

DOI: 10.5846/stxb202006171587

董轲, 丁新峰, 郝广, 王金龙, 赵念席, 高玉葆. 围封年限对内蒙古灌丛化草原小叶锦鸡儿灌丛结构及群落种间关联的影响. 生态学报, 2021, 41(14): 5775-5781.

Dong K, Ding X F, Hao G, Wang J L, Zhao N X, Gao Y B. Effects of enclosure period on population structure of *Caragana microphylla* and interspecific associations in the Inner Mongolia shrub-encroached grasslands. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5775-5781.

围封年限对内蒙古灌丛化草原小叶锦鸡儿灌丛结构及群落种间关联的影响

董 轲¹, 丁新峰¹, 郝 广¹, 王金龙², 赵念席^{1,*}, 高玉葆¹

¹ 南开大学生命科学学院, 天津 300071

² 天津农学院农学与资源环境学院, 天津 300191

摘要: 由于全球气候变化及过度放牧等不合理利用, 灌木入侵草地已经成为干旱半干旱草原区的一种普遍现象。本研究在内蒙古锡林郭勒草原区选择 3 处不同围封恢复年限(围封时间分别为 1979, 1983 和 2003 年)的小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛化草地, 分析了围封年限对灌丛化草地关键种小叶锦鸡儿种群大小格局及灌丛间主要物种种间关联的影响, 并从群落内物种生态位配置情况方面进行了相关机制的探讨。结果显示: (1) 小叶锦鸡儿的冠幅大小分布结构的偏态系数在 8/9 的样区内大于 0, 表现为正偏态; 随着围封年限的延长, 在低、中灌丛化样区内, 小叶锦鸡儿的冠幅有增大的趋势, 这主要是由小于 0.5 m 冠幅的小叶锦鸡儿的减少或者消失导致的; (2) 随着围封年限的延长, 灌丛间多年生禾草生态位宽度(B)逐渐增大, 表现为 $B_{1979 \text{ 围封}} > B_{1983 \text{ 围封}} > B_{2003 \text{ 围封}}$; 灌丛间主要物种种间关系由负关联作用(竞争作用)向正关联作用(促进作用)转变。本研究结果不仅揭示了围封条件下小叶锦鸡儿灌丛化草地群落结构的变化及发展趋势, 同时也从关键种小叶锦鸡儿种群大小格局及灌丛间主要物种种间关联的角度对相关机制进行了解释, 为该区域的合理利用及恢复政策的制定提供了数据支持及理论指导。

关键词: 小叶锦鸡儿; 围封; 种群结构; 生态位宽度; 种间关联

Effects of enclosure period on population structure of *Caragana microphylla* and interspecific associations in the Inner Mongolia shrub-encroached grasslands

DONG Ke¹, DING Xinfeng¹, HAO Guang¹, WANG Jinlong², ZHAO Nianxi^{1,*}, GAO Yubao¹

¹ College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China

² College of Agronomy & Resources and Environment, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300191, China

Abstract: Due to global climate change and anthropogenic disturbance such as overgrazing, many arid and semiarid grasslands have been encroached by shrubs during recent decades. In this study, three *Caragana microphylla* shrub-encroached grasslands with different exclusion restoration periods (fenced since 1979, 1983 and 2003, respectively) were selected in Xilingol steppe region to analyze the effects of enclosure period on the population size structure of *C. microphylla* and the interspecific associations among main species in the shrub interspaces. In addition, we tried to analyze the corresponding mechanisms by testing niche space distribution of species in the shrub interspaces. (1) The skewness of size structures of *C. microphylla* was positive in eight out of nine plots, indicating significantly positive skewness. The size of *C. microphylla* increased with the elongation of enclosure period in the low or middle shrub coverage plots, mainly due to the decrease or disappearance of *C. microphylla* less than 0.5 m. (2) With the elongation of enclosure period, the niche

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0200808, 2016YFC0500706); 国家自然科学基金项目(31770505, 31570427)

收稿日期: 2020-06-17; **网络出版日期:** 2021-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaonianxi@nankai.edu.cn

width (B) of perennial grasses in the shrub interspaces increased, i. e., $B_{1979 \text{ Fenced}} > B_{1983 \text{ Fenced}} > B_{2003 \text{ Fenced}}$, and the interspecific associations among main species in the shrub interspaces shifted from negative association (competition) to positive association (facilitation). The findings not only revealed the community dynamics and tendency of *C. microphylla* shrub-encroached grasslands under fencing condition, but also provided insight into the corresponding mechanisms in terms of *C. microphylla*'s population size structure and the interspecific associations among main species in the shrub interspaces. The results would provide experimental data and theoretical guidance for the rational utilization and restoration policy-making in the shrub-encroached grasslands.

Key Words: *Caragana microphylla*; enclosure; population structure; niche breadth; interspecific associations

近半个世纪以来,气候变化及人类活动的加剧导致全球范围内的干旱半干旱草原发生了不同程度的退化,具体表现在草地生产力下降,物种多样性丧失,水土流失加剧,草原生态系统的社会服务功能降低^[1-2]。草原灌丛化作为退化草原的一种类型在全球范围内广泛发生,在我国内蒙古干旱半干旱典型草原区,主要表现为小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)对典型草原的入侵,并形成了连片的灌丛化草地^[3-4]。虽然已经有大量的研究证明围封能够有效促进退化草地恢复到退化前状态^[5-6],但这些研究主要关注了未发生灌丛化的退化草地。对灌丛化草地的长期观测发现,仅通过围封很难使灌丛化草地恢复到退化前状态,如关于美国亚利桑那州东南部灌丛化草地的研究中指出,50 a 的围封禁牧后其仍处于灌丛化草地状态^[7];同时,有研究者推测灌丛化草地也是干旱半干旱草原群落的一种稳态^[8]。因此,合理评价灌丛化草地群落状态及演替规律,对该类草原的利用和保护具有重要意义,且已经成为当前草地生态学及恢复生态学中重点关注的内容之一^[9]。

群落关键种种群结构及群落内主要物种的种间关联,均能从不同角度反映群落的发展规律,并有助于对群落稳定性及演替规律进行合理的预测^[10-13]。就种群结构来说,关键种或者建群种种群内小个体级占优时,为上升型种群;大个体级占优势时,为下降型种群;中个体级占优时,种群相对稳定^[14],种群的结构特征对其所在群落也具有指示作用。而群落内种间关联的变化直接影响群落特征,是理解群落稳定程度及群落演替方向的重要基础^[15-16]。群落内主要物种的种间正关联通常有利于维持植物群落的生产力和稳定性、提高生态系统的服务功能;而负关联体现了物种间的排斥性,不利于生态系统的稳定;无关联常常表现为中性作用调控的种间关系,物种彼此几乎不会对邻居物种产生影响^[17]。另外,通过种间关联分析有助于理解群落发育过程中种群之间的相互作用,表征优势种群的地位^[18]。奇凯等对赤峰市沙地油松(*Pinus tabulaeformis*)林草本植物种间关联的研究,有效地反映了群落内的物种发育动态以及物种组成在不同发育时期此消彼长的动态变化^[17]。然而,自然恢复或者围封条件如何影响入侵灌木种群结构及灌丛间主要物种种间关联的研究并不多见,严重限制了人们对灌丛化草地群落动态的解释及合理预测,相关工作急需展开。

本文在锡林郭勒草原区选择不同围封年限的小叶锦鸡儿灌丛化草地,按不同灌丛化程度设立样区并进行调查,在对关键种小叶锦鸡儿种群结构及灌丛间主要物种种间关联调查的基础上,深入理解小叶锦鸡儿灌丛化草地在围封条件下的演替规律,为该类草原的合理利用及恢复政策的制定提供数据支持及理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

2018年8月,选取围封年限不同的小叶锦鸡儿灌丛化草地,分别为1979年围封样地(43°32'N, 116°40'E, 海拔1200 m)、1983年围封样地(43°37'N, 116°40'E, 海拔1186 m)和2003年围封样地(43°38'N, 116°41'E, 海拔1185 m)。三处样地均位于内蒙古锡林郭勒盟白音锡勒牧场,两两之间的距离大约5 km,具有相似的气候特征(半干旱温带大陆性气候)和土壤特征(栗钙土),地带性植被为大针茅(*Stipa grandis*)-羊草(*Leymus chinensis*)典型草原。由于不合理利用,该区域退化严重,大针茅和羊草群落被小叶锦鸡儿灌丛化草地替代现象已经非常普遍。据统计,小叶锦鸡儿已入侵了超过 $5 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 内蒙古草原^[9],部分区域即使围封40 a,小叶

锦鸡儿灌丛在景观上仍具有显著作用。

1.2 实验设置

受退化程度大小的影响,灌丛化程度会表现出由高至低的趋势。在选择的三处样地内,依据小叶锦鸡儿灌丛盖度划分为低盖度(小叶锦鸡儿盖度 3%—5%)、中盖度(小叶锦鸡儿盖度 12%—18%)和高盖度(小叶锦鸡儿盖度 35%—45%) 3 种灌丛化水平样区。于每个灌丛化水平样区内,在灌丛间随机设置 10 个 0.5 m × 0.5 m 草本样方,保证样方边界距离小叶锦鸡儿灌丛的距离大于 1.0 m,调查样方内植物种类并按照多年生禾草、多年生杂类草、一二年生植物及半灌木进行功能群分类,统计每种植物的密度和最大株高,并以种为单位收获地上部带回实验室于 80℃ 烘干至恒重,测定地上部生物量;同时,随机设置 4 个 20 m × 20 m 灌木样方来调查样方内每株小叶锦鸡儿的冠幅大小,用于种群大小结构分析。其中小叶锦鸡儿种群大小结构以样区为单位进行数据分析,灌丛间群落以样地为单位进行数据分析。

1.3 数据分析

1.3.1 种群大小结构

种群的大小能够反映种群增长的动态变化^[19],对于构件灌木,通常用冠幅大小来代表。在本研究中,将小叶锦鸡儿冠幅长度每隔 0.5 m 划分为一个等级,共划分成 7 个等级:[0, 0.5], (0.5, 1], (1, 1.5], (1.5, 2], (2, 2.5], (2.5, 3], (3, 3.5], 分别统计不同围封年限不同灌丛盖度水平下每个等级小叶锦鸡儿的数量,并评估小叶锦鸡儿种群大小结构的偏度,确定分布模式。

1.3.2 物种重要值(IV)^[20]及生态位宽度(B)^[21]

重要值(IV) = (相对密度 + 相对高度 + 相对生物量) / 3

相对密度(高度、生物量) = 某一物种在一样方内的平均密度(高度、生物量) / 该样方内所有物种的密度(高度、生物量)之和

$$Bi = - \sum_{j=1}^r P_{ij} \log P_{ij}; P_{ij} = n_{ij} / N_i; N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij};$$

式中, Bi 为物种 i 的生态位宽度, P_{ij} 为物种 i 在资源梯度级 j 上的数量特征, n_{ij} 为物种 i 在资源梯度级 j 上的优势度(在本实验中指物种 i 在对应样方中的重要值), r 为资源等级数, 上述公式具有值域 $[0, \log r]$ ^[22]。

1.3.3 群落整体关联性分析-方差比率法(VR)^[23]

$$VR = S_T^2 / \delta_T^2; S_T^2 = 1/N \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2; \delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i); P_i = n_i / N$$

式中, N 为调查样方总数, S 为群落中物种总数, n_i 表示物种 i 出现的样方数, T_j 表示样方 j 中出现的物种数, t 代表所有调查样方中物种的平均数, $t = (t_1 + t_2 + t_3 + \dots + t_N) / N$, VR 代表所调查群落内多物种之间的整体关联指数。如果 $VR = 1$, 则群落内物种间无关联; 若 $VR > 1$, 则群落内物种间表现为净的正关联作用; 若 $VR < 1$ 则表示群落内物种间表现为净的负关联作用^[11]。如果 VR 的统计量 W 位于 $\chi_{0.05}^2$, $\chi_{0.95}^2$ 分布限之外, 则表示 VR 与 1 差异显著 ($P < 0.05$), 如果位于分布限之内, 则表示 VR 与 1 差异不显著 ($P > 0.05$)。根据样地内物种重要值排序结果, 以样地为单位, 选取排序前 7 的物种进行种间关联分析。

1.3.4 统计分析

对小叶锦鸡儿冠幅大小数据进行对数转化使其符合正态分布及方差齐性, 利用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 检验围封年限、灌丛化水平及其交互作用对小叶锦鸡儿冠幅大小的影响。如交互作用显著, 则进一步通过简单效应分析来评估各个单一因子的影响。以上数据分析均在 SPSS 22.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 小叶锦鸡儿种群大小结构

对小叶锦鸡儿冠幅大小结构分析发现, 仅 1983 年围封低盖度样区内, 小叶锦鸡儿冠幅分布格局为正态分布; 其他 8 个样区内分布格局偏度系数均大于 0, 表现为显著正偏。在所有样区内, 均为 0.5—2 m 冠幅区间的

小叶锦鸡儿灌丛占优势,0—0.5 m 冠幅区间内的小叶锦鸡儿比例低,且在 1979 年围封低盖度样区内,未统计到 0—0.5 m 冠幅区间内的小叶锦鸡儿(表 1,图 1)。

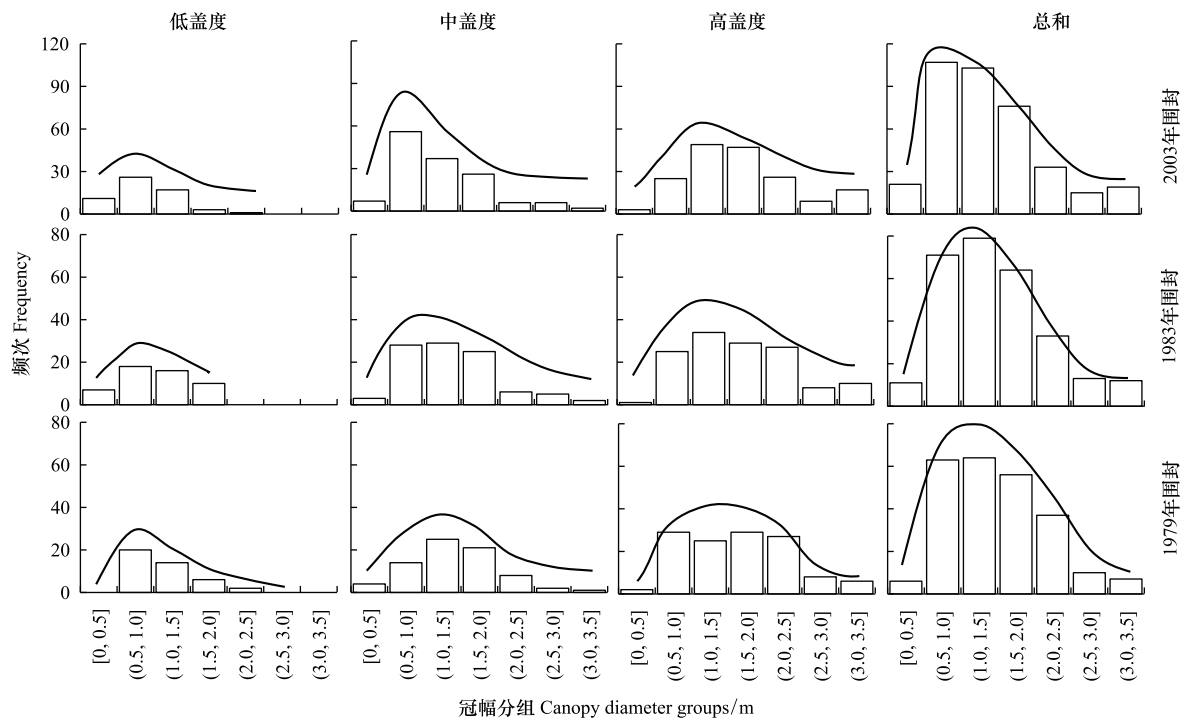


图 1 小叶锦鸡儿冠幅频度分布
Fig.1 Frequency distribution of canopy diameter of *C. microphylla*

表 1 小叶锦鸡儿灌丛大小及分布结构

Table 1 The size structure and skewness of *C. microphylla*

样地 Site	偏度 Skewness				冠幅长度 Canopy diameter/m			
	低盖度	中盖度	高盖度	总和	低盖度	中盖度	高盖度	总和
2003 围封 Fenced since 2003	0.965	1.104	1.388	1.485	0.89±0.05bγ	1.26±0.05bcβ	1.80±0.07α	1.45±0.04
1983 围封 Fenced since 1983	−0.009 ^N	0.809	0.905	1.058	1.08±0.06aγ	1.38±0.06abβ	1.73±0.07α	1.49±0.04
1979 围封 Fenced since 1979	1.128	0.886	1.094	1.234	1.18±0.07aγ	1.45±0.07aβ	1.71±0.07α	1.53±0.05

偏度值后面^N,表示该组数据满足正态分布,未标注表示数据不满足正态分布;同一列平均值间,含有相同的英文字母表示围封年限间差异不显著;而同一行,含有相同希腊字母表示不同小叶锦鸡儿盖度间差异不显著

方差分析结果显示围封年限、灌丛化盖度及其交互作用均对小叶锦鸡儿冠幅大小具有显著影响($P < 0.05$)。简单效应结果显示,同一围封年限下,随着灌丛化盖度水平增加,小叶锦鸡儿冠幅显著增大;在低盖度样区内,1979 年和 1983 年围封样区内的小叶锦鸡儿冠幅显著高于 2003 年围封样区;在中盖度区,1979 年围封样区内的小叶锦鸡儿冠幅显著高于 2003 年围封样区,两者均与 1983 年围封样区所得结果无显著差异;在高盖度区,不同围封年限间无显著差异(表 1)。

2.2 物种重要值及生态位宽度

在 1979 年围封样地中,多年生禾草羽茅(*Achnatherum ibiricum*)的重要值最高,为 0.253;多年生禾草大针茅次之,为 0.144。在 1983 和 2003 年围封样地中,多年生杂类草黄囊苔草(*Carex korshinskyi*)的重要值最高,分别为 0.298 和 0.379;多年生杂类草二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)次之,分别为 0.176 和 0.151(表 2)。

在 1979 围封样地中,生态位宽度高于 1 的物种多出现在多年生禾草功能群内,包括冰草(*Agropyron cristatum*)、大针茅、羊草和羽茅,还有多年生杂类草中的二裂委陵菜和黄囊苔草;在 1983 围封样地中,生态位宽度高于 1 的物种分别为多年生禾草大针茅和羊草,多年生杂类草二裂委陵菜、黄囊苔草、一年生植物轴藜

(*Axyris amaranthoides*) 和半灌木木地肤(*Kochia prostrata*); 在 2003 围封样地中, 生态位宽度高于 1 的物种分别为多年生禾草大针茅, 多年生杂类草二裂委陵菜、黄囊苔草和一年生植物轴藜(表 2)。

表 2 小叶锦鸡儿灌丛间群落内物种重要值及生态位宽度
Table 2 The importance value and niche breadth of species in the interspaces of *C. microphylla*

功能群 Functional groups	物种 Species	重要值 Importance value			生态位宽度 Niche breadth		
		2003 围封	1983 围封	1979 围封	2003 围封	1983 围封	1979 围封
多年生禾草 Perennial grasses	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.019	0.008	0.041	0.758	0.578	1.106
	糙隐子草 <i>Cleistogenes quarrosa</i>	0.025	0.019	0.024	0.888	0.900	0.980
	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.128	0.097	0.144	1.343	1.295	1.368
	洽草 <i>Koeleria macrantha</i>			0.007			0.494
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.045	0.149	0.054	0.784	1.401	1.263
多年生杂类草 Perennial forbs	羽茅 <i>Achnatherum ibiricum</i>	0.038	0.035	0.253	0.724	0.731	1.413
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.151	0.176	0.097	1.202	1.405	1.366
	麻花头 <i>Klasea centauroides</i>			0.020			0.899
	黄囊苔草 <i>Carex korshinskyi</i>	0.379	0.298	0.087	1.408	1.444	1.168
	瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum etaloideum</i>		0.011	0.006		0.719	0.430
一、二年生植物 Annuals and biennials	野韭 <i>Allium ramosum</i>	0.021	0.019	0.023	0.814	0.974	0.752
	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>		0.017	0.006		0.501	0.125
	灰绿藜 <i>Chenopodium laucum</i>	0.040	0.010	0.040	0.932	0.797	0.996
	轴藜 <i>Axyris amaranthoides</i>	0.053	0.036	0.003	1.190	1.333	0.408
	半灌木 Semi-shrubs						
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.006	0.014		0.432	0.685	
	木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	0.050	0.068	0.027	0.921	1.099	0.785

2.3 群落整体关联性分析

基于方差比率 *VR* 及其检验结果, 可以得出 2003 年围封样地中, *VR* 值为 0.764, 群落中主要物种间的整体关联为轻微负关联; 而 1983 和 1979 年围封样地中所得 *VR* 值均高于 1, 分别为 1.347 和 1.039, 主要物种间的整体关联为轻微正关联(表 3)。

表 3 小叶锦鸡儿灌丛间群落主要物种间整体关联性分析
Table 3 The overall association among main species in the interspaces of *C. microphylla*

样地 Site	方差比率 Variance ratio	检验统计量 Statistic W	卡方临界值 ($\chi^2_{0.05,N}, \chi^2_{0.95,N}$)	关联性 Association
2003 围封 Fenced since 2003	0.764	22.92	(17.71, 42.56)	轻微负关联
1983 围封 Fenced since 1983	1.347	40.41	(17.71, 42.56)	轻微正关联
1979 围封 Fenced since 1979	1.039	28.05	(15.38, 38.89)	轻微正关联

3 讨论

在干旱半干旱草原区, 对于小叶锦鸡儿灌丛化草地的增加, 很早就引起了生态学研究者的关注, 然而关于小叶锦鸡儿灌丛化草地是否为该区域的另一种稳态的观点并没有一致的结论^[9, 24-25]。本课题组在 2014 年报道了基于围封 5—8 a 的实验结果, 发现随着围封时间的延长, 小叶锦鸡儿种群盖度有所降低, 且得出小叶锦鸡儿种群盖度与多年生禾草的重要值呈显著负相关关系, 并基于此结果推测小叶锦鸡儿种群开始衰退^[25]。本实验在围封 15—39 a 的样地内开展的研究发现, 围封仅使得小于 0.5 m 冠幅的小叶锦鸡儿的数量降低或者消失, 进而使得种群的冠幅随围封年限的延长呈现出增大的趋势, 这种趋势在小叶锦鸡儿低、中盖度样区内尤为明显, 支持了前一研究中小叶锦鸡儿种群盖度降低的结论。另外, 本研究还发现多年生禾草重要值随着围封年限的增加而增加, 从生态位配置方面为小叶锦鸡儿种群盖度与多年生禾草的重要值显著负相关提供解

释,同时还可以为小于 0.5 m 小叶锦鸡儿的降低或消失与灌丛间草本植物对入侵灌木的竞争有关提供解释。

在围封恢复早期,放牧压力的去除使得灌丛间草本植物补偿性生长,迅速占据空余生态位,并抑制了具有较小冠幅的小叶锦鸡儿的生长^[25-26];随着围封年限增加,植物凋落物的积累和分解促进了土壤理化性质的改善(如土壤氮、磷含量的增加),多年生禾草因其自身较高的氮素利用率及快速生长能力,从而在围封草地植物群落中逐渐占据优势地位^[27]。Pierce 等在美国新墨西哥州南部的乔纳达实验区对灌丛化草地的研究发现,草本植物对冠幅小于 0.5 m 的灌木生长表现出明显的抑制作用^[28]。另外,在美国亚利桑那州东南部一项长期观测实验发现,当灌木达到一定冠幅后,灌木相对于草本有竞争优势,且不会被竞争排除^[7]。在我们的实验结果中,8/9 的样区内小叶锦鸡儿种群分布表现为正偏态分布,表明种群结构为上升型,但同时表现为小于 0.5 m 冠幅的缺失,即缺乏小个体级的补充,这说明不同围封年限下小叶锦鸡儿种群实际处于一种相对稳定的状态。综合相关实验,我们得出当小叶锦鸡儿冠幅较小(<0.5 m)时,围封促进草本植物的快速生长并作为强竞争者竞争排除小叶锦鸡儿,可以通过围封促使灌丛化草地转变为典型草原;而当小叶锦鸡儿冠幅较大(>0.5 m)时,仅自然条件下的围封而无外源能量的输入,草本植物对灌木的竞争作用将不足以促使灌丛化草地向多年生禾草典型草原的转变^[8,29],即小叶锦鸡儿灌丛化草地为该区域的另一种稳态。

基于种间关联理论,种间负关联通常表现为物种间对于相似环境资源的需求所产生的竞争作用;而正关联通常表现为物种分属不同生活型或具有不同资源需求从而产生的生态补偿效应^[30-31]。本研究发现,随着围封时间的延长,小叶锦鸡儿灌丛间群落整体关联关系由负关联向正关联转变,表明该群落内植物对相同资源的竞争利用得到缓解,群落内多数物种间竞争作用弱化或表现为促进作用^[30]。龚容对围封条件下温带半干旱典型草原群落种间关联的研究发现,围封能够显著增加群落内的正关联物种对,有利于群落的稳定^[30];单贵莲等的研究发现随围封年限的延长,群落物种多样性及均匀度增加^[31]。在本研究中,2003 年围封样地内黄囊苔草的重要值最大(0.379),显著高于群落内其他物种;而随着围封年限的延长,单种优势作用逐渐弱化。这些研究均表明当群落内物种达到一定数量后,对资源的吸收和利用达到平衡,种间资源竞争会趋于平稳,群落更趋于稳定^[32]。另外,资源竞争的减弱也与群落内物种生态位宽度的变化有关,随着围封年限的延长,群落由多年生杂类草占主导的生态位配置向以多年生禾草和多年生杂类草共同主导的生态位配置转变,而群落生态位配置的改善,有利于种间关系和群落结构的稳定^[19]。

通过对围封 15—39 a 的小叶锦鸡儿灌丛化草地的研究观测,一方面从关键种小叶锦鸡儿种群大小结构方面给出了小叶锦鸡儿种群的发展动态,另一方面从群落主要物种的生态位配置及种间关联方面阐述了围封对灌丛间群落演替的影响。所得结果为合理评价和定位小叶锦鸡儿灌丛化草地的状态和演替规律提供了数据支持,也为制定合理的灌丛化退化草地恢复措施提供了理论支持。

参考文献(References):

- [1] Zhou L H, Shen H H, Chen L Y, Li H, Zhang P J, Zhao X, Liu T Y, Liu S S, Xing A J, Hu H F, Fang J Y. Ecological consequences of shrub encroachment in the grasslands of northern China. *Landscape Ecology*, 2019, 34(1): 119-130.
- [2] Eldridge D J, Maestre F T, Maltez-Mouro S, Bowker M A. A global database of shrub encroachment effects on ecosystem structure and functioning. *Ecology*, 2012, 93(11): 2499-2499.
- [3] 姜晔, 毕晓丽, 黄建辉, 白永飞. 内蒙古锡林河流域植被退化的格局及驱动力分析. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1132-1141.
- [4] Zhang Z, Wang S P, Nyren P, Jiang G M. Morphological and reproductive response of *Caragana microphylla* to different stocking rates. *Journal of Arid Environments*, 2006, 67(4): 671-677.
- [5] 王炜, 刘钟龄, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究 II. 恢复演替时间进程的分析. *植物生态学报*, 1996, 20(5): 460-471.
- [6] 刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. *干旱区资源与环境*, 2002, 16(1): 84-91.
- [7] Abercrombie S T, Koprowski J L, Nichols M H, Fehmi J S. Native lagomorphs suppress grass establishment in a shrub-encroached, semiarid grassland. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(1): 307-317.
- [8] D'Odorico P, Okin G S, Bestelmeyer B T. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology*,

- 2012, 5(5): 520-530.
- [9] Peng H Y, Li X Y, Li G Y, Zhang Z H, Zhang S Y, Li L, Zhao G Q, Jiang Z Y, Ma Y J. Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *Catena*, 2013, 109: 39-48.
- [10] Hara T. A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations. *Journal of Theoretical Biology*, 1984, 109(2): 173-190.
- [11] Rudolf V W H, McCrory S. Resource limitation alters effects of phenological shifts on inter-specific competition. *Oecologia*, 2018, 188(2): 515-523.
- [12] 安静, 吴玲, 王海娟, 段呈, 王绍明. 不同干扰程度下沙生植物异翅独尾草的种群结构与动态特征. *生态学报*, 2017, 37(6): 2023-2032.
- [13] 胡刚, 黎洁, 覃盈盈, 胡宝清, 刘熊, 张忠华. 广西北仑河口红树植物种群结构与动态特征. *生态学报*, 2018, 38(9): 3022-3034.
- [14] 张治国, 王仁卿. 中国分布北界的山茶(*Camellia japonica*)种群大小结构和空间格局分析. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 118-122.
- [15] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究 I. 种间联结测式的探讨与修正. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1985, 9(4): 274-285.
- [16] Dale M R T, Blundon D J, MacIsaac D A, Thomas A G. Multiple species effects and spatial autocorrelation in detecting species associations. *Journal of Vegetation Science*, 1991, 2(5): 635-642.
- [17] 奇凯, 张春雨, 侯继华, 赵秀海. 赤峰市沙地油松林草本植物多样性及种间关联动态. *生态学报*, 2010, 30(18): 5106-5112.
- [18] 张明霞, 王得祥, 康冰, 张岗岗, 刘璞, 杜焰玲, 于飞. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. *林业科学*, 2015, 51(1): 12-21.
- [19] 赵阳, 齐瑞, 焦健, 陈学龙, 曹家豪, 冯宜明, 杨萌萌. 尕斯库勒盆地地区紫果云杉种群结构与动态特征. *生态学报*, 2018, 38(20): 7447-7457.
- [20] 任继周. 草业科学研究方法. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [21] Levins R. *Evolution in changing environments: some theoretical exploration*. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- [22] 贺山峰, 蒋德明, 李晓兰, 阿拉木萨. 小叶锦鸡儿固沙群落草本种群重要值与生态位的研究. *干旱区资源与环境*, 2007, 21(10): 150-155.
- [23] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005.
- [24] 熊小刚, 韩兴国. 运用状态与过渡模式讨论锡林河流域典型草原的灌丛化. *草业学报*, 2006, 15(2): 9-13.
- [25] 赵婷婷, 赵念席, 高玉葆. 围封禁牧对小叶锦鸡儿灌丛化草原群落组成和结构的影响. *生态学报*, 2014, 34(15): 4280-4287.
- [26] 王凌菲, 徐霞, 江红蕾, 关梦茜, 田晓宇. 内蒙古温带典型草原围封十年草灌景观格局动态. *生态学报*, 2020, 40(7): 2234-2241.
- [27] Shang Z H, Cao J J, Guo R Y, Henkin Z, Ding L M, Long R J, Deng B. Effect of enclosure on soil carbon, nitrogen and phosphorus of alpine desert rangeland. *Land Degradation and Development*, 2017, 28(4): 1166-1177.
- [28] Pierce N A, Archer S R, Bestelmeyer B T. Competition suppresses shrubs during early, but not late, stages of arid grassland-shrubland state transition. *Functional Ecology*, 2019, 33(8): 1480-1490.
- [29] Pierce N A, Archer S R, Bestelmeyer B T, James D K. Grass-shrub competition in arid lands: an overlooked driver in grassland-shrubland state transition? *Ecosystems*, 2019, 22(3): 619-628.
- [30] Yuan Z L, Wei B L, Chen Y, Jia H R, Wei Q N, Ye Y Z. How do similarities in spatial distributions and interspecific associations affect the coexistence of *Quercus* species in the Baotianman National Nature Reserve, Henan, China. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 2580-2593.
- [31] 龚容, 高琼, 王亚林. 围封对温带半干旱典型草原群落种间关联的影响. *植物生态学报*, 2016, 40(6): 554-563.
- [32] 单贵莲, 徐柱, 宁发, 马玉宝, 李临杭. 围封年限对典型草原群落结构及物种多样性的影响. *草业学报*, 2008, 17(6): 1-8.