



宁夏云雾山典型草原灌丛化过程中 植被和土壤演变特征

姬秀云¹, 李美慧², 拓行行², 李 伟^{3*}

(1 宁夏云雾山国家级自然保护区管理局, 宁夏固原 756000; 2 西北农林科技大学 草业与草原学院, 陕西杨凌 712100; 3 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘 要: 干旱半干旱区灌木、半灌木等木本植物的分布面积持续增加(灌丛化)显著改变了原有植被景观及生态过程, 但缺乏对长期封育过程中灌木物种取代草本物种进而影响草地群落组成、结构和功能的研究。为揭示长期封育措施下典型草原灌丛化特征及地上/地下植物群落的响应规律, 研究通过对宁夏云雾山典型草原同一封育草地不同时间(2010 年、2016 年、2021 年)植物群落(物种重要值、丰富度、多样性和生物量)和土壤特性(土壤容重、土壤水分及储水量、养分、pH)的定点观测, 探讨了长期封育过程中灌木物种矮脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*)驱动的植被和土壤特性变化。结果表明, (1)灌木矮脚锦鸡儿已经取代草本植物成为封育草地的优势种, 群落中灌木生物量、总生物量以及盖度、高度显著增加, 但对植物密度的影响较小; (2)灌丛化过程中草地群落 Patrick 丰富度指数、Simpson 优势度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数显著降低, 而 Pielou 均匀度指数显著增加; (3)灌丛化引起土壤深层(60—100 cm)容重显著增大, 土层储水量随土层深度的增加呈先减少后增加的趋势; (4)灌丛化使得土壤有机碳含量在浅层(0—60 cm)显著增大; 土壤全氮含量在深层(60—100 cm)显著增大; 土壤全磷含量在各土层都显著增加。研究发现, 草地灌丛化改变了群落地上-地下过程, 且植被和土壤的响应可能存在不同步性。研究结果可为群落演替和草地稳态理论以及灌丛化草地的适应性和可持续管理提供一定的理论和实践支撑。

关键词: 矮脚锦鸡儿; 灌丛化; 长期封育; 群落结构; 土壤养分

中图分类号: S812; S153

文献标志码: A

Characteristics of Vegetation and Soil in the Process of Shrubbery in Typical Steppe of Yunwu Mountain, Ningxia

Ji Xiuyun¹, Li Meihui², Tuo Hanghang², Li Wei^{3*}

(1 Administration Bureau of Yunwu Mountain National Nature Reserve, Guyuan, Ningxia 756000 China; 2 College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The distribution area of shrubs or subshrubs continues to increase in arid and semi-arid areas (shrub encroachment), which could significantly change the original vegetation landscape and ecological process, but there was a lack of research on shrub species replacing herbaceous species in the long-term enclosure process, which affected the composition, structure and function of grassland communities. In order to reveal the response characteristics of enclosed grassland vegetation and soil to shrub encroachment,

收稿日期: 2023-02-27; 修改稿收到日期: 2023-09-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(42277464); 国家重点研发计划项目(2022YFF1302805)

作者简介: 姬秀云(1964—), 男, 高级畜牧师, 主要从事草地资源管理研究。E-mail: gyjixiuyun@163.com

* 通信作者: 李 伟, 博士, 副研究员, 主要从事草地生态理论和技术研究。E-mail: liwei2013@nwsuaf.edu.cn

authors investigated the response of long-term enclosed grassland vegetation and soil characteristics to *Caragana brachypoda* encroachment by site observation of plant community (species importance value, richness, diversity and biomass) and soil characteristics (soil moisture, nutrients, pH) at different times (2010, 2016 and 2021) in the same enclosed grassland in semi-arid loess area. The results showed that, (1) *Caragana brachypoda* had replaced herbaceous plants as the dominant species of enclosed grassland. The shrub biomass and total biomass and the coverage and height increased significantly, while the community density was less affected. (2) The Patrick richness index, Simpson diversity index and Shannon-Wiener diversity index of grassland community were significantly decreased, while the Pielou evenness index was significantly increased due to the encroachment of *Caragana brachypoda*. (3) Shrub encroachment caused a significant increase in soil bulk density in the deep layer (60–100 cm), and the soil water storage showed a trend of first decreasing and then increasing with the increase of soil depth. (4) Shrub encroachment significantly increased the soil organic carbon content in the shallow layer (0–60 cm); the total nitrogen content had a significant increase in the deep layer (60–100 cm); and the total phosphorus content in each soil layer was significantly increased. The results showed that shrub encroachment changed the aboveground-underground process of grassland community, and the response of vegetation and soil might be inconsistent. This research results could provide theoretical and practical support for community succession and grassland steady-state theory, as well as the adaptability and sustainable management of shrub-encroached grasslands.

Key words: *Caragana brachypoda*; shrub encroachment; long-term enclosure; community structure; soil nutrients

灌木化(灌木扩张)指在干旱半干旱区天然草地中草本植物逐渐被原有木本植物所取代,木本植物在群落中的密度、盖度及生物量等逐渐增大的现象^[1]。干旱、全球变暖、降水改变、CO₂ 浓度的升高、过度放牧和火烧等均能引起灌木化的发生^[2]。全球的草地生态系统中 10%~20% 的干旱和半干旱草地已经发生了灌木化,北美灌木化草地面积达 3.3 亿 hm²,南非约有 1 300 万 hm² 的稀树草原发生了灌木化^[3]。在中国,青藏高原地区从 1990 年至 2009 年至少有 39% 的高寒草甸转化为高寒灌木^[4];内蒙古地区已有超过 510 万 hm² 的草原受到锦鸡儿属灌木入侵的影响^[5]。灌木化能够显著改变植被特性(组成、多样性和生产力等)^[6-7],土壤特性(土壤 C、N、P 和土壤呼吸等)^[8-9] 以及土壤微生物群落结构和多样性^[10-11]。天然草地的灌木化严重制约了草地生态产品的供给和服务功能,并影响区域社会经济的可持续发展^[12-14]。但也有研究表明,天然草地中的灌木化对生态系统可产生积极作用,比如有利于土壤水分的下渗,增加生态系统水分储存、养分的转化功能以及增加生产力和碳的固定^[15-16]。因此,深入研究草地灌木化过程中生态系统结构和功能的影响,对准确预测灌木化的发生和发展过程以及干旱半干旱区天然草地的管理有重要的理论和实践意义。

有研究表明,围栏封育可有效降低食草动物对

草地的啃食和破坏,有利于草地的稳定及生产力的自然恢复,被认为是恢复退化草地最简单易行的方法^[17]。但也有研究表明,长期围封可能引起物种组成改变,降低物种多样性和土壤固碳能力,不利于草地生态系统生态和生产功能的发挥^[18-19]。尽管灌木化在全球干旱半干旱区的天然草地已普遍发生,且形成了一种新的植被景观^[12-13],国内外学者也对灌木化的过程和机制进行了较为深入的研究^[5,20-21],但关于长期围栏封育导致草地发生灌木化的研究还相对较少。其次,在群落演替研究方法上常以空间尺度代替时间尺度^[22-23],对固定样地长时间动态观测的研究较少,且不同的演替序列之前的土地利用历史和环境背景并不完全一致,因此以空间换时间的方法并不能揭示群落真正的演替轨迹,得到的结果也可能存在偏差^[24-25]。此外,灌木化可能会引起草地生态系统的地上-地下过程发生联动效应,但目前主要集中在对地上部分或地下部分单一层面的研究^[2,22],而对灌木化驱动的植被和土壤变化进行整体性考虑的研究较少,在半干旱黄土区典型草地的相关研究更是少见。

鉴于此,试验以宁夏云雾山典型草原为研究对象,系统分析了不同时间(2010 年、2016 年和 2021 年)灌木化草地的植被和土壤响应特征,旨在为黄土高原长期封育草地灌木化的准确预测和控制以及后续适应性和可持续管理提供参考依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于西北农林科技大学宁夏云雾山草原生态系统国家长期科研基地(106°24′—106°28′E, 36°13′—36°19′N),其海拔高度为 1 800~2 150 m, 该区域属于中温带半干旱气候,年平均温为 7.01℃,年平均日照时间为 2 300~2 500 h,年平均降水量为 425.5 mm,降水季节分配不均,全年 60%~75%的降水集中在 6—9 月,土壤类型为山地灰褐土和黑垆土,其 pH 值为 7.9~8.2^[26]。植被属温带典型草原,草本植物优势种和建群种主要有本氏针茅(*Stipa bungeana*)、大针茅(*S. grandis*)、甘青针茅(*S. przewalskyi*)和冷蒿(*Artemisia frigida*),伴生种以猪毛蒿(*A. scoparis*)、干生苔草(*Carex aridula*)和星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)为主^[27]。灌木植物主要为矮脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*),半灌木植物主要为白莲蒿(*A. sacrorum*)。近年来,在长期封育草地发现有灌丛化现象,灌木矮脚锦鸡儿和半灌木白莲蒿呈团块状散布在草地上,且分布面积呈现逐年增大的趋势^[28-29]。

1.2 试验设计

试验以宁夏云雾山草原生态系统国家长期科研基地的长期定位观测样地为研究对象,于 2010 年 4 月底在定位观测样地内随机设置 15 个 20 m×10 m 的小区,小区之间至少相距 50 m,每个小区分成两部分:一部分长×宽为 10 m×8 m,用于植被调查和土壤采样;另一部分长×宽为 12 m×10 m,用于植物个体采样。

1.3 研究方法

1.3.1 样品采集与测定

分别于 2010 年 8 月中旬、2016 年 8 月中旬和 2021 年 8 月中旬,在每个定位小区的 10 m×8 m (长×宽)部分,随机选取 3 个 1 m×1 m 的样方进行地上植被调查,为避免边缘效应,样方距边缘的距离大于 0.5 m^[29]。调查内容包括群落总盖度、高度以及各物种的植株高度、密度以及盖度。将样方中所有植物按种分类,对地上部分进行地面刈割,按物种装入纸袋封袋编号,在 65℃条件下将物种地上部分烘干至恒重,称其干重,所有物种干重之和即为群落地上总生物量。此外,将地上植物按功能群分为禾本科(Gramineae)、菊科(Asteraceae)、豆科(Leguminous)和杂类草(forbs)4 类。

在每个样方处清理地表凋落物(地上植物已采

集)后,在样地中随机挖出 1 个深度为 100 cm,长度和宽度均为 50 cm 的土壤剖面,用容积为 100 cm³ 的环刀按照土层深度 0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm、60—80 cm 和 80—100 cm 自上而下采集 5 层土壤样品,每层取 3 环刀原状土,装入已知质量的铝盒中,用于土壤容重测样,再用直径 5 cm 土钻取 0—100 cm 土层的土壤样品,每 20 cm 为一层,每层 3 个重复,同层混合为 1 份土壤样品。每份土壤样品分为两部分:一份用于测定土壤含水量;另一份用于测定土壤化学性质。土壤含水量和土壤容重测定采用经典烘干法(105℃,12 h),其余土壤样品带回实验室置于阴凉处,自然风干后依次过 2 mm 和 0.25 mm 筛。过 2 mm 筛后部分样品采用 pH 计测定土壤 pH 值;过 0.25 mm 筛后样品用于分析土壤有机质、全氮和全磷等指标。土壤有机碳(SOC)测定采用重铬酸钾-浓硫酸外加热法,其中重铬酸钾 0.8 mol/L、硫酸亚铁 0.2 mol/L;全氮(TN)测定选用半微量开氏法,浓硫酸消煮时加固体催化剂催化;全磷(TP)通过高氯酸-硫酸消煮后钼锑抗比色法测定^[30]。

1.3.2 数据处理及分析

计算样方内的 α 多样性^[20] (包括 Patrick 丰富度指数、Simpson 优势度指数,Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数),计算过程中选用植株相对高度、相对盖度、相对密度和相对生物量作为计算重要值^[31] 的指标。统计分析采用 R 软件完成,统计检验的概率显著性水平为 $P=0.05$ 。为反映土壤储水量^[32] 的大小,以 5 个层次分别进行计算,计算公式为:

$$Q=dhc \tag{1}$$

式中: Q 为某土层储水量(mm),反映的是某土层单位面积内储水折合的高度; d 为土壤平均容重(g/cm³); h 为土层厚度(mm); c 为土层平均含水率。

2 结果与分析

2.1 灌丛化草地群落组成结构和生物量变化

12 年的演替过程中,灌木矮脚锦鸡儿已逐渐取代了草本植物本氏针茅成为群落的优势种。2010 年封育草地地上植物共有 32 种,2016 年有 35 种,2021 有 25 种(表 1)。12 年内新增物种只有 3 种,主要是菊科和杂类草的一些低矮植物猪毛蒿、虻果芥(*Torularia humilis*)和牻牛儿苗(*Erodium stephanianum* Willd.)。而消失物种则高达 10 种,除豆科植物物种数未发生变化,其余功能群物种均有减少,其中杂类草和禾本科物种减少最为明显。

2010 年时,本氏针茅的重要值最高,为 0.216 8,其次是披碱草(*Elymus dahuricus*),为 0.102 3;2021 年时,灌木矮脚锦鸡儿的重要值最高,达到 0.326 2,其次是白莲蒿,为 0.192 1。而披碱草、赖草(*Ley-*

mus secalinus)、茅香(*Anthoxanthum nitens*)、北方还阳参(*Crepis crocea*)、飞廉(*Carduus acanthoides*)、细叶沙参(*Adenophora capillaris*)等物种从群落中彻底消失。

表 1 不同封育年限草地物种重要值变化

Table 1 Changes of important value of grassland species in different enclosed years

功能群 Functional group	物种 Species	封育年份 Enclosed year			重要值变化 Change of importance value
		2010	2016	2021	
禾本科 Gramineae	本氏针茅 <i>S. bungeana</i>	0.216 8	0.168 9	0.124 8	—
	甘青针茅 <i>S. przewalskyi</i>	0.097 5	0.102 3	0.162 0	+
	大针茅 <i>S. grandis</i>	0.096 3	0.046 8	0.015 0	—
	硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	0.021 2	0.023 4	0.029 8	+
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.075 9	0.043 4	0.034 7	—
	苔草 <i>Carex tristachya</i>	0.058 4	0.036 4	0.013 4	—
	披碱草 <i>E. dahuricus</i>	0.102 3	0.064 8	/	—
	赖草 <i>L. secalinus</i>	0.064 3	0.039 8	/	—
	茅香 <i>A. nitens</i>	0.043 2	0.012 3	/	—
菊科 Asteraceae	猪毛蒿 <i>A. scoparia</i>	/	0.009 0	0.013 0	+
	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	0.098 1	0.069 7	0.043 2	—
	白莲蒿 <i>A. sacrorum</i>	0.091 2	0.126 7	0.192 1	+
	翼茎风毛菊 <i>Saussurea japonica</i>	0.035 9	0.012 7	0.004 9	—
	甘菊 <i>Chrysanthemum lavandulifolium</i>	0.066 3	0.021 9	0.003 2	—
	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	0.043 2	0.017 8	0.021 8	—
	北方还阳参 <i>C. crocea</i>	0.064 3	0.014 7	/	—
杂类草 Forbs	飞廉 <i>C. acanthoides</i>	0.024 2	0.021 1	/	—
	蜆果芥 <i>T. humilis</i>	/	0.013 4	0.014 3	+
	牻牛儿苗 <i>E. stephanianum</i>	/	0.002 1	0.003 5	+
	西藏点地梅 <i>Androsace mariae</i>	0.006 3	0.010 3	0.024 8	+
	二裂委陵菜 <i>P. bifurca</i>	0.057 9	0.058 9	0.062 1	+
	星毛委陵菜 <i>P. acaulis</i>	0.003 8	0.004 1	0.004 7	+
	多毛并头黄芩 <i>Scutellaria scordifolia</i>	0.028 9	0.019 9	0.012 0	—
	百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	0.060 1	0.032 8	0.003 7	—
	裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>	0.024 1	0.019 7	0.017 0	—
	长柱沙参 <i>A. stenanthina</i>	0.034 2	0.027 2	0.017 3	—
	猪毛菜 <i>Salsola collin</i>	0.030 5	0.039 9	0.044 0	+
	蓬子菜 <i>Galium verum</i>	0.092 0	0.056 6	0.023 6	—
	细叶沙参 <i>A. capillaris</i>	0.050 1	0.015 4	/	—
	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	0.021 2	0.011 5	/	—
	白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0.021 1	0.001 9	/	—
	多茎委陵菜 <i>P. multicaulis</i>	0.026 9	0.010 1	/	—
	迷果芹 <i>Sphallerocarpus gracilis</i>	0.031 9	0.009 5	/	—
豆科 Leguminosae	花苜蓿 <i>Medicago ruthenica</i>	0.038 9	0.015 8	0.004 8	—
	矮脚锦鸡儿 <i>C. brachypoda</i>	0.009 3	0.108 5	0.326 2	+

注: / 代表物种不存在; + 表示物种重要值增加, — 表示物种重要值减少。

Note: / means the species does not exist. + indicates an increase in species importance, and — indicates a decrease in species importance.

12 年的演替过程中,灌木生物量和总地上生物量显著增加($P<0.05$)。样地中灌木的生物量占比由原来的 10.60% 提高至 69.52%,地上总生物量也显著增加($P<0.05$),说明矮脚锦鸡儿扩张对地上

生物量有显著影响。此外,群落高度和总盖度都显著增大($P<0.05$),而密度虽有降低,但并不显著(表 2)。

2.2 灌丛化草地群落物种多样性变化

随着矮脚锦鸡儿种群不断扩大,草地群落的 α 多样性均有显著变化($P<0.05$)。群落 Patrick 丰富度指数、Simpson 优势度指数,Shannon-Wiener 多样性指数在 12 年内都有不同程度降低。Shannon-Wiener 多样性指数的变化幅度最大,降低了 50.6%; Patrick 丰富度指数与 Simpson 优势度指数变化幅度相似,分别降低了 16.9%和 14.5%;Pielou 均匀度

指数显著提高了 61.1%(表 3)。以上结果表明,随着灌木扩张,群落类型由高丰富度低均匀度型转为低丰富度高均匀度型。

2.3 灌丛化草地土壤物理特性变化

天然草地灌丛化并未引起土壤容重的显著变化,但同一年份土壤深层(60—100 cm)容重显著增大($P<0.05$)。

土壤含水量随着土层深度增加呈下降趋势,灌丛化引起 0—60 cm 土层土壤含水量降低,而 60—100 cm 土层土壤含水量增大,但都不显著($P>0.05$)(表 4)。

表 2 不同封育年限地上植被特征变化

Table 2 Changes of aboveground vegetation characteristics in different enclosed years

封育年份 Enclosed year	盖度 Cover/%	高度 Height/cm	密度 Density/(number/m ²)	总生物量 Total biomass/(g/m ²)	灌木生物量 Shrub biomass/(g/m ²)
2010	84.23±1.83b	47.28±11.13c	482.83±28.36a	115.37±4.82c	12.23±1.49c
2016	87.56±1.53b	59.78±10.22b	467.44±19.71a	269.45±17.23b	124.33±12.67b
2021	95.47±2.95a	78.89±9.83a	432.47±46.45a	462.35±15.23a	321.43±24.12a

注:同列不同小写字母表示封育年份间差异达 5%显著水平。下同。
Note: Different lowercase letters within same column indicate significant difference between encolosed years at 0.05 level. The same as below.

表 3 不同封育年限物种多样性变化

Table 3 Changes in species diversity in different enclosed years

封育年份 Enclosed year	物种丰富度 Patrick index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Patrick 指数 Patrick index
2010	12.46±2.37a	2.67±0.05a	0.83±0.08a	0.14±0.01c
2016	11.89±1.39a	1.97±0.11b	0.79±0.06a	0.21±0.02b
2021	9.47±1.38b	1.32±0.25c	0.71±0.05b	0.29±0.07a

表 4 不同封育年限土壤物理特性变化

Table 4 Changes in soil physical properties under different enclosed years

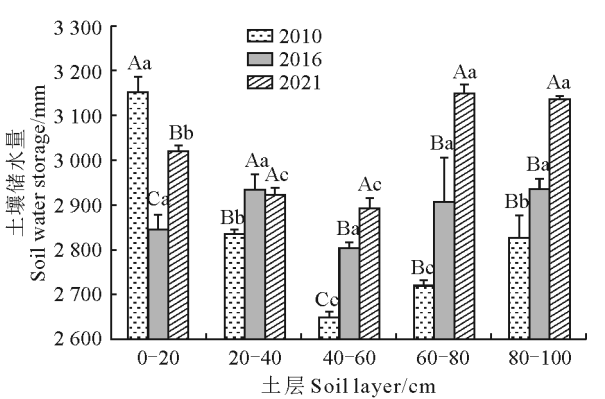
土壤物理特性 Soil physical property	土层深度 Soil layer/cm	封育年份 Enclosed year		
		2010	2016	2021
土壤容重 Soil bulk density (/g/cm ³)	0—20	0.93±0.01Aa	0.94±0.11Aa	0.95±0.03Aa
	20—40	0.92±0.02Aa	0.96±0.03Aa	0.98±0.08Aa
	40—60	0.93±0.04Aa	0.99±0.11Aa	1.01±0.06Aa
	60—80	1.04±0.07Ab	1.14±0.07Ab	1.19±0.08Ab
	80—100	1.17±0.10Ab	1.16±0.13Ab	1.23±0.11Ab
土壤含水量 Soil moisture/%	0—20	16.87±0.62Aa	15.23±0.66Aa	15.86±1.38Aa
	20—40	15.45±0.49Aa	15.23±0.55Aa	14.89±0.46Aa
	40—60	14.35±0.78Aa	14.27±0.66Aa	14.13±0.45Aa
	60—80	13.13±0.33Ab	13.27±0.44Ab	13.34±0.67Ab
	80—100	12.17±0.56Ab	12.66±0.49Ab	12.81±0.55Ab

注:同列不同小写字母表示土层间差异达 0.05 显著水平;同行不同大写字母表示同一土层不同年份间差异达 0.05 显著水平。下同。
Note: Different lowercase letters within same column indicate significant difference between soil layers at 0.05 level; different capital letters indicate significant difference between different years in the same soil layers at 0.05 level. The same as below.

从各土层储水量来看,除 0—20 cm 土层的储水量由 3 137.82 mm 减少至 3 013.4 mm 外,其余土层(20—100 cm)的储水量均有所增加,其中 40—100 cm 土层的增幅较大(图 1)。

2.4 灌丛化草地土壤化学特性变化

灌丛化草地土壤有机碳含量在土壤浅层(0—60 cm)、全磷含量在整个土壤剖面(0—100 cm)显著增大($P<0.05$),而全氮含量和 pH 无显著变化。同一土层土壤有机碳含量显著增加,尤其是 0—20 cm、20—40 cm 和 40—60 cm 3 个土层分别显著提高了 25%、32%和 38%;同一土层土壤的全氮含量无显著差异,但整体上呈下降趋势;同一土层的土壤全磷含量呈显著增加,5 个土层分别提高了 79%、76%、78%、75%和 73%。土壤 pH 随灌木扩张并无显著变化,呈较稳定的弱碱性。结果表明,矮脚锦鸡儿扩张对土壤全磷的影响较大,对土壤有机碳的影响主要集中在 0—60 cm,而对土壤全氮和土壤 pH 的影响较小(表 5)。



同期不同小写字母表示不同土层间差异达 5%显著水平;同一土层不同大写字母表示不同年份间差异达 5%显著水平。

图 1 不同封育年限土壤储水量均值变化
Different lowercase letters in the same year indicate significant difference between different soil layer at 0.05 level; different capital letters in the same soil layer indicate significant difference between different years at 0.05 level.

Fig. 1 Changes in the mean value of soil water storage for different enclosure years

表 5 不同封育年限土壤化学特性变化

Table 5 Changes in soil chemical properties different enclosed years

土壤化学特性 Soil chemical property	土层深度 Soil layer/cm	封育年份 Enclosed year		
		2010	2016	2021
有机碳含量(SOC) Soil organic carbon /(g/kg)	0—20	19.98±1.40Bb	20.35±1.72Bb	23.17±1.33Aa
	20—40	17.11±1.02Bb	18.14±1.14Bb	21.48±1.51Aa
	40—60	13.62±0.48Cb	15.98±0.56Bb	18.23±1.66Aa
	60—80	13.10±0.47Aa	13.35±1.65Aa	14.41±1.33Aa
	80—100	12.99±0.32Aa	12.46±1.53Aa	12.01±0.42Aa
全氮含量(TN) Total nitrogen /(g/kg)	0—20	2.72±0.17Aa	2.54±1.13Aa	2.63±0.10Aa
	20—40	2.32±0.18Aa	2.12±0.69Aa	2.08±0.10Aa
	40—60	1.96±0.32Aa	1.90±0.27Aa	1.94±0.06Aa
	60—80	1.68±0.22Ab	1.60±0.35Ab	1.47±0.05Ab
	80—100	1.50±0.33Ab	1.49±0.33Ab	1.41±0.05Ab
全磷含量(TP) Total phosphorus /(g/kg)	0—20	0.22±0.03Ca	0.50±0.27Ba	0.87±0.04Aa
	20—40	0.25±0.03Ca	0.45±0.13Ba	0.80±0.04Aa
	40—60	0.21±0.02Ba	0.36±0.07Ba	0.83±0.05Aa
	60—80	0.25±0.05Ca	0.50±0.10Ba	0.78±0.04Aa
	80—100	0.24±0.05Ba	0.34±0.02Ba	0.70±0.08Aa
土壤 pH Soil pH	0—20	8.13±0.32Aa	8.22±0.12Aa	7.98±0.21Aa
	20—40	8.17±0.38Aa	8.12±0.27Aa	8.14±0.18Aa
	40—60	8.23±0.24Aa	8.21±0.25Aa	8.18±0.23Aa
	60—80	8.31±0.37Aa	8.19±0.35Aa	8.21±0.32Aa
	80—100	8.39±0.12Aa	8.22±0.46Aa	8.19±0.14Aa

3 讨论

当群落中的优势物种由草本植物转变为灌木植物后,原生态系统的结构、功能和过程显著改变^[6-7,9,33]。本研究结果表明,灌丛化过程中,灌木矮脚锦鸡儿已经取代了草本植物成为封育草地的优势种,形成了新的灌-草植被景观,引起了地上植被特征和地下土壤理化性质的改变。

灌木扩张改变了草地群落的物种组成、结构和多样性。在长期封育过程中,草地优势种发生转移,由原来的草本植物本氏针茅转变为矮脚锦鸡儿等灌木植物。与矮脚锦鸡儿相比,白莲蒿作为半灌木状根蘖型草本植物,其根系不发达,主要分布在垂直 0—10 cm 范围内,根蘖性很强^[34-35],但其竞争优势较草本植物强,重要值显著增大。而灌木矮脚锦鸡儿的主根粗壮,其小根和细根主要分布在较深土层^[36],其生态效应更大,故本文以矮脚锦鸡儿作为驱动草地灌丛化的主要物种。根据 D'Odorico 等提出的灌木入侵阶段理论,可以判定矮脚锦鸡儿已在 2021 年的草地群落中定居^[37],并与其他草本植物竞争草地中的有限资源(光照、温度、水分和养分等)。灌丛化引起封育草地地上总生物量增加,这与 Zhou 等^[5]、彭海英等^[20]、安琪琪等^[28]、单贵莲等^[38]、郭璞等^[39]的结果相近。天然草地发生灌丛化后,群落的总盖度和高度均增大,而群落的物种丰富度与多样性指数均有降低,但群落均匀度显著提高,这与于露等^[40]、班嘉蔚等^[41]的结果不同。矮脚锦鸡儿作为豆科植物,其根瘤具有较强的固氮作用,可使灌丛斑块冠层下方的土壤肥力高于草地斑块,形成“沃岛”^[42-43],进而提升周围土壤的水分和养分,使群落地上总生物量大幅增加。根据 Ryel 等^[44]提出的“资源库假说”(resource pool hypothesis),植物在区域小环境内争夺土壤养分以及水分等资源时,土壤浅层资源库首先被消耗,根系较浅的一年生草本或多年生草本植物会很快死亡或衰老,而根系发达的灌木则利用土壤深层的维持库维持其正常的生理活动存活^[45-46],因此深根系的矮脚锦鸡儿相比 2010 年草地建群种浅根系的草本植物本氏针茅具有更强的忍耐力和竞争力,能得到更好的生长发育,故灌木植物的生物量显著增加,草本物种数和生物量均减少。此外,相比其他灌木,矮脚锦鸡儿较低矮且冠幅较小^[47],郁闭度不高,对于其他植物产生的“生态位互补”效应不显著,因此即使群落物种丰富度降低,但仍出现了一些新的草本物种。整

体来看,灌木扩张驱动草地群落类型转为低丰富度高均匀度型的灌-草复合型生态系统。

灌丛化可导致深层(60—100 cm)土壤容重显著增加,而浅层(0—60 cm)土壤容重无显著变化,这表明土壤容重只在地下深层区域对灌木扩张有响应,而土壤含水量整体上无显著差异。除 0—20 cm 土层外,其余土层储水量皆随灌丛化过程呈上升趋势,且土层储水量随土层深度增加呈先减少再增加趋势,并于 40—60 cm 层达到最低值,这与于露等人^[40]的研究结果相似。根据 Walter^[48]提出的“两层假说”(two-layer hypothesis),植物根系处于不同的生态位,利用着不同深度的水资源,草本植物的根系主要分布在土壤表层,主要吸收土壤浅层的水,而灌木的根系主要分布在土壤深层,主要吸收深层的水,所以二者互不干涉,Dodd 等^[49]和 Germino 等^[50]的野外观测实验也证实了这一点,这可能是浅层土壤容重和含水量无显著差异的原因。其次,植物根系的生长发育会改变土壤的孔隙,使相对互通的大孔隙增多,土壤入渗率上升^[51],且灌木根系最深能到达 40—60 cm 土层,因此土壤储水量在浅层 0—60 cm 递减,在深层 60—100 cm 递增。本研究结果表明灌木入侵导致地上植被盖度降低,而盖度大小会对地表水分蒸发产生影响^[52-53],故在灌木入侵后地表裸露导致降雨后水分蒸发强烈以及地表径流增大,因此 0—20 cm 土层的土壤储水量相对较低。

灌丛化使得土壤有机碳含量在浅层(0—60 cm)显著增大,这与 Li 等^[54]和赵亚楠等^[55]的研究结果相似,草地中的大部分植物为浅根系,养分循环和累积主要集中在较浅土层进行,这可能是只有浅层土的土壤有机碳对于灌丛化有积极响应的原因。土壤的全氮含量无显著差异变化,也与李小军等^[56]和 Mccarron 等^[21]的研究结果相近,但土壤氮不仅受土壤母质的影响,还受凋落物分解及植物根系输入的影响^[57],仅从矮脚锦鸡儿的入侵角度来考虑,还不足以明确土壤全氮的变化。随着矮脚锦鸡儿的扩张,草地土壤全磷的含量上升,这与熊炳桥等人^[58]的研究结果相似;土壤磷含量主要受到渗透率^[59]和“沃岛”效应、土壤酶含量与活性以及禁牧措施等的影响。随着灌木入侵,土壤渗透率增大,使得土壤磷含量显著上升,并且在群落演替中,灌木逐渐取得优势地位,草本植物凋亡后其养分被灌木所利用,而灌木依赖自身范围广、深度大的根系活动从周边区域吸收磷元素,进而使得磷元素在灌木根系附

近富集,根系分泌物及脱落物也会使得土壤磷含量显著上升^[60]。其次,灌丛化会引起土壤团聚体中磷酸酶和蛋白酶含量与活性降低^[61],这导致土壤中含磷有机体分解缓慢,也会使得土壤磷含量升高。另外,禁牧措施也有效减少了生态系统中土壤磷元素的输出,使得土壤中磷元素能够得到积累,这与顾振宽等人^[62]的研究结果相似。

近期的一些研究表明,围栏封育可以引起草地灌丛化,如董珂等^[23]、鞠晓峰^[63]、王凌菲等^[64]研究均发现封育处理可使灌木、半灌木功能群地上生物量持续增长,封育群落呈灌丛化趋势明显。本研究也通过阐述封育条件下灌木扩张对群落组成结构和

生物量和土壤特性这一系列问题的影响,也从侧面说明了这一成因。对于灌丛化对草地生态系统的长远影响,有观点认为灌丛化导致群落结构单一化和土壤水分养分的流失,这会加速草地退化的进程;也有观点认为灌丛化一定程度上可以防止和减缓草地退化,而本研究结果更倾向于第二种观点,草地群落会逐渐趋于另一种稳态(草本态-灌木态)。此外,生态系统具有一定的自我恢复和调节能力,灌草系统内部的植物间相互作用(竞争、正相互作用和中性作用)也会随外界环境以及生境的变化进行自我调整^[65]。因此,未来研究需要持续关注灌-草以及草-草之间的相互作用。

参考文献:

- [1] VAN AUKEN O W. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands[J]. *Journal of Environmental Management*, 2009, **90**(10): 2 931-2 942.
- [2] 闫宝龙, 吕世杰, 王忠武, 等. 草地灌丛化成因及其对生态系统的影响研究进展[J]. 中国草地学报, 2019, **41**(2): 95-101.
YAN B L, LV S J, WANG Z W, *et al.* The advance of shrub encroachment in grassland and its impact on ecosystem[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, **41**(2): 95-101.
- [3] 王迎新, 陈先江, 娄珊宁, 等. 草原灌丛化入侵: 过程、机制和效应[J]. 草业学报, 2018, **27**(5): 219-227.
WANG Y X, CHEN X J, LOU S N, *et al.* Woody-plant encroachment in grasslands: A review of mechanisms and after-effects[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, **27**(5): 219-227.
- [4] BRANDT J S, HAYNES M A, KUEMMERLE T, *et al.* Regime shift on the roof of the world: Alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas[J]. *Biological Conservation*, 2013, **158**: 116-127.
- [5] ZHOU L H, SHEN H H, CHEN L Y, *et al.* Species richness and composition of shrub-encroached grasslands in relation to environmental factors in Northern China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, **12**(1): 56-66.
- [6] KNAPP A K, BRIGGS J M, COLLINS S L, *et al.* Shrub encroachment in North American grasslands: Shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs[J]. *Global Change Biology*, 2008, **14**(3): 615-623.
- [7] HUNTER J T. Complexities of shrub encroachment: Are shrubs important for the maintenance of diversity in *Themeda*-dominated assemblages on coastal headlands in eastern Australia? [J]. *Journal of Coastal Conservation*, 2018, **22**(4): 667-677.
- [8] CABLE J M, BARRON-GAFFORD G A, OGLE K, *et al.* Shrub encroachment alters sensitivity of soil respiration to temperature and moisture[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, **117**(G1): G01001.
- [9] THOMAS A D, ELLIOTT D R, DOUGILL A J, *et al.* The influence of trees, shrubs, and grasses on microclimate, soil carbon, nitrogen, and CO₂ efflux: Potential implications of shrub encroachment for Kalahari rangelands[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, **29**(5): 1 306-1 316.
- [10] CHANDREGOWDA M H, MURTHY K, BAGCHI S. Woody shrubs increase soil microbial functions and multifunctionality in a tropical semi-arid grazing ecosystem[J]. *Journal of Arid Environments*, 2018, **155**: 65-72.
- [11] XIANG X J, GIBBONS S M, LI H, *et al.* Shrub encroachment is associated with changes in soil bacterial community composition in a temperate grassland ecosystem[J]. *Plant and Soil*, 2018, **425**(1): 539-551.
- [12] 陈蕾伊, 沈海花, 方精云. 灌丛化草原: 1种新的植被景观[J]. 自然杂志, 2014, **36**(6): 391-396.
CHEN L Y, SHEN H H, FANG J Y. Shrub-encroached grassland: A new vegetation type[J]. *Chinese Journal of Nature*, 2014, **36**(6): 391-396.
- [13] 高 琼, 刘 婷. 干旱半干旱区草原灌丛化的原因及影响: 争议与进展[J]. 干旱区地理, 2015, **38**(6): 1 202-1 212.
GAO Q, LIU T. Causes and consequences of shrub encroachment in arid and semiarid region: A disputable issue[J]. *Arid Land Geography*, 2015, **38**(6): 1 202-1 212.
- [14] KANG L, HAN X G, ZHANG Z B, *et al.* Grassland ecosystems in China: Review of current knowledge and research advancement[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2007, **362**(1 482): 997-1 008.

[15] BARGER N, ARCHER S, CAMPBELL J, *et al.* Woody plant proliferation in North American drylands: A synthesis of impacts on ecosystem carbon balance[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2011, **116**: G00K07.

[16] ELDRIDGE D J, BOWKER M A, MAESTRE F T, *et al.* Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis[J]. *Ecology Letters*, 2011, **14**(7): 709-722.

[17] YAN Y, LU X Y. Is grazing exclusion effective in restoring vegetation in degraded alpine grasslands in Tibet, China? [J]. *PeerJ*, 2015, **3**: e1020.

[18] ZHANG C, LIU G B, SONG Z L, *et al.* Interactions of soil bacteria and fungi with plants during long-term grazing exclusion in semiarid grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **124**: 47-58.

[19] WU X W, WANG Y C, SUN S C. Long-term fencing decreases plant diversity and soil organic carbon concentration of the *Zoige alpine* meadows on the eastern Tibetan Plateau [J]. *Plant and Soil*, 2021, **458**(1): 191-200.

[20] 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[J]. *生态学报*, 2013, **33**(22): 7 221-7 229.

PENG H Y, LI X Y, TONG S Y. Effects of shrub encroachment on biomass and biodiversity in the typical steppe of Inner Mongolia [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(22): 7 221-7 229.

[21] MCCARRON J K, KNAPP A K, BLAIR J M. Soil C and N responses to woody plant expansion in a mesic grassland[J]. *Plant and Soil*, 2003, **257**(1): 183-192.

[22] 魏楠, 赵凌平, 谭世图, 等. 草地灌丛化研究进展[J]. *生态科学*, 2019, **38**(6): 208-216.

WEI N, ZHAO L P, TAN S T, *et al.* Research progress on shrub encroachment in grasslands[J]. *Ecological Science*, 2019, **38**(6): 208-216.

[23] 董轲, 丁新峰, 郝广, 等. 围封年限对内蒙古灌丛化草原小叶锦鸡儿灌丛结构及群落种间关联的影响[J]. *生态学报*, 2021, **41**(14): 5 775-5 781.

DONG K, DING X F, HAO G, *et al.* Effects of enclosure period on population structure of *Caragana microphylla* and interspecific associations in the Inner Mongolia shrub-encroached grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(14): 5 775-5 781.

[24] FOSTER B L, TILMAN D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach[J]. *Plant Ecology*, 2000, **146**(1): 1-10.

[25] MORA F, MARTÍNEZ-RAMOS M, IBARRA-MANRÍQUEZ G, *et al.* Testing chronosequences through dynamic approaches: Time and site effects on tropical dry forest succession[J]. *Biotropica*, 2015, **47**(1): 38-48.

[26] 赵新宇, 李红红, 程积民, 等. 云雾山国家级自然保护区典型草原生态系统价值评估[J]. *草地学报*, 2014, **22**(2): 217-223.

ZHAO X Y, LI H H, CHENG J M, *et al.* Value assessment of typical steppe ecosystem in Yunwu Mountain national nature reserve [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, **22**(2): 217-223.

[27] 朱仁斌, 程积民, 刘永进, 等. 宁夏云雾山自然保护区种子植物区系研究[J]. *草地学报*, 2012, **20**(3): 439-443.

ZHU R B, CHENG J M, LIU Y J, *et al.* Floristic study of spermatophyte in Yunwu Mountain natural reserves of China [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, **20**(3): 439-443.

[28] 安琪琪, 乔文英, 李维军, 等. 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[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**(4): 664-671.

AN Q Q, QIAO W Y, LI W J, *et al.* Effect of shrub encroachment on grassland community structure and above-ground biomass on the loess plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(4): 664-671.

[29] 刘晶, 杨雪, 张博, 等. 长期施肥对黄土高原典型草原群落稳定性的影响及机制研究[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**(2): 310-316.

LIU J, YANG X, ZHANG B, *et al.* Effect of long-term fertilization on community stability of typical steppe and the underlying mechanisms on the loess plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(2): 310-316.

[30] 王维奇, 王纯, 曾从盛, 等. 闽江河口不同河段芦苇湿地土壤碳氮磷生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2012, **32**(13): 4 087-4 093.

WANG W Q, WANG C, ZENG C S, *et al.* Soil carbon, nitrogen and phosphorus ecological stoichiometry of *Phragmites australis* wetlands in different reaches in Minjiang River Estuary[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(13): 4 087-4 093.

[31] 马建军, 姚虹, 冯朝阳, 等. 内蒙古典型草原区3种不同草地利用模式下植物功能群及其多样性的变化[J]. *植物生态学报*, 2012, **36**(1): 1-9.

MA J J, YAO H, FENG Z Y, *et al.* Changes in plant functional groups and species diversity under three grassland using modes in typical grassland area of Inner Mongolia, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, **36**(1): 1-9.

[32] 孟春红, 夏军. “土壤水库”储水量的研究[J]. *节水灌溉*, 2004(4): 8-10.

MENG C H, XIA J. Research on the water storage of soil reservoir[J]. *Water Saving Irrigation*, 2004(4): 8-10.

[33] ZHOU L H, SHEN H H, CHEN L Y, *et al.* Ecological consequences of shrub encroachment in the grasslands of Northern China[J]. *Landscape Ecology*, 2019, **34**(1): 119-

- 130.
- [34] 张 昊,陈世璜,杨尚明. 白莲蒿的特性和生态地理分布的研究[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2001, **22**(1): 74-78.
ZHANG H, CHEN S H, YANG S M. The characteristics and ecological geographical distribution of *Artemisia sacrorum*[J]. *Journal of Inner Mongola Institute of Agriculture and Animal Husbandry* (Natural Science Edition), 2001, **22**(1): 74-78.
- [35] 韩 旭,周建伟,冯海波. 贺兰山露天煤矿生态修复前后植物群落差异及地境结构研究[J]. 安全与环境工程, 2022, **29**(1): 234-241.
HAN X, ZHOU J W, FENG H B. Plant community difference and land structure before and after ecological restoration in Helan Mountain open-pit coal mine[J]. *Safety and Environmental Engineering*, 2022, **29**(1): 234-241.
- [36] 王志强,杨九艳,高 峰. 西鄂尔多斯绵刺(*Potaninia mongolica*)和短脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*)根系特征对土壤水分的响应[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2014, **45**(5): 520-525.
WAN Z Q, YANG J Y, GAO F. Response of root characteristics of *potaniniamongolica* and *Caragana brachypoda* in West Ordos to soil moisture[J]. *Journal of Inner Mongolia University* (Natural Science Edition), 2014, **45**(5): 520-525.
- [37] DODORICO P, OKIN G S, BESTELMEYER B T. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands[J]. *Ecohydrology*, 2012, **5**(5): 520-530.
- [38] 单贵莲,徐 柱,宁 发,等. 围封年限对典型草原群落结构及物种多样性的影响[J]. 草业学报, 2008, **17**(6): 1-8.
SHAN G L, XU Z, NING F, *et al.* Influence of enclosure year on community structure and species diversity on a typical steppe[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008, **17**(6): 1-8.
- [39] 郭 璞,解李娜,满 良,等. 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[J]. 草业科学, 2019, **36**(5): 1 215-1 223.
GUO P, XIE L N, MAN L, *et al.* Effects of the expansion of *Caragana* shrubs on forage yield and plant diversity in desert steppe[J]. *Pratacultural Science*, 2019, **36**(5): 1 215-1 223.
- [40] 于 露,王红梅,郭天斗,等. 荒漠草原-灌丛镶嵌体的植被稳态转变特征[J]. 生态学报, 2021, **41**(24): 9 773-9 783.
YU L, WANG H M, GUO T D, *et al.* Bistable-state of vegetation shift in the desert grassland-shrubland anthropogenic Mosaic area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(24): 9 773-9 783.
- [41] 班嘉蔚,殷祚云,张倩媚,等. 广东鹤山退化草坡从草本优势向灌木优势演变过程中的生态特征[J]. 热带地理, 2008, **28**(2): 129-133.
BAN J W, YIN Z Y, ZHANG Q M, *et al.* The changes of ecological characteristics of degraded hilly grassland during the transformation from herb dominance to shrub dominance in Heshan, Guangdong[J]. *Tropical Geography*, 2008, **28**(2): 129-133.
- [42] 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[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2012, **13**(2): 159-168.
- [43] ZHANG T H, SU Y Z, CUI J Y, *et al.* A leguminous shrub (*Caragana microphylla*) in semiarid sandy soils of North China[J]. *Pedosphere*, 2006, **16**(3): 319-325.
- [44] RYEL R J, IVANS C Y, PEEK M S, *et al.* Functional differences in soil water pools: A new perspective on plant water use in water-limited ecosystems [M]//LÜTTGE U, BEYSCHLAG W, MURATA J. Progress in botany. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008: 397-422.
- [45] NOY-MEIR I. Desert ecosystems: Environment and producers[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, **4**: 25-51.
- [46] OGLE K, REYNOLDS J F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: Integrating functional types, pulses, thresholds, and delays [J]. *Oecologia*, 2004, **141**(2): 282-294.
- [47] 牛西午. 中国锦鸡儿属植物资源研究:分布及分种描述[J]. 西北植物学报, 1999, **19**(5): 107-133.
NIU X W. The distribution and description of *Caragana* Fabr. China[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1999, **19**(5): 107-133.
- [48] WALTER H. Vegetation of the earth and ecological systems of the geobiosphere[M]. New York, NY: Springer US, 1979.
- [49] DODD M B, LAUENROTH W K, WELKER J M. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community [J]. *Oecologia*, 1998, **117**(4): 504-512.
- [50] GERMINO M J, REINHARDT K. Desert shrub responses to experimental modification of precipitation seasonality and soil depth: Relationship to the two-layer hypothesis and eco-hydrological niche[J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(4): 989-997.
- [51] 吴继强,张建丰,高 瑞. 大孔隙对土壤水分入渗特性影响的物理模拟试验[J]. 农业工程学报, 2009, **25**(10): 13-18.
WU J Q, ZHANG J F, GAO R. Physical simulation experiments of effects of macropores on soil water infiltration characteristics[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2009, **25**(10): 13-18.
- [52] 王明明,刘新平,李玉霖,等. 不同植被盖度沙质草地生长季土壤水分动态[J]. 中国沙漠, 2019, **39**(5): 54-61.
WANG M M, LIU X P, LI Y L, *et al.* Soil moisture dynamic under different plant coverages in sandy grassland during

growing season[J]. *Journal of Desert Research*, 2019, **39**(5): 54-61.

[53] 李智勇, 张梦杰, 陈明玉, 等. 苜蓿对坡面产流产沙及土壤水分的影响[J]. 水土保持研究, 2021, **28**(5): 54-60.

LI Z Y, ZHANG M J, CHEN M Y, *et al.* Effects of alfalfa (*Medicago sativa* L.) on runoff and sediment yield and soil moisture on slope[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2021, **28**(5): 54-60.

[54] LI H, SHEN H H, CHEN L Y, *et al.* Effects of shrub encroachment on soil organic carbon in global grasslands[J]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 28 974.

[55] 赵亚楠, 杜艳艳, 马彦平, 等. 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[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(6): 1 927-1 935.

ZHAO Y N, DU Y Y, MA Y P, *et al.* Soil organic carbon dynamics and the prediction of their spatial changes in response to anthropogenically introduced shrub encroachment in desert steppe of the Eastern Ningxia, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(6): 1 927-1 935.

[56] 李小军, 高永平. 腾格里沙漠东南缘沙质草地灌丛化对地表径流及氮流失的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(24): 7 828-7 835.

LI X J, GAO Y P. Effects of shrub encroachment in desert grassland on runoff and the induced nitrogen loss in southeast fringe of Tengger Desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(24): 7 828-7 835.

[57] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 11 001-11 006.

[58] 熊炳桥, 赵丽娅, 张 劲, 等. 草地沙漠化过程中土壤与地上植被的变化及其相互关系[J]. 生态环境学报, 2017, **26**(3): 400-407.

XIONG B Q, ZHAO L Y, ZHANG J, *et al.* Relationship between the soil and standing vegetation changes during grassland desertification process[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2017, **26**(3): 400-407.

[59] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 等. 科尔沁沙地优势固沙灌木叶片氮磷化学计量内稳性[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(1): 46-54.

NING Z Y, LI Y L, YANG H L, *et al.* Nitrogen and phosphorus stoichiometric homeostasis in leaves of dominant sand-fixing shrubs in Horqin Sandy Land, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(1): 46-54.

[60] 刘小龙, 胡 健, 周青平, 等. 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[J]. 草地学报, 2022, **30**(4): 901-908.

LIU X L, HU J, ZHOU Q P, *et al.* Effects of typical shrub-encroached grassland on vegetation characteristics and soil nutrients in the zoige plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, **30**(4): 901-908.

[61] 马文明, 刘超文, 周青平, 等. 高寒草地灌丛化对土壤团聚体生态化学计量学及酶活性的影响[J]. 草业学报, 2022, **31**(1): 57-68.

MA W M, LIU C W, ZHOU Q P, *et al.* Effects of shrub encroachment on soil aggregate ecological stoichiometry and enzyme activity in alpine grassland[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, **31**(1): 57-68.

[62] 顾振宽, 杜国祯, 朱炜歆, 等. 青藏高原东部不同草地类型土壤养分的分布规律[J]. 草业科学, 2012, **29**(4): 507-512.

GU Z K, DU G Z, ZHU W X, *et al.* Distribution pattern of soil nutrients in different grassland types and soil depths in the eastern Tibetan Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2012, **29**(4): 507-512.

[63] 鞠晓峰. 刈割对禁牧草地植物群落数量特征和稳定性影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.

[64] 王凌菲, 徐 霞, 江红蕾, 等. 内蒙古温带典型草原围封 10 年草灌景观格局动态[J]. 生态学报, 2020, **40**(7): 2 234-2 241.

WANG L F, XU X, JIANG H L, *et al.* The dynamics of landscape pattern within a ten-year enclosure in temperate typical grassland in Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(7): 2 234-2 241.

[65] PUGNAIRE F I, ARMAS C, VALLADARES F. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, **15**(1): 85-92.

(编辑:潘新社)