

# 紫茎泽兰入侵下喀斯特退化天坑的土壤微生物群落特征

江 聪<sup>1</sup> 税 伟<sup>2\*</sup> 简小枚<sup>2</sup> 郭平平<sup>2</sup> 陈毅萍<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>福州大学生物科学与工程学院, 福州 350116; <sup>2</sup>福州大学环境与资源学院, 福州 350116; <sup>3</sup>厦门大学环境与生态学院, 福建厦门 361102)

**摘 要** 紫茎泽兰入侵到宏大地表负地形的喀斯特退化天坑后,会通过改变其立地环境的土壤微生物群落来影响退化天坑的植物多样性、群落演替与自然生态恢复.以云南沾益天坑群的典型退化天坑巴家陷塘为研究区,选择不同生境的紫茎泽兰根系土壤,采用 Biolog 微平板法探究紫茎泽兰根系土壤微生物群落特征.结果表明:受退化天坑内生境异质性影响,紫茎泽兰的入侵程度表现为坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地>坑口灌草地,并且不同生境的紫茎泽兰性状特征存在差异;紫茎泽兰根系土壤微生物代谢活性、优势度指数、丰富度指数、均匀度指数与其入侵程度具有一致的变化趋势,且坑内外差异显著;糖类和氨基酸类为土壤微生物利用的主要碳源;不同生境的草本层植物  $\alpha$  多样性与土壤微生物群落多样性存在相关性.紫茎泽兰根系土壤微生物群落多样性会随入侵程度的增加而显著提高,形成有利于入侵定植的微环境.未来退化天坑经过植物群落演替和自然生态恢复,最终形成地下森林顶极群落,可能使紫茎泽兰在退化天坑中消失.

**关键词** 喀斯特天坑;生物入侵;紫茎泽兰;生境;土壤微生物;功能多样性

**Soil microbial community characteristics in degraded karst tiankeng invaded by *Eupatorium adenophorum*.** JIANG Cong<sup>1</sup>, SHUI Wei<sup>2\*</sup>, JIAN Xiao-mei<sup>2</sup>, GUO Ping-ping<sup>2</sup>, CHEN Yi-ping<sup>3</sup> (<sup>1</sup>College of Biological Science and Engineering, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China; <sup>2</sup>College of Environment and Resources, Fuzhou University, Fuzhou 350116, China; <sup>3</sup>College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, Fujian, China).

**Abstract:** After invading the grand negative landform karst degraded tiankeng, *Eupatorium adenophorum* will affect the plant diversity, community succession and natural ecological restoration of degraded tiankeng by changing soil microbial community. Taking the degraded tiankeng “Bajiaxiantang” as the research area, the soil around *E. adenophorum* roots in different habitats was selected to explore the microbial community characteristics of *E. adenophorum* roots using the Biolog-ECO micro-plate method. The results showed that the invasion degree of *E. adenophorum* was in order of pit slope shrub-grassland > pit bottom grassland > pit slope forest > pit head shrub-grassland. The characteristics of *E. adenophorum* varied among different habitats due to habitat heterogeneity. The change of microbial community metabolic activity, dominance index, richness index and evenness index of *E. adenophorum* roots was closely related with the invasion degree, with significant difference between inside and outside of the tiankeng. Amino acids and polymers were the main carbon sources utilized by soil microorganism. The  $\alpha$  diversity of herbaceous plants in different habitats were correlated with that of soil microbial community. The diversity of soil microbial community around *E. adenophorum* roots increased significantly with the increases of invasion level, which could form a microenvironment conducive to invasion and colonization. In the future, the degraded tiankeng would eventually form the climax community of underground forests with community succession and natural ecological restoration, which might result in the disappearance of *E. adenophorum*.

本文由国家自然科学基金项目(41871198)资助 This work was supported by the Natural Science Foundation of China (41871198).

2018-08-15 Received, 2019-03-19 Accepted.

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shuiweiman@163.com

rum in the degraded tiankeng.

**Key words:** karst tiankeng; *Eupatorium adenophorum*; biological invasion; habitat; soil microbial community; functional diversity.

紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum*) 又名解放草、破坏草等, 是菊科泽兰属半灌木草本植物, 原产于中美洲, 现已广泛分布于全世界的热带和亚热带地区, 被公认为世界性入侵杂草<sup>[1]</sup>. 20 世纪 40 年代, 紫茎泽兰开始入侵我国云南省, 之后不断迅速向东向北蔓延扩张, 现已遍布我国南方大部分地区. 紫茎泽兰凭借其强大的入侵性和生态适应性, 竞争和排挤土著植物物种, 降低入侵地生物多样性, 甚至形成单优群落, 导致生态系统功能退化, 改变土著植物群落演替的方向和进程, 危害土著植物资源和地方生态安全, 也给入侵地农业、林业、畜牧业造成巨大的经济损失<sup>[2]</sup>.

大量的研究报道了紫茎泽兰入侵地表的生境类型和生态系统, 包括撂荒地、耕地、林地、草地、灌草地、疏林草地、岩石缝隙、水沟旁、道路旁、宅旁、控制性实验地、生态交错带等<sup>[3-7]</sup>, 而喀斯特天坑这种负地形生境下紫茎泽兰的入侵却没有涉及过. 宏大圈闭的负地形世界奇观——喀斯特天坑是 21 世纪初命名的喀斯特地貌家族的“新成员”, 是发育在石灰岩地区桶状或井状轮廓的巨大容积负地形, 深度和平面宽度均不小于 50 m, 在形态和成因机制上区别于喀斯特漏斗、洼地、竖井和落水洞等负地形<sup>[8-9]</sup>. 我国是名副其实的喀斯特天坑王国, 迄今发现了 9 个天坑群, 超过 60 个天坑, 占全世界已发现天坑数量的 70% 以上, 有 9 个巨型天坑的深、宽和容积等形态指标位列全球天坑前 10 位<sup>[10-11]</sup>. 根据天坑的演化阶段, 可以简单分为四壁直立的原生天坑和部分直立壁崩塌破损的退化天坑<sup>[12]</sup>, 其中退化天坑是天坑群体的主要形态. 喀斯特天坑的坑内生境和坑外环境相对独立, 呈现出潮湿、低温、负氧离子浓度较高等独特的微气候环境, 且受坑壁和坑深的影响, 天坑坑底到坑口的环境梯度上也呈现不同的气候特征. 这种独特的小气候造就了由植被-动物-土壤微生物构成的独特循环生态系统<sup>[13]</sup>. 研究发现, 喀斯特原生天坑与退化天坑均为我国南方喀斯特退化山地中乡土植物区系的“避难所”<sup>[14-16]</sup>. 因紫茎泽兰表型可塑性较强, 通过调节自身功能性状, 能适应不同的逆境胁迫, 也自然容易入侵退化天坑. 笔者在考察研究天坑植物多样性过程中观察到这一重要现象, 引起了我们对这个近 20 年新入侵退化天坑的世

界性杂草生态效应的关注与研究. 重点关注紫茎泽兰入侵退化天坑如何影响原有植物群落的多样性? 将如何改变植物群落演替进程、方向与自然生态恢复?

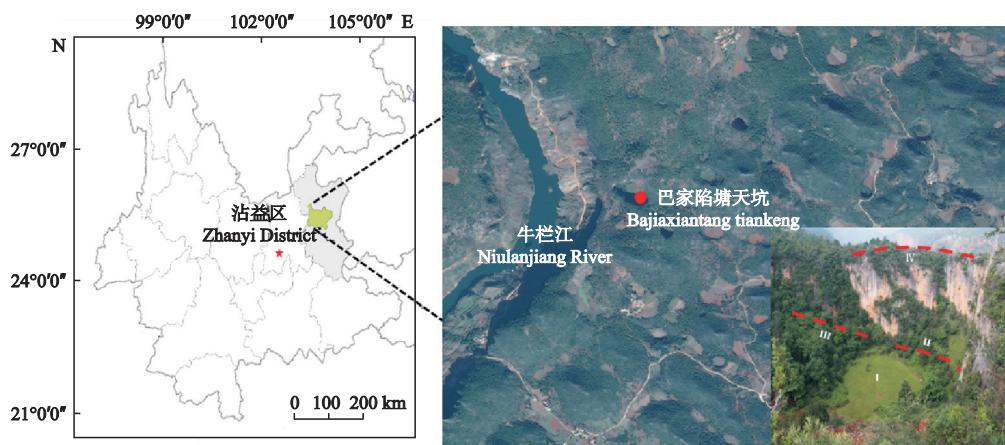
土壤微生物群落是外来入侵物种紫茎泽兰与土著植物竞争的桥梁, 有利于揭示“紫茎泽兰-土壤微生物-土著植物群落”的生态反馈机制. 紫茎泽兰会改变入侵地土壤微生物群落的多样性、结构与功能, 产生促进自身生长和竞争的“偏利”反馈, 抑制土著植物的生长和种群更新, 形成自我增强的入侵机制, 从而改变入侵地的植物组成、群落结构和演替进程<sup>[17-19]</sup>. 相关学者就紫茎泽兰入侵对土壤微生物多样性的影响及其反馈作用研究发现, 紫茎泽兰入侵会改变土壤微生物的多样性和群落结构, 引起有益功能菌增加和土壤酶活性的改变, 进而影响土壤理化性质和土壤肥力, 显著提高根际土壤的硝态氮、铵态氮、全磷、有效钾和速效钾的含量, 特别是增加了与土壤养分循环相关的微生物功能群数量, 形成有利于紫茎泽兰入侵扩张的微生态环境<sup>[20-21]</sup>.

因此, 本文将入侵退化天坑的紫茎泽兰根系土壤微生物群落作为研究对象, 以云南沾益天坑群的典型退化天坑——巴家陷塘为例, 结合植物多样性数据, 以坑口灌草地为对照, 选择退化天坑内的坑底草地、坑坡灌草地、坑坡林地 3 种典型次生境 (以下简称“生境”), 研究不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物群落功能多样性差异及土壤微生物群落的响应特征, 为紫茎泽兰入侵背景下的退化天坑植物群落演替进程与方向、天坑植物避难所保护及自然生态恢复提供科学解释与依据.

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 样地调查及土样采集

巴家陷塘退化天坑位于云南沾益海峰自然保护区 (25°47'6.4" N, 103°33'40.7" E), 地处滇东高原北部 (图 1), 海拔 2012~2015 m. 属于典型的亚热带高原季风气候类型, 具有夏秋温暖多雨、雨热同季的特点, 年降雨量 1073.5~1089.7 mm, 年平均气温 13.8~14 °C. 天坑内的土壤处于云南土壤的红壤水平带. 巴家陷塘退化天坑垂直深度达 70 m, 长径为 240 m, 短径为 198 m, 最大深宽比为 0.353, 坑壁破



**图 1** 云南沾益巴家陷塘退化天坑的地理区位及采样点示意图

**Fig.1** Location and sampling points of degraded karst tiankeng Bajiaxiantang in Zhanyi of Yunnan.

I : 坑底草地 Pit bottom grassland; II : 坑坡灌草地 Pit slope shrub-grassland; III : 坑坡林地 Pit slope forest; IV : 坑口灌草地 Pit head shrub-grassland. 下同 The same below.

损度小于 20%, 天坑各坡壁退化程度不一, 在东南及西面有少量崩塌堆积体形成倒石坡, 南面北面为垂直岩壁. 巴家陷塘地处偏远, 退耕后经过 60 多年的自然恢复, 坑底植被主要以草地植物群落为主, 黄龙尾 (*Agrimoniapilosa* var. *nepalensis*)、苈草 (*Arthra-xon hispidus*)、龙芽草 (*Agrimonia pilosa*) 等阳生型植物较多. 坑坡形成了地下森林, 乔木层有云南松 (*Pinus yunnanensis*)、栓皮栎 (*Quercus variabilis*)、油杉 (*Keteleeria fortunei*)、清香木 (*Pistacia weinmannii-folia*)、长圆叶桉木 (*Cornus oblonga*) 等; 坑坡草本层有一把伞南星 (*Arisaema erubescens*)、板蕨果 (*Pachy-sandra axillaris*)、紫茎泽兰 (*Eupatorium adenopho-rum*)、半夏 (*Pinellia ternata*)、紫苏 (*Perilla frutes-cens*) 等; 坑坡灌木层主要有刺黑珠 (*Berberis sargentia-na*)、密花荚蒾 (*Viburnum congestum*)、小雀花 (*Campylotropis polyantha*)、厚叶栒子 (*Cotoneaster coriaceous*) 等.

本研究将退化天坑典型生境分为: 坑底草地、坑坡灌草地和坑坡林地 3 部分, 同时选取坑口灌草地进行对比 (图 1), 具体样地信息如表 1 所示. 退化天坑中紫茎泽兰入侵程度为: 坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地>坑口灌草地, 整体入侵程度较低, 没有形成单一优势群落. 在 4 种生境下, 分别依据紫茎泽兰生长状况各随机建立 5 个有紫茎泽兰入侵的 1 m×1 m 小样方. 每个小样方内去除地表植被和枯枝落叶, 采集紫茎泽兰根系周围 (0~10 cm) 土壤, 每个小样方取 1 份土样, 每种生境的所有土样混合为 1 份, 共得到 4 份混合土样后迅速带回室内分析. 将采集的土样过 2 mm 筛后置于冰盒内运回实验室, 用

于土壤微生物群落功能多样性测定. 每个样方内, 选择 5 株长势良好的紫茎泽兰个体, 原位测其株高 (cm)、冠幅 (cm) 及茎基粗 (mm), 接着每株采集叶片 10~20 片, 一个样方内叶片混为 1 个样本, 带回实验室测定其性状指标<sup>[22]</sup>. 同时记录样方内草本物种名, 测定各物种的株数、盖度等指标.

1.2 植物 α 多样性指数测定

植物 α 多样性指数包括物种 Shannon 多样性指数 (*H*)、物种 Margalef 丰富度指数 (*D*) 和物种 Pielou 均匀度指数 (*J*), 表达式分别为:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$
 (1)

$$D = (S-1) / \ln N$$
 (2)

$$J = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i / \ln S$$
 (3)

式中: *P<sub>i</sub>* 为第 *i* 个种在总个体数中的比例; *N<sub>i</sub>* 为第 *i* 个种的个体数量, *N* 为总个体数量, 则有 *P<sub>i</sub>* = *N<sub>i</sub>* / *N*; *S* 为物种总数.

1.3 土壤微生物群落功能多样性测定

称取 10 g 干燥的新鲜土壤, 加入装有 90 mL 无

**表 1** 样地概况

**Table 1** Conditions of sampling plots

生境 Habitat	经度 Longitude (E)	纬度 Latitude (N)	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)
A	103°33'35.538"	25°47'6.912"	1947.0	0
B	103°33'38.052"	25°47'5.8632"	1952.9	10
C	103°33'42.325"	25°47'4.562"	1995.5	26
D	103°33'53.904"	25°47'31.062"	2030.2	0

A: 坑底草地 Pit bottom grassland; B: 坑坡灌草地 Pit slope shrub-grassland; C: 坑坡林地 Pit slope forest; D: 坑口灌草地 Pit head shrub-grassland. 下同 The same below.



菌生理盐水(0.85%)的三角瓶中,摇床振荡 20 min,获得土壤样品表面和内部的微生物悬浮液.静置 10 min 后取上清液,采用倍比稀释法,将其稀释成浓度为  $10^{-3}$  的悬浮液,加入 96 孔 Biolog Eco 板中,每 32 孔为一个重复,每孔 150  $\mu$ L,放置在 25  $^{\circ}$ C 培养箱恒温培养,每隔 24 h 使用在 590 nm 的波长下读数 1 次,连续培养 7 d.功能多样性指数包括 Shannon 丰富度指数( $H$ )、Simpson 优势度指数( $D$ )和 McIntosh 均匀度指数( $U$ ).

$$SWCD = \sum (A_i - A_{A1})/31$$

(4)

$$H = \sum P_i \ln P_i$$

(5)

$$D = 1 - \sum P_i^2$$

(6)

$$U = \sqrt{(\sum n_i^2)}$$

(7)

式中:  $A_i$  为测得的 31 个碳源孔吸光值;  $A_{A1}$  为空白对照孔吸光值,若  $A_i - A_{A1} \leq 0$  时计为 0;  $P_i$  为第  $i$  孔的相对吸光值与整个平板相对吸光值总和的比率;  $n_i$  是第  $i$  孔的相对吸光值,即  $A_i - A_{A1}$ .

数据分析采用 SPSS 22.0 和 Origin 9.0、Excel 2007 软件分别进行数据处理和统计分析,结果用平均值 $\pm$ 标准偏差(SD)表示,用单因素方差分析比较不同数据组间的差异( $\alpha=0.05$ ).采用培养过程中增长期与稳定期拐点处第 6 天的土壤微生物群落平均颜色变化率(AWCD)进行多样性指数计算及主成分分析.

2 结果与分析

2.1 不同生境紫茎泽兰性状特征和入侵程度差异

由表 2 可知,4 种生境下的紫茎泽兰性状特征存在差异.坑内生境的紫茎泽兰各性状指标均高于坑口.坑内 3 种生境中,紫茎泽兰各性状特征值均表现为坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地,且各生境紫茎泽兰的株高、冠幅、叶干质量指标差异显著.其中坑底草地和坑坡灌草地的紫茎泽兰除了茎基粗、叶

大小差异不显著外,其余性状指标均差异显著.参考牛红榜等<sup>[20]</sup>对紫茎泽兰入侵程度的划分,对不同生境下紫茎泽兰入侵程度进行评估,发现坑内 3 种生境的紫茎泽兰盖度存在差异:入侵程度最高的坑坡灌草地,紫茎泽兰种群平均盖度为 38.6%,占草本植物层总盖度的 39.5%;其次是坑底草地,紫茎泽兰种群的平均盖度为 29.2%,占草本植物层总盖度的 27.9%;坑坡林地分布最少,主要入侵在林缘处,紫茎泽兰种群的平均盖度为 23.5%,占草本植物层总盖度的 21.6%.整体上,坑内 3 种生境均属于轻度入侵区,而坑口生境属于典型的喀斯特地貌,地表裸露程度较高,草本层植物总盖度为 21.8%,紫茎泽兰单株零星生长,平均盖度仅为 7.6%.

2.2 不同生境草本层植物  $\alpha$  多样性

植物  $\alpha$  多样性中,Shannon 多样性指数是反映植物群落物种多样化的指标,其值越大,表明物种多样性越高.Pielou 均匀度指数反映植物群落或生境中全部物种个体数的分配状况,即各物种个体数目分配的均匀程度.Margalef 丰富度指数反映群落或生境中物种的丰富程度.退化天坑内外 4 种生境草本植物的物种多样性如表 3 所示,坑坡灌草地的 Shannon 多样性指数最大,但不同生境间差异不显著.不同生境下 Margalef 丰富度指数表现为坑坡灌草地>坑口灌草地>坑坡林地>坑底草地,但不同生境间差异不显著.Pielou 均匀度指数在坑底草地最大,且显著高于坑口灌草地.综合分析发现,坑口灌草地与坑底草地的植物多样性差异最明显,坑底草地的多样性及均匀度指数均大于坑口灌草地,但丰富度指数小于坑口灌草地.

2.3 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落平均颜色变化率(AWCD)

每孔平均颜色变化率能反映土壤微生物群落对单一碳源的利用能力.由图 2 可知,培养初期土壤微生物群落对碳源底物利用不明显.随着培养时间的

表 2 不同生境紫茎泽兰的性状特征  
Table 2 Properties and characteristics of *Eupatorium adenophorum* on the different habitats

生境 Habitat	株高 Plant hight (cm)	冠幅 Crown width (cm)	茎基粗 Basal culm thickness (mm)	叶大小 Leaf size (mm <sup>2</sup> )	叶厚度 Leaf thickness (mm)	叶干质量 Leaf dry mass (mg)
A	28.92 $\pm$ 0.95b	12.56 $\pm$ 1.31b	2.73 $\pm$ 0.36a	10.90 $\pm$ 3.80a	0.23 $\pm$ 0.05b	39.49 $\pm$ 2.68b
B	35.25 $\pm$ 0.27a	16.49 $\pm$ 0.52a	4.61 $\pm$ 0.97a	15.06 $\pm$ 1.21a	0.29 $\pm$ 0.12a	49.72 $\pm$ 5.21a
C	26.87 $\pm$ 1.02c	11.29 $\pm$ 0.09c	2.65 $\pm$ 0.73b	9.21 $\pm$ 0.89b	0.21 $\pm$ 0.09b	36.50 $\pm$ 1.78c
D	21.89 $\pm$ 0.52c	9.06 $\pm$ 0.85d	2.12 $\pm$ 0.26b	7.82 $\pm$ 1.15c	0.19 $\pm$ 0.07b	30.81 $\pm$ 1.02d

同列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ) Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 3 不同生境草本层植物 α 多样性指数  
Table 3 Herb plant α diversity index of different habitats

生境 Habitat	H	D	J
A	1.57±0.23a	1.09±0.39a	0.81±0.17a
B	1.62±0.19a	1.42±0.21a	0.75±0.22ab
C	1.56±0.57a	1.35±0.60a	0.72±0.18ab
D	1.36±0.10a	1.39±0.28a	0.69±0.12b

H: Shannon 多样性指数 Shannon diversity index; D: Margalef 丰富度指数 Margalef richness index; J: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index. 下同 The same below.

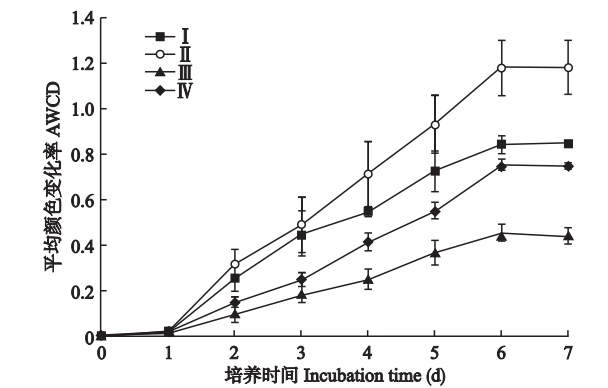


图 2 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落平均颜色变化率 (AWCD)  
Fig.2 Average well color development (AWCD) for soil microbial community around *Eupatorium adenophorum* roots in different habitats.

的增加,AWCD 值呈现出逐渐增高的趋势,在第 1 天后不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物的 AWCD 值出现分化,上升速度表现为坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地>坑口灌草地,此后保持该趋势到培养结束.第 6 天后,AWCD 值增速减缓,土壤微生物生长进入稳定期.表明不同生境的紫茎泽兰根系土壤微生物群落代谢活性存在差异.

2.4 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落功能多样性

Shannon 指数用于表征群落的丰富度.Simpson 指数表征群落常见种的优势度,其值越大,群落受优势种的影响越大.McIntosh 指数则反映群落均匀度.如表 4 所示,Shannon 指数、Simpson 指数及 McIntosh

表 4 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落功能多样性指数  
Table 4 Diversity indices of soil microbial community around *Eupatorium adenophorum* roots in different habitats

生境 Habitat	H	D	J
A	3.03±0.03b	0.96±0.00b	5.63±0.34b
B	3.08±0.08b	0.98±0.02b	7.75±0.59c
C	2.94±0.11b	0.95±0.01b	5.58±0.63b
D	2.64±0.02a	0.94±0.00a	4.14±0.39a

指数均表现为坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地>坑口灌草地,且坑内生境和坑口生境的紫茎泽兰功能多样性指数差异显著.可见,退化天坑内外不同生境下紫茎泽兰的根系土壤微生物群落功能多样性存在差异.总体上,坑坡灌草地的土壤微生物群落多样性更为丰富,有较宽的微生物种群生态位.

2.5 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落对不同碳源的利用强度

Biolog-Eco 微平板的 31 种碳源可分类为糖类、氨基酸类、酚酸类、羧酸类、聚合物类和胺类.由图 3 可知,不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物群落对碳源利用率存在差异.6 类碳源的利用率上均表现出坑坡灌草地>坑底草地>坑坡林地>坑口灌草地,且坑内和坑口生境下土壤微生物群落的碳源利用率存在显著差异.氨基酸类和聚合物类是这 4 种生境土壤微生物群落利用的主要碳源,酚酸类碳源的利用率最低.

2.6 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落代谢功能主成分分析

利用第 6 天的 AWCD 值进行主成分分析,探究土壤微生物群落对碳源利用的动态变化规律.将 31 种碳源因子降维得到 9 个主成分(PC),其特征值分别为 38.6、11.7、9.83、9.31、7.52、6.58、5.75、3.68、3.32,累计方差贡献率达 96.4%,故采用这 9 个主成分表征不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物群落对单一碳源的代谢能力.由图 4 可知,不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物群落在 PC1 明显分离聚集为 3 簇,坑底草地和坑坡灌草地对 31 种碳源利用较相

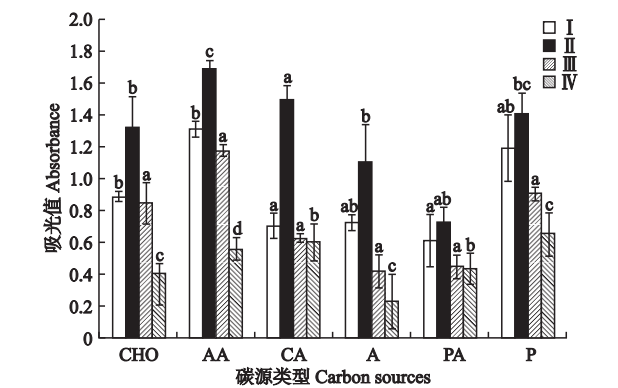


图 3 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落对不同类型碳源的利用率  
Fig.3 Utilization rate of 6 different types of carbon sources by soil microbial community around *Eupatorium adenophorum* roots in different habitats.

CHO: 糖类 Carbohydrate; AA: 氨基酸类 Amino acid; CA: 羧酸类 Carboxylic acids; A: 胺类 Amine; PA: 酚酸类 Phenolic acids; P: 聚合物类 Polymer.

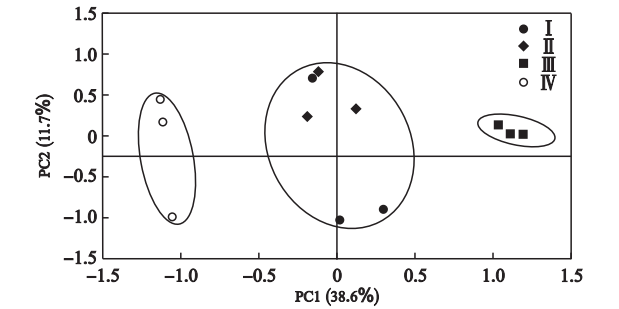


图 4 不同生境紫茎泽兰根系土壤微生物群落主成分分析  
Fig.4 Principal component (PC) analysis of soil microbial community around *Eupatorium adenophorum* roots in different habitats.

似而聚集,坑坡林地和坑口灌草地因碳源利用不相似而分离.这表明退化天坑内外生境的不同对紫茎泽兰根系土壤微生物群落的碳源利用有显著影响.载荷值表示主成分与碳源利用的相关性,通过分析前 2 个主成分(PC1 和 PC2)的载荷值,载荷值越高,表示单一碳源对主成分的影响越大<sup>[23]</sup>.结果显示,与 PC1 具有高度相关性的碳源共有 21 种,与 PC2 具有高度相关性的碳源共有 3 种(载荷值>0.5).结合因子载荷值发现 6 种糖类、4 种氨基酸类碳源、2 种羧酸类、1 种胺类、1 种酚酸类、3 种聚合物类对 PC1 起主要分异作用.而糖类(D,L-α-磷酸甘油)、胺类(腐胺)、酚酸类(4-羟基苯甲酸)则对 PC2 的分异作用贡献较大.这表明不同生境下,对紫茎泽兰根系土壤微生物群落功能多样性差异贡献较大的碳源是糖类、氨基酸类.

2.7 土壤微生物群落多样性与草本层植物 α 多样性的相关性

由表 5 可知,草本层植物的 Shannon 多样性指数与土壤微生物群落多样性指数均呈显著正相关,Pielou 指数与土壤微生物群落 Simpson 指数呈显著正相关.由此可见,草本层植物物种多样性与土壤微生物群落功能多样性关系密切相关,是造成不同生境下土壤微生物群落多样性差异的原因之一.

表 5 土壤微生物群落多样性与草本层植物 α 多样性的相关系数  
Table 5 Correlation coefficients between diversity of soil microbial community and herb plant α diversity

	AWCD	H	D	J
H	0.909 *	0.972 *	0.977 *	0.868 *
D	-0.003	-0.045	-0.386	0.182
J	0.564	0.478	0.801 *	0.398

\* P<0.05.

3 讨 论

3.1 不同生境下紫茎泽兰根系土壤微生物群落特征及“偏利”反馈效应

外来植物入侵之所以改变土壤微生物群落多样性,可能是外来植物入侵后会改变根系对土壤的物质输出,从而改变土壤微生物<sup>[24]</sup>;其次,外来植物的凋落物和分泌物也会影响土壤微生物<sup>[25-26]</sup>.陈华<sup>[27]</sup>对大花金鸡菊(*Coreopsis grandiflora*)的根际微生物群落多样性测定发现,大花金鸡菊的入侵改变了其根际土壤微生物的多样性,而这些微生物会帮助其富集营养元素,在与本地植物竞争中获得偏利.本研究发现,在坑底草地、坑坡灌草地、坑坡林地、坑口灌草地 4 种生境条件下,坑坡灌草地的紫茎泽兰根系土壤微生物群落活性、Simpson 多样性指数、Shannon 丰富度指、McIntosh 均匀度指均高于坑底草地和坑坡林地,且坑内坑外差异显著.结合不同生境下紫茎泽兰平均盖度数据,随着入侵程度的增加,其根系土壤微生物群落功能多样性也增加.其中坑坡灌草地中紫茎泽兰的入侵程度最高,故会有更多的根系分泌物和凋落物来提高土壤微生物多样性.于兴军等<sup>[1]</sup>利用 Biolog 微平板法分析了紫茎泽兰不同入侵程度样地的土壤微生物的代谢特征,结果显示,不同入侵程度样地的土壤微生物群落存在显著差异.张修玉等<sup>[28]</sup>也发现,紫茎泽兰入侵地的土壤微生物群落多样性随入侵程度的加重而呈现上升的趋势.紫茎泽兰通过提高其根系土壤微生物群落多样性,形成对自身有益的土壤微生态环境,同时也破坏了本地植物与土壤微生物之间的平衡关系.而与土壤养分循环相关微生物的增加,会加速土壤养分的利用率,从而促进紫茎泽兰的竞争和扩散,使紫茎泽兰在与本地植物的竞争中获得“偏利”而促进入侵.

3.2 不同生境对紫茎泽兰入侵程度及性状特征的影响

退化天坑内外不同生境下紫茎泽兰的入侵程度存在差异.在坑底草地生境中,从坑底中心到四周,草本植物逐渐由阳生植物紫茎泽兰、黄龙尾等过渡到一把伞南星、板凳果等阴生植物,紫茎泽兰在坑底分布较均匀,但坑底边缘几乎没有分布.这可能与喀斯特天坑特殊的圈闭化地形有关.紫茎泽兰属于阳生植物,坑底存在光照资源的异质性,坑底中心拥有充足光照等对其有利的非生物条件,使得紫茎泽兰更容易入侵.坑坡灌草地的紫茎泽兰分布较为集中,主要分布在西南坡(阳坡面),而东北坡(阴坡面)基



本没有分布.除了光照的影响外,“巴家陷塘”退化天坑的地形也影响植物多样性分布.退化天坑西坡为倒石坡(但坑口部分仍为垂直坑壁),南坡为较完整的倒石坡.这两个坡面有良好的土壤资源和较少的外界干扰,因而植物物种丰富度和多样性较高.而坑内东坡和北坡为退化坑壁,是“巴家陷塘”退化天坑的“入口”,植物受人畜干扰较大.在紫茎泽兰集中分布的西南坡灌草地,良好的水热条件为紫茎泽兰幼苗的入侵定植提供了有利的生存环境.研究发现,生境中土壤含水量与紫茎泽兰幼苗的发生量呈正相关,紫茎泽兰在土壤湿度大的生境中更容易入侵成功<sup>[29]</sup>.其次,该区域为草本植物群落向灌草丛植物群落的过渡带,能量流动密集,具有较高的生物多样性.付登高等<sup>[30]</sup>对云南楚雄半湿润常绿阔叶林不同次生植被中紫茎泽兰高度和盖度的研究发现,灌草丛中丛数和丛面积最高.本研究发现,在退化天坑地表负地形生境下,紫茎泽兰在坑坡灌草地中入侵更容易,这与地上研究一致.坑坡林地紫茎泽兰的分布少,主要是受乔木郁闭度的影响,导致林下主要以阴生植物为主,而紫茎泽兰的盖度与光照强度呈显著正相关<sup>[31]</sup>.其次,乔木根系对土壤水分和养分的竞争,使紫茎泽兰的入侵受到影响.王文琪等<sup>[29]</sup>研究发现,紫茎泽兰入侵林区比较困难,这与本研究结果一致.紫茎泽兰入侵程度与不同生境的植物多样性有直接关系,本地植物群落多样性越高,生境越多样化且受干扰程度越低,生境抵御外来植物入侵的能力越强<sup>[2]</sup>.虽然坑内外4种生境的草本层植物多样性和丰富度指数差异不显著,但由于坑口灌草地属于典型的喀斯特地形,岩石裸露,石漠化严重,土壤覆盖率低且不易保水,因此,紫茎泽兰的入侵较坑内生境更加困难.不同生境的紫茎泽兰性状特征指数存在差异,坑内生境紫茎泽兰的性状值明显大于坑口生境,且整体趋势与不同生境下紫茎泽兰的入侵程度一致.通常,外来植物入侵成功后种群数量会迅速扩张,形成单优种群.而退化天坑内不同生境的紫茎泽兰入侵程度及性状特征的差异很大程度上受到退化天坑特殊生境的影响,包括异质性的地形、气候、土壤环境等.尽管土壤微生物对紫茎泽兰具有“偏利”反馈效应利于其入侵,但非生物因素更能影响入侵能力极强的紫茎泽兰在退化天坑中的定植.

因此,在珍稀自然栖息地保护、典型生态脆弱区生态恢复等生态文明建设背景下,紫茎泽兰可能在退化天坑中基本消失,而退化天坑会逐步演替形成完整的地下森林,成为珍惜物种保护库和生物多样

性宝库.

4 结论与展望

巴家陷塘退化天坑内紫茎泽兰的入侵显著提高了土壤微生物群落功能多样性,但由于退化天坑内的异质性生境能较好地抵御紫茎泽兰的入侵,使坑内不同生境下紫茎泽兰的入侵程度存在差异,且均未形成单优群落.随着未来退化天坑的保护、自然生态恢复和演替发展,紫茎泽兰可能会在退化天坑中消失.本研究采用的 Biolog 微平板法存在一定的局限性,31种碳源不能反映自然条件下土壤的复杂环境,导致研究结果不能完整地反映土壤微生物群落的多样性和复杂性.因此,未来研究可以结合高通量测序技术,深入研究入侵植物根系土壤微生物群落的变化特征.

参考文献

[1] Yu X-J (于兴军), Yu D (于丹), Lu Z-J (卢志军), et al. A new mechanism of invader success Exotic plant inhibits natural vegetation restoration by changing soil microbe community. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 2005, **50**(9): 896-903 (in Chinese)

[2] Wan F-H (万方浩), Liu W-X (刘万学), Guo J-Y (郭建英), et al. Invasive mechanism and control strategy of *Ageratina adenophora* (Sprengel). *Science in China Series C: Life Sciences* (中国科学:生命科学), 2011, **41**(1): 13-21 (in Chinese)

[3] Li X-X (李霞霞), Zhang Q-D (张钦弟), Zhu X-Z (朱珣之). Progress of the research on invasive plant species *Eupatorium adenophorum* over the last decade. *Pratacultural Science* (草业科学), 2017, **34**(2): 283-292 (in Chinese)

[4] Li H-N (李会娜), Liu W-X (刘万学), Dai L (戴莲), et al. Invasive impacts of *Ageratina adenophora* (Asteraceae) on the changes of microbial community structure, enzyme activity and fertility in soil ecosystem. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2009, **42**(11): 3964-3971 (in Chinese)

[5] Li H-N (李会娜), Liu W-X (刘万学), Wan F-H (万方浩). Effect of *Ageratina adenophora* (Spreng.) and *Flaveria bidentis* (Linn.) invasion on soil microbial community and *Oryza sativa* L. growth. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2011, **19**(6): 1365-1371 (in Chinese)

[6] Yu W-Q (于文清), Wan F-H (万方浩), He X-H (何新华), et al. Soil microbes enhance competition ability of the exotic *Ageratina adenophora* Sprengel against native plant species. *Journal of Biosafety* (生物安全学报), 2014, **23**(3): 156-164 (in Chinese)

[7] Niu HB, Liu WX, Wan FH, et al. An invasive aster

- (*Ageratina adenophora*) invades and dominates forest understories in China: Altered soil microbial communities facilitate the invader and inhibit natives. *Plant and Soil*, 2007, **294**: 73–85
- [8] Zhu X-W (朱学稳), Zhu D-H (朱德浩), Huang B-J (黄保健), *et al.* A brief study on karst tiankeng. *Carso-logica Sinica* (中国岩溶), 2003, **22**(1): 51–65 (in Chinese)
- [9] Shui W (税 伟), Chen Y-P (陈毅萍), Wang Y-W (王雅文), *et al.* Origination, study progress and prospect of karst tiankeng research in China. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 2015, **70**(3): 431–446 (in Chinese)
- [10] Jian X-M (简小枝), Shui W (税 伟), Chen Y-P (陈毅萍), *et al.* Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(2): 492–500 (in Chinese)
- [11] Chen Y-P (陈毅萍), Jiang C (江 聪), Jian X-M (简小枝), *et al.* Spatial distribution characteristics of grassland plant communities in moderate-degraded tiankeng in Zhanyi, Yunnan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2018, **38**(22): 8008–8021 (in Chinese)
- [12] Shui W (税 伟), Chen Y-P (陈毅萍), Jian X-M (简小枝), *et al.* Plant diversity characteristics of original karst tiankeng along vertical gradient: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan Province, China. *Mountain Research* (山地学报), 2018, **36**(1): 53–62 (in Chinese)
- [13] Bátori Z, Farkas T, Erdős L, *et al.* A comparison of the vegetation of forested and non-forested solution dolines in Hungary: A preliminary study. *Biologia*, 2014, **69**: 1339–1348
- [14] Su Y, Tang Q, Mo F, *et al.* Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China. *Scientific Reports*, 2017, **7**(1): 4249, doi: 10.1038/s41598-017-04592-x
- [15] Shui W (税 伟), Chen Y-P (陈毅萍), Jian X-M (简小枝), *et al.* Spatial pattern of plant community in original karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29**(6): 1725–1735 (in Chinese)
- [16] Jian X-M (简小枝), Shui W (税 伟), Wang Y-N (王亚楠), *et al.* Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: A case study of Zhanyi tiankeng in Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2018, **38**(13): 4704–4714 (in Chinese)
- [17] Zhu X-Z (朱珣之), Li-Q (李 强), Li Y-P (李扬苹). *Eupatorium adenophorum* invasion alters soil bacterial community and diversity. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2015, **23**(5): 665–672 (in Chinese)
- [18] Wang J-H (王桔红), Zhang L-N (张丽娜), Chen X-L (陈学林), *et al.* Review on the influence of alien invasion species on soil microorganisms. *Ecological Science* (生态科学), 2016, **35**(6): 204–210 (in Chinese)
- [19] Aon MA, Cabello MN, Sarena DE, *et al.* Spatio-temporal patterns of soil microbial and enzymatic activities in an agricultural soil. *Applied Soil Ecology*, 2001, **18**: 239–254
- [20] Niu H-B (牛红榜), Liu W-X (刘万学), Wan F-H (万方浩). Invasive effects of *Ageratina adenophora* Sprengel (Asteraceae) on soil microbial community and physical and chemical properties. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(7): 3051–3060 (in Chinese)
- [21] Jiang Z-L (蒋智林), Liu W-X (刘万学), Wan F-H (万方浩). Differences in soil enzymatic activities and soil nutrients of *Ageratina adenophora* and native plants communities at the rhizosphere zones. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2008, **27**(2): 660–664 (in Chinese)
- [22] Li C (李 超), Zhao G-D (赵广东), Shi Z-M (史作民), *et al.* The leaf functional traits and their correlation analysis of three seedlings of magnoliaceae. *Acta Agricul-turae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2016, **38**(1): 19–26 (in Chinese)
- [23] Sui X (隋 心), Hang R-T (张荣涛), Liu Y-N (刘 赢男), *et al.* Influence of simulation nitrogen deposition on soil microbial functional diversity of *Calamagrostis angustifolia* wet land in Sanjiang Plain. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2016, **24**(6): 1226–1233 (in Chinese)
- [24] Kourtev PS, Ehrenfeld JG, Häggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil. *Ecology*, 2002, **83**: 3152–3166
- [25] Saggiar S, McIntosh PD, Hedley CB, *et al.* Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under *Hieracium* (*H. pilosella* L.). *Biology & Fertility of Soils*, 1999, **30**: 232–238
- [26] Liu WX. Effects of leachates of the invasive plant, *Ageratina adenophora* (Sprengel) on soil microbial community. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**: 196–200
- [27] Chen H (陈 华). Study on Relationship between Exotic Plants and Soil Microorganisms. PhD Thesis. Jinan: Shandong University, 2011 (in Chinese)
- [28] Zhang X-Y (张修玉), Xu Z-C (许振成), Song W-W (宋巍巍), *et al.* Biodiversity of invaded area of *Eupatorium adenophorum*. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2010, **19**(7): 1525–1531 (in Chinese)
- [29] Wang W-Q (王文琪), Wang J-J (王进军), Zhao Z-M (赵志模). Effects of parasitizing on the sexual reproduction of *Eupatorium adenophorum* Sprengel by *Proceci-dochares utilis* Stone at different microhabitats. *Acta Phy-*



*topylacica Sinica* (植物保护学报), 2006, **33**(4): 391–395 (in Chinese)

[30] Fu D-G (付登高), Yan K (阎 凯), Li B (李 博). Distribution pattern and related habitat factors of invasive plant *Eupatorium adenophorum* along the roadsides in central Yunnan Province, China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2010, **29**(3): 566–571 (in Chinese)

[31] Wang J-Y (汪建云), Yang Y-Q (杨玉琴), Chen W-H (陈文华), *et al.* Study on AIS-*Ageratina adenophora*

population of *Pinus yunnanensis* pure forest from Longyang region, Baoshan, Yunnan. *Journal of Baoshan University* (保山学院学报), 2015, **34**(5): 1–3 (in Chinese)

作者简介 江 聪, 男, 1992 年生, 硕士研究生. 主要从事土壤微生物研究. E-mail: jcongsky@126.com

责任编辑 肖 红