

土壤微生物对不同种源乌柏生长的影响

张 令, 王 泓, 陈楠楠, 邹建文
南京农业大学资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095

摘要:【背景】土壤微生物对植物成功入侵具有重要影响,研究中国本地土壤微生物对美国入侵种乌柏的净生长效应有利于进一步理解乌柏成功入侵的机理。【方法】以本地和入侵2个种源多个种群的乌柏为试验材料,通过对土壤进行灭菌处理,研究土壤微生物对不同种源乌柏幼苗生长的影响。【结果】土壤微生物对入侵种乌柏具有正效应,与本地种相比,入侵种乌柏幼苗总生物量、相对生长速度、根冠比以及总叶面积、叶面积比、比叶面积等生物学指标在新鲜土壤中均表现出明显优势。种源和土壤处理间存在交互效应的指标显示土壤微生物去除对入侵种乌柏的抑制作用更为明显。这一结果与土壤自然天敌逃逸假说相背,入侵种乌柏在一定程度上具有较本地种更强的土壤微生物利用能力,在非根际土壤微生物的作用下入侵种乌柏具有较强的生长能力和明显的竞争优势。【结论与意义】本研究证实土壤微生物可能对乌柏成功入侵具有不可忽略的作用。由于该试验在乌柏起源地进行,结合在乌柏入侵地进行的研究有助于进一步分析土壤微生物对入侵的贡献作用;研究土壤微生物与入侵植物的互作关系有助于对入侵物种进行准确预测和有效控制,减少生物入侵对生态系统功能的破坏。

关键词: 土壤微生物; 植物入侵; 种源; 乌柏; 灭菌; 种群

Effects of soil biotic communities on the seedling performance of native and invasive provenances of *Triadica sebifera*

Ling ZHANG, Hong WANG, Nan-nan CHEN, Jian-wen ZOU
College of Resources & Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing, Jiangsu 210095, China

Abstract: 【Background】Soil biota can have great impacts on the invasive success of exotic plants. An insight into the net effects of soil biota in its native range on seedling performance of native and invasive provenance of *Triadica sebifera* (Euphorbiales: Euphorbiaceae) would help to understand this plant species. 【Method】In a controlled greenhouse experiment in Nanjing Agricultural University, multiple populations of native and invasive *T. sebifera* provenances were grown in sterilized and non-sterilized soils to examine the effects of soil biota on their seedling performance. 【Result】The results indicated that soil biota exerted positive effects on invasive lines. Compared with the native provenances, morphological and physiological traits of the invasive populations (total biomass, relative height growth rate, root:shoot ratio, total leaf area, leaf area ratio and specific leaf area) expressed substantial advantage while they were grown in non-sterilized soils. The significant interactions between provenance and soil treatment on functional traits revealed much more distinct inhibition effects of soil biota sterilization on invasive relative to native *T. sebifera* provenances. 【Conclusion and significance】Overall, the results of this study demonstrated that the invasive *T. sebifera* did not suffer from belowground natural soil enemies in its native range, which is contrary to the enemy release hypotheses prediction. In order to draw a full picture of the role played by soil biota in the successful invasion of *T. sebifera*, further parallel studies are highly needed in the invasive range of *T. sebifera*. Understanding the interaction mechanisms between soil biota and invasive plants would enable us to efficiently predict and control invasive species, so as to avoid ecosystem functions destroyed by invasive plants.

Key words: soil microbial biota; plant invasion; ecotype; *Triadica sebifera*; sterilization; population

收稿日期:2011-12-09 接受日期:2012-01-31
基金项目:教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-08-0798)
作者简介:张令(1984-),男,博士研究生。研究方向:碳氮循环与外来植物入侵生态学。E-mail:shandongxiaolong@126.com
通讯作者(Author for correspondence):邹建文,E-mail:jwzou21@njau.edu.cn

外来生物入侵已成为严重危害生态系统功能和生物多样性的全球性问题之一。入侵植物对新生境的入侵能力受其本身的生物学特性、入侵地的可入侵性及外来种与本地种的相互作用共同影响。在对以上影响因素的研究中,国内外学者对外来物种的成功入侵机理提出了众多假说。其中,天敌逃逸假说(enemy release hypothesis)是有关外来入侵植物及其天敌相互作用的理论假说,阐述了专食性昆虫对外来植物成功入侵的影响(Keane & Crawley,2002)。该假说认为外来植物成功入侵是由于其逃避了本地专食性昆虫的危害,在新生长环境中能够在缺乏天敌控制的情况下迅速生长,进而建立种群并扩散蔓延(Keane & Crawley,2002)。

近年来,对外来植物入侵机理的研究逐步深入,天敌逃逸假说的验证也由单纯的地上天敌发展到土壤微生物等地下生物群落(Callaway *et al.*, 2011; Reinhart & Callaway,2006)。目前,地下生物群落对外来植物成功入侵的影响受到越来越多的生态学者的关注。该类研究多采用不同种源植物为试验材料,对比其在不同处理的土壤或者不同来源的土壤中的生长表现,研究土壤生物对植物入侵的影响。土壤微生物是否有利于外来种成功入侵目前尚无定论,研究土壤微生物在植物入侵中的作用有助于理解植物入侵的机理,为预测和控制入侵植物提供理论依据。

乌柏 *Triadica sebifera* L.,大戟科乌柏属落叶乔木,为中国特有的经济树种,已有 1400 多年的栽培历史。18 世纪末,乌柏作为农业经济作物首次引入

乔治亚州,并于 20 世纪初由美国政府引入德克萨斯州(Siemann & Rogers,2003)。目前,乌柏已经成为美国东南部的一种严重入侵种,许多本地生物群落被单一优势种乌柏替代。

本文以成功入侵北美东南沿海地区的中国本地种乌柏为研究对象,研究土壤微生物对乌柏幼苗生长的影响,以此探究入侵种和本地种乌柏对本地非根际土壤微生物的响应差异。

1 材料与方法

1.1 土壤采集

土壤采集于南京农业大学校园自然地,距离附近乌柏根际 20 m 以上。土壤采集时移除地表的枯枝落叶层,去除石块和其他杂物,阴凉处风干后过筛,混合均匀。将处理后的土壤样品等分成 2 份,1 份置于高压蒸汽灭菌锅中进行高温灭菌,121 ℃ 以上维持 40 min(灭菌土);1 份直接使用(非灭菌土)。分别取灭菌土和非灭菌土约 1000 mL 置于生长容器内(容器为规则圆柱形塑料制品,高 25 cm,直径 10 cm)。

1.2 乌柏种子采集及育苗

乌柏种子于 2009 年 12 月采集于中国本地和入侵地美国东南部(表 1),试验中各种源均采用 4 个种群,每个种群种子采集于 3 棵树以上。2010 年 4 月进行育苗,待种子生长至出现平展开真叶时选择株高相近的各种群幼苗移栽于生长容器内。移栽前记录乌柏幼苗的株高和叶片数目等生物学指标。

表 1 不同种群乌柏的地理分布信息

Table 1 Locations of native and invasive populations of <i>T. sebifera</i> used in the study			
	种群 Population	经度 Longitude	纬度 Latitude
中国 China	安徽巢湖 Anhui Chaohu	31°38 ~ 39°N	117°50 ~ 51°E
	安徽蚌埠 Anhui Bengbu	32°57 ~ 58°N	117°20 ~ 21°E
	江苏南京 Jiangsu Nanjing	32°02 ~ 03°N	118°50 ~ 51°E
	上海 Shanghai	31°31 ~ 32°N	121°52 ~ 53°E
美国 America	南卡罗莱纳州 Savannah Wildlife Refuge,	32°09 ~ 10°N	81°05 ~ 06°W
	Savannah Wildlife Refuge South Colorado		
	乔治亚州 Hutch Island, Hutch Island Georgia	32°05 ~ 06°N	81°05 ~ 06°W
	德克萨斯州 Brays, Texas	29°41 ~ 42°N	83°24 ~ 25°W
	佛罗里达 Jacksonville, Florida	30°35 ~ 36°N	81°47 ~ 48°W

1.3 试验方法

试验于温室内进行,设置新鲜土壤与灭菌土壤 2 个处理,每个处理 16 个重复。试验进行过程中每

月测量 1 次株高和叶片数,根据土壤水分状况统一浇水(灭菌去离子水),且每 2 周移动 1 次乌柏位置,以减少光照、温度等环境异质性的影响。土

壤—乌柏反馈试验大约持续 120 d,于 11 月中旬收获乌柏树苗,并分别测定地上、地下和叶片等各部分生物量。

通过乌柏株高计算相对株高生长速度(relative height growth rate,RHR)。移栽时的株高为 H_1 ,收获时的株高为 H_2 ,间隔时间为 t ,计算公式为: $RHR = (H_2 - H_1) \times 10 / H_1 / t$,式中 H 的单位为 cm , t 为 d ,当 H 的单位由 cm 转换为 mm 时,RHR 单位则为 $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 。

植株收获后测定总叶片数(total leaf number,TLN)、总叶片面积(total leaf area,TLA)、总生物量(total biomass,TB)、叶片生物量(leaf biomass,LB)、地上生物量(aboveground biomass,AB)、地下生物量(root biomass,RB)等指标,通过以上指标进行比叶面积(specific leaf area,SLA)、叶面积比(leaf area ratio,LAR)、根冠比(root shoot ratio,RSR)等的换算。

1.4 数据分析

数据分析和图表制作采用软件 JMP 7.0 与 EXCEL 2003 完成。土壤处理对乌柏生物学特性的影响,以乌柏种源、种群、土壤处理为三因素进行三因子方差分析;交互效应显著的处理进行多重比较进一步分析各因子效应;其中,种群作为种源内部的嵌套因子进行分析。非正态数据进行平方根转换以达到方差分析的数据分布要求。

2 结果与分析

2.1 生物量分析

三因子方差分析结果显示,土壤处理对乌柏生物量指标 AB 与 TB 具有极显著效应($P < 0.001$),

但是其 RB 无显著变化($P = 0.56$);对植物竞争能力具有重要作用的 RSR 在土壤处理下变化显著($P < 0.001$);同时,乌柏种源对 RSR 影响显著($P < 0.05$,表 2)。多重比较结果显示,在新鲜土壤中入侵种乌柏 RSR 显著小于本地种,而在灭菌土壤中结果相反(表 2、图 1);土壤处理和乌柏种源之间交互作用显著($P < 0.0001$);种源和土壤处理交互对 AB、TB 与 RSR 效应显著,种群对 RB、AB 和 TB 等指标影响显著($P < 0.05$,表 2)。新鲜土壤中入侵种乌柏 AB 和 TB 均高于本地种(图 2)。对各生物量指标而言,土壤微生物去除显著降低了入侵种乌柏的地上生物量和总生物量,从而导致入侵种根冠比增加,在灭菌土壤中本地种和入侵种根冠比无显著差异(图 1~2)。

2.2 形态学指标分析

相对高度生长速度在种源、土壤处理和两者交互影响下变化显著($P < 0.001$,表 2),而种群对 RHR 无显著影响。在新鲜土壤中,入侵种乌柏 RHR 显著高于本地种,土壤灭菌对 RHR 产生了明显抑制作用,且对入侵种乌柏的抑制强度更大(图 1)。

入侵种乌柏 TLA 显著高于本地种($P < 0.001$),而土壤灭菌显著抑制了入侵种乌柏与本地种乌柏的 TLA($P < 0.001$);在种源与土壤处理交互效应中,土壤灭菌显著抑制了 2 种乌柏的 TLA($P < 0.001$),而种源之间 TLA 无显著差异。土壤灭菌显著抑制了 2 种乌柏的 SLA 和 LAR,且种源之间 SLA 和 LAR 均差异显著($P < 0.001$,表 2)。

表 2 种源、种群和土壤处理对乌柏生物学指标影响方差分析

因子 Factor	自由度 df	根生物量 RB/g	地上部 生物量 AB/g	总生物量 TB/g	根冠比 RSR	相对生长速率	总叶面积	叶面积比	比叶面积
						RHR $\text{mm} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	TLA cm^2	LAR $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	SLA $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$
种源 E	1	0.01	0.01	0.00	0.04 *	0.29 ***	0.24 ***	0.22 ***	21192.74 **
土壤处理 S	1	0.00	0.36 ***	0.18 ***	0.31 ***	1.64 ***	5.06 ***	3.34 ***	407435.11 ***
种群[种源]P[E]	6	0.04	0.35 ***	0.26 ***	0.15 **	0.07	0.40 **	0.08	34752.71
种源×土壤处理 E×S	1	0.01	0.14 ***	0.06 *	0.18 ***	0.23 ***	0.42 ***	0.16 ***	6711.35
种群×土壤处理[种源]P×S[E]	6	0.05 *	0.17 *	0.16 *	0.03	0.09	0.20	0.11	22304.95
模型 Model	15	0.10 *	1.02 ***	0.04 ***	0.05 ***	2.31 ***	0.42 ***	0.26 ***	32834.30 ***
误差 Error	254	0.85	0.01	0.01	0.01	2.65	0.02	0.01	2835.70

*、**、*** 分别代表在 0.05、0.01、0.001 水平上差异显著。
*, **, and *** denote statistical significance at the levels of 0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

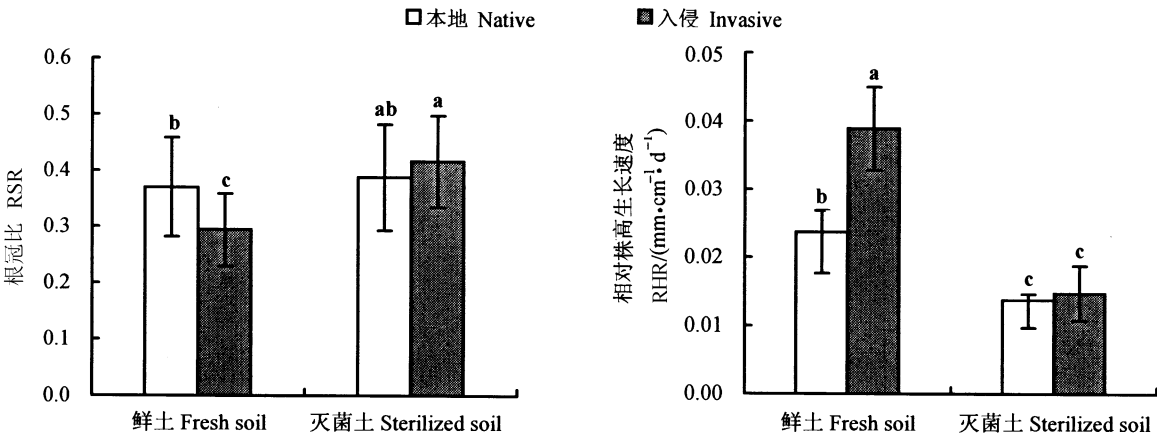


图 1 不同种源乌柏 RSR 与 RHR 对土壤处理的效应分析

Fig. 1 Effect of ecotype and soil sterilization and their interactions on growth traits (RSR, RHR) of *T. sebifera* seedlings
不同字母代表不同处理之间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。
Different letters above bars represent statistical differences at $P < 0.05$.

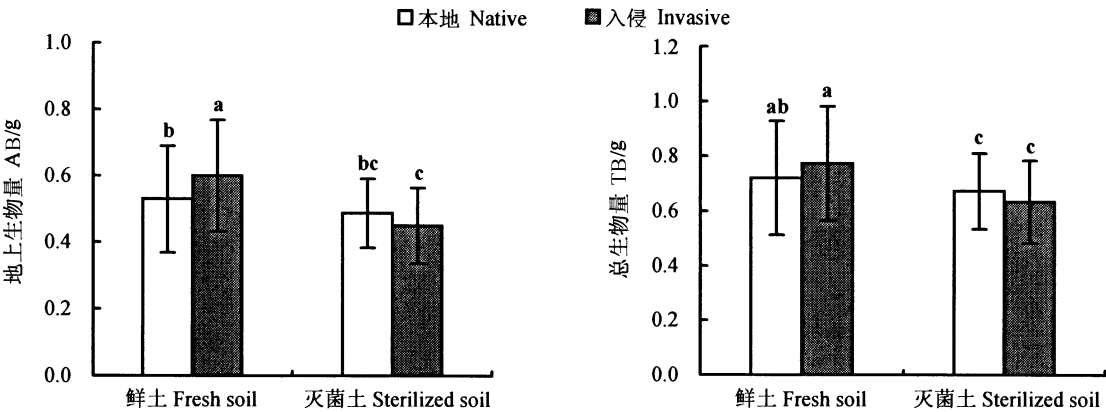


图 2 不同种源乌柏 AB 与 TB 对土壤处理的效应分析

Fig. 2 Soil sterilization effects on aboveground biomass (AB) and total biomass (TB) of native and invasive *T. sebifera*
不同字母代表不同处理之间在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。
Different letters above bars represent statistical differences at $P < 0.05$.

3 讨论

研究结果表明,土壤微生物对入侵种乌柏具有正效应;与本地种相比,入侵种乌柏幼苗总生物量、相对生长速度、根冠比以及总叶面积、叶面积比、比叶面积等生物学指标均在新鲜土壤中表现出明显优势。入侵植物生态学研究,与本地相比,入侵地土壤微生物群落多对植物入侵具有促进作用 (Callaway *et al.*, 2004、2011; Reinhart & Callaway, 2006),说明部分植物的成功入侵与土壤微生物息息相关,而入侵物种在其起源地的温驯表现可能也与土壤微生物的抑制作用有关。但入侵植物乌柏对本地土壤微生物的响应尚无报道。本研究结果证实,本地土壤微生物对入侵种乌柏的生长具有明显促进作用,土壤微生物的去除显著抑制了入侵种乌柏幼苗的生长,而对本地种乌柏的影响较小。

Nijjer *et al.* (2007) 研究表明,入侵种乌柏根际能够迅速积累大量有害病原菌,对其伴生种具有抑制作用。本研究采用本地非根际土壤作为试验基质,结合 Nijjer *et al.* (2007) 的研究结果得出,乌柏可能通过累积根际土壤致病菌群,对其竞争者产生强烈抑制作用,也可能通过进化产生较强的土壤微生物利用能力,为其在新生境中迅速建群和扩散提供保证。因此,根际累积有害微生物群落,同时迅速获取非根际新生境中的有益微生物从而提高对土壤资源的有效利用可能是乌柏成功入侵的机制之一 (Zou *et al.*, 2006)。

当土壤具备完整的生物群落时,与本地种相比,入侵种乌柏的 RSR、TLA、LAR、SLA 等均具有明显优势,具体表现在具有较小的 RSR,较高的 TLA、LAR、SLA 等利于其迅速生长的生物学特性,与 Zou *et al.*

(2007)关于乌桕的研究一致。但在土壤灭菌处理后,入侵种乌桕的生物学优势明显受到抑制,甚至比本地种受到的抑制程度更为显著(图1~2)。除进化获得的形态和生理特征可塑性之外,与本地种相比,入侵种乌桕在新鲜土壤中的良好表现足以说明其更能有效利用本地新鲜土壤中具备的某种微生物群落或者该微生物群落所影响的土壤养分。在新鲜土壤中,入侵种乌桕 RHR 显著高于本地种;土壤灭菌处理后 RHR 受到显著抑制,入侵种与本地种达到同一水平,说明土壤灭菌对入侵种乌桕的抑制作用更为明显。这也再次证明,入侵种乌桕在入侵过程中对土壤微生物的利用能力远远高于本地种可能是其成功入侵的机理之一。

灭菌处理可能消除了土壤中存在的有益微生物或者菌根等共生体,进而使乌桕生物学指标受到限制(Nijjer *et al.*, 2008)。已有研究证实,土壤微生物促进了乌桕对土壤有机氮的快速矿化和吸收,但该过程与哪类土壤微生物群落有关尚无报道。Blumenthal *et al.* (2009)研究表明,入侵植物更能有效利用菌根获取土壤养分,但起源地的环境状况对入侵植物获取养分更为重要。养分对入侵植物是否能够逃避土壤天敌以及逃避了何种土壤天敌起到决定作用。因此,对乌桕入侵机理的研究有必要结合本地和入侵地的土壤养分状况进行讨论。

本研究证实土壤微生物对入侵种乌桕的生长具有一定的促进作用,可以为入侵植物的成功预测和有效管理提供理论支持,从而减少外来物种入侵造成的经济损失和生态系统功能破坏。本研究于乌桕原产地进行,而进一步探究土壤微生物对乌桕入侵的作用需要结合入侵地土壤微生物以及根际和非根际土壤微生物的相关研究。

参考文献

- Blumenthal D, Mitchell C E, Pyšek P and Jarošík V. 2009. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 7899 – 7904.
- Callaway R M, Bedmar E J, Reinhart K O, Silvan C G and Klironomos J. 2011. Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion: acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology*, 92: 1027 – 1035.
- Callaway R M, Thelen G C, Rodriguez A and Holben W E. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, 427: 731 – 733.
- Keane R M and Crawley M J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 164 – 170.
- Nijjer S, Rogers W E, Lee C T A and Siemann E. 2008. The effects of soil biota and fertilization on the success of *Sapium sebiferum*. *Applied Soil Ecology*, 38: 1 – 11.
- Nijjer S, Rogers W E and Siemann E. 2007. Negative plant-soil feedbacks may limit persistence of an invasive tree due to rapid accumulation of soil pathogens. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 274: 2621 – 2627.
- Reinhart K O and Callaway R M. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytologist*, 170: 445 – 457.
- Siemann E and Rogers W E. 2003. Herbivory, disease, recruitment limitation, and success of alien and native tree species. *Ecology*, 84: 1489 – 1505.
- Zou J W, Rogers W E, DeWalt S J and Siemann E. 2006. The effect of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*) ecotype on soil-plant system carbon and nitrogen processes. *Oecologia*, 150: 272 – 281.
- Zou J W, Rogers W E and Siemann E. 2007. Differences in morphological and physiological traits between native and invasive populations of *Sapium sebiferum*. *Functional Ecology*, 21: 721 – 730.

(责任编辑:彭露)