

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

安琪琪^{1,2}, 乔文英^{1,2}, 李维军³, 常小峰^{1*}

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

摘 要: 中国北方草地普遍出现灌丛化现象, 灌丛化改变植物群落结构、植物多样性和生产力, 直接影响着草地生态保护与可持续利用。该研究以黄土高原灌丛化草地为研究对象, 通过植被调查, 分析比较不同坡向的灌丛斑块与禾草斑块植物群落结构(物种组成、优势种及物种多样性)和地上生物量的差异。结果发现: (1) 灌丛化草地不同坡向对物种多样性及地上生物量均无显著影响($P > 0.1$), 但不同斑块植物群落结构($P = 0.001$)及地上生物量($P < 0.001$)存在显著差异。 (2) 灌丛化草地共出现植物 29 种, 其中禾草斑块有 27 种, 灌丛斑块有 18 种; 灌丛化显著改变了植物群落的物种组成, 优势种由长芒草(*Stipa bungeana*) 更替为矮脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*), 且灌丛化降低了草地物种丰富度, 增加了群落均匀度。 (3) 灌丛化显著改变了草地地上生物量, 其中灌丛斑块地上生物量较禾草斑块地上生物量增加 $251.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 灌丛斑块中灌木/半灌木地上生物量提高了 $452.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 多年生丛生禾草减少了 $176.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 其余功能群植物的地上生物量减少了 $24.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。 (4) 灌丛化过程(从禾草斑块—灌丛斑块)中, 植物种丢失对地上生物量减少的影响较小, 新增物种和群落优势种更替促进了灌木斑块地上生物量增加; 虽然灌丛化导致草地地上生物量增加, 但植物物种丰富度降低和优势种更替很有可能改变草地多样性和稳定性维持机制。

关键词: 灌丛化; 物种丰富度; 物种多样性; 优势种; 地上生物量

中图分类号: Q948.15

文献标志码: A

Effect of Shrub Encroachment on Grassland Community Structure and Above-ground Biomass on the Loess Plateau

AN Qiqi^{1,2}, QIAO Wenying^{1,2}, LI Weijun³, CHANG Xiaofeng¹

(1 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 College of Forestry, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Department of Yunwu Mountain Natural Reserve, Guyuan, Ningxia 756000)

Abstract: Shrub encroachment is widespread in the grasslands of northern China. Shrub encroachment changes the plant community structure, plant diversity and productivity, which directly influence the grassland conservation and its sustainable utilization. This study elucidated the differences of plant community structure and above-ground biomass between shrub- and grass patches with different slopes which

收稿日期: 2020-12-08; 修改稿收到日期: 2021-03-25

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0501702)

作者简介: 安琪琪(1997—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: anqq1856@nwfau.edu.cn

* 通信作者: 常小峰, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事恢复生态学方面的研究工作。E-mail: changxf@nwfau.edu.cn

formed after shrub encroachment on the Loess Plateau. We observed species composition, species diversity and above-ground biomass in these patches. The result showed that: (1) there are significant differences in plant community structure ($P = 0.001$) and aboveground biomass ($P < 0.001$) in shrub patches and grass patches. But there is no significant effect in different slopes ($P > 0.1$). (2) In shrub encroached grassland, we found 29 species, of which 27 species were found in grass patches and 18 species in shrub patches. Shrub encroachment significantly altered species composition. The dominant species *Stipa bungeana* was replaced by *Caragana brachypoda* in shrub patches. The species richness was lower than that of grass patches, but the community evenness was increased. (3) The above-ground biomass of shrub patches was higher $251.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ than that of grass patches. In the shrub patches, the above-ground biomass of shrubs and semi-shrubs were increased by $452.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, perennial grasses decreased by $176.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, and other functional groups decreased by $24.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$. (4) The loss of species has less negative impact on the above-ground biomass. However, the newly emerging species and dominant species promoted the above-ground biomass. Although shrub encroachment have improved the aboveground biomass, its negative effect of species richness and shift in dominant species may change the maintaining mechanism of plant diversity and community stability.

Key words: shrub encroachment; species richness; species diversity; dominant species; above-ground biomass

草地生态系统中灌木密度、盖度和生物量增加的现象称为草地灌丛化^[1-3]。近一个世纪以来,全球约有 10%~20% 的草地出现灌丛化^[4]。气候变化、大气 CO_2 浓度升高等自然因素和火烧、放牧等人为干扰因素是促使草地灌丛化的主要原因^[5]。在中国北方草原,包括内蒙古高原和黄土高原的温带草原、青藏高原东部和新疆山区的高寒(山)草甸都发现了灌丛化现象^[6]。黄土高原地处中国干旱半干旱区,拥有草地面积为 $2.32 \times 10^7 \text{ hm}^2$ ^[7],在调节区域气候、保持水土和维持生物多样性等方面发挥着重要作用,是黄土高原生态环境脆弱区重要的生态安全屏障。由于过去对草地生态功能认识不足,人类对草地资源的过度利用,导致草地植被严重退化,为恢复退化草地,封育措施在黄土高原广泛实施^[8]。宁夏云雾山是黄土高原地区保护最早、保护最完整的本氏针茅典型草原区。在封育保护近 40 年后,云雾山草地有向灌丛化演替的潜势^[9-10]。灌丛化显著改变植物群落结构和生物多样性、草地生产力及其稳定性,直接影响草地生态保护和可持续性利用。因此,研究灌丛化对草地植物群落结构和功能的影响,对黄土高原草地生态恢复具有重要意义。

随着灌木增多,原先集中连片的草地被分割成形状不同的斑块,形成灌丛斑块与禾草斑块镶嵌的分布格局^[11]。这将影响土壤水分、养分等资源分配,进而影响草地植物种间竞争关系^[2],对植物多样性和生产力产生深刻影响。郭璞等^[12]发现内蒙古荒漠草原锦鸡儿属的灌丛扩增会导致草地植物物种

丰富度降低,对植物多样性产生消极影响。Peng 等^[13]在中国内蒙古草原小叶锦鸡儿灌丛化过程中发现,灌丛斑块的植物盖度和生物量显著高于禾草斑块;在轻度灌丛化草地中,灌丛斑块物种丰富度低于禾草斑块,而中度和重度灌丛化草地的物种丰富度有所增加。在草地灌丛化过程中,植物种的获得和损失是同时发生的。很多研究分析了灌丛化草地不同斑块多样性和生产力的变化^[14-15],未进一步分析灌丛化过程中物种的得失及不同物种对生物量变化的影响。

生物量及物种多样性是草地生态系统两个基本属性,也是衡量草地生态系统功能的重要指标^[16]。物种多样性变化对草地生物量的影响与每个物种及物种组成都有关系。单个植物种从其土壤中获取水分养分资源,通过个体生长或繁殖将这些资源转化为生物量。每一个(类)物种因植物性状不同,对群落生物量的贡献不同^[17-18]。植物群落是由植物物种间的各种过程(包括物种获得与丧失,以及物种之间的竞争关系)耦合形成。因此,基于植物群落组合的概念, Bannar-Martin KH 等提出群落组成与生态系统功能分析方法^[19](the Community Assembly and the Function of Ecosystems approach,简称 CAFE 方法),将物种组合过程与群落生态功能变化联系起来,揭示群落结构变化如何影响生态系统功能。

本研究首先通过对黄土高原灌丛化草地进行植物群落调查,分析灌丛斑块和禾草斑块植物群落物种组成、多样性与生物量的差异,然后利用 CAFE 方法分析灌丛化过程(禾草斑块-灌丛斑块)中植物

群落物种组成变化(物种丢失、获取及共存物种多度变化)对地上生物量的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

云雾山国家级自然保护区(36°13′~36°19′ N, 106°22′~106°28′ E)位于宁夏回族自治区固原市境内,海拔 1 800~2 100 m,属于温带大陆性半干旱气候。保护区年平均温度 6.9℃,7 月份最高气温为 22~25℃,1 月份最低气温为-18~-15℃,年均降雨量 425.4 mm,多集中在 7~9 月份。土壤类型以山地灰褐土和黑垆土为主。保护区最早在 1982 年开始实施封育,总面积约 7 150 hm²,是黄土高原保存最完整、面积最大的本氏针茅典型草原保护区^[20]。草地植物群落中,草本植物主要有长芒草(*Stipa bungeana*)、大针茅(*Stipa grandis*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等。灌木植物主要为矮脚锦鸡儿(*Caragana brachypoda*),半灌木主要为白莲蒿(*Artemisia 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,形成灌丛斑块与禾草斑块镶嵌分布的景观^[10]。

1.2 试验设计及数据收集

2019 年 8 月,在保护区内选取 2 个坡度相近(15~23°)且坡向不同(54~68°NE 和 214~221°SW)的封育草地样地,样地灌丛盖度均大于 40%。在这两块毗邻的样地内,随机确定 5 个 3 m×4 m 的小区。每小区内包括成对的灌丛斑块和禾草斑块,分别在灌丛斑块和禾草斑块用 0.5 m×0.5 m 的样方进行植物群落调查,记录样方内物种组成,并齐地面剪下每个物种地上绿色部分装入信封,同时收集样方内全部凋落物装入信封,带回实验室经 65℃烘箱 48 h 烘干至恒重后,称重记录每个物种的地上生物量。每个样方框内所有物种生物量之和作为植物群落地上生物量。

1.3 数据处理

物种多样性采用物种丰富度指数(*R*)、辛普森多样性指数(*D*)、香农维纳指数(*H*)和物种均匀度指数(*E*)表示^[21]。运用双因素方差分析和 Duncan 差异显著性检验,分析不同坡向和斑块类型植物多样性、地上生物量的差异。采用主成分分析方法(principal components analysis, PCA),对不同坡向的禾草斑块和灌丛斑块中包含的物种相对多度数

据进行降维排序,分析不同斑块群落结构组成差异。图形中不同颜色的点代表不同斑块类型的分组信息。同一颜色点的距离远近说明了样本的重复性强弱,不同颜色点的远近则反映了组间群落差异^[22]。用 R 4.0.0 软件的 vegan 包进行分析,采用相似性分析(ANOSIM)检验不同斑块植物群落组成差异的显著性。采用 CAFE 方法,通过普莱斯方程拆分计算从禾草斑块到灌丛斑块植物群落物种组成变化(包括物种丢失、获取和维持)对地上生物量的影响过程^[19]。

2 结果与分析

2.1 灌丛化对草地植物群落结构的影响

灌丛化草地植物群落中,共出现植物 29 种,隶属 13 科 21 属。根据不同生活型划分,灌木及半灌木物种有 3 科 3 属 3 种,多年生丛生禾草有 1 科 1 属 2 种,多年生根茎禾草有 1 科 1 属 1 种,多年生杂类草有 10 科 15 属 21 种,一、二年生草本有 2 科 2 属 2 种。其中,禾草斑块植物有 27 种,半阳坡有 18 种,半阴坡有 17 种;灌丛斑块植物有 18 种,半阳坡有 14 种,半阴坡有 12 种。在禾草斑块与灌丛斑块内均出现的物种有 15 种(表 1)。

基于物种相对多度数据,采用主成分分析(PCA)方法,分析不同坡向禾草斑块与灌丛斑块群落结构组成的变化,结果(图 1,A)表明,不同斑块群落物种组成差异显著($R = 0.62, P = 0.001$),但不同坡向间无显著差异($R = 0.009, P = 0.296$)。第一轴和第二轴能够解释总方差的比例达到 80.21%,灌丛斑块和禾草斑块沿第一轴分离显著,共解释了群落方差变化的 62.74%,但在不同坡向斑块群落结构组成无显著差异,第二轴的群落方差变化为 17.47%。草地植物群落中,92%的多年生禾草和杂草出现在禾草斑块,而灌丛斑块仅出现 68%的多年生禾草和杂草植物,其中唐松草和等齿委陵菜仅在灌丛斑块出现,丢失的植物为植株矮小的多年生杂草及偶见种,如火绒草、苜蓿、细叶沙参、野韭、直立点地梅、星毛委陵菜、百里香等(表 1)。尽管灌丛斑块和禾草斑块中均有长芒草植物和灌木/半灌木植物矮脚锦鸡儿和白莲蒿,但在群落中的优势显著不同(图 1,B)。禾草斑块中,长芒草占地上生物量的 72.7%,矮脚锦鸡儿和白莲蒿分别占地上生物量的 3.1%和 2.5%;在灌丛斑块中,长芒草地上生物量比例下降至 6.9%,矮脚锦鸡儿和白莲蒿比例分别提高至 48.8%和 43.3%。

表 1 灌丛化草地群落物种组成

Table 1 Plant community composition of shrub-encroached grassland

生活型 Life form	物种名称 Species name	相对多度 Relative abundance			
		半阳坡 Semi-sunny		半阴坡 Semi-shady	
		禾草斑块 Grass patch	灌丛斑块 Shrub patch	禾草斑块 Grass patch	灌丛斑块 Shrub patch
多年生丛生禾草 Perennial bunch grasses	长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	80.16	2.98	74.52	10.32
	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	—	0.41	4.85	0.40
多年生根茎禾草 Perennial rhizome grasses	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	5.95	—	4.88	1.54
灌木/半灌木 Shrubs and semi-shrubs	矮脚锦鸡儿 <i>Caragana brachypoda</i>	1.71	43.81	4.01	46.36
	白莲蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	1.69	51.65	3.05	37.75
	百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	—	—	0.01	—
多年生杂草 Perennial forbs	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	2.25	0.15	0.02	0.11
	折苞风毛菊 <i>Saussurea recurvata</i>	1.43	—	—	0.01
	蓬子菜 <i>Galium verum</i>	1.30	0.28	—	0.01
	远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	0.57	0.02	0.46	—
	甘菊 <i>Dendranthema lavandulifolium</i>	—	0.06	1.24	3.11
	掌叶多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	0.06	—	0.26	—
	岩败酱 <i>Patrinia rupestris</i>	0.86	0.07	—	—
	早开堇菜 <i>Viola prionantha</i>	0.13	0.07	—	—
	白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0.24	—	—	—
	翼茎风毛菊 <i>Saussurea alata</i>	—	—	0.73	0.01
	裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>	—	—	0.24	0.01
	多毛并头黄芩 <i>Scutellaria scordifolia</i>	0.35	—	—	—
	委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	0.20	—	—	—
	苜蓿 <i>Medicago ruthenica</i>	0.06	—	—	—
	细叶沙参 <i>Adenophora paniculata</i>	0.01	—	—	—
	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	0.18	—	—	—
	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	—	—	1.58	—
	野韭 <i>Allium ramosum</i>	—	—	0.06	—
	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	—	—	0.36	—
	等齿委陵菜 <i>Potentilla simulatrix</i>	—	0.30	—	—
	唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i>	—	0.02	—	—
1、2年生草本 Annual and biennial herbaceous plants	狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	2.85	0.15	3.70	0.39
	直立点地梅 <i>Androsace erecta</i>	—	—	0.02	—

2.2 灌丛化对植物多样性的影响

灌丛化显著降低了草地物种丰富度,增加了群落均匀度。坡向、坡向和斑块类型的交互作用对植物多样性没有显著影响($P > 0.05$),不同坡向同一斑块类型的物种多样性无显著差异。灌丛斑块较禾草斑块植物物种丰富度降低了 22.4% ($P = 0.04$),物种丰富度变化趋势为半阳坡禾草斑块>半阴坡禾草斑块>半阴坡灌丛斑块>半阳坡灌丛斑

块;辛普森多样性增加了 27.8% ($P = 0.03$)、均匀度增加了 23.8% ($P = 0.05$),辛普森多样性与均匀度的变化趋势为半阴坡灌丛斑块>半阳坡灌丛斑块>半阴坡禾草斑块>半阳坡禾草斑块;香农维纳多样性($P = 0.31$)在两个斑块间无显著差异(表 2)。

2.3 灌丛化对不同斑块草地地上生物量的影响

灌丛化显著增加了草地地上生物量,不同植物功能群的地上生物量比例发生改变(图 2)。灌丛斑

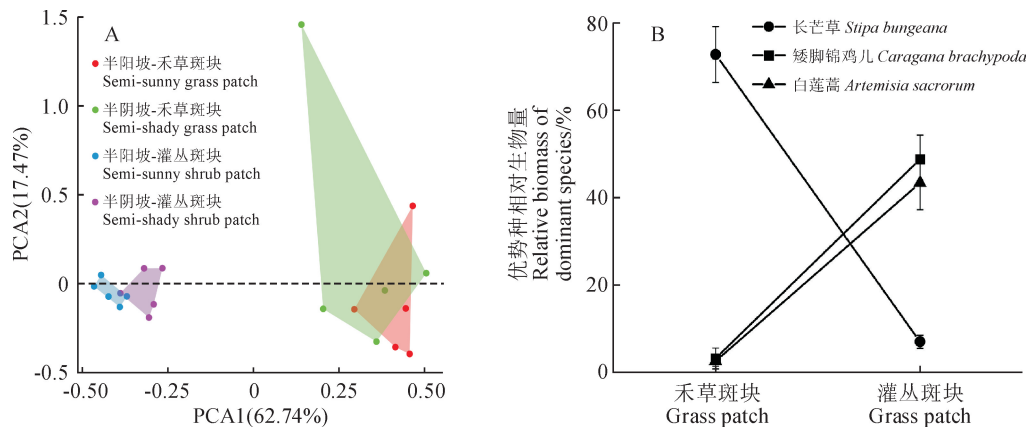


图 1 斑块植物群落物种组成(A)和优势种(B)变化

Fig. 1 Changes of plant community species composition (A) and dominant species (B) in different patches

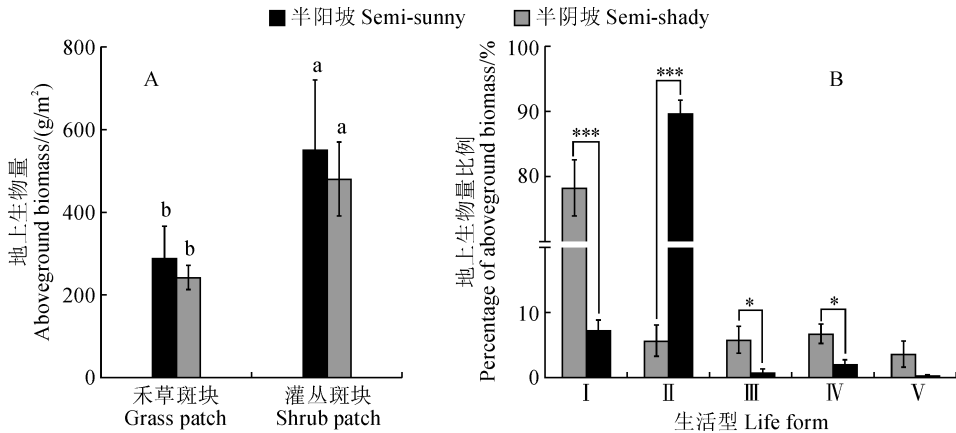
表 2 灌丛化后不同斑块群落物种多样性的变化

Table 2 Changes of species diversity in different patches after shrub encroachment

坡向 Aspect	斑块类型 Patche type	物种丰富度 Species richness	辛普森多样性 Simpson diversity	均匀度 Evenness	香农维纳多样性 Shannon-wiener diversity
半阳坡(SW) Semi-sunny	禾草斑块 Grass patch	8.00±1.58a	0.34±0.24b	0.38±0.24b	0.81±0.10a
	灌丛斑块 Shrub patch	5.80±1.48b	0.47±0.08ab	0.48±0.10ab	0.77±0.45a
半阴坡(NE) Semi-shady	禾草斑块 Grass patch	7.20±2.28a	0.42±0.11ab	0.46±0.07ab	1.08±0.10a
	灌丛斑块 Shrub patch	6.00±1.41b	0.59±0.03a	0.62±0.05a	0.88±0.21a

注:数值为均值±标准差,同列数据后小写字母不同表示在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$)

Note: The value is the mean ± standard deviation. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences at 0.05 level ($P < 0.05$)



I. 多年生丛生禾草; II. 灌木/半灌木; III. 多年生根茎禾草; IV. 多年生杂草; V. 1、2年生草本; 星号代表灌丛斑块与禾草斑块间存在差异, *代表有显著差异 ($P < 0.05$), ***代表有极显著差异 ($P < 0.001$)

图 2 不同斑块内植物地上生物量的变化

I. Perennial bunch grasses; II. Shrubs and semi-shrubs; III. Perennial rhizome grasses; IV. Perennial forbs; V. Annual and biennial herbaceous plants; the asterisks indicate the differences between the shrub- and grass patches. One asterisk indicates significant difference ($0.01 \leq P < 0.05$), three asterisks indicate the extremely significant difference ($P < 0.001$)

Fig. 2 Changes of plant aboveground biomass in different patches

块较禾草斑块地上生物量增加了 $251.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P < 0.001$)。坡向 ($P = 0.233$)、坡向与斑块类型的交互作用 ($P = 0.773$) 对地上生物量没有显著影

响。灌丛斑块中,灌木/半灌木地上生物量比禾草斑块提高了 $452.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P < 0.001$),但多年生丛生禾草生物量比禾草斑块降低了 $176.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (P

< 0.001),多年生根茎禾草、多年生杂类草生物量比禾草斑块分别降低了 $10.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P = 0.03$)、 $6.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P = 0.01$),1、2 年生草本生物量降低了 $7.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($P = 0.11$)。多年生根茎禾草、多年生杂类草及 1、2 年生草本占禾草斑块地上生物量的 16.1%,占灌丛斑块中地上生物量的 3.1%,对植物群落地上生物量的贡献较小。灌木/半灌木和多年生丛生禾草功能群植物地上量的变化是灌丛斑块地上生物量变化的主要原因。

2.4 植物物种组成变化对地上生物量的影响

坡向对物种多样性和地上生物量无显著影响,灌丛化过程中植物物种组成变化对地上生物量的影响在不同坡向也无显著差异并呈现相同的变化规律。灌丛化过程中,植物物种丰富度减少,但由于新获取植物种对丢失植物的生物量补充效应,群落生物量显著增加了 $251.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (图 3)。灌丛化过程中,植物物种随机丢失后地上生物量平均减少 (SRE.L) $153.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,而实际物种丢失 (SL, $x = 4 \pm 2$) 导致生物量减少 $38.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,实际丢失物

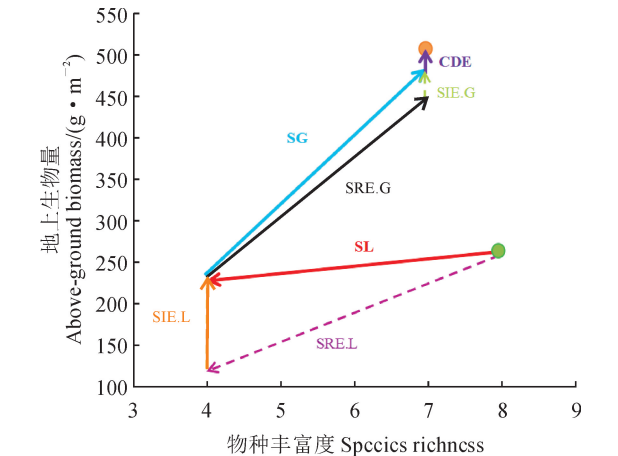
种对群落生物量的贡献低于随机的平均效应。灌丛斑块中,新获取物种 (SG, $x = 3 \pm 1$) 后地上生物量增加了 $260.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,随机物种获取后地上生物量增加 $236.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,实际获取的植物种对生物量的贡献大于随机效应。灌丛化过程中,灌丛斑块和禾草斑块共有植物种生物量增加 (CDE) $29.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

3 讨 论

3.1 灌丛化对植物群落结构的影响

黄土高原云雾山草地灌丛化是草地优势种由长芒草演替为矮脚锦鸡儿和白莲蒿的过程。在不同坡向光照、温度和水分等因素存在着显著差异,这些因素影响草地植物的生长和分布^[23]。矮脚锦鸡儿是一种植株低矮的丛生灌木。灌木丛生形成郁闭度大的灌丛斑块。灌丛斑块内灌木与草本之间也存在强烈的光照竞争^[11],弱化了坡向对光照的影响。不同斑块的物种组成差异显著,灌丛斑块内喜阴的半灌木-白莲蒿逐渐成为亚优势种,喜荫湿的唐松草、等齿委陵菜成为新增物种,而喜阳的多年生禾草及多年生杂草(如大针茅、细叶沙参、野韭等)多度下降。这与内蒙古典型草地灌丛化的结果类似,灌丛化导致草地多年生禾草和多年生杂类草减少^[24]。

灌丛化草地中,禾草斑块与灌丛斑块的物种组成差异显著,表现在植物多样性和优势种发生明显变化。在非洲放牧的灌丛化草地^[25],灌丛斑块比禾草斑块维持更高的物种丰富度,主要原因是灌丛为冠层下的草本植物提供庇护,避免牲畜采食。在内蒙古乌海荒漠草地发生灌丛化后^[26],优势种发生转变,物种丰富度减少,群落结构趋于简单。灌丛化对草地植物多样性的影响未有一致结论,其原因可能与地理环境、草地植被类型以及草地管理不同有关^[5]。在本研究区,草地灌丛化导致物种丰富度减少,辛普森多样性和均匀度增加。灌丛斑块物种丰富度减少的原因可能是灌丛下不耐阴蔽的草本植物如苜蓿、直立点地梅、百里香的消失。灌木根系比草本植物根系分布深,有利于灌木吸收养分及深层的土壤水分,因此,灌木植物比草本植物在干旱或贫瘠环境中更具竞争力^[27]。火绒草、委陵菜等植物种耐阴蔽但由于其植株较矮,根系分布浅,对土壤水分获取竞争力弱,所以在灌丛斑块中消失。禾本科植物长芒草具有许多须根,有利于吸收土壤养分及水分^[28],其相对生物量减少但在草本植物中仍然保持优势,成为灌丛斑块中仅次于矮脚锦鸡儿与白莲蒿的亚优势种。灌丛斑块的辛普森多样性和均匀度的



绿色圆点代表禾草斑块,橘色圆点代表灌丛斑块。缩写和线条颜色表示:SL,物种丢失效应(红色);SG,物种获得效应(浅蓝色);CDE,共有物种贡献的功能差异(紫色);SRE.L,物种丢失效应的随机影响(粉色);SIE.L,物种丢失效应的校正(橘黄色);SRE.G,物种获得效应的随机影响(黑色);SIE.G,物种获得效应的校正(浅绿色)

图 3 灌丛化草地物种丰富度对地上生物量的影响
The green dots represent grass patches, and the orange dots represent shrub patches. Abbreviations and colors: SL, Species loss effect (red); SG, Species gain effect (light blue); CDE, Context-dependent effect (purple); SRE.L, Species richness effect of species loss (pink); SIE.L, Species identity effect of species loss (orange); SRE.G, Species richness effect of species gain (black); SIE.G, Species identity effect of species gain (light green)

Fig. 3 Effects of species richness variation on above-ground biomass in shrub encroachment grasslands

提高,可能是由于消失的物种多为偶见种,在群落中占比较少,灌丛斑块内各物种的丰度分配更均匀。

3.2 灌丛化对草地地上生物量的影响

许多研究表明,植物物种多样性有助于提高生物量^[29]。在本研究中,黄土高原封育草地灌丛化后,灌丛斑块物种丰富度减少,地上生物量却显著高于禾草斑块。这与灌丛斑块物种组成及其丰度变化有关。灌丛斑块中,尽管物种丰富度降低,但新增物种及共存物种地上生物量的增加抵消了物种损失的影响。灌丛化过程中,实际物种丢失导致地上生物量的减少低于随机物种丢失带来的损失,表明失去的物种多为偶见种,对地上生物量的影响小;而新出现物种的实际影响与物种随机获得效应接近重叠,表明优势物种更替为矮脚锦鸡儿和白莲蒿决定了灌丛化后群落地上生物量的变化趋势。也有研究表明,群落地上生物量与优势物种的多度呈正相关^[30]。本研究中,灌丛斑块丢失的偶见种占禾草斑块物种丰富度的 40.7%,但只占群落生物量的 1.5%。因此,黄土高原灌丛化草地生物量的变化与植物物种多样性关系较弱,主要取决于优势种的更替。

优势种的变化会影响群落生物量及其稳定性^[30]。灌丛斑块中,优势种(矮脚锦鸡儿)与亚优势种(白莲蒿)植株个体较大,因此尽管物种组成简单,

植物多样性较低,但地上生物量显著高于禾草斑块。而且,灌木/半灌木生物量显著提高,其余植物功能群生物量显著减少,这可能是由于灌木与草本植物之间存在竞争关系。灌木比草本植物有竞争优势,限制了草本植物的生长,导致草本植物地上生物量降低。草地灌丛化过程中,草本植物的丢失和生物量的减少削弱了禾草对水、养分和光照等资源的竞争力,进一步促进灌丛扩增^[11]。如果灌木不断扩张,降低了草地物种多样性,这可能会改变草地生态系统生产力和稳定性的维持机制。

4 结 论

灌丛化通常被认为对草地物种多样性具有负面影响,并引发草地生态系统退化^[31]。本研究发现灌丛化降低了草地植物种丰富度,优势种更替为矮脚锦鸡儿与白莲蒿,但并未导致地上生物量减少。灌丛斑块中,矮脚锦鸡儿与白莲蒿贡献了群落生物量的 89.6%,偶见种丢失对群落生物量的影响很小。灌丛化后群落的地上生物量变化不受物种多样性的影响,主要取决于优势种。因此,如果单从生物量角度考虑,灌丛化并不是草地生态系统功能退化的过程。灌丛化对草地生态系统的影响还需要更深入的认识。

参考文献:

[1] BRIGGS J M, KNAPP A K, BLAIR J M, HEISLER J L, *et al.* An ecosystem in transition: Causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland[J]. *BioScience*, 2005, **55**(3): 243-254.

[2] ELDRIDG 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.

[3] VAN AUKEN O W. Shrub invasions of North American semiarid grasslands [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, **31**(1): 197-215.

[4] REYNOLDS J F, SMITH M S, LAMBIN E F, *et al.* Global desertification: building a science for dryland development [J]. *Science*, 2007, **316**: 847-851.

[5] 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.

[6] ZHOU L H, SHEN H H, CHENG 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.

[7] LÜ Y, FU B J, FENG X M, *et al.* A policy-driven large scale ecological restoration: quantifying ecosystem services changes in the Loess Plateau of China [J]. *PLoS One*, 2012, **7**(2): e31782. DOI:10.1371/journal.pone.0031782.

[8] 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 B: Biological Sciences*. 2007, **362**(1482): 997-1008.

[9] 柴清琳. 不同管理措施对典型草原群落结构和生态功能的影响[D]. 陕西杨凌:西北农林科技大学, 2019.

[10] 赵凌平, 梁方晖, 魏楠, 等. 短脚锦鸡儿扩张对典型草原植被与土壤的影响[J]. *中国草地学报*, 2020, **42**(2): 169-174.

ZHAO L P, LIANG F H, WEI N, *et al.* Influences of shrub *Caragana brachypoda* expansion on vegetation and soil in

typical steppe on Loess Plateau[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2020,**42**(2): 169-174.

[11] CHEN L Y, LI H, ZHANG P, *et al.* Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China [J]. *Landscape Ecology*, 2015,**30**(9): 1 627-1 641.

[12] 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.

[13] PENG H Y, LI X Y, LI G Y, *et al.* Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China [J]. *Catena*, 2013,**109**(5): 39-48.

[14] BARBOSA DA SILVA F H, ARIEIRA J, PAROLIN P, *et al.* Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland [J]. *Applied Vegetation Science*, 2016,**19**(3): 391-400.

[15] 图 雅,刘艳书,朱媛君,等. 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[J]. *北京林业大学学报*, 2019,**41**(10): 57-67.

TU Y, LIU Y S, ZHU Y J, *et al.* Effects of shrub encroachment in Xilin Gol Steppe on the species diversity and biomass of herbaceous communities in shrub interspaces area [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2019, **41**(10): 57-67.

[16] WHITTAKER R J. Meta-analyses and mega-mistakes: Calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship [J]. *Ecology*, 2010,**91**(9): 2 522-2 533.

[17] BALVANERA P, PFISTERER A B, BUCHMANN N, *et al.* Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services [J]. *Ecology Letters*, 2006, **9**(10): 1 146-1 156.

[18] CABRAL J S, KREFT H. Linking ecological niche, community ecology and biogeography: insights from a mechanistic niche model [J]. *Journal of Biogeography*, 2012,**39**(12): 2 212-2 224.

[19] BANNAR-MARTIN K H, KREMER C T, ERNEST S K M, *et al.* Integrating community assembly and biodiversity to better understand ecosystem function: the Community Assembly and the Functioning of Ecosystems (CAFE) approach [J]. *Ecology Letters*, 2018,**21**(2): 167-180.

[20] 程积民. 黄土高原草原生态系统研究——云雾山国家级自然保护区[M]. 北京:科学出版社, 2014.

[21] 李 博,杨 持,林 鹏,等. 生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 2000.

[22] 任雪松,于秀林. 多元统计分析[M]. 北京:中国统计出版社: 2010.

[23] 聂莹莹. 阳坡-阴坡生境梯度上植物群落物种多样性和地上生物量的变化特点[D]. 兰州:兰州大学, 2010.

[24] 丁 威,王玉冰,向官海,等. 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[J]. *植物生态学报*, 2020,**44**(1): 33-43.

DING W, WANG Y B, XIANG G H, *et al.* Effects of *Caragana microphylla* encroachment on community structure and ecosystem function of a typical steppe [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020,**44**(1): 33-43.

[25] 邢媛媛,王永东,雷加强. 草地灌丛化对植被与土壤的影响[J]. *干旱区研究*, 2017,**34**(5): 1 157-1 163.

XING Y Y, WANG Y D, LEI J Q. Influences of bush encroachment on vegetation and soil [J]. *Arid Zone Research*, 2017,**34**(5): 1 157-1 163.

[26] 夏 菲. 乌海荒漠植被草原灌丛化研究进展[J]. *北京园林*, 2017,**33**(4): 37-40.

XIA F. Research progress on shrub encroachment of desert vegetation grasslands in Wuhai [J]. *Beijing Gardens*, 2017, **33**(4): 37-40.

[27] 李小雁. 干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制[J]. *中国科学:地球科学*, 2011,**41**(12): 1 721-1 730.

LI X Y. Mechanism of coupling, response and adaptation between soil, vegetation and hydrology in arid and semiarid regions [J]. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2011,**41**(12): 1 721-1 730.

[28] PIRHOFFER-WALZL K, RASMUSSEN J., HOGH-JENSEN H. *et al.* Nitrogen transfer from forage legumes to nine neighbouring plants in a multi-species grassland[J]. *Plant Soil*, 2012,**350**: 71-84.

[29] MA Z Y, LIU H Y, MI Z R, *et al.* Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production [J]. *Nature Communications*, 2017,**8**(8): 15 378.

[30] CARDINALE B J, GROSS K, FRITSCHIE K. Biodiversity simultaneously enhances the production and stability of community biomass, but the effects are independent [J]. *Ecology*, 2013,**94**(8): 1 697-1 707.

[31] MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. Ecosystems and Human Well-being: Desertification Synthesis [R]. Washington, DC: World Resources Institute, 2005.

(编辑:潘新社)