DOI: 10.20103/j.stxb.202411022684

龙进潇,陈林,庞丹波,张雅琪,李冰,陈应龙,李学斌.灌丛化对宁夏东部荒漠草原草地植被群落的影响.生态学报,2025,45(11):5568-5581.

Long J X,Chen L,Pang D B, Zhang Y Q,Li B,Chen Y L,Li X B.Effects of shrub encroachment on grassland vegetation communities in desert grasslands of eastern Ningxia.Acta Ecologica Sinica,2025,45(11):5568-5581.

灌丛化对宁夏东部荒漠草原草地植被群落的影响

龙进潇[1,3,4],陈 林[2,3,4],庞丹波[2,3,4],张雅琪[1,3,4],李 冰[2,3,4],陈应龙[5],李学斌[2,3,4,*]

1 宁夏大学林业与草业学院,银川 750021

2 宁夏大学生态环境学院,银川 750021

3 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室,银川 750021

4 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地,银川 750021

5 西澳大学农业与环境学院,珀斯 6000

摘要:草原灌丛化是全球干旱半干旱地区面临的重要生态问题,对草地植被群落特征的影响较为复杂,尚存在较大争议。在宁夏东部荒漠草原分别选取轻度、中度、重度及未灌丛化样地,利用植被群落调查和经典生态位理论,研究了自然入侵的柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)对宁夏东部荒漠草原植被群落及生态位特征的影响。结果表明:(1)灌丛化过程中,草本植被群落的高度、地上生物量显著上升,而密度显著下降,群落向着密度稀疏,而生物量增大的方向演替。(2)Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Margalef 丰富度指数表现为:轻度灌丛化>重度灌丛化>中度灌丛化>未灌丛化样地,Pielou 均匀度指数随着灌丛化程度的加剧而显著上升。(3)猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、蒙古虫实(*Corispermum mongolicum*)、兴安胡枝子(*Lespedeza davurica*)、雾冰藜(*Grubovia dasyphylla*)等物种具有较大的重要值和生态位宽度,作为荒漠草原优势物种。中度灌丛化区域重要值与生态位宽度的拟合度高,置信带区间较窄,相关性强,进一步说明中度灌丛化更适宜于这些优势物种的生存和繁殖。(4)灌丛化模式驱动下,除了部分优势物种的生态位重叠度较高,荒漠草原植被群落整体生态位重叠度普遍较低,物种生态位分化明显,种间竞争小。综上所述,柠条锦鸡儿入侵荒漠草原生态系统,促进了灌下草本植物的生长,且有利于草原生态系统的稳定。

关键词:灌丛化;灌丛资源;荒漠草原;植被群落;生态位

Effects of shrub encroachment on grassland vegetation communities in desert grasslands of eastern Ningxia

LONG Jinxiao[1,3,4],CHEN Lin[2,3,4],PANG Danbo[2,3,4], ZHANG Yaqi[1,3,4],LI Bing[2,3,4],CHEN Yinglong[5],LI Xuebin[2,3,4,*]

1 *School of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

2 *School of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

3 *Key Laboratory of Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

4 *Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in North China, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

5 *School of Agriculture and Environment, The University of Western Australia, Perth WA* 6000, *Australia*

Abstract: Shrub encroachment on grasslands is an important ecological issue faced by arid and semi-arid regions worldwide, and its impact on the characteristics of grassland vegetation communities is complex and still a subject of considerable debate. This study selected four grassland sites with different degrees of shrub encroachment (CG, L-SE, M-

基金项目:国家自然科学基金(32371964,32360423);宁夏回族自治区重点研发计划项目(2023BEG02049);宁夏自然科学基金创新群体项目(2024AAC01004)

收稿日期:2024-11-02; **网络出版日期**:2025-04-07

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lixuebin@ nxu.edu.cn

SE, and H-SE) in the desert steppe of eastern Ningxia. Four shrub macro-plots (20 m×20 m) were established along uniform elevation and slope gradients. Within each macro-plot, three shrub micro-plots (5 m×5 m) were positioned diagonally, each containing three herbaceous subplots (1 m×1 m), totalling 9 subplots per shrub encroachment degree. Using vegetation community surveys (importance value, density, height, coverage, aboveground biomass, Shannon-Wiener diversity index, Simpson diversity index, Margalef richness index, and Pielou evenness index) and classical niche theory (niche breadth, niche overlap, and detrended correspondence analysis (DCA) ordination), combined with one-way analysis of variance (One-Way ANOVA) and the least significant difference (LSD) method, the study examined the effects of the naturally invading *Caragana korshinskii* on the vegetation community and niche characteristics in the desert steppe of eastern Ningxia. The results showed that: (1) During the process of shrub encroachment, the height and aboveground biomass of the herbaceous vegetation community significantly increased, while the density significantly decreased ($P<0.05$). The community tended to evolve towards a state with lower density but higher biomass. (2) The Shannon-Wiener diversity index, Simpson diversity index, and Margalef richness index exhibited the following trend: light shrub encroachment > heavy shrub encroachment > moderate shrub encroachment > no shrub encroachment. The Pielou evenness index significantly increased with the intensity of shrub encroachment ($P<0.05$). (3) Species such as *Artemisia scoparia*, *Salsola collina*, *Corispermum mongolicum*, *Lespedeza davurica*, and *Grubovia dasyphylla* exhibited higher importance values and wider ecological niches. As dominant species in the desert steppe, the fit between the importance values of the moderate shrub encroachment area and wider ecological niches was high, with a narrow confidence interval and strong correlation ($R^2=9359$, $P<0.01$). This further indicates that moderate shrub encroachment is more suitable for the survival and reproduction of these dominant species. (4) Under the driving of shrub encroachment, except for a few dominant species with higher niche overlap, the overall niche overlap of the desert steppe vegetation community was generally low, with clear niche differentiation among species and minimal interspecific competition. In conclusion, the invasion of *Caragana korshinskii* into the desert steppe ecosystem promoted the growth of herbaceous plants beneath the shrubs and contributed to the stability of the grassland ecosystem. These findings provide critical insights for predicting and regulating the dynamics of shrub-encroached grassland vegetation communities, while offering a theoretical foundation for the sustainable utilization and management of shrub resources in desert steppe ecosystems.

Key Words: shrub encroachment; scrub resources; desert steppe; vegetation community; niche

灌丛化(灌木入侵)是指在草原生态系统中,由生物或非生物因子引起的木本植物盖度、密度、生物量增加的现象[1]。全球约有 30%—50%的初级生产力来源于草原,具有巨大的碳汇效益,全球 1/4 的碳都是通过草原生态系统固存在土壤中或者被草本植物体吸收和转化[2]。美国西北干旱地区各州,有接近 3.3 亿 hm^2 的非森林用地发生不同程度的灌丛化现象[3]。1947—1990 年间,由于过度放牧影响的草原火灾进一步促进了灌丛化在南部非洲斯威士兰东北部低地稀树草原的加剧,灌木覆盖度从 2%提高到 31%以上[4]。我国草原面积达 4 亿 hm^2,占全国土地面积的 40%,约有 510 万 hm^2 的草原发生灌丛化现象,木本植物逐渐成为优势物种[5],形成灌草共存的镶嵌式景象,小叶锦鸡儿是入侵内蒙古草原的主要灌丛化物种,草原生态系统严重退化[6]。

全球草原生态系统中灌丛化现象的加剧,使得植被群落的组成结构、生物多样性、种间作用关系及其稳定性等发生改变[7]。灌丛化(灌木自然入侵)是多种因素共同作用的结果,草原火灾[8]、CO_2 浓度升高[9]、气候变化[10]、土地利用方式的转变[11]等都可能会引起草原灌丛化。灌丛化通常被认为是草原生态系统退化的过程[12],研究发现,灌丛化过程中,草本植被群落均匀度指数、高度、盖度、地上生物量显著增加,而多样性指数呈现下降趋势[13—14]。然而,Yang 等[15]研究发现,灌丛化可能给草原生态系统带来积极效应,豆科灌木入侵草原后,物种多样性、地上生物量显著增加,生态系统的功能性得到了增强。因此,草原灌丛化是否为生态系

统退化的标志仍存在较大争议,需要深入探究灌丛化对草地植被群落特征的具体影响,进一步明确该过程是否存在积极或抑制作用。宁夏东部荒漠草原属于干旱半干旱地区,气候干燥,年蒸发量大,生态环境脆弱,草原生态系统恢复缓慢。柠条锦鸡儿是豆科锦鸡儿属植物,作为主要的灌木物种入侵草原生态系统,“沃岛效应”的形成促进周围土壤养分的富集,同时具有蒸腾速率低和抗逆性强等特点[16]。灌丛化对草地植被群落影响的研究主要聚焦于高寒草甸草原[17]和典型草原[18—19],而荒漠草原的相关研究较少,需进一步完善不同草原类型的研究成果。

植被群落调查是评估、利用和保护生物资源的基础工作之一,也是推动生态学与环境科学等相关领域发展的关键步骤,它涵盖了物种组成结构、表型特征及生物多样性等多个方面的内容,为生态系统评估和建设提供必要的基础数据支撑[20]。生态位是衡量物种与物种、物种与环境间的重要指标[21—22],可以直观地反应植被利用环境资源的特点、相似程度及种间作用关系。因此,本研究选取宁夏东部荒漠草原不同灌丛化程度样地进行野外调查及室内实验,利用植被群落调查和经典生态位理论,进一步探究植被群落对灌丛化的响应机制,以期为草原生态系统及灌丛资源利用提供理论依据,为当地林业部门合理开发、控制、利用灌丛资源提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验研究区位于宁夏东部荒漠草原地带(106°49′36″—106°49′56″E、37°60′68″—37°60′98″N),气候温暖干燥,昼夜温差大,平均海拔 1300 m,平均气温 8℃,年平均降雨量 300 mm 左右,年蒸发量 2150 mm 上下,属于典型温带大陆性气候。灌丛优势物种主要为自然入侵的柠条锦鸡儿,灌下草本植物主要为猪毛蒿、猪毛菜、蒙古虫实、兴安胡枝子、雾冰藜、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等。研究区分别选取典型的未灌丛化(Control Group, CG)、轻度灌丛化(Light Shrub Encroachment, L-SE)、中度灌丛化(Moderate Shrub Encroachment, M-SE)、重度灌丛化(Heavy Shrub Encroachment, H-SE)样地,样地信息如表 1、图 1、图 2 所示。

表 1 灌丛化植被群落样地信息表

Table 1 Sample plot information sheet of shrub encroachment vegetation communities

灌丛化程度 Degree of shrub encorachment	灌木群落 Shrub community					主要草本植物 Dominant herbaceous species
	灌木盖度/%	平均高度/cm	平均冠幅/cm	密度/株	总生物量/(kg/m²)	
未灌丛化 CG	—	—	—	—	—	蒙古虫实、猪毛菜、雾冰藜、砂蓝刺头
轻度灌丛化 L-SE	15%	158.94	91×94	17	6.912	猪毛蒿、猪毛菜、华北白前、短花针茅
中度灌丛化 M-SE	28%	165.29	99×100	23	12.420	蒙古虫实、猪毛蒿、鳍蓟、糙隐子草
重度灌丛化 H-SE	40%	209.60	192×212	28	14.532	猪毛菜、猪毛蒿、兴安胡枝子、糙隐子草

华北白前(*Vincetoxicum mongolicum*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、鳍蓟(*Olgaea leucophylla*)、砂蓝刺头(*Echinops gmelinii*);CG:未灌丛化 Control group;L-SE:轻度灌丛化 Light shrub encroachment;M-SE:中度灌丛化 Moderate shrub encroachment;H-SE:重度灌丛化 Heavy shrub encroachment

1.2 样地选取与样品采集

本试验野外采样工作于 2024 年 7 月中旬开展,此时植被地上生物量达到最大,个体特征显著。以灌丛盖度作为划分不同灌丛化程度的指标,选取未灌丛化、轻度灌丛化(15%—25%)、中度灌丛化(25%—35%)、重度灌丛化(>35%)样地[23],利用 ImageJ 软件分别计算相应灌丛盖度。四种不同灌丛化程度的样地分别设置 1 个20 m×20 m 的灌木大样方,海拔和坡度相同,每个灌木大样方内沿对角线设置 3 个 5 m×5 m 的灌木小样方,每个灌木小样方内随机设置 3 个草本小样方,调查样方内灌木及草本植被物种的冠幅、数量、密度、高度、盖度等,草本地上生物量采用刈割法获取。

1.3 测定方法

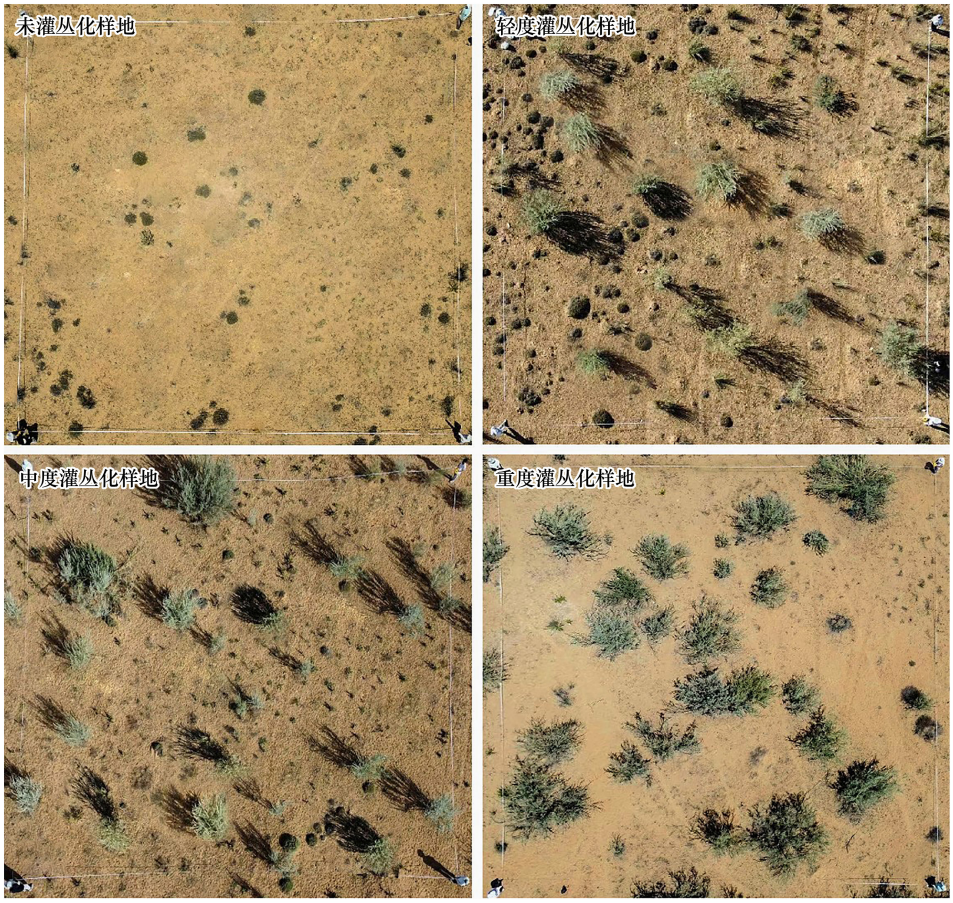

图 1　灌丛化样地航拍实景图

Fig.1　Aerial view of the shrub encroachment sample plot

1.3.1　重要值

重要值可以反映出植被群落中的优势物种,能够客观地描述物种在群落中的作用和地位,荒漠草原植被生长差异较大,因此本文利用相对高度(*RH*)、相对密度(*RA*)、相对盖度(*RC*)、相对生物量(*RB*)作为计算重要值的指标进行统计分析。

$$重要值=\frac{(RH+RA+RB+RC)}{4}$$

式中,*RH*、*RA*、*RB*、*RC* 计算方法如下:

$$RH=\left(\frac{某物种植株的平均高度}{全部植株平均高度之和}\right),$$

$$RA=\left(\frac{样方内某物种的个数}{样方内全部物种个体数之和}\right),$$

$$RC=\left(\frac{某物种的盖度}{全部物种的盖度之和}\right),$$

$$RB=\left(\frac{某物种的生物量}{全部物种的生物量之和}\right)$$

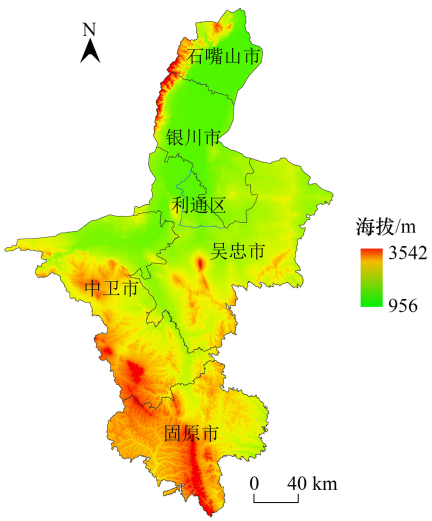

图 2　研究区域概况图

Fig.2　Study area overview map

1.3.2 物种多样性

本文采用以下 α 多样性相关指数：

(1)多样性指数采用 Shannon-Wiener(H)和 Simpson(D)指数计算：

Shannon-Wiener 多样性指数(H) $$H = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i$$

Simpson 优势度指数(D) $$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2$$

(2)均匀度指数采用 Pielou 均匀度指数：

Pielou 均匀度指数(E) $$E = -\sum_{i=1}^{S} P_i \ln P_i / \ln S$$

(3)丰富度指数采用 Margalef 丰富度指数：

Margalef 丰富度指数(M) $$M = (S-1)/\ln N$$

式中，P_i为第 i 种植物的个数占总株数的比例，S 为样方内物种总数，N 为样方内个体总数。

1.3.3 生态位宽度及重叠度

(1)生态位宽度

生态位宽度是群落中物种利用多样性资源能力强弱的指标，本文采用 Levins 生态位宽度(B_i)表示，计算公式如下：

$$B_i = \frac{1}{\sum_{i}^{r} (P_{ij}/N_i)^2}$$

式中，P_{ij}表示物种 i 在第 j 个样方内的重要值，N_i表示物种 i 在样地中的重要值总和，r 为样方数。生态位越宽，对资源利用的能力就越强，在环境中的适应性就越强。

(2)生态位总宽度

生态位总宽度(TB)计算公式如下：

$$TB = \sqrt{\sum_{i=1}^{r} B_i^2}$$

式中，TB 为物种在第 i 个样地的生态位总宽度，r 为样地的数量。

(3)生态位重叠

生态位重叠是两种及两种以上物种同时出现，占据并利用相同环境资源，从而导致物种之间产生种间竞争关系。本文采用 Pianka 生态位重叠公式，取值范围介于[0,1]，根据 Wathne 划分标准，生态位重叠可划分为 3 个等级。O_{ik}<0.3，重叠度低；0.3<O_{ik}<0.6，重叠度较低；O_{ik}>0.6，重叠度高。

$$O_{ik} = \sum_{i=1}^{N} (P_{ij} P_{kj}) / \sum_{i=1}^{N} P_{ij}^2$$

式中，P_{ij}和 P_{kj}分别表示物种 i 和物种 k 在样方 j 中的重要值占其在所有样方中总重要值的比例，N 为总样方数。

1.4 数据分析

所有数据在 Excel 2021 中进行前期处理，计算重要值、生态位宽度及重叠度。采用 SPSS 27.0.1 进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)和最小显著差数法(LSD)，对数据进行多重比较，在方差分析前，对所有数据进行正态分布与方差齐性检验。采用 R 4.4.1 与 Origin 2024 计算多样性指数和绘图，采用 Canoco5 软件进行 DCA 排序分析。

2　结果与分析

2.1　不同灌丛化程度对草地群落组成结构的影响

在四种不同灌丛化程度样地植被群落调查过程中共鉴定出 19 种植物,其中,1 年生草本植物 6 种,多年生草本植物 11 种,半灌木植物 2 种(表 2)。华北白前、兴安胡枝子、中亚白草(*Pennisetum centrasiaticum*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)是灌丛化过程中的新增物种,增加了草本植被群落物种多样性。大戟(*Euphorbia pekinensis*)、乳浆大戟(*Euphorbia esula*)、芨芨草(*Neotrinia splendens*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)在轻度灌丛化样地中重要值为 0.05—0.20,随后退出该群落。未灌丛化样地内蒙古虫实的重要值最高,为 0.5224,其次是猪毛菜,为 0.1817;轻度灌丛化样地内猪毛蒿的重要值最高,为 0.2696,其次是猪毛菜,为 0.2513;中度灌丛化样地内蒙古虫实的重要值最高,为 0.4393,其次是猪毛蒿,为 0.3191;重度灌丛化样地内猪毛菜的重要值最高,为 0.2891,其次是兴安胡枝子,为 0.2847。灌丛化过程中,重要值大的物种其动态变化也较显著,如:猪毛蒿随着灌丛化程度的加剧,重要值逐渐增加,并在中度灌丛化区域达到最大,重度灌丛化区域略微降低,呈现先上升后下降的趋势;猪毛菜随着灌丛化程度的加剧,重要值也逐渐增加,但在中度灌丛化区域为 0;兴安胡枝子随着灌丛化程度的加剧,重要值呈现不断上升趋势;蒙古虫实随着灌丛化程度的加剧,重要值呈现先下降,后上升,再下降的趋势,且在未灌丛化与中度灌丛化区域较大。

表 2　不同灌丛化程度草地物种重要值变化

Table 2　Changes in importance values of grassland species with different degrees of shrub encorachment

生活型 Life-form	物种 Species	灌丛化程度 Degree of shrub encorachment			
		未灌丛化 CG	轻度灌丛化 L-SE	中度灌丛化 M-SE	重度灌丛化 H-SE
一年生草本植物	猪毛蒿 *Artemisia scoparia*	0.1600	0.2696	0.3191	0.2687
Annual herbaceous plants	猪毛菜 *Salsola collina*	0.1817	0.2513	—	0.2891
	雾冰藜 *Grubovia dasyphylla*	0.1583	0.1632	0.0477	0.0961
	狗尾草 *Setaria viridis*	0.1505	—	0.1529	0.2025
	蒙古虫实 *Corispermum mongolicum*	0.5224	0.1476	0.4393	0.1004
	砂蓝刺头 *Echinops gmelinii*	0.1744	0.0209	0.0857	0.0642
多年生草本植物	砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*	0.1377	—	—	0.1279
Perennial herbaceous plants	华北白前 *Vincetoxicum mongolicum*	—	0.2270	—	0.1982
	糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*	0.1303	0.0594	0.0899	0.0682
	中亚白草 *Pennisetum centrasiaticum*	—	0.1176	—	0.1179
	短花针茅 *Stipa breviflora*	—	0.1578	—	0.1544
	骆驼蓬 *Peganum harmala*	0.1062	0.1556	—	0.1551
	鳍蓟 *Olgaea leucophylla*	0.0765	—	0.1621	0.1849
	大戟 *Euphorbia pekinensis*	—	0.1136	—	—
	芨芨草 *Neotrinia splendens*	—	0.2060	—	—
	乳浆大戟 *Euphorbia esula*	—	0.0737	—	—
	阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*	—	—	—	0.0952
半灌木植物	兴安胡枝子 *Lespedeza davurica*	—	0.1318	0.1667	0.2847
Semi-shrub plants	猫头刺 *Oxytropis aciphylla*	—	0.1210	—	—

2.2　不同灌丛化程度对荒漠草原草本植被表型特征的影响

在荒漠草原灌丛化过程中,草本植被群落密度整体呈现下降趋势,且轻度与未灌丛化程度下草本植被密度显著高于中度及重度灌丛化样地($P<0.05$)。群落草本植被高度整体呈现上升趋势,中度与重度灌丛化程度下草本植被高度显著高于轻度及未灌丛化样地($P<0.05$)。重度灌丛化(72.72 g/m^2)显著高于中度(52.98 g/m^2)、轻度(37.64 g/m^2)及未灌丛化(27.84 g/m^2)样地草本植被地上生物量($P<0.05$)。轻度与重度

灌丛化程度下草本植被盖度显著高于中度及未灌丛化样地($P<0.05$)。以上结果和野外调查所观察到的植物分布及生长特征基本一致。综合来看,随着灌丛化程度的增加,草本植被群落向着密度稀疏,而生物量增大的方向演替(图 3)。

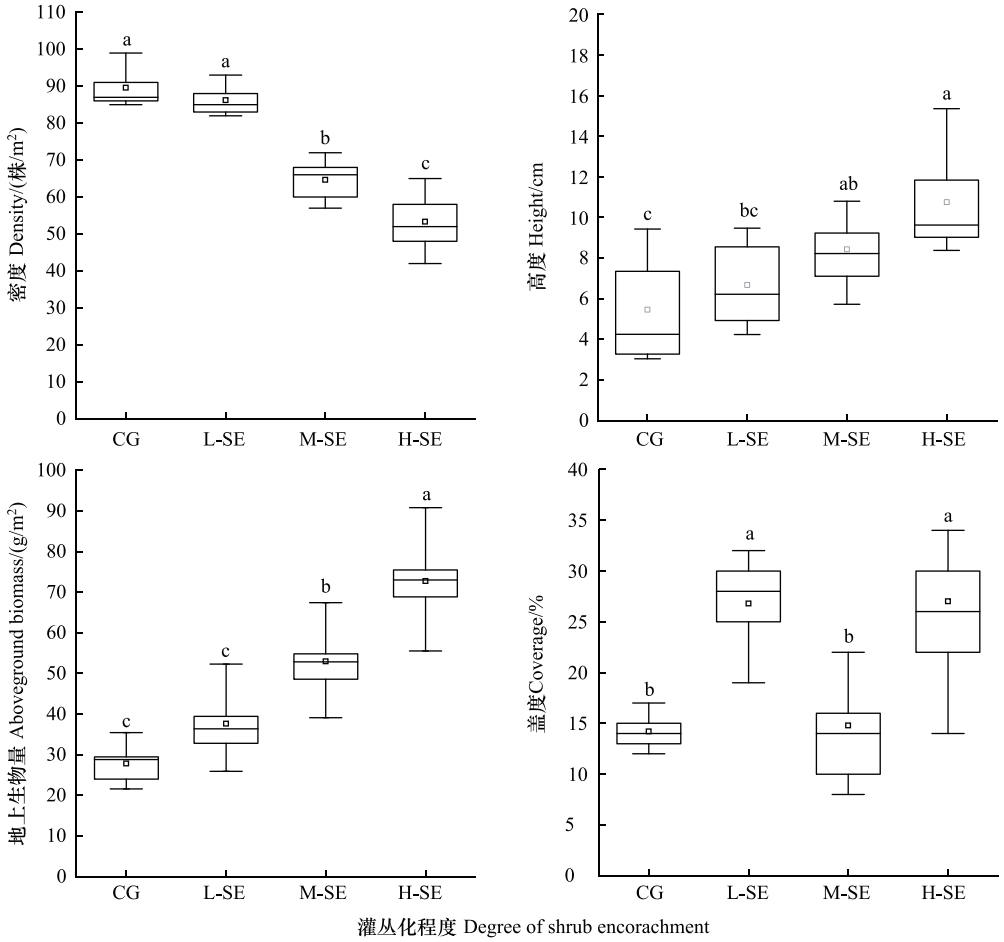

图 3 不同灌丛化程度草本植被表型特征变化

Fig.3 Changes in phenotypic characteristics of herbaceous vegetation of different degrees of shrub encorachment

不同小写字母代表不同灌丛化程度草本植被表型特征有显著差异($P<0.05$);CG:未灌丛化 Control group;L-SE:轻度灌丛化 Light shrub encroachment;M-SE:中度灌丛化 Moderate shrub encroachment;H-SE:重度灌丛化 Heavy shrub encroachment

2.3 不同灌丛化程度对植被群落多样性的影响

不同灌丛化程度物种多样性指数见表 3,Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Margalef 丰富度指数均表现为:轻度灌丛化>重度灌丛化>中度灌丛化>未灌丛化样地,且轻度与重度灌丛化显著高于中度及未灌丛化样地($P<0.05$)。Pielou 均匀度指数表现为:重度灌丛化>轻度灌丛化>中度灌丛化>未灌丛化样地,且重度灌丛化显著高于中度及未灌丛化样地($P<0.05$)。以上结果表明,轻度与重度灌丛化显著增加了草本植被群落物种的多样性及丰富度,同时 Pielou 均匀度指数随灌丛化程度的加剧而显著上升。

2.4 不同灌丛化程度对草本植物生态位特征的影响

2.4.1 生态位宽度

生态位宽度是度量植被群落利用资源状况及适应环境强弱的综合指标之一,生态位宽度越大,物种利用多样化资源的能力越强,分布范围越广泛[24—25]。草地植被群落生态位总宽度排名前十的物种分别为:猪毛蒿>蒙古虫实>猪毛菜>兴安胡枝子>糙隐子草>雾冰藜>华北白前>鳍蓟>狗尾草(*Setaria viridis*)>砂珍棘豆(*Oxytropis racemosa*),生态位总宽度范围为 3.1072—10.9927(表 4),排名较前的物种,多为一年生草本植物。

猪毛蒿、蒙古虫实、猪毛菜、兴安胡枝子和糙隐子草,在未灌丛化、轻度灌丛化、中度灌丛化及重度灌丛化样地,其平均生态位宽度分别为 2.0233、3.1771、4.2052 和 4.5123,中度与重度灌丛化样地显著大于轻度及未灌丛化样地。

表 3　不同灌丛化程度物种多样性变化

Table 3　Changes in species diversity at different degrees of shrub encorachment

灌丛化程度 Degree of shrub encorachment	Shannon-Wiener 多样性指数(H) Shannon-Wiener diversity index	Simpson 多样性指数(D) Simpson diversity index	均匀度指数(E) Pielou evenness index	丰富度指数(M) Margalef richness index
未灌丛化 CG	0.69±0.08a	0.37±0.05b	0.51±0.07b	0.70±0.09b
轻度灌丛化 L-SE	1.41±0.08b	0.70±0.02a	0.68±0.03a	1.25±0.25a
中度灌丛化 M-SE	0.78±0.09a	0.41±0.05b	0.54±0.04b	0.86±0.06ab
重度灌丛化 H-SE	1.30±0.07b	0.68±0.03a	0.72±0.04a	1.18±0.13a

不同小写字母代表不同灌丛化程度物种多样性有显著差异($P<0.05$)

表 4　不同灌丛化程度物种生态位宽度变化

Table 4　Changes in niche breadth of species with different degrees of shrub encorachment

物种 Plant species	灌丛化程度 Degree of shrub encorachment				生态位总宽度 Total niche breadth
	未灌丛化 CG	轻度灌丛化 L-SE	中度灌丛化 M-SE	重度灌丛化 H-SE	
猪毛蒿 *Artemisia scoparia*	2.5421	4.1484	7.5199	6.3733	10.9927
蒙古虫实 *Corispermum mongolicum*	4.7256	3.3351	8.5880	1.9539	10.5369
猪毛菜 *Salsola collina*	1.0000	3.7827	—	6.8616	8.6029
兴安胡枝子 *Lespedeza davurica*	—	2.8842	1.0000	4.7627	5.6570
糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*	1.8488	1.7353	3.9181	2.6101	5.3473
雾冰藜 *Grubovia dasyphylla*	1.3433	1.7384	1.9635	2.3348	4.9606
华北白前 *Vincetoxicum mongolicum*	—	4.2214	—	2.6011	4.9584
鳍蓟 *Olgaea leucophylla*	1.0000	—	4.5469	0.7567	4.6779
狗尾草 *Setaria viridis*	1.0000	—	3.5496	1.5467	3.9990
砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*	1.8789	—	—	2.4748	3.1072
大戟 *Euphorbia pekinensis*	1.0000	2.3074	—	—	2.5148
短花针茅 *Stipa breviflora*	—	1.5042	—	1.8797	2.4074
骆驼蓬 *Peganum harmala*	1.0000	1.0000	—	1.6823	2.1978
芨芨草 *Neotrinia splendens*	—	2.1345	—	—	2.1345
砂蓝刺头 *Echinops gmelinii*	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	2.0000
中亚白草 *Pennisetum centrasiaticum*	—	1.7238	—	1.0000	1.9929
猫头刺 *Oxytropis aciphylla*	—	1.5564	—	—	1.5564
乳浆大戟 *Euphorbia esula*	—	1.0000	—	—	1.0000
阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*	—	—	—	1.0000	1.0000

一般来说,草地植被群落中重要值越大的物种,其生态位宽度也越大,在不同生境中利用资源的能力就越强。但也有研究发现,重要值并非是影响生态位宽度的唯一因素,重要值大的物种,生态位宽度也可能表现出较窄的现象[26]。本研究发现,不同灌丛化程度群落草本植物的重要值与生态位宽度均呈正相关关系,轻度及未灌丛化区域解释变量 R^2 值较大,尤其中度灌丛化区域,R^2 为 0.9359,置信带与预测带的宽度较窄,不确定性低,两者间相关性强。重度灌丛化区域解释变量较小,为 0.5269,置信带与预测带较宽,不确定性高,也就是说重要值与生态位宽度呈弱相关关系(图 4)。

2.4.2　生态位重叠度

生态位重叠度是衡量物种对资源利用相似性及竞争关系的指标,一般来说生态位重叠值与物种竞争强弱呈正相关性[27]。综合分析不同灌丛化程度样地,草本物种之间生态位重叠度普遍较弱,生态位重叠最大的是

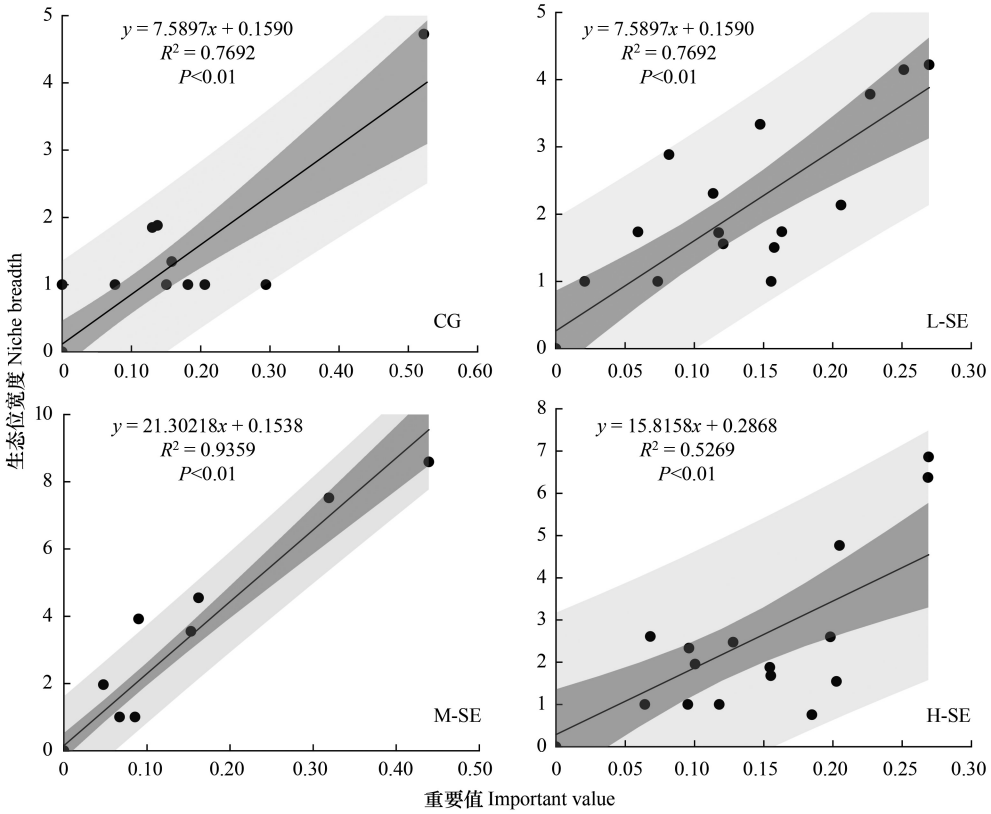

图 4 不同灌丛化程度重要值与生态位宽度相关关系

Fig.4 Correlation between importance values and ecological niche width for different degrees of shrub encorachment

图中灰色与淡灰色分别代表 95%的置信带区间和预测带区间

猪毛蒿(SP1)与猪毛菜(SP2),高达 0.833,其次是猪毛蒿(SP1)与蒙古虫实(SP11),为 0.795,猪毛菜(SP2)与兴安胡枝子(SP5),雾冰藜(SP7)与兴安胡枝子(SP5)的重叠度也较大,分别为 0.733 和 0.635,这些物种之间的生态位重叠度高,均大于 0.60,说明它们对环境资源的利用能力具有较大的相似性,同时也说明生态位越宽的物种,其生态位重叠度越大,相互之间的种间竞争作用越强(表 5)。然而,部分生态位宽度较窄的物种,也表现出较大的重叠度,例如大戟(SP15)与糙隐子草(SP6)重叠度为 0.610,骆驼蓬(SP13)与砂蓝刺头(SP12)重叠度为 0.508,对资源利用能力相似度也较高,种间竞争较强。重叠度为 0 的占总数的 21%,这些物种出现的频率低,且生态位宽度窄,仅在特定的生存空间内分布。综合来看,草本优势物种的生态位宽度与生态位重叠关联性强,生态位越宽,其重叠度越高,竞争也就越大,但部分生态位宽度较窄的物种也具有重叠度高这一生态学特性。

2.4.3 DCA 排序分析

综合分析不同灌丛化程度生态位重叠指数种系统聚类排序,与各物种重要值及生态位宽度进行对比,发现分布在聚类图周围的大多为重要值小,生态位宽度窄的物种,如:中亚白草(S8)、短花针茅(S9)、砂珍棘豆(S3)、鳍蓟(S14)。而重要值较大和生态位较宽的物种分布于聚类图的中心附近,如:猪毛蒿(S1)、猪毛菜(S2)、兴安胡枝子(S5)、雾冰藜(S7)、蒙古虫实(S11)、糙隐子草(S6),说明越靠近聚类排序图的中心,在群落中往往占据重要地位(图 5)。

DCA 排序图可以反应物种的空间分布格局及相互作用关系[28]。本研究发现,有较多对物种在排序图上分布比较接近,如:猪毛菜(S2)与兴安胡枝子(S5)、雾冰藜(S7);猪毛蒿(S1)与虫实(S11)、糙隐子草(S6),这些物种大多为生态位重叠度较高的草本植物。

表 5　不同灌丛化程度物种生态位重叠度

Table 5　Overlap of ecological niches of species with different degrees of shrub encorachment

	SP1	SP2	SP3	SP4	SP5	SP6	SP7	SP8	SP9	SP10	SP11	SP12	SP13	SP14	SP15	SP16	SP17	SP18	SP19
SP1																			
SP2	0.833																		
SP3	0.101	0.131																	
SP4	0.362	0.183	0.221																
SP5	0.482	0.733	0.303	0.567															
SP6	0.560	0.207	0.175	0.294	0.415														
SP7	0.487	0.542	0.328	0.015	0.635	0.107													
SP8	0.050	0.152	0.269	0.276	0.102	0.064	0.013												
SP9	0.085	0.221	0.113	0.149	0.265	0.242	0.233	0.349											
SP10	0.200	0	0.154	0	0.204	0	0.045	0	0										
SP11	0.795	0.167	0.408	0.386	0	0.454	0.376	0.114	0.166	0.111									
SP12	0.044	0.088	0.175	0.031	0.009	0.004	0	0.020	0.055	0.051	0.081								
SP13	0.046	0.216	0.098	0.240	0.194	0	0.103	0.393	0.113	0	0.063	0.508							
SP14	0.230	0	0.107	0.233	0.103	0.245	0.231	0.247	0	0.235	0.389	0	0						
SP15	0.096	0.290	0.111	0.176	0	0.610	0	0	0.345	0	0.203	0.234	0.078	0.259					
SP16	0	0.050	0.099	0.312	0.034	0.038	0.255	0.200	0.109	0.167	0	0.045	0.122	0	0				
SP17	0.101	0.069	0	0.113	0.077	0.218	0.085	0.072	0.083	0	0.022	0.016	0.098	0.132	0.057	0.363			
SP18	0.015	0.070	0.007	0.094	0.074	0	0	0.166	0.174	0.141	0.015	0.206	0.232	0	0.269	0.011	0		
SP19	0.046	0.031	0	0	0.029	0	0.142	0	0	0	0.015	0	0.331	0.067	0	0	0.016	0	

SP1:猪毛蒿 *Artemisia scoparia*;SP2:猪毛菜 *Salsola collina*;SP3:砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*;SP4:华北白前 *Vincetoxicum mongolicum*;SP5:兴安胡枝子 *Lespedeza davurica*;SP6:糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*;SP7:雾冰藜 *Grubovia dasyphylla*;SP8:中亚白草 *Pennisetum centrasiaticum*;SP9:短花针茅 *Stipa breviflora*;SP10:狗尾草 *Setaria viridis*;SP11:蒙古虫实 *Corispermum mongolicum*;SP12:砂蓝刺头 *Echinops gmelinii*;SP13:骆驼蓬 *Peganum harmala*;SP14:鳍蓟 *Olgaea leucophylla*;SP15:大戟 *Euphorbia pekinensis*;SP16:芨芨草 *Neotrinia splendens*;SP17:猫头刺 *Oxytropis aciphylla*;SP18:乳浆大戟 *Euphorbia esula*;SP19:阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*

3 讨论

3.1 不同灌丛化程度对草地群落组成结构的影响

灌丛化导致区域内土壤水分分布格局[29]、养分含量[30]、孔隙度[31]、地表温度[32]、光合利用率[33]出现显著差异,从而改变了草地植被群落的物种组成与分布格局。姬秀云等[34]在宁夏云雾山典型草原调查不同围封年限的灌丛化草地(灌丛化程度),发现在植被群落演替过程中,猪毛蒿、蚓果芥(*Torularia humilis*)、牻牛儿苗(*Erodium stephanianum*)逐渐进入该群落,重要值显著增加,而披碱草(*Elymus dahuricus*)、赖草(*Leymus secalinus*)、北方还阳参(*Crepis crocea*)、飞廉(*Carduus acanthoides*)、狼毒(*Stellera chamaejasme*)等物种重要值显著降低,并逐渐退出群落。Sun 等[35]在三江平原湿地沼泽探究灌丛化对植被群落特征的影响,研究发现,该地区小叶樟(*Deyeuxia angustifolia*)逐渐被绣线菊(*Spiraea salicifolia*)所取代,成为优势物种,在此过程中瘤囊薹草(*Carex schmidtii*)逐渐退出群落,而小白花地榆(*Sanguisorba tenuifolia*)和缝瓣繁缕(*Stellaria radians*)的重要值显著增加。本研究结果表明,在灌丛化过程中,草本植被群落物种组成呈现动态变化规律,猪毛蒿的重要值呈现先上升后下降的趋势,并在中度灌丛化区域内达到最大;猪毛菜的重要值整体呈上升趋势,但在中度灌丛化区域内为 0;兴安胡枝子的重要值呈现不断上升趋势;蒙古虫实的重要值呈现先下降,后上升,再下降的趋势;总体来说,这 4 种植物的重要值较高,是该区域的优势物种,而大戟、乳浆大戟、茏茏草、猫头刺,在灌丛化过程中退出群落,这是由于植物根系构型[36]和繁殖策略[37]不同所产生的差异。兴安胡枝子属于深根性植物,能够利用深层土壤水分,在干旱地区表现出较强的适应能力[38]。然而,相比大戟、乳浆大戟、茏茏草、猫头刺等多年生草本或半灌木植物,猪毛蒿、猪毛菜、蒙古虫实属于一年生草本植物,由于快速的生命周期和高效的资源利用能力[39—40],使其能够在竞争中占据优势地位,逐渐成为荒漠草原优势物种。

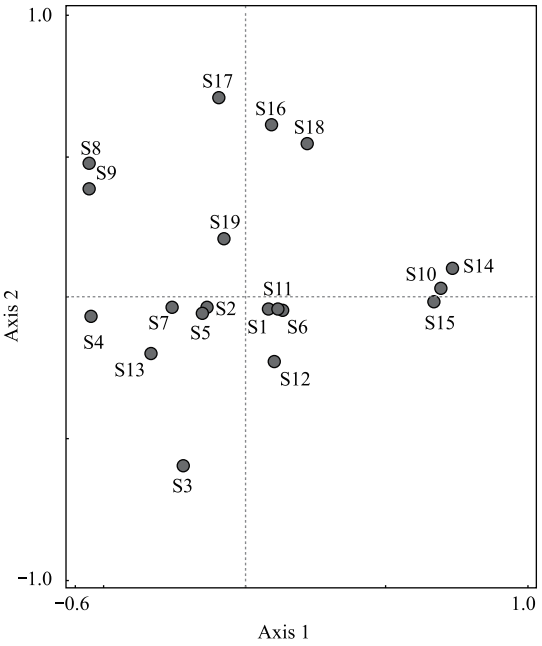

图 5 生态位重叠指数种的系统聚类排序图

Fig.5 Dendrogram of system clustering using niche overlap indices

S1:猪毛蒿 *Artemisia scoparia*;S2:猪毛菜 *Salsola collina*;S3:砂珍棘豆 *Oxytropis racemosa*;S4:华北白前 *Vincetoxicum mongolicum*;S5:兴安胡枝子 *Lespedeza davurica*;S6:糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*;S7:雾冰藜 *Grubovia dasyphylla*;S8:中亚白草 *Pennisetum centrasiaticum*;S9:短花针茅 *Stipa breviflora*;S10:狗尾草 *Setaria viridis*;S11:蒙古虫实 *Corispermum mongolicum*;S12:砂蓝刺头 *Echinops gmelinii*;S13:骆驼蓬 *Peganum harmala*;S14:鳍蓟 *Olgaea leucophylla*;S15:大戟 *Euphorbia pekinensis*;S16:茏茏草 *Neotrinia splendens*;S17:猫头刺 *Oxytropis aciphylla*;S18:乳浆大戟 *Euphorbia esula*;S19:阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*

3.2 不同灌丛化程度对草地群落植物多样性及表型特征的影响

Price 等[41]、Song 等[42]、Zhang 等[43]研究发现,随着灌丛化程度的加剧,草地植被群落的物种多样性及丰富度呈现显著下降趋势。本研究结果与 Yang 等[15]在高寒草甸和草原调查得出的结果基本一致,豆科类灌木入侵草原,提高了植被群落物种多样性,这很大程度上取决于土壤养分含量的增加。柠条锦鸡儿为豆科灌木,通过生物固氮作用能够显著增加土壤中氮含量及其他养分[44]。荒漠草原“沃岛效应”的形成主要有两种基本机制:(1)灌木作为“营养泵”,可以从深层土壤及其周围土壤中吸取养分,首先被植物体所吸收,随后通过枯落物及树冠层淋洗的形式进入土壤中[45]。(2)高大的灌木植株作为“捕尘器”,可以捕获空气中富有养分的尘埃,随着雨水的冲刷,沿冠幅边缘滴落在土壤中[46]。草本植物多样性在轻度、中度及重度灌丛化样地均高于未灌丛化样地。草地植被群落均匀度指数在重度灌丛化区域显著高于未灌丛化及中度灌丛化区域,这可

能是由于植被群落中偶见物种的消失[47],使得物种数量分配更加均匀,图雅等[48]、Zhou 等[49]也证实了这一点。

本研究发现,随着灌丛化程度的加剧,群落植被的高度,地上生物量显著上升,这与包段红等[13]、安琪琪等[47]、张琦等[50]的研究结果保持一致。(1)许多研究表明[51—52],植物物种多样性有助于提高地上生物量,因其具有“资源利用互补性”和“生态位分化”的特征,不同物种植物对光照、水分、养分的需求和吸收能力不同,且多样化物种可以占据不同的生态位,从而有效减缓种间竞争,在维护草地生态系统平衡的同时,促进生物量的增长。(2)灌丛化使草本植物生长所需的光照条件受到限制,表现出一定的趋光性,为了增强植物获取光照的效能,植株体会提高地上生物量的分配比例[53]。(3)灌丛化过程中,“沃岛效应”的形成有利于土壤养分的富集,并促进灌下草本植物的生长[2]。(4)荒漠草原降雨量少、气候干旱,年蒸发量大,灌木冠层可以降低地表温度,较少土壤水分蒸散,同时降低雨滴对土壤的冲击,从而有效保护灌下草本植物的生长[54]。轻度与未灌丛化样地植被密度显著高于中度及重度灌丛化样地,这与李梓豪等[23]在荒漠草原、与张敬敏等[55]在典型草原调查分析的结果一致。中度与重度灌丛化降低了草本植被群落的密度,主要是由于灌木具有较大的冠幅和根系,占据了更多的生存空间,导致草本植物的生长空间受到压缩[56]。

3.3　不同灌丛化程度对草本植物生态位特征的影响

物种生态位总宽度越大,利用资源的能力就越强,分布越广泛,能在多种生境条件下生存、繁殖、定居。本研究发现,猪毛蒿、蒙古虫实、猪毛菜、兴安胡枝子、雾冰藜等物种生态位总宽度较大。猪毛蒿、蒙古虫实、猪毛菜、雾冰藜为一年生草本植物,生长周期短,利用资源的能力广泛,环境适应性强[39]。其中猪毛蒿又是典型的 *r* 对策物种,具有类似 CAM 形植物叶片,环境适应性强,细小的种子进入土壤不易被风吹动,萌发后胚根快速生长发育,使苗体牢牢扎根在土壤中抵御风蚀的侵害,加之其强烈的化感作用[57]。兴安胡枝子的深根性使其具有较强的抗旱和耐贫瘠能力,能够在降雨量较少的地区顺利生长[38]。总而言之,因其“生活型”、“生存对策”、“根系特征”的优势,这些物种具有较大的生态位宽度,环境适应性强。我们发现,植被群落生态位总宽度排名前 5 的主要草本植物,其平均生态位宽度在中度与重度灌丛化样地内显著大于轻度与未灌丛化样地,进一步说明,灌丛化有利于荒漠草原优势物种的定居和繁衍。首先由于植物本身具有较强的生理生态适应性,加之“沃岛效益”丰富了周围土壤养分[45],使其生态位宽度变大。生态位宽度与重要值呈现较强的正相关性,中度灌丛化区域两者的拟合度高,置信带区间较窄,相关性强,更有利于这些优势物种的生存。

生态位宽度较大的物种,其生态位重叠度越高,物种间竞争作用越强,生态位宽度与生态位重叠度成正比,这与万凌凡等[58]、彭梦等[59]的观点一致。然而,部分物种,如:大戟与糙隐子草,骆驼蓬与砂蓝刺头生态位宽度较窄,而重叠度较高。事实上,2 个物种之间对资源空间的生态位占有,只是无限接近,生态位重叠最大也只能无限接近 1.00[60]。这表明生态位宽度与生态位重叠并不只是简单的线性关系,出现这种现象可能是由于物种可利用环境资源空间分布异质性造成的[24]。物种重叠度为 0 的占 21%,重叠度>0.6 的物种很少,灌丛化模式驱动下,群落植被整体生态位重叠度低,种间竞争较弱,而优势物种之间的重叠度高,种间竞争激烈,这除了与当地的土壤类型、气候特征、地理环境等因素有关之外,一定程度上还取决于植物本身的生长特性[61]。草地植被群落中,非优势物种生态位宽度差异较大,生态位分化明显,在草地生态系统中占据不同的生态位,重叠度低,种间竞争小。而优势物种大多为一年生草本植物,且生理生态特性比较接近,能够在多种环境条件下生存和繁殖,重叠度高,种间竞争激烈。

4　结论

(1)荒漠草原灌丛化,有利于促进草本植被群落高度、地上生物量、物种多样性及均匀度,而密度则随着灌丛入侵程度的加剧逐渐减小。(2)猪毛蒿、猪毛菜、蒙古虫实、兴安胡枝子、雾冰藜等物种具有较大的重要值、生态位宽度及生态位重叠度,更适宜于在中度灌丛化程度下生存和繁殖。

参考文献(References):

[1] 刘金秋, 张东, 马文明, 王长庭, 邓增卓玛, 张婷, 马祥丽, 母先润. 基于文献计量学分析的草地植被灌丛化研究现状. 中国草地学报, 2024, 46(2): 121-133.

[2] 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.

[3] Pacala S W, Hurtt G C, Baker D, Peylin P, Houghton R A, Birdsey R A, Heath L, Sundquist E T, Stallard R F, Ciais P, Moorcroft P, Caspersen J P, Shevliakova E, Moore B, Kohlmaier G, Holland E, Gloor M, Harmon M E, Fan S M, Sarmiento J L, Goodale C L, Schimel D, Field C B. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. Science, 2001, 292(5525): 2316-2320.

[4] Roques K G, O'Connor T G, Watkinson A R. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. Journal of Applied Ecology, 2001, 38(2): 268-280.

[5] 王迎新, 陈先江, 娄珊宁, 胡安, 任劲飞, 胡俊奇, 张静, 侯扶江. 草原灌丛化入侵: 过程、机制和效应. 草业学报, 2018, 27(5): 219-227.

[6] Li H, Zhang J H, Hu H F, Chen L Y, Zhu Y K, Shen H H, Fang J Y. Shift in soil microbial communities with shrub encroachment in Inner Mongolia grasslands, China. European Journal of Soil Biology, 2017, 79: 40-47.

[7] 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.

[8] Miller R F, Rose J A. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe. Journal of Range Management, 1999, 52(6): 550.

[9] 张宏, 史培军, 郑秋红. 半干旱地区天然草地灌丛化与土壤异质性关系研究进展. 植物生态学报, 2001, 25(3): 366-370.

[10] 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.

[11] Tews J, Esther A, Milton S J, Jeltsch F. Linking a population model with an ecosystem model: Assessing the impact of land use and climate change on savanna shrub cover dynamics. Ecological Modelling, 2006, 195(3/4): 219-228.

[12] Maestre F T, Eldridge D J, Soliveres S. A multifaceted view on the impacts of shrub encroachment. Applied Vegetation Science, 2016, 19(3): 369-370.

[13] 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.

[14] 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.

[15] Yang W, Qu G P, Kelly A R, Wu G L, Zhao J X. Positive effects of leguminous shrub encroachment on multiple ecosystem functions of alpine meadows and steppes greatly depended on increasing soil nutrient. Catena, 2024, 236: 107745.

[16] 孙忠超, 郭天斗, 于露, 马彦平, 赵亚楠, 李雪颖, 王红梅. 宁夏东部荒漠草原向灌丛地人为转变过程土壤粒径分形特征. 草业学报, 2021, 30(4): 34-45.

[17] Liu Y F, Fang H, Huang Z, Leite P A M, Liu Y, López-Vicente M, Zhao J X, Shi Z H, Wu G L. Shrub encroachment increases soil erosion risk in hillside alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau, NW China. Catena, 2023, 222: 106842.

[18] 刘艳书, 李丹, 高岩. 灌丛化草原物种多样性与生产力的权衡关系. 测绘科学, 2022, 47(8): 52-58.

[19] 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.

[20] 赵学勇, 安沙舟, 曹广民, 李小军, 兰登明, 褚建民. 中国荒漠主要植物群落调查的意义、现状及方案. 中国沙漠, 2023, 43(1): 9-19.

[21] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher. The Auk, 1917, 34(4): 427-433.

[22] 李锦婷, 穆君, 申开平, 郭云, 白小节, 臧丽鹏, 李青, 韩勖, 赵颖, 何跃军. 小黄花茶群落优势木本植物生态位及种间联结性. 生态学报, 2024, 44(1): 283-294.

[23] 李梓豪, 李卓凡, 张雷, 高孝威, 杨海峰, 张文军, 王晓江. 灌丛化过程对荒漠草原植被与土壤的影响. 西部林业科学, 2022, 51(1): 36-41.

[24] 陈林, 辛佳宁, 苏莹, 李月飞, 宋乃平, 王磊, 杨新国, 卞莹莹, 田娜. 异质生境对荒漠草原植物群落组成和种群生态位的影响. 生态学报, 2019, 39(17): 6187-6205.

[25] 陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 范川, 肖宝茹. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位. 生态学报, 2018, 38(1): 143-155.

[26] 字洪标, 阿的鲁骥, 刘敏, 胡雷, 陈焱, 杨有芳, 王长庭. 高寒草甸不同类型草地群落特征及优势种植物生态位差异. 应用与环境生物学报, 2016, 22(4): 546-554.

[27] Tan X Y, Li X R, Li M H, Zong S W, Wu M M, Liu K, Du H B, He H S. Enhanced herbaceous encroachment due to niche overlap in alpine tundra of Northeast China. Global Ecology and Conservation, 2024, 54: e03157.

[28] 董林水, 张旭东, 周金星, 宋爱云. 晋西黄土区与土石山区交错地带灌木种生态位及排序分析. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2007, 31(5): 15-20.

[29] Liu X, Zhuang Q L, Lai L M, Zhou J H, Sun Q L, Yi S G, Liu B B, Zheng Y R. Soil water use sources and patterns in shrub encroachment in semiarid grasslands of Inner Mongolia. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 308: 108579.

[30] 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.
[31] Hu X, Li Z C, Li X Y, Liu Y. Influence of shrub encroachment on CT-measured soil macropore characteristics in the Inner Mongolia grassland of northern China. Soil and Tillage Research, 2015, 150: 1-9.
[32] Shen X J, Liu Y W, Liu B H, Zhang J Q, Wang L, Lu X G, Jiang M. Effect of shrub encroachment on land surface temperature in semi-arid areas of temperate regions of the Northern Hemisphere. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 320: 108943.
[33] Brantley S T, Young D R. Linking light attenuation, sunflecks, and canopy architecture in mesic shrub thickets. Plant Ecology, 2010, 206(2): 225-236.
[34] 姬秀云, 李美慧, 拓行行, 李伟. 宁夏云雾山典型草原灌丛化过程中植被和土壤演变特征. 西北植物学报, 2023, 43(11): 1920-1930.
[35] Sun X, Yin Z L, Zhao W J, Zhang Z J, Wang Q B, Cai T J, Sun X X. Changes in diversity of marsh plant communities under shrub encroachment in Sanjiang Plain and their soil control factors. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(4): 1016-1024.
[36] 张志永, 樊宝敏, 宋超, 张孝仙, 赵庆文, 叶兵. 根系构型研究进展: 功能、影响因子和研究方法. 2023, 14(1): 15-24.
[37] 陈林, 李月飞, 苏莹, 宋乃平, 杨新国, 王磊, 卞莹莹, 杨丽娜. 荒漠草原不同土壤生境猪毛蒿个体大小依赖的繁殖分配. 草业学报, 2018, 27(12): 79-93.
[38] 伍红燕, 赵倩, 宋桂龙, 曹玉海, 胡兴波, 张璐, 张爱宾. 平地与边坡条件下野生胡枝子根构型特征研究. 草业科学, 2019, 36(7): 1725-1733.
[39] 闫建成, 梁存柱, 付晓玥, 王炜, 王立新, 贾成朕. 草原与荒漠一年生植物性状对降水变化的响应. 草业学报, 2013, 22(1): 68-76.
[40] Zhai D, Zhang L Y, Li L Z, Xu Z G, Liu X L, Shang G D, Zhao B, Gao J, Wang F X, Wang J W. Reciprocal conversion between annual and polycarpic perennial flowering behavior in the Brassicaceae. Cell, 2024, 187(13): 3319-3337.e18.
[41] Price J N, Morgan J W. Woody plant encroachment reduces species richness of herb-rich woodlands in southern Australia. Austral Ecology, 2008, 33(3): 278-289.
[42] Song Q, Wang T M. Effects of shrub encroachment in the Inner Mongolia ecotones between forest and grassland on the species diversity and interspecific associations. Agronomy, 2022, 12(10): 2575.
[43] Zhang Z C, Liu Y F, Cui Z, Huang Z, Liu Y, Leite P A M, Zhao J X, Wu G L. Shrub encroachment impaired the structure and functioning of alpine meadow communities on the Qinghai-Tibetan Plateau. Land Degradation & Development, 2022, 33(14): 2454-2463.
[44] 潘军, 安超平, 吴旭东, 周娟, 米楠, 宋乃平. 荒漠草原 2 种锦鸡儿灌丛化过程中土壤养分分布规律. 水土保持学报, 2015, 29(6): 131-136.
[45] 李月飞, 陈林, 李学斌, 张义凡, 杨新国. 荒漠草原灌丛沃岛的结构特征和生态效应. 草业科学, 2018, 35(10): 2327-2335.
[46] Garner W, Steinberger Y. A proposed mechanism for the formation of 'Fertile Islands' in the desert ecosystem. Journal of Arid Environments, 1989, 16(3): 257-262.
[47] 安琪琪, 乔文英, 李维军, 常小峰. 灌丛化对黄土高原草地植物群落结构和地上生物量的影响. 西北植物学报, 2021, 41(4): 664-671.
[48] 图雅, 刘艳书, 朱媛君, 杨晓晖, 张克斌. 锡林郭勒草原灌丛化对灌丛间地草本群落物种多样性和生物量的影响. 北京林业大学学报, 2019, 41(10): 57-67.
[49] 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.
[50] 张琦, 冯可, 常智慧, 何双辉, 徐维启. 灌丛化对林草交错带植物和土壤微生物的影响. 植物生态学报, 2023, 47(6): 770-781.
[51] Wang C, Hou Y H, Hu Y X, Zheng R L, Li X N. Plant diversity increases above- and below-ground biomass by regulating multidimensional functional trait characteristics. Annals of Botany, 2023, 131(6): 1001-1010.
[52] Ma Z Y, Liu H Y, Mi Z R, Zhang Z H, Wang Y H, Xu W, Jiang L, He J S. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. Nature Communications, 2017, 8: 15378.
[53] 马志良, 高顺, 杨万勤, 朱鹏, 吴福忠, 谭波. 遮荫对撂荒地草本群落生物量分配和养分积累的影响. 生态学报, 2015, 35(16): 5279-5286.
[54] 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.
[55] 张敬敏, 珠娜, 蔡育蓉, 王储, 刘嘉慧, 李乐, 罗玉红, 徐大伟, 闫玉春. 小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛对草本群落特征的影响. 生态学报, 2023, 43(21): 8830-8839.
[56] 侯慧扬, 周建伟, 刘慧娟, 李元恒, 常春, 吴昊, 熊王丹, 刘雪骄, 高韶勃. 草原灌丛化过程灌木-草本植物相互作用研究进展. 中国草地学报, 2024, 46(5): 132-141.
[57] 陈林, 王磊, 杨新国, 宋乃平, 李月飞, 苏莹, 卞莹莹, 祝忠有, 孟文婷. 荒漠草原猪毛蒿种群繁殖特征的土壤驱动因子分析. 植物生态学报, 2019, 43(1): 65-76.
[58] 万凌凡, 刘国华, 樊辉, 柳江, 倪健, 石松林, 申宇, 程浩, 苏旭坤. 青藏高原东南部森林群落生态位特征与物种多样性的影响因素. 生态学报, 2024, 44(13): 132-141.
[59] 彭梦, 黄城晨, 李立杰, 余佳妮, 杨帆, 谭凤霞, 柴毅. 长湖浮游植物优势种生态位特征及种间联结性分析. 生态学报, 2024, 44(4): 1549-1563.
[60] 刘小丹, 张克斌, 王黎黎, 杨晓晖. 封育对半干旱区沙化草地群落特征的影响. 北京林业大学学报, 2015, 37(2): 48-54.
[61] 李斌, 李素清, 张金屯. 云顶山亚高山草甸优势种群生态位研究. 草业学报, 2010, 19(1): 6-13.