

DOI: 10.20103/j.stxb.202403040442

王星奇, 赵欣周, GULRAIZ Ahmad, 张育文, 李佳欣, BHARELDIN Adam, MERGA Daba Tuli, 侯扶江. 典型草原两种菊科植物生长对道路建设的响应. 生态学报, 2025, 45(7): 3302-3315.

Wang X Q, Zhao X Z, GULRAIZ Ahmad, Zhang Y W, Li J X, BHARELDIN Adam, MERGA Daba Tuli, Hou F J. Response of growth of two Compositae species to road construction in typical steppe. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3302-3315.

典型草原两种菊科植物生长对道路建设的响应

王星奇, 赵欣周, GULRAIZ Ahmad, 张育文, 李佳欣, BHARELDIN Adam, MERGA Daba Tuli, 侯扶江*

兰州大学草地农业科技学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 国家林业草原局西北退化草原生态修复与利用工程技术研究中心, 农业农村部草牧业创新重点实验室, 兰州 730020

摘要: 近几十年来, 由于道路网络的扩张和城市化的蓬勃发展, 道路建设对典型草原的影响引起了广泛的关注。然而, 道路类型和距离对植物种群生长的综合影响仍然知之甚少。因此, 以陇东黄土高原微温微干典型草原为研究对象, 探讨了道路建设(道路类型、距离)对菊科优势种茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)和伴生种阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)生长繁殖影响的驱动因素及其作用机制。结果表明, 道路建设促进茵陈蒿的横向生长和无性繁殖, 促进阿尔泰狗娃花的垂直生长和有性繁殖。阿尔泰狗娃花具有更强的更新潜力。普通公路茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的地上生物量分别比其它两种道路平均高 49% 和 27%, 因此其对普通公路建设的响应更加敏感。此外, 道路建设主要通过影响土壤进一步影响两个种群的地上生物量在群落中的占比。阿尔泰狗娃花的地上生物量及其在群落中的占比在距离 20—35 m 的范围存在明显阈值。因此需要注意将此范围内的植被保护和恢复措施与道路管理动态结合, 影响植物生长繁殖, 调控群落构建过程, 以应对道路建设对种群和群落关系扰动的巨大挑战。

关键词: 道路建设; 道路生态; 地上生物量; 生长权衡; 繁殖策略; 种间关系

Response of growth of two Compositae species to road construction in typical steppe

WANG Xingqi, ZHAO Xinzhou, GULRAIZ Ahmad, ZHANG Yuwen, LI Jiaxin, BHARELDIN Adam, MERGA Daba Tuli, HOU Fujiang*

State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Engineering Technology Research Center for Ecological Restoration and Utilization of Degraded Grassland in Northwest China, National Forestry and Grassland Administration, Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Lanzhou 730020, China

Abstract: The impact of road construction on typical steppes has garnered extensive attention in recent decades, due to the expansion of road networks and rapid urbanization. Yet, the specific effects of road class and distance on plant population growth remain unclear. Consequently, our study focused on the typical steppe of the Loess Plateau in eastern Gansu Province, examining the factors and mechanisms by which road construction (including road class and distance) influences the growth and reproduction of the dominant species *Artemisia capillaris* and the associated species *Aster altaicus*. Our findings indicate that road construction stimulates both the lateral growth and asexual reproduction in *Artemisia capillaris*, and the vertical growth and sexual reproduction in *Aster altaicus*. Further, *Aster altaicus* has a higher renewal potential. These two species exhibit higher aboveground biomass on highways compared to other road types (such as railways and expressways), which makes them more susceptible to the impacts of road construction. In addition, road construction has a significant impact on the proportion of aboveground biomass in the community by influencing the soil. There is a clear

基金项目: 科技部国家科技援助项目(KY202002011); 教育部创新团队发展计划项目(IRT_17R50); 国家自然科学基金项目(32161143028)

收稿日期: 2024-03-04; 网络出版日期: 2025-01-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cyhoufj@lzu.edu.cn

threshold for aboveground biomass and its proportion in the *Aster altaicus* at a distance of 20—35 m. Thus, it is imperative to integrate vegetation protection and restoration efforts within this range with adaptive road management to mitigate the effects on plant growth and reproduction and to guide the community assembly process, addressing the significant challenges posed by road construction to population and community dynamics.

Key Words: road construction; road ecology; aboveground biomass; growth trade-off; reproduction strategy; interspecific relationship

道路建设是全球最重要的人类活动之一,全球新建道路预计将在 2050 年增加 2500 万 km,其中发展中国家的道路建设将占总建设量的 90%,这种快速发展将会对草地生态系统产生深远影响^[1]。有研究表明,道路建设可能会引起生境破碎化和外来物种传播,对本地物种生长产生负面效应^[2-4]。然而,部分研究结果与之相悖^[5]。目前的研究主要关注公路对植物的影响^[6],而忽视了道路类型对植物的综合影响。因此,道路类型(普通公路、高速铁路和高速公路)如何影响植物的生长繁殖仍然存在相当大的不确定性。

欧亚大草原是世界放牧面积最大、连续带状分布、人类迁徙活动最为频繁的草原之一^[7],并且受到环境因子的强烈限制^[8]。其次,道路网络扩张会为物种扩散提供有效途径^[9],这可能会影响本地植物的群落构建^[10],并进一步影响植物种群的生长繁殖。因此,欧亚大草原可能对道路建设的响应极其敏感。此外,道路建设重新配置了非生物因子对植物的影响^[11],这为外来物种的生存和生长提供了潜在的空间,并激发了植物种间竞争。因此,有研究建议将此类地区作为自然保护区,并减少道路建设的干扰^[11]。黄土高原典型草原是欧亚大草原中对人类活动和气候变化响应最敏感的草原之一^[8]。自 2000 年以来,随着我国西部大开发政策启动,黄土高原城市化和道路建设蓬勃发展^[12]。这无疑提升了人们对道路建设和植物种群关系的关注。然而,黄土高原典型草原优势种和伴生种如何响应道路建设仍然知之甚少。

优势种与伴生种之间存在强烈的资源竞争^[8]。优势种是维持群落结构与功能稳定的关键因素,其在植物群落中占有重要地位^[13]。因此,优势种生长繁殖策略对环境的适应性在一定程度上调控典型草原植被对道路建设的响应^[14-15]。此外,种群地上生物量在群落中的占比能够量化其在群落中的地位,进而反映群落物种组成^[16]。因此,阐明道路建设对典型草原优势种和伴生种的生长繁殖策略的作用机制,有助于揭示道路建设对生态系统完整性及其功能的累积与叠加影响,为有效管理和保护天然草地提供科学依据。

为此,本研究在陇东黄土高原微温微干典型草原开展野外试验,分别调查了普通公路、高速铁路和高速公路对优势种(茵陈蒿 *Artemisia capillaris*)和伴生种(阿尔泰狗娃花 *Aster altaicus*)生长繁殖的影响,旨在阐明:(1)优势种和伴生种对道路类型和距离的影响采取了不同的生长权衡和繁殖策略;(2)道路类型和距离调控了优势种和伴生种的生物量及其在群落中的生物量占比。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于兰州大学环县草地农业试验站,位于中国甘肃省庆阳市环县(37.12°N, 106.84°E, 1650 m),是对降水响应敏感的区域之一。气候为温带大陆性季风气候,年平均气温(MAT)为 7.1℃,年均降水量(MAP)为 326.5 mm,生长季节为 6 月至 9 月,超过 70%的降水集中在生长季。根据草原综合顺序分类法,属于微温微干温带典型草原^[17]。该区域土地利用方式以放牧为主^[8]。主要优势植物有茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)、长芒草(*Stipa bungeana*)和胡枝子(*Lespedeza bicolor*),主要伴生植物有二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)。土壤类型为砂质黄绵土^[15]。

1.2 试验设计

为确保全面评估道路建设对植物种群的影响,本研究在选择调查地点时遵循两项原则:(1)在城镇周围 5 km 缓冲区之外选点,以避免额外水源和城镇干扰的混杂影响;(2)排除地势崎岖的点位,以减少地形对植物

的影响。

有研究表明,道路对植被的影响范围主要在 50 m 内,一般限制在 100 m 内^[18–19]。此外,道路对 100 m 范围以外的非生物因素,如土壤温度^[20]、土壤湿度^[21]或重金属富集^[22]的影响微乎其微。因此,本研究分别在普通公路(HW)、高速铁路(RW)和高速公路(EW)设置 50 m 的样线,并重复 4 次,每个重复间隔 1000 m,共 12 条样线。每条样线在道路边坡 0 m、10 m、20 m、30 m、40 m 和 50 m 的不同距离梯度上设置了 1 m×1 m 的地块,共 72 个地块。将不受道路干扰的远离道路 500 m 的围场作为对照,并记录了道路年龄和周围 1 km 的土地利用方式。道路信息详见表 1。

表 1 道路基本情况

Table 1 Basic information on road

道路类型 Road class	道路名称 Road label	道路宽度 Road width/m	道路年龄 Road age/a	路基材料 Subgrade material	邻近土地利用方式 Land use mode
普通公路 Highway	G211 国道	11	>40	沥青混凝土	放牧
高速铁路 Railway	银西高速铁路	12	4	碎石、水泥土	放牧
高速公路 Expressway	银百高速公路	26	4	沥青混凝土	放牧

1.3 植被取样

于 2023 年 7 月至 9 月的生长旺季进行。在每个样方内随机选取 5 株茵陈蒿和 5 株阿尔泰狗娃花,调查并记录其株高、冠幅、生殖枝密度、营养枝密度、种群密度和实生苗密度。然后将样方内的植物分物种齐地刈割,带回实验室后在 105℃ 下杀青 30 min,在 65℃ 条件下烘 48 h 至恒重,称量茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的地上生物量以及群落地上生物量。

1.4 土壤取样

土壤取样与植被调查同期进行。在每个地块附近随机选择两个点,分别使用环刀(直径 5 cm,高 5 cm)测量土壤容重,使用 TDR 测量土壤温度。采用烘干法测定土壤湿度。称取 10 g 干土,用 50 mL 蒸馏水提取并测量土壤 pH。

1.5 数据统计

环境压力的变化可能会引起植物生长权衡的异动^[21]。株高和冠幅分别对于植物获取光照资源和抢占空间具有重要意义^[8,22]。因此,本研究将株高冠幅比表征植物的生长权衡,比值越小,越倾向横向生长。两种模式对于资源的利用策略不同,横向生长能够维持或提高生态位,纵向生长能够提高光合作用^[15,22],详见公式(1)。繁殖策略是植物适应环境的措施,同时也是长期自然选择和进化的过程^[8]。生殖枝密度和营养枝密度的比值、实生苗密度和种群密度的比值表征植物的繁殖策略。前者比值能够反映植物是否将更多的光合产物用于生殖枝的形成,因此比值越大越倾向有性繁殖^[8,15],详见公式(2)。后者比值能够反映植物的更新潜力,因此比值越小更新潜力越高^[8,15],详见公式(3)。种群生物量在群落生物量中的占比能够反映植物对群落的贡献以及种群在群落中的重要性^[15],详见公式(4)。

生长权衡=株高/冠幅 (1)

繁殖策略(有性/无性繁殖)=生殖枝密度/营养枝密度 (2)

繁殖策略(更新潜力)=实生苗密度/种群密度 (3)

种群地上生物量占比=种群地上生物量/群落地上生物量 (4)

本研究采用 R 4.3.2 进行统计分析和作图。使用“nlme”包,以茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的生长权衡(即株高、冠幅、株高冠幅比)、繁殖策略(即生殖枝密度、营养枝密度、生殖枝营养枝密度比)和种群地上生物量占比作为响应变量,构建道路类型和距离的非线性回归模型。采用双因素方差分析研究道路类型、距离及其交互作用对各响应变量的影响。利用一般线性模型分析道路类型、距离及其交互作用对响应变量的贡献率。使用“linkET”包对种群特性进行 Mantel 检验,探究种间关系。使用“gbm”包进行提升树机器学习,探究全因素(生

长权衡、繁殖策略、道路类型和距离)对种群地上生物量及其在群落中占比的相对重要性。采用“plsmp”包进行偏最小二乘路径建模(PLS-PM),将道路建设(道路类型和距离)、土壤因子(温度、湿度、pH、容重)、生长权衡和繁殖策略纳入模型,以测试道路建设对种群地上生物量及其在群落中占比的驱动因素,并确定最优路径,旨在阐明其作用机制。

2 结果和分析

2.1 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花株高、冠幅的影响

道路类型、距离及其交互作用分别解释了茵陈蒿株高 1%、37%和 10%的变化,以及冠幅 1%、30%和 2%的变化(图 1)。HW 茵陈蒿株高平均值分别比 RW 和 EW 高 18%和 4%,EW 茵陈蒿冠幅平均值分别比 HW 和

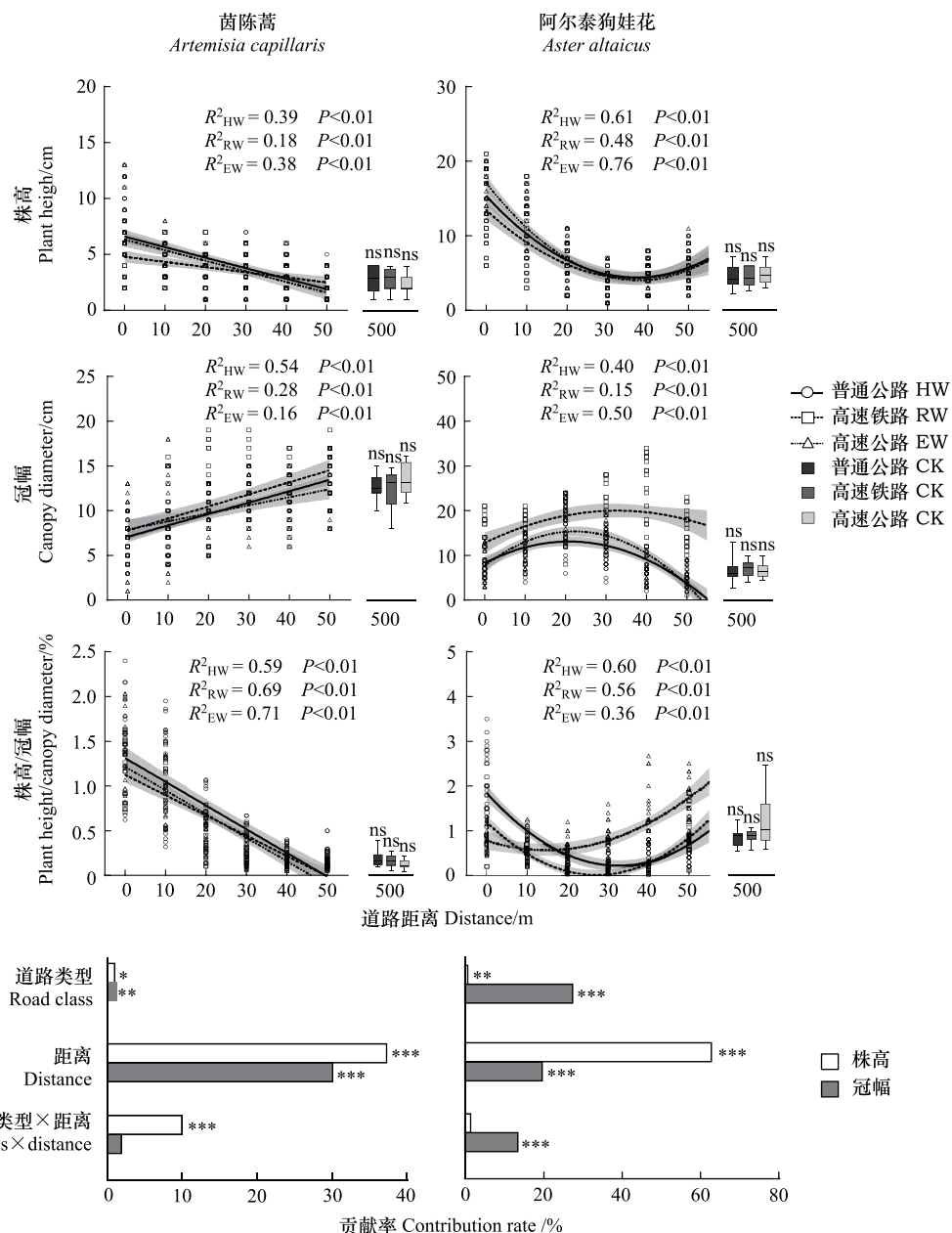


图 1 道路类型和距离对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的株高、冠幅的影响

Fig.1 Effects of road class and distance on plant height and canopy diameter of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

图中灰色阴影代表 95%置信区间;*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$ (不显著)

RW 高 23%和 16%。与 0 m 相比,茵陈蒿的株高和冠幅的平均值分别在 50 m 下降 66%和增长 59%。道路类型、距离及其交互作用分别解释了阿尔泰狗娃花株高 1%、63%和 2%的变化,以及冠幅 28%、20%和 14%的变化。EW 阿尔泰狗娃花株高平均值分别比 HW 和 RW 高 5%和 14%,RW 阿尔泰狗娃花冠幅平均值分别比 HW 和 EW 高 48%和 43%。与 0 m 相比,阿尔泰狗娃花株高和冠幅的平均值分别在 50 m 下降 62%和 7%。

HW、RW 和 EW 茵陈蒿的株高冠幅分别随距离的增加呈现线性下降和线性增长。HW 和 RW 阿尔泰狗娃花的株高在 37 m 最小,EW 阿尔泰狗娃花的株高在 38 m 最小。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的冠幅分别在 21 m、32 m 和 22 m 最大。随着距离增加,茵陈蒿采用横向生长权衡。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花分别在 33 m、28 m 和 17 m 之前采用横向生长权衡,而后倾向垂直生长。此外,与 0—50 m 相比,500 m 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的生长权衡在三种道路类型上并无显著差异。茵陈蒿的株高/冠幅的平均值较低于阿尔泰狗娃花,因此在道路建设的影响下,茵陈蒿更依赖横向生长。

道路类型显著影响土壤温度、土壤湿度、土壤 pH 和土壤容重(表 2)。与 0 m 相比,50 m 的土壤温度、土壤湿度和土壤 pH 均较高,而土壤容重较低。50 m 与 500 m 的土壤理化性质无显著差异。此外,HW、RW 和 EW 的土壤理化性质在 500 m 无显著差异。

表 2 道路类型和距离对土壤的影响
Table 2 Effects of road class and distance on soil

道路类型 Road class	道路距离 Distance/m	土壤温度 Soil temperature/℃	土壤湿度 Soil moisture/%	土壤 pH Soil pH	土壤容重 Soil bulk density/ (g/cm ³)
普通公路 Highway	0	22.2±0.2 Aa	22.4±0.2Aa	5.1±0.01Aa	1.68 ±0.01Aa
	10	23.6±0.1 Ab	19.1±0.1Ab	6.3±0.02Ab	1.68 ±0.01Aa
	20	24.5±0.2 Ac	17.4±0.1Ac	6.3±0.02Ab	1.68 ±0.01Aa
	30	24.5±0.2 Ac	22.0±0.2Ad	6.4±0.05Ac	1.68 ±0.01Aa
	40	23.4±0.1 Ae	23.2±0.2Ae	6.2±0.06Ac	1.67 ±0.01Ab
	50	23.5±0.2 Ac	22.8±0.2Af	6.4±0.05Ac	1.68 ±0.01Aa
高速铁路 Railway	500	24.0±0.2 Ac	23.0±0.2Af	6.5±0.05Ac	1.80 ±0.01Ac
	0	21.7±0.2Ba	23.8±0.2Ba	5.7±0.05Ba	1.94 ±0.02Ba
	10	22.0±0.2 Bb	22.8±0.2Bb	6.0±0.06Bb	1.91 ±0.02Bb
	20	22.8±0.1 Bc	25.6±0.2Bc	5.5±0.05Bb	1.89 ±0.02Bc
	30	22.9±0.2 Bd	13.7±0.1Bd	6.2±0.06Bc	1.86 ±0.02Bd
	40	22.9±0.3 Bd	22.0±0.2Be	6.1±0.05Bc	1.82 ±0.02Bd
高速公路 Expressway	50	22.9±0.2 Bd	23.8±0.3Ba	6.4±0.05Bc	1.83 ±0.02Bd
	500	23.2±0.2 Ad	23.5±0.3Aa	6.5±0.06Ac	1.83 ±0.02Ad
	0	21.8±0.2Ca	22.1±0.2Ca	6.2±0.06Ca	1.97 ±0.02Ca
	10	22.1±0.2Cb	23.5±0.3Cb	6.3±0.06Cb	1.94 ±0.02Cb
	20	23.5±0.2Cc	23.1±0.2Cc	6.1±0.06Cb	1.91 ±0.02Cc
	30	23.9±0.4Cd	22.9±0.2Cd	6.1±0.06Ca	1.84 ±0.02Cd
	40	23.9±0.3Cd	24.5±0.3Ce	6.1±0.06Ca	1.81 ±0.02Cd
	50	24.1±0.2Cd	24.0±0.2Cf	6.4±0.06Cc	1.81 ±0.02Cd
	500	24.0±0.2Ad	23.8±0.3Af	6.5±0.06Ac	1.81 ±0.02Ad
道路类型 Road class		**	**	**	**
距离 Distance		**	**	**	**
道路类型×距离 Road class× Distance		*	*	*	*

不同大写字母表示相同距离不同道路类型间差异显著 ($P<0.05$);不同小写字母表示相同道路类型不同距离间差异显著 ($P<0.05$); *, $P<0.05$; **, $P<0.01$

2.2 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花生殖枝密度、营养枝密度的影响

道路类型、距离及其交互作用分别解释了茵陈蒿生殖枝密度 24%、22%和 35%的变化,以及营养枝密度 22%、2%和 44%的变化(图 2)。EW 茵陈蒿生殖枝密度平均值分别比 HW 和 RW 高 64%和 24%,RW 茵陈蒿

营养枝密度平均值分别比 HW 和 EW 高 38% 和 21%。与 0 m 相比,茵陈蒿的生殖枝密度和营养枝密度的平均值分别在 50 m 增加 6% 和 11%。道路类型、距离及其交互作用分别解释了阿尔泰狗娃花生殖枝密度 6%、7% 和 16% 的变化,以及营养枝密度 2%、25% 和 23% 的变化。RW 阿尔泰狗娃花生殖枝密度的平均值分别比 HW 和 EW 高 27% 和 30%,HW 阿尔泰狗娃花营养枝密度的平均值分别比 RW 和 EW 高 24% 和 5%。与 0 m 相比,阿尔泰狗娃花生殖枝密度和营养枝密度的平均值分别在 50 m 增长 36% 和 7%。

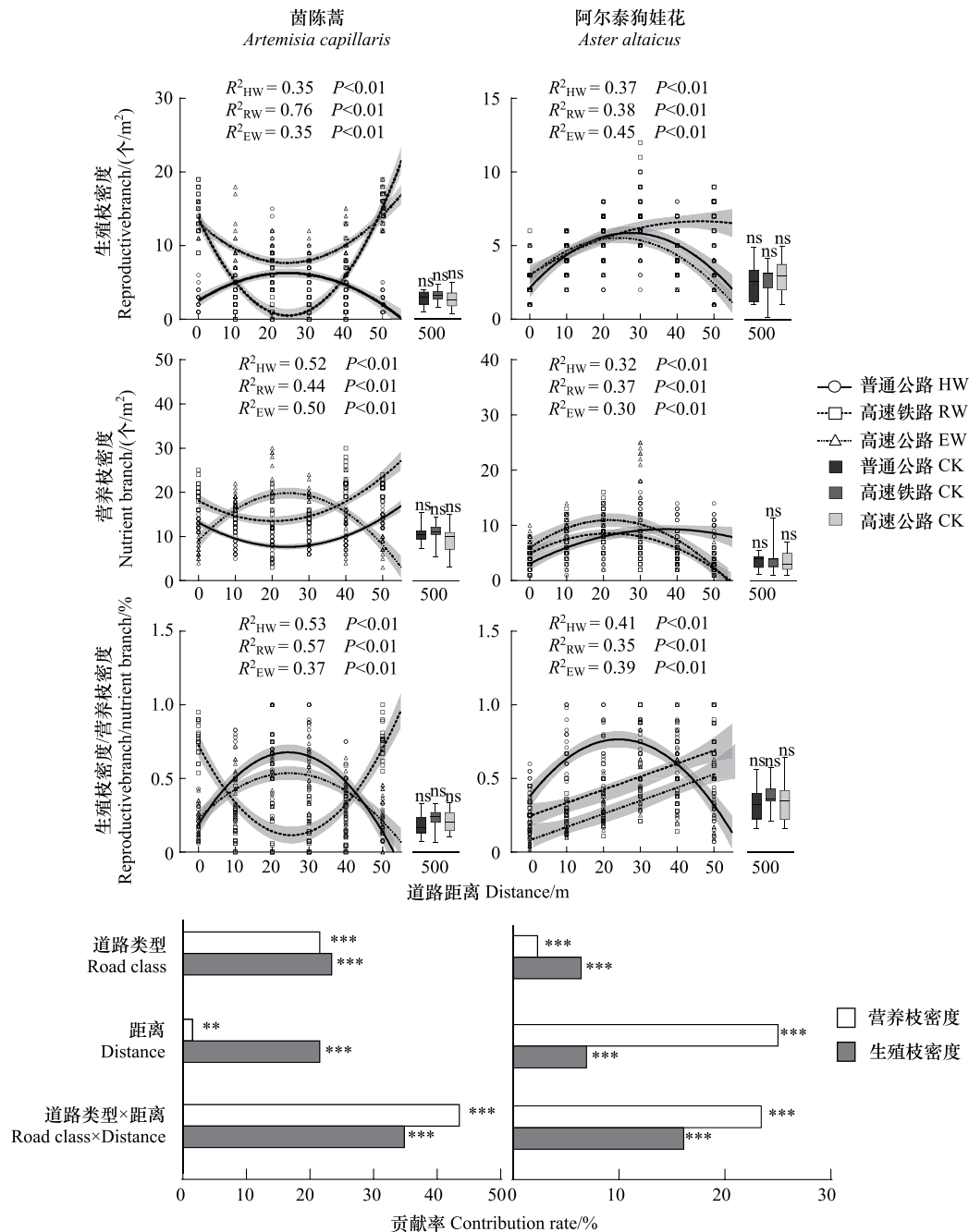


图2 道路类型和距离对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的生殖枝密度、营养枝密度的影响

Fig.2 Effects of road class and distance on reproductive branch and nutrient branch of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

图中灰色阴影代表 95% 置信区间; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$ (不显著)

HW、RW 和 EW 茵陈蒿的生殖枝密度分别在 16 m 最大,在 27 m 和 23 m 最小。HW 茵陈蒿的营养枝密度在 34 m 最大,RW 和 EW 在 21 m 最大。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的生殖枝密度分别在 27 m、40 m 和

22 m最大。RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的营养枝密度均在 21 m 最大,HW 在 34 m 最大。HW 和 EW 茵陈蒿分别在 25 m 和 30 m 之前倾向有性繁殖,而后倾向无性繁殖,相反 RW 茵陈蒿在 25 m 之前倾向无性繁殖,而后转换为有性繁殖。HW 阿尔泰狗娃花在 21 m 之前倾向有性繁殖,而后向无性繁殖转换。RW 和 EW 阿尔泰狗娃花随距离增加采用有性繁殖。此外,与 0—50 m 相比,500 m 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的繁殖策略在三种道路类型上并无显著差异。总体而言,茵陈蒿的生殖枝密度/营养枝密度的平均值较低于阿尔泰狗娃花,因此在道路建设的影响下,阿尔泰狗娃花更依赖有性繁殖。

2.3 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃实生苗密度、种群密度的影响

道路类型、距离及其交互作用分别解释了茵陈蒿实生苗密度 1%、38% 和 2% 的变化,以及种群密度 9%、65% 和 4% 的变化(图 3)。RW 茵陈蒿实生苗密度的平均值分别比 HW 和 EW 高 14% 和 5%,HW 茵陈蒿种群密度的平均值分别比 RW 和 EW 高 32% 和 21%。与 0 m 相比,茵陈蒿的实生苗密度和种群密度的平均值分别

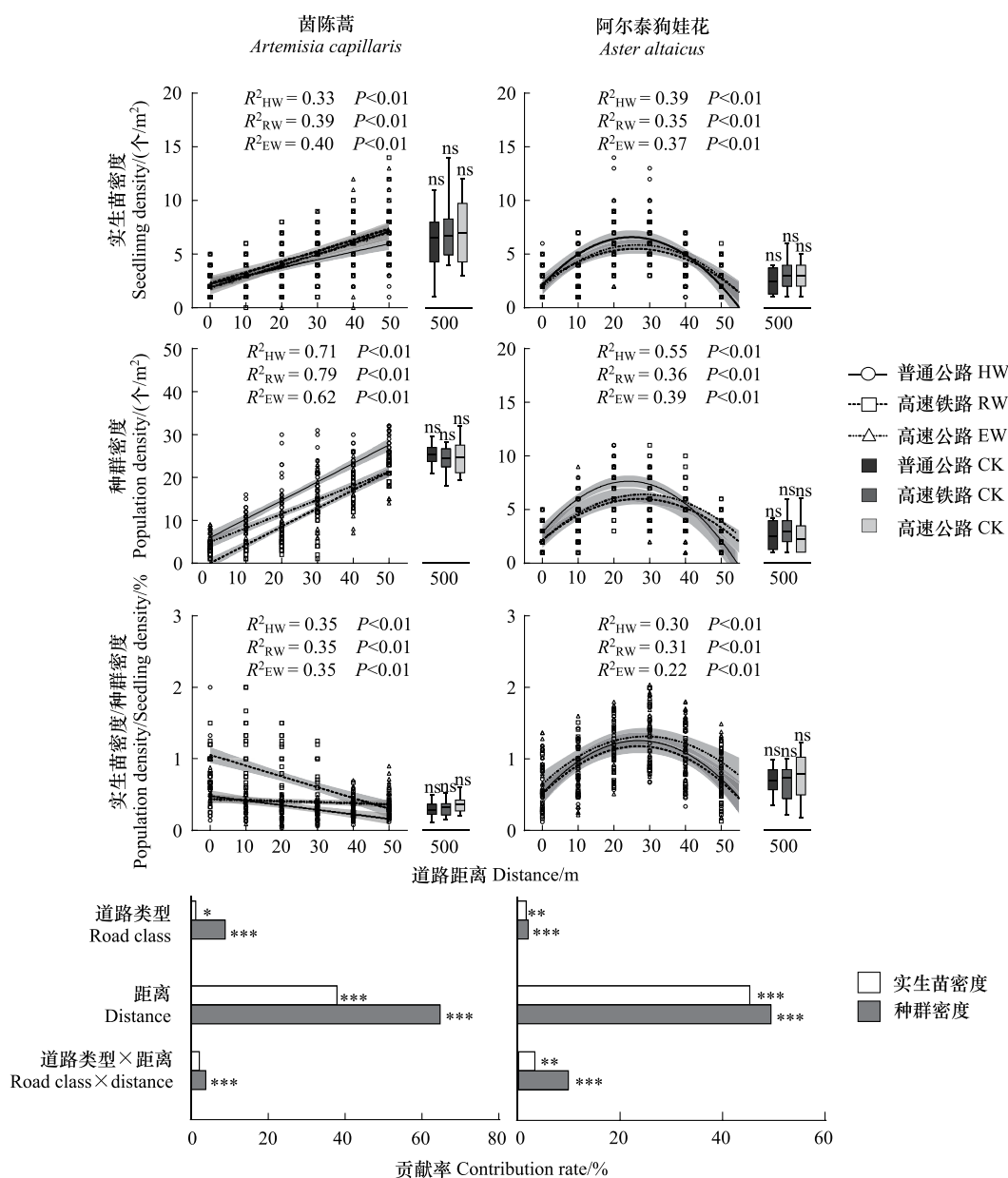


图 3 道路类型和距离对茵陈蒿和阿尔泰狗娃的实生苗密度、种群密度的影响

Fig.3 Effects of road class and distance on seedling density and population density of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

图中灰色阴影代表 95% 置信区间; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$ (不显著)

在 50 m 增加 64% 和 81%。道路类型、距离及其交互作用分别解释了阿尔泰狗娃花实生苗密度 2%、45% 和 3% 的变化,以及种群密度 2%、50% 和 10% 的变化。HW 阿尔泰狗娃花实生苗密度的平均值分别比 RW 和 EW 高 15% 和 7%,HW 阿尔泰狗娃花种群密度的平均值分别比 RW 和 EW 高 12% 和 16%。与 0 m 相比,阿尔泰狗娃花实生苗密度和种群密度的平均值分别在 50 m 增长 5% 和 9%。

HW、RW 和 EW 茵陈蒿的实生苗密度和种群密度均随距离的增加而线性增长。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的实生苗密度分别在 21 m、28 m 和 24 m 最大。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的种群密度分别在 26 m、25 m 和 24 m 最大。实生苗密度和种群密度的比值反映了种群的出生率和死亡率。随道路距离增加,三种道路茵陈蒿的实生苗密度/种群密度线性下降。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的实生苗密度/种群密度分别在 30 m、25 m 和 31 m 最大。此外,与 0—50 m 相比,500 m 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的种群更新在三种道路类型上并无显著差异。总体而言,茵陈蒿的实生苗密度/种群密度低于阿尔泰狗娃花,这表明在道路建设的影响下,茵陈蒿的多度较为稳定。相反,阿尔泰狗娃花具有更高的更新潜力。

2.4 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的地上生物量及其在群落中占比的影响

道路类型、距离及其交互作用分别解释了茵陈蒿地上生物量 34%、41% 和 9% 的变化,以及地上生物量在群落中占比 13%、68% 和 5% 的变化(图 4)。HW 茵陈蒿地上生物量的平均值分别比 RW 和 EW 高 47% 和 51%。EW 茵陈蒿地上生物量在群落中占比的平均值分别比 HW 和 RW 高 5% 和 31%。与 0 m 相比,茵陈蒿的地上生物量及其在群落中占比的平均值分别在 50 m 增加 57% 和 79%。道路类型、距离及其交互作用分别

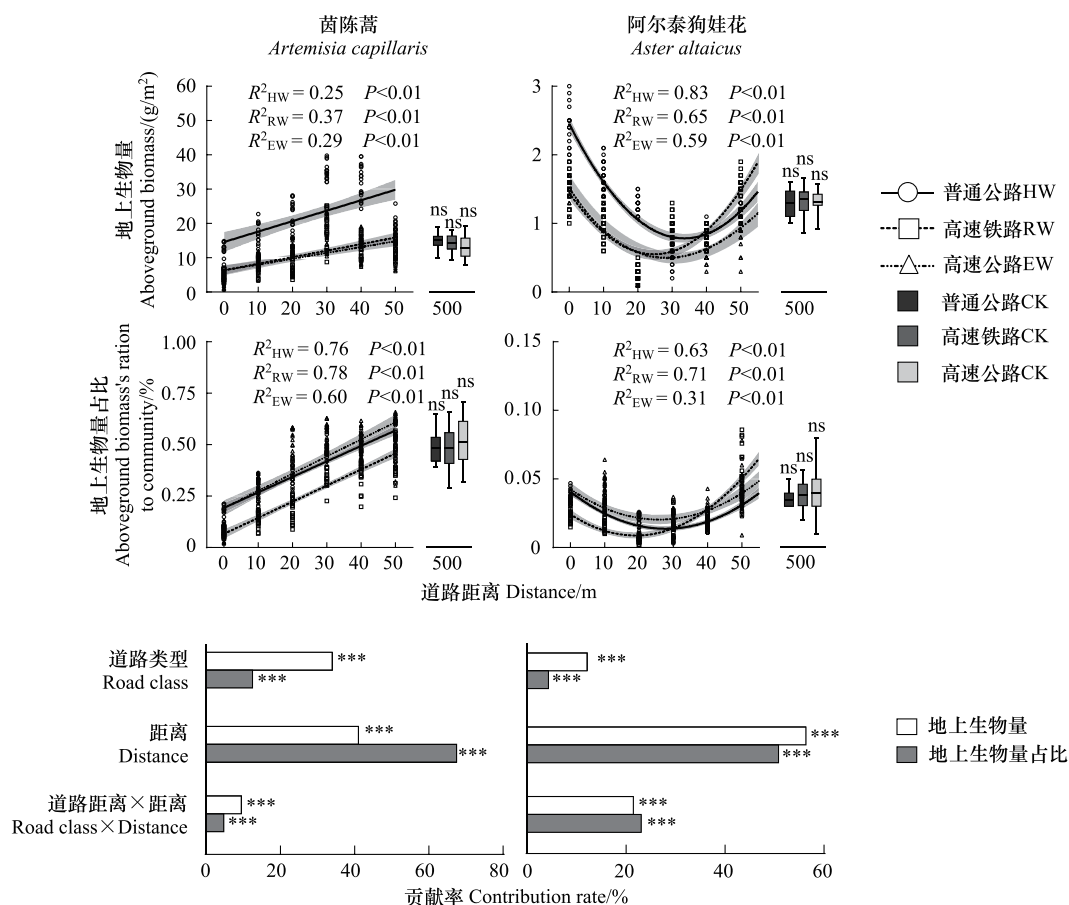


图 4 道路类型和距离对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的地上生物量及其在群落中占比的影响

Fig.4 Effects of road class and distance on aboveground biomass and aboveground biomass's ration to community of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

图中灰色阴影代表 95% 置信区间; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$ (不显著)

解释了阿尔泰狗娃花地上生物量 2%、45% 和 3% 的变化,以及地上生物量在群落中占比 2%、50% 和 10% 的变化。HW 阿尔泰狗娃花地上生物量的平均值分别比 RW 和 EW 高 20% 和 34%,EW 阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比的平均值分别比 HW 和 RW 高 19% 和 12%。与 0 m 相比,阿尔泰狗娃花地上生物量及其在群落中占比的平均值分别在 50 m 减少 32% 和增加 26%。

HW、RW 和 EW 茵陈蒿的地上生物量及其在群落中占比均随距离的增加而线性增长。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花的地上生物量分别在 33 m、23 m 和 35 m 最小。HW、RW 和 EW 阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比分别在 27 m、19 m 和 26 m 最大。此外,与 0—50 m 相比,500 m 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花的地上生物量及其在群落中占比在三种道路类型上并无显著差异。总体而言,茵陈蒿的地上生物量在群落中占比高于阿尔泰狗娃花,这表明在道路建设的影响下,茵陈蒿具有较高的生态位。

2.5 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花种群特征的相互关系

茵陈蒿地上生物量分别与茵陈蒿种群密度,以及阿尔泰狗娃花株高、生殖枝密度和营养枝密度呈正相关。茵陈蒿地上生物量在群落中占比分别与茵陈蒿的株高、冠幅和种群密度,以及阿尔泰狗娃花的株高呈显著正相关。阿尔泰狗娃花地上生物量分别与茵陈蒿株高和冠幅,以及阿尔泰狗娃花株高呈显著正相关。阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比分别与茵陈蒿的生殖枝密度和实生苗密度,以及阿尔泰狗娃花的生殖枝密度呈显著正相关(图 5)。总体而言,茵陈蒿生物量及其在群落中占比主要受到两个种群更新和生长权衡的影响,阿尔泰狗娃花生物量及其在群落中占比主要受到两个种群生长权衡和繁殖策略的影响。

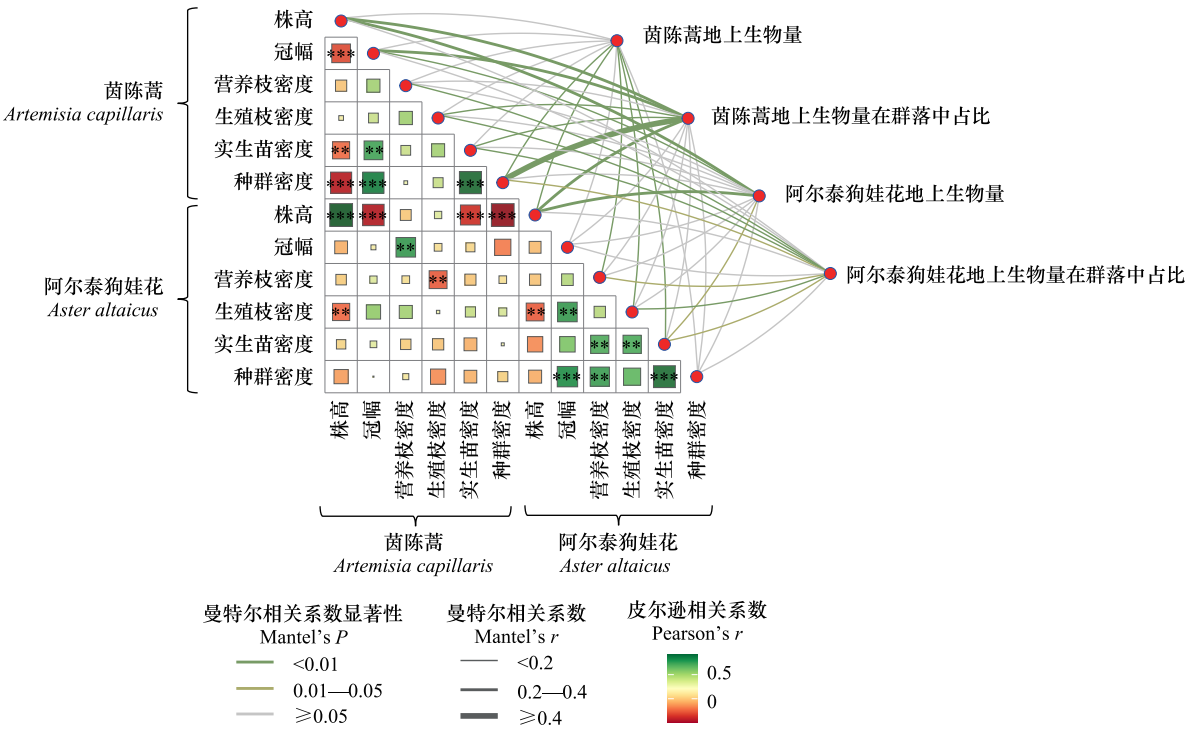


图 5 茵陈蒿和阿尔泰狗娃花种群特征的相互关系

Fig.5 Relationship between the population characteristics of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

2.6 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花种群特征的作用机制

通过提升树回归发现,土壤容重和土壤温度是影响茵陈蒿地上生物量的第一和第二大因子(图 6)。距离和土壤容重是影响阿尔泰狗娃花地上生物量的第一和第二大因子。距离和土壤湿度是影响茵陈蒿和阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比的第一和第二大因子。

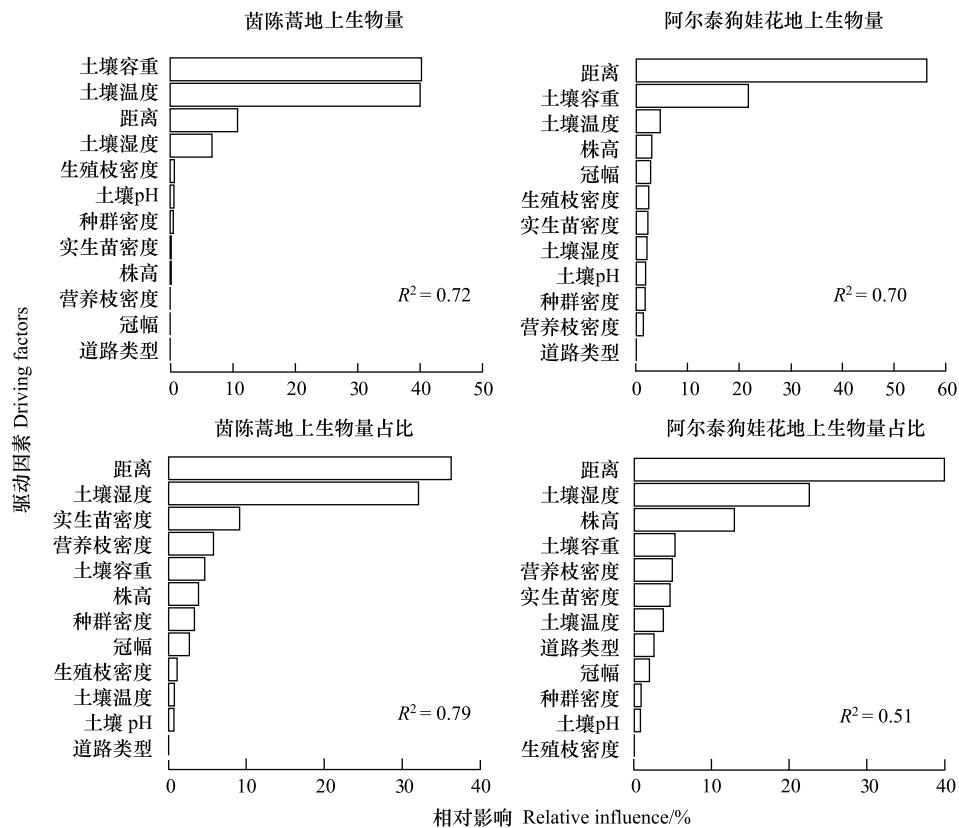


图6 调控茵陈蒿和阿尔泰狗娃花种群特征的驱动因素

Fig.6 Drivers factors controlling population characteristics of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

PLS-PM 基于道路建设、土壤、生长权衡、繁殖策略和地上生物量的可能贡献,确定了种群地上生物量在群落中占比的潜在驱动因素和作用机制。结果表明,道路建设对土壤、茵陈蒿和阿尔泰狗娃花地上生物量及其在群落中占比均有显著的负效应。土壤对茵陈蒿的生长权衡和繁殖策略有显著的正效应,对茵陈蒿的地上生物量有显著的负效应。相反,土壤对阿尔泰狗娃花的生长权衡和繁殖策略有显著的负效应,对阿尔泰狗娃花的地上生物量有显著的正效应。此外,繁殖策略对阿尔泰狗娃花地上生物量占比无显著影响,土壤对两个种群的地上生物量及其在群落中占比均有显著的负效应(图7)。

总体而言,道路建设主要通过影响土壤,进一步影响两个种群的地上生物量在群落中的占比。其次,土壤分别抑制和促进了茵陈蒿与阿尔泰狗娃花种群地上生物量在群落中占比。

3 讨论

3.1 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花生长繁殖的影响

植物的生长繁殖受到一系列环境因素的影响,包括土壤湿度、温度和容重等^[23–24]。在特定环境中植物生长繁殖的策略既代表了其对周围环境的适应,也是长期环境过滤的结果^[8]。株高和冠幅的比值可以反映植物的生长权衡,生殖枝和营养枝的比值可以反映植物的繁殖策略^[8, 15]。

本研究发现,道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花生长权衡和繁殖策略具有不同的影响。茵陈蒿采用横向生长的无性繁殖策略,而阿尔泰狗娃花采用垂直生长的有性繁殖策略。茵陈蒿的横向生长增强了其空间竞争能力,保持相对的竞争优势^[8]。这一策略促使茵陈蒿在相对阴凉的微环境生存和生长,减少了水分蒸发并促进了根系的存活和繁殖^[25–26]。此外,道路影响了路边的温度和风速等非生物因子,并改变了路边的水分和养分^[5–6]。这对于更加适应原始环境的本地种来说,道路建设营造的新环境是巨大的挑战^[27]。因此,茵陈蒿通

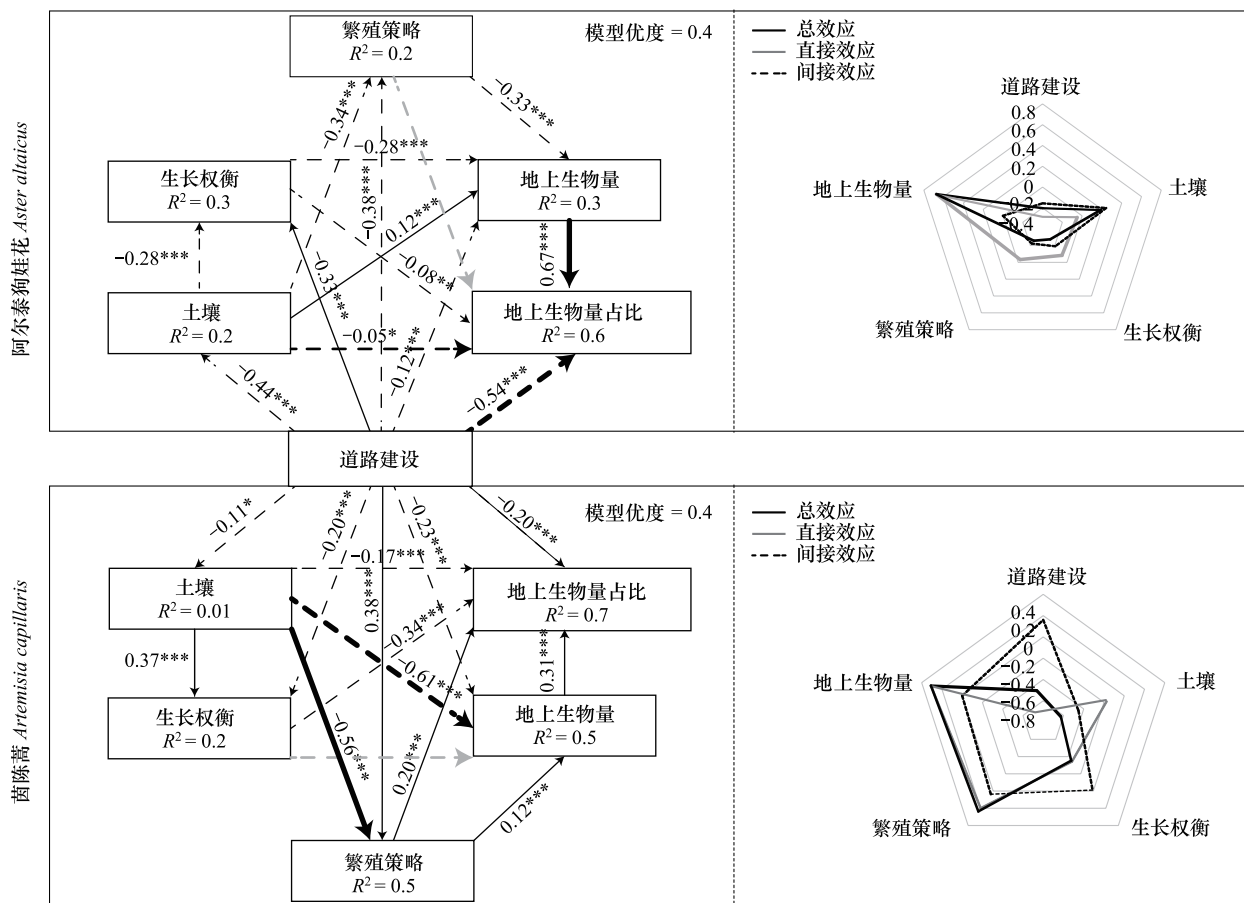


图7 道路建设对茵陈蒿与阿尔泰狗娃花种群特征的作用机制

Fig.7 The mechanism of road construction on the population characteristics of *Artemisia capillaris* and *Aster altaicus*

道路建设(Road construction): 道路类型(Road class)、距离(Distance); 土壤(Soil): 土壤温度(Soil temperature)、土壤湿度(Soil moisture)、土壤 pH(Soil pH)、土壤容重(Soil bulk density); 生长权衡(Growth trade-off): 株高(Plant height)、冠幅(Canopy diameter)、株高/冠幅(Plant height/Canopy diameter); 繁殖策略(Reproduction strategy): 生殖枝密度(Reproduction branch)、营养枝密度(Nutrient branch)、生殖枝密度/营养枝密度(Reproduction branch/Nutrient branch)、实生苗密度(Seedling density)、种群密度(Population density)、实生苗密度/种群密度(Seedling density/Population density)

过无性繁殖迅速占据空间资源,维持其生态位^[28]。阿尔泰狗娃花将更多的资源用于垂直生长,增强光照的竞争能力^[29]。其次,除阿尔泰狗娃花自身的遗传特性外^[30],道路可能促进了阿尔泰狗娃花的有性繁殖,以应对环境扰动,并进一步提升对环境干扰的抵抗力和恢复力^[31]。此外,茵陈蒿和阿尔泰狗娃花株高和冠幅的响应模式相反,这表明两个种群的株高和冠幅具有拮抗作用。

本研究还发现,普通公路、高速铁路和高速公路对植物种群生长繁殖的影响存在差异,可能由于不同的道路对邻近生境的改变程度不同。例如,不同的土壤容重会影响养分和水分的运移,从而影响植物根系对资源的利用,这将进一步影响植物的生长^[30,32];不同的土壤 pH 会影响土壤矿物质状态的转变,进而影响土壤和水分子之前的离子交换,改变土壤养分的构成,从而限制植物生长^[33]。总体而言,优势种和伴生种通过不同的生长权衡和繁殖策略达到竞争和共存,从而维持生态系统的稳定^[34]。

3.2 道路建设对茵陈蒿和阿尔泰狗娃花地上生物量及其在群落中占比的影响

道路作为生态走廊,实现种子传播,激发路边草地的种间竞争^[35]。种群地上生物量能够反映种群对群落构建的贡献,同时能够通过调节不同器官的生物量分配来应对环境的干扰^[15]。路边优势种和伴生种地上生物量的减少表明群落正处于生态位调整和重构过程中^[8]。此外,由于路边水热条件和土壤性质的改变,可能

导致菊科植物生物量的下降^[5,36]。本研究发现,不同的道路类型对植物地上生物量的影响存在差异。这些差异凸显了黄土高原典型草原道路影响的复杂性和尺度依赖性。例如,普通公路对植物地上生物量的影响较高速铁路和高速公路更为强烈,这表明普通公路对路边生境的影响更加深远,推动了种间竞争,体现了本地物种对普通公路具有更高的敏感性。

种群生物量在群落中的占比是种群生态位和重要性的映射^[15]。结果表明,路边茵陈蒿的生物量在群落中的占比高于阿尔泰狗娃花。这可能与“优势替代原理有关”,优势种可能会诱导其它物种的生态位发生变化,以增强其资源竞争力^[37-38]。此外,虽然路边阿尔泰狗娃花的地上生物量较高,但生物量在群落中占比较低。可能是由于其在生长过程中与优势种形成了共生和协同关系,在优势种的庇护下获得了更多的资源和生长空间,以应对道路建设带来的外来物种入侵的巨大挑战^[39]。此外,有研究表明,道路对草地的影响在路边达到峰值,并随着距离的增加而减小^[40-42]。本研究通过对比三种道路对植物种群的影响,发现在距离 20—35 m 的范围内,阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比均出现了明显的阈值,这表明在道路管理中,需要注意此范围内的植被保护和恢复措施,调控群落构建过程。

4 结论

本研究在黄土高原微温微干典型草原的普通公路、高速铁路和高速公路共设置了 12 条样线和 72 个地块,研究了道路建设对茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)和阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)生长繁殖的影响以及种群地上生物量及其在群落中占比的驱动机制。研究发现,不同类型的道路对两个种群生长繁殖以及其地上生物量和在群落中占比的影响不同,这可能与路边环境的差异有关,这凸显了道路建设对植物种群影响的复杂性。结果表明,茵陈蒿在道路建设的影响下采取横向生长和无性繁殖的策略,阿尔泰狗娃花则倾向于垂直生长和有性繁殖。普通公路对植物地上生物量的影响较高速铁路和高速公路更为强烈。进一步研究发现,土壤和距离对两个种群的地上生物量及其在群落中占比的相对重要性较高。此外,对于茵陈蒿而言,道路建设主要通过影响土壤,进而影响繁殖策略,最终影响地上生物量占比。而对于阿尔泰狗娃花而言,道路建设直接或通过影响土壤间接影响地上生物量占比。此外,无论何种道路,阿尔泰狗娃花地上生物量在群落中占比均出现阈值,特别是 20—35 m 的范围。因此,在道路建设或维护过程中,需要注意调控该范围内种群的生长繁殖,进一步增强路边的群落抗性,这具有重要的理论和实践价值。在今后的研究中,还需关注种群与群落关系,以期为道路建设和生态系统可持续发展的有机统一提供建设性意见和方案。

参考文献(References):

- [1] Laurance W F, Clements G R, Sloan S, O'Connell C S, Mueller N D, Goosem M, Venter O, Edwards D P, Phalan B, Balmford A, Van Der Ree R, Arrea I B. A global strategy for road building. *Nature*, 2014, 513(7517): 229-232.
- [2] Fischer C, Hanslin H M, Hovstad K A, D'Amico M, Kollmann J, Kroeger S B, Bastianelli G, Habel J C, Rygne H, Lennartsson T. The contribution of roadsides to connect grassland habitat patches for butterflies in landscapes of contrasting permeability. *Journal of Environmental Management*, 2022, 311: 114846.
- [3] Ansong M, Pickering C. Are weeds hitchhiking a ride on your car? A systematic review of seed dispersal on cars. *PLoS One*, 2013, 8(11): e80275.
- [4] Okimura T, Koide D, Mori A S. Differential processes underlying the roadside distributions of native and alien plant assemblages. *Biodiversity and Conservation*, 2016, 25(5): 995-1009.
- [5] Lázaro-Lobo A, Ervin G N. A global examination on the differential impacts of roadsides on native vs. exotic and weedy plant species. *Global Ecology and Conservation*, 2019, 17: e00555.
- [6] Suárez-Esteban A, Fahrig L, Delibes M, Fedriani J M. Can anthropogenic linear gaps increase plant abundance and diversity? *Landscape Ecology*, 2016, 31(4): 721-729.
- [7] Wilkin S, Ventresca Miller A, Taylor W T T, Miller B K, Hagan R W, Bleasdale M, Scott A, Gankhuyg S, Ramsøe A, Ulizibayar S, Trachsel C, Nanni P, Grossmann J, Orlando L, Horton M, Stockhammer P W, Myagmar E, Boivin N, Warinner C, Hendy J. Dairy pastoralism sustained eastern Eurasian steppe populations for 5, 000 years. *Nature Ecology & Evolution*, 2020, 4(3): 346-355.

- [8] Huang X J, He M Y, Li L, Zhao X Z, Zhou Y, Wang W J, Hou F J. Growth response of dominant species and companion species to grazing and precipitation addition in a typical steppe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2025, 377: 109253.
- [9] Vorstenbosch T, Essl F, Lenzner B. An uphill battle? The elevational distribution of alien plant species along rivers and roads in the Austrian Alps. *NeoBiota*, 2020, 63: 1-24.
- [10] Lembrechts J J, Milbau A, Nijs I. Alien roadside species more easily invade alpine than lowland plant communities in a subarctic mountain ecosystem. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89664.
- [11] Huang X J, He M Y, Guo Z X, Li L, Hou F J. Effects of grazing and precipitation addition induced by functional groups on the relationship between aboveground biomass and species richness of a typical steppe. *Journal of Environmental Management*, 2023, 339: 117924.
- [12] Yang S Q, Jin Z, Luo D, Feng L. Road network expansion and its impact on landscape patterns in the Dongzhi tableland of the Chinese Loess Plateau. *Journal of Geographical Sciences*, 2023, 33(12): 2549-2566.
- [13] 牟英坤, 陈志飞, 周俊杰, 赖帅彬, 靳媛, 王绍妍, 徐炳成. 黄土丘陵区氮磷添加对草地群落优势种养分利用特征的影响. *生态学报*, 2024, 44(5): 2069-2080.
- [14] 赖帅彬, 徐升, 简春霞, 陈志飞, 周俊杰, 杨全, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区退耕草地群落优势种叶片光合生理对氮磷添加的响应. *生态学报*, 2021, 41(13): 5454-5464.
- [15] 黄玲, 王榛, 马泽, 杨发林, 李岚, Serepayev N, Nogayev A, 侯扶江. 长期放牧和氮添加对黄土高原典型草原长芒草种群生长的影响. *植物生态学报*, 2024, 48(3): 317-330.
- [16] 王洪义, 常继方, 王正文. 退化草地恢复过程中群落物种多样性及生产力对氮磷养分的响应. *中国农业科学*, 2020, 53(13): 2604-2613.
- [17] Ren J Z, Hu Z Z, Zhao J, Zhang D G, Hou F J, Lin H L, Mu X D. A grassland classification system and its application in China. *The Rangeland Journal*, 2008, 30(2): 199.
- [18] 王冠星. 拉萨市区及周边道路交通对路侧土壤环境的影响研究[D]. 北京: 北京交通大学, 2015.
- [19] Bao W J, Zhang W F, Dong J L, Yang X D, Xia S W, Chen H. Impact of road corridors on soil properties and plant communities in high-elevation fragile ecosystems. *European Journal of Forest Research*, 2024: 143-1717-1730.
- [20] 周保, 魏刚, 张永艳, 魏赛拉加, 蒋观利. 不同地表条件下青藏公路对多年冻土的热影响差异研究. *冰川冻土*, 2022, 44(2): 470-484.
- [21] Moles A, Warton D, Warman L, Swenson N, Laffan S, Zanne A, Pitman A, Hemmings F A, Leishman M. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 923-932.
- [22] Quan Q, He N P, Zhang R Y, Wang J S, Luo Y Q, Ma F F, Pan J X, Wang R M, Liu C C, Zhang J H, Wang Y H, Song B, Li Z L, Zhou Q P, Yu G R, Niu S L. Plant height as an indicator for alpine carbon sequestration and ecosystem response to warming. *Nature Plants*, 2024, 10(6): 890-900.
- [23] Feng L, Li X R, Zhang J G, Li X J, Su J Q. Vegetation alteration in response to highway construction in the desertified steppe zone of the tengger desert, North China. *Arid Land Research and Management*, 2012, 26(1): 59-78.
- [24] Zhang H, Wang Z F, Zhang Y L, Ding M J, Li L H. Identification of traffic-related metals and the effects of different environments on their enrichment in roadside soils along the Qinghai-Tibet highway. *Science of the Total Environment*, 2015, 521: 160-172.
- [25] Fridley J D, Wright J P. Temperature accelerates the rate fields become forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(18): 4702-4706.
- [26] Jiao W Z, Wang L X, Smith W K, Chang Q, Wang H L, D'Odorico P. Observed increasing water constraint on vegetation growth over the last three decades. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 3777.
- [27] Su B Q, Su Z X, Shangguan Z P. Trade-off analyses of plant biomass and soil moisture relations on the Loess Plateau. *CATENA*, 2021, 197: 104946.
- [28] Bricca A, Sperandii M G, Acosta A T R, Montagnoli A, La Bella G, Terzaghi M, Carboni M. Above- and belowground traits along a stress gradient: trade-off or not? *Oikos*, 2023, 2023(9): e010043.
- [29] Hillebrand H, Bennett D M, Cadotte M W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 2008, 89(6): 1510-1520.
- [30] Yang W, Yang J J, Fan Y, Guo Q K, Jiang N N, Babalola O O, Han X G, Zhang X M. The two sides of resistance-resilience relationship in both aboveground and belowground communities in the Eurasian steppe. *New Phytologist*, 2023, 239(1): 350-363.
- [31] Zhang Y W, Peng Z C, Chang S H, Wang Z F, Li L, Li D C, An Y F, Hou F J, Ren J Z. Grazing management can achieve the reconfiguration of vegetation to combat climate impacts and promote soil carbon sequestration. *Plant Diversity*, 2024
- [32] Christen D, Matlack G. The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology*, 2006, 20(2): 385-391.
- [33] 吕渡, 杨亚辉, 赵文慧, 雷斯越, 张晓萍. 不同恢复类型植被细根分布及与土壤理化性质的耦合关系. *生态学报*, 2018, 38(11): 3979-3987.

- [34] 张向宁, 王海燕, 崔雪, 赵晗, 董齐琪, 赵慧英. 土壤 pH 与养分的空间异质性及土壤肥力分析——以内蒙古旺业甸林场为例. 干旱区资源与环境, 2023, 37(7): 127-136.
- [35] Mi W T, Tang S M, Qi L, Ren W B, Fry E L, De Long J R, Margerison R C P, Chi Y, Liu X M. Grazing reduces plant sexual reproduction but increases asexual reproduction: a global meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2023, 879: 162850.
- [36] von der Lippe M, Kowarik I. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, 2007, 21(4): 986-996.
- [37] 宋绍鹏, 董治宝, 陈颢, 崔徐甲, 李超, 肖锋军, 李晓岚, 邵天杰. 榆靖沙漠高速公路沿线植被特征及其多样性. 生态学杂志, 2017, 36(2): 468-475.
- [38] Mello M A R, Rodrigues F A, da Fontoura Costa L, Kissling W D, Şekercioglu Ç H, Marquitti F M D, Kalko E K V. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 2015, 124(8): 1031-1039.
- [39] Engel T, Bruehlheide H, Hoss D, Sabatini F M, Altman J, Arfin-Khan M A S, Bergmeier E, Černý T, Chytrý M, Dainese M, Dengler J, Dolezal J, Field R, Fischer F M, Huygens D, Jandt U, Jansen F, Jentsch A, Karger D N, Kattge J, Lenoir J, Lens F, Loos J, Niinemets Ü, Overbeck G E, Ozinga W A, Penuelas J, Peyre G, Phillips O, Reich P B, Römermann C, Sandel B, Schmidt M, Schrod F, Velez-Martin E, Violle C, Pillar V. Traits of dominant plant species drive normalized difference vegetation index in grasslands globally. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, 32(5): 695-706.
- [40] Cardinale B J, Palmer M A, Collins S L. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 2002, 415(6870): 426-429.
- [41] Cui B S, Zhao S Q, Zhang K J, Li S C, Dong S K, Bai J H. Disturbance of Dabao highway construction on plant species and soil nutrients in Longitudinal Range Gorge Region (LRGR) of Southwestern China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2009, 158(1/2/3/4): 545-559.
- [42] Zeng S L, Zhang T T, Gao Y, Ouyang Z T, Chen J K, Li B, Zhao B. Effects of road age and distance on plant biodiversity: a case study in the Yellow River Delta of China. *Plant Ecology*, 2011, 212(7): 1213-1229.