

DOI: 10.20103/j.stxb.202407141641

齐宇涵, 赵梦欣, 谭鑫源, 张涵, 刘明超, 曲波, 冯玉龙, 刘万学. 入侵植物-土壤反馈作用: 驱动机制、多维尺度研究进展与展望. 生态学报, 2025, 45(17): - .

Qi Y H, Zhao M X, Tan X Y, Zhang H, Liu M C, Qu B, Feng Y L, Liu W X. Invasive plant-soil feedback: driving mechanisms, multidimensional scale research progress, and prospects. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(17): - .

入侵植物-土壤反馈作用: 驱动机制、多维尺度研究进展与展望

齐宇涵^{1,2}, 赵梦欣¹, 谭鑫源¹, 张涵¹, 刘明超², 曲波², 冯玉龙², 刘万学^{1,*}

1 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害综合治理全国重点实验室, 农业农村部外来入侵生物防控重点实验室, 北京 100193

2 沈阳农业大学, 生物科学技术学院, 辽宁省全球变化与生物入侵重点实验室, 沈阳 110161

摘要: 入侵植物-土壤反馈是指外来植物通过改变入侵地土壤理化性质及生物学特性, 形成影响自身生长的循环机制, 从而改变本地植物群落结构和生态系统功能。基于近几年国内外研究现状, 探明了入侵植物-土壤反馈作用的主要驱动因素, 包括: 入侵植物本身生物学特性(如凋落物和根系分泌物)、土壤特性(理化性质和微生物特性)、多营养级调控以及其他非生物因素。当前研究重点揭示了土壤微生物是入侵植物-土壤反馈过程中最关键的调控因素, 土传专性病原菌或共生菌在新环境中的作用可能被本地微生物减弱或中和。入侵植物-土壤反馈前沿研究已在不同时间、空间尺度和环境梯度下取得实质性进展, 但多维尺度联合分析是当前及未来发展的关键趋势和新视角。针对入侵植物-土壤反馈研究现状提出 7 个方面的挑战与展望, 期望为入侵植物-土壤反馈作用的进一步研究提供参考方向。

关键词: 植物入侵; 入侵植物-土壤反馈; 土壤微生物; 不同尺度

Invasive plant-soil feedback: driving mechanisms, multidimensional scale research progress, and prospects

QI Yuhan^{1,2}, ZHAO Mengxin¹, TAN Xinyuan¹, ZHANG Han¹, LIU Mingchao², QU Bo², FENG Yulong², LIU Wanxue^{1,*}

1 State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Key Laboratory for Prevention and Control of Invasive Alien Species of Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China

2 Key Laboratory of Global Change and Biological Invasion of Liaoning Province, College of Bioscience and Biotechnology, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

Abstract: Invasive plant-soil feedback refers to the process by which alien plants alter the physicochemical and biological properties of the invaded soil, thereby creating a feedback loop that affects their own growth and subsequently changes the structure of native plant communities and ecosystem functions. Based on recent research, the key drivers of invasive plant-soil feedback have been identified, including the biological characteristics of invasive plants (e.g., litter and root exudates), soil properties (physicochemical and microbial characteristics), multi-trophic interactions, and other abiotic factors. Current research emphasizes that soil microorganisms are the most critical regulatory factors in the invasive plant-soil feedback process. The roles of soil-borne specialist pathogens or symbiotic microbes in the new environment may be diminished or neutralized by native microorganisms. Substantial progress has been made in the cutting-edge research of

基金项目: 国家重点研发计划项目(2024YFC2607600); 国家重点研发计划项目(2024YFC2607700); 中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ZDRW202505); 中国农业科学院科技创新工程(caasx-2022-2025-IAS)

收稿日期: 2024-07-14; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuwanxue@caas.cn

invasive plant-soil feedback across different temporal and spatial scales and environmental gradients. However, the integration of multi-dimensional scales is a key trend and new perspective. Based on the current research status of invasive plant-soil feedback, seven challenges and prospects have been proposed, aiming to provide reference directions for further research.

Key Words: plant invasion; invasive plant-soil feedback; soil microbes; different scales

1 入侵和植物-土壤反馈的关系

植物入侵是指物种从原产地迁移到新环境并成功定殖、扩散,进而影响当地生态系统的稳定性、生态安全和社会经济发展^[1]。入侵植物破坏景观完整性,导致生态系统功能紊乱,降低生物多样性^[2]。植物在生长和繁殖过程中持续影响土壤的物理化学性质和生物类群,由植物驱动的土壤生物和非生物特性的改变会反作用于植物生长繁殖,形成“植物-土壤反馈”^[3],这种反馈既参与生态系统自我调节,也影响生物多样性和群落结构。植物入侵改变土壤养分、结构^[4]和微生物群落^[5],而土壤环境的变化又会影响入侵植物的生长和扩散,甚至导致入侵熔断(Invasion meltdown)现象——即先入侵物种改变土壤微生物或养分条件,为后续入侵者创造有利环境,导致生态系统崩溃的链式反应^[6]。入侵植物驱动的土壤特性的改变也会干扰和紊乱土壤生物群落与本地植物的相互作用,从而进一步加强入侵植物在新环境的竞争力和威胁性(图1)。植物-土壤反馈在植物入侵中具有重要作用,相关研究有助于揭示入侵机制、预判入侵风险,并为筛选抑制入侵植物的土壤微生物或引入天敌提供依据。

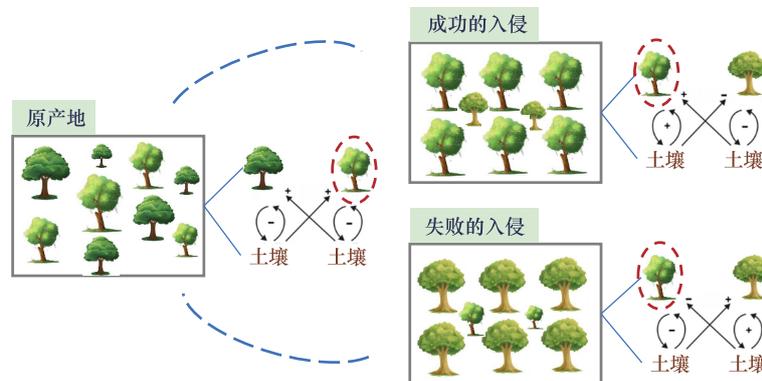


图1 入侵和植物-土壤反馈的关系机制

Fig.1 Mechanism of relationship between invasion and plant-soil feedback

植物-土壤反馈在原产地和不同外来环境中表现不同。在原产地,同种植物-土壤间呈负反馈(“-”号),异种呈正反馈(“+”号);红色线圈物种代表该物种被引入到新的环境;当被引入物种相对于本地物种为正反馈(“+”号)时,入侵成功;当被引入物种相对于本地物种为负反馈(“-”号)时,可能导致不成功的定殖和入侵

近年来,植物-土壤反馈研究在非入侵植物中已形成较完整的理论框架,例如明确了土壤微生物通过根系分泌物调控植物竞争关系的机制、揭示了禾草与非禾草功能群的演替过程、量化了其对生态系统碳氮循环的贡献等^[7-8]。然而,入侵植物与土壤的互作机制研究仍缺乏系统性,当前成果多为单一物种或特定生境的案例(如紫茎泽兰提升土壤硝态氮、红毛草改变菌根真菌群落、互花米草增加有机碳储量等^[9-12]),尚未形成跨物种、跨生态系统的普适性理论。因此,本文旨在全面厘清入侵植物与土壤反馈的关系及最新进展。当前研究面临诸多挑战,例如根际微生物群落的异同及其生态作用、微生物遗传变异与功能性状的跨尺度影响、种间竞争与互作的叠加效应、微生物扩散限制与功能分异、植物-微生物互作的直接与间接效应解耦,以及本地专

性共生体的入侵抑制潜力等。未来研究需围绕这些挑战展开,结合微观(基因/代谢功能)和宏观(群落/生态系统)尺度,运用分子生态学(如宏基因组/代谢组)、生态模型(如动态系统模型)和可控实验系统(如人工气候室梯度实验),深入解析入侵植物与土壤反馈的复杂关系,为入侵生态学研究 and 生态防治提供科学依据。

2 入侵植物-土壤反馈作用的主要驱动因素

2.1 入侵植物特性

入侵植物能够在新的环境中快速建立种群并获得竞争优势的一个重要原因是其具有干扰本地植物与土壤生物相互作用的特性。具体作用过程包括调控凋落物输入和调节根系分泌^[13-14]。与非入侵植物凋落物相比,入侵植物凋落物的有机物种类和数量更多、氮磷钾等营养物质更丰富、有机物质分解速度更快和影响范围更广^[15]。凋落物输入量的变化可影响土壤理化特性(水分,pH等)和生物群落^[16-17],作为反馈,分解者和微生物等可通过捕食或刺激微生物新陈代谢等途径释放有机物养分,增加植物的养分供应^[18]。植物活根为微生物提供碳源,但同时与之竞争养分和水分^[19]。入侵植物具有不同于本地植物的根组织和根分泌物(化感物质),因此对入侵地土壤生物群落产生显著的根际效应^[20]。入侵植物根分泌物含有独特有机酸、化学物质和激素,影响根际土壤微生物群落结构并改变养分循环,甚至分泌可能对土壤微生物有害的酚类、黄酮类化合物^[21],这加速了植物入侵进程(图2)。

研究表明,入侵植物凋落物驱动的植物-土壤反馈通常是正向的,而根际效应驱动的植物-土壤反馈(即对土壤生物群落的生物量和丰富度影响)有正有负^[22]。这表明,研究对象和研究尺度不同,植物入侵对土壤生物群落带来的影响并不一致^[23]。入侵植物的凋落物和根际效应可能会对特定物种或营养群的土壤环境和生物群落产生不同甚至截然相反的影响,从而加大了对入侵植物-土壤反馈作用机制探索的难度。

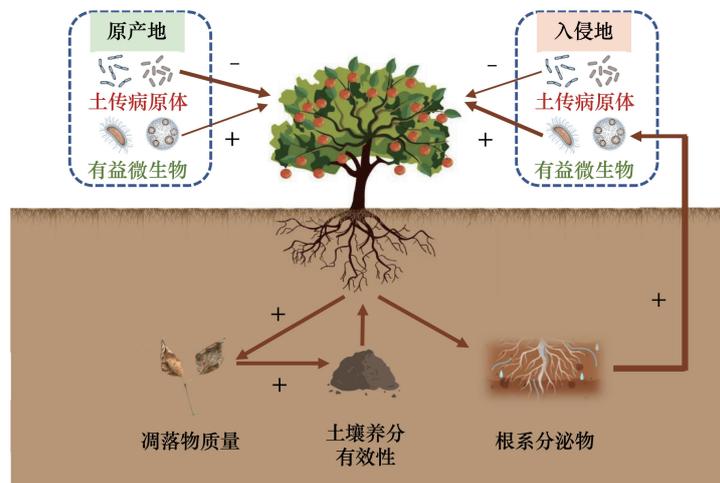


图2 地上地下凋落物和根系分泌物影响入侵植物-土壤反馈作用的机制

Fig.2 Mechanism of aboveground and belowground litter and root exudates on the invasive plant-soil feedback

箭头粗细代表作用强弱;“+”代表正反馈,“-”代表负反馈

2.2 土壤理化性质

入侵植物的活性有机物或凋落物在分解时释放氮、磷和钾等养分,补充了土壤养分含量和化学物质^[2]。与本地植物相比,入侵植物往往具有较高生长速度、较强繁殖能力和较大生物量,对土壤营养物质需求相对更高,养分利用策略更为多样,这被迫加速了入侵地的土壤物质循环^[24]。入侵植物对土壤物质循环的影响可正可负。多数情况下,入侵植物为土壤提供更多有机物^[25],同时,其也得到了更多土壤氮元素^[26],加之“逃离”了专性病原微生物(符合“天敌逃逸假说”),入侵植物能够在短时间内成功定殖并大范围扩散,形成正反馈^[27]。但是,少数入侵植物,如虎杖(*Fallopia japonica*),由于自身碳氮比过高,其凋落物的降解速率仅为本地

植物的四分之一,呈负的植物-土壤反馈^[28]。此外,入侵植物的大量凋落物还可能干扰土壤物理性质——改变土壤酸碱度、增加土壤容重、减弱土壤透气性等,造成土壤物理结构恶化^[29]。这可能是由于入侵植物到达新环境后,具有内禀优势和增强的竞争能力,成功排挤本地植物且形成单一优势群落,使得其根系分布单一,根系活力下降,从而使土壤结构日益紧实^[30]。同时,随着入侵阶段的推进,整个群落植物物种丰富度降低,富含有机物的凋落物减少,使土壤结构改善欠佳。

2.3 土壤微生物

土壤微生物包括细菌、古菌、病毒、真菌和原生动物等,是入侵植物-土壤反馈过程的最主要驱动因素^[31]。土壤中的病原、共生和腐生微生物与入侵植物产生密切互作关系(图3),影响入侵成功和生态适应性。

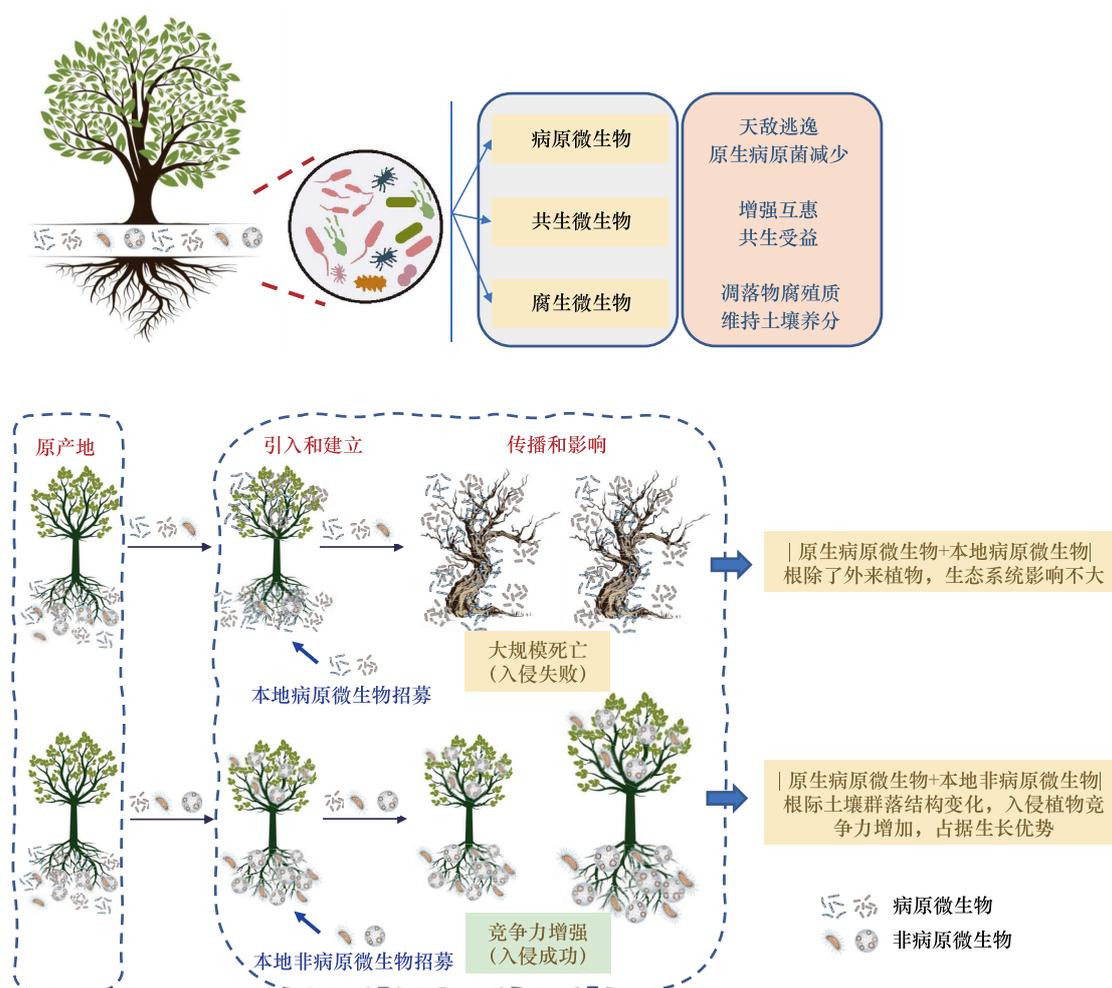


图3 影响入侵植物-土壤反馈作用的主要土壤微生物种类及作用和原产地病原微生物对新环境中入侵植物-土壤反馈过程的实际影响

Fig.3 Key soil microbial groups and their roles in invasive plant-soil feedback, and the actual impact of native pathogens on the invasive plant-soil feedback process in the new environment

病原微生物是指寄生在宿主植物表面或内部,通过侵入植物组织或分泌毒素等途径引发植物疾病,最终导致群落丰富度降低、群落遗传结构和演替方向改变等生态后果^[32]。病原微生物能够调控植物-土壤反馈关系是因为其具有宿主特异性^[33],根据宿主植物类型可将其划分为专性病原微生物和广谱病原微生物。在入侵生态学中,“天敌逃逸假说”主张入侵植物在新环境中缺乏专性病原微生物,因降低防御成本而能够获得竞争优势^[4],但是,“本地病原菌积累假说”则认为,随着入侵推进,入侵植物在入侵地不可避免积累本地病原菌,从而减弱入侵植物的竞争力,限制其定殖和扩散^[34]。因此,病原微生物对入侵植物-土壤反馈过程的实际

影响应该被量化为因缺少原产地专性病原微生物带来的正反馈效应与因积累入侵地广谱病原微生物带来的负反馈效应的差值^[35]。

共生微生物是调控入侵植物-土壤反馈关系的另一关键角色^[36]。对于大多数陆生入侵植物,其共生土壤微生物分为根际和叶际共生微生物。入侵植物与其共生微生物形成协同作用紧密、相互依存的有机体^[37],二者的互作关系衍生出“共生退化/进化假说”^[38]。一般情况下,共生微生物具有帮助入侵植物提高养分、调节根系分泌物(化感物质)、改变土壤物质循环和调整激素水平,从而提高抗逆性等功能^[39-40],其中,菌根真菌(Mycorrhizal Fungi)、根瘤菌和固氮细菌对促进成功入侵的贡献最为重要^[41-43]。然而,在营养丰裕的生境中,共生关系未必总是显著^[44]。此外,为争取竞争优势,入侵植物还可通过分泌化感抗菌物质等间接途径干扰本地植物与其共生微生物的关系^[45]。同时,在一定程度上,入侵植物也会受到本地植物与其长期共生的专性共生体的抑制作用^[46]。

腐生微生物是指利用植物提供的有机碳源,可为植物提供无机营养物质的微生物类群^[47]。土壤腐生微生物在入侵植物-土壤反馈过程中往往带来积极作用,这是因为入侵植物通常具有比本地植物更大的生物量和较强的凋落物,提高了土壤腐生微生物行使分解有机物功能的占比,增加了氮转化率和土壤氮有效性,从而进一步促进了土壤为入侵植物提供更多氮元素^[15,48]。其与上文两类微生物不同之处在于:1)腐生微生物的结构与功能取决于土壤有机物质成分,而不是对寄主的依赖^[49];2)腐生微生物类群广泛存在于各类型土壤中且功能重叠^[50],这确保了入侵植物在新生境中具备实现特定功能的基础条件。此外,随着入侵的加剧,为了迎合更快速的物质循环和与本地植物不同成分的凋落物,土壤腐生微生物群落出现一定程度的特异性进化^[51-52],同时,特异性进化后的腐生微生物会被作为“土壤遗产”(指在自然生态系统中,土壤通过演替过程积累的生物和非生物特征,这些特征反映植物与土壤的历史相互作用,并对后续植物生长和生态系统演变产生持续影响)继续驱动甚至降低后续植物群落的结构和功能多样性^[53],这进一步解释了“入侵植物在原产地长期维持低密度状态,而在新区域呈现高密度单一种群”^[54]这一现象。

2.4 跨营养级的级联效应

在长期演替的进程中,本地生态系统的物种间已形成稳固的营养关系,而入侵植物的大规模定殖会直接或间接作用于土壤生物、本地植物、植食性天敌昆虫和天敌的天敌(寄生性和捕食性昆虫等),进而打破上述关系。入侵植物-土壤反馈会通过三种方式(三级调控)沿食物链影响不同营养级(生产者、初级消费者和次级消费者)之间的互作关系(图4)。第一种方式是通过改变土壤成分,直接影响本地植物(生产者)的营养物质吸收^[55],进而入侵成功。第二种方式是通过调控其在土壤中释放的次生代谢产物,吸引或驱避土壤本地植食性昆虫(初级消费者)^[56]。若吸引,入侵植物并不适合作为其寄主,或无法为其提供足够营养物质,这使土壤本地植食性昆虫取食入侵植物附近的本地植物;若趋避,将加大大本地植物对植食性昆虫的防御压力,本地植物病原菌易感性增加,进而入侵成功^[57]。第三种方式是通过“植物-昆虫-天敌”的化学通讯网络间接调控第三营养级的捕食者和寄生者(次级消费者)^[58],比如为之提供食物来源和庇护地等,从而控制植食性昆虫大规模暴发,进而入侵成功。

2.5 其他非生物因素

除土壤理化性质外,全球变化引发的非生物因素改变(如气候变暖、极端水分、大气氮沉降、低光照等)显著影响入侵植物-土壤反馈进程^[59]。气候变暖延长入侵植物生长季,促进有机质输入土壤,提高土壤微生物活性,加剧入侵^[60]。在干旱胁迫下,土壤水分含量相应减少,入侵植物需要调整自身生物量配比,把生长中心移向地下根部,加强对水分的汲取^[61],形成正反馈。然而,有研究表明本地 C4 植物比入侵 C4 植物与土壤的正反馈更显著,这是因为二者相比之下,入侵植物具有更快的生长速率和更短的生长周期,这导致它们必需消耗更多的水分和营养物质支持其生长发育^[62]。不合理的农业活动(如毁林造田、过量施用化肥)增加大气氮沉降速率,提高土壤氮含量,加快入侵植物生长速率并降低根冠比,增强其竞争优势^[63]。在森林生态系统中,林分郁闭,入侵植物将其在土壤中获取的氮更多地分配给叶片以提供光合作用^[64],光作为环境信号驱动入侵

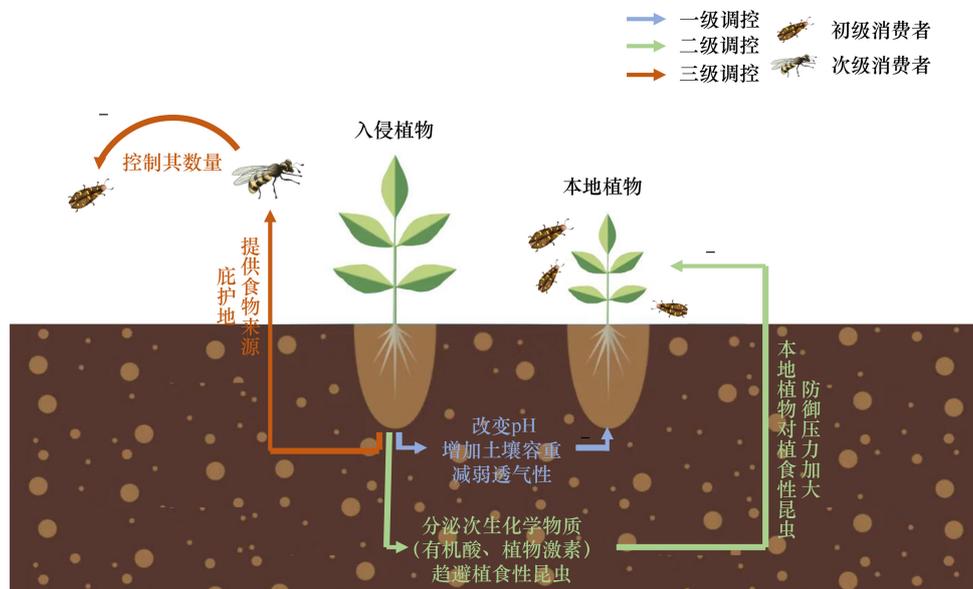


图4 入侵植物-土壤反馈与跨营养级的级联效应机制

Fig.4 Mechanism of invasive plant-soil feedback and cross-trophic cascading effects

“+”代表正反馈，“-”代表负反馈

植物-土壤反馈。

3 不同尺度的入侵植物-土壤反馈作用

3.1 时间尺度

短期的入侵植物-土壤反馈可能表现为入侵植物影响土壤微生物、化学物质和养分循环等,但是,短暂影响不足以改变土壤基本特性和生态功能^[65],长时间尺度的研究更好地揭示入侵植物-土壤反馈的本质和机制。长时间尺度的入侵植物-土壤反馈与物种演替相互影响。演替早期本地植物容易招募和积累土壤病原体和食根系微生物,由于入侵植物与两类微生物没有共同进化史,对其防御机制可能不如本地植物有效,形成负的入侵植物-土壤反馈^[66];反之同样,当入侵植物到达新环境后,由于天敌(如特定的食草动物、病原体等)不存在或数量显著减少,形成天敌逃逸现象。减少的生物压力使入侵植物占据竞争优势,招募有利于其自身生长的土壤共生菌或有机质分解者,呈正的入侵植物-土壤反馈,同时一定程度上减缓了演替速度^[67]。然而,当前研究对入侵现象的判断往往忽略基于时间尺度的物种演替,限制对入侵植物-土壤互作关系的探索,也限制对土壤遗产的推断^[68]。长期演替的自然生态系统会积累植物群落的土壤遗产,而经典的“两阶段”植物-土壤反馈实验具有土壤驯化时间短这一明显缺点,无法模拟连续时间尺度下土壤性质和生物区系进化的动态变化^[69],导致对反馈强度的错误估计。此外,由于凋落物被微生物分解后改变土壤养分循环,因此由凋落物驱动的入侵植物-土壤反馈可能会对演替轨迹产生更深远、更持久的影响^[70],即与由活体植物驱动的入侵植物-土壤反馈相比,由凋落物驱动的入侵植物-土壤反馈在不同时间尺度上发挥的作用可能变动幅度更大。同时,较长时间尺度的气候变化(全球变暖、极端事件)和人类活动可能会致使地上植物和地下土壤微生物物候不再一致,最终导致入侵植物群落、本土植物群落和土壤生物的越冬阈值和抗性能力等不相同^[71]。

3.2 空间尺度

同种入侵植物不同地理种群的根际土壤微生物组成有所差异,且该差异随空间尺度的增大而变大。纬度和海拔梯度对入侵植物-土壤反馈作用有显著的影响。

纬度对入侵植物-土壤反馈作用影响显著,但这种影响具有一定的物种特异性。大量研究已经证实,从高纬度(两极)到低纬度(赤道)物种多样性逐渐增加^[72-73],然而,这一理论并不完全契合于由入侵植物驱动的

土壤微生物多样性变化。有研究表明,入侵植物根际土壤真菌群落的物种多样性随纬度升高而降低^[74];但也有研究表明,在北纬 23.25°—36.80° 范围内入侵植物空心莲子草和本地近缘植物莲子草的根际土壤微生物丰富度随纬度升高而显著增加,且土壤微生物对空心莲子草的负反馈作用随纬度升高而减弱,这可能有利于其向高纬度地区扩散^[75]。入侵植物乌桕根际土壤微生物群落的纬度格局呈二次曲线分布,即中纬度地区的微生物丰富度最低^[76]。也有研究发现,入侵植物根际微生物丰富度与纬度无显著相关关系^[77]。因此,在纬度梯度上,不同入侵植物的土壤微生物群落结构具有特异性。此外,纬度还可以通过调控入侵植物与植食性动物和微生物等多营养级互作水平或年均温等非生物因素间接调控入侵植物-土壤反馈过程^[78-80]。

与纬度不同,沿海拔梯度的入侵植物-土壤反馈作用一般呈随海拔升高而正反馈线性减弱的趋势。研究表明,外来入侵植物在低海拔呈现出高的物种多样性和谱系多样性^[81]。较高的物种多样性通常意味着具有更多不同生长习性和根系特征的入侵植物物种的存在,这最终导致更复杂的入侵植物-土壤反馈作用^[82]。谱系多样性意味着入侵植物的特异性功能不同,如一些谱系的入侵植物可能具有更强的化感作用,影响土壤生物群落结构和功能;另一些谱系的入侵植物可能具有更高的氮固定能力,可转换氮形态利用和改变土壤氮循环过程。同时,研究认为沿海拔梯度,入侵植物谱系多样性与土壤氨/硝态氮比例($\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$)呈显著负相关关系^[83]。总之,入侵植物-土壤反馈作用沿海拔梯度的趋势并不是沿纬度梯度趋势的简单重复,其更为显著,尤其在低海拔更为聚集^[84]。

3.3 环境梯度

入侵植物-土壤反馈作用在环境梯度上的机制研究是其基于时空尺度研究的必然发展。环境梯度的独特之处在于它反映了入侵植物-土壤在时间和空间尺度上相互作用的非生物(资源可用性、环境胁迫等)和生物(竞争、捕食和寄生等)条件的变化,这些变化能够单独和协同影响反馈的方向和强度^[85-88]。在资源可利用性较低的环境中(如贫瘠土壤或干旱环境),入侵植物通常会采用快速生长策略,即倾向于将资源优先分配到自身的快速生长和繁殖中,以增强自身竞争能力,而不是与土壤微生物共享资源或建立共生关系。因此,在这种情况下,入侵植物往往会表现出负向的植物-土壤反馈。资源可利用性的增加通常伴随自然或人为扰动,高强度扰动事件为入侵植物提供种群增长和扩大定殖的机会^[89];同时,在资源丰富的环境中,入侵植物可能会通过改良土壤条件、利用化感物质吸引和支持有益微生物的生长等方式来建立优势地位^[90],形成一个快速循环的正向入侵植物-土壤反馈系统,这一机制符合并验证了“环境异质性假说”、“资源波动假说”和“空余生态位假说”^[91]。

环境中生物相互作用的变化也影响入侵植物-土壤反馈作用的强度。研究发现,在相同且充足光照条件下,当有竞争力更强的不同种入侵植物存在时,原入侵植物-土壤的正向反馈会转变为负向^[92]。但是,对于同种入侵植物,即使是在高密度且存在激烈种内竞争的入侵生境中,由于同种入侵植物通过根际分泌物与凋落物输入对土壤进行了持续性功能驯化^[93],入侵植物-土壤反馈依然呈更为显著的正效应。

4 入侵植物-土壤反馈研究的趋势、挑战和展望

研究多维尺度视角下入侵植物-土壤反馈作用是当前及未来发展的关键趋势(图 5)。目前,对其在时间尺度上如何受空间尺度(如不同纬度和海拔下的土壤类型变化、地面食草动物的存在或移动)和环境梯度(如不同生物和非生物背景)的影响及机制了解有限^[94]。在空间尺度上,入侵植物-土壤反馈研究多关注现象和

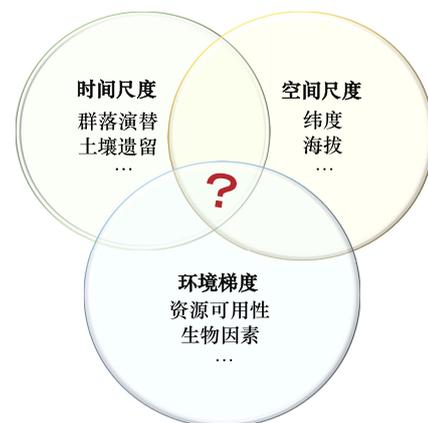


图 5 多维尺度入侵植物-土壤反馈研究是未来发展的关键趋势
Fig.5 Multidimensional scale research on invasive plant-soil feedback as a key trend for future

过程^[95-96],较少结合时间背景^[97],而了解引入时间或土壤遗留时间(指土壤遗产在生态系统中持续存在的时间长度)等因素如何影响土壤群落,对把握入侵植物-土壤反馈作用方向^[98-100]具有重要价值。此外,环境背景(如资源可用性或竞争)也可能在不同空间变化上起作用^[101-102],影响土壤病原体或本地伴生物种对入侵植物-土壤反馈作用的贡献程度。在环境梯度方面,仍需探究入侵植物-土壤反馈作用如何影响不同环境梯度的群落组成和多样性,并借鉴其他尺度的多方面研究来解释长期存在的模式和假说,例如探索区域群落如何在不同时间尺度上聚集等。综上所述,从多维尺度视角开展入侵植物-土壤反馈作用研究,能够更好地揭示外来植物的入侵和适应机制。

随着研究的深入,目前对于入侵植物与土壤相互作用机制的理解不断加深,但是,仍面临诸多方面的挑战,比如:1)入侵植物在原产地和入侵地利用有益根际微生物抵御病原菌的过程是否存在差异,这种“抵御”力量对入侵成功的作用有多大;2)入侵植物根际土壤微生物的种内遗传变异是否影响反馈过程,了解土壤生物的特异性功能性状(如氮循环功能和有机质分解速率等)是否有助于理解更大尺度(跨区域梯度、跨生物群落或跨演替时间)上入侵植物-土壤反馈作用的强度或方向;3)种间竞争和跨营养级级联效应的地上与地下互作机制是协同、拮抗、中和还是其他;4)土壤微生物扩散受限于生存环境和寄主植物类型,这是否对入侵植物-土壤反馈的空间异质性产生影响;5)如何衡量入侵植物对土壤微生物群落结构的直接和间接影响(通过影响土壤理化性质),以及土壤微生物群落结构的直接和间接改变对入侵植物入侵力的贡献;6)目前大部分研究忽视了实际情况下生态环境因素的交互影响;7)与本地植物共生的专性微生物是否可以抑制入侵植物扩张,筛选此类菌群是否有潜力从“根”源上控制入侵。

针对这些挑战,本文提出以下研究展望建议:1)开展跨区域比较研究,结合宏基因组学和病原菌互作实验,解析入侵植物根际微生物群落的功能特征,评估其对入侵成功的权重;2)利用单菌株基因组测序和群落代谢组学,设计跨纬度或演替梯度的野外实验,预测微生物功能对反馈的调控阈值;3)构建多物种竞争实验系统,结合同位素示踪和代谢组学,识别能量传输路径,量化非生物因素与生物互作因素对反馈效应的贡献;4)结合环境DNA测序和功能活性检测,识别关键功能微生物的地理分布,构建模型模拟微生物扩散限制对入侵植物-土壤反馈空间异质性的影响;5)设计实验量化直接和间接效应对入侵植物生长的贡献率,解析土壤微生物群落变化对入侵力的调控路径;6)采用多因子正交实验设计,模拟多因子耦合条件下的反馈效应;7)筛选本地植物共生微生物,验证其对入侵植物根系定殖的抑制效果,开发基于微生物群落的生物防控技术。

尽管入侵植物-土壤反馈研究面临诸多挑战,但也充满潜力。随着高通量测序、遥感技术和人工智能等技术的进步,多模态数据推动入侵植物-土壤反馈作用机制的深入研究。跨学科合作和国际合作将成为未来研究的重要方向,有望取得新的突破。

参考文献(References):

- [1] Foxcroft L C, Pyšek P, Richardson D M, Richardson D M, Genovesi P, MacFadyen S. Plant invasion science in protected areas: progress and priorities. *Biol Invasions*, 2017, 19: 1353-1378.
- [2] Wilcove D S, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 1998, 48(8): 607-615.
- [3] van der Putten W H. Plant-soil feedback as a selective force. *Trends in Ecology & Evolution*, 1997, 12(5): 169-170.
- [4] Haubensak K A, D'Antonio C M, Alexander J. Effects of nitrogen-fixing shrubs in Washington and coastal California. *Weed Technology*, 2004, 18(sp1): 1475-1479.
- [5] Inderjit, van der Putten W H. Impacts of soil microbial communities on exotic plant invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(9): 512-519.
- [6] Zhang Z J, Liu Y J, Brunel C, van Kleunen M. Soil-microorganism-mediated invasional meltdown in plants. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(12): 1612-1621.
- [7] 席念勋, 张原野, 周淑荣. 群落生态学中的植物-土壤反馈研究. *植物生态学报*, 2023, 47(2): 170-182.
- [8] 陈炫铮, 朱耀军, 高居娟, 刘一凡, 王荣, 方涛, 罗芳丽, 薛伟, 于飞海. 植物-土壤反馈时空变异研究进展. *植物生态学报*, 2024, 48

- (8): 955-966.
- [9] Li Y P, Li W T, Li J, Feng Y L. Temporal dynamics of plant-soil feedback and related mechanisms depend on environmental context during invasion processes of a subtropical invader. *Plant and Soil*, 2024, 496(1): 539-554.
- [10] Chen D, van Kleunen M, Wang Y J, Yu F H. Invasive and native plants show different root responses to feedback-mediated soil heterogeneity. *Plant and Soil*, 2024, 494(1): 497-508.
- [11] Han A Y, Huang Q Q. Effects of kinship and integration between adjacent/non-adjacent ramets on the growth and feedback with soil biota in a clonal invader. *Oecologia*, 2024, 206(1): 11-20.
- [12] He Y F, Fan F Y, Zhang Y L, Jia B B, Siemann E, Lu X M. Plant invasion affects litter decomposition differently in native and invasive plant conditioned soils. *Plant and Soil*, 2024: 1-14.
- [13] Dawson W, Schrama M, Austin A. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1211-1218.
- [14] Ricciardi A, Blackburn T M, Carlton J T, Dick J T A, Hulme P E, Iacarella J C, Jeschke J M, Liebhold A M, Lockwood J L, MacIsaac H J, Pyšek P, Richardson D M, Ruiz G M, Simberloff D, Sutherland W J, Wardle D A, Aldridge D C. Invasion science: a horizon scan of emerging challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 2017, 32(6): 464-474.
- [15] Prescott C E, Zuskewitz J M. Invasive plant species and litter decomposition: time to challenge assumptions. *New Phytologist*, 2016, 209(1): 5-7.
- [16] Wolkovich E M, Bolger D T, Holway D A. Complex responses to invasive grass litter by ground arthropods in a Mediterranean scrub ecosystem. *Oecologia*, 2009, 161(4): 697-708.
- [17] Reinhart K O, Tytgat T, Van der Putten W H, Clay K. Virulence of soil-borne pathogens and invasion by *Prunus serotina*. *New Phytologist*, 2010, 186(2): 484-495.
- [18] Wolkovich E M. Nonnative grass litter enhances grazing arthropod assemblages by increasing native shrub growth. *Ecology*, 2010, 91(3): 756-766.
- [19] Bardgett R D, Mommer L, De Vries F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(12): 692-699.
- [20] Coats V C, Rumpfo M E. The rhizosphere microbiota of plant invaders: an overview of recent advances in the microbiomics of invasive plants. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 368.
- [21] Lankau R A. Coevolution between invasive and native plants driven by chemical competition and soil biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(28): 11240-11245.
- [22] Zhang P, Li B, Wu J H, Hu S J. Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2019, 22(1): 200-210.
- [23] Elgersma K J, Ehrenfeld J G, Yu S, Vor T. Legacy effects overwhelm the short-term effects of exotic plant invasion and restoration on soil microbial community structure, enzyme activities, and nitrogen cycling. *Oecologia*, 2011, 167(3): 733-745.
- [24] Yan J F, Wang L, Tsang Y F, Qian L W, Fu X H, Sun Y, Wu P F. Conversion of organic carbon from decayed native and invasive plant litter in Jiuduansha wetland and its implications for SOC formation and sequestration. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(2): 675-689.
- [25] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263-276.
- [26] Hawkes C V, Wren I F, Herman D J, Firestone M K. Plant invasion alters nitrogen cycling by modifying the soil nitrifying community. *Ecology Letters*, 2005, 8(9): 976-985.
- [27] Colautti R I, Ricciardi A, Grigorovich I A, MacIsaac H J. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters*, 2004, 7(8): 721-733.
- [28] Mincheva T, Barni E, Varese G C, Brusa G, Cerabolini B, Siniscalco C. Litter quality, decomposition rates and saprotrophic mycoflora in *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene and in adjacent native grassland vegetation. *Acta Oecologica*, 2014, 54: 29-35.
- [29] 朱金方, 柳晓燕, 李俊生, 李飞飞, 赵彩云. 不同入侵程度下飞机草对喀斯特地区土壤理化性质的影响. *生态学报*, 2021, 41(24): 9630-9636.
- [30] Araya T, Mlahlwa A V, Elbasit M A M A, Newete S W. The impact of *Tamarix* invasion on the soil physicochemical properties. *Scientific Reports*, 2022, 12: 5750.
- [31] Klironomos J N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature*, 2002, 417(6884): 67-70.
- [32] Banerjee S, van der Heijden M G A. Soil microbiomes and one health. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 21(1): 6-20.
- [33] Wang Y, Pruijt R N, Nürnberger T, Wang Y C. Evasion of plant immunity by microbial pathogens. *Nature Reviews Microbiology*, 2022, 20(8): 449-464.
- [34] Flory S L, Clay K. Pathogen accumulation and long-term dynamics of plant invasions. *Journal of Ecology*, 2013, 101(3): 607-613.
- [35] Allison S D. Cheaters, diffusion and nutrients constrain decomposition by microbial enzymes in spatially structured environments. *Ecology Letters*, 2005, 8: 626-635.

- [36] Stinson K A, Campbell S A, Powell J R, Wolfe B E, Callaway R M, Thelen G C, Hallett S G, Prati D, Klironomos J N. Invasive plant suppresses the growth of native tree seedlings by disrupting belowground mutualisms. *PLoS Biology*, 2006, 4(5): e140.
- [37] Berendsen R L, Pieterse C M J, Bakker P A H M. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(8): 478-486.
- [38] Andonian K, Hierro J L, Khetsuriani L, Becerra P I, Janoyan G, Villareal D, Cavieres L A, Fox L R, Callaway R M. Geographic mosaics of plant-soil microbe interactions in a global plant invasion. *Journal of Biogeography*, 2012, 39(3): 600-608.
- [39] Tian B L, Pei Y C, Huang W, Ding J Q, Siemann E. Increasing flavonoid concentrations in root exudates enhance associations between arbuscular mycorrhizal fungi and an invasive plant. *The ISME Journal*, 2021, 15(7): 1919-1930.
- [40] Yu H W, He Y Y, Zhang W, Chen L, Zhang J L, Zhang X B, Dawson W, Ding J Q. Greater chemical signaling in root exudates enhances soil mutualistic associations in invasive plants compared to natives. *New Phytologist*, 2022, 236(3): 1140-1153.
- [41] Wipf D, Krajinski F, van Tuinen D, Recorbet G, Courty P E. Trading on the arbuscular mycorrhiza market: from arbuscules to common mycorrhizal networks. *New Phytologist*, 2019, 223(3): 1127-1142.
- [42] Frew A, Powell J R, Johnson S N. Aboveground resource allocation in response to root herbivory as affected by the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil*, 2020, 447(1): 463-473.
- [43] Lv C H, Wang C K, Cai A D, Zhou Z H. Global magnitude of rhizosphere effects on soil microbial communities and carbon cycling in natural terrestrial ecosystems. *Science of The Total Environment*, 2023, 856(Pt 1): 158961.
- [44] Mathis K A, Bronstein J L. Our current understanding of commensalism. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2020, 51: 167-189.
- [45] Inderjit, Simberloff D, Kaur H, Kalisz S, Bezemer T M. Novel chemicals engender myriad invasion mechanisms. *New Phytologist*, 2021, 232(3): 1184-1200.
- [46] Afkhami M E, Strauss S Y. Native fungal endophytes suppress an exotic dominant and increase plant diversity over small and large spatial scales. *Ecology*, 2016, 97(5): 1159-1169.
- [47] Bani A, Pioli S, Ventura M, Panzacchi P, Borruso L, Tognetti R, Tonon G, Brusetti L. The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood. *Applied Soil Ecology*, 2018, 126: 75-84.
- [48] Yu H X, Le Roux J J, Jiang Z Y, Sun F, Peng C L, Li W H. Soil nitrogen dynamics and competition during plant invasion: insights from *Mikania micrantha* invasions in China. *New Phytologist*, 2021, 229(6): 3440-3452.
- [49] Wardle D A, Bardgett R D, Klironomos J N, Setälä H, van der Putten W H, Wall D H. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 2004, 304(5677): 1629-1633.
- [50] Santoyo G. How plants recruit their microbiome? New insights into beneficial interactions. *Journal of Advanced Research*, 2022, 40: 45-58.
- [51] Vanderhoeven S, Dassonville N, Meerts P. Increased Topsoil Mineral Nutrient Concentrations Under exotic invasive plants in Belgium. *Plant and Soil*, 2005, 275(1): 169-179.
- [52] Wolfe B E, Klironomos J N. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience*, 2005, 55(6): 477.
- [53] Elgersma K J, Yu S, Vor T, Ehrenfeld J G. Microbial-mediated feedbacks of leaf litter on invasive plant growth and interspecific competition. *Plant and Soil*, 2012, 356(1): 341-355.
- [54] Huang Q Q, van Kleunen M, Liu Y J. Plant invasion resistance due to 2D native diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 2025, 40(5): 436-438.
- [55] Chen B M, Peng S L, Ni G Y. Effects of the invasive plant *Mikania micrantha* H.B.K. on soil nitrogen availability through allelopathy in South China. *Biological Invasions*, 2009, 11(6): 1291-1299.
- [56] Rai P K. What makes the plant invasion possible? Paradigm of invasion mechanisms, theories and attributes. *Environmental Skeptics and Critics*, 2015, 4(2): 36-66.
- [57] Gossner M M, Beenken L, Arend K, Begerow D, Peršoh D. Insect herbivory facilitates the establishment of an invasive plant pathogen. *ISME Communications*, 2021, 1: 6.
- [58] Harvey J A, Bukovinsky T, van der Putten W H. Interactions between invasive plants and insect herbivores: a plea for a multitrophic perspective. *Biological Conservation*, 2010, 143(10): 2251-2259.
- [59] Vilà M, Corbin J D, Dukes J S, Pino J, Smith S D. Linking plant invasions to global environmental change//*Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2007: 93-102.
- [60] Bradley B A, Blumenthal D M, Wilcove D S, Ziska L H. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25(5): 310-318.
- [61] Mircea D M, Calone R, Estrelles E, Soriano P, Sestras R E, Boscaiu M, Sestras A F, Vicente O. Responses of different invasive and non-invasive ornamental plants to water stress during seed germination and vegetative growth. *Scientific Reports*, 2023, 13: 13281.

- [62] Alpert P, Bone E, Holzapfel C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(1): 52-66.
- [63] Castro-Díez P, Godoy O, Alonso A, Gallardo A, Saldaña A. What explains variation in the impacts of exotic plant invasions on the nitrogen cycle? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 2014, 17(1): 1-12.
- [64] Feng Y-L, Li Y-P, Wang R-F, Callaway R M, Valiente-Banuet A, Inderjit. A quicker return energy-use strategy by populations of a subtropical invader in the non-native range: a potential mechanism for the evolution of increased competitive ability. *Journal of Ecology*, 2011, 99(5): 1116-1123.
- [65] Meng Y N, Li S P, Wang S P, Meiners S J, Jiang L. Scale-dependent changes in ecosystem temporal stability over six decades of succession. *Science Advances*, 2023, 9(40): eadi1279.
- [66] Catford J A, Daehler C C, Murphy H T, Sheppard A W, Hardesty B D, Westcott D A, Rejmánek M, Bellingham P J, Pergl J, Horvitz C C, Hulme P E. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14(3): 231-241.
- [67] Kardol P, Bezemer T M, van der Putten W H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecology Letters*, 2006, 9(9): 1080-1088.
- [68] Bezemer T M, Jing J Y, Tanja Bakx-Schotman J M, Bijleveld E J, Kardol P. Plant competition alters the temporal dynamics of plant-soil feedbacks. *Journal of Ecology*, 2018, 106(6): 2287-2300.
- [69] Kulmatiski A, Beard K H, Stevens J R, Cobbold S M. Plant-soil feedbacks: a meta-analytical review. *Ecology Letters*, 2008, 11(9): 980-992.
- [70] Manrubia M, van der Putten W H, Weser C, Veen C G F. Rhizosphere and litter feedbacks to range-expanding plant species and related natives. *Journal of Ecology*, 2020, 108(1): 353-365.
- [71] Nissan A, Alcolombri U, Peleg N, Galili N, Jimenez-Martinez J, Molnar P, Holzner M. Global warming accelerates soil heterotrophic respiration. *Nature Communications*, 2023, 14: 3452.
- [72] Saupe E E, Myers C E, Townsend Peterson A, Soberón J, Singarayer J, Valdes P, Qiao H J. Spatio-temporal climate change contributes to latitudinal diversity gradients. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(10): 1419-1429.
- [73] Lawrence E R, Fraser D J, McGill B. Latitudinal biodiversity gradients at three levels: Linking species richness, population richness and genetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(5): 770-788.
- [74] Dirzo R, Raven P H. Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 2003, 28: 137-167.
- [75] 唐雪飞. 土壤生物对喜旱莲子草入侵的调控[D]. 武汉: 华中师范大学, 2020.
- [76] Zhao Y Z, Liu M C, Feng Y L, Wang D, Feng W W, Clay K, Durden L A, Lu X R, Wang S, Wei X L, Kong D L. Release from below- and aboveground natural enemies contributes to invasion success of a temperate invader. *Plant and Soil*, 2020, 452(1): 19-28.
- [77] 韦春强. 功能性状与生物互作对外来植物入侵的协同调控作用研究[D]. 武汉: 华中师范大学, 2022.
- [78] Lu X M, He M Y, Ding J Q, Siemann E. Latitudinal variation in soil biota: testing the biotic interaction hypothesis with an invasive plant and a native congener. *The ISME Journal*, 2018, 12(12): 2811-2822.
- [79] Gao L L, Wei C Q, Xu H, Liu X Y, Siemann E, Lu X M. Latitudinal variation in the diversity and composition of various organisms associated with an exotic plant: the role of climate and plant invasion. *New Phytologist*, 2021, 231(4): 1559-1569.
- [80] Zvereva E L, Kozlov M V. Meta-analysis of elevational changes in the intensity of trophic interactions: Similarities and dissimilarities with latitudinal patterns. *Ecology Letters*, 2022, 25(9): 2076-2087.
- [81] De Long J R, Heinen R, Heinze J, Morriën E, Png G K, Sapsford S J, Teste F P, Fry E L. Plant-soil feedback: incorporating untested influential drivers and reconciling terminology. *Plant and Soil*, 2023, 485(1): 7-43.
- [82] Van Nuland M E, Bailey J K, Schweitzer J A. Divergent plant-soil feedbacks could alter future elevation ranges and ecosystem dynamics. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1: 150.
- [83] Aqeel M, Khalid N, Noman A, Ran J Z, Manan A, Hou Q Q, Dong L W, Sun Y, Deng Y, Lee S S, Hu W G, Deng J M. Interplay between edaphic and climatic factors unravels plant and microbial diversity along an altitudinal gradient. *Environmental Research*, 2024, 242: 117711.
- [84] Hasigerili, Guo K, Zheng M M, Liu R L, Wang Y Y, Gao Y, Shu L, Wang X R, Zhang J, Guo W Y. Intraspecific variations of adaptive strategies of native and invasive plant species along an elevational gradient. *Flora*, 2023, 304: 152297.
- [85] Mommer L, Cotton T E A, Raaijmakers J M, Termorshuizen A J, van Ruijven J, Hendriks M, van Rijssel S Q, van de Mortel J E, van der Paauw J W, Schijlen E G W M, Smit-Tiekstra A E, Berendse F, de Kroon H, Dumbrell A J. Lost in diversity: the interactions between soil-borne fungi, biodiversity and plant productivity. *New Phytologist*, 2018, 218(2): 542-553.
- [86] Bennett J A, Klironomos J. Mechanisms of plant-soil feedback: interactions among biotic and abiotic drivers. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 91-96.

- [87] De Long J R, Heinen R, Steinauer K, Hannula S E, Huberty M, Jongen R, Vandenbrande S, Wang M G, Zhu F, Bezemer T M. Taking plant-soil feedbacks to the field in a temperate grassland. *Basic and Applied Ecology*, 2019, 40: 30-42.
- [88] Van der Putten Wim H. Plant defense belowground and spatiotemporal processes in natural vegetation. *Ecology*, 2003, 84(9): 2269-2280.
- [89] Tao Z B, Shen C C, Qin W C, Nie B G, Chen P D, Wan J L, Zhang K P, Huang W, Siemann E. Fluctuations in resource availability shape the competitive balance among non-native plant species. *Ecological Applications*, 2024, 34(1): e2795.
- [90] 唐金琦, 郭小城, 鲁新瑜, 刘明超, 张海艳, 冯玉龙, 孔德良. 外来入侵植物对本地植物菌根真菌的影响及其机制. *植物生态学报*, 2020, 44(11): 1095-1112.
- [91] 于文波, 黎绍鹏. 基于现代物种共存理论的入侵生态学概念框架. *生物多样性*, 2020, 28(11): 1362-1375.
- [92] Wilschut R A, Hume B C C, Mamonova E, van Kleunen M. Plant-soil feedback effects on conspecific and heterospecific successors of annual and perennial Central European grassland plants are correlated. *Nature Plants*, 2023, 9(7): 1057-1066.
- [93] 刘艳杰, 黄伟, 杨强, 郑玉龙, 黎绍鹏, 吴昊, 鞠瑞亭, 孙燕, 丁建清. 近十年植物入侵生态学重要研究进展. *生物多样性*, 2022, 30(10): 276-292.
- [94] Tao Z B, Shen C C, Qin W C, Gui Y F, Wang Y, Siemann E, Huang W. Magnitude and timing of resource pulses interact to affect plant invasion. *Oikos*, 2021, 130(11): 1967-1975.
- [95] Gundale M J, Kardol P, Nilsson M C, Nilsson U, Lucas R W, Wardle D A. Interactions with soil biota shift from negative to positive when a tree species is moved outside its native range. *New Phytologist*, 2014, 202(2): 415-421.
- [96] Bates S E, Wandrag E M, Barrett L G, Thrall P H, Duncan R P. Soil biotic effects and competition; What are the mechanisms behind being a successful invader? *Pedobiologia*, 2021, 87: 150749.
- [97] Li H D, Kang Z L, Hua J, Feng Y L, Luo S H. Root exudate sesquiterpenoids from the invasive weed *Ambrosia trifida* regulate rhizospheric Proteobacteria. *Science of The Total Environment*, 2022, 834: 155263.
- [98] Diez J M, Dickie I, Edwards G, Hulme P E, Sullivan J J, Duncan R P. Negative soil feedbacks accumulate over time for non-native plant species. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 803-809.
- [99] Dostál P, Müllerová J, Pyšek P, Pergl J, Klínerová T. The impact of an invasive plant changes over time. *Ecology Letters*, 2013, 16(10): 1277-1284.
- [100] Nunes K A, Fitzpatrick C R, Kotanen P M. Soil biota composition and the performance of a noxious weed across its invaded range. *Ecography*, 2019, 42(10): 1671-1681.
- [101] Ramirez K S, Snoek L B, Koorem K, Geisen S, Bloem L J, ten Hooven F, Kostenko O, Krigas N, Manrubia M, Caković D, van Raaij D, Tsiafouli M A, Vreš B, Čelik T, Weser C, Wilschut R A, van der Putten W H. Range-expansion effects on the belowground plant microbiome. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(4): 604-611.
- [102] Nuske S J, Fajardo A, Nuñez M A, Pauchard A, Wardle D A, Nilsson M C, Kardol P, Smith J E, Peltzer D A, Moyano J, Gundale M J. Soil biotic and abiotic effects on seedling growth exhibit context-dependent interactions; evidence from a multi-country experiment on *Pinus contorta* invasion. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 303-317.