



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

丁 威¹ 王玉冰^{2,3} 向官海^{2,3} 迟永刚⁴ 鲁顺保^{1*} 郑淑霞^{2*}

¹江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022; ²中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ³中国科学院大学, 北京 100049; ⁴浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 321004

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。灌丛化对草原生态系统结构与功能的影响较为复杂, 有待于在更广泛的区域开展研究。该研究在内蒙古锡林郭勒典型草原选择轻度、中度和重度灌丛化草地, 通过群落调查, 结合植物功能性状和土壤理化性质观测, 研究了小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛化对草原群落结构(物种多样性、功能多样性和功能群组成)和生态系统功能(初级生产力、植被和土壤养分库)的影响。结果表明: 1) 不同程度灌丛化草地的物种丰富度、功能性状多样性和群落加权性状平均值差异显著, 其中, 中度灌丛化草地的物种多样性和功能多样性较高, 表明一定程度的灌丛化有利于生物多样性维持。2) 重度灌丛化草地的地上净初级生产力(*ANPP*)显著高于轻度和中度灌丛化草地, 其原因主要是随着灌丛化程度加剧, 群落内一/二年生草本植物显著增加, 而多年生禾草和多年生杂类草显著减少。三个灌丛化草地的植被叶片和土壤碳、氮库差异均不显著。3) 灌丛化对草原生态系统功能包括*ANPP*、植被和土壤养分库均没有直接的影响, 而是通过影响功能群组成、土壤理化性质和功能多样性, 间接地影响生态系统功能; 灌丛化导致功能群发生替代和土壤旱碱化是最重要的生物和非生物因素。

关键词 灌丛化; 物种多样性; 功能多样性; 植物功能性状; 功能群组成; 生态系统功能

丁威, 王玉冰, 向官海, 迟永刚, 鲁顺保, 郑淑霞 (2020). 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, 44, 33–43. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0283

Effects of *Caragana microphylla* encroachment on community structure and ecosystem function of a typical steppe

DING Wei¹, WANG Yu-Bing^{2,3}, XIANG Guan-Hai^{2,3}, CHI Yong-Gang⁴, LU Shun-Bao^{1*}, and ZHENG Shu-Xia^{2*}

¹College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ⁴College of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China

Abstract

Aims Shrub encroachment is a critical ecological problem in arid and semi-arid ecosystems worldwide. The effects of shrub encroachment on ecosystem structure and function of grasslands are complicated and need to be explored in future studies. Our objective is to examine the effects and pathways of shrub encroachment on ecosystem structure and function in a typical steppe of the Inner Mongolia grassland.

Methods Three grassland sites with different degrees of shrub encroachment (i.e. light, moderate, heavy) were selected in the Xilingol Nei Mongol, of which *Caragana microphylla* was the dominant shrub. Species richness and composition, aboveground net primary productivity (*ANPP*), soil property, and plant functional traits of dominant species were determined in this study. In addition, species diversity, functional attribute diversity, community-weighted mean traits, and vegetation leaf and soil carbon and nitrogen pools were further calculated.

Important findings 1) The species richness, functional attribute diversity and community-weighted mean traits differed significantly among three grassland sites, and species diversity and functional diversity were relatively higher in the moderate shrub-encroachment site, indicating moderate shrub-encroachment favors biodiversity maintenance. 2) The aboveground net primary productivity of heavy shrub-encroachment grassland was significantly higher than those of light and moderate shrub-encroachment grasslands, which was mainly due to a shift in

收稿日期Received: 2019-10-22 接受日期Accepted: 2020-01-14

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500801)和国家自然科学基金(41671046和31400393)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500801), and the National Natural Science Foundation of China (41671046 and 31400393).

* 通信作者Corresponding author (Lu SB: luxunbao8012@126.com; Zheng SX: zsx@ibcas.ac.cn)

functional group composition, that is, the proportion of annuals and biennials to perennial grasses and forbs increased greatly with intensifying shrub encroachment. The vegetation leaf and soil carbon and nitrogen pools differed little among three sites. 3) Shrub encroachment did not directly affect ecosystem function, including *ANPP*, vegetation and soil nutrient pools, but it indirectly affected them through pathways of the shift in functional group composition and changes in soil property and functional diversity. Particularly, the shift in functional group composition and intensified soil drought and basification was separately important biotic and abiotic factors for variations in ecosystem function.

Key words shrub encroachment; species diversity; functional diversity; plant functional trait; functional group composition; ecosystem function

Ding W, Wang YB, Xiang GH, Chi YG, Lu SB, Zheng SX (2020). Effects of *Caragana microphylla* encroachment on community structure and ecosystem function of a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 33–43. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0283

灌丛化, 即草原生态系统中原生灌木/木本植物的植株密度、盖度和生物量增加的现象(Archer *et al.*, 1995), 是世界范围内干旱半干旱地区发生的一种重要的土地覆盖变化(Knapp *et al.*, 2008; Maestre *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2013)。在过去150多年里, 全球草原区域有10%–20%地区发生了灌丛化, 使得超过20亿的人口受其影响, 严重威胁了草原地区的经济生产和生态安全(Parizek *et al.*, 2002; van Auken, 2009)。导致草原灌丛化的原因有很多, 包括: 气候变化如大气CO₂浓度上升和季节性干旱、火烧程度和过度放牧等(Neilson, 1986; Archer *et al.*, 1995; Huxman *et al.*, 2005; Seifan & Kadmon, 2006; Morgan *et al.*, 2007; Shackleton & Scholes, 2011)。我国灌丛化草原具有分布广、面积大的特点, 对我国北方区域尺度上灌丛化实地调查发现, 降水是影响灌丛盖度和斑块大小的主要因素, 而温度是影响灌丛株高和斑块密度的首要因素; 干旱高温区域灌丛盖度低, 灌丛斑块小而多, 而湿润低温区域灌丛盖度高, 灌丛斑块大而少(Chen *et al.*, 2015)。在大的区域尺度上, 灌丛化通过降低草本的丰富度、多度和地上生物量从而使景观异质性降低, 然而土壤碳(C)、氮(N)含量也降低(Zhou *et al.*, 2019)。在内蒙古草原, 约有 5.1×10^6 hm²草原出现了灌丛化现象, 以小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛化最为典型(熊小刚和韩兴国, 2006)。

草地灌丛化通常被认为与生态系统退化有关, 许多研究认为灌丛化是草地退化或者沙漠化的另一种表达方式(Millennium Ecosystem Assessment, 2005), 因为灌丛化引发地表径流的增加和土壤侵蚀加剧(Parizek *et al.*, 2002), 以及土壤水分的减少(Darrouzet-Nardi *et al.*, 2006)等都是沙漠化的典型表现(高琼和

刘婷, 2015); 另外, 土壤水分资源分配和植被群落结构的巨大改变, 也会导致草原生物多样性和生产力下降, 使草地生态系统严重退化(Grover & Munsick, 1990)。然而, 也有研究认为, 灌丛化对生态系统的一系列负面影响并不具有普遍性, Eldridge等(2011)通过对全球44个生态系统244个研究案例的整合分析发现, 一方面灌丛化会导致草本植物盖度降低、土壤pH下降, 使得草地生态系统退化; 而另一方面, 灌丛化可促进土壤水分下渗和N矿化, 有利于水分储存和养分的转化, 从而增强生态系统功能(如土壤C、N库增加)(Eldridge *et al.*, 2013; Soliveres & Eldridge, 2014)。Maestre等(2009)研究发现, 地中海东南部灌丛化会提高物种丰富度、微生物生物量和土壤肥力, 促进土壤N矿化, 而北美草原灌丛入侵则导致资源流失加剧。因此, 灌丛化对草原生态系统结构与功能的影响较为复杂, 尚无一致的结论, 有待于在更广泛的区域开展研究。虽然灌丛化现象在我国北方草原普遍存在, 但是关于草地灌丛化的研究还相对较少, 尤其是灌丛化对内蒙古草原群落结构和生态系统功能的影响尚不十分清楚。

为此, 本研究在锡林郭勒典型草原选择轻度、中度和重度灌丛化草地, 通过灌丛和草本群落调查, 结合植物功能性状和土壤理化性质观测, 研究了小叶锦鸡儿灌丛化对典型草原群落结构(物种多样性、功能多样性和功能群组成)和生态系统功能(初级生产力、植被和土壤养分库)的影响, 以期揭示灌丛化对草原生态系统的影响及机制, 为当地草原管理、生态安全以及草牧业可持续发展提供理论指导。本研究主要回答两个科学问题: (1)不同程度灌丛化如何影响典型草原的物种多样性(物种丰富度)、功能多样性(功能性状多样性和群落加权性状)和初级生

产力? (2)灌丛化对草原生态系统功能(初级生产力、植被和土壤养分库)的影响程度及途径?

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区位于内蒙古锡林浩特市巴彦宝拉格苏木(44.37° N、116.10° E), 海拔高度为1 200–1 280 m, 气候类型为温带半干旱大陆性季风气候, 冬季寒冷干燥, 夏季温暖湿润。锡林浩特市多年(1961–2010年)平均年降水量约为271 mm, 其中80%的降水量集中于生长季(5–9月), 年平均气温为2.5 °C, 全年日照时间2 600 h, 无霜期90–130天。地带性土壤为栗钙土, 优势灌木为小叶锦鸡儿, 主要草本植物有克氏针茅(*Stipa krylovii*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、羊草(*Leymus chinensis*)、知母(*Anemarrhena asphodeloides*)、寸草薹(*Carex duriuscula*)、画眉草(*Eragrostis pilosa*)、狗尾草(*Setaria viridis*)和尖头叶藜(*Chenopodium acuminatum*)等。

1.2 灌丛化样地调查方法

在巴彦宝拉格苏木中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(IMGERS)的灌丛化实验样地周边, 根据小叶锦鸡儿灌丛的密度、盖度以及灌丛年龄分布状况和灌丛特征, 选择了3个不同程度的灌丛化草地, 将其区分为: 轻度(44.38° N、116.06° E)、中度(44.38° N、116.10° E)和重度(44.42° N、116.18° E)灌丛化草地(图1; 表1)。参照草地生物多样性调查方法(万宏伟等, 2013), 在每一样地选取调查范围为500 m × 500 m的景观单元, 沿中轴点确定两条垂直样线, 每条样线上间隔50 m设置一个灌丛样方(5 m × 5 m), 两条垂直样线上共设20个样方; 再于每个灌

丛样方的中心位置设置一个草本样方(1 m × 1 m), 共20个样方; 然后分别对灌丛和草本样方进行群落调查与采样。

1.3 灌丛和草本样方调查

于2018年7月下旬植物生长季旺盛期, 在轻度、中度和重度灌丛化草地分别进行灌丛和草本样方调查。对于灌丛样方(5 m × 5 m), 调查样方内灌木种类, 所有小叶锦鸡儿灌丛的数量、高度、冠幅和基径, 以及每一灌丛内小叶锦鸡儿的分蘖株数, 测量每丛小叶锦鸡儿新枝和老枝的长度、直径和数量; 其中, 冠幅和基径分别是通过测量灌丛冠层和底部相互垂直的最大长度和宽度, 计算椭圆面积进行估算。冠幅面积比(%)为小叶锦鸡儿的冠幅面积占调查样方面积(5 m × 5 m)的比例。对于草本样方(1 m × 1 m), 调查样方内物种组成、总盖度, 并按植物种测定其密度(株丛数)、高度(营养枝和生殖枝), 然后分物种齐地面剪割, 并称量其鲜质量和烘干后质量, 同时收获样方内的立枯和凋落物, 烘干后称量, 可计算地上净初级生产力(ANPP)。

1.4 植物功能性状测定

在每一灌丛化样地各选取4个优势草本植物进行功能性状测定, 为了使群落水平功能多样性具有可比性, 我们在3个样地尽可能选择相同的物种, 且涵盖各类功能群类型, 其中, 轻度灌丛化样地为克氏针茅、无芒隐子草、知母和寸草薹, 中度灌丛化样地为克氏针茅、糙隐子草、知母和尖头叶藜, 重度灌丛化样地为克氏针茅、糙隐子草、寸草薹和尖头叶藜。由于灌丛化草地的景观异质性较高, 且调查面积较大(500 m × 500 m), 物种分布并不均匀, 4个优势物种的相对生物量平均值为40%–50%。在每个草本样方(1 m × 1 m)周围选取优势物种, 每一物



图1 内蒙古典型草原轻度(A)、中度(B)和重度(C)小叶锦鸡儿灌丛化草地。

Fig. 1 Three grassland sites with light (A), moderate (B) and heavy (C) shrub encroachment by *Caragana microphylla* in Nei Mongol typical steppe.

种测定5株/丛,基于个体水平观测,每一植物个体的各项性状指标相对应。植物功能性状分为株丛性状和叶片性状两类,其中株丛性状包括株高、株丛生物量和茎叶比,叶片性状包括叶片面积、叶片质量和比叶面积。具体测定方法为:对于每一植物个体,先测量其自然生长状态的株高(PH),然后将地上部分剪下带回实验室,分茎、叶和果穗处理,同时记录叶片数量,将所有叶片用LI-3100C便携式叶面积仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶面积。然后将各部分样品放入烘箱内烘干至恒质量(70 °C, 48 h),称质量后可计算得到株丛生物量(茎、叶和果穗生物量之和, PB)、茎叶比(茎生物量与叶生物量之比, SLR)和比叶面积(叶片面积与叶片质量之比, SLA)。利用CHNOS元素分析仪(vario El III, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)进行叶片C、N含量测定,然后结合4个优势物种的生物量,计算各样地优势物种的地上部分(叶片) C、N库的大小。

1.5 土壤理化性质测定

在每个草本样方(1 m × 1 m)内,用土钻(直径7 cm)取0–20 cm土壤样品,筛出根系,然后将土样分为鲜样和风干样保存。土壤鲜样用铝盒法测定土壤含水量;风干样用于测定土壤pH、有机C和全N含量。采用pH计(PHS-3C, INESA Scientific Instrument, 上海)测定土壤pH,采用重铬酸钾容量法-外加热法测定土壤C含量,全自动凯氏定氮仪(Kjektec System 2300, FOSS Tecator AB, Hoganas, Sweden)测定土壤全N含量;各项指标均为20个土样重复。采用环刀法测定0–20 cm土壤容重,每一样地3个样品重复。根据土壤C、N含量和容重,计算各样地0–20 cm土壤C、N库的大小。

1.6 统计分析

统计分析采用SPSS 20.0软件,通过单因素方差分析和Duncan's多重比较方法,分析不同灌丛化样地小叶锦鸡儿灌丛特征、草本群落物种丰富度、功能多样性、初级生产力、植被叶片和土壤C、N库的差异性。采用R软件FDiversity程序包计算功能多样性,功能多样性指标用功能性状多样性指数(FAD)(Walker *et al.*, 1999)和群落加权性状平均值(CWM)(Lavorel *et al.*, 2008)表示。FAD和CWM均是利用样方内4个优势物种的功能性状(PH、PB、SLR和SLA)和相对生物量进行计算。具体计算公式如下:

$$FAD = \sum_{j=1}^S \sum_{k=1}^S ED_{jk} \quad (1)$$

$$ED_{jk} = \left[\sum_{i=1}^S (A_{ij} - A_{ik})^2 \right] \quad (2)$$

式中, ED_{jk} 为物种j和k的功能性状之间的欧式距离, S为物种数, A_{ij} 和 A_{ik} 分别表示物种j和k的性状i的数值。

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i \times x_i \quad (3)$$

式中, w_i 为物种i在群落中的相对生物量, x_i 为物种i的性状值。

采用Amos 21.0软件(Amos Development Corporation, Chicago, USA)的结构方程模型(SEM),来分析灌丛化对草原生态系统功能(ANPP、植被和土壤养分库)影响的直接与间接途径,包括灌丛化程度、土壤属性、物种多样性、功能多样性和功能群组成变化对ANPP、植被和土壤养分库的影响大小和方向等。模型中变量包括:灌丛化程度(由小叶锦鸡儿的灌丛数、灌丛高度、冠幅面积比和总分蘖株数,进行主成分分析提取PC1, PC1解释量为66%,各因子载荷依次为0.817、0.555、0.895、0.930);土壤属性(由土壤含水量和pH值提取PC1所得, PC1解释量为69%,其因子载荷分别为0.829和-0.829);草本群落物种多样性和功能多样性(采用FAD),草本群落ANPP;植被养分库(由群落内优势草本植物的地上部分(叶片) C、N库提取PC1,其解释量为93%,两个因子的载荷均为0.964)和土壤养分库(由土壤C、N库数据提取PC1,其解释量为81%,两个因子的载荷均为0.900);功能群组成变化通过计算一/二年生草本(AB)与多年生草本(多年生禾草与多年生杂类草之和, PG)的生物量比值(AB/PG)反映。在运行SEM之前,所有变量均进行 $\lg(x + 1)$ 对数转化以满足数据正态分布。

2 结果和分析

2.1 不同灌丛化草地的物种多样性和功能多样性变化

三个灌丛化样地的小叶锦鸡儿灌丛特征差异很大,具体表现在:中度灌丛化草地的灌丛数量较多但斑块面积(由冠幅面积比反映)较小,重度灌丛化草地小叶锦鸡儿的灌丛数量(与中度灌丛化接近)、

灌丛高度、冠幅、冠幅面积比和分蘖株数都显著高于轻度和中度灌丛化草地($p < 0.05$, 表1), 反映了随着灌丛化程度加剧, 小叶锦鸡儿灌丛斑块逐渐扩张增大, 且灌丛内部呈密集化生长。

三个灌丛化样地的草本群落的物种丰富度、功能性状多样性和群落加权性状平均值差异均显著($p < 0.01$)。其中, 中度灌丛化草地的草本物种丰富度($18 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)和FAD指数显著高于轻度和重度灌丛化草地(图2); 中度灌丛化草地的群落加权株高(PH_{CWM})、茎叶比(SLR_{CWM})和比叶面积(SLA_{CWM})最高, 而群落加权生物量(PB_{CWM})沿灌丛化梯度(由轻度至重度)显著降低(图3)。

2.2 不同灌丛化草地ANPP、功能群组成、植被和土壤C、N库变化

三个灌丛化草地的地上生物量差异显著($p < 0.001$), 其中, 重度灌丛化草地ANPP ($62.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)显著高于轻度($36.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)和中度($52.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)灌丛化草地(图4)。我们将所有草本植物按功能群划分为3类:

多年生禾草(包括根茎禾草和丛生禾草)、多年生杂类草和一/二年生草本植物。三个灌丛化草地多年生禾草的相对生物量(RAB)为11%–36%, 多年生杂类草的RAB为7%–17%, 而一/二年生草本的RAB最高, 为47%–82%。随着灌丛化程度加剧, 一/二年生草本的RAB显著增加, 而多年生禾草和多年生杂类草的RAB显著降低($p < 0.001$, 图4)。

三个灌丛化草地的植被叶片和土壤C、N库差异均不显著($p > 0.05$, 图5), 其中, 植被叶片C和N库平均值分别为 4.75 和 $0.34 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 土壤C、N库(0–20 cm)平均值分别为 2501 和 $393 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3}$ 。

2.3 灌丛化对ANPP、植被和土壤养分库的影响程度与途径

SEM分析结果: $\chi^2 = 11.32$, $p = 0.66$, $RMSEA < 0.001$, $df = 14$, $n = 60$ 。模型中功能群变化由AB与PG的生物量比值反映; 功能多样性由FAD反映。由于灌丛化对土壤水分和pH的影响方向不同, 随着灌丛化程度增加, 土壤含水量减少($r = -0.270$, $p <$

表1 内蒙古典型草原不同程度灌丛化草地的小叶锦鸡儿灌丛特征

Table 1 Shrub characteristics of *Caragana microphylla* at light, moderate and heavy encroachment sites in Nei Mongol typical steppe

灌丛特征 Shrub characteristic	不同程度灌丛化 Degree of shrub encroachment		
	轻度 Light	中度 Moderate	重度 Heavy
数量 Number of bunches (No. $\cdot 25 \text{ m}^{-2}$)	2 ± 0.5^b (45)	6 ± 0.6^a (94)	5 ± 0.9^a (80)
高度 Height (cm)	24.13 ± 1.45^b (45)	25.71 ± 0.91^b (94)	38.90 ± 2.23^a (80)
冠幅 Crown (cm^2)	8505.6 ± 1453.0^{ab} (45)	6907.3 ± 1048.8^b (94)	13083.9 ± 2289.0^a (80)
冠幅面积比 Crown area ratio (%)	7.66 ± 1.81^b (20)	12.99 ± 2.47^{ab} (20)	20.93 ± 4.37^a (20)
分蘖株数 Number of individuals (No. $\cdot 25 \text{ m}^{-2}$)	25 ± 6^b (504)	32 ± 5^{ab} (719)	47 ± 8^a (942)

冠幅面积比为小叶锦鸡儿的冠幅面积占调查样方面积($5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$)的比值(%), 表中数值为平均值 \pm 标准误差, 括号内的数值为样本数, 同一行不同小写字母表示各样地间差异显著($p < 0.05$)。

Shrub crown area ratio (%) is the proportion of crown area of *C. microphylla* to surveying quadrat of $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$. Data are mean \pm SE. Number in parentheses is sampling size, and different lowercase letters in the same row indicate significant differences among sites ($p < 0.05$).

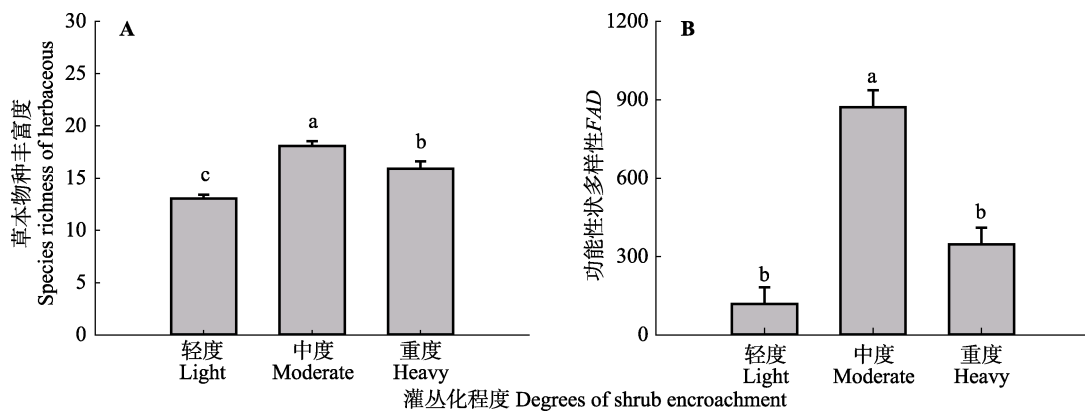


图2 内蒙古典型草原不同程度灌丛化样地草本物种丰富度(A)和功能性状多样性(B)的变化(平均值+标准误差)。功能性状多样性(FAD)由4个性状(株高、株丛生物量、茎叶比和比叶面积)计算而得。不同小写字母表示各样地间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Species richness and functional attribute diversity (FAD) at light, moderate and heavy encroachment sites in Nei Mongol typical steppe (mean \pm SE). FAD was calculated by plant height, plant biomass, stem:leaf biomass ratio and specific leaf area. Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$).

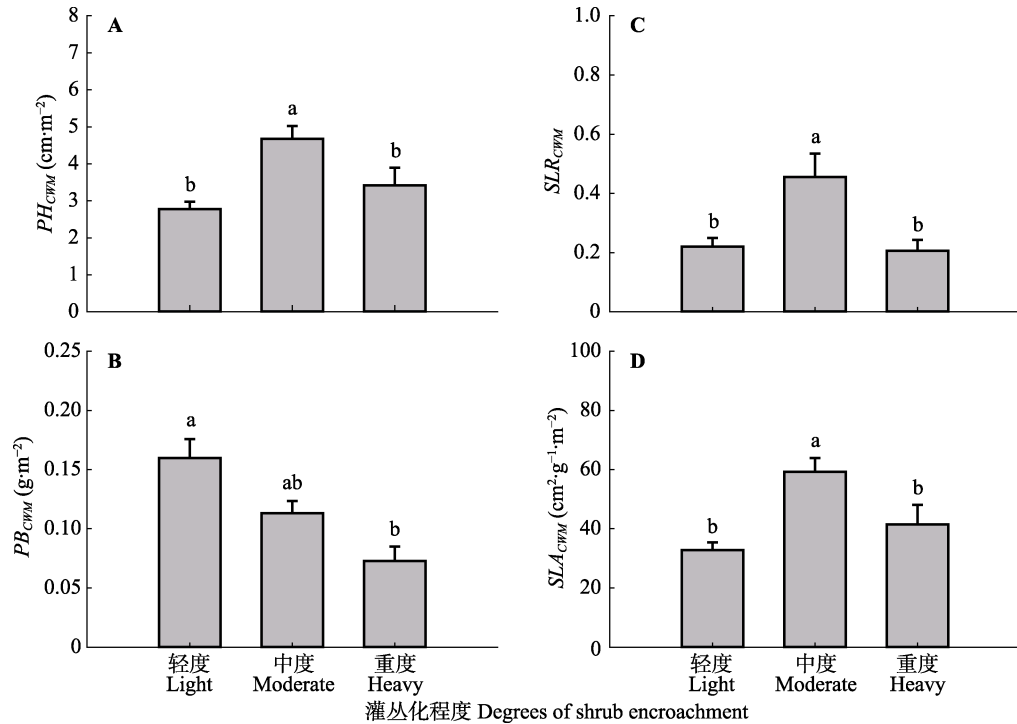


图3 内蒙古典典型草原不同程度灌丛化样地草本群落加权性状值(CWM)的变化(平均值+标准误差)。群落加权性状值: PB_{CWM} , 株丛生物量; PH_{CWM} , 株高; SLA_{CWM} , 比叶面积; SLR_{CWM} , 茎叶比。不同小写字母表示各样地间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Community-weighted mean traits (CWM) at light, moderate and heavy encroachment sites in Nei Mongol typical steppe (mean + SE). PB_{CWM} , community-weighted plant biomass; PH_{CWM} , community-weighted plant height; SLA_{CWM} , community-weighted specific leaf area; SLR_{CWM} , community-weighted stem:leaf ratio. Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$).

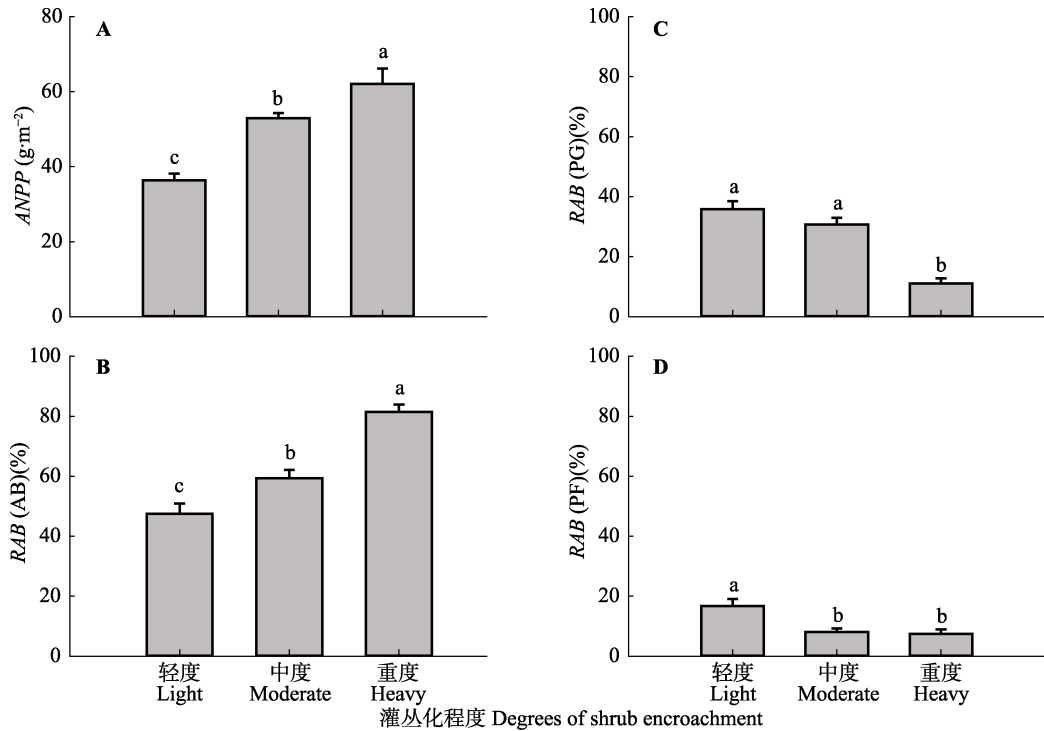


图4 内蒙古典典型草原不同程度灌丛化草地地上净初级生产力(ANPP)和功能群生物量(RAB)的变化(平均值+标准误差)。AB, 一/二年生草本; PG, 多年生杂类草; PF, 多年生禾草。不同小写字母表示各样地间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Aboveground net primary productivity (ANPP) and relative biomass (RAB) of different functional groups at light, moderate and heavy encroachment sites in Nei Mongol typical steppe (mean + SE). AB, annuals and biennials; PF, perennial forbs; PG, perennial graminoids. Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$).

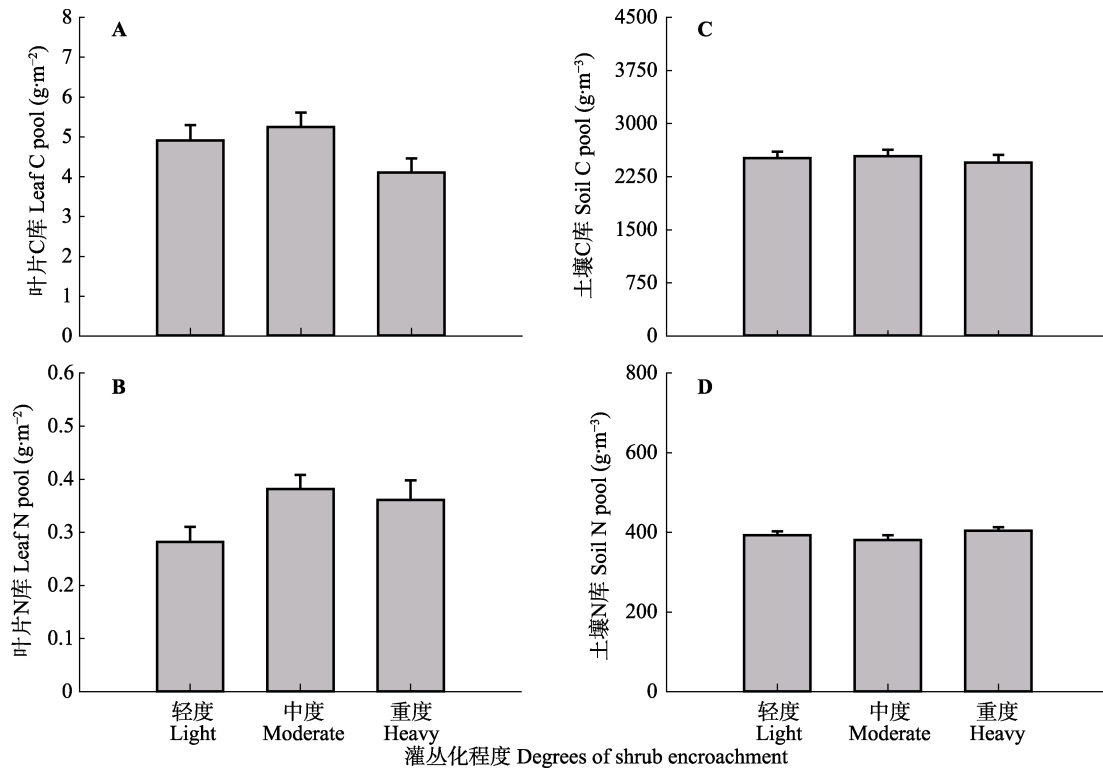


图5 灌丛化对内蒙古典型草原植被叶片和土壤C、N库的影响(平均值+标准误差)。样地间差异均不显著($p > 0.05$)。

Fig. 5 Effects of shrub encroachment on C and N pools of vegetational leaf and soil in Nei Mongol typical steppe (mean + SE). No significant differences among sites ($p > 0.05$).

0.05)而pH ($r = 0.263$, $p < 0.05$)升高,即灌丛化导致土壤旱碱化加剧。植被养分库由叶片C和N库反映,土壤养分库由土壤C和N库(0–20 cm)反映。实线和虚线分别表示变量之间作用关系显著($p < 0.05$)和不显著($p > 0.05$)。由SEM分析结果可知,灌丛化对草原生态系统功能包括ANPP、植被和土壤养分库均没有直接的影响($p > 0.05$)(图6)。灌丛化增加了草本群落物种丰富度($\beta = 0.36$, $p < 0.01$)和功能多样性($\beta = 0.20$, $p < 0.05$),但降低了土壤含水量($r = -0.270$, $p < 0.05$),使土壤pH升高($r = 0.263$, $p < 0.05$),即灌丛化导致土壤旱碱化加剧($\beta = -0.32$, $p < 0.05$)。另外,灌丛化显著增加了一/二年生草本与多年生草本的生物量比值(AB/PG)($\beta = 0.32$, $p < 0.01$),即导致功能群组成发生变化,促使一/二年生草本植物显著增加。灌丛化主要是通过影响物种丰富度进而间接影响功能多样性($\beta = 0.63$, $p < 0.001$),其直接效应和间接效应可解释功能多样性变化的53%。灌丛化对功能群组成的影响,除了直接效应外,还可通过土壤属性而间接影响($\beta = 0.43$, $p < 0.001$),二者共同解释功能群组成变化的37%。草本群落ANPP主要受功能群组成($\beta = 0.43$, $p < 0.001$)、功能多样性($\beta =$

0.30, $p < 0.001$)和土壤旱碱化($\beta = -0.26$, $p < 0.05$)的影响,三者能够解释ANPP变化的53%; ANPP提高主要是因为灌丛化导致一/二年生草本植物增加,其次功能多样性也增加。植被养分库主要受ANPP($\beta = 0.85$, $p < 0.001$)、功能群组成($\beta = -0.61$, $p < 0.001$)和土壤旱碱化($\beta = -0.29$, $p < 0.05$)的影响,三者共同解释60%;土壤养分库主要受功能群组成($\beta = 0.37$, $p < 0.05$)和土壤旱碱化($\beta = 0.35$, $p < 0.05$)的影响,二者共同解释12%。因此,灌丛化主要通过影响功能群组成、土壤理化性质和功能多样性,间接地影响草原生态系统功能,灌丛化导致功能群发生替代和土壤旱碱化是最重要的生物和非生物因素。

3 讨论

3.1 灌丛化对典型草原物种多样性和功能多样性的影响

本研究发现,在内蒙古锡林郭勒典型草原,随着灌丛化程度加剧,小叶锦鸡儿灌丛斑块逐渐增大,且灌丛内部呈密集化生长,这与区域尺度上的研究结果(Chen *et al.*, 2015)较为一致。另有研究表明,灌木入侵会影响草原生态系统物种多样性和初级生产

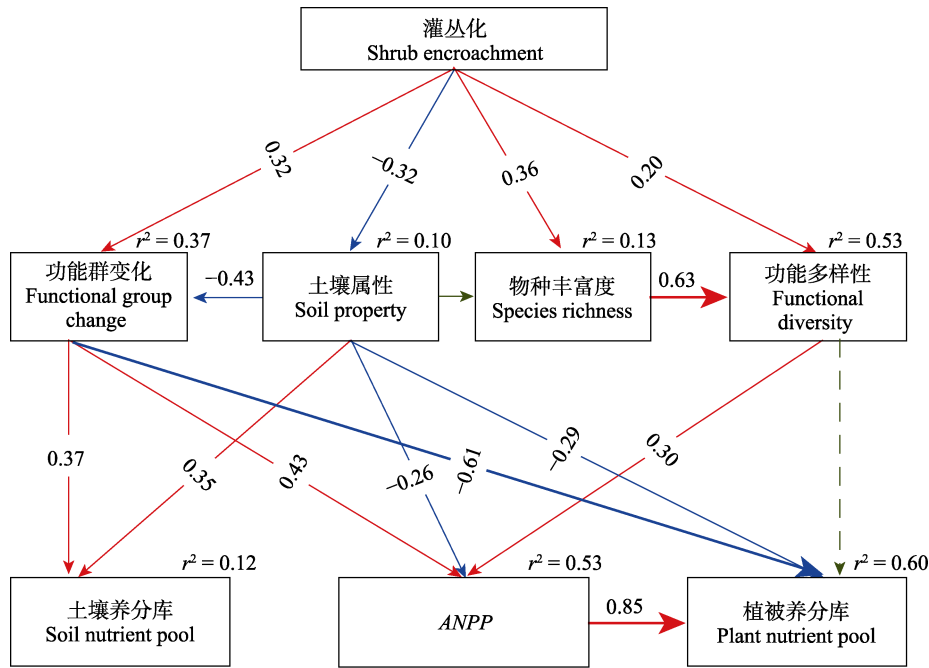


图6 灌丛化对草原生态功能包括地上净初级生产力(ANPP)、植被和土壤养分(C、N)库影响的直接与间接途径。箭头正负数值为标准化回归系数,表示正、负效应; r^2 值表示某一变量被其他变量的方差解释量。

Fig. 6 Structural equation model (SEM) analyses of direct and indirect effects of shrub encroachment on grassland ecosystem function, including aboveground net primary productivity (ANPP), vegetation and soil nutrient pools (C and N). Values associated with solid arrows are standardized path coefficients, indicating positive or negative effects. r^2 values associated with response variables indicate the proportion of variation explained by relationships with other variables.

力(Zarovali *et al.*, 2007; van Auken, 2009), 在本研究中, 小叶锦鸡儿灌丛化导致了草本物种多样性在一定程度上增加, 分析其原因主要是因为随着灌丛化加剧, 群落内一/二年生草本植物显著增加, 而多年生禾草的优势度明显下降。与轻度灌丛化草地相比, 中度灌丛化草地的物种丰富度和一/二年生草本植物的生物量分别增加了约38%和80%; 相比于轻度和中度灌丛化草地, 重度灌丛化草地多年生禾草的生物量下降50%多, 这表明在灌丛化发展过程中, 群落内一/二年生草本植物的竞争优势逐渐增强, 而多年生禾草的优势地位明显减弱。当然, 这可能也与本年度生长季(5–8月)降水量较高(约为233 mm)有关, 适时的雨水促进了一/二年生草本植物快速生长和繁殖。最近, Zhou等(2019)研究发现灌木入侵可通过抑制“生态位互补”效应来改变灌木下群落物种组成, 降低草本生产力, 而一/二年生草本植物因其较高的生长速率和繁殖力(种子产量高)受灌丛化的影响较小(Roscher *et al.*, 2011), 这也可能是灌丛化影响下一/二年生植物优势度增加的原因之一。也有研究表明灌丛化在一定程度上有利于草原群落物种多样性维持, 例如, 在一些半干旱生态系统中,

灌木底层形成了“资源岛”, 灌木下养分积累为养分利用效率低的物种提供了避难所, 从而有利于物种多样性维持(Maestre *et al.*, 2009; Pugnaire *et al.*, 2011); 也有研究发现入侵建植的灌木可通过稳定土壤养分和减缓水分胁迫来增加物种丰富度(Thompson & Eldridge, 2005; Maestre *et al.*, 2009; Pugnaire *et al.*, 2011)。另外, 随着灌丛化程度加剧, 灌丛斑块逐渐扩大, 成年灌木的枝茎叶老化, 其适口性较差以致牲畜啃食率下降, 为冠层下的草本植物提供了庇护, 有利于物种多样性和生产力维持(Holzapfel & Mahall, 1999; Soliveres & Eldridge, 2014)。尽管这些积极效应发生在灌丛斑块内, 但我们认为随着灌丛斑块的扩张和密集化, 这种积极效应也会对区域尺度上物种多样性产生一定的影响。Maestre等(2009)通过模型研究提出灌丛化加快或逆转沙漠化的关键在于入侵灌木与禾草的相对性状(如株高、冠层高度、基径范围等), 灌丛的入侵场景将相对垂直间断的植物岛相连, 并创造了一个更加水平、连续的近地表生物量和有机残留物带, 从而增强了物种多样性和其他积极效应。本研究中, 重度灌丛化样地小叶锦鸡儿灌丛的高度、冠幅、冠幅

面积比和分蘖株数显著高于轻度和中度灌丛化样地, 而灌丛数量较低, 表明随着灌丛化程度的加剧, 小叶锦鸡儿灌丛斑块逐渐增大, 而斑块之间的间隙缩小, 从而使一些积极效应(如物种丰富度增加)在更广泛的区域内发生。

本研究中, 灌丛化对草本群落功能多样性的影响除了直接作用外, 还通过物种多样性来间接影响(β 值高达0.63), 中度灌丛化草地的功能多样性较高, 这也与物种多样性的变化规律一致。随着灌丛化程度加剧, 一/二年生草本植物的物种数和生物量显著增加, 也导致了群落水平功能多样性增加。相对于多年生禾草和杂类草, 一/二年生草本植物的比叶面积较高(Zheng *et al.*, 2012), 加之较高的生物量, 使得群落水平的功能多样性较高, 高功能多样性也反映了物种间资源利用的互补性较高(Gross *et al.*, 2007)。

3.2 灌丛化对典型草原生态系统功能的影响

我们的研究发现, 灌丛化对锡林郭勒草原的群落初级生产力有一定的促进作用, 这与其他的研究结果明显不同。一般认为灌丛化会导致群落内草本植物盖度和生物量减少, 例如Peng等(2013)对不同程度灌丛化草地的研究发现, 草本群落生物量随着灌丛化程度增加而降低。本研究中, 草本群落ANPP增加, 主要是因为一/二年生草本植物的生物量显著增加, SEM分析表明, 功能群组成改变对草本群落生物量的影响最大(β 值高达0.43)。另外, 本年度生长季降水量较高, 也可能是草本植物生物量增加的原因之一, 因为降水增加减缓了水限制, 也削弱了灌丛化对草本群落的负面影响以及灌-草之间的竞争(Knapp *et al.*, 2008; Ratajczak *et al.*, 2017)。在本研究中, 灌丛化程度加剧导致了功能群发生替代, 草本群落逐渐由多年生禾草主导转变为一/二年生植物占优势, 尽管群落生产力增加, 但并不利于群落长期稳定性的维持。其原因在于, 一/二年生草本植物作为机会主义物种, 其生长受资源有效性(如土壤有效氮、降水波动等)的影响很大(Lan & Bai, 2012)。例如, 在湿润年份, 一/二年生草本植物可以快速吸收水分和养分而加速生长, 其生物量较高, 而在干旱年份其生长受到明显抑制, 生物量很低甚至物种会丧失。尽管小叶锦鸡儿灌丛化对群落物种多样性、功能多样性和初级生产力在一定程度上具有促进效应, 但是从长时间尺度上并不利于群落稳

定性和生态系统可持续性。因此, 灌丛化对草原生态系统功能的影响, 不能仅从生物多样性和生产力这些表象指标考虑, 还应结合对群落结构、物种组成和稳定性的影响进行综合评估。本研究还发现灌丛化对ANPP、植被和土壤养分库均不是直接影响, 而是通过影响群落内物种组成、土壤理化性质和功能多样性, 进而间接地影响生态系统功能, 尤其是灌丛化导致功能群发生替代和土壤早碱化是非常重要的生物和非生物因素, 在今后研究中应高度重视。

本研究结果显示, 不同程度灌丛化对草本群落植被和土壤养分库的影响不显著, 总体上植被叶片C、N库变化略大于土壤C、N库。有机C库反映了植物叶片、茎和根系的长期投入, 且有机C的含量会随着植物生产力的变化而变化, 生产力的变化代表着生态系统C吸收的变化, 是木本植物入侵改变生态系统C平衡的重要机制(Archer *et al.*, 2017)。已有研究表明灌木入侵对ANPP的影响与年降水量有关, 在半干旱区和半湿润区(年降水量> 336 mm), ANPP随灌木的入侵增加, 而在干旱地区(年降水量< 336 mm), ANPP则随灌木入侵而减少(Barger *et al.*, 2011)。本研究中, 随着灌丛化程度增加, 尽管ANPP增加, 然而植被C、N库却无明显变化, 其原因是功能群组成变化和土壤早碱化对植被养分库的负效应(β 值分别为-0.61和-0.29)中和了ANPP的正效应($\beta = 0.85$)。土壤容重和黏土含量是影响土壤有机C库的重要因素(Barger *et al.*, 2011), 本研究中各样点的土壤容重差异不显著, 是导致土壤养分库变化不大的主要原因。由于土壤变化远远滞后于驱动它们的植被变化, 因而植被养分库变化略大于土壤养分库。由于灌丛化的成因较为复杂, 各驱动因子相互作用, 不同生态区域差异性较大, 灌木入侵对生态系统C库的影响可能是积极、消极或是中性的(Jackson *et al.*, 2002; Knapp *et al.*, 2008)。造成地上和地下养分库响应不一致的原因, 可能有以下几点: (1)土壤质地、盐性以及地形坡度的不同使得地下养分库对地上变化的响应具有局部性(Barger *et al.*, 2011; Throop *et al.*, 2012); (2)灌丛景观的异质性、斑块大小和灌草性状的差异等导致灌丛化效应的不同, 以及土壤变化远远滞后于驱动它们的植被变化; (3)植物物种或功能群对地上、地下部分C分配的差异(Archer *et al.*, 2017)。因此, 灌丛化过程中地上、地下养分库如何变化有待于长时间尺度的研究。

本研究的潜在不足和局限性主要有两点: 1)本研究仅选择了轻度、中度和重度3个灌丛化样地, 来研究灌丛化对典型草原群落结构与生态系统功能的影响, 如果能选择更多样点(尤其是包括无灌丛化的对照样点)形成灌丛化梯度, 则能更好地研究内蒙古灌丛化的演替过程并揭示相关机理问题, 使研究结果更具普遍性和代表性。2)本研究每个灌丛化样地仅选择了4个优势物种(相对生物量40%–50%)进行植物功能性状测定, 用于功能多样性分析, 难以严谨反映群落水平功能多样性。由于灌丛化草地较高的景观异质性, 物种分布并不均匀, 加之调查面积加大(500 m × 500 m, 沿东、西、南、北4个方向共20个样方), 优势物种的相对生物量波动较大, 以致相对生物量平均值不是很高, 如果能测定更多物种的功能性状, 则能更准确地反映群落功能多样性, 揭示灌丛化草地功能多样性对生态系统功能的维持机理。

致谢 感谢中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的所有老师和工作人员, 同时也感谢江西师范大学的志愿者们在野外试验中给予的帮助。

参考文献

- Archer SR, Andersen EM, Predick KI, Schwinning S, Steidl RJ, Woods SR (2017). Woody plant encroachment: Causes and consequences. In: Briske DD ed. *Rangeland Systems*. Springer, New York. 25–84.
- Archer SR, Schimel DS, Holland EA (1995). Mechanisms of shrubland expansion: Land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, 29, 91–99.
- Barger NN, Archer SR, Campbell JL, Huang CY, Morton JA, Knapp AK (2011). Woody plant proliferation in North American drylands: A synthesis of impacts on ecosystem carbon balance. *Journal of Geophysical Research*, 116, G00K07. DOI: 10.1029/2010JG001506.
- Chen LY, Li H, Zhang PJ, Zhao X, Zhou LH, Liu TY, Hu HF, Bai YF, Shen HH, Fang JY (2015). Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 30, 1627–1641.
- Darrouzet-Nardi A, D'Antonio CM, Dawson TE (2006). Depth of water acquisition by invading shrubs and resident herbs in a Sierra Nevada meadow. *Plant and Soil*, 285, 31–43.
- Eldridge DJ, Bowker MA, Maestre FT, Roger E, Reynolds JF, Whitford WG (2011). Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14, 709–722.
- Eldridge DJ, Soliveres S, Bowker MA, Val J (2013). Grazing dampens the positive effects of shrub encroachment on ecosystem functions in a semi-arid woodland. *Journal of Applied Ecology*, 50, 1028–1038.
- Gao Q, Liu T (2015). Causes and consequences of shrub encroachment in arid and semiarid region: A disputable issue. *Arid Land Geography*, 38, 1202–1212. [高琼, 刘婷 (2015). 干旱半干旱区草原灌丛化的原因及影响-争议与进展. 干旱区地理, 38, 1202–1212.]
- Gross N, Suding KN, Lavorel S, Roumet C (2007). Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, 95, 1296–1305.
- Grover HD, Musick HB (1990). Shrubland encroachment in southern New Mexico, USA: An analysis of desertification processes in the American Southwest. *Climatic Change*, 17, 305–330.
- Holzapfel C, Mahall BE (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80, 1747–1761.
- Huxman TE, Wilcox BP, Breshears DD, Scott RL, Snyder KA, Small EE, Hultine K, Pockman WT, Jackson RB (2005). Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology*, 86, 308–319.
- Jackson RB, Banner JL, Jobbágy EG, Pockman WT, Wall DH (2002). Ecosystem carbon loss with woody plant invasion of grasslands. *Nature*, 418, 623–626.
- Knapp AK, Briggs JM, Collins SL, Archer SR, Bret-Harte MS, Ewers BE, Peters DP, Young DR, Shaver GR, Pendall E, Cleary MB (2008). Shrub encroachment in North American grasslands: Shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14, 615–623.
- Lan ZC, Bai YF (2012). Testing mechanisms of N-enrichment-induced species loss in a semiarid Inner Mongolia grassland: Critical thresholds and implications for long-term ecosystem responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367, 3125–3134.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quétier F, Thébault A, Bonis A (2008). Assessing functional diversity in the field—Methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147.
- Li XY, Zhang SY, Peng HY, Hu X, Ma YJ (2013). 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*, 171–172, 20–30.
- Maestre FT, Bowker MA, Puche MD, Belén Hinojosa M, Martínez I, García-Palacios P, Castillo AP, Soliveres S, Luzuriaga AL, Sánchez AM, Carreira JA, Gallardo A, Escudero A (2009). Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12, 930–941.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Desertification Synthesis*. World Resources Institute, Washington.
- Morgan JA, Milchunas DG, LeCain DR, West M, Mosier AR (2007). Carbon dioxide enrichment alters plant community structure and accelerates shrub growth in the shortgrass steppe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 14724–14729.
- Neilson RP (1986). High-resolution climatic analysis and southwest biogeography. *Science*, 232, 27–34.
- Parizek B, Rostagno CM, Sottini R (2002). Soil erosion as affected by shrub encroachment in northeastern Patagonia. *Journal of Range Management*, 55, 43–48.
- Peng HY, Li XY, Li GY, Zhang ZH, Zhang SY, Li L, Zhao GQ, Jiang ZY, Ma YJ (2013). Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid Inner Mongolian grasslands of China. *Catena*, 109, 39–48.
- Pugnaire FI, Armas C, Maestre FT (2011). Positive plant interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of Arid Environments*, 75, 1310–1320.
- Ratajczak Z, D'Odorico P, Nippert JB, Collins SL, Brunsell NA, Ravi S (2017). Changes in spatial variance during a grassland to shrubland state transition. *Journal of Ecology*, 105, 750–760.
- Roscher C, Weigelt A, Proulx R, Marquard E, Schumacher J, Weisser WW, Schmid B (2011). Identifying population- and community-level mechanisms of diversity-stability relationships in experimental grasslands. *Journal of Ecology*, 99, 1460–1469.
- Seifan M, Kadmon R (2006). Indirect effects of cattle grazing on shrub spatial pattern in a mediterranean scrub community. *Basic and Applied Ecology*, 7, 496–506.
- Shackleton CM, Scholes RJ (2011). Above ground woody community attributes, biomass and carbon stocks along a rainfall gradient in the savannas of the central lowveld, South Africa. *South African Journal of Botany*, 77, 184–192.
- Soliveres S, Eldridge DJ (2014). Do changes in grazing pressure and the degree of shrub encroachment alter the effects of individual shrubs on understorey plant communities and soil function? *Functional Ecology*, 28, 530–537.
- Thompson WA, Eldridge DJ (2005). Plant cover and composition in relation to density of *Callitris glaucophylla* (white cypress pine) along a rainfall gradient in eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, 53, 545.
- Throop HL, Archer SR, Monger HC, Waltman S (2012). When bulk density methods matter: Implications for estimating soil organic carbon pools in rocky soils. *Journal of Arid Environments*, 77, 66–71.
- van Auken OW (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90, 2931–2942.
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- Wan HW, Pan QM, Bai YF (2013). China grassland biodiversity monitoring network: Indicators and implementation plan. *Biodiversity Science*, 21, 639–650. [万宏伟, 潘庆民, 白永飞 (2013). 中国草地生物多样性监测网络的指标体系及实施方案. *生物多样性*, 21, 639–650.]
- Xiong XG, Han XG (2006). Application of state and transition models to discussing the thickening of steppe in Xilin River Basin, Inner Mongolia. *Acta Prataculturae Sinica*, 15(2), 9–13. [熊小刚, 韩兴国 (2006). 运用状态与过渡模式讨论锡林河流域典型草原的灌丛化. *草业学报*, 15(2), 9–13.]
- Zarovali MP, Yiakoulaki MD, Papanastasis VP (2007). Effects of shrub encroachment on herbage production and nutritive value in semi-arid Mediterranean grasslands. *Grass and Forage Science*, 62, 355–363.
- Zheng SX, Ren HY, Li WH, Lan ZC (2012). Scale-dependent effects of grazing on plant C:N:P stoichiometry and linkages to ecosystem functioning in the Inner Mongolia grassland. *PLOS ONE*, 7, e51750. DOI: 10.1371/journal.pone.0051750.
- Zhou LH, Shen HH, Chen LY, Li H, Zhang PJ, Zhao X, Liu TY, Liu SS, Xing AJ, Hu HF, Fang JY (2019). Ecological consequences of shrub encroachment in the grasslands of northern China. *Landscape Ecology*, 34, 119–130.

特邀编委: 陈 槐 编辑: 赵 航