推断通过

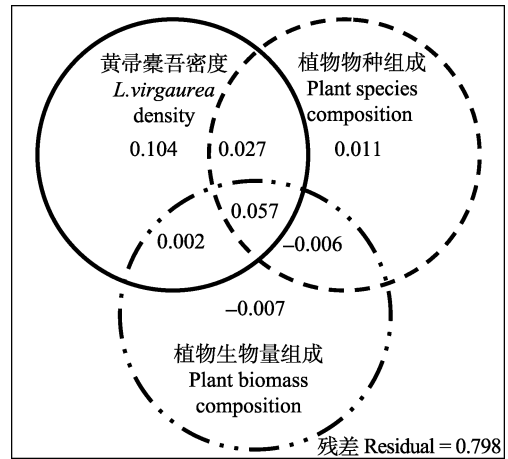


图2 黄帚橐吾密度、植物物种组成、植物生物量组成对土壤微生物碳源代谢结构变异的独立与组合效应。图中数据源于方差分解分析，代表相应解释变量的解释力。

Fig. 2 Pure and shared effects of density of *Ligularia virgaurea*, plant species composition and plant biomass composition on the carbon resources utilization of soil microbial community. Numbers are derived from the variation partitioning analyses, and indicate the proportion of explained variations.

增加土壤微生物活力促进其自身种群数量的增加，进而降低土壤养分水平，使其有益于自身的生长可能是黄帚橐吾种群扩张的一种机制。SEM模型也进一步支持了这一机制，模拟结果显示AWCD对黄帚橐吾的种群扩张具有较强的正反馈作用($\lambda = 0.27$)。

此外，黄帚橐吾的种群扩张也能改变土壤微生物群落水平的碳源代谢结构。此结果与其他一些研究(于兴军等, 2005; 孙备等, 2016)的结果一致。上述研究发现入侵植物能够通过改变入侵地的土壤微生物群落，破坏入侵地植物与土壤微生物之间长期形成的反馈作用，影响入侵地土著植物的生长和种群的更新，使自身间接地获利。这也说明了土壤微生物群落组成的改变是黄帚橐吾种群大面积扩张的又一机制。两个原因可以解释黄帚橐吾种群扩张所引起的土壤微生物群落的变化：第一，不同植物功能群化学计量特征不一致(刘旻霞和朱柯嘉, 2013)，因此黄帚橐吾种群扩张所引起的各功能群生物量组成的改变会直接影响返回土壤的植物凋落物的质量与数量，并最终通过土壤碳氮比的变化导致土壤微生物群落的变化。第二，虽然本研究并未直接测定土壤微生物群落对黄帚橐吾的化感物质的响应，但已有研究证实其他植物的化感物质能够改变土壤微生物群落结构和功能(Callaway et al., 2008)。因此，笔者推测黄帚橐吾分泌的化感物质也有可能改变土壤微生物群落的组成，但这一推测仍有待确定。然而，

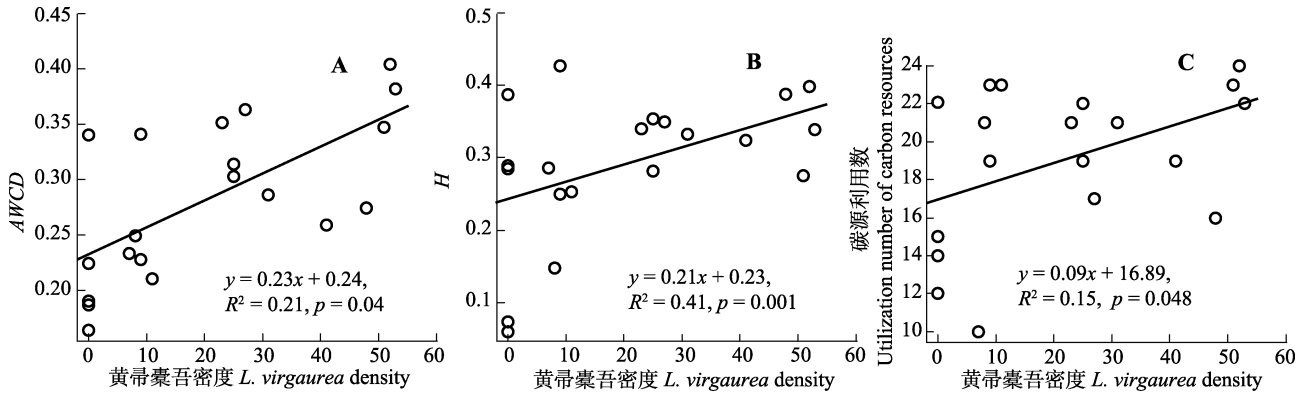
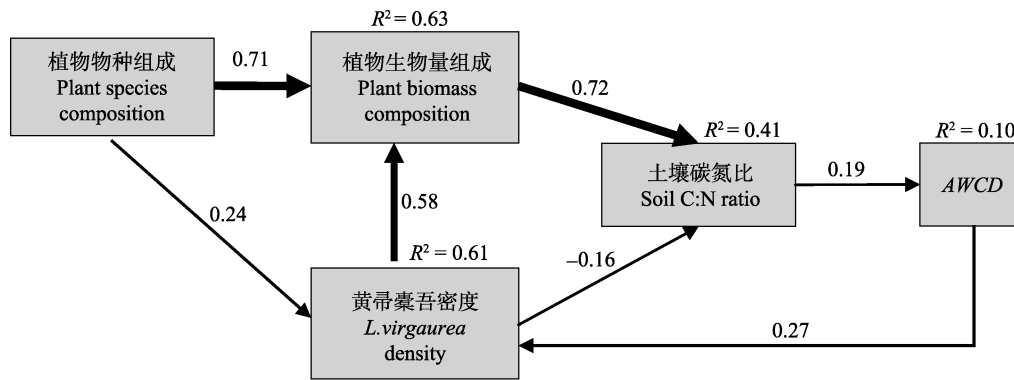


图3 黄帚橐吾密度与土壤微生物群落平均颜色变化率(AWCD) (A)、Shannon指数(H) (B)、碳源利用数(C)间的线性回归。
 Fig. 3 Linear regression of density of *Ligularia virgaurea* versus average well color development (AWCD) (A), Shannon index (H) (B) and utilization number of carbon resources (C) of soil microbial community.



$\chi^2 = 1.7, df = 3, p = 0.65$; Bollen-Stine bootstrap: $p = 0.76$; $GFI = 0.97$

图4 植物物种组成对植物生物量组成, 黄帚橐吾密度、土壤碳氮比与土壤微生物平均颜色变化率(AWCD)的直接和间接影响。箭头上的数值表示路径系数($\lambda \geq 0.05$ 表示路径具有显著性)。GFI, 拟合优度指数。

Fig. 4 Direct and indirect effects of plant species composition on density of *Ligularia virgaurea*, plant biomass composition, soil C/N ratio and average well color development (AWCD) of soil microbial community. The numbers above the arrows indicate path coefficients ($\lambda \geq 0.05$ indicates significant pathway). GFI, goodness of fitted index.

由于本研究仅选择了一个研究样点, 且尺度较小, 因此本研究结论的可靠性仍需进一步论证。进一步的研究应多点布局, 在更大尺度上采用野外与室内控制试验相结合的策略直接验证土壤微生物对黄帚橐吾种群扩张的反馈作用。

4 结论

通过比较4个黄帚橐吾斑块间植物群落、土壤理化性质与微生物功能多样性的差异, 发现黄帚橐吾种群的扩张提高了土壤微生物群落的活性, 但降低了土壤速效氮的浓度。各斑块间Shannon指数、碳源利用数、均一度指数均无显著差异, 但高密度斑块的土壤微生物碳源代谢结构与对照斑块差异显著。说明提高分布地土壤微生物的活性, 改变土壤微生物功能多样性所导致的土壤氮素营养的限制是黄帚橐吾种群数量急剧增加的一个原因。

参考文献

Callaway RM, Cipollini D, Barto K, Thelen GC, Hallett SG, Prati D, Stinson K, Klironomos J (2008). Novel weapons: Invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89, 1043.

Garland JL, Mills AL (1991). Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole carbon source utilization. *Applied and Environmental Microbiology*, 57, 2351–2359.

He YL, Wang MT, Du GZ (2007). Seed size effect on seedling growth under different light conditions in the clonal herb *Ligularia virgaurea* in Qinghai Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3091–3098. [何彦龙, 王满堂, 杜国祯 (2007). 不同光照处理下青藏高原克隆植物黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)种子大小对其幼苗生长的影响. *生态学报*, 27, 3091–3098.]

Konopka A, Oliver L, Turco RF (1998). The use of carbon substrate utilization patterns in environmental and

- ecological microbiology. *Microbial Ecology*, 35, 103–115.
- Liu MX, Zhu KJ (2013). Characteristics of nitrogen and phosphorus stoichiometry of plants in different functional groups on alpine meadow in the eastern edge of Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Grassland*, 35(2), 52–58. [刘旻霞, 朱柯嘉 (2013). 青藏高原东缘高寒草甸不同功能群植物氮磷化学计量特征研究. *中国草地学报*, 35(2), 52–58.]
- Liu ZJ, Du GZ, Chen JK (2002). Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 44–50. [刘左军, 杜国祯, 陈家宽 (2002). 不同生境下黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)个体大小依赖的繁殖分配. *植物生态学报*, 26, 44–50.]
- Lu JZ, Qiu W, Chen JK, Li B (2005). Impact of invasive species on soil properties: Canadian goldenrod (*Solidago canadensis*) as a case study. *Biodiversity Science*, 13, 347–356. [陆建忠, 裘伟, 陈家宽, 李博 (2005). 入侵种加拿大一枝黄花对土壤特性的影响. *生物多样性*, 13, 347–356.]
- Mehlich A (1984). Mehlich 3 soil test extractant: A modification of Mehlich 2 extractant. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 15, 1409–1416.
- Niu HB, Liu WX, Wan FH (2007). Invasive effects of *Ageratina adenophora* (Asteraceae) on soil microbial community and physical and chemical properties. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 3051–3060. [牛红榜, 刘万学, 万方浩 (2007). 紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)入侵对土壤微生物群落和理化性质的影响. *生态学报*, 27, 3051–3060.]
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R (2017). Vegan: Community ecology package. R Package Version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package/vegan>. Cite: 2017-07-17.
- Philippot L, Raaijmakers JM, Lemanceau P, van der Putten WH (2013). Going back to the roots: The microbial ecology of the rhizosphere. *Nature Reviews Microbiology*, 11, 789–799.
- Quan GM, Dai TT, Zhang JE, Xu JL (2016). Impacts of *Praxelis clematidea* invasion on soil nutrient and microbiological characteristics. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2883–2889. [全国明, 代亭亭, 章家恩, 徐嘉琳 (2016). 假臭草入侵对土壤养分与微生物群落功能多样性的影响. *生态学杂志*, 35, 2883–2889.]
- Shan BQ, Du GZ, Liu ZH (2000). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: Morphological response to nutrient variation. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 46–51. [单宝庆, 杜国祯, 刘振恒 (2000). 不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄帚橐吾的克隆生长. *植物生态学报*, 24, 46–51.]
- Shi XM, Li XG, Wu RM, Yang YH, Long RJ (2011). Changes in soil biochemical properties associated with *Ligularia virgaurea* spreading in grazed alpine meadows. *Plant and Soil*, 347, 65–78.
- Sun B, Li JD, Wang GJ, Zhong RT, Li S (2016). Effects of exotic *Ambrosia trifida* L. on plant-soil microbial feedback in its invaded ecosystem. *Ecology and Environmental Sciences*, 25, 1174–1180. [孙备, 李建东, 王国骄, 钟日亭, 李姝 (2016). 三裂叶豚草对其入侵地植物-土壤微生物反馈作用的影响. *生态环境学报*, 25, 1174–1180.]
- Tai FJ, Zhu XZ, Han CX, Zhang C, Shao H (2016). Effects of aqueous extract of the invasive plant *Xanthium italicum* Moretti on soil microbial community, soil enzyme activity and soil nutrient. *Ecological Science*, 35, 71–78. [邰凤姣, 朱珣之, 韩彩霞, 张弛, 邵华 (2016). 外来入侵植物意大利苍耳对土壤微生物群落、土壤酶活性和土壤养分的影响. *生态科学*, 35, 71–78.]
- Wan X, Huang Z, He Z, Yu M, Wang M, Davis MR, Yang YS (2015). Soil C:N ratio is the major determinant of soil microbial community structure in subtropical coniferous and broadleaf forest plantations. *Plant and Soil*, 387, 103–116.
- Wang MT, Zhao ZG, Du GZ, He YL (2008). Effects of light on the growth and clonal reproduction of *Ligularia virgaurea*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 50, 1015–1023.
- Wu GL, Hu TM, Liu ZH (2010). Trade-off of sexual and asexual recruitment in a dominant weed *Ligularia virgaurea* Maxim. in alpine grasslands (China). *Polish Journal of Ecology*, 58, 81–86.
- Wu GL, Ren GH, Shi ZH (2011). Phytotoxic effects of a dominant weed *Ligularia virgaurea* on seed germination of *Bromus inermis* in an alpine meadow community. *Plant Ecology and Evolution*, 44, 275–280.
- Xie TP, Du GZ, Zhang GF, Zhao ZG (2010). Effects of inflorescence position on seed production and seedling establishment in *Ligularia virgaurea*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 418–426. [谢田朋, 杜国祯, 张格非, 赵志刚 (2010). 黄帚橐吾种子生产的花序位置效应及其对幼苗建植的影响. *植物生态学报*, 34, 418–426.]
- Yang JM, Chen XL, Zhang MH, Dong P, Wen FX (2010). Morphological differentiation of seeds of the clonal herb *Ligularia virgaurea* in the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 38(1), 60–65. [杨建美, 陈学林, 张慕华, 董平, 温发听 (2010). 青藏高原东缘黄帚橐吾种子的形态分化研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 38(1), 60–65.]
- Yu XJ, Yu D, Lu ZJ, Ma KP (2005). A possible mechanism of plant invasion: Invasive plant influence the growth of indigenous species through changing soil microbial community of invasive land. *Chinese Science Bulletin*, 50, 896–903. [于兴军, 于丹, 卢志军, 马克平 (2005). 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. *科学通报*, 50, 896–903.]
- Zhou H, Zhao X, Tang Y, Gu S, Zhou L (2005). Alpine grassland degradation and its control in the source region of the Yangtze and Yellow Rivers, China. *Grassland Science*, 51, 191–203.

责任编辑: 陈保冬 责任编辑: 李 敏