

DOI: 10.20103/j.stxb.202307201560

包段红, 孙小妹, 张志明, 王文碧, 杨婷, 王艳, 王静, 苏军虎. 祁连山东缘高寒草甸灌丛化对植被群落与土壤理化特性的影响. 生态学报, 2024, 44(14): 6208-6218.

Bao D H, Sun X M, Zhang Z M, Wang W B, Yang T, Wang Y, Wang J, Su J H. Effects of shrub encroachment of alpine meadows on vegetation community structure and soil physicochemical properties. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6208-6218.

祁连山东缘高寒草甸灌丛化对植被群落与土壤理化特性的影响

包段红^{1,2}, 孙小妹⁴, 张志明^{1,2}, 王文碧^{1,2}, 杨婷^{1,2}, 王艳^{1,2}, 王静⁵, 苏军虎^{1,2,3,*}

1 甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室, 兰州 730070

2 甘肃农业大学-新西兰梅西大学草地生物多样性研究中心, 兰州 730070

3 甘肃省祁连山草原生态系统野外科学观测研究站, 武威 733000

4 甘肃农业大学资源与环境学院, 兰州 730070

5 兰州职业技术学院, 兰州 730070

摘要:为明晰祁连山东缘高寒草甸灌丛化对其植被群落与土壤理化特性的影响,选取甘肃省天祝藏族自治县高寒草甸灌丛化区域,调查其植被,采集土壤测定理化性质,分析植被与土壤的互馈关系。结果表明:高寒草甸植被的均匀度指数、高度、盖度、地上生物量、土壤含水率随灌丛化过程增加($P<0.05$),而多样性指数和容重均降低;全磷含量在各土层以灌丛区最高,但 C:P 和 N:P 以草甸区最高;土壤 N:P<14 表明土壤养分主要受限于氮;土壤脲酶和过氧化氢酶活性在草甸区各土层显著高于灌丛区($P<0.05$);冗余分析显示前两个排序轴的累计解释量为 54.88%,土壤过氧化氢酶与植被特征拟合的结果最好($Pr=0.010$),表明高寒草甸灌丛化过程中土壤过氧化氢酶受植被特征的制约最大。可见,高寒草甸灌丛化显著影响了植被群落结构与土壤理化特性,在祁连山生态保护和管理中应该予以重视。

关键词:高寒草甸;灌丛化;土壤酶活性;化学计量特征;植被特征

Effects of shrub encroachment of alpine meadows on vegetation community structure and soil physicochemical properties

BAO Duanhong^{1,2}, SUN Xiaomei⁴, ZHANG Zhiming^{1,2}, WANG Wenbi^{1,2}, YANG Ting^{1,2}, WANG Yan^{1,2}, WANG Jing⁵, SU Junhu^{1,2,3,*}

1 College of Grassland Science, Key Laboratory of Grassland Ecosystem (Ministry of Education), Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Gansu Agricultural University-Massey University Research Centre for Grassland Biodiversity, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

3 Gansu Qilian Mountain Grassland Ecosystem Field Scientific Observatory, Wuwei 733000, China

4 College of Resource and Environmental Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

5 Lanzhou Vocational and Technical College, Lanzhou 730070, China

Abstract: Shrub encroachment is an important ecological process that affects the nutrient cycle of alpine meadows. In order to investigate the impact of shrub encroachment on vegetation communities and soil physicochemical properties in alpine meadows along the eastern edge of the Qilian Mountains, this study focused on the shrub encroachment alpine meadow area of Tianzhu Tibetan Autonomous Region in Gansu Province. The study analyzed the characteristics of the vegetation in the meadow area, excessive area under the crown grass, bush in the excessive area, excessive area under the crown grass, bush

基金项目:甘肃省自然科学基金(22JR5RA1057);中央引导地方科技发展资金项目(23ZYQH0298);武威市市级科技计划项目(WW2002YFS008)

收稿日期:2023-07-20; **网络出版日期:**2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sujh@gsau.edu.cn

in the scrub area, as well as the physical properties of the soils at depths of 0—10 cm, 10—20 cm, and 20—30 cm. The study examined the nutrient content, stoichiometric ratios, the activities of urease, alkaline phosphatase, catalase, and sucrase activities. The results showed that the evenness index, height, cover and aboveground biomass of alpine meadow vegetation at the eastern edge of the Qilian Mountains increased significantly with the process of shrub encroachment. However, Simpson's index, Shannon-Wiener's index, and abundance index decreased. Soil water content in the 0—10 cm layer was significantly higher in the scrub area than in the meadow area. Additionally, the bulk density in the staggered area was significantly higher than that in the scrub area ($P < 0.05$), and there was no significant change in pH. Soil nitrogen content in the 20—30 cm layer was significantly higher in the meadow area than in the staggered area, but C:P soil total nitrogen content in the 20—30 cm layer was significantly higher in the meadow area than in the scrub area. Furthermore, the total phosphorus content in the 0—30 cm layer was significantly higher in the scrub area than in the meadow area ($P < 0.05$), C:P and N:P were the highest in the meadow area, but the significance of soil organic matter content was not apparent. Soil N:P < 14 indicated that nitrogen was the main limiting factor for soil nutrients. The activities of soil urease and catalase were significantly higher in the 0—30 cm layer compared to the scrub area ($P < 0.05$). There was no significant in pH. Soil water content was significantly higher in the 20—30 cm layer compared to the scrub area. Higher than that in the scrub area ($P < 0.05$), there were no significant changes in alkaline phosphatase and sucrase. Axes I and II in the redundancy analysis explained 47.27% and 7.62% of the total variation, respectively, while vegetation characteristics cumulatively explained 54.88% of the variation in soil physical and chemical properties. The best fit between soil catalase and vegetation characteristics ($Pr = 0.010$) indicated that soil catalase was most influenced by vegetation characteristics during the process of alpine meadows scrub fertilization. Soil organic matter, total nitrogen, and total phosphorus content were highly significantly and negatively correlated with vegetation diversity. It can be seen that the shrub encroachment of alpine meadows significantly affects the structure of vegetation communities and soil physicochemical characteristics, and the influence of shrub encroachment should be paid attention to in the ecological protection and management of Qilian Mountains.

Key Words: alpine meadow; shrub encroachment; soil enzyme activity; characteristics of stoichiometric; vegetation characteristics

灌丛化即草地生态系统发展过程中逐渐入侵灌丛和木本植物,导致草本植被密度、盖度和生物量自然变化的一种现象,这不仅影响草地碳存储和水源涵养,亦 19 世纪中叶至今世界草地景观最重要的变化特征^[1]。研究表明,东非埃塞俄比亚的博拉娜区灌丛化现象备受关注,82.8%的草地已然遭到灌木占领的直接威胁^[2];非洲南部稀树草原灌木面积不断扩大,受影响的土地优质资源大致 $1.3 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[3];我国近 10%—20%的干旱半干旱东北部地区也正经历草原/草甸灌丛化^[4];内蒙古自治区鄂尔多斯高原灌木入侵面积已增加至 $5.1 \times 10^6 \text{ hm}^2$,优势种以小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)为主^[5];青藏高原高寒草甸灌丛化发展就是典型的例子,1990 年至 2009 年灌木迅速入侵,面积已达到了 39%^[6],最新研究,截至 2000 年,青藏高原东缘灌丛增长 26.9%,2000 年至 2013 年增长约 32.7%;在未来气候变化等影响下,灌木植被将逐渐取代高寒草甸和草原,明显向西北方向扩展^[7]。灌丛化的不断发展时常与生态系统的功能和过程变化联系紧密,不仅改变草地植物群落结构特征,也改变了土壤的水热条件和理化性质等^[8],明晰灌丛化对草原植被和土壤的影响机理对优化生态保护与管理策略至关重要。

祁连山位于我国西部,有西北-东南走向的多条平行山脉和宽谷^[9],不仅是青藏高原生态安全的重要屏障,亦是遏制草甸荒漠化和维持河西走廊绿洲生态系统平衡的核心。然而,近年来祁连山生态系统受不合理放牧体系、违规开采矿产资源、肆意开展旅游项目等的影响,局部生态环境急速恶化,生态屏障功能也日益弱化^[10]。由此,2018 年国家成立“祁连山国家公园管理局”,促使大部分区域实施放牧管理制度,再者祁连山山

丘较多, 阴阳坡水热条件异质性局部形成的微环境^[11], 出现大量的金露梅 (*Potentilla Fruticosa*)、杜鹃 (*Rhododendron simsii Planch*) 等优势灌丛, 从而改变了高寒草甸的服务功能。高寒草甸是祁连山重要的草地资源之一, 对地区水资源分配、江河领域水调节以及国家西部生态安全具有主导作用^[12]。灌丛斑块与草甸斑块镶嵌改变了土壤剖面结构和养分空间分布格局, 将有机物质集中储存在树冠之下, 形成“沃岛效应”^[13]。灌丛斑块为其冠下草本提供了良好的庇护及水热养分等条件, 进而改变其局部微环境, 这是外界环境对植被自我调节和适应的一种反馈^[14]。Li 等^[15]研究发现, 随着灌丛斑块的不断增加, 土壤侵蚀力加剧, 表层水分蒸发加速, 灌丛间聚集降雨导致土壤容重相对草地斑块较高, 且土壤有机碳和全量养分由灌丛中心向外逐渐下降^[16]; 张东等^[17]表示青藏高原灌丛斑块的出现会导致土壤酶活性降低, 促进有机碳的固存。因此, 明确植被群落结构和功能变化以及土壤理化特性的空间异质性, 对科学管理祁连山国家公园内高寒草甸生态健康发展有重要的意义。

研究发现灌丛化现象会出现在禁牧的草地生态系统中, 过度放牧是引发灌木入侵的前奏, 而长期放牧后减轻放牧强度甚至休牧才是引发灌丛化的关键^[7]。经走访当地牧民了解, 本研究所选的试验区经历了过度放牧到禁牧的过程, 加之青藏高原局部气候趋于暖湿化, 进而有大量灌木入侵^[18]。鉴于此, 本研究选择祁连山东缘典型的灌丛化区域, 通过野外调查与试验分析相结合, 探究高寒草甸灌丛化过程植被群落和土壤理化特性的变化规律和内在联系, 旨在为祁连山高寒草甸灌丛化管理及生态建设提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概括

研究区位于甘肃省祁连山草原生态系统野外科学观测研究站 (37°10'17"N、102°47'16"E), 气候潮湿寒冷, 昼夜温差大, 海拔 3023 m。年均温为 0.16°C, 年降水量大致 416.8 mm。无绝对无霜期, 空气稀薄分冷热两季。灌丛区主要优势种有金露梅、绣线菊 (*Spiraea alpina*) 和沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 等, 灌下草主要有披碱草 (*Elymus nutans*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*) 和早熟禾 (*Poa crymophila*) 等, 灌木盖度 ≥60%; 灌草交错区主要的交错类型有金露梅和披碱草-珠芽蓼-野胡萝卜 (*Daucus carota*) 型、金露梅-绣线菊和披碱草-早熟禾-珠芽蓼型等草甸镶嵌分布, 灌木盖度 5%—60%; 草甸区分布着披碱草、早熟禾、矮生嵩草 (*Kobresia humilis*) 和野胡萝卜等, 灌木盖度 ≤5%^[19] (图 1)。

1.2 样地选择与样品采集

本试验野外取样工作于 2022 年 8 月中旬 (此时植物达到最大生物量, 即可进行植物群落特征调查) 开展。选取已灌丛化的区域, 将其划分为草甸区 (Meadow area, M)、交错区 (冠下草 (Excessive area under the crown grass, EG)、灌木 (Bush of excessive area, EB)、灌丛区 (冠下草 (Scrub area under the crown grass, SG)、灌木 (Bush of scrub area, SB))。草甸区按对角线设置 3 个 5 m×5 m 大样方, 每个大样方内按五点法设置 50 cm×50 cm 样方取样; 交错区和灌丛区的灌木按对角线设置 3 个 25 m×25 m 的大样方, 每个大样方内设置 5 m×5 m 的样方 (五点法), 冠下草则在灌丛样方的基础上设置和草甸区一样的样方。通过观测各大样方内植被的种类和数量, 测定灌木和草本的盖度 (Total coverage, TC)、高度 (Total height, TH), 并用剪刀收集样方内地上生物量 (Aboveground biomass, AB), 三个区共 15 个植被样品。群落植被调查结束后, 清理土壤表层的残留物和杂质, 用内径 5 cm 土钻在样方内采集 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm 土样, 将大样方内同一土层的五

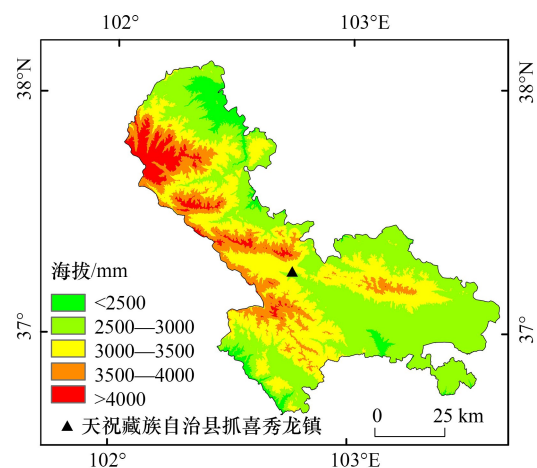


图 1 研究区位置

Fig.1 Location of study area

个小样方所采的土样混合成一个样品(三个区共 45 个土样),并装袋-编号带回实验室,室内自然风干后用 2 mm 筛除去杂质,待测定有机碳、全氮、全磷含量及酶活性(图 2)。

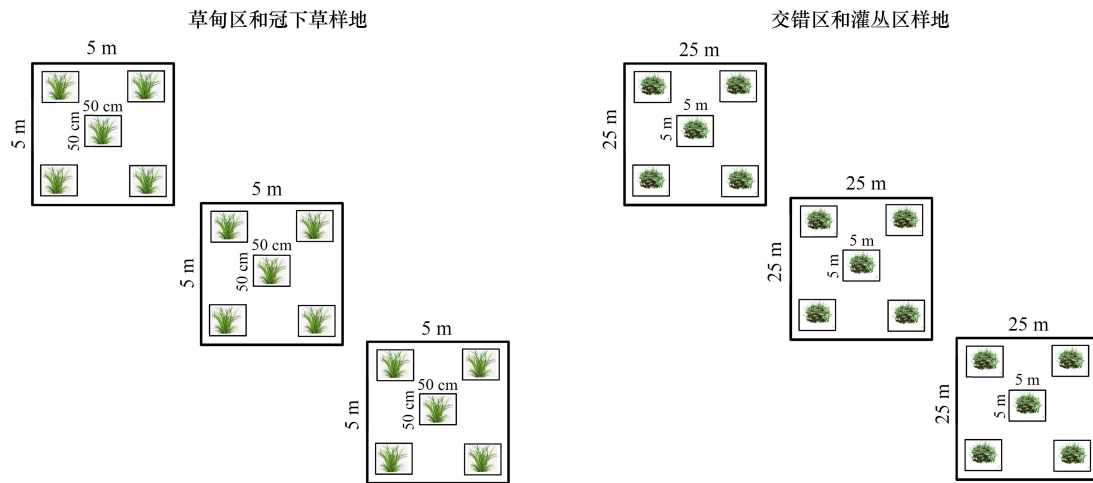


图 2 样方设置示意图

Fig.2 Picture of plots design

1.3 测定方法

重要值和群落结构特征指数均依据植物群落数据计算,计算公式^[20]如下:

$$\text{相对重要值: } P_i = \frac{n_i/N + c_i/C + h_i/H}{3} \times 100\%$$

$$\text{Simpson's 指数: } D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

$$\text{Shannon-Wiener's 指数: } H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$\text{均匀度指数: } J' = H' / \ln S$$

$$\text{丰富度指数: } Pa = S$$

式中, P_i, n_i, c_i, h_i 分别表示第 i 种植物的重要值、个体数、盖度和高度; N, C, H 分别表示样方内植物总个体数、总盖度和总高度。

土壤有机碳(SOC)采用有机碳分析仪测定(Germany, analytikjena, multi N/C 2100s)、全氮(TN)采用全自动凯氏定氮仪测定(K9860)、全磷(TP)采用钼锑抗比色法;土壤含水率(WC)采用烘干法;土壤容重(BD)常用环刀法^[21];脲酶(URE)采用茚三酮比色法、碱性磷酸酶(ALP)采用邻苯三酚滴定法、过氧化氢酶(CAT)采用高锰酸钾滴定法测定过氧化氢酶活性,蔗糖酶(SUC)采用苯酚钠比色法;酶测定方法均参照关荫松《土壤酶及其研究法》^[22];

1.4 数据分析

采用 Excel 2016 整合数据并构建柱形图,选用 SPSS 26.0 中单因素方差分析(One-way ANOVA)对数据进行统计整理,检验不同植被特征和土壤养分及其化学计量比及酶活性,表中数据为平均值±标准差;应用 R 语言 Vegan 软件包基于线性模型进行冗余分析(RDA, Redundancy analysis),揭示高寒草甸灌丛化过程植被特征和土壤理化性质之间的关系;分别计算每个环境因子的决定系数(R^2),评估环境因子对生物量影响的相对重要性, R^2 越小,表示该环境因子对植物生物量影响越小, Pr 表示相关性的显著性检验,所有排序的显著性均由 Permutation test(置换 999 次)进行检验^[23]。

2 结果与分析

2.1 灌丛化过程植被群落特征的分析

由表 1 可见,随着灌丛化过程 Simpson's 指数、Shannon-Wiener's 指数和丰富度指数有降低趋势;而均匀度指数、植被高度和盖度、地上生物量随灌丛化过程而增加;相较于灌丛区灌木(SB)样地,均匀度指数在草甸区(M)、交错区冠下草(EG)、交错区灌木(EB)、灌丛区冠下草(SG)样地分别降低了 18.84%、14.49%、20.29%、17.39%;灌丛化后植被高度的变化表现为:SB>SG>EB>EG>M;植被盖度的变化表现为:SB>EB>SG>EG>M。

表 1 灌丛化过程植被特征的变化

Table 1 Changes in vegetation characteristics during shrub encroachment

项目 Items	M	EG	EB	SG	SB
Simpson's 指数 Simpson index	0.93±0.0084a	0.93±0.0009a	0.92±0.0082a	0.92±0.0024a	0.90±0.0475a
Shannon-Wiener's 指数 Shannon-Wiener index	3.04±0.0771a	3.05±0.0382a	2.95±0.1655a	2.89±0.1768a	2.61±0.4589a
均匀度指数 Evenness index	0.56±0.0001b	0.59±0.0239b	0.55±0.0238b	0.57±0.0523b	0.69±0.0485a
丰富度指数 Richness index	7.82±0.6144a	7.60±0.6138a	7.38±0.9206a	6.73±1.842ab	4.03±1.3965b
植被高度 Vegetation height/cm	13.40±0.46b	15.08±1.59b	15.40±1.44b	15.57±1.75b	24.74±1.82a
植被盖度 Vegetation cover/%	96.91±0.0089c	97.77±0.0075bc	97.68±0.0093bc	98.15±0.0069ab	98.96±0.0069a
地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	247.79±15.54c	252.44±18.32c	1057.02±23.89b	249.16±19.54c	3038.80±25.44a

M:草甸区 Meadow area;EG:交错区冠下草 Excessive area under the crown grass;EB:交错区灌木 Bush of excessive area;SG:灌丛区冠下草 Scrub area under the crown grass;SB:灌丛区灌木 Bush of scrub area;不同的小写字母表示草甸区、交错区和灌丛区之间差异显著($P<0.05$)

2.2 灌丛化过程土壤含水率、容重和 pH 的分析

由表 2 可见,土壤含水率随土层的加深而降低,容重则随之增加。较 M 和 EG 样地,0—10 cm 层土壤含水率在 SG 样地升高了 21.28%、21.61%,较 EB 和 SB 样地分别升高 16.57%、4.19%;土壤容重在 SB 样地显著下降($P<0.05$),在 M、EB、SG 样地有差异但不明显。土壤 pH 在寒旱草甸灌丛化过程中无明显变化($P>0.05$)。

表 2 灌丛化过程土壤含水率、容重和 pH 的变化

Table 2 Changes in soil water content, bulk weight, and pH during shrub encroachment

项目 Items	样地 sample	土层 Soil layer/cm		
		0—10	10—20	20—30
含水率 Water content/%	M	54.94±1.88Ab	49.15±1.24Aa	47.08±0.59Aa
	EG	54.79±0.73Ab	53.64±1.24Aa	44.54±1.79Aa
	EB	57.16±0.72Aab	48.90±1.67Aa	48.92±1.55Aa
	SG	66.63±1.39Aa	53.50±2.12ABa	49.42±0.81Ba
	SB	63.95±2.01Aab	52.06±1.37Aa	49.22±2.23Aa
容重 Bulk density/(g/cm ³)	M	0.73±0.08Aab	0.75±0.05Aa	0.77±0.05Aa
	EG	0.79±0.08Ba	0.79±0.09Aa	0.81±0.11Aa
	EB	0.72±0.13Aab	0.72±0.13Aa	0.77±0.08Aa
	SG	0.68±0.09Aab	0.78±0.15Aa	0.77±0.10Aa
	SB	0.65±0.13Bb	0.76±0.08Aa	0.78±0.09Aa
pH	M	6.88±0.06Aa	6.92±0.05Aa	6.92±0.04Aa
	EG	6.87±0.09Aa	6.90±0.03Aa	6.91±0.04Aa
	EB	6.85±0.08Ba	6.89±0.03ABa	6.94±0.05Aa
	SG	6.80±0.04Aa	6.92±0.05Aa	6.91±0.06Aa
	SB	6.91±0.09Aa	6.90±0.02Aa	6.90±0.05Aa

不同的小写字母表示草甸区、交错区和灌丛区之间的差异显著;不同大写字母表示 0—10cm、10—20cm、20—30cm 土层之间的差异显著($P<0.05$)

2.3 灌丛化过程土壤有机碳、全氮、全磷含量及其化学计量特征的分析

由图 3 可见,土壤有机碳、全氮、全磷含量随着土层的加深而降低。0—10 cm 层,M 和 EB 样地的全磷含

量相较于 SG 样地分别降低了 24.42%、27.76%;相较于 M 和 EB 样地,C:P 在 SG 样地降低了 26.05%、27.94%,较 EG 和 SB 样地分别下降 12.38%、13.53%。10—20 cm 层,土壤全磷含量在 SG 样地显著高于 M 样地($P<0.05$)。20—30 cm 层,土壤有机碳含量、C:P、N:P 在 EG 样地显著低于 M 样地($P<0.05$);全磷含量在 M、EG、EB 和 SB 样地均低于 SG 样地。

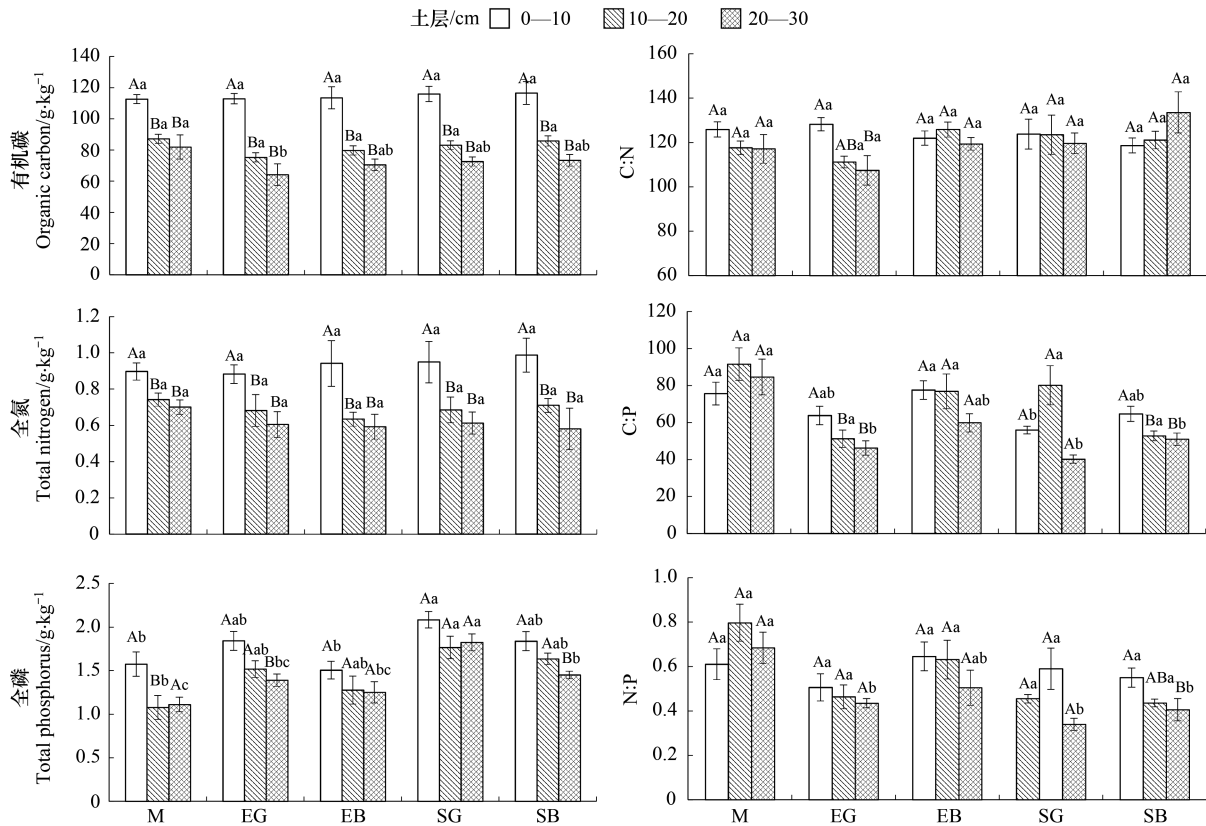


图3 灌丛化过程土壤 SOC、TN、TP 含量及其化学计量特征变化

Fig.3 Changes in soil SOC, TN, TP contents and their stoichiometric characteristics during shrub encroachment

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; 不同小写字母表示草甸区、交错区、灌丛区之间的显著差异性; 不同大写字母表示不同土层之间的显著差异性 ($P<0.05$)

2.4 灌丛化过程土壤酶活性的分析

由图 4 可见,土壤脲酶和碱性磷酸酶活性随着土层加深呈下降趋势,而过氧化氢酶活性随土层的加深而升高,且 20—30 cm 层酶活性显著高于 0—10 cm 和 10—20 cm 层($P<0.05$)。0—10 cm 层,相较于 SB 样地,土壤脲酶活性在 M 样地显著提高 36.10%;10—20 cm 层,相较于 EG 样地,脲酶活性在 M 和 SG 样地明显提高 45.44%、42.92%。土壤过氧化氢酶活性的变化趋势表现出 M 样地明显高于 SG 和 SB 样地($P<0.05$)。土壤碱性磷酸酶和蔗糖酶活性在各样地均无显著性。

2.5 土壤理化因子与植被特征的相关性分析

将土壤理化因子作为环境变量,植被特征作为生物变量,得到土壤理化因子对植被特征的差异性解释量。表 3 结果显示,土壤理化因子与植被特征之间呈显著相关关系 (Monte Carlo permutation test results, $P<0.05$), I 轴、II 轴分别解释总变异的 47.27% 和 7.62%,即前两个排序轴的累计解释量为 54.88%。由此说明 I 轴、II 轴可反映植被特征与土壤理化因子之间的关系,并主要由 I 轴决定 (表 3)。

RDA 分析结果表明,过氧化氢酶 (CAT) 的箭头最长,说明过氧化氢酶对植被特征的变化差异性起到了很好的解释作用。其中丰富度指数 (P_a) 与 CAT 的夹角最小 (正相关),与有机碳 (SOC) 夹角最大 (负相关),说

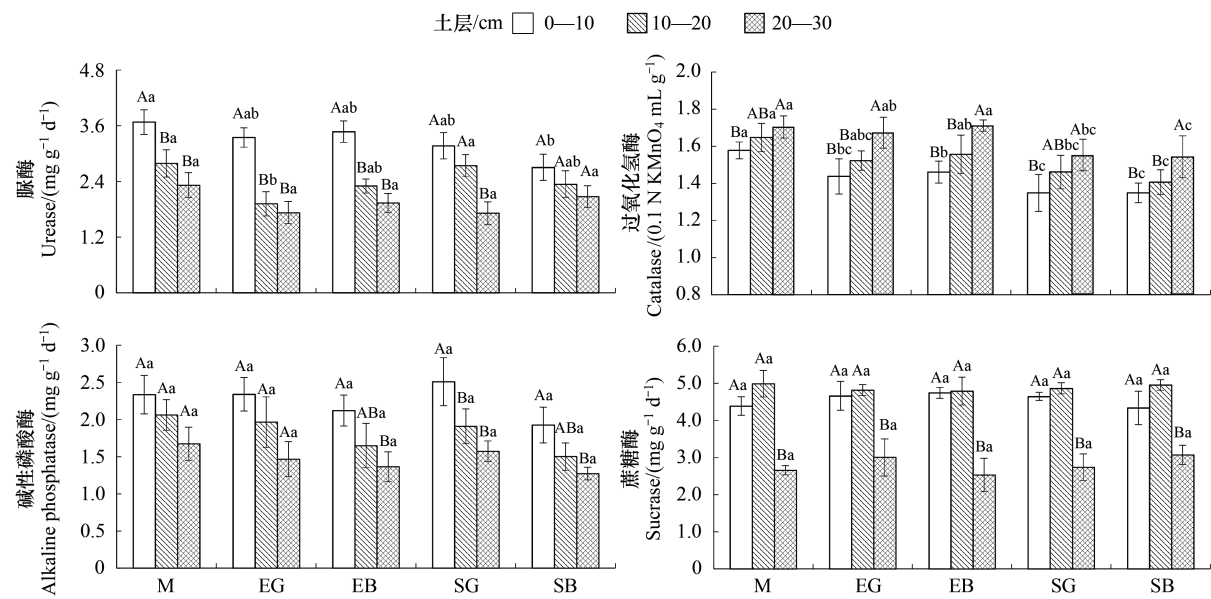


图 4 灌丛化过程土壤酶活性变化

Fig.4 Changes in soil enzyme activities during shrub encroachment

URE; Urease 脲酶; ALP; Alkaline Phosphatase 碱性磷酸酶; CAT; Catalase 过氧化氢酶; SUC; Urase 蔗糖酶

明过氧化氢酶和有机碳是影响丰富度指数的重要因素;Shannon-Wiener's 指数(H')与容重(BD)的夹角最小,与C:N的夹角最大,说明容重和C:N是影响Shannon-Wiener's 指数的主导因素;Simpson's 指数(D)与碱性磷酸酶(ALP)的夹角最小,与C:N的夹角最大,说明碱性磷酸酶和C:N是影响Simpson's 指数的主要因子;均匀度指数(J')和高度(TH)与的蔗糖酶(SUC)夹角最小,与N:P的夹角最大,说明蔗糖酶和N:P是影响均匀度指数的关键因子;地上生物量(AB)与SOC的夹角最小,与CAT的夹角最大,说明有机碳和过氧化氢酶是影响地上生物量的主导因素;盖度(TC)与C:N的夹角最小,与容重BD的夹角最大,说明C:N和容重是影响盖度的关键因素(图5)。表4结果显示,CAT是影响植被群落特征的主要因子。

表 3 植被特征值与解释量的 RDA(冗余分析)排序分析

Table 3 RDA(Redundancy analysis) ranking analysis of vegetation characteristic values and explained quantities

内容 Content	第 I 轴 (Axis I)	第 II 轴 (Axis II)
特征值 Eigenvalues	3.3087	0.53307
可解释变量累计百分比 Explained variation (cumulative)	0.4727	0.07615
可解释拟合变量 Explained fitted variation	0.4727	0.54883
蒙特卡罗置换检验 Monte Carlo permutation test results	$P<0.05$	

表 4 植物特征和土壤理化因子 RDA 排序相关系数

Table 4 RDA ranking correlation coefficients for plant characteristics and soil physical and chemical factors

内容 Content	RDA1	RDA2	R^2	Pr	内容 Content	RDA1	RDA2	R^2	Pr
URE	0.92100	0.38956	0.0038	0.949	C:N	0.97573	-0.21896	0.0470	0.540
ALP	-0.69510	0.71892	0.0234	0.715	C:P	-0.97387	-0.22712	0.0293	0.676
CAT	-0.98791	-0.15501	0.3195	0.010 **	N:P	-0.90236	-0.43099	0.0394	0.592
SUC	0.88491	0.46576	0.0848	0.296	pH	0.03487	-0.99939	0.0043	0.946
SOC	0.99100	0.13387	0.0879	0.283	WC	0.92414	0.38205	0.0789	0.327
TN	0.96561	0.25998	0.0774	0.340	BD	-0.99390	0.11027	0.1094	0.181
TP	0.99973	-0.02303	0.1044	0.225					

URE; 脲酶 Urease; ALP; 碱性磷酸酶 Alkaline Phosphatase; CAT; 过氧化氢酶 Catalase; SUC; 蔗糖酶 Urase; SOC; 有机碳 Soil Organic Carbon; TN; Total Nitrogen 全氮; TP; Total Phosphorus 全磷; C:N; 碳氮比 Organic carbon:Total nitrogen; C:P; 碳磷比 Organic carbon:Total phosphorus; N:P; Total nitrogen:Total phosphorus; WC; 含水率 Moisture content; BD; 容重 Bulk Density

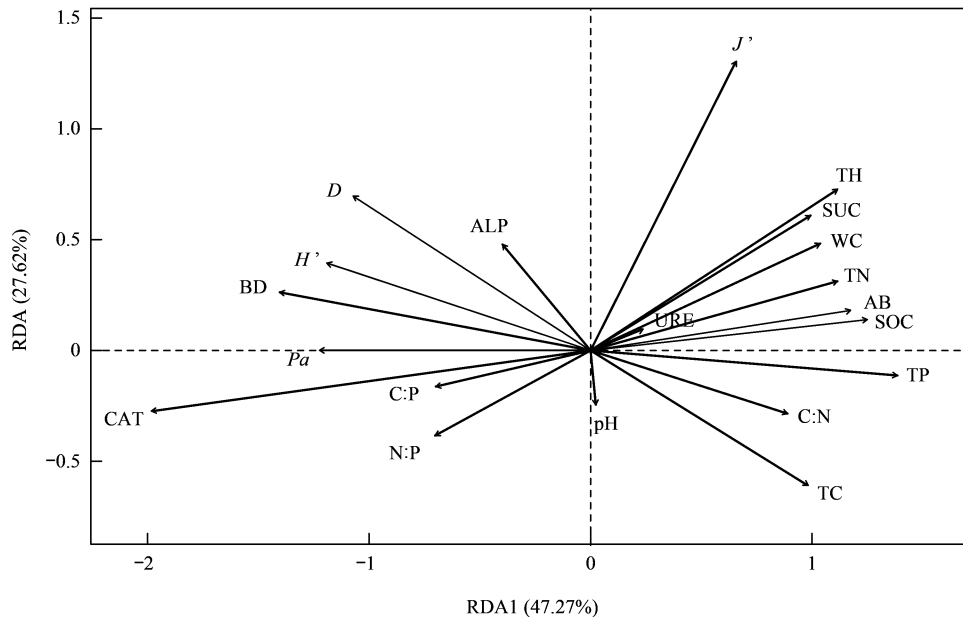


图5 植被特征与土壤理化因子之间的 RDA (冗余分析) 分析

Fig.5 RDA (Redundancy analysis) analysis between vegetation characteristics and soil physical and chemical factors

TH: 总高度 Total height; TC: 总盖度 Total cover; TB: 地上生物量 Aboveground biomass; J' : 均匀度指数 Evenness index; D : Simpson's multiple 指数 Simpson's multiple index; H' : Shannon-Wiener's 指数 Shannon-Wiener's index; Pa : 丰富度指数 Richness index

3 讨论

3.1 灌丛化过程对植被群落组成的影响

灌丛化可多个方面影响生态系统,比如改变其结构特征和功能性、导致荒漠化程度加深以及减少生物多样性等^[24]。灌丛化对草地生态系统的影响是一种复杂的效应,研究发现,草甸向灌丛发展地过程驱动了灌木层林下的微生态环境,对其冠下草本植物的生长条件具有正面影响^[17],但冠下的草本植物生产力、植被覆盖率和物种多样性均呈现下降的趋势^[25]。

本研究中植被群落物种多样性指数以高寒草甸向灌丛发展的趋势降低,这与何俊岭^[26]对金露梅灌丛草甸的研究结果一致,他们还发现在金露梅灌丛中草本植物的均匀度指数降低了,与本试验的结构相矛盾;这种差异的解释是灌丛侵占草甸植物群落过程中损失了轻度竞争性和偶发种,导致物种丰富度下降,尽管这些物种对群落地上生物量的影响不明显,但在灌丛化过程中,物种重新组合和更替受到草地植被多样性和生物量的综合影响^[27]。此外,灌丛化明显促进植被的生长发展,使得植被的高度、覆盖度和地上生物量都有显著增加,与聂秀青等^[28]的发现相同。可能是灌丛产生丰富的凋落物为冠下形成更温暖的微生态气候提供了条件,进而促进了植被的生长发育^[28-29]。

3.2 灌丛化过程对土壤理化特性的影响

灌木入侵通常是不可逆的,伴随着土壤结构、湿度、局部气候等的变化,常使土壤富含营养物质,在树冠下和周围产生“肥力岛”^[30]。本研究 0—30 cm 层土壤含水率在草甸区均高于交错区和灌丛区,容重与之相反,可能是灌木入侵高寒草甸打破了根系密集状态,部分区域出现空斑,土壤蒸发加速而降低含水率,同时含水率作为酶活性的反应溶剂,导致交错区和灌丛区酶活性降低^[17]。本研究中,草甸区和冠下草土壤有机碳、全氮、全磷含量普遍低于灌丛区灌木,并且有机碳、全氮随土层的加深而降低;灌丛斑块养分含量增加可能是灌木树冠层凋落物的积累以及拥有发达根系为土壤提供大量分泌物和组织脱落物的原因^[31],这与杨阳等^[32]的研究结果一致。与之相悖的是,土壤全磷含量在土壤剖面上分布比较稳定,且垂直变异性小,C,N,P 元素的来源

可能是造成这种垂直分布格局的主要原因,也可能与高寒草甸、灌丛植被组成和环境条件以及不同植被类型对土壤不同营养元素的吸收情况有关^[33]。

土壤 C、N、P 生态化学计量特征对揭示土壤养分获得的可能性、制衡土壤养分和土壤质量的结合关系起着关键作用^[34]。本研究中,土壤 C:N、C:P、N:P 的平均值分别在 119.42—123.69、56.35—70.51、0.47—0.58,这与张建文等^[35]的研究结果相同。与之不同的是,本研究的 C:P 偏高,N:P<14,表明灌丛化过程土壤养分主要受 N 限制,这与 Li 等^[36]研究结果相一致,但与 Ren 等^[37]有关高寒草原土壤养分主要受 P 制约的研究结果不一致。这种差异的原因是灌木林土壤表面聚集了大量微生物和凋落物,且 N 元素的主要来源是植被凋落物、微生物的腐化和分解^[38],这使得草甸区与灌丛区之间的土壤有机质含量产生了一定的差异。同时,灌丛化显著降低了土壤养分的化学计量比,表现为草甸区>过渡区>灌丛区,这与 Ding 等^[39]的研究结果一致,可能是因为草甸-灌丛不同空间位置土壤养分存在差异,对养分的吸收利用能力有所不同。

土壤酶主要来源于土壤中微生物的分解和植物根系的分泌,草地灌丛化使得土壤水热条件、养分来源和利用、土壤剖面结构等微环境发生变化,因而酶活性的高低可以判断土壤养分循环速率^[40]。本研究中灌丛化(灌丛区、交错区)草甸土壤脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶和蔗糖酶活性均低于草甸区,且土层越深酶活性越低,与张东等^[17]的研究结果一致,可能是灌木入侵草甸破坏了其土壤原有的生态平衡,灌草之间竞争差异所致,She 等^[41]研究发现草甸和灌丛都会有凋落物形成,但草甸凋落物更适合做微生物基质和土壤酶催化底物,随着灌丛化过程,植被根系密集性减弱,可供土壤的腐殖质和凋落物减少,影响了微生物量数量,降低了酶活性,改变了土壤质量。土壤脲酶和过氧化氢酶活性呈显性波动或线性下降趋势,高寒草甸区显著大于灌丛区,这一结果与顾继雄等^[42]的研究相同,可能是由于灌丛的侵入破坏了原本稳定的草甸生态系统,导致草本植物和木本植物之间的资源竞争,进而改变了地表和地下生物群落的结构,影响了土壤的微环境,严重干扰了土壤微生物的生长和代谢^[43]。因此,为了更好维护祁连山国家公园建设后的成果,从土壤养分限制元素的角度考虑应有针对性的管理灌丛化草甸区,有效缓解 N 对土壤养分的限制,研究土壤养分及其平衡关系对了解高寒草甸灌丛化的生态条件有重要的意义。

3.3 影响土壤理化性质的主要植被特征

土壤理化性质与植物多样性关系紧密,土壤酶活性与养分含量的变化直接决定了群落生产力^[44]。研究表明,高寒草甸土壤有机碳、全氮、全磷含量是决定生物多样性的主要因子。本研究中,土壤有机碳、全氮、全磷含量与多样性指数呈极显著负相关,可见土壤养分含量越丰富,植被的生产力越低,这与刘小龙等^[45]的研究结果相反。本研究高寒草甸灌丛化植被群落和土壤理化特性的 RDA 蒙特卡罗置换检验显示 $P<0.05$,说明两者间有显著相关性,其中土壤过氧化氢酶与植被特征拟合的结果最好($Pr=0.010$),表明灌丛化过程中过氧化氢酶受植被特征的制约最大。植被群落特性与过氧化氢酶呈正相关性,因为过氧化氢酶被用于催化氧化酚类、过氧化氢、胺类等化合物,可防止对土壤和植被的毒害,对腐殖质的形成起重要作用,其活性可以标志土壤呼吸强度和微生物活动状况^[46],再者土壤微生物种类、数量及土壤养分含量均对过氧化氢酶的变化有响应,也间接影响了群落物种多样性。由于不同的研究区域小环境的差异性和人为活动影响的差异性,致使每个研究区土壤理化因子对土壤酶活性的影响不同。因而,合理利用和管理灌丛化地区是提高土壤酶活性,维持土壤养分良好循环的有效方法,为更好地建设国家公园提供保障。

3.4 祁连山东缘灌丛化区域草地管理启示

本研究通过对高寒草甸灌丛化现象进行分析,研究结果表明,在祁连山东缘高寒草甸区,灌丛化会显著降低植物群落的多样性指数,但随着灌丛化程度的加剧,这个作用可能会减弱。同时灌丛化也会对土壤养分和酶活性产生显著影响,土壤全氮含量是影响土壤微生物群落变化的重要指标,进而间接影响了脲酶活性。RDA 分析表示植被多样性指数与土壤有机碳、全氮、全磷含量以及脲酶、蔗糖酶活性呈极显著负相关,却与过氧化氢酶、碱性磷酸酶活性呈极显著负相关。由此,祁连山国家公园建设后,从碳中和的角度来看高寒草甸灌丛化有利于土壤碳的固存,其对土壤养分的固定和垂直植物群落结构的影响是中性或是积极的。而从高寒草

甸保护的角度来看灌丛化降低了草本植物的多样性,压缩了其生态位点,有进一步加剧草甸退化的可能。因此,设计高寒灌丛化草甸的保护和管理计划时,要综合高寒草甸与入侵灌木的生态系统服务和功能来加强灌丛化的认识和管理,再进一步探索灌丛化的生态后果的特殊机制。综上,以祁连山东缘为代表的灌丛化区域的治理策略,还需要纳入更多的社会、经济和生态功能因素,以保证灌木入侵高寒草甸能发挥最适合的生态服务功能。

4 结论

祁连山东段高寒草甸灌丛化植被群落特征变化显著,表现出均匀度指数、植被高度、植被盖度和地上生物量以灌丛区最高,丰富度指数以草甸区最高;灌丛化形成的“沃岛”有效提高了土壤有机碳、全氮、全磷含量及 C:N;化学计量特征显示土壤 N:P<14,表明该区域土壤养分主要受 N 限制;酶活性在草甸区和交错区表征最好,且脲酶和过氧化氢酶活性在不同处理间具有显著性;冗余分析揭示了高寒草甸灌丛化过程植被特征和土壤理化性质之间的关系($P<0.05$),分别计算每个环境因子的决定系数(R^2);土壤过氧化氢酶与植被特征拟合的结果最好($P=0.010$),表明高寒草甸灌丛化过程中土壤过氧化氢酶受植被特征的制约最大。因此,科学管理祁连山国家公园内高寒草甸生态健康发展有重要的意义。

参考文献(References):

- [1] Xie L N, Li Y C, Guo H Y, Wang C W, Chen Q, He P, Ma C C. Sandy habitats play an important role in shrub encroachment in grasslands. *Agronomy*, 2022, 12(11): 2858.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] Liu Y H, Cheng J H, Schmid B, Tang L S, Sheng J D. Woody plant encroachment may decrease plant carbon storage in grasslands under future drier conditions. *Journal of Plant Ecology*, 2020, 13(2): 003.
- [5] 彭海英, 童绍玉, 李小雁. 内蒙古典型草原土壤及其水文过程对灌丛化的响应. *自然资源学报*, 2017, 32(4): 642-653.
- [6] Zhao J X, Yang W, Ji-Shi A W, Ma Y H, Tian L H, Li R C, Huang Z, Liu Y F, Leite P A M, Ding L M, Wu G L. Shrub encroachment increases soil carbon and nitrogen stocks in alpine grassland ecosystems of the central Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2023, 433: 116468.
- [7] Liu Y F, Fang H, Shi J J, Leite P A M, Zhao J X, Wu G L. Climate change-induced shrub encroachment changes soil hydraulic properties and inhibits herbaceous growth in alpine meadows. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 340: 109629.
- [8] Vander Yacht A L, Keyser P D, Harper C A, Buckley D S, Saxton A M. Restoration of oak woodlands and savannas in Tennessee using canopy-disturbance, fire-season, and herbicides. *Forest Ecology and Management*, 2017, 406: 351-360.
- [9] 刘晶, 刘学录, 王哲锋. 祁连山东段景观格局变化及其驱动因子研究. *草业学报*, 2011, 20(6): 26-33.
- [10] 丁文广, 勾晓华, 李育. 祁连山生态绿皮书: 祁连山生态系统发展报告. 北京: 社会科学文献, 2019: 16-148.
- [11] 张倩, 姚宝辉, 王缠, 康宇坤, 郭怀亮, 杨晶, 杨莹博, 苏军虎. 不同坡向高寒草甸土壤理化特性和微生物数量特征. *生态学报*, 2019, 39(9): 3167-3174.
- [12] 杨学亭, 樊军, 盖佳敏, 杜梦鸽, 金沐. 祁连山不同类型草地的土壤理化性质与植被特征. *应用生态学报*, 2022, 33(4): 878-886.
- [13] 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.
- [14] Zhu W T, Wang H T, Guan Q H, Zhang F, Zhang C X, Hu F A, Zhao B L, Zhou L, Wei Q A, Ji H B, Fu T L, Zhang X Y, Wang R T, Chen Q P. Ligamentum teres hepatis as a graft for portal and/or superior mesenteric vein reconstruction: from bench to bedside. *World Journal of Gastrointestinal Surgery*, 2023, 15(4): 674-686.
- [15] 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.
- [16] Li H, Shen H H, Zhou L H, Zhu Y K, Chen L Y, Hu H F, Zhang P J, Fang J Y. Shrub encroachment increases soil carbon and nitrogen stocks in temperate grasslands in China. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(7): 756-767.
- [17] 张东, 侯晨, 马文明, 王长庭, 邓增卓玛, 张婷. 高寒草地不同灌丛化梯度下土壤酶活性研究. *草业学报*, 2023, 32(9): 79-92.
- [18] 张江, 袁旻舒, 张婧, 李函微, 王洁仪, 张贤, 鞠佩君, 蒋海波, 陈槐, 朱求安. 近 30 年来青藏高原高寒草地 NDVI 动态变化对自然及人为因子的响应. *生态学报*, 2020, 40(18): 6269-6281.

- [19] 李文. 围封对祁连山东段高寒灌草交错系统碳交换的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [20] 严陶韬, 薛建辉. 中国生物多样性研究文献计量分析. 生态学报, 2021, 41(19): 7879-7892.
- [21] 鲍士旦主编. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [22] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986.
- [23] 姚宝辉, 王缠, 张倩, 孙小妹, 杨晶, 蔡志远, 郭怀亮, 苏军虎. 甘南高寒草甸退化过程中土壤理化性质和微生物数量动态变化. 水土保持学报, 2019, 33(3): 138-145.
- [24] Archer S R, Andersen E M, Predick K I. Woody Plant Encroachment: Causes and Consequences. Springer International Publishing, 2017, 14(3): 252-284.
- [25] Lett M S, Knapp A K. Woody plant encroachment and removal in mesic grassland: production and composition responses of herbaceous vegetation. The American Midland Naturalist, 2005, 153(2): 217-231.
- [26] 何俊龄. 金露梅对青藏高原高寒草甸植被特征和土壤性质的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2017: 18.
- [27] 安琪琪. 灌丛化对黄土高原草地植物多样性和生物量的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2021: 38.
- [28] 聂秀青, 熊丰, 李长斌, 杨路存, 肖元明, 周国英. 青藏高原高寒灌丛生态系统草本层生物量分配格局. 生态学报, 2018, 38(18): 6664-6669.
- [29] Ding J Z, Chen L Y, Zhang B B, Liu L, Yang G B, Fang K, Chen Y L, Li F, Kou D, Ji C J, Luo Y Q, Yang Y H. Linking temperature sensitivity of soil CO₂ release to substrate, environmental, and microbial properties across alpine ecosystems. Global Biogeochemical Cycles, 2016, 30(9): 1310-1323.
- [30] Dong K, He X D, Cadotte M, Xu Y J, Jiang M, Hao G Y, Wang J L, Chen L, Ren A, Zhao N, Gao Y B. Soil nutrients mediate the indirect effects of shrub canopy removal: how distance from shrubs affects the herbs and grasses community in a shrub-encroached grassland. Land Degradation & Development, 2022, 33(17): 3472-3483.
- [31] Blaser W J, Shanungu G K, Edwards P J, Olde Venterink H. Woody encroachment reduces nutrient limitation and promotes soil carbon sequestration. Ecology and Evolution, 2014, 4(8): 1423-1438.
- [32] 杨阳, 刘秉儒, 宋乃平, 杨新国. 人工柠条灌丛密度对荒漠草原土壤养分空间分布的影响. 草业学报, 2014, 23(5): 107-115.
- [33] 倪兆睿, 赵兴鹏, 吕东, 赵祐, 李金文. 祁连山东段高寒地区不同高寒灌丛对土壤氮素的影响. 林业科技通讯, 2020(9): 32-36.
- [34] 郭鑫, 魏天兴, 陈宇轩, 沙国良, 任康, 于欢. 黄土丘陵区典型退耕恢复植被土壤生态化学计量特征. 干旱区地理, 2022, 45(6): 1899-1907.
- [35] 张建文, 徐长林, 杨海磊, 肖红, 柴锦隆, 周洋洋, 潘涛涛, 鱼小军. 高寒草甸冷季放牧对凋落物分解及 C、N、P 化学计量特征的影响. 草业科学, 2017, 34(10): 2009-2016.
- [36] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. Global Change Biology, 2016, 22(2): 934-943.
- [37] Ren Z W, Li Q, Chu C J, Zhao L Q, Zhang J Q, Dexiecuo Ai D A, Yang Y B, Wang G. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. Journal of Plant Ecology, 2010, 3(1): 25-31.
- [38] Pekin B K, Boer M M, Wittkuhn R S, MacFarlane C, Grierson P F. Plant diversity is linked to nutrient limitation of dominant species in a world biodiversity hotspot. Journal of Vegetation Science, 2012, 23(4): 745-754.
- [39] Ding L L, Wang P C, Zhang W, Zhang Y, Li S G, Wei X, Chen X, Zhang Y J, Yang F L. Shrub encroachment shapes soil nutrient concentration, stoichiometry and carbon storage in an abandoned subalpine grassland. Sustainability, 2019, 11(6): 1732.
- [40] Liu J B, Chen J, Chen G S, Guo J F, Li Y Q. Enzyme stoichiometry indicates the variation of microbial nutrient requirements at different soil depths in subtropical forests. PLoS One, 2020, 15(2): e0220599.
- [41] She Y D, Yang X Y, Ma L. Study on the characteristics and interrelationship of plant community and soil in degraded alpine meadow. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(S1): 62-71.
- [42] 顾继雄, 郭天斗, 王红梅, 李雪颖, 梁丹妮, 杨青莲, 高锦月. 宁夏东部荒漠草原向灌丛地转变过程土壤微生物响应. 草业学报, 2021, 30(4): 46-57.
- [43] Gherardi L A, Sala O E. Enhanced precipitation variability decreases grass- and increases shrub-productivity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(41): 12735-12740.
- [44] Guo N, Degen A A, Deng B, Shi F Y, Bai Y F, Zhang T, Long R J, Shang Z H. Changes in vegetation parameters and soil nutrients along degradation and recovery successions on alpine grasslands of the Tibetan Plateau. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 284: 106593.
- [45] 刘小龙, 胡健, 周青平, 曹全恒, 孙梅玲, 陈雪玲, 杨丽雪. 若尔盖高原典型草地灌丛化对植被特征和土壤养分的影响. 草地学报, 2022, 30(4): 901-908.
- [46] 宁沐蕾, 高唤映, 黄天颖, 喻文娟, 康宏樟. 崇明岛土地利用方式对土壤酶活性的影响. 生态学杂志, 2017, 36(7): 1949-1956.