

DOI: 10.20103/j.stxb.202501060042

刘泽华, 李玉蓉, 刘凤友, 陈鹏, 金家庚, 杨玲, 郭建斌, 李学斌, 庞丹波, 陈林. 灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落特征和土壤性质的影响. 生态学报, 2026, 46(6): - .

Liu Z H, Li Y R, Liu F Y, Chen P, Jin J G, Yang L, Guo J B, Li X B, Pang D B, Chen L. The effects of shrub encroachment on community characteristics and soil properties of *Artemisia scoparia* in desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(6): - .

灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落特征和土壤性质的影响

刘泽华^{1,2,3}, 李玉蓉⁴, 刘凤友⁵, 陈鹏⁵, 金家庚⁵, 杨玲^{1,2,3}, 郭建斌⁶, 李学斌⁴, 庞丹波^{1,2,3}, 陈林^{1,2,3,*}

1 宁夏大学生态环境学院, 银川 750021

2 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

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 宁夏大学林业与草业学院, 银川 750021

5 国电投宁夏盐池县能源科技有限公司, 盐池 751500

6 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083

摘要:在全球气候变化背景下, 灌丛化作为干旱半干旱区普遍发生的生态现象, 影响着生态系统的结构稳定性、生物多样性维持和物质循环过程。猪毛蒿作为宁夏荒漠草原的优势物种, 其群落动态对维持区域生态系统稳定性具有重要作用。为探究沙冬青灌丛化对猪毛蒿群落特征和土壤性质的影响, 在中国西北典型干旱区的宁夏荒漠草原分别选取重度、中度、轻度灌丛化样地和未灌丛化对照样地开展群落植被调查, 并测定 0—10cm、10—20cm 和 20—40cm 土层的土壤理化性质及酶活性。结果表明: 与未灌丛化样地相比, 猪毛蒿群落草本密度随着灌丛化程度的增加而降低, 植被高度和盖度降低, 地上生物量在中度灌丛化样地显著高于其他灌丛化样地; 物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数随灌丛化程度增加呈先下降-后上升-再下降的变化趋势, 中度灌丛化样地显著高于其他灌丛化样地; 不同土层的土壤含水量均表现为未灌丛化样地显著高于重度灌丛化样地, 而土壤容重表现为相反结果, 土壤 pH 在不同灌丛化样地间无显著差异; 灌丛化促进了各土层土壤有机碳、全氮、全磷的积累, 不同灌丛化程度土壤 C:N、C:P、N:P 表现出显著差异, 重度灌丛化样地的土壤脲酶、蔗糖酶、碱性磷酸酶活性显著高于其他灌丛化样地; 冗余分析表明, 前两个排序轴的累计环境因子解释量为 65.57%, 其中, 土壤 C:P、N:P、蔗糖酶是影响猪毛蒿群落特征的主要因素。综上揭示了不同灌丛化程度对荒漠草原猪毛蒿群落特征和土壤性质的影响, 阐明了植物-土壤协同作用对灌丛化的响应, 为我国西北地区灌丛化草原的恢复与可持续管理提供理论指导。

关键词:灌丛化; 猪毛蒿群落; 植被特征; 土壤性质

The effects of shrub encroachment on community characteristics and soil properties of *Artemisia scoparia* in desert steppe

LIU Zehua^{1,2,3}, LI Yurong⁴, LIU Fengyou⁵, CHEN Peng⁵, JIN Jiageng⁵, YANG Ling^{1,2,3}, GUO Jianbin⁶, LI Xuebin⁴, PANG Danbo^{1,2,3}, CHEN Lin^{1,2,3,*}

1 College of Ecological Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

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

4 College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

基金项目:国家自然科学基金(32360423, 32371964); 宁夏自然科学基金创新群体项目(2024AAC01004); 宁夏回族自治区自然科学基金项目(2025AAC030143)

收稿日期:2025-01-06; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenlin198388@163.com

5 SPIC Ningxia Yanchi County Energy Technology Co., Ltd., Yanchi 751500, China

6 College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Under the background of global climate change, shrub encroachment, as a widespread ecological phenomenon in arid and semi-arid regions, profoundly influences ecosystem structural stability, biodiversity maintenance, and material cycling. As a dominant species in the Ningxia desert steppe, the community dynamics of *Artemisia scoparia* play a crucial role in maintaining regional ecosystem stability. To investigate the effects of shrub encroachment by *Ammopiptanthus mongolicus* on the community characteristics and soil properties of *Artemisia scoparia*, this study conducted community vegetation surveys in the desert steppe of Ningxia, a typical arid region in northwestern China. This study established plots with heavy, moderate, and light shrub encroachment, as well as control plots without shrub encroachment. Soil physicochemical properties and enzyme activities were systematically determined in the 0—10 cm, 10—20 cm, and 20—40 cm soil layers. The results showed that compared with non-encroached plots, the herb density, vegetation height, and coverage of *Artemisia scoparia* communities decreased with increasing shrub encroachment intensity, while the aboveground biomass in plots with moderate shrub encroachment was significantly higher than in other shrub encroachment plots. The species richness, Shannon-Wiener diversity index, Simpson dominance index, and Pielou evenness index presented a decrease-increase-decrease trend with increasing shrub encroachment intensity, with the indices in moderate shrub plots being significantly higher than those in other shrub encroachment plots. Soil moisture content in different soil layers was significantly higher in plots without shrub encroachment than in plots with severe shrub encroachment, while soil bulk density showed the opposite trend, and there was no significant difference in soil pH among different shrub encroachment plots. Shrub encroachment promoted the accumulation of soil organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus in different soil layers. Soil C:N, C:P, and N:P ratios showed significant differences among different shrub encroachment degrees. Soil urease, sucrase, and alkaline phosphatase activities in plots with heavy shrub encroachment were significantly higher than those in other shrub encroachment plots. Redundancy analysis showed that the cumulative explanatory power of environmental factors for the first two ordination axes was 65.57%, among which soil C:P, N:P, and sucrase were the key factors influencing the community characteristics of *Artemisia scoparia*. In conclusion, this study revealed the effects of different degrees of shrub encroachment on the community characteristics and soil properties of *Artemisia scoparia* in desert steppe, elucidated the responses of plant-soil feedbacks to shrub encroachment, and provides theoretical guidance for the restoration and sustainable management of shrub-encroached grasslands in northwestern China.

Key Words: shrub encroachment; *Artemisia scoparia* community; vegetation characteristics; soil properties

近年来,由于全球气候变化和人类活动等诸多因素的影响,在干旱、半干旱地区草地生态系统中,灌木盖度、密度和生物量不断增加,并逐渐取代草本植物占据主导地位,这一现象称为灌丛化(Shrub encroachment)^[1]。有研究表明,全球大约有 10%—20%的干旱半干旱地区经历着灌丛化,如北美^[2]、南非^[3]、澳大利亚^[4]以及内蒙古草原^[5]等。荒漠草原是典型草原向荒漠转变的一种过渡草原类型,植被稀疏,降水量少,生态环境脆弱,灌丛化现象发生明显^[6]。草地灌丛化不仅会改变原有植被群落结构,而且对土壤养分循环、土壤微生物以及生态系统功能和稳定性产生深远影响,是目前全球草地生态系统面临的重要生态问题之一^[7]。

灌丛化通常表现为草本植物减少,灌木物种逐渐占据主导地位,进而改变土壤水分、养分和光照等资源的利用方式,影响草本植物群落组成和结构。有研究表明,灌丛化会导致草本植物物种丰富度下降^[8-9]、多样性减少^[10]、地上生物量降低^[11],并改变土壤养分格局^[12],增加土壤水分入渗率^[13]、加剧地表土壤侵蚀^[14],甚至可能会引起生态系统退化或荒漠化。然而,也有研究发现灌丛化会对草地生态系统产生积极影响,如提高草本植物地上和地下生物量^[15]、增加物种多样性^[16]、促进土壤养分循环^[17]及土壤酶活性变化^[18-19]等。群落特

征和土壤性质变化与灌丛化程度紧密联系,丁威等^[20]研究表明中度灌丛化有利于提高物种多样性;彭海英等^[21]在内蒙古草原小叶锦鸡儿灌丛入侵中发现,重度和中度灌丛化的物种丰富度较未灌丛化有所增加;李梓豪等^[22]在荒漠草原灌丛化研究中表明,灌丛化促进了土壤有机质和全氮含量的累积,不同灌丛化程度下植被对养分利用和分配策略不同。因此,灌丛化对群落特征和土壤性质的具体影响尚无定论,目前研究也大多集中于地上或地下部分,而对不同灌丛化驱动的植被与土壤变化研究较少,尤其在荒漠草原中开展相关研究更是少见。

猪毛蒿是菊科蒿属一年生或二年生草本植物,具有较强繁殖能力和适应能力,是荒漠草原中一种具有广泛生态适应性的优势物种,在植被恢复和群落演替中发挥着重要作用^[23]。开展猪毛蒿群落对灌丛化响应的研究,有助于深入了解其在草地生态系统中的作用,以及在应对灌丛化等外界干扰时的生态适应性,进而为草地恢复和生态保护提供科学依据。因此,本研究以宁夏荒漠草原沙冬青灌丛入侵草地中的猪毛蒿群落为研究对象,旨在探究灌丛化对猪毛蒿群落结构和土壤养分及酶活性变化的影响,揭示灌丛化过程中植被与土壤的关系变化,为我国西北地区灌丛化草原的恢复与管理提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区灵武市($106^{\circ}11'—106^{\circ}52' E, 37^{\circ}35'—38^{\circ}21' N$) (图 1),该地属温带大陆性季风气候,气候干燥,降水稀少,多年平均降水量为 206.2—255.2 mm,年均温为 $9.7^{\circ}C$,无霜期年平均 155—170 d,土壤类型主要以灰钙土、风沙土为主。优势灌木为沙冬青 (*Ammopiptanthus mongolicus*),主要草本植物有猪毛蒿 (*Artemisia scoparia*)、银灰旋花 (*Conuolulus ammannii*)、猪毛菜 (*Salsola collina*)、雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 和针茅 (*Stipa capillata*) 等。

1.2 样地调查与样品采集

本研究的不同灌丛化样地是在自然形成的灌木-草本斑块基础上建立的。根据该研究区域灌丛分布特征,并参考现有灌丛化等级划分方法^[22],以灌木盖度为灌丛化程度分级指标,将灌木盖度 $>35\%$ 划为重度灌丛化、灌木盖度 $25\%—35\%$ 为中度灌丛化、灌木盖度 $15\%—25\%$ 为轻度灌丛化,以及未发生灌丛化的自然草地,分别用 HD、MD、LD 和 CK 表示。具体样地设置如图 2 所示,每块样地大小为 $20 m \times 20 m$,不同样地之间的距离不低于 100 m,在每个灌丛化样地中沿对角线布设 3 个 $5 m \times 5 m$ 的灌木小样方,在每个灌木小样方中随机布设 3 个 $1 m \times 1 m$ 的草本样方进行草本植被调查,四种灌丛化样地植物样品共 36 个,测量并记录植物种类组成、高度、盖度和多度等指标,调查完成后将样方内草本植物分物种齐地面刈割装至信封中带回实验室,将其放置在 $65^{\circ}C$ 下烘干至恒重,获取物种的地上生物量。在每个灌木小样方中按照五点取样法,分别采集 0—10 cm、10—20 cm 和 20—40 cm 土层的土壤,将同一土层的土壤混合成一份土样(四种灌丛化样地共 36 份土样),剔除土壤中小石块和部分植物根系,然后过 2 mm 筛,将过筛后的土样分为两份,一份自然风干用于土壤理化性质的测定,一份放置于 $4^{\circ}C$ 冰箱中用于土壤酶活性的测定。

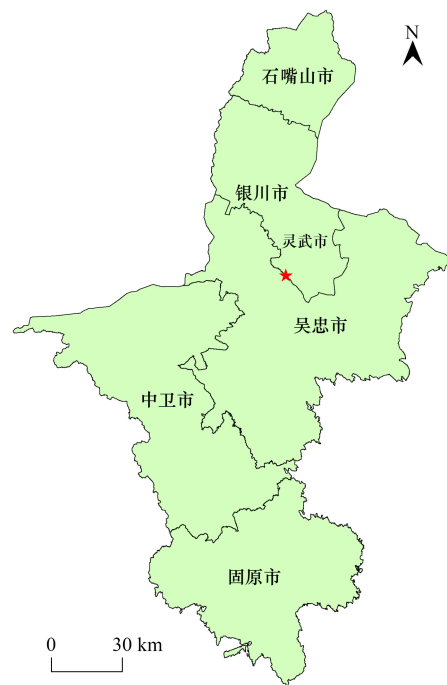


图 1 研究区位置

Fig.1 Location of study area

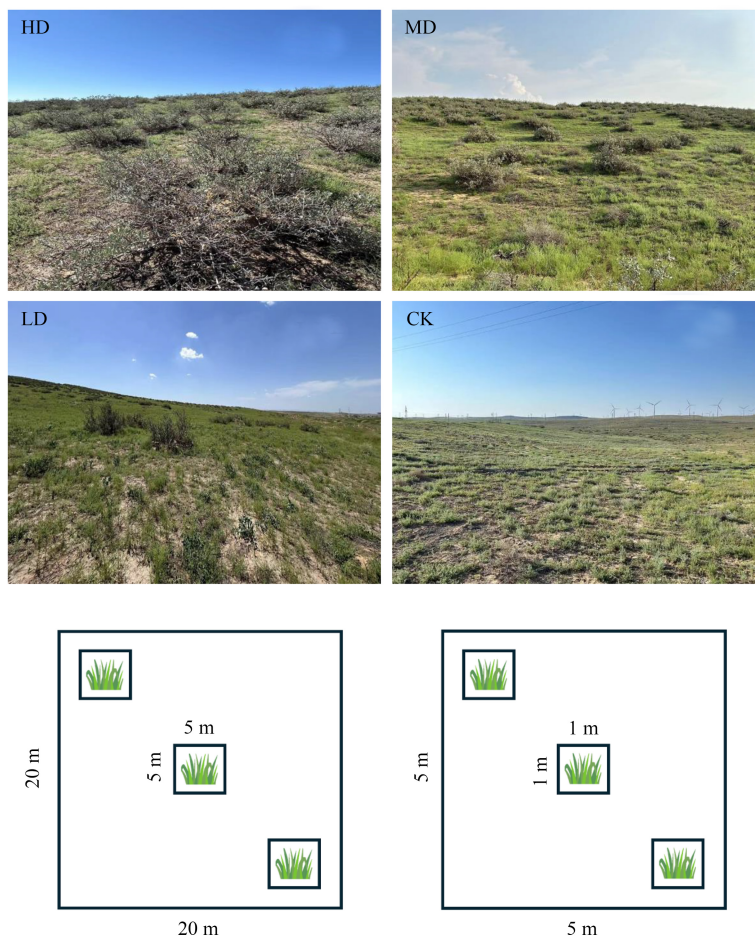


图2 不同灌丛化样地及样方设置示意图

Fig.2 Picture of different shrub plots and quadrats design

HD:重度灌丛化 Heavy shrub; MD:中度灌丛化 Moderate shrub; LD:轻度灌丛化 Light shrub; CK:未灌丛化 Not shrub

1.3 测定方法

根据植被调查数据,计算群落结构特征指数,计算公式^[6]如下:

$$\text{重要值}(IV) = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对多度} + \text{相对生物量}) / 4$$

物种丰富度指数:

$$S = \text{出现在样方内的物种数}$$

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \times \ln P_i$$

Simpson 优势度指数:

$$D = \sum_{i=1}^s (N_i / N)$$

Pielou 均匀度指数:

$$E = H / \ln S$$

式中, N 为样方内物种总数, P_i 是物种 i 的相对个数。

土壤含水量(SWC)采用烘干法、土壤容重(BD)采用环刀法、采用pH测量仪测定pH、土壤有机碳(SOC)采用重铬酸钾容量法-外加热法、土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定、土壤全磷(TP)采用钼锑抗比色法^[24]、

脲酶(URE)采用茚三酮比色法、蔗糖酶(SUC)采用 3,5-二硝基水杨酸比色法、碱性磷酸酶(ALP)采用磷酸苯二钠比色法^[25]。

1.4 数据分析

采用 Excel 2021 对调查的样方数据进行处理,运用 SPSS 26.0 软件中的单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同灌丛化程度下猪毛蒿群落特征、土壤理化性质及酶活性变化,表中数据为平均值 \pm 标准差,采用 Origin 2021 软件绘图,使用 Canoco 5.0 软件对猪毛蒿群落特征与土壤性质关系进行冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。

2 结果与分析

2.1 灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落特征的影响

不同灌丛化样地植物群落数量特征结果如图 3 所示,随着灌丛化程度的增加,草本植物高度和盖度逐渐下降,未灌丛化样地显著高于重度灌丛化和中度灌丛化($P<0.05$);轻度灌丛化样地植被密度最大,且和未灌丛化样地间存在显著差异($P<0.05$);植物地上生物量表现为中度灌丛化(86.63 g/m^2)显著高于轻度灌丛化(67.00 g/m^2)、未灌丛化(56.91 g/m^2)和重度灌丛化(27.56 g/m^2)($P<0.05$)。

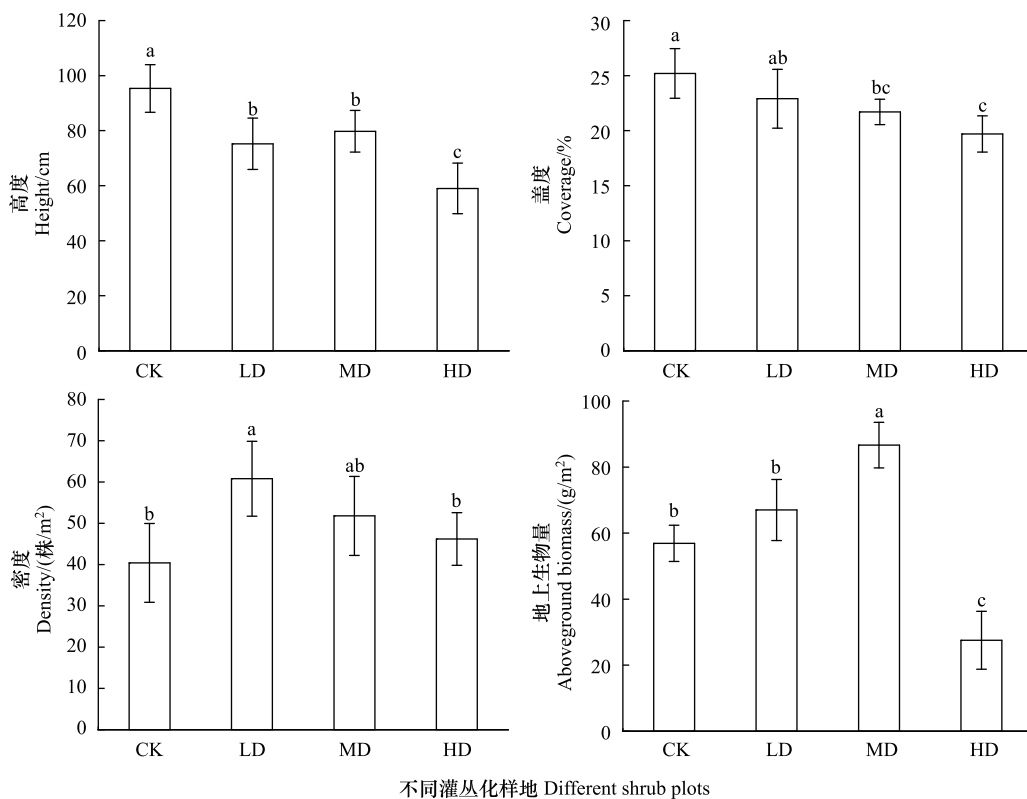


图 3 不同灌丛化样地群落数量特征变化

Fig.3 The changes of quantitative characteristics of communities in different shrub plots

HD:重度灌丛化 Heavy shrub; MD:中度灌丛化 Moderate shrub; LD:轻度灌丛化 Light shrub; CK:未灌丛化 Not shrub;图内不同小写字母表示不同灌丛化样地差异显著($P<0.05$)

由表 1 可知,与未灌丛化样地相比,随着灌丛化程度的增加,猪毛蒿群落物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数、Pielou 均匀度指数呈先下降-后上升-再下降的变化趋势,中度灌丛化样地达到最大值,分别是 7.40、1.49、0.69、0.75。未灌丛化样地的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Simpson 优势度指数均显著高于重度灌丛化样地($P<0.05$),物种丰富度和 Pielou 均匀度指数在不同灌丛化样地间无显著差异($P>0.05$)。

表 1 不同灌丛化样地物种多样性变化

Table 1 Species diversity changes in different shrub plots

样地类型 Plot type	物种丰富度 S	多样性指数 Shannon-Wiener	优势度指数 Simpson	均匀度指数 Pielou
HD	5.40±1.52a	1.17±0.24b	0.62±0.07b	0.72±0.11a
MD	7.40±1.82a	1.49±0.36ab	0.69±0.15ab	0.75±0.13a
LD	5.60±1.14a	1.29±0.26ab	0.68±0.10ab	0.76±0.12a
CK	6.80±1.30a	1.57±0.08a	0.77±0.03a	0.83±0.07a

HD:重度灌丛化 Heavy shrub;MD:中度灌丛化 Moderate shrub;LD:轻度灌丛化 Light shrub;CK:未灌丛化 Not shrub;表中数据为平均值±标准差,不同小写字母表示不同灌丛化样地差异显著 ($P<0.05$)

2.2 灌丛化对荒漠草原土壤含水量、pH、容重的影响

由图 4 可知,土壤 pH 值在不同灌丛化样地的不同土层间均无显著差异 ($P>0.05$),土壤含水量随土层深度增加而逐渐降低,而土壤容重则随着土层深度增加而逐渐增大。具体而言,在 0—10 cm 土层中,未灌丛化样地的土壤含水量显著高于中度和重度灌丛化样地 ($P<0.05$),而土壤容重则在未灌丛化样地显著低于中度和中度灌丛化样地 ($P<0.05$);在 10—20 cm 土层中,土壤含水量在中度和轻度灌丛化样地间无显著差异 ($P>0.05$),重度灌丛化样地的土壤容重显著高于轻度和未灌丛化样地 ($P<0.05$);在 20—40 cm 土层中,土壤含水

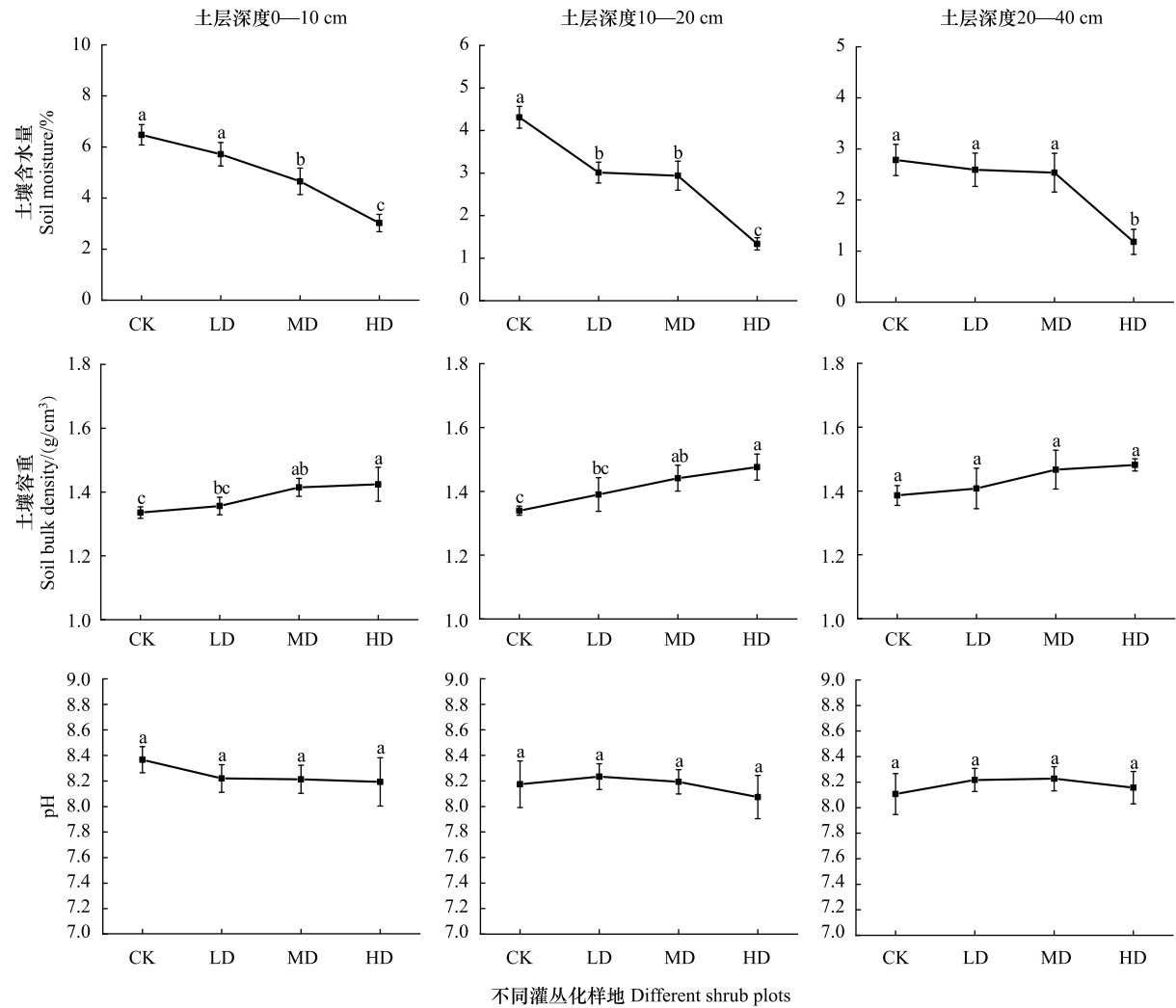


图 4 不同灌丛化样地土壤含水量、pH、容重变化

Fig.4 The changes of soil water content, pH and bulk density in different shrub plots

量在未灌丛化样地显著高于重度灌丛化样地 ($P<0.05$), 而土壤容重在不同灌丛化样地间无显著差异 ($P>0.05$)。

2.3 灌丛化对荒漠草原土壤化学性质及化学计量比的影响

在土壤剖面垂直方向上, 土壤有机碳、全氮、全磷含量随土层深度增加而逐渐降低, 表层土壤养分含量最高。由表 2 可知, 在重度和轻度灌丛样地中, 0—10 cm 土层的土壤有机碳和全磷含量显著高于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$), 而全氮含量在 0—10 cm 和 10—20 cm 土层之间无显著差异 ($P>0.05$); 在中度灌丛化样地中, 土壤有机碳和全氮含量在 0—10 cm 土层显著高于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$), 土壤全磷含量在表层 0—10 cm 中最高; 在未灌丛化样地中, 土壤全氮含量在不同土层间无显著差异 ($P>0.05$), 土壤有机碳和全磷含量都表现为 0—10 cm 土层显著高于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$)。

土壤 C:N、C:P 和 N:P 在不同灌丛化样地和土层深度间表现出不同的变化趋势。在 0—10 cm 土层中, 未灌丛化样地的 C:N 显著高于其他灌丛化样地 ($P<0.05$), 而重度灌丛化样地的 C:P 和 N:P 显著高于其他灌丛化样地 ($P<0.05$); 在 10—20 cm 土层中, C:N 在不同灌丛化样地间无显著差异 ($P>0.05$), C:P 表现为重度>轻度>未灌丛化>中度灌丛化, N:P 表现为重度>中度>轻度>未灌丛化; 在 20—40 cm 土层中, C:N 在重度灌丛化样地显著低于中度和轻度灌丛化样地 ($P<0.05$), C:P 表现为重度>中度>轻度>未灌丛化, N:P 表现为重度>未灌丛化>中度>轻度灌丛化。不同灌丛化样地的各土层 N:P 较为稳定, 中度灌丛化样地的 C:N 在 0—10 cm 和 10—20 cm 土层显著低于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$), 未灌丛化样地的 C:P 在 10—20 cm 土层显著高于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$)。

表 2 不同灌丛化样地土壤理化性质变化

Table 2 The changes of soil physical and chemical properties in different shrub plots

样地类型 Plot type	土层深度/cm Soil depth	SOC/ (g/kg)	TN/ (g/kg)	TP/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
HD	0—10cm	3.02±0.27Aa	0.43±0.03Aa	0.29±0.03Aa	7.08±0.76Ab	10.59±0.67Aa	1.50±0.13Aa
	10—20cm	2.46±0.05Ba	0.35±0.04ABa	0.23±0.02Bab	7.12±0.76Aa	10.63±0.55Aa	1.51±0.23Aa
	20—40cm	2.43±0.27Ba	0.34±0.05Ba	0.23±0.02Ba	7.25±0.34Ab	10.62±0.98Aa	1.47±0.16Aa
MD	0—10cm	2.06±0.11Ab	0.30±0.05Ab	0.29±0.01Aa	7.05±0.89Bb	7.16±0.31Bb	1.03±0.18Ab
	10—20cm	1.99±0.06ABb	0.25±0.01ABb	0.25±0.02Ba	7.93±0.30Ba	7.94±0.18Ab	1.00±0.06Ab
	20—40cm	1.82±0.14Bb	0.19±0.01Bb	0.23±0.02Ba	9.61±0.65Aa	7.80±0.51ABb	0.81±0.03Ab
LD	0—10cm	2.02±0.03Ab	0.29±0.03Abc	0.28±0.03Aa	7.07±0.60Ab	7.23±0.81Ab	1.03±0.19Ab
	10—20cm	1.97±0.06Ab	0.22±0.06ABb	0.23±0.02Bab	9.49±0.98Aa	8.75±0.90Ab	0.96±0.19Ab
	20—40cm	1.68±0.01Bbc	0.18±0.01Bb	0.22±0.02Ba	9.35±0.31Aa	7.50±0.58Ab	0.80±0.07Ab
CK	0—10cm	1.91±0.15Ab	0.22±0.03Ac	0.26±0.02Aa	8.72±0.88Aa	7.28±0.53ABb	0.84±0.04Ab
	10—20cm	1.87±0.11Ab	0.20±0.02Ab	0.22±0.03Bb	9.30±0.39Aa	8.48±0.54Ab	0.91±0.10Ab
	20—40cm	1.41±0.05Bc	0.17±0.04Ab	0.21±0.01Ba	8.82±0.85Aab	6.87±0.74Bb	0.82±0.27Ab

SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; C:N: 碳氮比 Organic carbon: Total nitrogen; C:P: 碳磷比 Organic carbon: Total phosphorus; N:P: 氮磷比 Total nitrogen: Total phosphorus; 不同大写字母表示不同土层差异显著 ($P<0.05$)

2.4 灌丛化对荒漠草原土壤酶活性的影响

如图 5 所示, 在不同灌丛化样地中, 土壤酶活性总体随土层深度增加而逐渐降低。蔗糖酶活性在未灌丛化样地的 0—10 cm 土层显著高于 20—40 cm 土层 ($P<0.05$), 但在轻度、中度和重度灌丛化各土层间差异不显著 ($P>0.05$); 脲酶活性在重度和未灌丛化样地的 0—10 cm 土层显著高于其他土层 ($P<0.05$), 但在轻度灌丛化各土层间无显著差异 ($P>0.05$); 碱性磷酸酶活性在重度和未灌丛化样地的变化与脲酶一致, 在轻度和中度灌丛化都表现出 0—10 cm 土层显著高于其他土层 ($P<0.05$)。

在同一土层深度下, 不同灌丛化样地间的土壤酶活性也表现出显著差异。在 0—10 cm 土层中, 重度灌丛化样地的脲酶活性显著高于其他灌丛化样地 ($P<0.05$), 碱性磷酸酶活性显著高于未灌丛化样地 ($P<0.05$), 蔗

糖酶活性表现为重度>中度>轻度>未灌丛化;在 10—20 cm 土层中,重度、中度和轻度灌丛化样地的脲酶活性无显著差异($P>0.05$),中度和重度灌丛化样地的蔗糖酶活性显著高于未灌丛化样地($P<0.05$),重度灌丛化样地的碱性磷酸酶活性显著高于其他灌丛化样地($P<0.05$),且在中度、轻度和未灌丛化样地酶活性分别下降了 38.93%、40.94%、61.74%;在 20—40 cm 土层中,脲酶活性表现为重度>轻度>中度>未灌丛化,蔗糖酶、碱性磷酸酶变化和 10—20 cm 土层一致。此外,碱性磷酸酶活性在中度、轻度和未灌丛化样地分别下降了 57.43%、49.32%、71.62%。

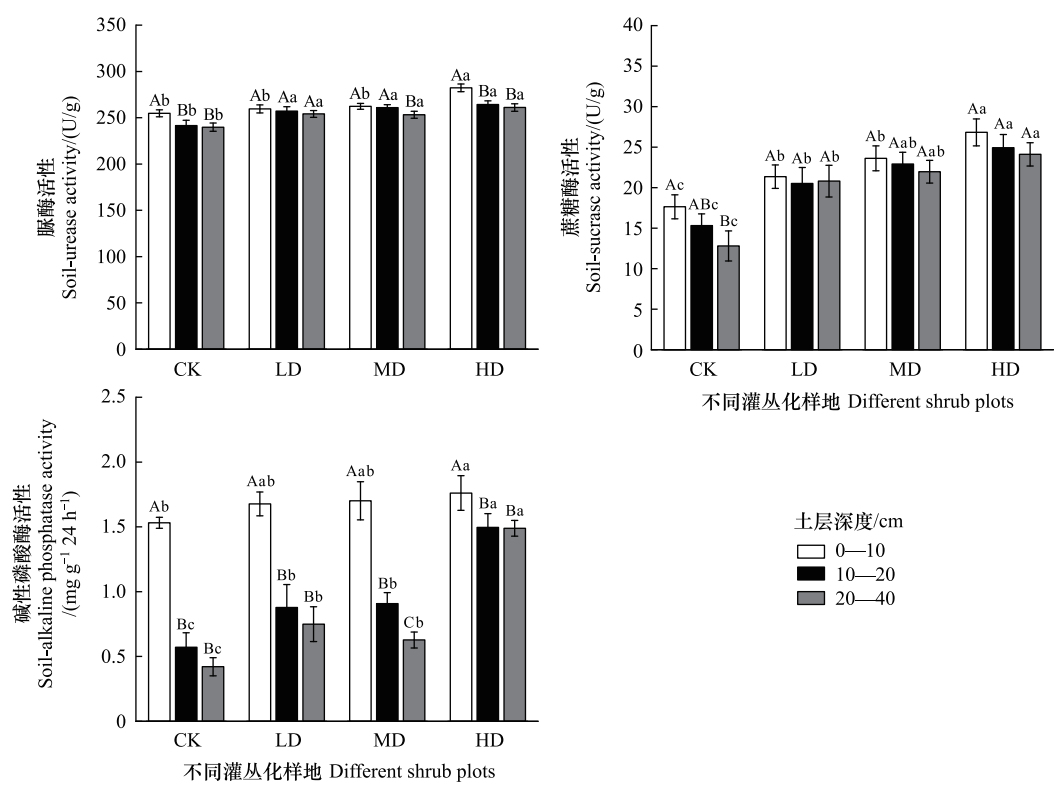


图 5 不同灌丛化样地土壤酶活性变化

Fig.5 The changes of soil enzyme activity in different shrub plots

图内不同大写字母表示不同土层差异显著 ($P<0.05$)

2.5 猪毛蒿群落特征与土壤环境因子的冗余分析

由表 3 可知,猪毛蒿群落特征在第一轴和第二轴的环境因子解释量分别为 49.09%、16.48%,合计环境因子解释量为 65.57%。因此,前两轴能较好反映群落特征与土壤环境因子的关系,并且以第一轴的环境解释量为主。由表 4 可知,土壤 N:P、蔗糖酶、C:P 的解释量分别达到 36.60%、15.40%、4.20%,贡献率分别达到 55.20%、23.30%、6.30%,是影响猪毛蒿群落特征的主要因素。

表 3 群落特征和土壤因子冗余分析结果

Table 3 Community characteristics and soil factor redundancy analysis results

内容 Content	第一轴 Axis1	第二轴 Axis2	第三轴 Axis3	第四轴 Axis4
特征值 Eigenvalues	0.4909	0.1648	0.0067	0.0007
累计方差贡献率 Explained variation (cumulative) /%	49.09	65.57	66.25	66.32
决定系数 R-squared	0.8575	0.8169	0.2970	0.3344
累计贡献拟合变异 Explained fitted variation (cumulative)	74.00	98.84	99.85	99.96

RDA 冗余分析结果表明(图 6),植被高度、盖度、地上生物量以及物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指

数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数均与含水量、pH、C:N 呈正相关,与有机碳、全氮、全磷、C:P、N:P、容重、脲酶、蔗糖酶、碱性磷酸酶呈负相关;植被密度与 pH、C:N、全磷、容重、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶呈正相关,与含水量、有机碳、全氮、C:P、N:P 呈负相关。此外,地上生物量和物种丰富度还与全磷呈正相关。

表 4 不同土壤因子对群落特征的解释率和显著性检验

Table 4 Interpretation rate and significance test of community characteristics by different soil factors				
环境因子 Environmental factors	解释率/% Explanatory rate	对总解释率的贡献率/% Contribution to the total explanation rate	<i>F</i>	<i>P</i>
N:P	36.6	55.2	33.5	0.002
SUC	15.4	23.3	18.4	0.002
C:P	4.2	6.3	5.4	0.004
SOC	1.4	2.2	1.9	0.136
SWC	1.7	2.6	2.3	0.098
ALP	2.8	4.3	4.0	0.020
TP	2.0	3.0	2.9	0.044
TN	0.7	1.1	1.1	0.342
URE	0.6	0.9	0.8	0.440
C:N	0.4	0.6	0.5	0.630
BD	0.3	0.5	0.5	0.632
pH	0.1	0.2	0.1	0.094

注:N:P:氮磷比 Total nitrogen:Total phosphorus; SUC:蔗糖酶 Ucrase; C:P:碳磷比 Organic carbon:Total phosphorus; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;SWC:土壤含水量 Soil moisture; ALP:碱性磷酸酶 Alkaline Phosphatase;TP:全磷 Total phosphorus;TN:全氮 Total nitrogen; URE:脲酶 Urease ;C:N:碳氮比 Organic carbon:Total nitrogen;BD:容重 Bulk density

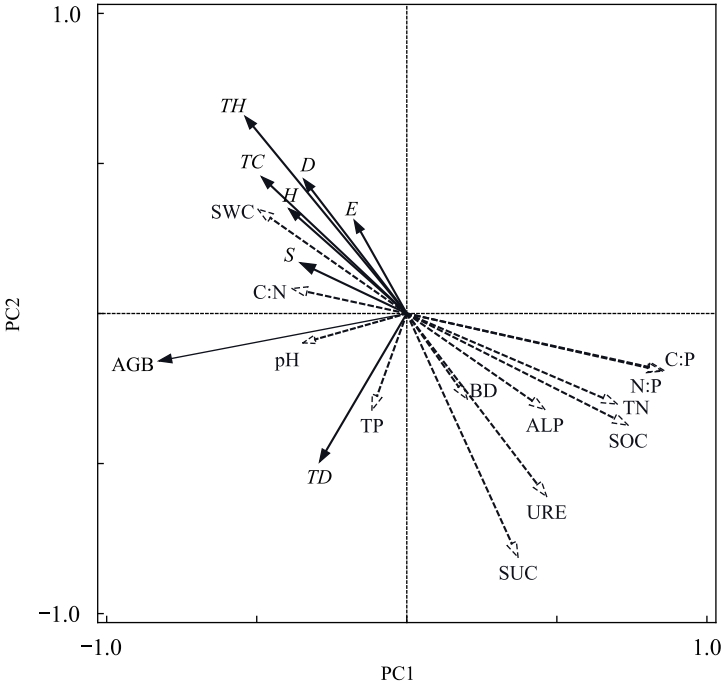


图 6 灌丛化样地猪毛蒿群落特征和土壤环境因子的冗余分析排序

Fig.6 The community characteristics and redundancy analysis of soil environmental factors of *Artemisia scoparia* in shrub plots

TH:总高度 Total height;TC:总盖度 Total coverage;TD:总密度 Total density;AGB:地上生物量 Aboveground biomass;H: Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index;D:Simpson 指数 Simpson index;S:丰富度指数 Richness index;E:Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index

3 讨论

3.1 灌丛化对猪毛蒿群落特征的影响

灌丛化对植物群落数量特征和多样性的影响至今仍存在许多不确定性,既可能产生积极作用,也可能带来负面影响。本研究发现,与未灌丛化样地相比,不同灌丛化程度可以促进猪毛蒿群落植物密度增加,但会降低群落盖度和草本植物高度,且重度灌丛化不利于地上生物量的积累。这与许世洋等^[26]研究结果一致,这可能是因为灌丛产生的凋落物导致冠层下方土壤有机质不断积累,形成了较为温暖的微气候环境,从而促进植被生长发育。然而,灌木的遮荫效应限制了光照的可利用性,导致部分喜光植物无法生存^[27],因此灌丛化样地中普遍表现出较低的植被高度。虽然灌丛化在一定程度上有利于草本生长,但随着灌丛化程度加剧,形成了更多的灌丛化斑块,导致草本植物覆盖度下降,灌丛枝条和根系占用大部分生存空间,减少了草本植物的空间可利用性,加剧了灌草之间的资源竞争^[12],从而使草本植物地上生物量不断减少。

物种多样性是衡量生态系统可持续发展的重要指标,研究草地植物群落物种多样性可以更好认识到群落结构特征和生态系统稳定性^[11]。本研究发现,中度灌丛化会促进物种多样性增加,这与丁威等^[20]研究结果一致。在一些干旱半干旱地区,灌丛周围的土壤养分相对富集,形成肥力相对较高的斑块,这为一部分草本植物提供生存资源,从而有利于维持较高的物种多样性^[28]。但随着灌丛化程度加剧,重度灌丛化虽然富集一部分土壤养分,但更大程度上会加剧草地破碎化程度,增加物种在斑块之间扩散和迁移的难度,降低基因交流频率^[29-30],不利于物种的长期生存和繁殖,因而导致群落物种多样性下降。本研究也发现,物种丰富度和 Pielou 均匀度在不同灌丛化样地间无显著差异,这可能是因为灌丛化发展前期,群落内物种相对单一,灌木植物对草本植物影响相对较小,尚未对整个植物群落的物种组成和结构产生明显变化,而当群落演替到相对稳定阶段,群落内优势种和伴生种的分布也相对稳定。由此可见,灌丛化对物种多样性的影响十分复杂,不仅涉及到灌丛自身的生态特征与演替过程,还与土壤性质、气候条件以及灌草相互作用密切相关,因此,未来研究还需进一步综合多因素考虑群落多样性对灌丛化的响应。

3.2 灌丛化对土壤环境因子的影响

在草地生态系统中,土壤是物质交换和能量流动的重要场所,适宜的土壤水分能保持土壤良好的通气性,维持植物的正常生理功能,促进植物生长^[31]。土壤容重和 pH 会造成土壤肥力水平变化,也是反映土壤物理性质的重要指标。本研究中,土壤 pH 值呈弱碱性,范围在 8.07—8.36 之间,且不同灌丛化样地间土壤 pH 值没有发生显著变化,这可能与豆科灌木根系分泌有机酸相对稳定有关^[32]。此外,土壤质地的均匀性也可能是 pH 值变化较小的原因之一。一般来说,土壤容重增加表明土地有退化的趋势,且容重越大,土壤退化越严重^[33]。本研究中,重度灌丛化样地的土壤容重显著高于未灌丛化样地,这与张瑞红等^[34]、杨梅焕等^[35]研究结果相似。这种现象的出现可能是因为样地气候类型和土壤类型的不同所导致,本研究区处于干旱半干旱地区,随着灌丛化程度加剧,灌木植物发达的根系能够固定松散的风沙土,提高土壤紧实度,从而导致容重增大。本研究还表明,土壤含水量与容重变化趋势呈相反态势,这可能是因为灌丛在不断扩张过程中蒸腾作用加强、树冠结构会截留较多的降水^[18],并且土壤裸露面积增加,进一步加速了土壤水分蒸发,从而减少土壤含水量。

土壤养分是植物生长发育的必需元素,也是衡量土壤营养状况的关键指标。土壤有机碳、全氮和全磷是土壤养分的关键组分,其含量高低对土壤养分循环和积累效率有重要影响^[36]。本研究中,灌丛化样地的土壤有机碳和全氮含量普遍高于未灌丛化样地,且有机碳和全氮含量随土层深度增加而降低,这与杨阳等^[37]研究结果一致。随着灌丛化程度的增加,灌木数量不断增加导致地表凋落物积累,经过土壤微生物分解后,土壤养分得到有效补充,表聚现象十分明显。相较于草本植物,灌木根系发达且木质化程度较高,因此对于土壤养分的分解也相对缓慢,这与 Li 等^[38]、赵亚楠等^[39]研究结果相似。本研究中灌木为豆科植物沙冬青,其凋落物不仅加速了土壤有机碳的积累,还通过根部的根瘤菌固定空气中的游离态氮,进而提高土壤氮含量^[40]。此外,这些固定氮也可通过根际传递到邻近植物,从而对群落组成和结构产生影响^[41]。不过,由于腐殖化作用主要

集中于土壤表层,对深层土壤的作用较弱,因此,有机碳和全氮含量呈现出随土层深度增加而下降的趋势。本研究中,土壤全磷含量在不同灌丛化样地间无显著差异,这是因为磷元素在土壤中迁移能力相对较弱,易被土壤颗粒吸附和固定,形成难溶性磷酸盐。所以,土壤全磷含量主要还是受土壤母质的影响^[42]。

土壤 C、N、P 化学计量比通常可以反映土壤养分限制和土壤质量状况。较高的土壤 C:N 通常表明有机质分解速率较慢,土壤微生物在生长过程中需要适当比例的碳和氮以满足其能量需求和生长需要,如果土壤中氮素供应不足,将限制微生物的生长和繁殖,进而影响有机质的分解速率^[43]。本研究发现,未灌丛化样地的土壤 C:N 显著高于重度灌丛化样地,中度和轻度灌丛化样地间 C:N 变化不显著。这可能是因为在未灌丛化样地中,草本植物的凋落物较灌木凋落物更易分解,但分解过程中释放的氮素有限,能为土壤微生物提供的氮源不够充足,从而导致土壤氮含量进一步降低,C:N 比值升高。而随着灌丛化程度的增加,尤其是豆科灌木的固氮作用开始发挥重要作用,土壤中氮素含量得到显著提升,从而使得 C:N 逐渐降低。此外,本研究还表明灌丛化会增加土壤 C:P 和 N:P,这与 Xu 等^[44]研究结果一致。由于灌丛化促进了土壤养分富集,且灌木自身的固氮作用增加了土壤氮含量,而磷含量变化相对稳定,因此,灌丛化样地土壤 C:P 和 N:P 显著提高。

土壤酶作为生态系统的生物催化剂,主要来源于土壤微生物、植物根系分泌物以及土壤有机物的分解过程,通常在土壤物质循环和能量流动方面发挥着重要作用^[45]。草地灌丛化通过改变土壤环境条件,如温度、湿度、养分浓度等影响土壤酶活性,最终改变土壤养分的代谢速率^[46]。Maestre 等^[47]在半干旱草地研究中表明,灌丛化样地的 C、N、P 代谢速率高于未灌丛化样地。本研究发现,随着灌丛化程度的增加,土壤脲酶、蔗糖酶和碱性磷酸酶活性逐渐增大,并且土壤酶活性整体随土层深度增加而降低,这与杨媛媛等^[48]、哈文秀等^[49]研究结果相似。土壤酶活性在表层变化明显,而在深层相对稳定,这与微生物活动密切相关。灌丛化样地表层有大量凋落物,微生物分解有机质并释放土壤酶。同时,表层水热条件和通气状况良好,微生物生长旺盛,酶活性得以提高^[50]。而随着土层深度增加,土壤容重增大,透气性变差,微生物代谢受到限制,导致酶活性降低。Akinyemi 等^[51]在内蒙古草原研究中发现,灌木斑块的碳、氮循环酶活性显著高于草地斑块。丁颖等^[18]研究发现,黄土高原草地灌丛化提高了碳、氮、磷循环酶活性。本研究中也发现重度灌丛化样地的土壤酶活性显著高于未灌丛化样地,这可能与灌丛化样地中酶活性底物更多、灌木根系分泌更多胞外酶有关^[51]。

3.3 灌丛化对猪毛蒿群落特征与土壤性质关系的影响

植被群落特征是植物长期适应环境的结果,而土壤因子又为植物生长提供了必要条件,二者相互作用,共同促进和维持生态系统结构与功能稳定^[52]。其中,灌丛化会对植物-土壤反馈调节产生重要影响。本研究发现,土壤 C:P、N:P、蔗糖酶是影响猪毛蒿群落特征的主要因素,且植被高度、盖度、地上生物量、多样性指数和土壤 C:P、N:P、蔗糖酶呈负相关,植被密度和蔗糖酶呈正相关。土壤 C:P 和 N:P 比值反映了土壤中碳、氮、磷元素的相对含量,具有重要的生态意义。C:P 比值过高可能会抑制微生物分解有机物,影响土壤养分循环;而过低则促进分解并释放温室气体。N:P 的变化影响植物生长,过高可能导致磷限制,过低则使氮元素成为限制因子^[53]。本研究表明,灌丛化提高了土壤 C:P 和 N:P 比值,破坏了草本植物体内养分平衡,影响代谢和能量供给,进一步抑制其生长发育。此外,由于草本植物根系较浅,难以与根系发达的灌丛植物竞争深层磷资源,导致草本植物的磷吸收受限,其高度、盖度和地上生物量等群落特征显著下降。这一发现与 Ren 等^[54]关于高寒草原土壤养分主要受到磷限制的研究结果相一致。土壤蔗糖酶活性通过催化蔗糖水解为单糖,提供碳源,促进微生物活动并改善土壤结构,从而影响植物生长^[55]。蔗糖酶活性与草本植物群落特征呈负相关主要由于养分、光照和空间竞争,以及土壤性质变化,灌丛化加剧了灌草对于资源的竞争,抑制草本植物生长。然而,蔗糖酶活性也有利于草本植物种子萌发和幼苗存活,尤其是小型耐荫植物。物种丰富度下降主要源于竞争排斥和微生境改变,而物种多样性降低则与优势种的形成、生态位压缩和资源分配不均有关^[22],导致群落均匀度下降。

综上,土壤因子与植被群落特征之间的关系复杂且相互依存,二者通过养分循环、酶活性和资源竞争等多种机制共同维持生态系统结构与功能。灌丛化通过改变土壤养分和酶活性,显著影响着草本植物的生长发育

及群落多样性。然而,植物-土壤反馈关系不仅受制于局部土壤和植被特征,还受到气候条件、干扰强度和植物种间关系的多重影响。因此,深入研究土壤因子对植被群落动态的调控机制,有助于揭示生态系统响应环境变化的规律,为退化生态系统的修复与管理提供科学依据。

4 结论

本研究通过深入分析不同灌丛化程度对猪毛蒿群落特征和土壤性质的影响,得出以下结论:

(1) 不同灌丛化程度可以促进猪毛蒿群落植物密度增加,但会降低植被高度和盖度,且重度灌丛化不利于地上生物量的积累;

(2) 与未灌丛化样地相比,猪毛蒿群落物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数随灌丛化程度增加呈先下降-后上升-再下降的变化趋势,中度灌丛化样地显著高于其他灌丛化样地;

(3) 随着灌丛化程度增加,土壤含水量降低、容重增加,pH 无显著变化;

(4) 灌丛化促进了土壤有机碳、全氮、全磷的积累,改变了土壤化学计量比,增强了土壤酶活性;

(5) 土壤 C:P、N:P、蔗糖酶是影响猪毛蒿群落特征的主要因素。

综上所述,草地灌丛化在一定程度上影响了猪毛蒿群落特征和土壤特性。因此,在草地恢复和管理过程中,应根据不同灌丛化程度,实施差异化管理策略,尤其在灌丛化较为严重的区域,一方面可以采取合理疏伐或人工干扰等方法控制灌木密度,防治灌丛进一步扩展,从而促进草本植物群落多样性发展;另一方面应加强对土壤生态系统的保护,避免过度开垦,适度控制放牧,以提升土壤质量。同时,未来的研究可以结合遥感技术和生态模型等方法,开展灌丛化草地的长期监测,从而全面评估荒漠草原对灌丛化的响应。

参考文献 (References):

- [1] Van Auken O W. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31: 197-215.
- [2] Marston C, Aplin P, Wilkinson D, Field R, O'Regan H. Scrubbing up: multi-scale investigation of woody encroachment in a southern African savannah. *Remote Sensing*, 2017, 9(5): 419.
- [3] 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.
- [4] Robinson T P, van Klinken R D, Metternicht G. Spatial and temporal rates and patterns of mesquite (*Prosopis* species) invasion in Western Australia. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(3): 175-188.
- [5] 张戴新月, 闫玉春, 张敬敏, 刘扬, 高思岩, 蔡育蓉, 王储, 珠娜. 内蒙古灌丛化草原植物群落特征研究. *测绘通报*, 2021(S2): 206-209.
- [6] 王海燕, 王红梅, 张振杰, 李志丽, 苏荣霞. 宁夏东部典型荒漠草原植物群落与土壤耦合特征. *中国草地学报*, 2024, 46(11): 35-47.
- [7] 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.
- [8] Barbosa da Silva F H, Arieira J, Parolin P, Nunes da Cunha C, Junk W J. Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. *Applied Vegetation Science*, 2016, 19(3): 391-400.
- [9] Lett M S, Knapp A K. Consequences of shrub expansion in mesic grassland: Resource alterations and graminoid responses. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(4): 487-496.
- [10] 郭璞, 解李娜, 满良, 王金龙, 李清芳, 马成仓. 荒漠化草原锦鸡儿属灌丛扩增对牧草产量和植物多样性的影响. *草业科学*, 2019, 36(5): 1215-1223.
- [11] 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.
- [12] 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.
- [13] Howard K S C, Eldridge D J, Soliveres S. Positive effects of shrubs on plant species diversity do not change along a gradient in grazing pressure in an arid shrubland. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(2): 159-168.

- [14] 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: 20-30.
- [15] Zavaleta E S, Kettley L S. Ecosystem change along a woody invasion chronosequence in a California grassland. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66(2): 290-306.
- [16] 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.
- [17] 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.
- [18] 丁颖, 刘小伟, 郭梁, 景煜都, 封俊豪, 梁可, 裴梦婷, 熊千里. 黄土高原草地灌丛化对土壤有机碳、氮磷养分及酶活性的影响. *水土保持通报*, 2024, 44(5): 243-250 (0261).
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 许驭丹, 李帅, 董世魁, 沈豪, 周秉荣, 李甫. 气候变化背景下青藏高原东部猪毛蒿物候的变化规律和影响因素. *生态学报*, 2024, 44(4): 1671-1679.
- [24] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [25] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京: 农业出版社, 1986: 226-369.
- [26] 许世洋, 李雪萍, 李敏权, 漆永红, 汪学苗, 张怡忻, 李建军, 范雨轩. 青藏高原高寒草甸退化对草地群落多样性及土壤特性的影响. *中国草地学报*, 2022, 44(8): 20-27.
- [27] 陈林, 陈高路, 宋乃平, 李学斌, 万红云, 何文强. 宁夏东部荒漠草原猪毛蒿光合特征和水分利用效率对降水变化的响应. *草业学报*, 2022, 31(10): 87-98.
- [28] Pugnaire F I, Armas C, Maestre F T. Positive plant interactions in the Iberian southeast: mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(12): 1310-1320.
- [29] 武昌, 刘志民. 生境破碎化对生物多样性的影响研究综述. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1946-1952.
- [30] 马霞, 吴玲, 刘丹, 马森. 生境破碎对古尔班通古特沙漠南缘骆驼刺种群生物学特性的影响. *生态学报*, 2021, 41(12): 4935-4941.
- [31] 刘庆, 吕振江, 郑文爽, 张银君. 黄河三角洲不同土地利用方式对土壤的改良效应. *土壤通报*, 2011, 42(2): 262-266.
- [32] 吴清莹, 林宇龙, 孙一航, 魏千皓, 刘婧婷, 李雪峰, 崔国文. 根系分泌物对植物生长和土壤养分吸收的影响研究进展. *中国草地学报*, 2021, 43(11): 97-104.
- [33] 魏卫东, 刘育红, 马辉, 李积兰. 三江源区高寒草甸土壤与草地退化关系冗余分析. *生态科学*, 2018, 37(3): 35-43.
- [34] 张瑞红, 蔡文涛, 来利明, 姜联合, 王永吉, 郑元润. 鄂尔多斯高原灌草群落土壤理化性质变化. *草业科学*, 2018, 35(6): 1352-1360.
- [35] 杨梅焕, 曹明明, 朱志梅, 邱海军. 毛乌素沙地东南缘沙漠化过程中土壤理化性质分析. *水土保持通报*, 2010, 30(2): 169-172, 176.
- [36] 邱巡巡, 曹广超, 曹生奎, 张卓, 程梦园, 何启欣, 高斯远, 赵美亮. 祁连山南坡农田土壤碳氮含量垂直分布特征及其影响因素. *水土保持通报*, 2022, 42(3): 366-372.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] 赵亚楠, 杜艳艳, 马彦平, 赵延兵, 周玉蓉, 王红梅. 宁夏东部荒漠草原灌丛引入过程中土壤有机碳变化及其空间格局预测. *应用生态学报*, 2019, 30(6): 1927-1935.
- [40] 代金霞, 姚佳妮, 刘爽, 苏建宇, 张钧杰. 荒漠灌木林土壤 *nifH* 基因丰度及固氮微生物群落组成特征. *北京林业大学学报*, 2024, 46(11): 43-52.
- [41] Ouyang S N, Tian Y Q, Liu Q Y, Zhang L, Sun Y, Xu X L, Liu Y H. Symbiotic nitrogen fixation and interspecific transfer by *Caragana microphylla* in a temperate grassland with 15N dilution technique. *Applied Soil Ecology*, 2016, 108: 221-227.
- [42] 赵楚, 盛茂银, 白义鑫, 刘树西. 喀斯特石漠化地区不同土地利用类型土壤氮磷有效性及其环境影响因子. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1383-1392.
- [43] 梁元也, 范连连, 马学喜, 毛洁菲, 惠婷婷, 李耀明. 新疆北部六种草地类型土壤碳氮磷生态化学计量特征. *干旱区研究*, 2024, 41(10): 1708-1718.
- [44] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global*

- Ecology and Biogeography, 2013, 22(6): 737-749.
- [45] 宋达成, 王理德, 吴昊, 王飞, 王梓璇, 赵赫然. 砭石山不同人工沙棘林土壤酶活性及养分演变特征. 水土保持研究, 2023, 30(5): 162-168, 174.
- [46] 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.
- [47] Maestre F T, Puche M D, Guerrero C, Escudero A. Shrub encroachment does not reduce the activity of some soil enzymes in Mediterranean semiarid grasslands. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(8): 1746-1749.
- [48] 杨媛媛, 陈奇伯, 黎建强, 赵维娜, 刘佩琪. 滇中地区常绿阔叶林土壤酶活性与理化因子通径分析. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(3): 86-91, 128.
- [49] 哈文秀, 周金星, 庞丹波, 关颖慧, 崔明. 岩溶区不同恢复方式下土壤有机碳组分及酶活性研究. 北京林业大学学报, 2019, 41(2): 1-11.
- [50] 蒋永梅, 师尚礼, 田永亮, 卢虎, 李海云, 李建宏, 兰晓君, 姚拓. 高寒草地不同退化程度下土壤微生物及土壤酶活性变化特征. 水土保持学报, 2017, 31(3): 244-249.
- [51] Akinyemi D S, Zhu Y K, Zhao M Y, Zhang P J, Shen H H, Fang J Y. Response of soil extracellular enzyme activity to experimental precipitation in a shrub-encroached grassland in Inner Mongolia. Global Ecology and Conservation, 2020, 23: e01175.
- [52] 刘燕萍, 马驰, 莫保儒, 蔡国军, 薛睿. 柠条人工林下草本植被特征与土壤特性相关性研究. 草地学报, 2020, 28(2): 468-473.
- [53] 王嘉瑞, 周俊菊, 朱国锋. 中国土壤碳氮磷及生态化学计量研究综述. 生态学杂志, 2024, 43(8): 2493-2501.
- [54] Ren Z W, Li Q, Chu C J, Zhao L Q, Zhang J Q, Ai D, 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.
- [55] 张玉林, 陆永兴, 尹本丰, 李永刚, 周晓兵, 张元明. 模拟降雨变化对古尔班通古特沙漠土壤养分及酶活性的影响. 生态学报, 2022, 42(5): 1739-1749.