

DOI: 10.20103/j.stxb.202405281237

雷虹, 胡睿, 许嘉巍, 靳英华, 徐晓云, 张思琪, 侯汝栋, 彭博妍, 李宇, 杨雪婷. 尖被藜芦上侵对长白山苔原原生植物与土壤肥力的影响. 生态学报, 2025, 45(2): 788-801.

Lei H, Hu R, Xu J W, Jin Y H, Xu X Y, Zhang S Q, Hou R D, Peng B Y, Li Y, Yang X T. The effects of upward invasion of *Veratrum oxysepalum* on the native plant and soil fertility in the tundra of Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(2): 788-801.

# 尖被藜芦上侵对长白山苔原原生植物与土壤肥力的影响

雷 虹<sup>1</sup>, 胡 睿<sup>2</sup>, 许嘉巍<sup>1,\*</sup>, 靳英华<sup>1</sup>, 徐晓云<sup>1</sup>, 张思琪<sup>1</sup>, 侯汝栋<sup>1</sup>, 彭博妍<sup>1</sup>, 李 宇<sup>1</sup>, 杨雪婷<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 东北师范大学地理科学学院, 长白山地理过程与生态安全教育部重点实验室, 长春 130024

<sup>2</sup> 北海道大学, 农学院大学院, 札幌 060-8589

**摘要:** 高山苔原生态对全球气候变化响应强烈, 全球范围内广泛出现了草本植物上侵现象。近期发现, 尖被藜芦迅速上侵长白山苔原, 成为上侵能力最强的草本植物, 原生灌木优势种牛皮杜鹃以及苔原土壤肥力也快速变化。研究尖被藜芦上侵过程对原生植物与土壤肥力的影响, 对探究全球气候变化下的苔原生态变化趋势具有重要参考意义。通过对尖被藜芦不同入侵程度的牛皮杜鹃群落样地进行连续三年的监测, 研究尖被藜芦和牛皮杜鹃生物量以及土壤肥力变化; 结合空间代替时间方法, 揭示尖被藜芦上侵不同阶段的牛皮杜鹃生物量以及土壤肥力的差异。研究表明, 随着尖被藜芦上侵程度加重, 牛皮杜鹃生物量不断降低, 土壤有机质与总氮含量不断下降, 速效氮与速效磷含量不断升高, 但牛皮杜鹃生物量和土壤肥力变化逐渐趋缓, 牛皮杜鹃生物量与土壤肥力间存在高度相关性。尖被藜芦上侵过程中, 上侵速度与土壤肥力变化之间可能出现正反馈到负反馈的转变, 植物群落结构与土壤肥力趋于稳定。

**关键词:** 草本植物上侵; 长白山苔原; 尖被藜芦; 牛皮杜鹃; 生物量; 土壤肥力

## The effects of upward invasion of *Veratrum oxysepalum* on the native plant and soil fertility in the tundra of Changbai Mountain

LEI Hong<sup>1</sup>, HU Rui<sup>2</sup>, XU Jiawei<sup>1,\*</sup>, JIN Yinghua<sup>1</sup>, XU Xiaoyun<sup>1</sup>, ZHANG Siqu<sup>1</sup>, HOU Rudong<sup>1</sup>, PENG Boyan<sup>1</sup>, LI Yu<sup>1</sup>, YANG Xueting<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Key Laboratory of Geographical Process and Ecological Security of Changbai Mountain, Ministry of Education, School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

<sup>2</sup> Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060-8589, Japan

**Abstract:** The alpine tundra ecosystem has a sensitive response to global climate change, and widespread studies of continuous upward invasion of herbaceous plants had been reported. The upward invasion of herbaceous plants is characterized by stages and spatial variation. Recently, *Veratrum oxysepalum* was observed to expand rapidly in the tundra of Changbai Mountain, becoming the dominant upward invasive species. The original dominant species, shrub plant *Rhododendron aureum* communities, and soil fertility in the tundra, also change synchronously. The study of the impact of the upward invasion process of *Veratrum oxysepalum* on native shrub plants and soil fertility is significant to demonstrate the response of tundra ecosystem to global climate change. This study continuously monitored the biomass of *Veratrum*

基金项目: 吉林省自然科学基金项目(20220101151JC); 国家自然科学基金项目(41571078)

收稿日期: 2024-05-28; 网络出版日期: 2024-10-11

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xujw634@nenu.edu.cn

*oxysepalum* and *Rhododendron aureum* communities, and measured soil fertility in different upward invasion degrees of *Veratrum oxysepalum* from 2017 to 2019; Using the spatial instead of temporal method, reveals the differences of herb and shrub plants communities' biomass, along with soil total and available nutrients supplies at different stages of upward invasion by *Veratrum oxysepalum*. The results indicate that, with the upward degree of invasion of *Veratrum oxysepalum* increased, the biomass of *Rhododendron aureum* decreased continuously, and the content of soil organic matter (SOM) and total nitrogen (TN) decreased continuously. In contrast, soil available nitrogen (AN) and available phosphorus (AP) contents increased. However, different changing trends in the biomass of *Rhododendron aureum* and soil fertility under different degrees of *Veratrum oxysepalum* upward invasion emerged; from none upward to mild upward invasion stage, the changes of *Veratrum oxysepalum* and *Rhododendron aureum* biomass were the fastest, with the soil fertility changes were also the most significant; As the degree of upward invasion of *Veratrum oxysepalum* increased, the rate of biomass change of *Veratrum oxysepalum* and *Rhododendron aureum* slowed down, and the amplitude of soil fertility change also decreased. When the invasion stage reached the severe upward invasion stage, the rate of biomass change of *Veratrum oxysepalum* and *Rhododendron aureum* is the smallest, and the amplitude of soil fertility change is also the smallest. There is a high correlation among the biomass of *Veratrum oxysepalum* and *Rhododendron aureum*, and soil fertility. With the continuous changes in the environment of the tundra zone, there may be a transition from positive to negative feedback between the upward invasion of *Veratrum oxysepalum* and changes in soil fertility. The upward invasion rate of *Veratrum oxysepalum* is inhibited, and the plant community structure and soil fertility tend to stabilize.

**Key Words:** upward invasion of herbs; Changbai Mountain tundra; *Veratrum oxysepalum*; *Rhododendron aureum*; biomass; soil fertility

全球气候正逐渐变暖,高山苔原生态系统的响应极其敏感。全球范围内高山区已出现低海拔植物上移至高海拔的现象<sup>[1]</sup>,对高山顶峰植物群落生存造成严重威胁,形成新形式的生物入侵现象<sup>[2]</sup>,即地理环境受气候变化影响而改变,本地物种向高海拔生长适宜区扩张,获得竞争优势后,迅速蔓延成为优势种<sup>[3]</sup>,而非传统意义上的非本地土著种在不曾存在的区域生存繁殖并占据生物群落优势地位<sup>[4]</sup>。植物上侵现象已有诸多研究案例,挪威南部高山地区灌木宽叶仙女木已被草本植物取代优势地位<sup>[5]</sup>,西欧亚高山植物带的物种生长最适海拔显著上升<sup>[6]</sup>,在寒冷的高海拔区最适宜生存的物种正在减少,而生存在低海拔地区的植物正在侵占其生存空间<sup>[7]</sup>。长白山苔原与北极极地苔原生态环境极其相似,是亚洲最为典型的高山苔原,对气候变化的生态响应具有极高研究价值。牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)是长白山高山苔原主要建群种,是一种多年生常绿低矮灌木,生长速度缓慢,常与其他灌木一起形成独有的景观——低矮灌木林带<sup>[8]</sup>。20世纪80年代起,苔原带开始出现草本植物斑块,其中大叶章(*Deyeuxia purpurea*)最具代表性<sup>[9]</sup>。这种现象使原有的灌木苔原景观破碎化,改变了原生景观格局与土壤肥力<sup>[10-11]</sup>,牛皮杜鹃生境发生改变,生存受到威胁。尖被藜芦(*Veratrum oxysepalum*)是近年来新出现的一种上侵苔原的草本植物,2014年自苔原下缘林线附近侵入,至2017年扩张至苔原带上限。与大叶章缓慢上侵不同,尖被藜芦在苔原带迅速扩张,引起了原有植物和土壤快速且强烈的变化,可以通过短期监测来反映上侵过程、原生植物与土壤肥力的变化。

草本植物上侵对土壤肥力影响显著,土壤碳库规模和氮磷循环过程会随着凋落物组分与分解速率的变化而显著改变<sup>[12]</sup>。有关长白山草本植物上侵研究表明,原生灌木植物因草本上侵而显著退化,苔原带土壤有机质也因此加速分解<sup>[13]</sup>。长白山草本植物上侵的相关研究中,主要是以遥感和样方调查数据为基础数据,分析大叶章上侵长白山苔原带的过程、影响及机理<sup>[14-15]</sup>,缺乏草本植物上侵过程中植物与土壤变化的监测数据。本文在监测2017—2019年苔原带尖被藜芦上侵过程中植物和土壤肥力变化的基础上,辅助以空间代替时间的方法,对比尖被藜芦上侵不同程度下牛皮杜鹃生物量与土壤肥力的差异,分析尖被藜芦不断上侵时植物生物量与土壤肥力的变化趋势,同时,试图通过监测数据和样方调查数据确定尖被藜芦、牛皮杜鹃生物量与土壤

肥力变化的相关关系,充分探究草本植物上侵过程以及对原生植物与土壤的影响,提高草本植物上侵过程及对长白山苔原带生态系统影响研究的精度,为全球范围内高山地区草本植物上侵研究增添实例。

## 1 研究区与研究方法

### 1.1 研究区概况

处于中朝两国交界处的长白山火山是我国东北最高峰(海拔 2691 m)<sup>[10]</sup>,我国境内的长白山设立了自然保护区(41°23′—42°36′N,126°55′—129°E)。研究区位于长白山西坡高山苔原带(海拔 2100 m 以上),气候属于典型的寒带气候,年均温-7.4℃,年均降水量约为 1100—1340 mm,雨热同期,均集中于每年 6—9 月,积雪时间占全年 50%以上,全年有强风<sup>[16]</sup>。苔原带土壤为苔原土,成土母质为火山碎屑和碱性粗面岩风化物,地表流水侵蚀作用强烈,土层厚度仅为 10—15 cm,且剖面层次不明显<sup>[9]</sup>。土壤温度低,含水量丰富,土壤微生物活动微弱,有机质大量积累,在部分区域形成泥炭层<sup>[17]</sup>。火山锥坡面因受流水侵蚀,地貌表现为沟谷、坡面相间分布<sup>[9]</sup>。

长白山苔原带植物类型主要为灌木苔原,植物群落结构简单,只分为灌木层和苔藓—地衣层<sup>[18]</sup>,牛皮杜鹃和笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)是常见灌木建群种。苔原带生态系统稳定性较差,易受外界干扰影响,过去 30 年间,受全球气候变化与人类活动影响,大量草本植物上侵苔原带,如大叶章、尖被藜芦、大白花地榆(*Sanguisorba stipulata*)、小白花地榆(*Sanguisorba parviflora*)、高岭风毛菊(*Saussurea tomentosa*)等<sup>[9]</sup>。草本植物通过种间竞争优势成功获得了原属于灌木植物的生态位,从而成为常见种,甚至优势种,并以植物斑块的形式分布于苔原带<sup>[9]</sup>,或形成草本层,与牛皮杜鹃等灌木组成新的群落类型。而牛皮杜鹃等原生灌木生存空间受到威胁,分布范围明显减小<sup>[15,19]</sup>,生物量下降。长白山不同坡向间苔原受草本植物上侵程度不同,其中西坡最为严重。

尖被藜芦属于百合科(*Liliaceae*)藜芦属(*Veratrum*)多年生草本植物<sup>[20]</sup>,植株高约 1 m,茎粗状,直径 4—7 cm,叶片大,可达 150—200 cm<sup>2</sup>,属 C<sub>4</sub>植物,光合作用强,而且在强光、高湿、低温等条件下具有良好的抗逆性,能保持较高的光合效率<sup>[21]</sup>。每年生长期不足 70 天,6 月初萌发,返青后快速生长,7 月初开花,8 月上旬进入枯萎期,植株地上部分全部枯萎<sup>[22]</sup>。尖被藜芦主要分布在长白山岳桦林带,针叶林带及针阔混交林带也有所分布。上侵至苔原带的尖被藜芦生理性状发生了一定的变化,株高和叶片面积随海拔升高而下降,至海拔 2230 m 处,株高约为 35 cm,叶面积约为 120 cm<sup>2</sup>。尖被藜芦在苔原带的繁殖方式主要是分根,无性繁殖,虽然开花、结穗,但种子空秕。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 调查样方与监测样方设置

##### (1) 调查样方设置

2017 年 6 月对长白山西坡苔原带植物和土壤进行大范围的调查与取样,在苔原带海拔约为 2150—2350 m 之间设置一条 100 m×1600 m 样带,沿样带主方向每隔 50 m 设置一个样方,横向设置样条,均匀设置 4 个样方,每个样方大小为 2 m×2 m,共计样方 31×4=124 个。样方设置完成后记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡位,样方内植被名称,株数,盖度等。分析统计数据后确定以盖度为界定标准,将尖被藜芦上侵牛皮杜鹃群落程度划分为 4 级:无上侵(I),轻度上侵(II),中度上侵(III)和重度上侵(IV)(表 1)。

##### (2) 监测样方设置

2017 年 6 月在研究区苔原带不同生境条件下设置监测样方,以海拔、坡度和坡位划分生境类型,监测样方设在苔原带的下部海拔约 2150 m(记为低海拔)和中上部海拔约 2350 m(记为高海拔)、缓坡区(坡度<20°)和陡坡区(>20°)、坡位为坡面和沟谷处。其中,高海拔缺失缓坡坡面生境,因此共有低海拔缓坡坡面、低海拔缓坡沟谷、低海拔陡坡坡面、低海拔陡坡沟谷、高海拔缓坡沟谷、高海拔陡坡坡面和高海拔陡坡沟谷 7 种生境类型。每种生境类型设置 4 级尖被藜芦初始上侵程度(I、II、III、IV),等级划分方法与调查样方尖被藜芦上

侵程度划分方法一致,样方大小为 2 m×2 m,共计 28 个监测样方。样方设置完成后,记录每个样方的经纬度、海拔、坡度、坡位等,以及样方内植被种、株数和盖度等。2017—2019 年每年 7 月末尖被藜芦生长结束时统计样方内植物盖度变化,确定尖被藜芦每年上侵程度。

表 1 尖被藜芦上侵苔原等级划分标准

Table 1 Classification criteria for upward invasion of the tundra by *V. oxyspalum*

上侵程度 Upward invasion degree	等级 Grade	植物群落组成 Plant community composition
无上侵 No upward invasion	I	无尖被藜芦,草本植物盖度<10%
轻度上侵 Mild upward invasion	II	尖被藜芦盖度<20%,草本植物盖度<40%
中度上侵 Moderate upward invasion	III	尖被藜芦盖度 20%—35%,草本植物盖度 40%—60%
重度上侵 Severe upward invasion	IV	尖被藜芦盖度>35%,草本植物盖度>60%

### 1.2.2 植物取样与生物量测定

2017 年 7 月将调查样方分类为四级尖被藜芦上侵程度,每种上侵程度选取 3—5 个样方进行植物生物量取样,多个样方测定结果取平均值作为每种上侵程度植物生物量数据。2017—2019 年每年 7 月底对尖被藜芦监测样方进行生物量取样。调查样方与监测样方取样方法相同,具体为:在每个样方内设置 3 个 20 cm×20 cm 小样方进行破坏性取样,每年取样位置不重叠,收取地上全部植物体<sup>[23]</sup>,将其分类为尖被藜芦、牛皮杜鹃、其余灌木植物和其余草本植物。所有样品烘干(65℃)后,用百分之一天平测得生物量,重复测定 3 次取平均值。

### 1.2.3 土壤取样与肥力测定

2017 年 7 月将调查样方分类为四级尖被藜芦上侵程度,每种上侵程度选取 3—5 个样方分别取样并测定土壤肥力,多个样方测定结果取平均值作为不同上侵程度土壤肥力数据。监测样方每年 7 月末取样并测定一次土壤肥力。调查样方与监测样方土壤取样方法为:采用五点取样法于各样方内采集 0—15 cm 的土壤样品,人工去除植物根系残体与砾石,土样混合均匀后放入 4℃ 保温箱带回实验室,风干过筛后进行土壤肥力测定。

土壤肥力测定方法为:速效氮用氯化钾浸提后,分光比色法测定;速效磷与速效氮相同方法浸提,定容后稀释 5—8 倍,用流动分析仪(Skalar San<sup>++</sup>)测定;土壤有机质和全氮:用元素分析仪(Element Analyzer)进行测定;全磷用浓硫酸和氢氟酸浸提后,通风 8 h 以上,微波消解 1 h 15 min 后,加入高氯酸,赶酸时长 4 h,然后冷却定容,用分光比色法测定。

### 1.3 数据分析

使用 Excel 2021 整理数据,确定样方内尖被藜芦上侵变化程度,统计牛皮杜鹃与尖被藜芦生物量与土壤肥力变化情况,SPSS 28.0 进行单因素方差分析、一致性分析、主成分分析和回归分析,研究植物生物量与土壤肥力之间的变化关系;Origin 2023 进行相关性分析与作图。文中图表数据为平均值±标准误。

## 2 结果与分析

### 2.1 2017—2019 年监测样方内尖被藜芦上侵程度、植物生物量和土壤肥力变化

#### 2.1.1 监测样方上侵程度变化

2017—2019 年,监测样地内尖被藜芦上侵情况发生了不同程度的变化(表 2)。实验设置的 28 块样地存在 9 种上侵变化类型,出现 0—3 级上侵等级变化,表明尖被藜芦上侵具有异速性。在上侵程度出现等级变化的类型中,变化等级为 1 级的样地数量最多(12 块),其次为 2 级(4 块),3 级变化样地只有 1 块;变化程度为 0 级的样地有三类(II—II、III—III、IV—IV),上侵程度没有显著变化,但尖被藜芦与草本植物平均盖度有所升高,表明尖被藜芦与草本植物总体呈不断扩张趋势。

表 2 2017—2019 年尖被藜芦上侵变化情况

Table 2 Changes in the upward invasion of *V. oxysepalum* from 2017 to 2019

变化类型 Changing type	尖被藜芦盖度变化平均值/% Average change in coverage of <i>V. oxysepalum</i>	草本盖度变化平均值/% Average change in coverage of herbs	尖被藜芦上侵变化等级 Upward invasive changing level of <i>V. oxysepalum</i>	数量/个 Number
I—II	0.00—13.75	2.50—22.50	1 级	4
I—III	0.00—25.00	4.00—55.00	2 级	2
I—IV	0.00—50.00	5.00—80.00	3 级	1
II—II	10.00—15.00	30.00—35.00	0 级	1
II—III	12.50—23.75	26.25—55.00	1 级	4
II—IV	15.00—42.50	30.00—82.50	2 级	2
III—III	26.67—31.67	45.00—51.67	0 级	3
III—IV	28.75—47.50	46.25—75.00	1 级	4
IV—IV	45.71—49.28	70.72—78.57	0 级	7

I—II: 尖被藜芦由无入侵到轻度入侵变化类型; I—III: 尖被藜芦由无入侵到中度入侵变化类型; I—IV: 尖被藜芦由无入侵到重度入侵变化类型; II—III: 尖被藜芦由轻度入侵到中度入侵变化类型; II—IV: 尖被藜芦由轻度入侵到重度入侵变化类型; III—IV: 尖被藜芦由中度入侵到重度入侵变化类型

### 2.1.2 植物地上生物量变化

I—II、I—III、I—IV、II—III、II—IV、III—IV 这 6 种上侵类型尖被藜芦上侵程度变化明显, 进行地上生物量测定, 结果表明(图 1), 2017—2019 年不同上侵类型间牛皮杜鹃生物量逐年显著下降( $P < 0.05$ ), 尖被藜芦生物量逐年显著上升( $P < 0.05$ )。但不同上侵类型变化幅度存在差异, 相同初始上侵程度的变化类型中, 上侵等级跨度越大, 生物量变化程度越大。初始上侵程度为 I 的变化类型中, I—IV 等级跨度为 3 级, 尖被藜芦上侵速度最快, 三年间生物量由  $0 \text{ g/m}^2$  上升到约为  $400 \text{ g/m}^2$ , 牛皮杜鹃生物量变化最为强烈, 2017 年到 2019 年牛皮杜鹃生物量由  $900 \text{ g/m}^2$  以上下降到  $500 \text{ g/m}^2$  左右, 下降幅度约为 45% (I—IV), 而其他两种类型分别为 22.5% (I—II)、37.5% (I—III)。II—III、II—IV 类型牛皮杜鹃生物量下降幅度约为 20.83%、31.27%。III—IV 类型牛皮杜鹃生物量下降约 17.87%。此外, 同一个上侵变化类型中, 尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量变化趋势相反, 尖被藜芦生物量增长迅速时, 牛皮杜鹃生物量严重减退, 而尖被藜芦生物量增长速率减慢时, 牛皮杜鹃生物量下降速率也相应减缓。

### 2.1.3 尖被藜芦不同上侵类型下土壤肥力变化

因为监测样方微生境并不完全相同, 所以各种上侵变化类型间土壤肥力存在差异, 三年间不同变化类型土壤肥力差异性变化如下。2017 年为初始观测年份, 所有变化类型最初土壤肥力差异情况如表 3。初始上侵程度一致的类型中, 土壤肥力无显著差异。初始上侵程度不同的变化类型中, 肥力差异各有不同: 尖被藜芦初始上侵程度为 I 的变化类型与初始上侵程度为 II、III 的变化类型土壤有机质含量呈显著差异( $P < 0.05$ ); 所有变化类型总氮、总磷表现为无显著差异; 初始上侵程度为 III 的变化类型与初始上侵程度为 I 的变化类型土壤速效肥力呈显著差异( $P < 0.05$ )。

表 3 2017 年不同上侵类型下土壤肥力差异<sup>[9]</sup>

Table 3 Differences in soil fertility under different types of upward invasion in 2017

土壤肥力 soil fertility	I—II	I—III	I—IV	II—III	II—IV	III—IV
SOM/(g/kg)	130.72±8.19a	123.55±5.46a	127.42±16.72a	99.06±7.58b	103.24±16.85b	91.33±11.88b
TN/(g/kg)	10.97±1.47a	9.73±2.11a	11.07±1.16a	8.93±0.69a	9.04±1.5a	7.61±2.06ab
TP/(g/kg)	0.97±0.12a	1.06±0.09a	1.07±0.07a	1.15±0.16a	1.11±0.21a	1.03±0.18a
AN/(mg/kg)	60.63±9.41b	64.76±11.5b	57.43±4.56b	72.82±8.36ab	79.39±17.87a	85.66±15.48a
AP/(mg/kg)	6.16±0.51b	5.89±1.16b	6.63±0.97b	8.32±2.52ab	7.89±1.47b	9.25±1.69a

SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 总氮 Total nitrogen; TP: 总磷 Total phosphorus; AN: 速效氮 Available nitrogen; AP: 速效磷 Available phosphorus; 不同的字母表示不同上侵类型下土壤肥力差异显著( $P < 0.05$ )

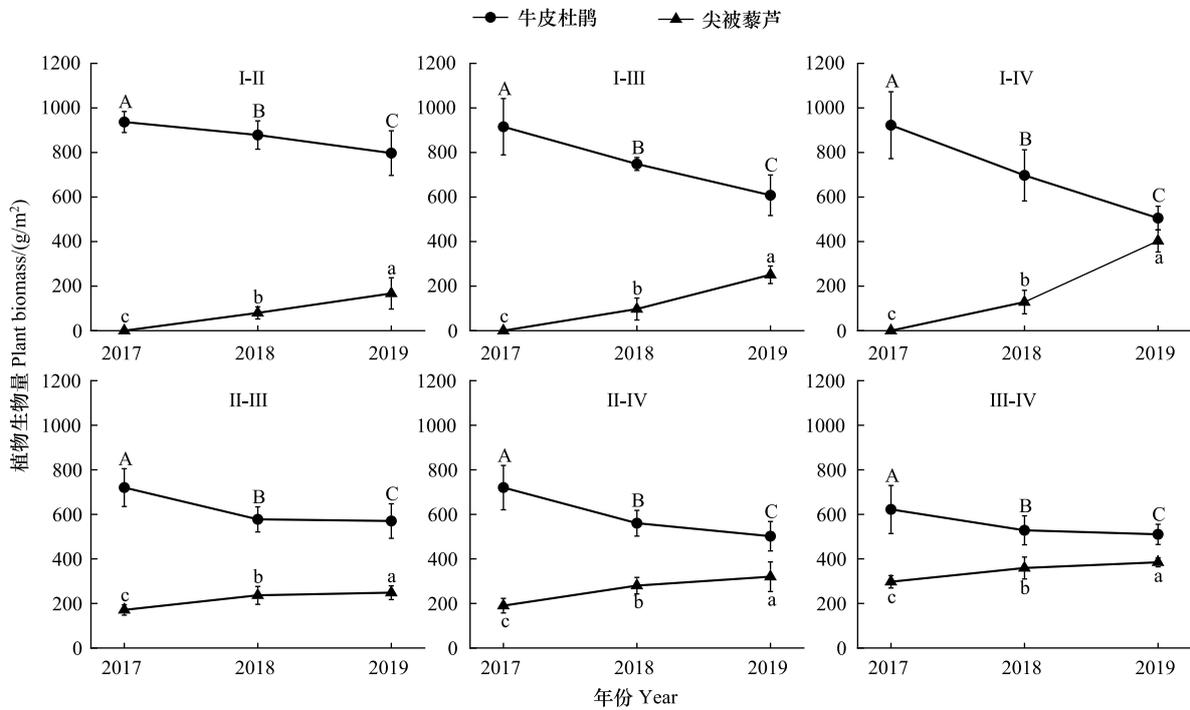


图 1 2017—2019 年尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量变化情况

Fig.1 Changes in biomass of *V. oxysepalum* and *Rh. aureum* from 2017 to 2019

I—II:尖被藜芦由无入侵到轻度入侵变化类型; I—III:尖被藜芦由无入侵到中度入侵变化类型; I—IV:尖被藜芦由无入侵到重度入侵变化类型; II—III:尖被藜芦由轻度入侵到中度入侵变化类型; II—IV:尖被藜芦由轻度入侵到重度入侵变化类型; III—IV:尖被藜芦由中度入侵到重度入侵变化类型;不同大写字母表示不同年份下牛皮杜鹃生物量差异显著( $P < 0.05$ ),不同小写字母表示不同年份下尖被藜芦生物量差异显著( $P < 0.05$ )

对比 2017 年,2018 年 I—III、I—IV 类型有机质含量差异性发生变化,且 I—IV 类型速效氮与速效磷含量差异性也发生变化(表 4)。2019 年土壤肥力(表 5)相较于 2017 年, I—III、I—IV 类型有机质含量差异性发生变化; I—IV、II—IV、III—IV 类型全氮含量差异性发生变化;各类型间总磷含量差异性不变;土壤速效氮、磷含量差异性变化最大,同一初始入侵程度的不同变化类型间( I—II、I—III、I—IV 与 II—III、II—IV)速效氮与速效磷含量均表现出显著差异性( $P < 0.05$ )。

表 4 2018 年不同入侵类型下土壤肥力差异<sup>[9]</sup>

Table 4 Differences in soil fertility under different types of upward invasion in 2018

土壤肥力 soil fertility	I—II	I—III	I—IV	II—III	II—IV	III—IV
SOM/(g/kg)	109.54±11.82a	98.85±7.26b	96.13±6.57b	93.38±5.35b	90.75±9.14b	87.47±11.88b
TN/(g/kg)	9.32±1.58a	9.08±0.91a	9.66±1.63a	8.28±1.34a	8.05±1.1a	6.39±1.97ab
TP/(g/kg)	0.93±0.07a	1.05±0.35a	1.05±0.17a	1.08±0.11a	1.07±0.05a	0.94±0.07a
AN/(mg/kg)	63.17±3.26b	76.42±10.49ab	88.5±6.67a	77.96±11.89ab	91.37±19.83a	93.58±14.37a
AP/(mg/kg)	6.64±0.14b	7.33±1.65ab	9.92±2.81a	10.32±1.77a	9.67±0.53ab	10.45±2.74a

不同的字母表示不同入侵类型下土壤肥力差异显著( $P < 0.05$ )

2017 年同一初始入侵程度变化类型间(例如 I—II、I—III、I—IV)土壤肥力差异并不显著,2019 年入侵程度相同的变化类型间(例如 I—IV、II—IV、III—IV)土壤肥力差异并不显著,由此推断,当生境条件不同,但尖被藜芦入侵程度相同时,土壤肥力差异性不大。而尖被藜芦入侵程度改变时,不同入侵变化类型的土壤肥力差异性(除总磷外),出现不同类型的变化。尖被藜芦入侵程度发生变化时,速效肥力的差异性变化最

明显,例如 2019 年 I—II、I—III、I—IV 变化类型间,速效氮与速效磷含量均呈显著差异性( $P<0.05$ )。

表 5 2019 年不同上侵类型下土壤肥力差异<sup>[9]</sup>

Table 5 Differences in soil fertility under different types of upward invasion in 2019

土壤肥力 soil fertility	I—II	I—III	I—IV	II—III	II—IV	III—IV
SOM/(g/kg)	107.79±11.79a	94.85±5.11b	89.91±13.20b	92.40±10.52b	86.75±15.19b	85.91±11.88b
TN/(g/kg)	8.38±1.46a	7.08±0.48ab	5.61±0.37b	7.45±1.51ab	5.38±1.74b	5.95±0.51b
TP/(g/kg)	0.91±0.09a	1.01±0.15a	0.96±0.04a	1.04±0.24a	1.07±0.03a	1.00±0.07a
AN/(mg/kg)	70.09±7.49c	87.14±12.93b	111.46±9.97a	81.33±6.42b	103.39±13.44a	106.51±9.46a
AP/(mg/kg)	7.59±2.11c	10.41±1.75b	14.51±2.17a	9.68±1.62b	13.75±1.25a	12.54±0.63a

不同的字母表示不同上侵类型下土壤肥力差异显著( $P<0.05$ )

将 2017—2019 不同年份的尖被藜芦不同上侵类型土壤肥力进行比较,分析三年间不同上侵类型土壤肥力变化情况,结果如下(图 2)。2017—2019 年不同上侵变化类型间土壤肥力变化趋势大致相同,表现为:土壤有机质、总氮含量减少;速效氮、速效磷含量增加;总磷含量变化并不显著。但不同上侵类型下土壤肥力变化幅度明显不同,上侵等级跨度越大,土壤肥力变化越大,例如: I—IV 上侵类型三年间每年有机质与总氮含量均呈显著减少( $P<0.05$ ),速效氮与速效磷显著增加( $P<0.05$ )。在等级跨度相同的上侵类型中,上侵程度越严重,土壤肥力变化幅度越小, III—IV 上侵类型土壤肥力变化幅度最小,除总氮含量在三年间显著减少( $P<0.05$ ),其余指标无显著变化。

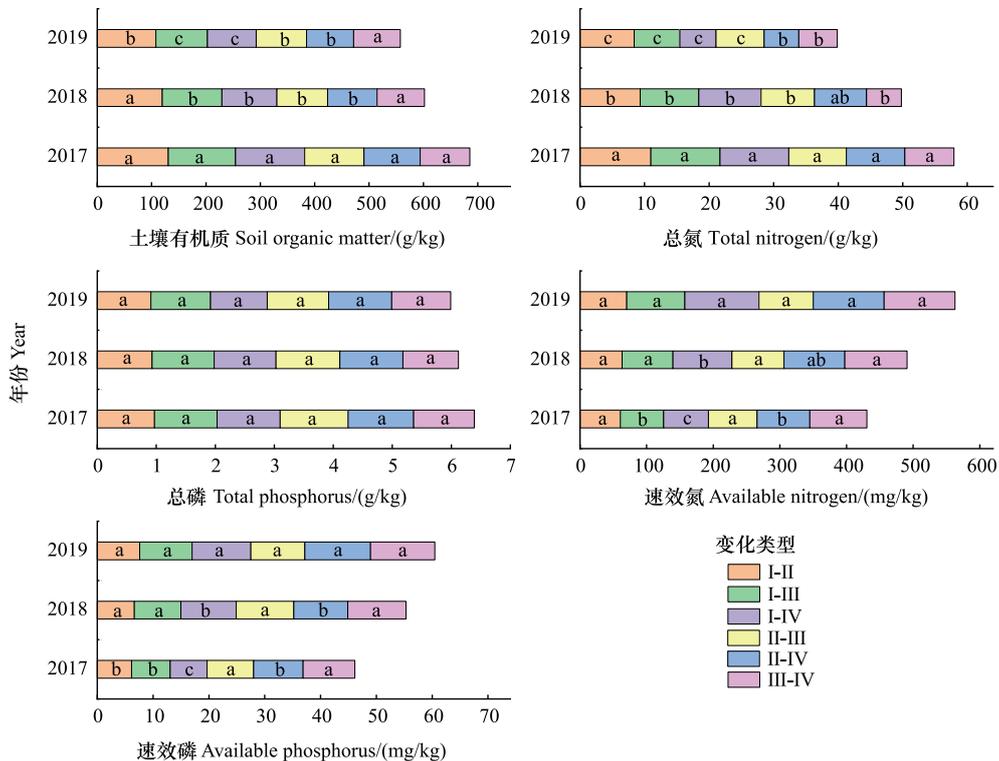


图 2 2017—2019 年不同上侵类型下土壤肥力变化

Fig.2 Annual variation of soil fertility under different types of upward invasion from 2017 to 2019

不同的字母表示不同年份下土壤肥力差异显著( $P<0.05$ )

尖被藜芦不同上侵类型下土壤肥力差异以及 2017—2019 年土壤肥力变化表明,尖被藜芦上侵导致土壤肥力原始空间异质性改变,对速效肥力影响最为显著。苔原带土壤有机质、总氮含量显著减少,速效氮、磷含

量显著增多,土壤环境正在向适宜草本植物生长方向偏移,且尖被藜芦上侵速度越快,土壤肥力变化趋势越显著,上侵速度放缓,则土壤肥力变化趋于平稳。

## 2.2 调查样方内尖被藜芦上侵对植物生物量与土壤肥力的影响

### 2.2.1 尖被藜芦上侵不同程度下植物生物量差异

由图 3 可知,不同上侵程度下,尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量变化差异显著,随着尖被藜芦生物量显著升高 ( $P < 0.05$ ),牛皮杜鹃生物量呈极显著下降趋势 ( $P < 0.001$ ),无上侵到轻度上侵过程中,尖被藜芦生物量增长速度最快,生物量由  $0 \text{ g/m}^2$  增长到约为  $200 \text{ g/m}^2$ ,牛皮杜鹃生物量下降速度最快,由  $900 \text{ g/m}^2$  以上迅速下降到  $720 \text{ g/m}^2$  左右。轻度到中度上侵过程比前一阶段植物地上生物量变化幅度小,尖被藜芦生物量增长率约为  $35.29\%$ ,牛皮杜鹃生物量降低率约为  $18.04\%$ ,中度到重度上侵过程中,植物生物量变化幅度最小,尖被藜芦生物量增长率约为  $20.38\%$ ,牛皮杜鹃生物量降低率约为  $15.92\%$ 。轻度到中度,再到重度上侵过程中,虽然牛皮杜鹃生物量变化率比尖被藜芦生物量变化率小,但生物量变化值较尖被藜芦生物量变化值要大得多。

### 2.2.2 尖被藜芦上侵不同程度下土壤肥力差异

尖被藜芦不同上侵程度下,土壤肥力变化趋势如图 4 所示。尖被藜芦不断上侵过程中,除总磷外,其余指标均存在显著变化趋势 ( $P < 0.05$ ),但不同阶段变化幅度不同,无上侵到轻度上侵、轻度上侵到中度上侵过程中,有机质、总氮含量显著下降 ( $P < 0.05$ ),速效氮磷含量显著升高 ( $P < 0.05$ );而中度到重度上侵过程中,土壤肥力没有呈现显著变化。这表明尖被藜芦从无上侵到轻度上侵,再到中度上侵过程中,对土壤有机质、总氮、速效氮、速效磷含量影响剧烈,而中度到重度上侵时影响作用有限。

### 2.3 监测样方结果与调查样方结果一致性分析

对监测样方结果与调查样方结果中尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量变化值、土壤肥力变化值进行分析,采用 Spearman 相关系数与克隆巴赫  $\alpha$  系数进行一致性检验,证明二者结果具有一致性。

监测样方与调查样方中,尖被藜芦和牛皮杜鹃生物量变化值一致性检验结果见表 6, Spearman 相关系数均大于  $0.8$ ,呈极强相关性,克隆巴赫  $\alpha$  系数均大于  $0.9$ ,表明两组数据具有极高的一致性。表明尖被藜芦和牛皮杜鹃生物量监测样方分析结果与调查样方分析结果具有极高的一致性;尖被藜芦生物量显著上升时,牛皮杜鹃生物量显著下降。

2017—2019 年监测结果显示,每年尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量都发生显著变化,尖被藜芦生物量变化速率越快,对牛皮杜鹃影响越大。大量调查样方测定结果显示,不同上侵程度间尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量均呈现显著差异性,在无上侵到轻度上侵过程中,尖被藜芦生物量变化速度最快,牛皮杜鹃生物量下降最快,上侵程度不断加重,二者生物量变化速度逐渐减缓。

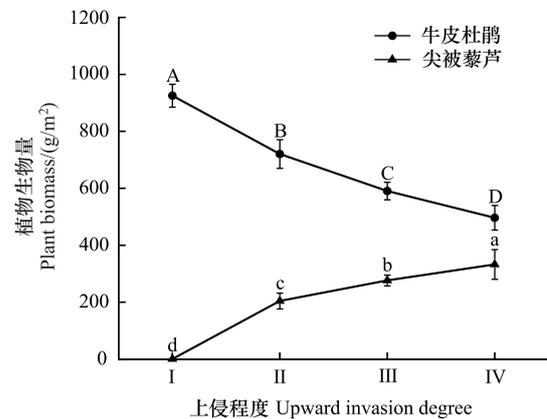


图 3 不同上侵程度下尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量差异

Fig.3 Differences in biomass of *V. oxyssepalum* and *Rh. aureum* under different degrees of upward invasion

I: 尖被藜芦无入侵上侵程度; II: 尖被藜芦轻度上侵程度; III: 尖被藜芦中度上侵程度; IV: 尖被藜芦重度上侵程度; 不同的小写字母表示不同上侵程度下藜芦生物量呈显著差异 ( $P < 0.05$ ), 不同的大写字母表示不同上侵程度下牛皮杜鹃生物量呈极显著差异 ( $P < 0.001$ )

表 6 监测样方与调查样方植物生物量变化值一致性检验结果

Table 6 Consistency test results of plant biomass changes between monitoring and investigation plots

一致性检验 Consistency checking	尖被藜芦 <i>V. oxyssepalum</i>	牛皮杜鹃 <i>Rh. aureum</i>
Spearman 相关系数 Spearman's Correlation	0.886 *	0.943 **
克隆巴赫 $\alpha$ 系数 Cronbach's Alpha	0.981	0.983

\* 表示两组数据呈显著相关性 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示两组数据呈极显著相关性 ( $P < 0.01$ )

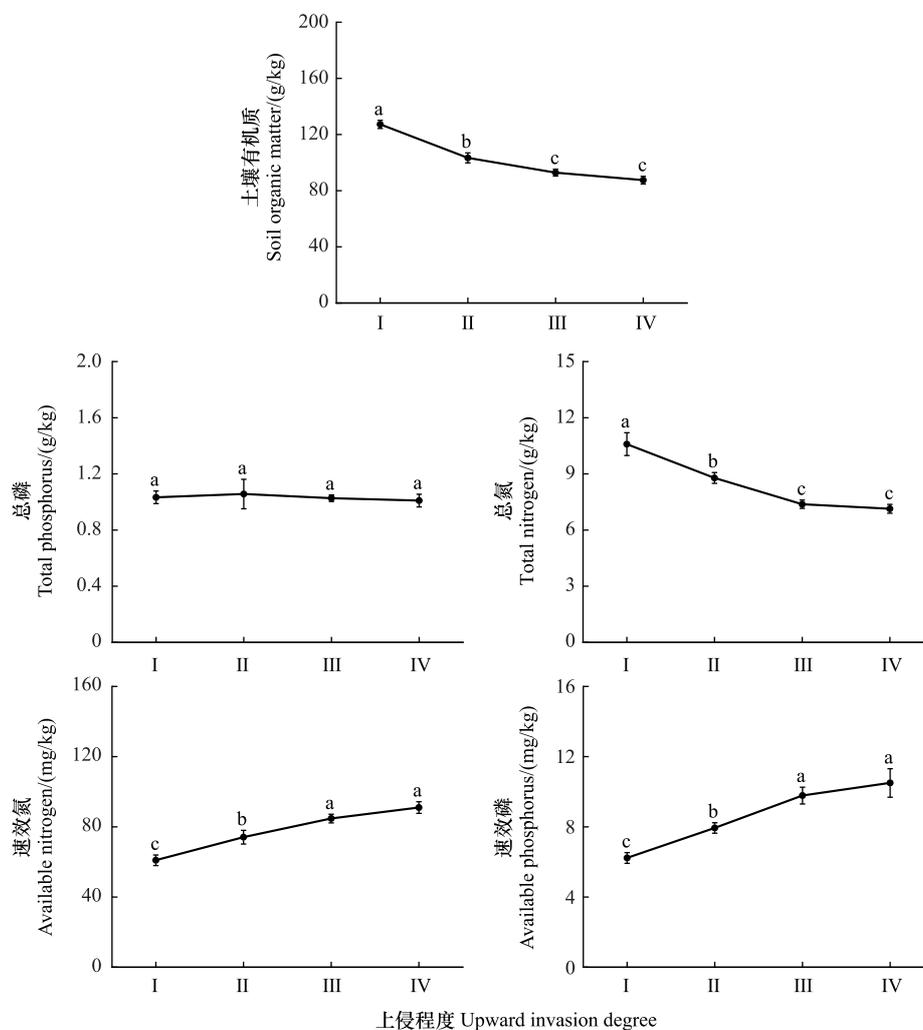


图 4 尖被藜芦上侵不同程度下土壤肥力变化情况

Fig.4 Changes in soil fertility under different degrees of upward invasion of *V. oxysepalum*

不同的小写字母表示不同上侵程度下土壤肥力差异显著 ( $P < 0.05$ )

监测样方与调查样方中,土壤肥力变化值一致性检验结果见表 7,两种方法测出的数据,Spearman 相关系数均大于 0.8,呈极强相关性,克隆巴赫  $\alpha$  系数均大于 0.8,具有较高一致性,表明两种方法得出的土壤肥力变化数据结果具有高度一致性,即尖被藜芦不断上侵下,土壤有机质、总氮含量下降,速效氮、速效磷含量上升,总磷含量变化不明显。

表 7 监测样方与调查样方土壤肥力变化值一致性检验结果

Table 7 Consistency test results of soil fertility changes between monitoring and investigation plots

一致性检验 Consistency checking	有机质 SOM	总氮 TN	总磷 TP	速效氮 AN	速效磷 AP
Spearman 相关系数 Spearman's Correlation	0.943 **	0.841 *	0.821 *	0.829 *	0.829 *
克隆巴赫 $\alpha$ 系数 Cronbach's Alpha	0.975	0.910	0.881	0.875	0.913

\* 表示两组数据呈显著相关性 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示两组数据呈极强显著相关性 ( $P < 0.01$ )

2017—2019 年监测结果显示,土壤肥力除总磷以外,其余指标均发生显著改变,其中速效肥力变化最为明显,所有变化类型中 I—IV 土壤肥力变化幅度最大,III—IV 上侵类型变化幅度最小,即尖被藜芦上侵速度越

快,对土壤肥力影响越大,中度上侵到重度上侵,对土壤肥力的影响最小。大量调查样方土壤肥力测定结果显示,有机质、总氮、速效氮、速效磷含量在无上侵到中度上侵过程中显著下降,中度到重度上侵时,变化幅度减小;总磷含量不同程度下变化不明显。

综上所述,两种研究方法具有相同研究结果,各有侧重,相互补充。尖被藜芦不断上侵时,牛皮杜鹃生物量不断下降,在 I—II 上侵过程中二者生物量变化幅度最大,II—III 变化幅度减小,III—IV 过程中变化幅度最小。尖被藜芦生物量变化速度越快,对牛皮杜鹃影响越大。

尖被藜芦上侵对土壤速效肥力影响最为显著,土壤有机质、总氮含量随上侵程度加深不断减少,速效氮、速效磷含量不断增加,总磷含量变化不明显。尖被藜芦上侵速度越快,对土壤肥力影响越大。尖被藜芦从中度上侵到重度上侵过程中(III—IV),对土壤肥力的影响能力较其他过程更弱,土壤肥力变化幅度最小。

#### 2.4 植物生物量与土壤肥力变化关系

由图 5 和图 6 可知,无论从长期变化还是短期监测来看,牛皮杜鹃与尖被藜芦生物量表现出极显著负相关性( $P \leq 0.001$ );牛皮杜鹃生物量与有机质、总氮含量表现为极显著正相关,与速效氮、速效磷含量表现为极显著负相关,相关系数绝对值均大于或等于 0.9;尖被藜芦生物量与土壤肥力相关关系与此相反,与有机质、总氮含量呈极显著负相关,与速效氮、速效磷含量呈极显著正相关,相关系数绝对值均大于或等于 0.85。土壤肥力中,有机质与总氮含量呈极显著正相关,速效氮与速效磷含量呈极显著正相关;有机质、总氮与速效肥力之间呈极显著负相关性。

由此可见,土壤有机质、总氮含量降低的同时,速效氮与速效磷含量会升高,速效氮、速效磷含量升高促进尖被藜芦生长,尖被藜芦快速生长导致牛皮杜鹃生长能力减弱。

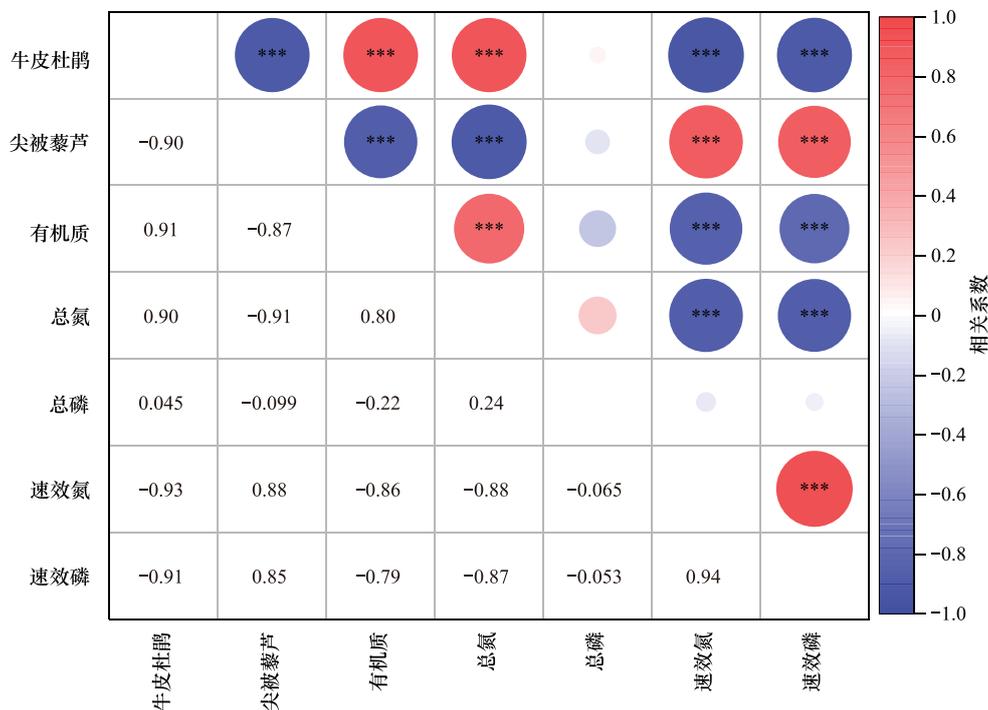


图 5 2017—2019 年植物生物量与土壤肥力相关性

Fig.5 Correlation matrix of vegetation biomass and soil fertility from 2017 to 2019

\* 表示  $P \leq 0.05$ ; \*\* 表示  $P \leq 0.01$ ; \*\*\* 表示  $P \leq 0.001$

### 3 讨论

#### 3.1 尖被藜芦上侵特点

本研究表明尖被藜芦在长白山苔原带当前处于不断扩张阶段,但上侵速度具有差异性,与已有研究结果

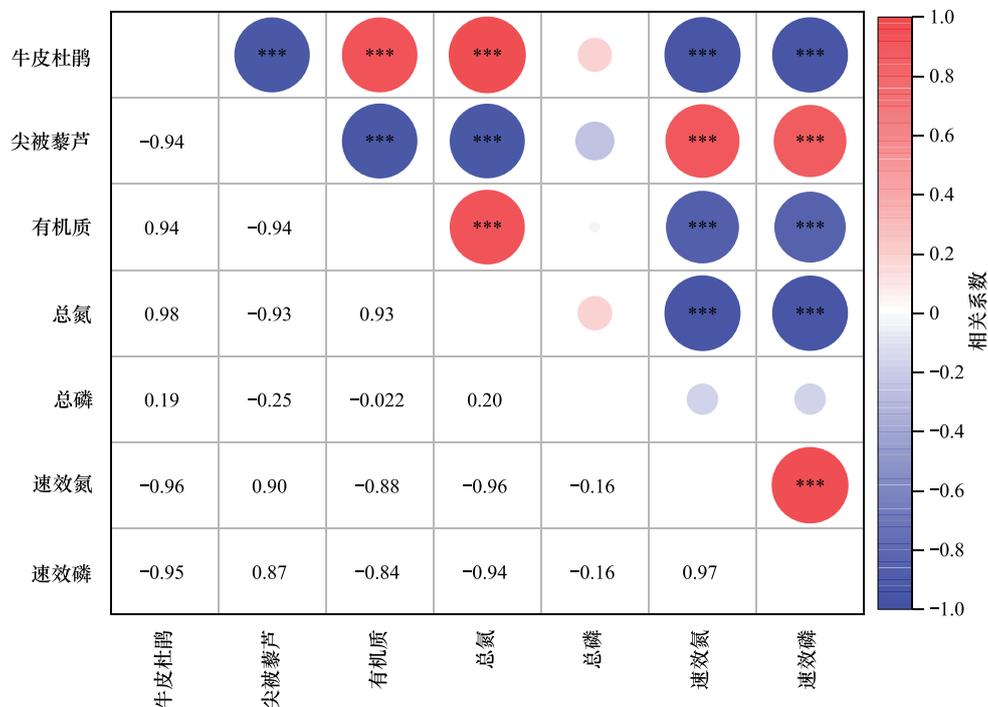


图6 不同上侵程度下植物生物量与土壤肥力相关性

Fig.6 Correlation matrix of vegetation biomass and soil fertility under different degrees of upward invasion

\* 表示  $P \leq 0.05$ ; \*\* 表示  $P \leq 0.01$ ; \*\*\* 表示  $P \leq 0.001$ 

一致<sup>[24]</sup>,这可能是由于生境不同,导致对自然资源的利用情况出现差异,从而使尖被藜芦生长繁殖速度快慢不一,存在多样化上侵类型。尖被藜芦具有极强上侵性,三年之间可以将灌木样地快速侵占至重度草本上侵程度,与许多对上侵种的研究结果相似,即上侵种具有繁殖速度快,传播能力强等特点<sup>[25]</sup>。目前长白山苔原带存在多种草本植物上侵现象,相较于其他草本物种,尖被藜芦上侵速度最为迅速,主要归因于两个方面,一方面是大叶章成功上侵苔原带为其创造的有利条件,另一方面是自身较高的生存资源利用能力和无性快速繁殖生存策略。因此,尖被藜芦可以在较短时间内产生大量生物量,占据优势生态地位。

本研究结果还表明,尖被藜芦在无上侵到轻度上侵过程中生物量升高最快,这是因为未被草本植物侵入的牛皮杜鹃群落,物种多样性低,结构简单,对环境条件变化不敏感,极易受到外来物种干扰。有研究表明,原生植物群落物种多样性越高,则抵抗入侵的能力越强,反之亦然<sup>[26]</sup>,这是由于不同植物功能群对空间与土壤养分的分化使资源生态位可以充分利用,而单一功能群则会出现空白生态位,为其他种类植物入侵提供机会与资源。尖被藜芦无上侵到轻度上侵过程中,灌木群落变为灌草混合群落,凋落物组成发生变化,改变苔原带土壤微生物数量与酶活性<sup>[27]</sup>,使苔原带土壤肥力增加,促进尖被藜芦生长繁殖,从而生物量快速升高。而轻度到重度上侵过程中,尖被藜芦生物量增长速度逐渐减慢,可能是由于上侵程度加重,植物群落中可利用的生存资源不断减少,种内竞争加剧,其他草本植物与尖被藜芦的种间竞争也逐渐激烈,从而导致尖被藜芦生长受限,生物量升高速度减缓。

### 3.2 尖被藜芦上侵对苔原带原生灌木植物影响机理

本文研究结果表明,尖被藜芦上侵程度不断加重过程中,牛皮杜鹃生物量呈显著减少趋势,尖被藜芦生物量呈显著增加趋势,说明尖被藜芦在与牛皮杜鹃地表的种间竞争关系中处于优势地位。尖被藜芦迅速上侵前,已经出现大量草本植物上侵苔原现象,其中代表性植物大叶章对原生灌木影响最为强烈。大叶章以高度优势压迫牛皮杜鹃生存空间,并阻碍其无性与有性繁殖<sup>[28]</sup>,导致牛皮杜鹃叶片中叶绿素含量降低,叶面积增大,叶厚减小<sup>[29]</sup>。2017—2019年尖被藜芦重要值地位急速上升<sup>[18]</sup>,上侵速度反超大叶章,在此阶段成为苔原

带最强上侵种,进一步抑制原生灌木生存繁殖。尖被藜芦上侵过程中,可能主要通过抢夺生存资源(光、热、水、肥)<sup>[22,30]</sup>与化感作用威胁周围植物生长<sup>[31-33]</sup>。牛皮杜鹃是多年生常绿灌木,呈匍匐贴地生长,地下根系发达,尖被藜芦为高大草本植株,叶片数量多且宽大,光合作用强。尖被藜芦春季返青期早,可以快速生长至成熟阶段,利用功能性状优势抢夺生长资源,增强地上竞争能力,妨碍生态位与之重叠的低矮灌木牛皮杜鹃对生长资源的获取,进而抑制其生长。上侵种往往伴随着强烈的化感作用,化感作用对入侵过程有着重要影响<sup>[34]</sup>,主要通过淋溶、挥发、残体分解和根系分泌向环境释放化学物质,对周围植物包括(微生物)产生间接或直接的有害或者有利作用。尖被藜芦全株有毒<sup>[35]</sup>,根部毒性最为剧烈,生物碱类物质为主要毒素<sup>[36]</sup>,是一种高等植物化感物质<sup>[37-38]</sup>。尖被藜芦每年8月份枯萎,而此时正值牛皮杜鹃生长旺期,植株分解后可能会产生有毒物质,对牛皮杜鹃生长造成不利影响,甚至可能导致死亡。当前尖被藜芦化感作用相关研究较少,长白山尖被藜芦对牛皮杜鹃的化学影响机制可能还需进一步研究探讨。

草本植物上侵会改变原始植物群落结构,随着上侵程度不断加深,植物群落中草本植物物种数量增多,而灌木植物种类数量减少<sup>[19]</sup>,植物群落结构表现出不稳定特点,牛皮杜鹃等原生灌木生存受到严重威胁。当前牛皮杜鹃在生长特征、生长数量以及分布范围均处于快速衰退趋势,2015年长白山苔原带濒危植物的现状评估显示,当地灌木种牛皮杜鹃已属易危、二级优先保护植物<sup>[39]</sup>。而尖被藜芦目前已占据苔原带生物群落优势地位,已有研究表明,尖被藜芦在长白山苔原带低海拔优势地位仅次于牛皮杜鹃与大叶章,在高海拔已成为优势种;尖被藜芦上侵较大叶章相比,生态位宽度快速增大,物种多样性下降幅度以及生态位重叠程度更大;且随着草本植物上侵,各个海拔梯度物种间对资源利用的相似程度越来越高,从而导致物种间的竞争更为激烈,苔原带生态系统表现出极不稳定和脆弱的特点<sup>[18]</sup>。

有研究表明,气候变暖促进植物入侵<sup>[40]</sup>,在贫氮生态系统中,氮沉降的增加会增强入侵植物的生存能力而抑制本地植物生长<sup>[41]</sup>,面对环境的变化,尖被藜芦较本地种有更高的表型可塑性<sup>[42]</sup>,可以改变自身功能性状来快速适应环境变化,在水热与土壤肥力条件较好的地区,可能会形成单一种群群落,不利于长白山苔原带灌木群落的自我修复。但尖被藜芦抗逆性相对牛皮杜鹃较差,在生长环境较为恶劣的区域,短期内不会代替牛皮杜鹃优势地位。

### 3.3 尖被藜芦上侵对苔原带土壤肥力的影响机理

本文研究结果显示,尖被藜芦生物量与土壤速效肥力呈极强正相关性。尖被藜芦上侵会改变土壤肥力,使土壤有机质、总氮含量下降,速效氮磷含量升高。这与已有的草本上侵对土壤肥力的影响研究结果相似<sup>[43]</sup>。其主要原因是尖被藜芦的凋落物分解速度快,碳氮比小,分解释放较多的氮,导致土壤微生物量增加,活性增强,土壤酶活性增强,从而使土壤有机质加速分解,全效养分加速转化为速效养分,因此土壤速效氮与速效磷含量不断增加。尖被藜芦喜肥,土壤速效氮与速效磷含量增加,使其生长更迅速,加速上侵。可见上侵物种会打破原本土壤养分平衡,形成促进自身而抑制周围其他植物生长的环境条件,从而成功上侵。尖被藜芦吸收土壤中更多的速效养分还可能使自身生理功能发生变化:氮元素是合成植物叶片中叶绿素的重要元素,提供给尖被藜芦生长的氮含量增多,会增加尖被藜芦叶片中叶绿素含量,增强光合作用能力,提高光合竞争优势;提供给尖被藜芦生长的磷元素增多,可以增强尖被藜芦抗旱抗寒能力,提高生态耐受性,以适应苔原带气候多变条件。

本文研究结果还表明,尖被藜芦上侵对苔原带土壤肥力影响也存在阶段性特征,这与已有的对草本上侵研究结果相似<sup>[44]</sup>。尖被藜芦上侵可分为两个阶段,第一阶段为快速扩张阶段,在此阶段生物量升高迅速,对土壤肥力影响较大;而第二阶段则生物量增加幅度减小,对土壤肥力影响能力减弱,这表明随着上侵程度的不断加深,尖被藜芦扩张与土壤肥力间可能存在正反馈到负反馈的转变。在尖被藜芦迅速上侵前,大叶章等早期入侵草本植物使土壤C/N比下降,土壤含水量升高<sup>[15]</sup>,土壤有机质分解加速,土壤速效肥力提升,土壤趋于草甸化<sup>[43]</sup>,为喜肥、喜水的尖被藜芦快速上侵提供便利条件。因此在上侵初期阶段,即无上侵到轻度上侵程度,尖被藜芦生物量快速增加,牛皮杜鹃生物量迅速减少;植物快速变化带动土壤变化,土壤肥力变化剧烈,

土壤有机质与总氮含量显著下降,速效肥力显著提升,这种土壤肥力快速变化促进尖被藜芦进一步繁殖扩张,牛皮杜鹃等灌木植物在种群竞争中可能会长期处于下风,生长受限,此阶段构成正反馈过程。轻度上侵到重度上侵时,尖被藜芦生物量增加速度减缓,牛皮杜鹃生物量减少速度变慢,土壤肥力变化幅度减小。尖被藜芦上侵程度逐渐加重时,混合凋落物逐渐趋于草本单一凋落物,会减少土壤微生物数量,降低微生物与土壤酶活性,导致土壤肥力下降,不利于喜肥植物尖被藜芦生长。由此,尖被藜芦持续性快速扩张受到抑制,植物群落组成逐步稳定,土壤肥力转化趋于动态平衡,牛皮杜鹃衰退幅度减小,灌木苔原草甸化进程放缓,尖被藜芦生长与土壤肥力间形成负反馈关系。

#### 4 结论

尖被藜芦不断上侵对苔原带原生灌木牛皮杜鹃与土壤肥力影响具有阶段性和差异性特点。随着尖被藜芦上侵程度不断加深,尖被藜芦生物量升高,牛皮杜鹃生物量不断下降,土壤有机质与总氮含量不断下降,速效氮与速效磷含量不断升高,但牛皮杜鹃生物量和土壤肥力变化逐渐趋缓。尖被藜芦与牛皮杜鹃生物量和土壤肥力间存在高度相关性。尖被藜芦上侵过程中,上侵速度与土壤肥力变化之间可能出现正反馈到负反馈的转变,植物群落结构与土壤肥力趋于稳定。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Alexander J M, Lembrechts J J, Cavieres L A, Daehler C, Haider S, Kueffer C, Liu G, McDougall K, Milbau A, Pauchard A, Rew L J, Seipel T. Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany*, 2016, 126(2): 89-103.
- [ 2 ] Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. Climate effects on mountain plants. *Nature*, 1994, 369: 448.
- [ 3 ] Valéry L, Fritz H, Lefeuvre J C, Simberloff D. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 2008, 10(8): 1345-1351.
- [ 4 ] 李博, 徐炳声, 陈家宽. 从上海外来杂草区系剖析植物入侵的一般特征. *生物多样性*, 2001, 9(4): 446-457.
- [ 5 ] Klanderud K, Totland Ø. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology*, 2005, 86(8): 2047-2054.
- [ 6 ] Lenoir J, Gégout J C, Marquet P A, de Ruffray P, Brisse H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 2008, 320(5884): 1768-1771.
- [ 7 ] Pauli H, Gottfried M, Reiter K, Klettner C, Grabherr G. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994—2004) at the GLORIA \* master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 2007, 13(1): 147-156.
- [ 8 ] 刘景双. 长白山高山苔原牛皮杜鹃群落物质循环的研究. *生态学报*, 1993, 13(1): 96-98.
- [ 9 ] 胡睿. 藜芦入侵下长白山典型苔原生态系统的变化过程研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2020.
- [ 10 ] 靳英华, 许嘉巍, 刘丽娜, 贺红士, 陶岩, 宗盛伟, 杜海波, 王雷, 朱瑞帅. 长白山苔原带优势植物种的分布格局及其关联性研究. *地理科学*, 2016, 36(8): 1212-1218.
- [ 11 ] Wu G, Wei J, Deng H B, Zhao J Z. Nutrient cycling in an Alpine tundra ecosystem on Changbai Mountain, Northeast China. *Applied Soil Ecology*, 2006, 32(2): 199-209.
- [ 12 ] 仝川, 曾从盛, 王维奇, 闫宗平, 杨红玉. 闽江河口芦苇潮汐湿地甲烷通量及主要影响因素. *环境科学学报*, 2009, 29(1): 207-216.
- [ 13 ] 刘羽霞, 许嘉巍, 靳英华, 张英洁, 牛莉平, 王媛林, 贺红士. 长白山苔原草本植物入侵与土壤环境的关系. *生态学报*, 2018, 38(4): 1235-1244.
- [ 14 ] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方. 长白山西坡小叶章侵入苔原带调查与机理分析. *山地学报*, 2013, 31(4): 448-455.
- [ 15 ] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方, 乔琳琳, 王丹丹, 孟祥君, 杜海波, 王雷, 王丹. 长白山西坡小叶章侵入苔原带过程及影响. *生态学报*, 2014, 34(23): 6837-6846.
- [ 16 ] 宗盛伟, 吴正方, 杜海波. 近 52 a 长白山苔原带生长季气候变化特征. *干旱区研究*, 2013, 30(1): 41-49.
- [ 17 ] 耿玉清, 孙向阳, 亢新刚, 谭笑, 周运起, 李东兰, 陈宝升. 长白山林区不同森林类型下土壤肥力状况的研究. *北京林业大学学报*, 1999, 21(6): 97-101.
- [ 18 ] 刁银霞. 长白山西坡苔原带草本植物上侵过程[D]. 长春: 东北师范大学, 2021.
- [ 19 ] Jin Y H, Xu J W, He H S, Li M H, Tao Y, Zhang Y J, Hu R, Gao X, Bai Y Y, Wang H Y, Han Y Y. The Changbai alpine shrub tundra will be replaced by herbaceous tundra under global climate change. *Plants*, 2019, 8(10): 370.

- [20] 高文分, 马金蓉, 刘继华, 晏润文, 钱敏, 卢富庆, 袁文娟. 蒙自藜芦中的甾体生物碱及抗炎活性研究. 中南药学, 2024, 22(7): 1685-1691.
- [21] 何亚婷, 刘文治, 党高弟, 张全发. 秦岭亚高山草甸 30 种草本植物的光合作用途径. 武汉植物学研究, 2008(3): 298-303.
- [22] 高雅芳. 长白山西坡苔原带尖被藜芦关键物候期及其与环境要素关系[D]. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [23] 杨洪琴, 徐军, 王建伟, 刘秀莲, 于俊平. 无芒雀麦地上生物量两种取样方法的比较. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2007, 28(2): 82-88.
- [24] 冯滢瑛, 李卓仑. 1957—2007 年东北地区负积温时空演变. 冰川冻土, 2016, 38(6): 1529-1537.
- [25] 杨忠兴, 陶晶, 郑进烜. 云南湿地外来入侵植物特征研究. 云南林业科技, 2014, 43(1): 54-61.
- [26] 姚天华, 朱志红, 李英年, 潘石玉, 孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽. 功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响. 生态学报, 2016, 36(6): 1547-1558.
- [27] 张英洁. 长白山苔原带小叶章上侵对凋落物分解、土壤养分的影响及作用机制[D]. 长春: 东北师范大学, 2022.
- [28] 崔凯峰, 张德文, 金哲军, 马宏宇, 李艳波, 孙志华, 黄利亚, 于长宝. 长白山区牛皮杜鹃研究进展. 北华大学学报: 自然科学版, 2023, 24(1): 25-31.
- [29] 刘羽霞. 长白山苔原带优势植物的光合特性及其对氮沉降与草本入侵的响应[D]. 长春: 东北师范大学, 2018.
- [30] 王慧赟. 藜芦入侵对牛皮杜鹃叶片性状与光合特性的影响过程研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2020.
- [31] 史刚荣, 马成仓. 外来植物成功入侵的生物学特征. 应用生态学报, 2006, 17(4): 727-732.
- [32] 王朋, 梁文举, 孔垂华, 姜勇, 张茂新, 张朝贤. 外来杂草入侵的化学机制. 应用生态学报, 2004, 15(4): 707-711.
- [33] 吴锦容, 彭少麟. 化感——外来入侵植物的“Novel Weapons”. 生态学报, 2005, 25(11): 3093-3097.
- [34] Callaway R M, Ridenour W M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, 2(8): 436-443.
- [35] 赵瑜, 陆国才, 张卫东, 袁伯俊, 李慧梁, 张川. 藜芦生物碱药理和毒理学研究进展. 中药新药与临床药理, 2008, 19(3): 240-242.
- [36] 姜莹, 全雪丽, 朴成日, 金英花. 长白山自然保护区的野生有毒植物资源与有毒成分研究. 生物资源, 2020, 42(6): 603-616.
- [37] 张学文, 刘亦学, 刘万学, 万方浩, 张惟, 杨秀荣. 植物化感物质及其释放途径. 中国农学通报, 2007, 23(7): 295-297.
- [38] 裴国平, 雷建明, 裴建文. 植物化感物质释放途径及开发利用研究进展. 现代农业科技, 2012(03): 13-15.
- [39] 秦立武, 肖影, 范宇光, 赵伟, 赵莹, 金慧, 尹航, 黄祥童. 长白山高山苔原带植物濒危现状及保护级别评估. 生态学报, 2015, 35(1): 134-141.
- [40] Wolkovich E M, Davies T J, Schaefer H, Cleland E E, Cook B I, Travers S E, Willis C G, Davis C C. Temperature-dependent shifts in phenology contribute to the success of exotic species with climate change. *American Journal of Botany*, 2013, 100(7): 1407-1421.
- [41] Concilio A L, Loik M E. Elevated nitrogen effects on *Bromus tectorum* dominance and native plant diversity in an arid montane ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 2013, 16(4): 598-609.
- [42] Davidson A M, Jennions M, Nicotra A B. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 2011, 14(4): 419-431.
- [43] 张英洁, 靳英华, 谷晓楠, 许嘉巍, 陶岩, 贺红士, 王媛林, 刘羽霞, 牛莉平. 长白山苔原带植被变化与土壤微生物、酶活性及土壤肥力的相关性. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3086-3093.
- [44] 靳英华, 许嘉巍, 宗盛伟, 王鹏. 氮沉降对长白山苔原植被影响的试验研究. 地理科学, 2014, 34(12): 1526-1532.