

外来入侵植物的生态控制*

廖慧璇, 周婷, 陈宝明, 陈恩健, 张海杰, 彭少麟

有害生物控制与资源利用国家重点实验室 / 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275

摘要: 外来入侵植物生态控制方法是指通过对生态系统中植物、微生物和生态环境要素的生态调控, 从而防控外来入侵植物的方法。外来植物入侵的防控难点在于, 利用现行的物理、化学和生物控制外来入侵植物后总是再次反复爆发。如何解决反复爆发成了共识的世界难题。近期中外学者提出生态控制方法, 以期解决外来入侵植物反复爆发的这一难题。本文在总结该领域的前沿研究结果的基础上, 结合我们团队的研究实践, 对生态控制的基本理论和方法进行综述, 试图阐明外来植物入侵生态防控的 4 个方面研究: ① 土著植物控制机制; ② 植物-微生物反馈机制; ③ 化感作用机制; ④ 生态环境调控机制。以期为解决外来入侵植物反复爆发的这一世界难题提供理论基础与实践依据。

关键词: 外来入侵植物; 生态控制; 理论基础; 实践依据

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2021) 04-0001-11

Ecological control of exotic invasive plants

LIAO Huixuan, ZHOU Ting, CHEN Baoming, CHEN Enjian, ZHANG Haijie, PENG Shaolin

State Key Laboratory of Biocontrol / School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Abstract: Ecological control of exotic invasive plants refers to controlling exotic plant invasions through ecological approaches, such as manipulating species composition of native plant and microbial communities and modifying environmental conditions. The major challenge in plant invasion control that has been troubling scientists across the world is the prevention of recurring outbreaks of plant invasion, which often happened following traditional physical, chemical and biological controlling approaches. In this paper, we reviewed the current knowledge on ecological control of exotic invasive plants by referring to the latest research advances across the world and the experiences in the ecological-control practices by our research team. Following four major aspects were highlighted: ① control by native plants, ② control by plant-microbe feedback, ③ control by allelopathy, and ④ control by modification of environmental conditions. The review aimed to help understanding of the basic theories and practical options for ecological control of exotic plant invasion.

Key words: exotic invasive plants; ecological control; basic theories; guidance for practice

* 收稿日期: 2021-01-13

录用日期: 2021-03-15

网络首发日期: 2021-05-21

基金项目: 广东省林业科技创新项目 (2021KJCX014); 2020 年省级农业科技创新及推广体系建设项目 (2020KJ264); 广东省基础与应用研究基金 (2020A1515011265); 广东省海洋经济发展 (海洋六大产业) 专项资金项目 (粤自然资合【2020】057 号); 广州市珠江科技新星项目 (201806010150)

作者简介: 廖慧璇 (1988 年生), 女; **研究方向:** 恢复生态学; E-mail: liaohuix5@mail.sysu.edu.cn

通信作者: 彭少麟 (1956 年生), 男; **研究方向:** 恢复生态学; E-mail: lsspsl@mail.sysu.edu.cn

彭少麟, 教授, 博士生导师, 广东省珠江学者特聘教授, 先后任国家自然科学基金委员会地球科学部委员、国际生物多样性计划中国委员会委员、中国生态学会副理事长、广东省生态学会理事长等职务, 主持完成多项国家自然科学基金重大和重点项目、中科院和广东省重大和重点项目, 获省部一等奖以上重大科技进步奖和自然科学奖 5 项。主持完成国家自然科学基金重大项目“我国东部陆地生态系统与全球变化相互作用研究”取得重大进展, 被联合国 GCTE 列为核心项目, 评为 2000 年度“中国基础科学研究十大新闻”。

外来入侵植物的生态控制方法是指通过对生态系统中植物、微生物和生态环境要素的生态调控,从而防控外来入侵植物的方法。

外来生物入侵被认为是仅次于生境破坏的导致全球生物多样性下降的重要因素^[1],严重威胁着生态系统健康^[2-3]。据估计,外来生物入侵每年对美国造成的经济损失超过 100 万美元,对全球造成的损失更是超过了 1 万亿美元^[4]。我国仅农林生态系统每年的损失约 400 亿人民币,其中外来植物入侵导致植被危害占了重大比重^[5]。对入侵植物的控制方法主要有物理清除、化学清除及生物防治等^[6-7]。物理清除主要采用机械、人工等方法清除入侵植物^[8]。化学清除则通过施用除草剂等农药清除或控制入侵植物^[9-10]。而生物防治通常是通过引进伴生天敌的途径来控制入侵植物^[7-11]。现行的物理、化学和生物防治技术经常取得一时的良好效果,但却面临入侵植物反复爆发的问题。物理清除费时费力,更是无法控制复发,如人工清除斑点矢车菊 *Centaurea maculosa* 和薇甘菊 *Mikania micrantha* 等入侵植物后,入侵植物仍周期性复发是困扰生态管理的难题^[12-13]。化学清除难以杀灭植物根部,不仅无法遏制反复爆发,反而会引发环境污染和生境退化问题^[14]。生物防治在防除入侵植物的同时,存在一定的生态风险,外来天敌的引进可能带来新的物种入侵,产生更为严重的入侵后果^[15-16]。

随着经济全球化和人口全球流动加剧,全球外来植物入侵现象也日趋严重。面对我国华南地区的薇甘菊 *Mikania micrantha*、西南地区的紫荆泽兰 *Ageratina adenophora* 和北美的小叶海金沙 *Lygodium microphyllum* 等外来入侵植物不断肆虐,如何有效防控外来植物入侵成为影响全球经济和社会发展的重大问题。其中,外来植物入侵进行物理、化学和生物控制后反复爆发成了公认的全球难题。近期中外学者提出生态控制方法,以期解决外来入侵植物反复爆发的这一难题。本文在总结学科该领域的前沿研究结果的基础上,结合我们团队的研究实践,对生态控制的基本理论和方法做一综述。

1 外来植物入侵生态防控的土著植物控制机制

1.1 外来入侵植物生态防控的植物组成与机制

入侵种的生态控制以及本地群落的恢复引起不少学者的关注^[17-19]。由于不同植物物种具有不同的养分获取和竞争策略,土著植物群落存在功能群分化^[20]。外来入侵植物通常具有高的资源竞争能力^[21]和高生长速率^[22]。因此,不少研究认

为,土著植物群落要产生高入侵抵抗力,必须具有与外来入侵植物相似的,即具有高资源竞争力和高生长速率的功能群^[23-25]。我们前期研究也发现,一些具有强养分和光资源竞争能力的土著植物可能扮演着类似“士兵”的角色在抵抗入侵植物中具有关键作用,能够有效遏制薇甘菊 *Mikania micrantha*、五爪金龙 *Ipomoea cairica* 等恶性杂草入侵华南地区的森林和果园^[26-27]。

可见,土著“士兵”筛选和本地群落构建,是对外来入侵植物进行生态防控的有效模式。其中,“士兵”筛选尤为重要,这往往是通过比较外来入侵植物与土著植物的性状来进行的。极限相似理论(Limiting Similarity Theory)认为,如果一个本地群落存在一个土著种具有与某入侵种相似的性状,或者潜在入侵种可利用的生态位已被占领,那么这个入侵种将不能在该群落建群^[28-29]。竞争排斥原理(Competitive Exclusion Principle)是极限相似理论的一个重要方面,从资源生态位的角度解释了入侵植物和土著植物间的竞争关系^[30]。在北美潮汐沼泽生态系统中,土著种显著降低了入侵种芦苇 *Phragmites australis* 的生长,其原因在于对相同资源的竞争^[31]。在美国加州海滨草地生态系统中,由于土著草本植物与入侵杂草具有相同的资源利用方式但其竞争力较强,从而显著降低了入侵杂草的生长繁殖^[32]。除了同时期的生态位竞争外,不同时期的生态位竞争也能用于控制外来入侵植物。生长期早的物种可能比生长期晚的物种具有较大的竞争优势,因为生长期早的物种能优先占领一些重要的生态位,包括资源和空间等^[33]。

当不清楚入侵物种的功能特性的时候,还可以通过将功能特性存在明显分化的多种土著植物进行组合,形成抵抗入侵物种的“军队”。这种通过提高本地群落的物种多样性的方法常常被证明能够有效遏制入侵^[20, 34-35],也被认为是一种“万金油”式的方法。这是因为不同功能群植物能够在资源、空间竞争中互补(即“互补效应”,Complementary Effect),从而限制入侵植物所能获取的资源和空间^[36]。此外,高多样性群落中更大概率包含能够有效与入侵植物竞争的土著功能群(即“选择效应”,Selection Effect),从而对入侵植物产生强有力的竞争抑制^[36]。这种高多样性产生的高入侵抵抗力被总结为“多样性阻抗假说”(Diversity-Invasibility Hypothesis)^[20, 37]。

1.2 外来植物入侵的生态防控模式

外来入侵植物的生态控制有多种机制,其中利用土著植物进行生态替代是常用的方法。替代控制与生物控制不同之处在于,生物控制通过使

用捕食者或寄生生物直接、专一地杀灭害虫, 而替代控制利用次生演替中的自然过程, 在短时间内通过植物竞争或在更长的时间范围上通过次生演替、涉及一系列植物群落的更复杂的过程实现对有害植物的替代^[38]。替代控制长期有效, 同时能产生保持水土、涵养水源等许多生态效益。

替代控制是根据种间竞争或植物群落演替规律, 用更有价值的种类自然取代有害植物种的一种控制方式^[38], 并以此实现更高层次的恢复目标。一般替代控制采用当地的物种或者经过长期种植证明不会对当地物种构成威胁的植物, 作为竞争植物与外来入侵植物进行竞争以抑制其生长, 一般不会对当地其他有益植物造成危险, 而且还有利于生物的多样性。已有一些研究检测了用土著植物替代控制外来入侵植物的可能性。亚速尔群落用土著种火树对入侵种维多利亚海桐入侵地替代面积可达到24%^[39-40]。Li等^[41]利用两种土著种野葛 *Pueraria lobata* 和鸡屎藤 *Paederia scandens* 来替代控制入侵种五爪金龙 *Ipomoea cairica*, 研究表明, 利用对本地生态系统有价值的土著种对入侵种进行替代控制, 是控制入侵种的一种可行和可持续的手段。在本团队前期的工作中, 我们在清除了入侵植物的地域, 种植幌伞枫、橄榄、鸭脚木等土著植物, 成功遏制了三裂叶野葛、山猪菜、扭肚藤、假蒟或粗叶悬钩子等入侵植物的反复爆发的问题^[42]。同时, 将类似的方法用于森林边缘的本地群落构建, 也能够起到防止阳性草本、藤本和灌木类外来植物入侵的效果^[43]。

植被重植在抑制入侵植物中的作用通常也与极限相似性理论有关, 其中多个土著植物物种占据了潜在入侵者的生态位空间^[44]。Funk等^[28]总结出更高的功能多样性植物群落对增加生物面临入侵的抵抗力是有效的。然而, 恢复生态学家在引入物种时还必须考虑物种的特性^[33,45], 因为物种的特性在他们的生命周期中是在变化的^[46]。仅仅考虑成熟个体的特质是不够的, 因为他们必须首先具备能够与入侵植物竞争的特征, 使他们在幼苗阶段可以得以竞争成功生长到成熟阶段。然而, 这些因素很少被土地管理者深入考虑, 他们通常以增加本土多样性、减少侵蚀或提供饲料为目标进行植被重植^[47]。植被重植不太侧重于防止未来的再入侵^[48]。

虽然直接资源竞争往往被认为是生物抵抗力的最大贡献者, 但竞争会随时间和其他因素(如干扰等)而变化, 可能会在解释某些群落的不可入侵性方面发挥更大的作用。例如, 高生产力的土著植物群落也可以减少入侵。植被重植可以增加凋落物的厚度, 降低入侵物种的发芽率。温带

树叶凋落物的存在使入侵的药鼠李 *Rhamnus cathartica* 的发芽率降低了50%以上^[49]。对易燃的植物, 火干扰可能较控制替代能够更有效地抑制木本植物的再入侵^[50]。因此, 了解正在恢复的系统的具体入侵机制至关重要^[48,51]。

1.3 外来植物入侵的其他生态控制模式

通常认为一种外来植物的存在或许能够降低其他入侵植物的入侵性, 但是因为外来种(非入侵)的入侵风险不可预知^[52], 利用外来种进行竞争替代控制需要极为谨慎。文献^[53-54]尝试用两种外来红树植物无瓣海桑 *Sonneratia apetala* 和海桑 *Sonneratia caseolaris* 来控制外来入侵种互花米草并促进红树林的恢复。两种外来红树植物明显的速生特性使海桑和无瓣海桑适宜条件下, 在光滩上快速郁闭成林, 提高土壤肥力, 改善生境, 为其他本土红树植物定居和生长创造有利的环境条件, 二者混种能有效恢复红树林^[55]。另外, 前期研究表明无瓣海桑比互花米草具有更强的化感作用^[56], 而且无瓣海桑由于其较低的更新速率导致入侵性较弱^[57-58]。基于这些特性, 无瓣海桑可能用于控制外来入侵种互花米草的入侵以及土著红树林群落的恢复。无瓣海桑和海桑成功控制了互花米草, 并促进了土著红树植物的恢复。在入侵阶段, 由于人类活动的干扰, 随着外来种的入侵, 土著植物的优势下降; 在替代控制阶段, 种植的过渡性外来种快速生长, 使得外来入侵种优势度下降; 其后是本地群落恢复阶段, 过渡性的外来种由于无法更新逐渐衰退, 而其构建的荫蔽生境为土著植物的恢复提供了条件, 改善了土壤性质, 使本地群落得以恢复。无瓣海桑有效抑制互花米草后, 是不是会造成无瓣海桑的大面积扩张, 从而引起二次入侵呢? 用外来种来进行生态控制及本地群落的恢复可能会导致新的入侵, 这种方式似乎是一个悖论。因此, 这类弱入侵外来种的更新特性对本地群落的恢复显得尤为重要。事实上, 在森林群落演替中, 这类促进晚期种的类型是很普遍的。例如, 林冠通过影响草本层间接促进了栓皮栎 *Quercus suber* 幼苗的生长^[59]。因此, 护理种(Nurse Trees)通常用于恢复^[53]。该研究针对互花米草入侵严重, 红树林恢复难的世界难题, 研究提供了新思路: 师夷长技以制夷, 充分发挥外来植物的生长竞争优势, 以此控制互花米草, 并且成效显著, 不仅大大节约了防控恢复的成本, 红树群落恢复所带来的生态效益更是不容小觑。

“以草制草”的研究其实并不少, 但都是关注怎样改变环境中的资源, 利用土著植物控制入侵植物^[60], 如Guglielmone等^[56]利用土著牧草成功替代了入侵植物黄顶菊。几乎没人探索入侵植物

的“价值”，虽然之前有学者研究过无瓣海桑控制互花米草的可能性^[61]，但并未进行长期的野外验证。我们在珠海淇澳岛的工作首次成功实现了用“外来入侵种经济、有效、长期永久地控制互花米草”的目的。由此我们认为“广义”的生物防治应该是利用一种有机体控制另一种有害入侵有机体的过程，既包括利用狭义生物防治中的天敌，也包括改良环境资源后竞争力增强的土著种，又包括“外来入侵植物”。

2 外来植物入侵生态防控的植物-微生物反馈机制

植物与微生物既存在负反馈相互作用，又存在正反馈相互作用，这两种相互作用机制均可应用于外来植物入侵的生态防控。

“天敌逃逸”假说认为，外来植物被引入到新的生境中，原产地的天敌并未被一同引入。因此，新生境中可能缺乏能够有效抑制外来植物的天敌，而使外来植物的生长和扩张失去控制。其中的天敌就包括了原产地取食者^[62]和病原菌^[63-64]。逃逸病原菌的现象在很多外来植物中被观测到，如在北美臭名昭著的入侵草本矢车菊 *Centaurea* spp.^[63, 65]和入侵藤本扶芳藤 *Euonymus fortunei*^[66]。但病原菌逃逸也不是一个绝对的现象，在一个针对243种被引入美国的外来植物的研究中，研究者发现在原产地多分布于资源丰富的环境的植物更可能在根际积累大量的病原菌，因此在新生境中也更可能逃离相关病原菌的侵扰，从而获得优势^[67]。同时，也有个别外来植物并未真正逃离病原菌侵扰，它们在引入新生境不久就被观测到病原菌积累现象，这可能是由于共同引入或者由于土著病原菌的宿主转移造成的^[68]。随着定植时间的推移，外来植物也可能逐渐开始积累根际病原菌，从而慢慢失去“天敌逃逸”的优势。这一现象在部分外来植物中得到了验证^[69-70]，而在另外一些外来植物中却在很长一段时期内都未发生^[71]。

利用外来植物-微生物负反馈作用，可利用植物病原菌和病毒来进行外来植物入侵的生态防控。我们团队前期的野外调查发现，一些自然的薇甘菊 *Mikania micrantha* 种群会出现叶片枯萎的症状。经过完整RNA基因组测序，我们鉴定出了一种新的感染薇甘菊的病毒 *Mikania micrantha* wilt virus (MMWV)^[72]。也有一些子囊菌被发现具有感染并抑制欧洲白蜡树 *Fraxinus excelsior* 的潜力^[73]。尽管目前只有少量研究证据证明了病原菌和植物病毒

控制入侵植物的作用，但我们认为病原菌或植物病毒可能是能够专一性控制入侵植物而对避免对土著植物造成危害的较为理想的生物控制工具。

尽管原产地共生的微生物很少被共同引入，一些入侵植物被发现能够破坏土著植物与互利微生物的共生关系，甚至是抢夺土著植物的互利微生物^[74-76]。因此，入侵植物相对于土著植物的竞争优势也可能来源于互利微生物。例如，有研究发现，菌根真菌结合型外来植物较非菌根真菌结合外来植物能够在更广的区域内分布^[77]。松树，作为在全球大范围入侵的类群，其入侵往往得益于松树菌 (Suilloid Fungi) 在入侵早期对幼苗的抗逆性和养分吸收方面的帮助^[78]。随着时间的推移和种群密度的增加，外来植物积累互利微生物的能力可能会不断增强^[79]。然而，我们团队近期研究发现，外来植物与互利微生物的反馈作用会受到土壤P养分的影响^[80]。当土壤P养分充裕的时候，互利菌根真菌与植物之间可能会从互利共生关系转变为寄生关系，从而反过来削弱外来植物相对于土著植物的竞争优势。我们将这种效应称为菌根真菌对入侵植物的“双刃剑”效应。

大量证据表明，高物种多样性的植物群落具有更高的入侵抵抗力。然而，其中土壤微生物群落是否发挥了作用一直未被研究。2016年，我们团队首次提出并证明了高多样性草地群落中土壤微生物具有增强群落的入侵抵抗力的潜力^[81]。这是由于高多样性植物群落能够稀释土壤病原菌多度，同时增加互利微生物的多度，这两种作用共同促进了群落入侵抵抗力的增强。这一观点在2020年又被Mark van Kleunen团队利用微生物基因测序的方法进一步证实^[82]。除了草地群落，我们团队前期的工作也显示，演替后期的成熟森林群落中土壤微生物也有增强入侵抵抗力的潜力^[26]。成熟森林群落的高物种多样性可能是形成高抵抗力微生物群落的重要原因。

3 外来植物入侵生态防控的化感作用机制

3.1 直接化感作用

外来植物化感作用相关的“新奇武器假说”作为其成功入侵的机制之一受到了广泛关注^[83-84]，而土著植物对外来植物的化感作用却常常被忽视。外来植物到达新生境，它们与本地群落中各种不同的植物发生种间互作，也会面临土著植物的“新颖”化感物质。近年来，陆续有一些研究探讨

了土著植物化感作用对外来入侵植物以及生境可入侵性的影响^[85-89]。

植物凋落物在陆地生态系统的物质循环和能量流动中发挥了重要作用, 同时凋落物携带的化学物质成为土壤化感物质的来源之一^[90], 改变着生态系统的化学环境^[91-92]。研究发现本地群落优势植物欧洲越橘 *Vaccinium myrtillus* 的凋落物对北美入侵植物黑云杉 *Picea mariana* 有较强的化感抑制作用, 而对土著伴生植物挪威云杉 *Picea abies* 的化感作用较弱^[93]。另外, 不同入侵植物对本地群落的化感作用响应也存在差异。研究发现西黄松 *Pinus ponderosa* 的凋落物对多年生外来入侵植物斑点矢车菊 *Centaurea maculosa* 的化感抑制明显强于一年生入侵杂草旱雀麦 *Bromus tectorum* 的化感抑制, 造成西黄松林下旱雀麦的多度显著高于斑点矢车菊^[94]。此外, 有研究发现土著豆科树种的凋落叶对入侵杂草甜根子草 *Saccharum spontaneum* 的化感抑制作用高于非豆科树种, 可用于构建具有入侵抵抗力的森林群落^[95]。另外, 我们的研究发现土著植物的叶片释放的化感物质对入侵植物有一定的抑制作用^[86]。

3.2 间接化感作用

有人将化感作用分为植物间直接的化感作用和土壤介导的间接化感作用, 并指出土壤介导的间接化感作用在生态系统中更为普遍和重要^[96]。研究证实土壤介导的化感作用对土壤营养水平、化学环境、微生物以及植物的多样性、优势度、演替等有着重要的影响^[95]。我们的研究发现不同演替阶段森林群落的土壤对入侵植物存在不同的化感抑制作用, 发现演替后期的成熟森林土壤的化感作用对入侵杂草薇甘菊 *Mikania micrantha* 存在明显的抑制作用^[26]。Yu等^[97]比较了土著植物麻栎 *Quercus acutissima* 和引入植物刺槐 *Robinia pseudoacacia* 对山东半岛外来入侵植物火炬树 *Rhus typhina* 的化感作用, 结果表明麻栎生长的土壤中酚酸含量明显高于刺槐生长的土壤, 说明土著植物麻栎可以提高群落对入侵植物火炬树的抵抗作用。我们研究发现不同森林土壤中累积的脱落酸及酚酸对外来入侵植物具有明显的抑制作用^[98-99], 单种酚酸对入侵植物的生长抑制作用均比较微弱, 酚酸混合液对入侵植物的抑制作用相对强烈, 说明土壤中多种酚酸的共同作用才能对入侵植物形成有效的抵抗^[98]。

3.3 综合化感作用

有研究表明土著植物的化感作用对一些入侵植物的抑制作用并不明显, 可能要结合其他因素才能有效抑制入侵植物的生长。Zheng等^[100]研究了亚热带森林3种乔木对入侵植物薇甘菊的化感作

用, 结果表明3种乔木对薇甘菊的种子萌发和幼苗生长的抑制作用比较弱, 研究发现仅化感作用可能不足以抑制外来植物的入侵, 而化感作用和遮光相结合可以有效抑制入侵植物的生长。土著植物对外来植物具有化感作用, 其对外来植物入侵的抗性通常随着土著植物群落的多样性和密度的增加而增强, 研究证实化感作用可能是多样性改变群落可入侵性 (Invasibility) 的重要机制^[101]。虽然土著植物群落的化感作用可能会增加它们对引入植物的抗性, 但没有证据表明土著植物群落对化感作用的耐受性会影响引入植物的入侵程度^[88]。

由此可见, 土著种或群落的化感作用影响群落的可入侵性, 不同森林群落土壤的化感作用对入侵植物生长的抑制作用存在差异, 这为外来植物入侵的生态控制和土著植物群落的构建提供了科学依据和新思路。

4 外来植物入侵生态防控的生态环境调控机制

外来植物入侵生态防控中的生态环境调控是指利用生态学和恢复生态学原理, 通过改变群落中各种非生物因子间的关系来防控外来入侵植物的方法。它的实施需要从生态系统的总体功能出发, 了解生态系统的结构、功能、演替规律及生态系统与环境的基础上, 对生态系统进行改造, 以期控制甚至清除外来入侵植物^[51]。

外来植物能否成功入侵, 以及入侵后的生长繁殖状况, 在很大程度上依赖于生境中可利用非生物资源, 如: 光照、水分、养分^[102-103]。因此, 根据入侵植物对土壤养分、光的喜好及利用情况, 对生境中这样非生物因进行改造使其不利于入侵植物的生长需求就能削弱入侵植物的竞争能力。土壤氮含量的增加可进一步提高很多外来植物的入侵性^[104-105]。那么, 通过降低土壤氮含量将不利于外来入侵植物。一些研究证明通过添加木屑或其他有机质^[106-107]等增加土壤的碳含量, 间接降低土壤氮含量的方法能够抑制入侵植物的生长。另外, 一些土著植物由于长期适应低氮环境, 它们的凋落物C:N比高, 因此凋落物分解后能够降低土壤中氮的可利用性, 这将进一步促进土著植物生长而抑制入侵植物蔓延, 由此形成了土著植物对入侵植物的控制^[108]。一个经典的通过生态环境调控进行入侵地生态恢复的案例是美国埃弗格莱兹沼泽的外来植物香蒲草的控制。其通过对汇入水源的保障实现了对入侵地的土壤磷养分控制, 从而控制了香蒲草种群的增长^[109]。此外, 大多数入侵植物喜光而不耐阴^[110], 郁闭或光照弱的环境

能够抑制入侵植物的生长和繁殖^[111-113]。我们前期研究表明,减少林下光资源可以增强红树林群落对外来红树植物无瓣海桑 *Sonneratia apetala* 的抵抗力^[114]。林冠下光的质量也影响着入侵植物的表现,例如提高林下红光/远红光比例,能够抑制外来植物南蛇藤 *Celastrus orbiculatus* 的入侵^[115]。

然而,有时候降低林下光资源也无法抵抗大量耐阴的入侵植物^[110]。因为一些入侵植物有可能在入侵地进化出耐阴性^[116],所以对单一环境因子进行的植物群落改造,无法全面有效地控制入侵植物,改变群落中的多个环境因子可能能够达到更好的控制效果。在珠海淇澳岛自然保护区,我们通过改变群落的光照和土壤环境,实现了对互花米草 *Spartina alterniflora* 的有效控制^[117]。在增城增城林场内,我们对存在入侵植物(如薇甘菊,五爪金龙、白花鬼针草等)的野外样地进行磷肥添加实验发现,每季度向样方添加一定量磷肥,可有效降低样方中入侵植物的密度(彭少麟等,未发表数据)。因此,在清除入侵植物后的次生裸地,利用关键土著功能群配置和生境优化来构建

高入侵抵抗力的本地群落,有望成为入侵地的生态恢复的有效模式。

5 结语与展望

利用现行的物理控制、化学控制和生物控制外来入侵植物后总是出现再次反复爆发,成为外来植物入侵的防控难点。外来植物入侵的生态控制被认为是解决这一世界难题的途径。外来入侵植物的生态控制是指通过对生态系统中植物、微生物和生态环境要素的生态调控,从而防控外来入侵植物的方法(图1)。外来入侵植物的生态控制技术体系包括植物、微生物、生态环境系统的综合调控,土著植物的功能群分化是控制外来入侵植物反复爆发的基础;植物-微生物反馈机制是外来入侵植物生态防控的途径;利用土著植物与外来入侵植物的性状差异,尤其利用土著植物的化感作用性状控制可有效地控制外来入侵植物;调控生态环境要素,尤其光照、水分、养分等要素可有效地帮助外来植物入侵的生态防控。

	防控措施	理论依据	优点与局限性
外来入侵植物防控	传统措施 物理清除 化学清除 生物控制	“天敌逃逸”假说 (enemy release hypothesis)	措施方便快捷,但存在反复爆发、环境污染和新的生物入侵问题。
	生态防控措施 土著植物控制 (“士兵”筛选) (组合配置) 植物-微生物反馈 化感控制 环境控制 光照、水分、养分	“极限相似”假说 (limiting similarity hypothesis) “多样性阻抗”假说 (diversity-invasibility hypothesis) 负密度制约效应、互利共生 (density-dependent effects, mutualism) “新奇武器”假说 (novel weapon hypothesis) 生境筛效应 (environmental filtering)	能够有效遏制入侵植物的反复爆发、避免环境污染和新的生物入侵问题,但存在生态控制模式构建时间较长,且适用的植物物种、微生物和环境调控机制仍需要继续深入研究的问题。

图1 外来入侵植物的主要防控措施及其理论依据与优缺点总结

Fig. 1 Summary of the major approaches for control of exotic invasive plants and the corresponding theoretical mechanisms. The advantages and disadvantages of these approaches are also illustrated

尽管目前外来入侵植物的生态防控还未形成成熟的模式,但其能遏制反复爆发并驱动本地群落通过自组织的方式逐步形成高入侵抵抗力的群落。这种模式在长远上看,明显较传统模式更具

优势。因此,在未来的外来入侵植物防控工作中应更加注重生态防控机制与模式的研究,从而实现长久有效的外来入侵植物防控效果,有效缓解外来入侵对经济社会发展的负面影响。

参考文献:

- [1] RUNYON J B, BUTLER J L, FRIGGENS M M, et al. Invasive species and climate change (Chapter 7): Cli-

mate change in grasslands, shrublands, and deserts of the interior American West: a review and needs assess-

- ment: RMRS-GTR-285 [R]. Colorado, USA: Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 2012.
- [2] EHRENFELD G J. Ecosystem consequences of biological invasions[J]. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 2010, 41: 59-81.
- [3] VIL M, ESPINAR J L, HEJDA M, et al. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems[J]. Ecology Letters, 2011, 14: 702-708.
- [4] PIMENTEL D, ZUNIGA R, MORRISON D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States[J]. Ecological Economics, 2005, 52: 273-288.
- [5] 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害与管理对策[J]. 生物多样性, 2002, 10: 119-125.
- WAN F H, GUO J Y, WANG D H. Alien invasive species in China: their damages and management strategies [J]. Biodiversity Science, 2002, 10: 119-125.
- [6] KETTENRING K M, ADAMS C R. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis[J]. Journal of Applied Ecology, 2011, 48: 970-979.
- [7] SEASTEDT T R. Biological control of invasive plant species: a reassessment for the anthropocene[J]. New Phytologist, 2015, 205: 490-502.
- [8] 郭耀纶. 藉连续切蔓法及相剋作用防治外来入侵的小花蔓泽兰[J]. 台湾林业科学, 2002, 17: 171-181.
- GUO Y L. Using continuous stem-cutting and competitive effect to control exotic invasive *Mikania micrantha* [J]. Taiwan Forestry Science, 2002, 17: 171-181.
- [9] 林绪平, 刘建锋, 黄莹, 等. 灭薇净的安全性及防治薇甘菊效果初报[J]. 中国森林病虫, 2009, 1: 30-31.
- LIN X P, LIU J F, HUANG Y, et al. Safety and control effect of herbicide Mieweijing against *Mikania micrantha* [J]. Forest Pest and Disease, 2009, 1: 30-31.
- [10] 王勇军, 管启杰, 王彰九, 等. 入侵杂草薇甘菊的化学防除[J]. 生态科学, 2003, 22: 58-62.
- WANG Y J, ZAN Q J, WANG Z J, et al. The research on chemical prevention on the invaded weed: *Mikania micrantha* H. B. K [J]. Ecological Science, 2003, 22: 58-62.
- [11] CLEWLEY G D, ESCHEN R, SHAW R H, et al. The effectiveness of classical biological control of invasive plants [J]. Journal of Applied Ecology, 2012, 49: 1287-1295.
- [12] MAUER T, RUSSO M J, EVANS M. Element stewardship abstract: Spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) [C]. Virginia, USA: The Nature Conservancy, 1987.
- [13] PENG S L, CHEN B M, LIN Z G, et al. The status of noxious plants in lower subtropical region of China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29: 79-83.
- [14] STRONG D R, AYRES D A. Control and consequences of *Spartina* spp. invasions with focus upon San Francisco Bay [J]. Biological Invasions, 2016, 18: 2237-2246.
- [15] THOMAS M B, REID A M. Are exotic natural enemies an effective way of controlling invasive plants? [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2007, 22: 447-453.
- [16] 李鸣光, 鲁尔贝, 郭强, 等. 入侵种薇甘菊防治措施及策略评估[J]. 生态学报, 2012, 32: 3240-3251.
- LI M G, LU E B, GUO Q. Evaluation of the controlling methods and strategies for *Mikania micrantha* H. B. K. [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32: 3240-3251.
- [17] DAUER J T, MCEVOY P B, van SICKLE J. Controlling a plant invader by targeted disruption of its life cycle [J]. Journal of Applied Ecology, 2012, 49: 322-330.
- [18] KRITICOS D, BROWN J, RADFORD I, et al. Plant population ecology and biological control: *Acacia nilotica* as a case study [J]. Biological Control, 1999, 16: 230-239.
- [19] MORGHAN K, SEASTEDT T. Effects of soil nitrogen reduction on nonnative plants in restored grasslands [J]. Restoration Ecology, 1999, 7: 51-55.
- [20] TILMAN D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity [J]. Ecology, 1997, 78: 81-92.
- [21] FENG Y L, LEI Y B, WANG R F, et al. Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106: 1853-1856.
- [22] GROTKOPP E, REJMÁNEK M, ROST T L. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species [J]. The American Naturalist, 2002, 159: 396-419.
- [23] BYUN C, de BLOIS S, BRISSON J. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass [J]. Journal of Ecology, 2013, 101: 128-139.
- [24] GRUNTMAN M, PEHL A K, JOSHI S, et al. Competitive dominance of the invasive plant *Impatiens glandulifera*: using competitive effect and response with a vigorous neighbour [J]. Biological Invasions, 2014, 16: 141-151.
- [25] SYMSTAD A J. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility [J].

- Ecology, 2000, 81: 99–109.
- [26] HOU Y P, PENG S L, CHEN B M, et al. Inhibition of an invasive plant (*Mikania micrantha* H. B. K.) by soils of three different forests in lower subtropical China [J]. *Biological Invasions*, 2011, 13: 381–391.
- [27] ZHAO H B, PENG S L, CHEN Z Q, et al. Abscisic acid in soil facilitates community succession in three forests in China [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2011, 37: 785–793.
- [28] FUNK J L, CLELAND E E, SUDING K N, et al. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2008, 23: 695–703.
- [29] SHELEY R L, JAMES J. Resistance of native plant functional groups to invasion by medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*) [J]. *Invasive Plant Science and Management*, 2010, 3: 294–300.
- [30] VIL M, WEINER J. Are invasive plant species better competitors than native plant species? Evidence from pair-wise experiments [J]. *Oikos*, 2004, 105: 229–238.
- [31] PETER C R, BURDICK D M. Can plant competition and diversity reduce the growth and survival of exotic *Phragmites australis* invading a tidal marsh? [J]. *Estuaries and Coasts*, 2010, 33: 1225–1236.
- [32] CORBIN J D, D'ANTONIO C M. Competition between native perennial and exotic annual grasses: Implications for an historical invasion [J]. *Ecology*, 2004, 85: 1273–1283.
- [33] MWANGI P N, SCHMITZ M, SCHERBER C, et al. Niche pre-emption increases with species richness in experimental plant communities [J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(1): 65–78.
- [34] FARGIONE J, BROWN C S, TILMAN D. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100: 8916–8920.
- [35] LEVINE J M. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern [J]. *Science*, 2000, 288: 852–854.
- [36] FARGIONE J E, TILMAN D. Diversity decreases invasion via both sampling and complementarity effects [J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 604–611.
- [37] PENG S, KINLOCK N L, GUREVITCH J, et al. Correlation of native and exotic species richness: a global meta-analysis finds no invasion paradox across scales [J]. *Ecology*, 2019, 100: e02552.
- [38] PIEMEISEL R L, CARISNER E. Replacement control and biological control [J]. *Science*, 1951, 113: 14–15.
- [39] COSTA H, ARANDA S C, LOUREN O P, et al. Predicting successful replacement of forest invaders by native species using species distribution models: The case of *Pittosporum undulatum* and *Morella faya* in the Azores [J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 279: 90–96.
- [40] BONILLA-WARFORD C M, ZEDLER J B. Potential for using native plant species in Stormwater Wetlands [J]. *Environmental Management*, 2002, 29: 385–394.
- [41] LI W, LUO J, TIAN X, et al. A new strategy for controlling invasive weeds: selecting valuable native plants to defeat them [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11004.
- [42] 彭少麟, 陈宝明, 周婷, 等. 华南森林有害植物的生态控制方法: ZL201410739046.5 [P/OL]. 2017-06-20. <http://pss-system.cnipa.gov.cn/sipopublicsearch/patentsearch/showViewList-jumpToView.shtml>.
- PENG S L, CHEN B M, ZHOU T, et al. Ecological control method for south Chinese forest harmful plants: ZL201410739046.5 [P/OL]. 2017-06-20. <http://pss-system.cnipa.gov.cn/sipopublicsearch/patentsearch/showViewList-jumpToView.shtml>.
- [43] 陈宝明, 彭少麟, 虞依娜, 等. 华南森林外来入侵植物的生态预防方法: ZL201410739087.4 [P/OL]. 2017-09-05. <http://pss-system.cnipa.gov.cn/sipopublicsearch/patentsearch/showViewList-jumpToView.shtml>.
- CHEN B M, PENG S L, YU Y N, et al. Ecological prevention method for alien invasive plants of forests in southern China: ZL201410739087.4 [P/OL]. 2017-09-05. <http://pss-system.cnipa.gov.cn/sipopublicsearch/patentsearch/showViewList-jumpToView.shtml>.
- [44] SHEA K, CHESSON P. Community ecology theory as a framework for biological invasions [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17: 170–176.
- [45] MARTIN L M, WILSEY B J. Native-species seed additions do not shift restored prairie plant communities from exotic to native states [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2014, 15: 297–304.
- [46] CABIN R J, WELLER S G, LORENCE D H, et al. Effects of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest restoration [J]. *Ecological Applications*, 2002, 12: 1595–1610.
- [47] GORNISH E S, BRUSATI E, JOHNSON D W. Practitioner perspectives on using nonnative plants for revegetation [J]. *California Agriculture*, 2016, 70: 194–199.

- [48] SCHUSTER M J, WRAGG P D, REICH P B. Using re-vegetation to suppress invasive plants in grasslands and forests [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55:2362–2373.
- [49] FISICHELLI N A, ABELLA S R, PETERS M, et al. Climate, trees, pests, and weeds: change, uncertainty, and biotic stressors in eastern U. S. national park forests [J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 327: 31–39.
- [50] STEVENS J T, BECKAGE B. Fire effects on demography of the invasive shrub Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) in Florida pine savannas [J]. *Natural Areas Journal*, 2014, 30: 53–63.
- [51] D'ANTONIO C, MEYERSON L A. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis [J]. *Restoration Ecology*, 2002, 10: 703–713.
- [52] WUNDROW E J, CARRILLO J, GABLER C A, et al. Facilitation and competition among invasive plants: a field experiment with alligatorweed and water hyacinth [J]. *PLoS One*, 2012, 7: e48444.
- [53] REN H, JIAN S, LU H, et al. Restoration of mangrove plantations and colonisation by native species in Leizhou Bay, South China [J]. *Ecological Research*, 2008, 23: 401–407.
- [54] ZAN Q, WANG B, WANG Y, et al. Ecological assessment on the introduced *Sonneratia caseolaris* and *S. apetala* at the mangrove forest of Shenzhen Bay, China [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45: 544–551.
- [55] RAY R, GANGULY D, CHOWDHURY C, et al. Carbon sequestration and annual increase of carbon stock in a mangrove forest [J]. *Atmospheric Environment*, 2011, 45: 5016–5024.
- [56] GUGLIELMONE H A, AGNESE A M, NÚÑEZ M, et al. Inhibitory effects of sulphated flavonoids isolated from *Flaveria bidentis* on platelet aggregation [J]. *Thrombosis Research*, 2005, 115: 495–502.
- [57] PENG Y, XU Z, LIU M. Introduction and ecological effects of an exotic mangrove species *Sonneratia apetala* [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2012, 32: 2259–2270.
- [58] PENG Y, CHEN G, TIAN G, et al. Niches of plant populations in mangrove reserve of Qi'ao Island, Pearl River Estuary [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29: 357–361.
- [59] CALDEIRA M C, IBÁÑEZ I, NOGUEIRA C, et al. Direct and indirect effects of tree canopy facilitation in the recruitment of Mediterranean oaks [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2014, 51: 349–358.
- [60] LI J, XIAO T, ZHANG Q, et al. Interactive effect of herbivory and competition on the invasive plant *Mikania micrantha* [J]. *PLoS One*, 2013, 8: e62608.
- [61] REN H, LU H, SHEN W, et al. *Sonneratia apetala* Buch. Ham in the mangrove ecosystems of China: An invasive species or restoration species? [J]. *Ecological Engineering*, 2009, 35: 1243–1248.
- [62] KEANE R M, CRAWLEY M J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2002, 17: 164–170.
- [63] CALLAWAY R M, THELEN G C, RODRIGUEZ A, et al. Soil biota and exotic plant invasion [J]. *Nature*, 2004, 427: 731–733.
- [64] MITCHELL C, POWER A. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens [J]. *Nature*, 2003, 421: 625–627.
- [65] MONTESINOS D, CALLAWAY R M. Soil origin corresponds with variation in growth of an invasive *Centaurea*, but not of non-invasive congeners [J]. *Ecology*, 2020, 101: e03141.
- [66] SMITH L M, REYNOLDS H L. *Euonymus fortunei* dominance over native species may be facilitated by plant-soil feedback [J]. *Plant Ecology*, 2015, 216: 1401–1406.
- [67] BLUMENTHAL D, MITCHELL C E, PYSEK P, et al. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106: 7899–7904.
- [68] GOSS E M, KENDIG A E, ADHIKARI A, et al. Disease in invasive plant populations [J]. *Annual Review of Phytopathology*, 2020, 58: 97–117.
- [69] DIEZ J M, DICKIE I, EDWARDS G, et al. Negative soil feedbacks accumulate over time for non-native plant species [J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 803–809.
- [70] FLORY S L, CLAY K. Pathogen accumulation and long-term dynamics of plant invasions [J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 607–613.
- [71] DAY N J, DUNFIELD K E, ANTUNES P M. Temporal dynamics of plant-soil feedback and root-associated fungal communities over 100 years of invasion by a non-native plant [J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103: 1557–1569.
- [72] WANG R L, DING L W, SUN Q Y, et al. Genome sequence and characterization of a new virus infecting *Mikania micrantha* H. B. K. [J]. *Archives of Virology*, 2008, 153: 1765–1770.
- [73] BECKER R, ULRICH K, BEHRENDT U, et al. Analyzing ash leaf-colonizing fungal communities for their

- biological control of *Hymenoscyphus fraxineus*[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 590944.
- [74] DICKIE I A, BUFFORD J L, COBB R C, et al. The emerging science of linked plant–fungal invasions [J]. *New Phytologist*, 2017, 215: 1314–1332.
- [75] HARNER M J, MUMMEY D L, STANFORD J A, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi enhance spotted knapweed growth across a riparian chronosequence [J]. *Biological Invasions*, 2010, 12: 1481–1490.
- [76] MOORA M, BERGER S, DAVISON J, et al. Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing [J]. *Journal of Biogeography*, 2011, 38: 1305–1317.
- [77] MENZEL A, HEMPEL S, KLOTZ S, et al. Mycorrhizal status helps explain invasion success of alien plant species [J]. *Ecology*, 2017, 98: 92–102.
- [78] POLICELLI N, BRUNS T D, VILGALYS R, et al. Suilloid fungi as global drivers of pine invasions [J]. *New Phytologist*, 2019, 222: 714–725.
- [79] SHAH M A, RESHI Z A, KHASA D P. Arbuscular mycorrhizas: drivers or passengers of alien plant invasion [J]. *The Botanical Review*, 2009, 75: 397–417.
- [80] CHEN E, LIAO H, CHEN B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi are a double-edged sword in plant invasion controlled by phosphorus concentration [J]. *New Phytologist*, 2020, 226: 295–300.
- [81] LIAO H, LUO W, PENG S, et al. Plant diversity, soil biota and resistance to exotic invasion [J]. *Diversity and Distributions*, 2015, 21: 826–835.
- [82] ZHANG Z, LIU Y, BRUNEL C, et al. Evidence for Elton’s diversity–invasibility hypothesis from below-ground [J]. *Ecology*, 2020, 101: e03187.
- [83] CALLAWAY R M, RIDENOUR W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2: 436–443.
- [84] ZHANG Z, LIU Y, YUAN L, et al. Effect of allelopathy on plant performance: a meta-analysis [J]. *Ecology Letters*, 2021, 24(2): 348–362.
- [85] CHEN B M, LIAO H X, CHEN W B, et al. Role of allelopathy in plant invasion and control of invasive plants [J]. *Allelopathy Journal*, 2017, 41: 155–166.
- [86] CHEN B M, PENG S L. Allelopathic potential of native invasive plants: The evidence from southern China [J]. *Allelopathy Journal*, 2018, 43: 43–52.
- [87] CHEN P D, HOU Y P, WEI W, et al. Allelopathic effects of seven common species on the growth of alien invasive plant *Phytolacca americana* [J]. *Allelopathy Journal*, 2019, 47: 195–207.
- [88] NING L, YU F H, van KLEUNEN M. Allelopathy of a native grassland community as a potential mechanism of resistance against invasion by introduced plants [J]. *Biological Invasions*, 2016, 18: 3481–3493.
- [89] ZHAO H B, PENG S L, WU J R, et al. Allelopathic potential of native plants on invasive plant *Mikania micrantha* H B K in South China [J]. *Allelopathy Journal*, 2008, 22: 189–196.
- [90] NOVOA A, GONZÁLEZ L, MORAVCOV L, et al. Effects of soil characteristics, allelopathy and frugivory on establishment of the invasive plant *Carpobrotus edulis* and a co-occurring native, *Malcolmia littorea* [J]. *PLoS One*, 2012, 7: e53166.
- [91] FACELLI J M, PICKETT S T A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure [J]. *The Botanical Review*, 1991, 57: 1–32.
- [92] XIONG S, NILSSON C. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis [J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 984–994.
- [93] MALLIK A U, PELLISSIER F. Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy [J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, 26: 2197–2209.
- [94] METLEN K L, ASCHEHOUG E T, CALLAWAY R M. Competitive outcomes between two exotic invaders are modified by direct and indirect effects of a native conifer [J]. *Oikos*, 2013, 122: 632–640.
- [95] CHEEMA Z A, FAROOQ M. Allelopathy: current trends and future applications [M]. Berlin: Heidelberg Springer, 2013.
- [96] INDERJIT, WEINER J. Plant allelochemical interference or soil chemical ecology? [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2001, 4: 3–12.
- [97] YU N X, LI C W, ZHU P, et al. Allelopathic effects of *Robinia pseudoacacia* and *Quercus acutissima* on the exotic plant *Rhus typhina* in Shandong Peninsula [J]. *Allelopathy Journal*, 2019, 47: 181–193.
- [98] LIU J G, LIAO H X, CHEN B M, et al. Do phenolic acids in forest soil resist the exotic plant invasion? [J]. *Allelopathy Journal*, 2017, 41: 167–176.
- [99] LIU J G, CHEN B M, PENG S L. Abscisic acid contributes to the invasion resistance of native forest community [J]. *Allelopathy Journal*, 2015, 36: 247–256.
- [100] ZHENG J, OU Q J, ZHANG T J, et al. Can allelopathy be used to efficiently resist the invasion of exotic plants in subtropical forests? [J]. *Bioinvasions Records*, 2019, 8: 487–499.

- [101] ADOMAKO M O, NING L, TANG M, et al. Diversity- and density-mediated allelopathic effects of resident plant communities on invasion by an exotic plant [J]. *Plant and Soil*, 2019, 440: 581-592.
- [102] DAEHLER C. Performance comparisons between co-occurring native and alien invasive plants : implications for conservation and restoration [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2003, 34: 183-211.
- [103] WILLIAMSON J, HARRISON S. Biotic and abiotic limits to the spread of exotic revegetation species [J]. *Ecological Applications*, 2002, 12: 40-51.
- [104] EHRENFELD J G. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes [J]. *Ecosystems*, 2003, 6: 503-523.
- [105] LEE M R, FLORY S L, PHILLIPS R P. Positive feedbacks to growth of an invasive grass through alteration of nitrogen cycling [J]. *Oecologia*, 2012, 170: 457-465.
- [106] ESCHEN R, MORTIMER S R, LAWSON C S, et al. Carbon addition alters vegetation composition on ex-arable fields [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44: 95-104.
- [107] PROBER S M, THIELE K R, LUNT I D, et al. Restoring ecological function in temperate grassy woodlands: manipulating soil nutrients, exotic annuals and native perennial grasses through carbon supplements and spring burns [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2005, 42: 1073-1085.
- [108] PERRY L G, BLUMENTHAL D M, MONACO T A, et al. Immobilizing nitrogen to control plant invasion [J]. *Oecologia*, 2010, 163: 13-24.
- [109] WALKER B, SALT D. 弹性思维——不断变化的世界中社会-生态体系的可持续性[M]. 彭少麟, 等译. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [110] MARTIN P H, CANHAM C D, MARKS P L. Why forests appear resistant to exotic plant invasions: intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2009, 7: 142-149.
- [111] HUEBNER C D. Establishment of an invasive grass in closed-canopy deciduous forests across local and regional environmental gradients [J]. *Biological Invasions*, 2010, 12: 2069-2080.
- [112] PHILLIPS-MAO L, LARSON D L, JORDAN N R, et al. Effects of native herbs and light on garlic mustard (*Alliaria petiolata*) invasion [J]. *Invasive Plant Science and Management*, 2014, 7: 540.
- [113] STANDISH R. The ecological impact and control of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* in lowland forest remnants [D]. New Zealand: Massey University, 2001.
- [114] CHEN L Y, PENG S L, LI J, et al. Competitive control of an exotic mangrove species: restoration of native mangrove forests by altering light availability [J]. *Restoration Ecology*, 2013, 21: 215-223.
- [115] LEICHT S A, SILANDER J A. Differential responses of invasive *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) and native *C. scandens* to changes in light quality [J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93: 972-977.
- [116] MATLAGA D P, QUINN L D, DAVIS A S, et al. Light response of native and introduced *Miscanthus sinensis* seedlings [J]. *Invasive Plant Science Management*, 2012, 5: 363-374.
- [117] ZHOU T, LIU S C, FENG Z L, et al. Use of exotic plants to control *Spartina alterniflora* invasion and promote mangrove restoration [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12980.

(责任编辑 张 冰)