

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2022.20155

董青青, 张考萍, 何敏艳, 黄伟. 植物竞争和昆虫取食调节入侵植物对土壤细菌群落和功能的影响[J]. 植物科学学报, 2022, 40(2): 155-168

Dong QQ, Zhang KP, He MY, Huang W. Plant competition and insect herbivory mediate the impact of invasive plants on soil bacterial community and function[J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(2): 155-168

植物竞争和昆虫取食调节入侵植物对土壤细菌群落和功能的影响

董青青^{1,2,3,4}, 张考萍^{3,5}, 何敏艳^{3,5*}, 黄伟^{3,5*}

(1. 西藏大学青藏高原生态与环境研究中心, 拉萨 850000; 2. 西藏大学理学院, 拉萨 850000; 3. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 4. 中国科学院大学, 北京 100049; 5. 中国科学院核心植物园保护生物学中心, 武汉 430074)

摘要: 以入侵植物空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb.)、本土近缘种莲子草 (*Alternanthera sessilis* (L.) DC.)、生防昆虫莲草直胸跳甲 (*Agasicles hygrophila* (Selman & Vogt)) 和本地昆虫虾钳菜披龟甲 (*Cassida piperata* (Coleoptera: Cassididae)) 为研究对象, 建立 3 种植物种植方式 (空心莲子草单种、莲子草单种、空心莲子草和莲子草混合种植) 和 4 种昆虫取食类型 (无昆虫取食、虾钳菜披龟甲取食、莲草直胸跳甲取食、两种昆虫同时取食), 通过高通量测序技术探究植物竞争、昆虫取食以及二者交互作用如何调控入侵植物对土壤细菌群落的影响。结果显示, 植物竞争、昆虫取食及其交互作用对土壤细菌群落的物种多样性指数 (Observed sub-OTUs)、香农指数 (Shannon)、系统发育多样性指数 (Phylogenetic diversity) 和均匀度指数 (Evenness) 均无显著影响。表明不论是空心莲子草还是莲子草均不影响土壤细菌的 alpha 多样性, 并且植物竞争和昆虫取食对土壤细菌 alpha 多样性没有调控作用。但植物竞争显著改变了土壤细菌群落结构, 降低了绿弯菌和化能异养型细菌的相对丰度, 而增加了酸杆菌的相对丰度。同时, 植物竞争与昆虫取食的交互作用可以调控空心莲子草对土壤细菌群落结构、优势门类和功能类群的影响, 说明生物胁迫对土壤微生物的群落结构和功能具有调控作用。准确评估外来入侵植物的影响时需要考虑其所入侵生境的生物因素。

关键词: 外来入侵植物; 植物竞争; 昆虫取食; 土壤细菌群落结构; alpha 多样性

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)02-0155-14

Plant competition and insect herbivory mediate the impact of invasive plants on soil bacterial community and function

Dong Qing-Qing^{1,2,3,4}, Zhang Kao-Ping^{3,5}, He Min-Yan^{3,5*}, Huang Wei^{3,5*}

(1. Research Center for Ecology and Environment of Qinghai-Tibetan Plateau, Tibet University, Lhasa 850000, China; 2. College of Science, Tibet University, Lhasa 850000, China; 3. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 5. Center of Conservation Biology, Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China)

Abstract: Exotic plant invasion is an important driver of biodiversity loss. However, little is known regarding how exotic species influence biodiversity belowground and whether such impact can be regulated by other biotic stresses, such as plant competition and insect herbivory. In this study, we used the invasive plant *Alternanthera philoxeroides* (Mart.)

收稿日期: 2022-01-07, 修回日期: 2022-01-20。

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31822007; 32071660; 31870364)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31822007, 32071660, 31870364)。

作者简介: 董青青 (1996-), 女, 硕士研究生, 研究方向为入侵生态学 (E-mail: dongqingqing19@mails.ucas.ac.cn)。

* 通讯作者 (Authors for correspondence. E-mail: huangwei0519@wbcas.cn; heminyan@wbcas.cn)。

Griseb, native congener *Alternanthera sessilis* (L.) DC, biocontrol agent *Agasicles hygrophila* (Selman & Vogt), and native insect *Cassida piperata* (Coleoptera: Cassididae) as a study system. We established three plant combinations (monoculture of *Alternanthera philoxeroides*, monoculture of *Alternanthera sessilis*, and mixture of *Alternanthera philoxeroides* and *Alternanthera sessilis*) and four insect herbivory treatments (no insect herbivory, *Agasicles hygrophila* herbivory, *C. piperata* herbivory, and *Agasicles hygrophila* + *C. piperata* herbivory). We examined how plant competition and insect herbivory mediates the impact of invasive plants on soil bacterial community using high throughput sequencing. We found that plant competition, herbivory treatment, and their interaction did not affect the observed sub-operational taxonomic unit (OTU), Shannon, Phylogenetic diversity, and Evenness indices. These results indicated that neither *Alternanthera philoxeroides* nor *Alternanthera sessilis* affected alpha diversity of soil bacteria, and plant competition and herbivory did not exert a mediating effect. In contrast, plant competition strongly affected the composition and structure of the soil bacterial community, decreasing the relative abundance of *Chlorobacteria* and chemoheterotrophic bacteria while increasing the relative abundance of *Acidobacteria*. Moreover, plant competition and its interaction with herbivory further regulated the impact of *Alternanthera philoxeroides* on soil bacterial community composition and structure as well as dominant and functional phyla. Our study indicated that such impact was further regulated by other biotic stresses. Therefore, biotic factors should be included when evaluating the impact of invasive species on biodiversity.

Key words: Invasive plant; Plant competition; Insect herbivory; Soil bacteria community and structure; Alpha diversity

外来植物入侵是全球经济一体化进程中所产生的重要环境问题,是引起生物多样性丧失的重要原因之一^[1]。外来入侵植物不仅影响地上生态系统的生物多样性(植物、植食性昆虫、传粉昆虫、鸟类等)^[2],还对地下生物类群(细菌、真菌、土壤动物等)产生深远影响^[3]。越来越多的证据表明外来入侵植物对土壤微生物的影响会直接促进其生长和繁殖,并通过调节与本地生物类群的互作关系间接地驱动其入侵和扩张^[4]。然而,植物对地下土壤微生物的影响往往会受到一系列生物因子的调控^[5]。在入侵过程中,外来植物也会受到大量生物因子(如植物竞争、昆虫取食)的胁迫,但是这些生物因子如何调控外来植物对土壤微生物的影响还知之甚少。相关研究有助于充分理解外来植物的入侵机制和生态危害。

植物对土壤微生物的影响会受到邻近植物的干扰^[6]。邻近植物可以通过竞争作用等影响目标植物,从而间接调节其对土壤微生物的影响^[7]。对于入侵植物而言,当其入侵到新的栖息地后,会与邻近本地植物发生复杂的相互作用。随着入侵程度

的加深,外来入侵植物逐渐替代本地邻近植物,形成单一群落^[8]。外来入侵植物与邻近植物的相互作用往往由种间竞争转变为种内竞争^[9]。因此,我们预测种间竞争和种内竞争的转化可能调节目标入侵植物对土壤微生物的影响。

此外,植物对土壤微生物的影响还会受到植食性昆虫取食作用的调节。昆虫取食可以通过改变植物根系分泌物^[10]、凋落物产量^[11]以及植物群落功能组成^[12, 13]等方式来调节植物对土壤微生物群落的影响。Kong等^[14]发现油菜根蝇(*Diabrotica speciosa* (Germar))取食油菜(*Brassica napus* L.)根部会导致植物特定的根际细菌群增加。Demathis等^[15]研究表明根萤叶甲(*Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae))对玉米(*Zea mays* L.)的取食会增加玉米根系细菌和真菌群落的数量。外来植物入侵到一个新的生境后虽然逃避了专食性昆虫的取食,但是随着其入侵时间的推移,本地昆虫会逐渐适应外来入侵植物,从而取食危害外来入侵植物^[16]。另一方面,由于防控治理的需求,生物防控昆虫被引入到入侵地,

取食产生危害的外来植物^[17]。因此,我们预测昆虫取食会调节外来入侵植物对土壤微生物的影响。

空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb) 原产于巴西, 20 世纪 30 年代引入我国后逐渐成为恶性入侵杂草^[18]。自然生境中, 空心莲子草与本地植物莲子草 (*Alternanthera sessilis* (L.) DC) 在我国大范围内共发生, 随着时间的推移, 空心莲子草会逐渐取代莲子草, 形成单一群落^[19]。为了对空心莲子草进行有效的防治, 我国在 1986 年引入专食性昆虫莲草直胸跳甲 (*Agasicles hygrophila* (Selman & Vogt))^[20]。此外, 野外调查发现本地昆虫虾钳菜披龟甲 (*Cassida piperata* (Coleoptera: Cassididae)) 也会取食空心莲子草^[21]。目前关于入侵植物空心莲子草生态影响的研究多集中在地上部分, 但是其对地下生物类群的影响, 以及生物胁迫(植物竞争和昆虫取食)是否调控其所产生的影响很少得到关注。基于此, 本研究以入侵植物空心莲子草、本土近缘种莲子草、生防昆虫莲草直胸跳甲和本地昆虫虾钳菜披龟甲为研究对象, 探究植物竞争和不同昆虫取食类型对土壤细菌群落和功能的影响。研究结果旨在为评估外来入侵植物对入侵生境土壤微生物变化的影响, 以及理解植物的入侵机制和生态危害提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

空心莲子草是苋科莲子草属植物, 在入侵地中国以匍匐茎进行无性繁殖。莲子草是空心莲子草在中国的唯一本地近缘种^[22], 以匍匐茎和种子进行繁殖。在湖北武汉地区, 两种植物的生长周期一般为 3 - 11 月。虾钳菜披龟甲属鞘翅目、铁甲科, 是一种本地昆虫, 在我国东北、中部和西南地区广泛分布。虾钳菜披龟甲取食寄主范围较窄, 仅取食空心莲子草、莲子草、苋菜 (*Amaranthus tricolor* L.)、小藜 (*Chenopodium serotinum* L.) 等苋属、藜属植物^[23]。莲草直胸跳甲属鞘翅目、叶甲科, 是从美国引入对空心莲子草进行生物防治的生防昆虫, 目前在我国中部和南方已成功建立种群。莲草直胸跳甲取食寄主范围狭窄, 主要取食空心莲子草, 但最近研究也发现也取食莲子草^[24]。

本实验所用植物和昆虫材料均取自于中国科学

院武汉植物园附近。为了减少植物由于无性繁殖和有性繁殖所产生的潜在差异, 将采集的长短一致 (4 ~ 5 cm) 的两种植物茎节分别种植在 1.5 L 的花盆中 (营养土: 沙子 = 1: 1), 生长 1 个月选取大小一致的植物幼苗进行田间移栽。采集两种昆虫的成虫, 分别放置于 1 m × 1 m × 1 m 的养虫笼中饲养, 每个养虫笼里放置了 2 盆空心莲子草和 2 盆莲子草作为食物, 让其自然配对用于接下来的实验。以上植物生长和昆虫饲养均在人工温室进行 (16 h 光照/8 h 黑暗, 温度为白天 26℃, 夜间 18℃; 湿度为 50% ~ 70%)。

1.2 实验设计

本实验在中国科学院武汉植物园进行。该地区属暖温带大陆性季风气候, 四季分明, 夏季多雨。采用全因素实验设计, 包括 3 种植物种植方式 (空心莲子草单种、莲子草单种、空心莲子草和莲子草混合种植) 和 4 种昆虫取食类型 (无昆虫取食、虾钳菜披龟甲取食、莲草直胸跳甲取食、两种昆虫同时取食), 每种组合 3 个重复。

在实验地设置 3 个 21 m × 1 m 的小区, 每个小区间隔 2 m。在每个小区建立 12 个 0.7 m × 0.7 m 的样方, 每个样方间隔 1 m。然后从每个小区中随机选取 4 个样方种植空心莲子草, 4 个样方种植莲子草, 4 个样方同时种植莲子草和空心莲子草。在单一植物样方, 每个样方内种植 4 株植物; 在混合植物样方, 每个样方种植 2 棵莲子草和 2 棵空心莲子草。在所有样方中, 植物间隔 0.3 m, 与样方边缘间隔 0.2 m。随后, 给每个样方套上 0.7 m × 0.7 m × 0.7 m 的网罩。两个月后, 在每个小区的 4 个莲子草样方中, 随机挑选一个样方投放 2 对莲草直胸跳甲; 一个样方投放 2 对虾钳菜披龟甲; 一个样方投放 1 对莲草直胸跳甲和 1 对虾钳菜披龟甲; 一个样方作为对照不投放昆虫。空心莲子草单种样方以及莲子草和空心莲子草混合样方均按照莲子草单种样方的方式投放昆虫。昆虫取食两个月后, 收集土样。

土壤取样前先去表层土 (5 cm) 以避免外部土壤源的污染。采用 5 点取样法取样, 具体如下: 使用直径 33 mm 的土钻分别在每个样方的中心和四角取约 15 cm 深度的土壤^[25], 将 5 个土样混合均匀后使用 100 目的筛子对土样进行筛分。每次使用后, 用 95% 酒精消毒筛子和土钻。所有土壤

样品放入冰盒运送至实验室进行后续分析。

1.3 高通量测序分析

1.3.1 DNA 的提取

从上述 36 个土壤样品中各取 0.5 g 鲜土用土壤 DNA 提取试剂盒 (MP Biomedicals Santa Ana, CA) 提取土壤总 DNA。

1.3.2 PCR 扩增

选用引物 515F (GTGCCAGCMGCCGCGG-TAA) 和 806R (GGACTACHVGGGTWTCTAAT) 对细菌 16S rRNA 的 V4 区域进行 PCR 扩增。PCR 反应体系包括: 15 μ L GC Buffer 和高效高保真酶 (New England Biolabs); 0.2 μ mol/L 的正、反引物 0.8 μ L; 约 10 ng 的模板 DNA。PCR 扩增程序为: 98 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 98 $^{\circ}$ C 变性 10 s, 50 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 30 s, 共循环 30 次; 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。对目的条带进行回收。

1.3.3 文库构建和上机测序

使用 TruSeq © DNA PCR-Free Sample Preparation Kit 建库试剂盒进行文库构建, 构建好的文库经过 Qubit 和 Q - PCR 定量, 文库合格后, 使用 NovaSeq6000 上机测序。序列数据可在国家基因组数据中心基因组序列档案库获得, 登录号为 CRA005772 (<https://ngdc.cncb.ac.cn/gsa/browse/CRA005772>)。

1.4 测序数据处理

从下机数据中根据 Barcode 序列拆分成各样本的序列, 截去 Barcode 和引物序列后使用 FLASH (v1.2.7) 软件对每个样本成对的读长 (Reads) 进行拼接^[26], 得到的拼接序列为原始 Tags 数据 (Raw tags)。利用 QIIME2 (2021.4 release) 软件对拼接之后的序列数据进行去噪和多样性分析^[27]。首先通过碱基质量值 Q 对序列数据进行质控, 去掉 Q 值低于 20 的序列。利用降噪算法 Deblur 直接删除错误或者误差序列, 获得单核苷酸精度的 sub-OTUs 表。利用 Vsearch 的方法过滤掉序列中的嵌合体序列。采用 Classify-sklearn 算法与 Silva (132 release) 数据库对每一个 sub-OTUs 进行比对和物种注释^[47], 过滤掉注释中不属于细菌的 sub-OTUs 的物种。质控过滤后的 sub-OTUs 表用于细菌群落多样性分析。为了排除样本间测序深度的差异对细菌群落多样性的比较影响, 我们依据所有样本中的最小序列数, 对每一个

样本都随机抽取了 16 811 条序列进行 alpha 多样性和 beta 多样性的比较。采用 FAPROTAX (Functional annotation of prokaryotic taxa) 方法对细菌群落潜在功能进行预测^[28]。

1.5 数据分析

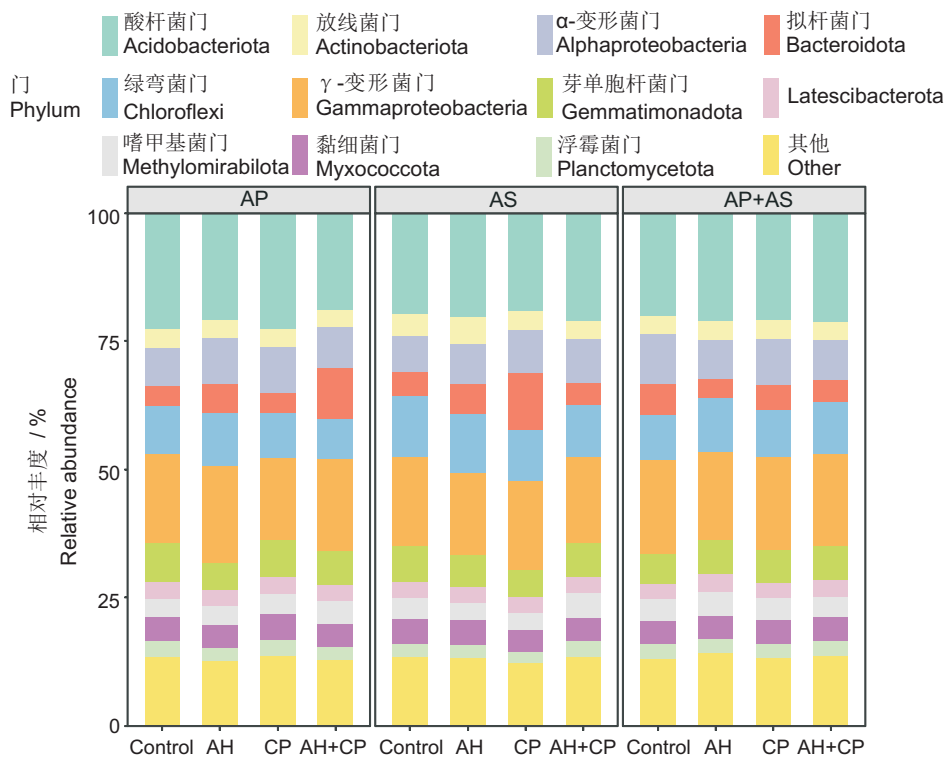
所有统计分析均在 R 4.0.3 软件中进行^[29]。使用 vegan 包计算土壤细菌 alpha 多样性, 包括细菌物种多样性 (Observed sub-OTUs)、香农多样性 (Shannon)、系统发育多样性 (Phylogenetic diversity) 和均匀度 (Evenness)^[30]。使用 multcomp 包中的 Shapiro-Wilk 检验对所有数据进行正态性检验, 对不符合正态分布的指标进行 log 转换之后再行后续分析^[31]。利用双因素方差分析探究植物组合和昆虫取食对土壤细菌 alpha 多样性、优势门类 (相对丰度 > 1%) 的 16 个细菌门类和潜在功能的影响。基于丰度依赖的 Bray-Curtis 距离和存在与否的 Jaccard 距离, 使用主坐标分析 (PCoA) 对各组微生物群落结构进行分析。为了分析植物组合和昆虫取食对细菌群落 beta 多样性的影响, 使用 vegan 包中 adonis 函数对距离矩阵进行 999 个排列的方差排列多变量方差分析 (PERMANOVA)。采用 ggplot2 软件绘图^[32]。

2 结果与分析

本研究对 36 个土壤样品进行 16S rRNA 扩增子测序, 经过拼接以及过滤, 所有样品共获得 2 181 651 条原始序列。去掉低质量序列、不属于细菌的 sub-OTUs 以及只测到 1 条序列的 sub-OTUs, 我们共获得了 845 536 条高质量序列, 它们隶属于 7161 个不同的 sub-OTUs。经过物种注释, 发现细菌群落主要由酸杆菌门 (Acidobacteriota, 20.72%)、Gamma-变形菌门 (Gammaproteobacteria, 17.40%)、绿弯菌门 (Chloroflexi, 9.90%)、Alpha-变形菌门 (Alphaproteobacteria, 8.19%) 等菌门组成 (图 1)。

2.1 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌 alpha 多样性的影响

通过对细菌物种多样性指数、香农指数、系统发育多样性指数和均匀度指数进行双因素方差分析, 结果显示 (表 1、图 2), 植物组合和昆虫取食及二者的交互作用对土壤细菌的 alpha 多样性均无显著影响 (表 1, 图 2)。



AP：入侵植物空心莲子草单独种植；AS：本地植物莲子草单独种植；AP + AS：入侵植物空心莲子草和本地植物莲子草混合种植。Control：无昆虫取食；AH：生防昆虫莲草直胸跳甲单独取食；CP：本地昆虫虾钳菜披龟甲单独取食；AH + CP：两种昆虫同时取食。下同。
AP: Monoculture of invasive *Alternanthera philoxeroides*; AS: Monoculture of native *Alternanthera sessilis*; AP + AS: Mixture of *Alternanthera philoxeroides* and *Alternanthera sessilis*. Control: No insect herbivory; AH: Biocontrol agent *Agasicles hygrophila* herbivory; CP: Native insect *C. piperata* herbivory; AH + CP: Both herbivory. Same below.

图 1 不同处理下细菌优势门的相对丰度
Fig. 1 Relative abundance of phyla under different treatments

表 1 植物竞争与昆虫取食对细菌 alpha 多样性指数的双因素方差分析
Table 1 Two-way analysis of variance (ANOVA) of plant competition and insect herbivory on alpha diversity indices of bacteria

多样性指数 Diversity index	植物 Plant			取食 Herbivore			植物 × 取食 Plant × Herbivore		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
物种多样性指数 Observed sub-OTUs	2	0.198	0.822	3	0.488	0.694	6	0.068	0.999
香农指数 Shannon	2	0.297	0.746	3	0.410	0.747	6	0.774	0.598
均匀度指数 Evenness	2	0.754	0.481	3	1.037	0.394	6	1.330	0.283
系统发育多样性指数 Phylogenetic diversity	2	0.447	0.645	3	0.482	0.698	6	0.107	0.995

注：表中数据为均值 ± 标准误，下同。
Note: All data in table are mean ± SD, same below.

2.2 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌群落结构的影响

利用基于丰度的 Bray-Curtis 距离进行 PER-MANOVA 分析，结果显示植物组合对细菌群落结

构有显著性影响，对群落变异的解释率为 6.9%；植物组合与昆虫取食的交互作用对细菌群落结构有显著性影响，其解释率为 19.2%(表 2，图 3: A)。同样，利用基于物种存在与否的 Jaccard 距离进

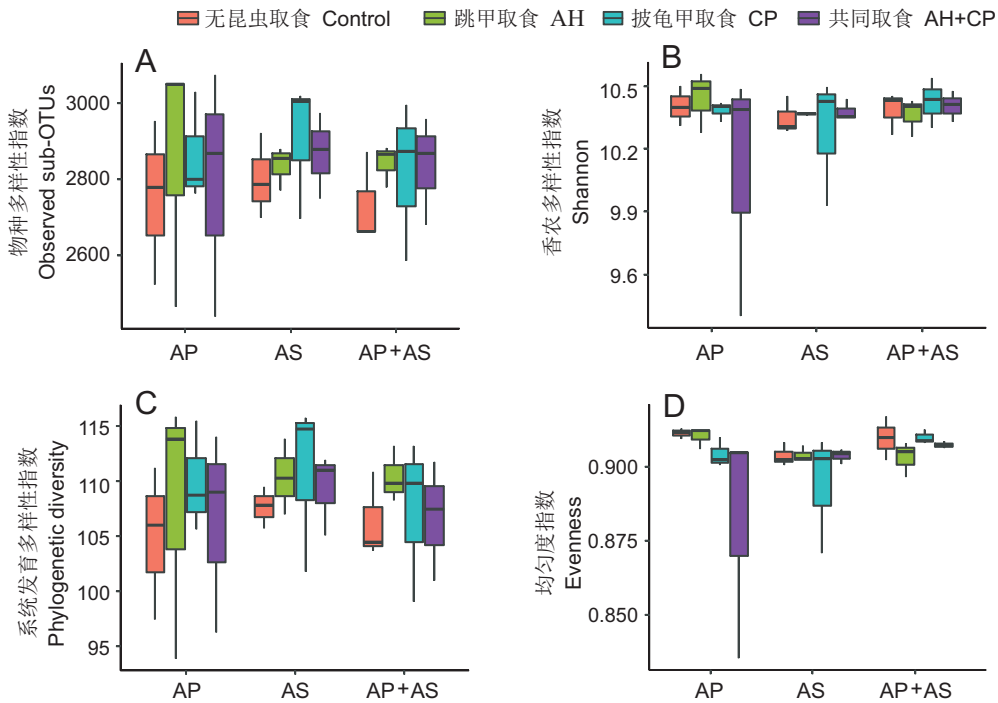
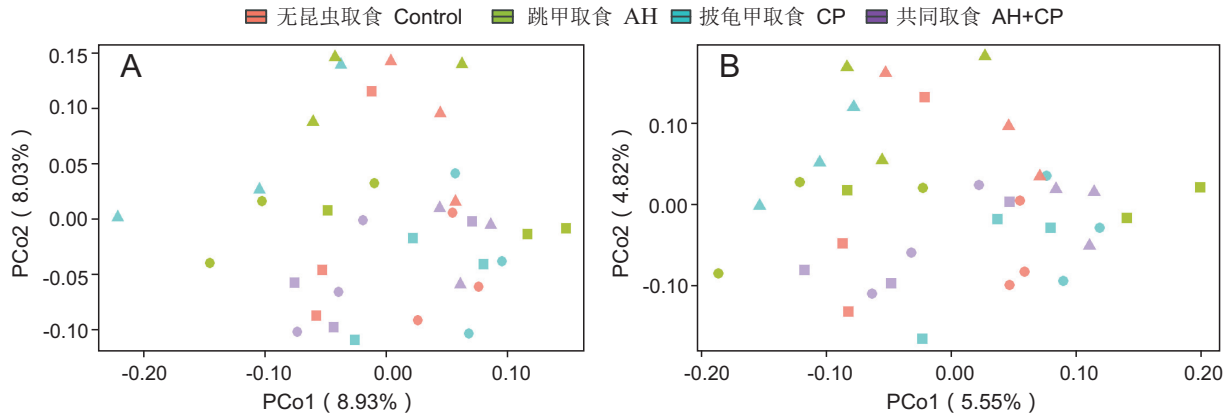


图 2 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌 alpha 多样性的影响
Fig. 2 Effects of plant competition and insect herbivory on alpha diversity of soil bacteria

表 2 PERMANOVA 检测植物竞争与昆虫取食对土壤细菌群落差异的影响
Table 2 Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) of influence of plant competition and insect herbivory on soil bacterial community differences

距离 Distance	植物 Plant			取食 Herbivore			植物 × 取食 Plant × Herbivore		
	df	R ²	P	df	R ²	P	df	R ²	P
布雷柯蒂斯相异距离 Bray-Curtis distance	2	0.069	0.024	3	0.085	0.286	6	0.192	0.003
杰卡德距离 Jaccard distance	2	0.066	0.016	3	0.085	0.322	6	0.186	0.014

注：粗体表示在 $P < 0.05$ 水平具有显著效应，下同。
Note: Bold value indicates significant effect at $P < 0.05$ level, same below.



A: 基于 Bray-Curtis; B: 基于 Jaccard 距离。
A: Based on Bray-Curtis; B: Based on Jaccard distance.

图 3 PCoA 分析植物竞争与昆虫取食之间土壤细菌群落差异性
Fig. 3 Principal coordinate analysis (PCoA) of differences in soil bacterial community between plant competition and insect herbivory

行 PERMANOVA 分析, 结果显示植物组合对细菌群落结构有显著性影响, 变异的解释率为 6.6%; 植物组合与昆虫取食的交互作用对细菌群落结构有显著性影响, 解释率为 18.6%(表 2, 图 3: B)。然而, 无论是基于 Bray-Curtis 距离还是 Jaccard 距离, 昆虫取食对细菌群落结构均没有显著影响。

2.3 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌优势门类的影响

本研究发现, 植物组合对放线菌门和绿弯菌门有显著影响(表 3)。在 3 种植物组合中, 莲子草单种时放线菌门((4.22 ± 0.64)%) 和绿弯菌门((10.84 ± 1.75)%)的相对丰度最高。植物组合与昆虫取食的交互作用对酸杆菌门、拟杆菌门、脱硫菌门、芽单胞杆菌门的相对丰度有显著影响(表 3, 图 4)。对于酸杆菌门而言, 在无昆虫取食或虾钳菜披龟甲取食时, 空心莲子草单种

时酸杆菌门的相对丰度((22.57 ± 1.94)%)及(22.51 ± 1.06)%)最高。在虾钳菜批龟甲和莲草直胸跳甲共同取食时, 莲子草和空心莲子草混种时酸杆菌门的相对丰度最高((21.31 ± 0.88)%)。对于拟杆菌门而言, 在虾钳菜披龟甲取食时, 莲子草单种时拟杆菌门的相对丰度((11.22± 8.02)%)最高。在虾钳菜批龟甲和莲草直胸跳甲共同取食时, 莲子草和空心莲子草混种时酸杆菌门的相对丰度((10.13 ± 6.96)%)最高。对于脱硫菌门而言, 在莲草直胸跳甲取食或者虾钳菜披龟甲取食时, 莲子草和空心莲子草混种时脱硫菌门的相对丰度((2.31 ± 0.24)%)及(2.57 ± 0.22)%)最高。对于芽单胞杆菌门而言, 在无昆虫取食或虾钳菜披龟甲取食时, 空心莲子草单种时芽单胞杆菌门的相对丰度((7.58 ± 0.55)%)及(7.17 ± 0.35)%)最高。我们在细菌科水平进行双因素分析, 结果发现植物组合对

表 3 植物竞争与昆虫取食对细菌菌门的双因素方差分析
Table 3 Two-way ANOVA of plant competition and insect herbivory on bacterial phyla

细菌门 Bacterial phylum	植物 Plant			取食 Herbivore			植物 × 取食 Plant × Herbivore		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
酸杆菌门 Acidobacteriota	2	2.333	0.119	3	0.225	0.878	6	2.915	0.028
放线菌门 Actinobacteriota	2	7.365	0.003	3	1.535	0.231	6	1.932	0.116
Alpha-变形菌门 Alphaproteobacteria	2	0.777	0.471	3	0.911	0.450	6	1.996	0.106
Armatimonadota	2	0.287	0.753	3	0.672	0.578	6	1.707	0.163
拟杆菌门 Bacteroidota	2	1.344	0.280	3	0.407	0.749	6	4.040	0.006
绿弯菌门 Chloroflexi	2	6.207	0.007	3	2.468	0.087	6	1.313	0.289
脱硫菌门 Desulfobacterota	2	2.694	0.088	3	0.947	0.434	6	2.575	0.045
γ 变形菌门 Gammaproteobacteria	2	1.200	0.319	3	0.115	0.950	6	1.117	0.382
芽单胞菌门 Gemmatimonadota	2	0.458	0.638	3	1.904	0.156	6	3.758	0.009
Latescibacterota	2	1.008	0.380	3	0.690	0.567	6	1.014	0.440
Methylobiribabiolota	2	0.845	0.442	3	0.744	0.536	6	1.522	0.214
Myxococcota	2	0.717	0.498	3	0.072	0.975	6	1.917	0.119
NB1.j	2	0.814	0.455	3	1.686	0.197	6	0.359	0.898
硝化菌门 Nitrospirota	2	2.983	0.070	3	0.353	0.787	6	1.124	0.636
Planctomycetota	2	1.531	0.237	3	0.134	0.939	6	1.554	0.204
疣微菌门 Verrucomicrobiota	2	0.211	0.811	3	0.050	0.985	6	0.722	0.636

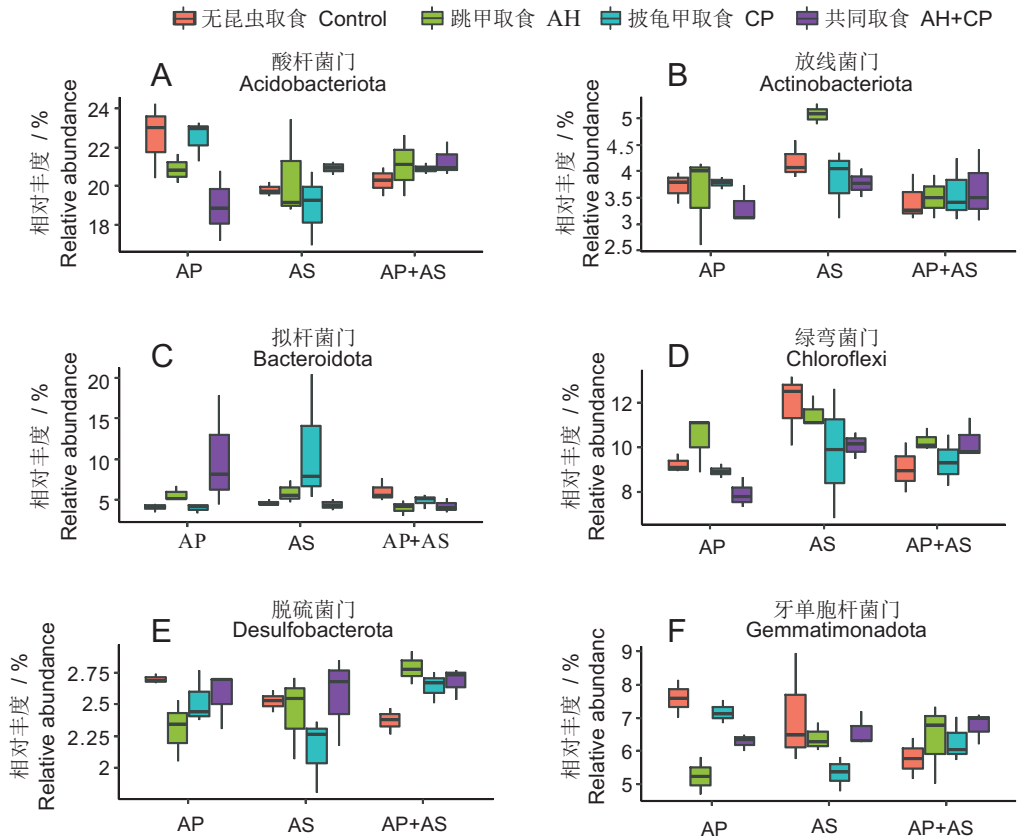


图 4 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌优势门类的影响
Fig. 4 Effects of plant competition and insect herbivory on dominant phyla of soil bacteria

Haliangiaceae 和 SC-I-84 有显著性影响，植物组合与昆虫取食的交互作用对黄杆菌科、芽单胞菌科和 Subgroup_7 的相对丰度有显著影响(表 4)。在这 3 个植物组合中，莲子草单种与空心莲子草单种二者之间的 Haliangiaceae 和 SC-I-84 的相对丰度有显著差异，且空心莲子草单种时 Haliangiaceae 和 SC-I-84 的相对丰度最高 ($(1.46 \pm 0.17)\%$ 及 $(3.3 \pm 0.51)\%$)。在空心莲子草单种时，莲草直胸跳甲和虾钳菜披龟甲共同取食时黄杆菌科的相对丰度最高 ($(1.05 \pm 0.59)\%$)，无昆虫取食时芽单胞菌科的相对丰度最高 ($(6.6 \pm 0.38)\%$)，虾钳菜披龟甲取食时 SC-I-84 的相对丰度最高 ($(3.27 \pm 0.36)\%$)。在莲子草单种时，无昆虫取食芽单胞菌科的相对丰度最高 ($(5.96 \pm 1.27)\%$)。在莲子草单独种植时，虾钳菜披龟甲和莲草直胸跳甲共同取食时 SC-I-84 的相对丰度最高 ($(3.17 \pm 0.6)\%$)。在空心莲子草和莲子草混合种植时，虾钳菜披龟甲和莲草直胸跳甲共同取食时芽单胞菌科的相对丰

度最高 ($(5.94 \pm 0.42)\%$)。

2.4 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌功能菌群的影响

本研究通过 Faprotax 数据库对土壤细菌群落进行功能预测，发现 48 个与碳氮硫等循环相关的潜在功能类群，其中 11 个功能类群相对丰度 $> 1\%$ [28]。然而，仅化能异养型菌 (Chemoheterotrophy) 受到了植物组合 ($F = 3.29, P = 0.055$) 以及其与昆虫取食交互作用 ($F = 2.333, P = 0.065$) 的细微影响，其他的功能类群不受植物组合、昆虫取食以及二者交互作用的影响(表 4，图 5)。在这 3 种植物组合中，莲子草单种及两种植物混种时对化能异养型细菌有显著性差异，且莲子草单种时化能异养型菌的相对丰度最高为 $(0.31 \pm 0.03)\%$ 。在虾钳菜披龟甲单独取食时，莲子草单种时化能异养型菌的相对丰度最高为 $(0.34 \pm 0.04)\%$ 。在虾钳菜披龟甲和莲草直胸跳甲共同取食时，空心莲子草单种时化能异养型菌的相对丰度最高为 $(0.33 \pm 0.08)\%$ 。

表 4 植物竞争与昆虫取食对细菌科的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA of plant competition and insect herbivory on bacterial families

细菌科 Bacterial family	植物 Plant			取食 Herbivore			植物 × 取食 Plant × Herbivore		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
厌氧绳菌科 Anaerolineaceae	2	3.384	0.051	3	1.640	0.207	6	1.236	0.323
Bacteriap25	2	0.724	0.495	3	0.691	0.567	6	0.806	0.575
Chitinophagaceae	2	3.134	0.062	3	0.925	0.444	6	1.665	0.173
丛毛单胞菌科 Comamonadaceae	2	0.255	0.777	3	0.098	0.960	6	0.360	0.897
11-24	2	0.456	0.639	3	0.862	0.474	6	1.908	0.121
黄杆菌科 Flavobacteriaceae	2	0.752	0.482	3	0.151	0.928	6	5.200	0.002
芽单胞菌科 Gemmatimonadaceae	2	0.620	0.546	3	1.842	0.167	6	4.671	0.003
Haliangiaceae	2	3.995	0.032	3	0.380	0.769	6	2.164	0.083
Latescibacterota	2	0.942	0.404	3	0.718	0.551	6	1.069	0.408
NB1-j	2	0.814	0.455	3	1.686	0.197	6	0.359	0.898
亚硝化单胞菌科 Nitrosomonadaceae	2	1.750	0.195	3	1.745	0.185	6	0.673	0.672
硝化螺旋菌科 Nitrospiraceae	2	2.875	0.076	3	0.373	0.774	6	1.091	0.396
Pyrinomonadaceae	2	0.202	0.819	3	0.707	0.557	6	1.406	0.253
Rokubacteriales	2	0.744	0.486	3	0.646	0.593	6	1.697	0.165
SC-I-84	2	10.144	0.001	3	0.921	0.446	6	0.889	0.519
鞘脂单胞菌科 Sphingomonadaceae	2	0.544	0.587	3	0.513	0.677	6	1.014	0.440
Subgroup_22	2	1.021	0.375	3	0.462	0.711	6	0.485	0.813
Subgroup_7	2	0.814	0.455	3	0.765	0.525	6	2.655	0.041
TK10	2	1.452	0.254	3	0.653	0.589	6	0.876	0.527
Vicinamibacteraceae	2	1.194	0.32	3	0.228	0.876	6	1.813	0.139
Xanthobacteraceae	2	0.302	0.742	3	0.919	0.447	6	2.027	0.101
黄单胞菌属 Xanthomonadaceae	2	0.822	0.452	3	0.772	0.521	6	1.896	0.123

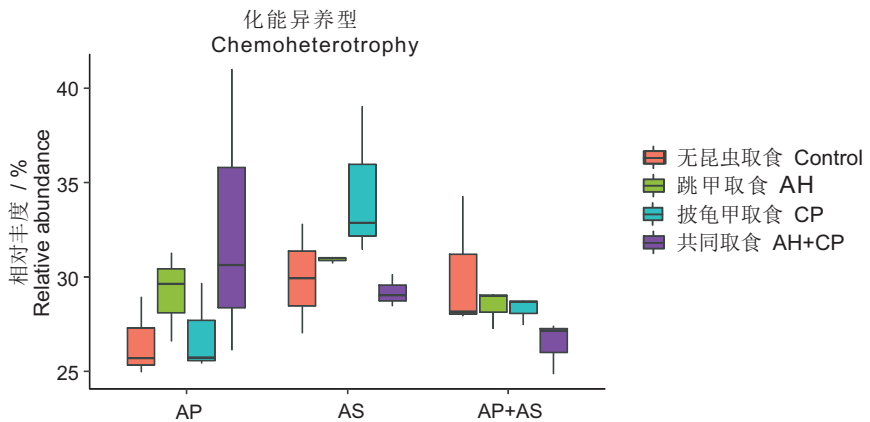


图 5 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌功能菌群的影响

Fig. 5 Effects of plant competition and insect herbivory on soil bacterial functional phyla

表 5 植物竞争与昆虫取食对细菌功能菌群双因素方差分析
Table 5 Two-way ANOVA on effect of plant competition and insect herbivory on bacterial functional phyla

功能菌群 Functional bacteria	植物 Plant			取食 Herbivore			植物 × 取食 Plant × Herbivore		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
化能异养型菌 Chemoheterotrophy	2	3.293	0.055	3	0.189	0.903	6	2.333	0.065
厌氧化能异养型 Aerobic chemoheterotrophy	2	1.858	0.178	3	0.266	0.849	6	1.762	0.150
硝酸盐还原型 Nitrate_reduction	2	1.728	0.199	3	0.460	0.713	6	0.345	0.906
几丁质分解型 Chitinolysis	2	0.788	0.466	3	2.004	0.140	6	1.562	0.201
光合营养型 Phototrophy	2	0.947	0.402	3	0.475	0.703	6	0.904	0.508
尿素分解型 Ureolysis	2	0.132	0.877	3	0.367	0.777	6	0.407	0.867
光合自养型 Photoautotrophy	2	0.839	0.444	3	0.534	0.663	6	1.072	0.407
蓝细菌 Cyanobacteria	2	0.834	0.447	3	0.503	0.684	6	1.034	0.428
耗氧性-光自养型 Oxygenic-photoautotrophy	2	0.834	0.447	3	0.503	0.684	6	1.034	0.428
硝酸呼吸型 Nitrate respiration	2	1.092	0.352	3	0.565	0.643	6	1.574	0.198
氮呼吸 Nitrogen respiration	2	1.092	0.352	3	0.565	0.643	6	1.574	0.198

3 讨论

3.1 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌 alpha 多样性的影响

近年来，外来植物入侵对土壤细菌 alpha 多样性的影响受到关注^[33]。研究表明，外来植物入侵会增加土壤细菌的数量^[34]。Zheng 等^[35]在对外来植物互花米草 (*Spartina alterniflora* Loisel) 的研究发现土壤细菌 Chao1 指数和 Shannon 指数随着外来植物入侵程度而增加。但是，也有研究发现外来入侵植物对土壤细菌 alpha 多样性无显著影响^[36]。王文晓等^[37]在对宁夏草原针茅属 (*Stipa*) 植物根际土壤微生物进行研究发现，其根际土壤细菌的 alpha 多样性没有显著差异。Zhang 等^[8]对外来入侵植物小蓬草 (*Erigeron canadensis* L.) 的研究中发现土壤细菌 Richness 指数对不同入侵阶段的响应不显著，这与本研究结果一致。在空心莲子草单一群落、莲子草单一群落以及空心莲子草和空心莲子草混种组合中，土壤细菌群落的 Observed sub-

OTUs、Shannon、Phylogenetic diversity 及 Evenness 指数均无显著差异，表明空心莲子草的入侵并不影响土壤细菌 alpha 多样性，并且空心莲子草与同属莲子草竞争对土壤细菌群落的 alpha 多样性不产生调节作用。

此外，研究表明昆虫取食能够调节植物对土壤细菌 alpha 多样性的影响^[38]。例如，Zhou 等^[39]发现与没有昆虫取食相比，外来入侵植物互花米草在受到昆虫取食后会显著增加土壤细菌 PLFA 含量。然而，本研究结果表明昆虫取食对土壤细菌群落 alpha 多样性无显著影响，这可能与昆虫取食的强度有关。以往研究发现褐飞虱在低取食强度时取食水稻植株会诱导土壤微生物的生物量增加，但在高取食强度时取食水稻 (*Oryza sativa* L.) 植株土壤微生物的生物量反而会降低^[10]。本研究每个样方投放的是两对配对的昆虫，可能取食强度过低，在实验周期内昆虫取食危害程度约为 5% ~ 10%，不足以改变土壤微生物群落，在今后的实验中应该考虑昆虫取食的不同强度。因此，外来植物空心莲子草入侵并不影响土壤细菌的 alpha 多样性，并且植物竞争、昆虫取食等生物因素也没有对土壤细菌群

落 alpha 多样性产生调节作用。

3.2 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌群落结构的影响

与土壤细菌 alpha 多样性不同, 本研究发现植物组合及其与昆虫取食的交互作用显著改变了土壤细菌群落结构。在 PCoA 分析中, 不同的植物组合之间能够明显分开, 表明土壤细菌群落与植物组合之间存在较强的相关性。莲子草单一群落与空心莲子草单一群落以及二者的混种群落组合之间的土壤细菌群落组成结构不同, 而空心莲子草单一群落与莲子草和空心莲子草混种群落组合的土壤细菌群落组成结构相似, 说明空心莲子草入侵能够改变土壤细菌群落结构。这与以往的研究结果一致, 土壤细菌群落结构与植物组成密切相关^[40]。如 Rodrigues 等^[41]发现土壤微生物群落组成结构会随入侵水平的增加而发生变化。总的来说, 外来植物空心莲子草入侵对土壤细菌 alpha 多样性没影响, 但会影响土壤细菌群落结构。

对于昆虫取食而言, 本研究发现昆虫取食并没有对土壤细菌群落的组成及结构产生显著的影响, PCoA 图中不同的昆虫取食之间不能明显分开。然而, Yang 等^[42]的研究发现, 与对照组相比, 根蝇取食辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 根部会导致其土壤细菌群落组成及结构发生改变。与以往研究结果不同的原因可能是由于取土时间的差异产生。Kong 等^[14]研究发现不同取土时间会影响土壤中特定的细菌种群, 从而导致土壤细菌群落结构及组成发生改变。在整个实验周期中, 我们仅在实验结束后取土, 而土壤微生物群落变化可能是一个动态的过程, 在后续的实验中可能应该考虑取土的时间。

此外, 研究发现植物组合与昆虫取食的交互作用对土壤细菌群落结构有显著影响。对于空心莲子草单一群落而言, 当虾钳菜披龟甲与莲草直胸跳甲分别取食时, 空心莲子草土壤细菌群落组成结构不相似。对于莲子草单一群落而言, 当有昆虫取食与无昆虫取食时, 莲子草土壤细菌群落组成结构不相似; 而在莲草直胸跳甲取食以及虾钳菜披龟甲与莲草直胸跳甲共同取食时, 莲子草土壤细菌群落组成结构也不相似。表明外来植物空心莲子草入侵会影响土壤细菌群落组成结构, 而部分昆虫取食特定的植物会导致土壤细菌群落结构发生变化。

3.3 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌优势门类的影响

土壤细菌优势门类的相对丰度分析结果表明, 植物组合对放线菌门和绿弯菌门有显著影响, 植物组合与昆虫取食的交互作用对酸杆菌门、拟杆菌门、脱硫菌门、芽单胞杆菌门有显著影响, 而昆虫取食对土壤细菌优势门类无显著影响。我们对细菌科水平进行双因素分析, 结果发现植物组合对 Haliangiaceae 和 SC-I-84 有显著影响, 植物组合与昆虫取食的交互作用对黄杆菌科、芽单胞菌科和 Subgroup_7 有显著影响。在这 3 种植物组合中, 莲子草单一群落中放线菌门相对丰度最高, 这与以往的研究结果一致。Kong 等^[43]的研究发现随着外来植物入侵程度增加, 放线菌的相对丰度会下降。放线菌是重要的土壤腐生菌, 能够在分解过程中分解凋落物, 从而影响再矿化和氮循环^[44]。Hug 等^[45]的研究表明绿弯菌门可以促进植物生长, 在入侵程度较高的种群中绿弯菌门的相对丰度较高, 这与本研究结果不一致。在 3 种植物组合中, 莲子草单一群落 (本地植物单一群落) 中绿弯菌门相对丰度反而最高, 这可能是因为莲子草单一群落中植物的长势优于其他两个组合。研究发现, 酸杆菌门、拟杆菌门和芽单胞杆菌门的相对丰度与铵态氮有关^[46], 表明植物组合和昆虫取食的交互作用可能会影响土壤中氮的含量。酸杆菌门和脱硫菌门与土壤 pH 值^[35]及硫的含量相关^[47], 表明植物组合和昆虫取食的交互作用可能会影响土壤的理化性质及硫的含量。此外, 昆虫取食对土壤细菌优势门类无显著影响, 这可能与昆虫的取食强度有关。研究表明本地植物和入侵植物对压力的承受有所不同^[48], 这可能导致在未达到一定昆虫取食强度时土壤细菌的变化不明显。

3.4 植物竞争与昆虫取食对土壤细菌潜在功能的影响

基于 Faprotax 数据库预测土壤细菌的潜在功能, 我们发现植物组合以及其与昆虫取食交互作用对化能异养型细菌有细微的影响^[28]。在这 3 种植物组合中, 莲子草单一群落中化能异养型细菌的相对丰度最高, 这可能表明莲子草单一群落中土壤的养分较高。研究表明, 化能异养型细菌与土壤养分相关, 当土壤养分增加时, 化能异养型细菌的相对丰度也会增加^[49,50]。我们发现昆虫取食对化能异

养型细菌无显著影响,但是植物组合与昆虫取食
的交互作用对化能异养型细菌有细微的影响。Dren-
ovsky 等^[51]研究发现,植物入侵会降低入侵区的
土壤养分。在虾钳菜披龟甲单独取食时,空心莲子
草单种与莲子草单种化能异养型细菌的相对丰度有
显著差异,且莲子草单种时化能异养型细菌的相对
丰度最高,为 $(0.34 \pm 0.04)\%$,表明植物入侵可
能会降低土壤养分。在虾钳菜披龟甲和莲草直胸跳
甲共同取食时,空心莲子草单种与空心莲子草和莲
子草混种时化能异养型细菌的相对丰度有显著差
异,且空心莲子草单种时化能异养型细菌的相对丰
度高,为 $(0.33 \pm 0.08)\%$,表明植物入侵可能反
而增加了土壤养分。说明外来植物空心莲子草入侵
会降低化能异养型细菌的相对丰度,且部分昆虫取
食特定的植物会导致化能异养型细菌的相对丰度发
生变化。

4 结论

在入侵的过程中,外来植物会面对一系列的生物胁迫,这些生物胁迫如何调节外来入侵植物对土壤微生物多样性的影响还知之甚少^[38]。研究发现植物组合和昆虫取食及其交互作用对土壤细菌群落的 alpha 多样性无显著影响,但植物组合及其与昆虫取食的交互作用对土壤细菌群落结构有显著影响。在细菌优势门类中,植物组合对放线菌门和绿弯菌门的相对丰度有显著影响,植物组合与昆虫取食的交互作用对酸杆菌门、拟杆菌门、脱硫菌门、牙单胞杆菌门的相对丰度有显著影响。在细菌潜在功能类群中,仅化能异养型细菌的相对丰度受到植物竞争及其与昆虫取食交互作用的细微影响。以上研究结果表明,外来植物入侵影响土壤微生物群落和功能,同时植物竞争和昆虫取食可以调节外来入侵植物对土壤细菌群落结构的影响。因此,准确评估外来入侵植物的影响需要结合其所受到的生物胁迫进行分析。

参考文献:

- [1] Livingstone SW, Isaac ME, Cadotte MW. Invasive dominance and resident diversity: unpacking the impact of plant invasion on biodiversity and ecosystem function[J]. *Ecol Monogr*, 2020, 90(4): e01425.
- [2] Schirmel J, Bundschuh M, Entling MH, Kowarik I, Buchholz S. Impacts of invasive plants on resident animals

across ecosystems, taxa, and feeding types: a global assessment[J]. *Global Change Biol*, 2016, 22(2): 594–603.

- [3] Ricciardi A, Blackburn TM, Carlton JT, Dick JTA, Hulme PE, *et al.* Invasion science: a horizon scan of emerging challenges and opportunities[J]. *Trends Ecol Evol*, 2017, 32(6): 464–474.
- [4] Si C, Liu X, Wang C, Wang L, Dai Z, *et al.* Different degrees of plant invasion significantly affect the richness of the soil fungal community[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e85490.
- [5] Mamet SD, Lamb EG, Piper CL, Winsley T, Siciliano SD. Archaea and bacteria mediate the effects of native species root loss on fungi during plant invasion[J]. *ISME J*, 2017, 11(5): 1261–1275.
- [6] Cantarel AA, Pommier T, Desclos-Theveniau M, Diquélou S, Dumont M, *et al.* Using plant traits to explain plant-microbe relationships involved in nitrogen acquisition[J]. *Ecology*, 2015, 96(3): 788–799.
- [7] Eisenhauer N, Scheu S, Jousset A. Bacterial diversity stabilizes community productivity[J]. *PLoS One*, 2012, 7(3): e34517.
- [8] Zhang HY, Goncalves P, Copeland E, Qi SS, Dai ZC, *et al.* Invasion by the weed *Conyza canadensis* alters soil nutrient supply and shifts microbiota structure[J]. *Soil Biol Biochem*, 2020, 143: 107739.
- [9] Luo W, Xie Y, Chen X, Li F, Qin X. Competition and facilitation in three marsh plants in response to a water-level gradient[J]. *Wetlands*, 2010, 30(3): 525–530.
- [10] Huang J, Liu M, Chen X, Chen J, Chen F, *et al.* Intermediate herbivory intensity of an aboveground pest promotes soil labile resources and microbial biomass via modifying rice growth[J]. *Plant Soil*, 2013, 367(1): 437–447.
- [11] Bardgett RD, Wardle DA. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities[J]. *Ecology*, 2003, 84(9): 2258–2268.
- [12] Schädler M, Alpehi J, Scheu S, Brandl R, Auge H. Resource dynamics in an early-successional plant community are influenced by insect exclusion[J]. *Soil Biol Biochem*, 2004, 36(11): 1817–1826.
- [13] Orrock JL, Dutra HP, Marquis RJ, Barber N. Apparent competition and native consumers exacerbate the strong competitive effect of an exotic plant species[J]. *Ecology*, 2015, 96(4): 1052–1061.
- [14] Kong HG, Kim BK, Song GC, Lee S, Ryu CM. Aboveground whitefly infestation-mediated reshaping of the root microbiota[J]. *Front Microbiol*, 2016, 7: 1314.
- [15] Demathis F, Zimmerling U, Flocco C, Kurtz B, Vidal S, *et al.* Multitrophic interaction in the rhizosphere of maize: root feeding of western corn rootworm larvae alters the mi-

- crobial community composition [J]. *PLoS One*, 2012, 7 (5): e37288.
- [16] Wang Y, Ismail M, Huang W, Wang Y, Ding J. Population dynamics and overwintering of a biological control beetle, *Agasicles hygrophila*, on a nontarget plant *Alternanthera sessilis*, along a latitudinal gradient [J]. *J Pest Sci*, 2018, 92(2): 835–845.
- [17] Lu X, Siemann E, Shao X, Wei H, Ding J. Climate warming affects biological invasions by shifting interactions of plants and herbivores [J]. *Global Change Biol*, 2013, 19 (8): 2339–2347.
- [18] Coulson SJ, Bale JS. Supercooling and survival of the beech leaf mining weevil *Rhynchaeus fagi* L. (Coleoptera: Curculionidae) [J]. *J Insect Physiol*, 1996, 42(7): 617–623.
- [19] Lu X, Siemann E, He M, Wei H, Shao X, *et al.* Climate warming increases biological control agent impact on a non-target species [J]. *Ecol Lett*, 2015, 18(1): 48–56.
- [20] Ma R, Wang R, Ding J. Classical biological control of exotic weeds [J]. *Acta Pharmacol Sin*, 2003, 23(12): 2677–2688.
- [21] Bezemer TM, Harvey JA, Cronin JT. Response of native insect communities to invasive plants [J]. *Annual Rev Entomol*, 2014, 59: 119–141.
- [22] Chen Y, Zhou Y, Yin TF, Liu CX, Luo FL. The invasive wetland plant *Alternanthera philoxeroides* shows a higher tolerance to waterlogging than its native congener *Alternanthera sessilis* [J]. *PLoS One*, 2013, 8(11): e81456.
- [23] Dai H, Lu X, Zhang J, Ding J. Responses of a native beetle to novel exotic plant species with varying invasion history [J]. *Ecol Entomol*, 2014, 39(1): 118–124.
- [24] He M, Zhang J, Siemann E, Yi J, Qin W, *et al.* Herbivory of a biocontrol agent on a native plant causes an indirect trait-mediated non-target effect on a native insect [J]. *J Ecol*, 2021, 109(7): 2692–2704.
- [25] Qin Z, Xie JF, Quan GM, Zhang JE, Mao DJ, *et al.* Impacts of the invasive annual herb *Ambrosia artemisiifolia* L. on soil microbial carbon source utilization and enzymatic activities [J]. *Eur J Soil Biol*, 2014, 60: 58–66.
- [26] Magoc T, Salzberg SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies [J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957–2963.
- [27] Bolyen E, Rideout JR, Dillon MR, Bokulich NA, Abnet CC, *et al.* Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2 [J]. *Nat Biotechnol*, 2019, 37(8): 852–857.
- [28] Louca S, Parfrey LW, Doebeli M. Decoupling function and taxonomy in the global ocean microbiome [J]. *Science*, 2016, 353(6305): 1272–1277.
- [29] Team RC. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [CP/OL]. 2018. <https://www.R-project.org>.
- [30] Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara RG, *et al.* Vegan: community ecology package. R package version 2.2–1 [CP/OL]. 2013. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [31] Hothorn T, Bretz F, Westfall P. Package multcomp: simultaneous inference in general parametric models [CP/OL]. 2015. <http://multcomp.R-forge.R-project.org>.
- [32] Wickham H, Chang W, Wickham MH. Package 'ggplot2'. Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. Version 3.3 – 3 [CP/OL]. 2016. <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- [33] Stefanowicz AM, Stanek M, Majewska ML, Nobis M, Zubek S. Invasive plant species identity affects soil microbial communities in a mesocosm experiment [J]. *Appl Soil Ecol*, 2019, 136: 168–177.
- [34] Batten KM, Scow KM, Davies KF, Harrison SP. Two invasive plants alter soil microbial community composition in serpentine grasslands [J]. *Biol Invasions*, 2006, 8(2): 217–230.
- [35] Zheng J, Li J, Lan Y, Liu S, Zhou L, *et al.* Effects of *Spartina alterniflora* invasion on *Kandelia candel* rhizospheric bacterial community as determined by high-throughput sequencing analysis [J]. *J Soil Sediment*, 2018, 19(1): 332–344.
- [36] Cao M, Cui L, Sun H, Zhang X, Zheng X, *et al.* Effects of *Spartina alterniflora* invasion on soil microbial community structure and ecological functions [J]. *Microorganisms*, 2021, 9(1): 138.
- [37] 王文晓. 宁夏草原针茅属植物根际土壤微生物多样性对生态因子响应研究 [D]. 银川: 宁夏大学, 2020.
- [38] Pineda A, Zheng SJ, van Loon JJ, Pieterse CM, Dicke M. Helping plants to deal with insects: The role of beneficial soil-borne microbes [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15 (9): 507–514.
- [39] Zhou J, Ju R, Li B, Wu J. Responses of soil biota and nitrogen availability to an invasive plant under aboveground herbivory [J]. *Plant Soil*, 2017, 415(1): 479–491.
- [40] Wolfe BE, Klironomos JN. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion [J]. *Bioscience*, 2005, 55(6): 477–487.
- [41] Rodrigues RR, Pineda RP, Barney JN, Nilsen ET, Barrett JE, *et al.* Plant invasions associated with change in root-zone microbial community structure and diversity [J]. *PLoS One*, 2015, 10(10): e0141424.
- [42] Yang JW, Yi HS, Kim H, Lee B, Lee S, *et al.* Whitefly infestation of pepper plants elicits defence responses against bacterial pathogens in leaves and roots and changes the below-ground microflora [J]. *J Ecol*, 2011, 99

- (1): 46–56.
- [43] Kong Y, Kong J, Wang D, Huang H, Geng K, *et al.* Effect of *Ageratina adenophora* invasion on the composition and diversity of soil microbiome[J]. *J Gen Appl Microbiol*, 2017, 63(2): 114–121.
- [44] Jiang X, Cao L, Zhang R, Yan L, Mao Y, *et al.* Effects of nitrogen addition and litter properties on litter decomposition and enzyme activities of individual fungi[J]. *Appl Soil Ecol*, 2014, 80: 108–115.
- [45] Hug LA, Castelle CJ, Wrighton KC, Thomas BC, Sharon I, *et al.* Community genomic analyses constrain the distribution of metabolic traits across the Chloroflexi phylum and indicate roles in sediment carbon cycling[J]. *Microbiome*, 2013, 1(1): 1–17.
- [46] Song S, Zhang C, Gao Y, Zhu X, Wang R, *et al.* Responses of wetland soil bacterial community and edaphic factors to two-year experimental warming and *Spartina alterniflora* invasion in Chongming Island[J]. *J Clean Prod*, 2020, 250: 119502.
- [47] Waite D, Chuvochina M, Pelikan C, Parks DH, Yilmaz P, *et al.* Proposal to reclassify the Proteobacterial classes Deltaproteobacteria and Oligoflexia, and the phylum Thermodesulfobacteria into four phyla reflecting major functional capabilities[J]. *Int J Syst Evol Micro*, 2020, 70(11): 5972–6016.
- [48] Lu X, He M, Ding J, Siemann E. Latitudinal variation in soil biota: testing the biotic interaction hypothesis with an invasive plant and a native congener[J]. *ISME J*, 2018, 12(12): 2811–2822.
- [49] Sun S, Li S, Avera BN, Strahm BD, Badgley BD. Soil bacterial and fungal communities show distinct recovery patterns during forest ecosystem restoration[J]. *Appl Environ Microb*, 2017, 83(14): e00966–17.
- [50] Santonja M, Rancon A, Fromin N, Baldy V, Hättenschwiler S, *et al.* Plant litter diversity increases microbial abundance, fungal diversity, and carbon and nitrogen cycling in a mediterranean shrubland[J]. *Soil Biol Biochem*, 2017, 111: 124–134.
- [51] Drenovsky RE, Batten KM. Invasion by *Aegilops triuncialis* (Barb Goatgrass) slows carbon and nutrient cycling in a serpentine grassland[J]. *Biol Invasions*, 2007, 9(2): 107–116.

(责任编辑: 周 媛)