

DOI: 10.20103/j.stxb.202211233390

丁婧祎, 尹彩春, 韩逸, 赵文武. 草原灌丛化对生态系统多功能性的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8257-8267.

Ding J Y, Yin C C, Han Y, Zhao W W. Research progress and perspectives on the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(20): 8257-8267.

草原灌丛化对生态系统多功能性的影响

丁婧祎^{1,2,*}, 尹彩春^{1,2}, 韩逸^{1,2}, 赵文武^{1,2}

1 北京师范大学地理科学学部 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

2 北京师范大学地理科学学部 陆地表层系统科学与可持续发展研究院, 北京 100875

摘要: 草原灌丛化现象在干旱半干旱区广泛发生, 影响了生态系统的结构、过程和功能。生态系统具有同时提供多种功能的能力, 即生态系统多功能性。灌丛化是否会引起草原生态系统多功能性的减少, 其内在的作用机制又是什么? 这些问题仍有待明晰。理解草原灌丛化对生态系统多功能性的影响, 对于促进草原地区“草-畜-人”平衡和实现区域可持续发展至关重要。从响应规律、影响路径和控制因素三个方面总结评述了草原灌丛化对生态系统多功能性影响的研究进展, 主要包括: (1) 阐明了单一生态系统功能和多种生态系统功能对草原灌丛化的响应特征; (2) 从生物路径、非生物路径以及气候变化和人类活动的影响方面探讨了灌丛化对生态系统多功能性的影响路径; (3) 从灌丛化物种、灌丛化阶段和草原类型三个方面明晰了草原灌丛化对生态系统多功能性影响的控制因素。在此基础上, 针对灌丛化对生态系统多功能性的影响机制, 对生产-生态功能权衡的影响等方面对未来研究进行了展望, 并面向可持续发展目标探讨了灌丛化生态系统的可持续管理路径。研究可为我国灌丛化草原的恢复和管理提供支撑。

关键词: 灌丛化; 多功能性; 生态系统; 生物多样性; 生产-生态功能; 权衡

Research progress and perspectives on the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality

DING Jingyi^{1,2,*}, YIN Caichun^{1,2}, HAN Yi^{1,2}, ZHAO Wenwu^{1,2}

1 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 Institute of Land Surface System and Sustainable Development, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: Shrub encroachment into grasslands is a widespread phenomenon in drylands, which alters ecosystem structure, processes and functions. Ecosystems have the ability to provide multiple functions simultaneously (ecosystem multifunctionality). However, it remains unclear whether shrub encroachment results in reductions in grassland ecosystem multifunctionality and what are the underpinned mechanisms. Understanding the impact of shrub encroachment on multifunctionality can help promoting the balance between “grass-livestock-human welfare” and achieve grassland sustainable development. In this study, we synthesized the research progresses on the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality from the perspectives of response patterns, impact pathways and regulation factors. It mainly includes (1) illustrating the response of single function and multiple functions to shrub encroachment; (2) explicating the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality via biotic and abiotic pathways and how it is mitigated by climate change and human activities; (3) synthesizing the regulators (i.e., shrub species, encroachment stages and grassland types) of the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality. Based on the syntheses above, we

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32201324, 41991232); 地表过程与资源生态国家重点实验室自主课题项目 (2022-TS-02); 中央高校基本科研业务费专项

收稿日期: 2022-11-23; **采用日期:** 2023-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jingyiding@bnu.edu.cn

further made perspectives on the impact of shrub encroachment on multifunctionality and the tradeoffs between production-ecological functions. Finally, based on sustainable development goals, we discussed the potential ways to achieve sustainable development in the encroached ecosystems. This study can provide support for the restoration and management of encroached grasslands in China.

Key Words: shrub encroachment; multifunctionality; ecosystem; biodiversity; production-ecological functions; tradeoffs

草原提供了全球约 30%—50% 的初级生产力并贡献了全球 1/4 的固碳量,支撑了畜牧业、肉类和奶类制品的生产以及全球超过 30% 人口的生计,是全球生态保护和可持续发展的重点关注区域^[1]。然而近一个世纪以来,在全球气候变化和过度放牧的综合影响下,草原中草本植物盖度和多样性逐渐降低,而灌木和树木的盖度则迅速增加并逐渐取代草本植物成为优势物种,这一现象被称为草原灌丛化^[2-3]。灌丛化现象在全球范围内广泛发生,影响了约 5 亿 hm^2 的土地,是全球典型的土地覆被变化类型之一^[4]。

长期以来,灌丛化由于降低牧草生产力被普遍认为是生态系统退化的象征^[5],灌丛化的加剧使得草原生态系统多样性急剧丧失,群落由物种多样的草本植物群落转变为物种单一的灌木群落,改变了生态系统的生产力、碳固定、养分循环等功能^[6-7]。生态系统能够提供多种不同的功能,然而各个功能之间常常存在协同和权衡关系,单一功能无法表征生态系统的总体情况,生态系统这种同时提供多种功能的能力被称为生态系统多功能性^[8]。近年来研究发现灌丛化对于生态系统功能既有促进也有抑制作用,不同生态系统功能之间存在权衡关系^[3]。然而目前灌丛化对生态系统功能的影响研究多聚焦于对单一生态系统功能的评估^[3],缺乏灌丛化对生态系统多功能性的研究。因此草原灌丛化是否会造成生态系统总体功能的退化目前仍存在着较大的争议。这导致目前灌丛化草原的管理多聚焦于恢复单一的生产功能,如牧草生产力,忽略了对草原生态功能的恢复,影响着草原的生态安全^[9]。

我国草原面积达 4 亿 hm^2 ,占全国土地面积的 41.7%,约有 510 万 hm^2 的草原出现了灌丛化现象,形成了灌草连续体的新景观^[10]。其中内蒙古是灌丛化集中分布的区域,小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla*) 是主要的灌丛化物种^[11]。此外,在全球升温的影响下,高寒草甸地区也是灌丛化的主要发生地,在我国主要分布在青藏高原甘肃甘南和四川阿坝,高山绣线菊和金露梅是主要的灌丛化物种^[12]。灌丛化影响了我国草原的牧草生产力和牧民赖以生存的畜牧产业^[13]。为恢复灌丛化草原生态系统、提升牧民福祉,国内学者针对我国灌丛化的形成原因,对生态过程的作用机制和对生态系统功能的影响进行了系统的研究^[14-15]。揭示了灌丛对水分的再分配机制^[16]、灌丛“肥力岛”的形成机制^[17]、识别了灌丛化发展过程中生态系统的转变模式^[18],提出了灌丛化草原作为一种新型植被景观的管理途径^[10-19],为理解我国草原灌丛化的形成机制和管理提供了坚实的理论和实践基础。在未来气候干旱化背景下,草原灌丛化的进一步加剧不仅会扩大灌丛化草原的面积,影响农牧民的生产生活,同时会严重威胁我国寒区和旱区生态安全以及草原的可持续发展。《北方防沙带生态保护和修复重大工程建设规划(2021—2035 年)》提出到 2035 年基本建成我国北方生态安全屏障,《青藏高原上生态屏障区生态保护和修复重大工程建设规划(2021—2035)》提出 to 保护青藏高原生态系统、建立生态屏障。因此,理解灌丛化对生态系统多功能性的影响及其机制是提升灌丛化草原生态系统功能的前提,也是我国旱区和寒区生态保护和修复工程的重大需求。

1 生态系统多功能性对草原灌丛化的响应特征

草原灌丛化影响了全球多个生态系统。本文利用 Web of Science 和中国知网对灌丛化影响的研究进行了搜集(图 1;549 个样点)。目前已有灌丛化研究的样点遍布了包括极地在内的各个大洲,主要集中在北美、非洲南部、欧洲西部、亚洲中部和澳大利亚东部,涵盖了轻度、中度、重度等不同灌丛化阶段(图 1)。

1.1 单一生态系统功能对草原灌丛化的响应

灌丛化主要通过影响种间竞争和资源空间分布来改变草地斑块和灌丛斑块的生态过程,从而影响生态系

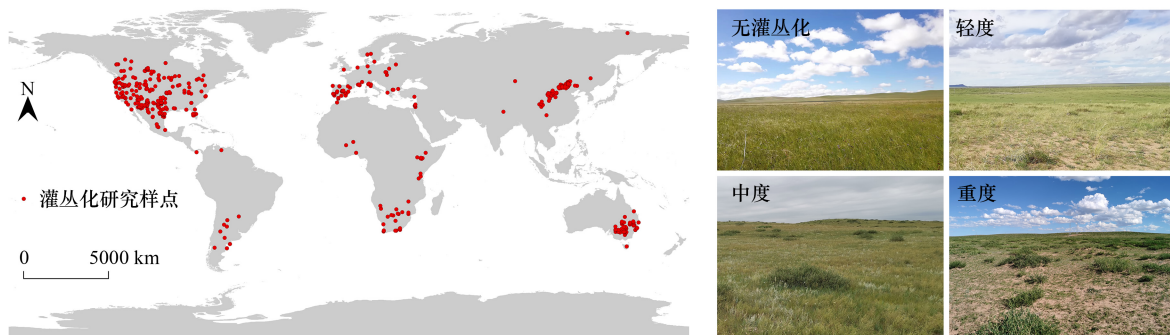


图1 全球灌丛化研究分布以及中国不同程度灌丛化样地示例

Fig.1 Global distribution of shrub encroachment studies, and photos of different encroachment stages in China

其中全球灌丛化研究样点数据来源为 Ding 和 Eldridge^[20] 中荟萃分析 (Meta-analysis) 所包含的样点, 以及 2022 年 10 月于中国知网搜索的主题为“灌丛化”的研究文献样点

统功能。草原生态系统能够支撑生产力、碳固定、养分循环、水土保持等不同类型的功能。已有研究表明灌丛化对单一生态系统功能的影响存在正向、负向和不显著三个方面, 具体因功能类型而异^[3]。

灌丛化对草原生态系统功能最显著的影响是降低了牧草生产力^[21]。在灌丛化发展过程中, 灌木通过冠层截流能够获取较多的水分资源^[22], 还可以通过强大的根系获取深层土壤水分, 具有较强的抗旱能力^[23]。此外, 灌木依靠其木质结构、发达的根系和防御性的地上结构 (如密集的冠层、带刺枝干) 能够抵抗牲畜啃食, 并具有较高的恢复力。同时部分灌木还能够分泌化感物质, 抑制其他物种的萌发和生长^[24]。灌木物种在资源获取、抗干扰性和恢复力方面的优势使得灌木在生态系统的种间竞争中处于优势地位^[25], 进而抑制了草本植物的生长速率、降低了草本植物的盖度, 最终使得牧草生产力迅速降低^[26]。

另一方面, 灌丛化能够通过增强资源的聚集分布从而提高生态系统的养分循环、碳固定等功能。在个体尺度上, 灌木具有较高的叶面积指数, 能够有效地通过光合作用固定二氧化碳, 同时相比于草本, 灌木具有较高的地上和地下生物量, 是土壤有机碳的主要来源^[26]。在景观尺度上, 灌丛会在扩张过程中逐渐改变景观格局的空间分布, 使得景观从单一均质的草本植物景观变为灌草镶嵌的异质性景观^[10]。灌丛斑块通过地上冠层对土壤颗粒的拦截、地下根系对养分的吸收以及景观上形成的资源汇集区, 从而使土壤资源聚集于灌丛斑块, 形成“肥力岛”效应^[15-27]。例如 Li 等发现我国北方科尔沁地区小叶锦鸡儿灌丛下方土壤有机碳和全氮含量要比周围草地斑块高 14%—32%^[28]。灌丛斑块下“肥力岛”的形成有利于水分和养分资源的保持, 并促进了土壤微生物种类的富集, 加快了物质循环和能量流动, 成为灌丛化草原中生态过程的热点区域^[29]。

由于灌丛化对生态系统过程既有促进也有抑制作用, 部分生态系统功能, 诸如净初级生产力、多样性维持、水文功能等对灌丛化的响应较为复杂, 没有明确的响应方向。例如对于初级生产力和多样性维持功能, 灌丛化改变了群落结构, 降低了草本植物的生产力、减少了以草本植物为食的鸟类和哺乳类动物^[2]。但是另一方面, 灌木的增加提升了灌木植物的生产力, 增加了生境的异质性, 为节肢动物提供了避难所, 并为部分爬行类动物提供了栖息地和丰富的食物来源^[30]。在水文功能方面, 灌木相比于草本具有较高的生物量, 蒸腾耗水量较大, 加剧了水资源的消耗^[31]。而另一方面, 灌木冠层能够有效地降低地表温度、减少土壤水分蒸散、减弱雨滴对土壤表面的冲击^[28], 通过根系所形成的大孔隙提高入渗速率, 从而保持水土资源^[15]。

1.2 多种生态系统功能对草原灌丛化的响应

目前灌丛化对生态系统功能的影响研究多聚焦于单一生态系统功能 (例如生产力、养分循环、碳固定) 之间的关系, 忽略了生态系统需要同时支撑多种功能的复杂性以及人类需要生态系统同时提供多种服务的需求^[32]。2004 年 Sanderson 最早提出了生态系统多功能性的概念^[8], 促进了从单一功能向多功能研究的转变。草原灌丛化对生态系统多功能性的影响可以分为正向影响、负向影响和无影响。长期以来, 由于降低牧草生

产力、显著减少牲畜产量,灌丛化被普遍认为是生态系统退化的象征^[21]。例如全球灌丛化影响的分析表明灌丛化能够显著降低草本植物多样性,降低植被生产力等功能^[33]。而地中海草原灌丛化研究表明入侵灌丛能够通过增加植物群落的多样性从而增强生态系统的多功能性^[34]。同时干旱区研究发现灌丛化能够提高土壤中真菌和细菌的生物量,增加土壤肥力并促进氮矿化速率,进而提升多功能性,是遏制荒漠化的重要防线^[35]。灌丛化对生态系统多功能性的影响会随着灌丛化的发展而发生改变。例如干旱区的研究表明生态系统多功能性会随灌丛盖度发生变化,多功能性在低灌丛盖度下呈现出随盖度增加的趋势,在 41%—60% 灌丛盖度区间内达到峰值,而后随着灌丛盖度下降^[36]。

构成多功能性的各个功能对灌丛化的响应各不相同,不同功能之间常常存在此消彼长的权衡关系。基于 Eldridge 等^[3] 全球荟萃分析 (Meta-analysis) 中的基础数据,本文分析了灌丛化影响下,不同生态系统功能间的关系(图 2)。从全球范围来看,尽管灌丛化能够提高碳固定(30.7%)、加快养分循环(18.5%)、增强土壤稳定性(4.2%),灌丛化会显著降低植被生产力(11.4%),从而降低牲畜产量。因此在灌丛化生态系统中会出现生产功能(如草本植物的生产力、牲畜产量)和生态功能(固碳、养分循环、水土保持)之间的权衡效应(图 2)。灌丛化由于导致生产功能降低,影响了牧民所赖以生存的畜牧产业,被广泛认为是草原退化的标志^[21]。生产和生态功能之间的权衡导致了在灌丛化草原中出现了不同的管理措施。例如以恢复草本植物生产力为目标,在全球范围内广泛开展的灌木移除措施^[9]。然而灌木移除对生态系统恢复效果并不理想,在全球范围内并不能有效地提高生态系统功能,无法逆转灌丛化的影响^[20]。另一种是以碳固定和提高景观休憩服务为目标的“碳农场”措施,通过对灌丛化草场禁牧、保护灌丛,从而增强生态系统的碳固定功能来促进碳中和的实现^[37],或者通过设立休憩项目(如打猎、生态旅游)从灌丛化草原获取多样的文化服务以补偿草原生产力的降低^[3]。

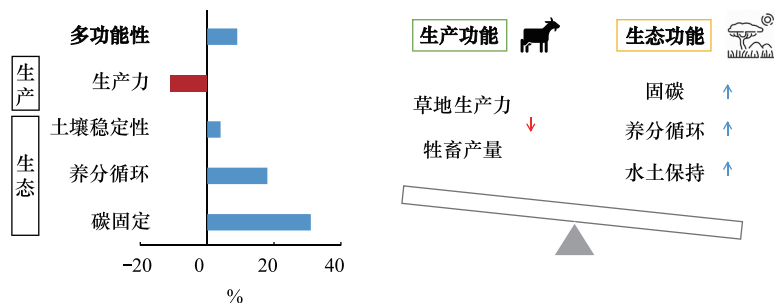


图 2 灌丛化对生产和生态功能的总体影响以及灌丛化影响下生态系统中生产功能和生态功能的权衡示意图

Fig.2 The effects of shrub encroachment on production and ecological functions, and the schematic diagram of tradeoffs between production and ecological functions under shrub encroachment

其中变化百分比是灌丛化样地相对于未发生灌丛化样地的平均变化率,数据来源为 Eldridge 等^[3]

2 草原灌丛化对生态系统多功能性的影响路径

草原灌丛化对生态系统多功能性的作用机制复杂多样,主要分为生物路径和非生物路径。草原灌丛化能够通过生物路径影响地上植物多样性和地下土壤生物多样性,也能够通过非生物路径影响土壤理化性质,从而改变生态系统的多功能性。灌丛化对生物和非生物路径的影响又会受到气候变化和人类活动的调控作用。

2.1 草原灌丛化对生态系统多功能性影响的生物路径

草原灌丛化能够通过改变生物多样性影响生态系统多功能性(图 3 生物路径)。地上植物多样性和地下土壤生物多样性相互作用共同支撑着生态系统多功能性。Maestre 等^[38]在 2012 年的研究发现,植物多样性是全球干旱区生态系统多功能性的重要驱动因素,同时 Delgado-Baquerizo 等^[39]于 2020 年的研究表明在全球范围内土壤生物多样性以及物种组成是驱动土壤多功能性的重要因子。草原灌丛化主要通过改变植物和土

壤生物的群落组成,改变地上/地下生物多样性,从而影响生态系统多功能性。在灌丛化过程中,随着灌丛盖度的增加,地上植物群落逐渐由以浅根系的草本为优势种的群落过渡到以深根系的灌木为优势种的群落^[26],地下微生物则由贫营养型转变为富营养型^[40]。这些群落组成的变化会极大地影响生态过程的强度和速率,进而影响不同生态系统提供多种功能的能力。例如在澳大利亚东部林地和非林地的研究发现,林地(树木盖度大于 10%)生态系统多功能性主要与树木多样性密切相关,而非林地(如灌木地)生态系统多功能性则取决于土壤多样性^[41]。此外,灌丛化通过生物多样性影响多功能性的方向和强度还取决于所考虑功能的类型。例如有机质分解多与土壤中微生物的多样性密切相关^[42],而生产力和碳固定能力则与地上植物多样性的关系较强^[43]。因此在灌丛化过程中植物和土壤生物群落组成的改变是引起不同功能此消彼长的原因之一。

2.2 草原灌丛化对生态系统多功能性影响的非生物路径

草原灌丛化还会通过影响土壤性质和资源分布等非生物路径改变生态系统多功能性(图 3 非生物路径)。在灌丛化过程中,土壤理化性质等非生物因子会发生不同程度的变化。例如,内蒙古温带草原的研究发现灌丛化的发展会增加表层土壤砂粒的含量、增大土壤容重、降低土壤 pH、并增强草地斑块和灌丛斑块间土壤资源分布的异质性^[40-44],从而影响生态系统多功能性。灌丛化影响下资源分布的变化将直接影响生态系统同时提供多种功能的能力。例如基于全球干旱区的研究发现土壤的质地显著影响生态系统多功能性^[45]。而基于青藏高原的研究表明土壤水分是影响生物多样性和生态系统多功能性的关键因子^[46]。在灌丛化过程中土壤理化性质的改变也会通过影响生物多样性而间接作用于生态系统多功能性。土壤水分是限制地上植物群落生长的关键因素,随着土壤水分的减少,植物物种对资源竞争的强度加剧,多样的物种逐渐被抗旱性较强的单一物种所代替^[13]。土壤 pH 则是影响地下土壤生物和微生物的主要因子。例如土壤微生物的生物地理分布主要受土壤 pH 的限制,微生物多样性随土壤 pH 呈现出先升高后降低的趋势,高碱性的土壤会抑制土壤细菌分解有机质的能力^[47],从而影响养分循环功能。

2.3 气候变化和人类活动对生物和非生物路径的调控作用

草原灌丛化对生态系统多功能性的作用还受到气候变化的影响。在气候因子中,温度升高会降低灌木冻害风险、减少灌木死亡率,进而促进灌木扩张^[6]。干旱和极端降水则会限制草本的生长,提高灌木的竞争优势,从而促进灌丛化的扩张^[48]。除此之外,气候因子能够通过改变土壤和资源分布从而影响生物多样性与生态系统多功能性的关系。例如气温的升高会促进地上灌木植物的生长,提高凋落物的周转率,增加土壤碳的输入,改变草原土壤功能菌群的多样性从而影响灌丛化草原养分循环过程^[49]。全球尺度研究表明,干旱程度的增加能够减少植物和土壤微生物多样性,解耦氮磷循环,降低生态系统功能^[50-52]。气候因子还能够通过影响生态系统中植物和土壤群落组成,从而改变生物多样性与生态系统多功能性的关系^[53]。在湿润区生态系统中,地上由生长速率快、光合作用高的植物群落主导,地下由能够快速分解有机质的细菌群落主导;而在干旱区,群落则由光合速率低的多年生植物和能分解难降解有机质的真菌群落所构成^[54-55]。这些群落组成的变化会改变生态过程的强度和速率,进而影响不同生态系统提供多种功能的能力。例如地中海草原灌丛化研究表明干旱指数通过增强灌木物种的功能性状从而提高生态系统的多功能性^[34]。

在变化环境下,人类活动的加剧会改变灌丛化生态系统的多功能性。放牧是灌丛化生态系统的主要人类活动方式。灌丛化的扩张会减少草本植物,影响牲畜可食牧草量,这反而会促使牧民加强放牧的频率和压力来减少牧草产量下降带来的经济损失,加剧了牲畜对草地斑块的啃食和踩踏,从而促进灌丛斑块的扩张。然而过度放牧将会导致灌丛斑块形成的土壤“肥力岛”崩溃,减弱灌丛化对生态系统的正向效应^[56],造成土壤资源的损失。同时,研究表明放牧能够提高细菌的多样性、降低真菌的多样性、改变土壤中微生物群落的网络结构,从而影响土壤的分解速率和养分循环^[57]。除了放牧之外,灌丛化草原是草原生态系统的重点恢复地区,还受到围栏封育、植树造林等一系列生态工程的影响。禁牧围封去除了放牧对草本植物的啃食和土壤的踩踏影响,使得草本植物得以恢复,是草原重要的生态系统恢复措施^[58]。内蒙古草原的研究表明,围封去除了放牧压力,促进了灌丛间草本植物的补偿性生长,抑制了小型灌木的进一步扩张^[59],使得在围封十年后草

原生产力显著提升^[60]。此外,草原地区还实施了退耕还林还草、植树造林等生态工程,以应对土地退化和沙化和增强草原的防风固沙能力。例如我国荒漠草原引入了柠条锦鸡儿来遏制荒漠化进程,黄土丘陵沟壑区引入了小叶锦鸡儿灌丛来减少水土流失^[61-62]。研究表明,人工灌丛往往对土壤深层水分消耗较大,对土壤养分元素需求较高,会进一步限制草本植物的生长和萌发,促进灌丛化的发展^[61-62],从而降低草本植物的生产力,提高碳固定、养分循环等生态功能。

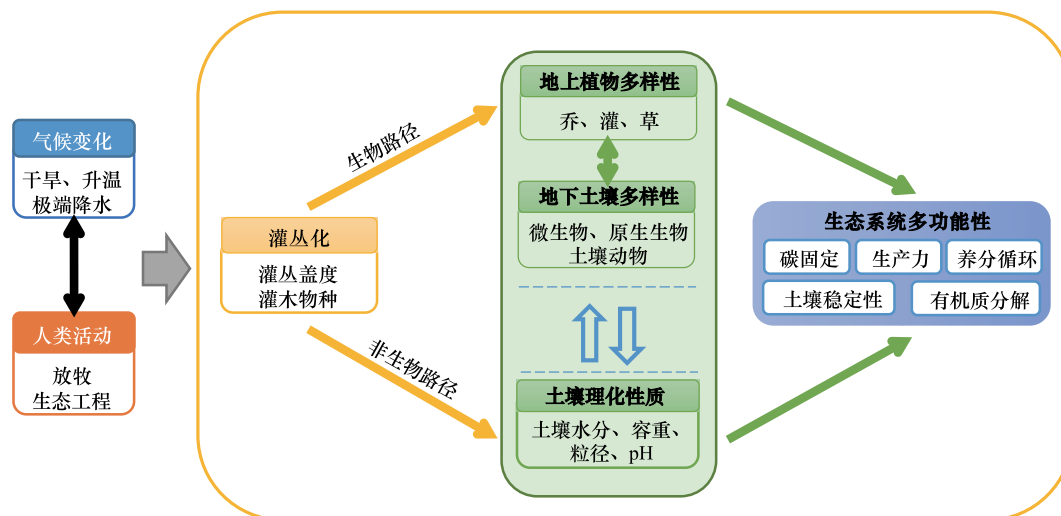


图3 灌丛化对生态系统多功能性影响的概念框架

Fig.3 A conceptual framework for the effects of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality

图中方框里的文字代表所包含因素的示例。灌丛化能够通过生物路径影响地上和地下生物多样性也能够通过非生物路径影响土壤理化性质从而改变生态系统的多功能性,灌丛化的影响又受到外部环境变化(如气候变化和人类活动)的调控

3 草原灌丛化对生态系统多功能性影响的控制因素

草原灌丛化对生态系统过程和功能的影响强度和方向与灌丛化过程息息相关。在灌丛化过程中,什么物种入侵(即灌丛化物种)、灌丛化发展到什么程度(即灌丛化阶段)、在哪里发生灌丛化(即草原类型和环境差异)这三种因素控制着灌丛化对生态系统多功能性的作用机制。

3.1 灌丛化物种的影响

灌丛化直接改变了植物群落的结构、组成和种间关系^[13],灌丛化对生态系统功能的影响与灌木群落的优势物种、群落盖度和密度等密切相关^[3]。已有研究表明草原灌丛化的影响取决于入侵灌木的植物性状。灌木的地上植物性状,如高度、冠幅直接决定了植物的生产力和资源汇集能力。例如高大的乔木(如 *Acacia* spp.)通常具有较为宽阔的冠层,能够有效地拦截和汇聚沉积物质,形成较强的“肥力岛”效应^[17],从而促进养分和土壤微生物的聚集。同时,高大的灌木能够为冠层下的生物提供良好的栖息地,从而促进植物多样性和土壤多样性的增加^[63]。而灌木的地下植物性状也会对生态系统功能产生影响。例如具有氮固定能力的灌木能够有效增加根系土壤微生物的丰富度,增强土壤养分的可利用性,从而促进植物生产力的提高^[13]。例如 Li 等^[64]基于荟萃分析(Meta-analysis)发现豆科灌木 *Prosopis* spp.对土壤有机碳的影响效应远高于非豆科灌木和乔木(*Acacia* spp. 和 *Chusqueira* spp.)。灌木的根系特征则通过影响水分消耗和土壤结构对养分循环等过程产生影响。例如我国东祁连山的灌丛化研究发现,不同灌丛化物种的根系特性影响了土壤团聚体的稳定,相比于杜鹃和金露梅灌丛,柳灌丛下团聚体最不稳定,影响了土壤有机碳的富集能力^[65]。

3.2 灌丛化阶段的影响

草原灌丛化的影响也与灌丛化的阶段有关^[66],会随着灌丛盖度的增加而发生非线性的变化(图4)。在

灌丛化的初级阶段(灌丛盖度 $<10\%$),草本植物生长并未受到灌木的严重压迫,灌丛化对生态系统功能的影响可能微乎其微。但是当入侵灌木日益扩张时($10\%—60\%$),生态系统由草本植物为主导变成了灌木为主导,同时灌木在资源竞争中逐渐占据优势地位,会造成草本生物量下降,土壤水分过度消耗。而当灌丛化进一步加剧($>60\%$ 盖度),生态系统转变为稳定的灌木地,灌木群落对生态系统的碳固定、土壤稳定性以及生物多样性保护等有利作用开始突显,并能在一定环境条件下遏制生态系统的退化和荒漠化现象^[35]。此外,随着灌丛化的发展,生态系统可能会发生稳态转换,导致生态系统功能发生非线性的变化^[18—25]。例如彭海英等^[26]在我国内蒙古典型草原的研究表明从轻度到中度和重度灌丛化草原,生态系统的生物量和生物多样性呈现出先减少后增加的趋势,因此灌丛化过程中可能存在以草本为优势和以灌木为优势的两种稳定状态来维持较高的生态系统功能。已有研究表明生态系统的生产力随灌丛盖度的扩张而增加,并会在约 15% 的灌丛盖度下达到峰值,而灌丛化生态系统的碳固定能力则会在约 30% 的灌丛盖度下达到最大^[66]。尽管在灌丛化的初级阶段停止放牧可能会扭转草原退化的趋势^[60],但是一旦灌木群落增加到一定数量,生态系统就会发生稳态转换,灌丛化管理措施的效果就会微乎其微,使得灌丛化的影响无法逆转^[20]。同时在灌丛化过程中群落的多样性和组成也会发生变化、不同生态系统功能之间出现此消彼长现象,因此在不同灌丛化阶段开展灌丛化管理对生态系统产生的影响也具有较大的不确定性。

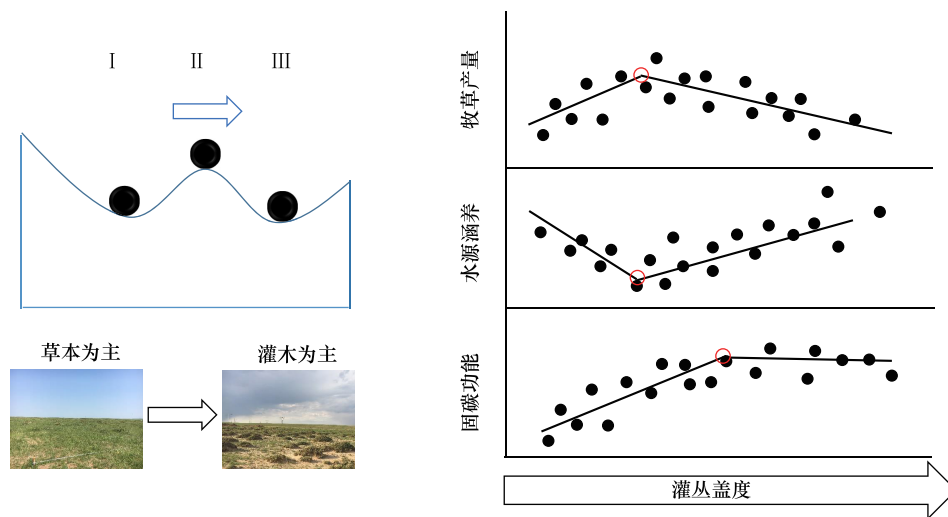


图4 灌丛化过程中生态系统稳态转化示意图

Fig.4 Schematic diagram of the ecosystem state transition during the process of shrub encroachment

生态系统由以草本为主的群落(I)过渡到灌草共存的群落(II),最后形成以灌木为主的群落(III);生态系统功能随灌丛化盖度发生非线性变化的假设图,蓝色线代表分段回归拟合的曲线,红色圆圈代表变化转折点

3.3 草原类型及环境差异的影响

草原灌丛化现象分布广泛,涵盖了不同类型的草原生态系统^[20]。灌丛化研究关注的重点区域集中在高寒草甸、典型草原、热带稀树草原、荒漠草原等。在不同的草原类型中,气候、土壤资源和外部干扰的差异影响了草原灌丛化的形成和发展。在高寒草原,气温升高促进灌木萌发和生长是灌丛化形成的主要原因^[67]。在荒漠草原,干旱和过度放牧导致草本植物衰退加速了灌丛的扩张^[2]。而在热带稀树草原,放牧导致草本植物减少,使得野火频率下降,减轻了对灌丛的抑制作用^[68]。Chen 等^[11]对内蒙古灌丛化草原开展了大梯度的野外调查,发现气候和降水是控制灌丛发展的重要因素。相比于冷湿环境,在暖干环境下灌丛的盖度更高,灌丛斑块更大,对生态系统功能的影响更大。不同环境下灌丛化形成机制的差异使得生态系统过程发生了不同的变化,从而导致不同草原类型中生态系统功能对灌丛化的响应存在差异。Knapp 等^[33]对北美洲的研究发现,在干旱地区灌丛化会加剧水资源的匮乏从而明显降低生态系统的净初级生产力;而在湿润地区,由于灌木具

有较大的冠层和较高的叶面积指数,灌丛化则会明显地提高生态系统的净初级生产力。灌丛化能够显著影响表层土壤的有机碳含量,但在不同的区域变化幅度不同。Jackson 等^[69]发现土壤有机碳含量与降水呈负相关关系;在降水低于 280mm 的干旱区,灌丛化能够促进土壤有机碳的积累;但是在降水大于 850mm 的湿润区,由于灌丛较强的呼吸作用,对有机碳的消耗量可能会大于积累量。在灌丛化过程中,灌丛斑块对资源的聚集程度在不同生态区域也有所差异。例如 Ding 等^[63]研究发现“肥力岛”效应随着降水的减少而增加。在湿润区,植物群落连续分布,资源分布的异质性较低;而在干旱区,群落呈斑块镶嵌分布,形成资源汇集区,从而提升灌丛斑块下土壤养分的聚集程度。

4 研究展望

草原灌丛化是影响草原生态系统的主要因素,本文从生态系统多功能性的角度系统综述了草原灌丛化的影响及其作用机制,主要结论为:(1)灌丛化通过改变种间竞争、养分循环和水资源分配等过程改变了生产力、碳固定、养分循环等单一生态系统功能,并影响了不同功能之间的权衡协同关系,导致生产和生态功能出现权衡现象,从而改变了草原生态系统的多功能性;(2)草原灌丛化一方面会通过影响植物和微生物群落的组成等生物路径影响多功能性,也会通过影响土壤性质和资源分布等非生物路径改变多功能性,气候变化(增温、干旱化)和人类活动(放牧、生态工程)都会影响草原灌丛化对多功能性的作用;(3)灌丛化对生态系统多功能性的影响强度和方向取决于灌丛化入侵物种的植物性状,会随着灌丛化程度的增加而发生非线性的变化,同时会因为不同草原生态系统的环境差异而发生变化。

综上所述,草原灌丛化作为影响草原生态系统的主要因素引起了国内外学者的广泛研究。已有研究在灌丛化的形成机制及其对生态系统结构、过程和功能的影响等方面进行了深入探究,为灌丛化管理和生态系统恢复提供了理论依据。关于灌丛化对生态系统多功能性的影响机制以及灌丛化生态系统的管理,以下几个方面的研究仍需进一步探索。

(1) 灌丛化对生态系统多功能性的作用机制

尽管已有研究阐明了灌丛化对土壤环境和生物群落组成的影响,但是在灌丛化过程中究竟是土壤环境的改变还是生物群落的变化导致了生态系统多功能性的变化?制约灌丛化草原生态系统多功能性的关键因素是什么?这些问题仍有待研究。此外,在不同的灌丛化阶段(如轻度、中度、重度),植物和土壤生物的群落组成发生变化引起生态系统的稳态转换,导致不同的生态系统功能也会随之发生非线性的改变,从而使得草地灌丛化对生态系统多功能性的影响机制发生改变。然而目前研究多聚焦于某一特定的灌丛化阶段,长时序、多阶段的灌丛化研究相对缺乏,使得难以采用合理的生态系统管理措施在不同灌丛化阶段优化生态系统多功能性。因此亟需理解在不同灌丛化阶段下生态系统多功能性的变化机制,从而为灌丛化的有效管理提供理论支撑。

(2) 灌丛化对生产和生态功能权衡的影响

灌丛化会降低草原的生产功能(牧草产量),但同时也会影响水源涵养、碳固定、防风固沙、养分循环等生态功能。灌丛化对于生态系统功能的促进与抑制作用使得生产和生态功能之间出现了权衡现象,并随之产生了不同的管理方式。目前对于灌丛化草原的管理多集中于两个方面,一方面是通过移除灌丛来恢复草地生态系统。但是相关研究发现,这种恢复往往只具有短期效应,而且会对生态系统产生多方面的长期影响。另一方面是留存灌丛,通过增加其固碳及休憩服务的供给能力来促进生物多样性保护和应对气候变化。但是两种措施都难以实现草原的生产和生态功能的协同提升。因此,理解灌丛化对生产和生态功能权衡关系的影响机制是灌丛化草原恢复的前提,也是平衡“草-畜-人”关系的科学基础。

(3) 灌丛化草地的可持续发展

灌丛化通过改变生态系统结构、过程、功能、服务进一步影响了草原的可持续发展。联合国可持续发展目标(SDGs)涵盖了减贫、粮食安全、人口福祉、人居环境、生态系统和气候变化等多方面的发展问题,其中健康稳定的生态系统对实现 SDGs 起到了重要的支撑作用。灌丛化对于不同 SDGs 既有促进也有抑制作用。相比

于草本植被,灌木的适口性差,且灌木的发展限制了草本植物的生长,导致牧草的产量和质量降低^[21-26]。因此灌丛化不利于以畜牧业为主的农业生产方式和粮食安全目标的实现(SDG2,消除饥饿并实现粮食安全)。而另一方面,由于灌木具有较高的叶面积指数和地上生物量,灌丛化会提高生态系统地上部分的固碳量,同时灌木相对多年生草本具有深广而发达的根系,灌木的增加会导致深层土壤生物量增加,也即增加土壤碳^[37]。生态系统碳库和固碳功能是重要的基于自然气候解决方案之一^[70],这一定程度上有利于适应和缓解气候变化(SDG13,应对气候变化)。此外灌丛化对生态系统功能同时具有正向和负向的综合影响^[3]。因此灌丛化对于SDG15(保护和恢复陆地生态系统,防治荒漠化,扭转土地退化,防止生物多样性丧失)的影响有积极和消极的多重作用。灌丛化的复杂影响导致了不同SDGs之间存在权衡关系,影响了灌丛化地区可持续发展的整体实现。因此,在未来的草原管理中,如何协同多种管理措施,从而促进多个SDGs的实现是灌丛化草原可持续管理的关键议题。

参考文献(References):

- [1] Reynolds J F, Smith D M S, Lambin E F, Turner B L II, Mortimore M, Batterbury S P J, Downing T E, Dowlatabadi H, Fernández R J, Herrick J E, Huber-Sannwald E, Jiang H, Leemans R, Lynam T, Maestre F T, Ayarza M, Walker B. Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 2007, 316(5826): 847-851.
- [2] Archer S R, Andersen E M, Predick K I, Schwinning S, Steidl R J, Woods S R. Woody plant encroachment: causes and consequences. *Rangeland Systems*. Cham: Springer, 2017: 25-84.
- [3] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, Roger E, Reynolds J F, Whitford W G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 2011, 14(7): 709-722.
- [4] Deng Y H, Li X Y, Shi F Z, Hu X A, Gillespie T. Woody plant encroachment enhanced global vegetation greening and ecosystem water-use efficiency. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(12): 2337-2353.
- [5] Schlesinger W H, Reynolds J F, Cunningham G L, Huenneke L F, Jarrell W M, Virginia R A, Whitford W G. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 1990, 247(4946): 1043-1048.
- [6] 刘超文, 马文明, 周青平, 陈红. 草地灌丛化土壤碳氮地球化学循环. *草业科学*, 2020, 37(4): 645-657.
- [7] 熊小刚, 韩兴国. 内蒙古半干旱草原灌丛化过程中小叶锦鸡儿引起的土壤碳、氮资源空间异质性分布. *生态学报*, 2005, 25(7): 1678-1683.
- [8] Sanderson M A, Skinner R H, Barker D J, Edwards G R, Tracy B F, Wedin D A. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 2004, 44(4): 1132-1144.
- [9] Archer S R, Predick K I. An ecosystem services perspective on brush management: research priorities for competing land-use objectives. *Journal of Ecology*, 2014, 102(6): 1394-1407.
- [10] 陈蕾伊, 沈海花, 方精云. 灌丛化草原: 一种新的植被景观. *自然杂志*, 2014, 36(6): 391-396.
- [11] Chen L Y, Li H, Zhang P J, Zhao X, Zhou L H, Liu T Y, Hu H F, Bai Y F, Shen H H, Fang J Y. Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1627-1641.
- [12] 马文明, 刘超文, 周青平, 邓增卓玛, 唐思洪, 迪力亚尔·莫合塔尔, 侯晨. 高寒草地灌丛化对土壤团聚体生态化学计量学及酶活性的影响. *草业学报*, 2022, 31(1): 57-68.
- [13] 丁威, 王玉冰, 向官海, 迟永刚, 鲁顺保, 郑淑霞. 小叶锦鸡儿灌丛化对典型草原群落结构与生态系统功能的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 33-43.
- [14] 胡健, 曹全恒, 刘小龙, 陈雪玲, 孙梅玲, 周青平, 吕一河. 草灌植被转变对草地生态系统及其水碳过程的影响研究进展. *生态学报*, 2022, 42(11): 4324-4333.
- [15] 李小雁. 干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制. *中国科学: 地球科学*, 2011, 41(12): 1721-1730.
- [16] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化对水分再分配和利用的影响. *生态学报*, 2014, 34(9): 2256-2265.
- [17] 熊小刚, 韩兴国. 资源岛在草原灌丛化和灌丛化草原中的作用. *草业学报*, 2006, 15(1): 9-14.
- [18] 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.
- [19] 沈海花, 朱言坤, 赵霞, 耿晓庆, 高树琴, 方精云. 中国草地资源的现状分析. *科学通报*, 2016, 61(2): 139-154.
- [20] Ding J Y, Eldridge D. The success of woody plant removal depends on encroachment stage and plant traits. *Nature Plants*, 2023, 9(1): 58-67.
- [21] Anadón J D, Sala O E, Turner B L II, Bennett E M. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(35): 12948-12953.
- [22] 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.
- [23] Ma W H, Yang Y H, He J S, Zeng H, Fang J Y. Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 51(3): 263-270.
- [24] Búez S, Collins S L. Shrub invasion decreases diversity and alters community stability in northern Chihuahuan Desert plant communities. *PLoS One*,

- 2008, 3(6): e2332.
- [25] Bestelmeyer B T, Peters D P C, Archer S R, Browning D M, Okin G S, Schooley R L, Webb N P. The grassland-shrubland regime shift in the southwestern United States: misconceptions and their implications for management. *BioScience*, 2018, 68(9): 678-690.
- [26] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原灌丛化对生物量和生物多样性的影响. *生态学报*, 2013, 33(22): 7221-7229.
- [27] Ravi S, D'Odorico P, Breshears D D, Field J P, Goudie A S, Huxman T E, Li J R, Okin G S, Swap R J, Thomas A D, Van Pelt S, Whicker J J, Zobeck T M. Aeolian processes and the biosphere. *Reviews of Geophysics*, 2011, 49(3): RG3001.
- [28] Li X Y, Zhang S Y, Peng H Y, Hu X, Ma Y J. Soil water and temperature dynamics in shrub-encroached grasslands and climatic implications: results from Inner Mongolia steppe ecosystem of North China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 171/172: 20-30.
- [29] Hu X, Li X Y, Zhao Y D, Gao Z, Zhao S J. Changes in soil microbial community during shrub encroachment process in the Inner Mongolia grassland of Northern China. *Catena*, 2021, 202: 105230.
- [30] 刘任涛. 沙地灌丛的“肥岛”和“虫岛”形成过程、特征及其与生态系统演替的关系. *生态学杂志*, 2014, 33(12): 3463-3469.
- [31] Huxman T E, Wilcox B P, Breshears D D, Scott R L, Snyder K A, Small E E, Hultine K, Pockman W T, Jackson R B. Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology*, 2005, 86(2): 308-319.
- [32] 井新, 贺金生. 生物多样性与生态系统多功能性和多服务性的关系: 回顾与展望. *植物生态学报*, 2021, 45(10): 1094-1111.
- [33] Knapp A K, Briggs J M, Collins S L, Archer S R, Bret-Harte M S, Ewers B E, Peters D P, Young D R, Shaver G R, Pendall E, Cleary M B. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 615-623.
- [34] Quero J L, Maestre F T, Ochoa V, García-Gómez M, Delgado-Baquerizo M. On the importance of shrub encroachment by sprouters, climate, species richness and anthropic factors for ecosystem multifunctionality in semi-arid Mediterranean ecosystems. *Ecosystems*, 2013, 16(7): 1248-1261.
- [35] Maestre F T, Bowker M A, Puche M D, Belén Hinojosa M, Martínez I, García-Palacios P, Castillo A P, Soliveres S, Luzuriaga A L, Sánchez A M, Carreira J A, Gallardo A, Escudero A. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 2009, 12(9): 930-941.
- [36] Soliveres S, Maestre F T, Eldridge D J, Delgado-Baquerizo M, Quero J L, Bowker M A, Gallardo A. Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. *Global Ecology and Biogeography: a Journal of Macroecology*, 2014, 23(12): 1408-1416.
- [37] Daryanto S, Eldridge D J, Throop H L. Managing semi-arid woodlands for carbon storage: grazing and shrub effects on above- and belowground carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, 169: 1-11.
- [38] Maestre F T, Castillo-Monroy A P, Bowker M A, Ochoa-Hueso R. Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern. *Journal of Ecology*, 2012, 100(2): 317-330.
- [39] Delgado-Baquerizo M, Reich P B, Trivedi C, Eldridge D J, Abades S, Alfaro F D, Bastida F, Berhe A A, Cutler N A, Gallardo A, García-Velázquez L, Hart S C, Hayes P E, He J Z, Hseu Z Y, Hu H W, Kirchmair M, Neuhauser S, Pérez C A, Reed S C, Santos F, Sullivan B W, Trivedi P, Wang J T, Weber-Grullon L, Williams M A, Singh B K. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(2): 210-220.
- [40] Xiang X J, Gibbons S M, Li H, Shen H H, Fang J Y, Chu H Y. Shrub encroachment is associated with changes in soil bacterial community composition in a temperate grassland ecosystem. *Plant and Soil*, 2018, 425(1): 539-551.
- [41] Ding J Y, Delgado-Baquerizo M, Wang J T, Eldridge D J. Ecosystem functions are related to tree diversity in forests but soil biodiversity in open woodlands and shrublands. *Journal of Ecology*, 2021, 109(12): 4158-4170.
- [42] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, Anderson J L, Soudzilovskaia N A, Bodegom P M, Bengtsson-Palme J, Anslan S, Coelho L P, Harend H, Huerta-Cepas J, Medema M H, Maltz M R, Mundra S, Olsson P A, Pent M, Pölme S, Sunagawa S, Ryberg M, Tedersoo L, Bork P. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature*, 2018, 560(7717): 233-237.
- [43] Erskine P D, Lamb D, Bristow M. Tree species diversity and ecosystem function: can tropical multi-species plantations generate greater productivity? *Forest Ecology and Management*, 2006, 233(2/3): 205-210.
- [44] 张志华, 李小雁, 蒋志云, 王艳梅. 内蒙古典型草原灌丛化与土壤性质的关系研究. *草业学报*, 2017, 26(2): 224-230.
- [45] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker M A, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição A A, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge D J, Espinosa C I, Florentino A, Gaitán J, Gatica M G, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez J R, Hernández R M, Huang X W, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Moneris J, Mau R L, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga J P, Wang D L, Zaady E. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335(6065): 214-218.
- [46] Jing X, Sanders N J, Shi Y, Chu H Y, Classen A T, Zhao K, Chen L T, Shi Y, Jiang Y X, He J S. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 2015, 6: 8159.
- [47] Fierer N, Jackson R B. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
- [48] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 干旱半干旱区草原灌丛化研究进展. *草业学报*, 2014, 23(2): 313-322.
- [49] 孙良杰, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超, 贾军强, 曹丛丛. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展. *地理科学*

进展, 2012, 31(12): 1715-1723.

- [50] Berdugo M, Delgado-Baquerizo M, Soliveres S, Hernández-Clemente R, Zhao Y C, Gaitán J J, Gross N, Saiz H, Maire V, Lehmann A, Rillig M C, Solé R V, Maestre F T. Global ecosystem thresholds driven by aridity. *Science*, 2020, 367(6479): 787-790.
- [51] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardo A, Bowker M A, Wallenstein M D, Quero J L, Ochoa V, Gozalo B, García-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreira J A, Chaieb M, Conceição A A, Derak M, Eldridge D J, Escudero A, Espinosa C I, Gaitán J, Gatica M G, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez J R, Florentino A, Hepper E, Hernández R M, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J S, Mau R L, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar E D, Val J, Wamiti W, Wang D L, Zaady E. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 2013, 502(7473): 672-676.
- [52] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, Eldridge D J, Ochoa V, Gozalo B, Quero J L, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker M A, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez J R, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau R L, Miriti M, Naseri K, Ospina A, Stavi I, Wang D L, Woods N N, Yuan X, Zaady E, Singh B K. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15684-15689.
- [53] Hu W G, Ran J Z, Dong L W, Du Q J, Ji M F, Yao S R, Sun Y, Gong C M, Hou Q Q, Gong H Y, Chen R F, Lu J L, Xie S B, Wang Z Q, Huang H, Li X W, Xiong J L, Xia R, Wei M H, Zhao D M, Zhang Y H, Li J H, Yang H X, Wang X T, Deng Y, Sun Y, Li H L, Zhang L, Chu Q P, Li X W, Aqeel M, Manan A, Akram M A, Liu X H, Li R, Li F, Hou C, Liu J Q, He J S, An L Z, Bardgett R D, Schmid B, Deng J M. Aridity-driven shift in biodiversity-soil multifunctionality relationships. *Nature Communications*, 2021, 12: 5350.
- [54] de Vries F T, Manning P, Tallowin J R B, Mortimer S R, Pilgrim E S, Harrison K A, Hobbs P J, Quirk H, Shipley B, Cornelissen J H C, Kattge J, Bardgett R D. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecology Letters*, 2012, 15(11): 1230-1239.
- [55] Pakeman R J. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 2011, 99(5): 1143-1151.
- [56] Eldridge D J, Soliveres S, Bowker M A, Val J. Grazing dampens the positive effects of shrub encroachment on ecosystem functions in a semi-arid woodland. *Journal of Applied Ecology*, 2013, 50(4): 1028-1038.
- [57] Eldridge D J, Travers S K, Val J, Wang J T, Liu H W, Singh B K, Delgado-Baquerizo M. Grazing regulates the spatial heterogeneity of soil microbial communities within ecological networks. *Ecosystems*, 2020, 23(5): 932-942.
- [58] 闫玉春, 唐海萍, 辛晓平, 王旭. 围封对草地的影响研究进展. *生态学报*, 2009, 29(9): 5039-5046.
- [59] 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.
- [60] 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.
- [61] 杨治平, 张强, 王永亮, 张建杰, 冀瑞瑞. 晋西北黄土丘陵区小叶锦鸡儿人工灌丛土壤水分动态研究. *中国生态农业学报*, 2010, 18(2): 352-355.
- [62] 杨阳, 刘秉儒, 杨新国, 韩丛丛. 荒漠草原中不同密度人工柠条灌丛土壤化学计量特征. *水土保持通报*, 2014, 34(5): 67-73.
- [63] Ding J Y, Eldridge D J. The fertile island effect varies with aridity and plant patch type across an extensive continental gradient. *Plant and Soil*, 2021, 459(1): 173-183.
- [64] Li H, Shen H H, Chen L Y, Liu T Y, Hu H F, Zhao X, Zhou L H, Zhang P J, Fang J Y. Effects of shrub encroachment on soil organic carbon in global grasslands. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28974.
- [65] 赵锦梅, 徐长林, 马瑞, 马维伟, 张富. 东祁连山不同高寒灌丛草地土壤抗蚀性研究. *水土保持学报*, 2016, 30(5): 119-123.
- [66] Eldridge D J, Soliveres S. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany*, 2014, 62(7): 594.
- [67] Brandt J S, Haynes M A, Kuemmerle T, Waller D M, Radeloff V C. Regime shift on the roof of the world: alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas. *Biological Conservation*, 2013, 158: 116-127.
- [68] Stevens N, Lehmann C E R, Murphy B P, Durigan G. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology*, 2017, 23(1): 235-244.
- [69] Jackson R B, Banner J L, Jobbágy E G, Pockman W T, Wall D H. Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 2002, 418(6898): 623-626.
- [70] Griscom B W, Adams J, Ellis P W, Houghton R A, Lomax G, Miteva D A, Schlesinger W H, Shoch D, Siikamäki J V, Smith P, Woodbury P, Zganjar C, Blackman A, Campari J, Conant R T, Delgado C, Elias P, Gopalakrishna T, Hamsik M R, Herrero M, Kiesecker J, Landis E, Laestadius L, Leavitt S M, Minnemeyer S, Polasky S, Potapov P, Putz F E, Sanderman J, Silvius M, Wollenberg E, Fargione J. Natural climate solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(44): 11645-11650.