

DOI:10.11686/cyxb2025113

<http://cyxb.magtech.com.cn>

刘阳, 肖红, 徐长林, 等. 东祁连山高寒草甸山生柳灌木扩张对草本植物群落特征的影响. 草业学报, 2026, 35(3): 13—25.

LIU Yang, XIAO Hong, XU Chang-lin, *et al.* Impact of *Salix oritrepha* shrub encroachment on characteristics of herbaceous plant communities in the alpine meadows of the Eastern Qilian Mountains. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(3): 13—25.

东祁连山高寒草甸山生柳灌木扩张 对草本植物群落特征的影响

刘阳, 肖红*, 徐长林, 邓明月, 魏文强, 韩奥, 马凯, 王昀

(甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃 兰州 730070)

摘要:明晰东祁连山高寒草甸灌木扩张对草本植物群落特征的影响, 对当地生态平衡和畜牧业发展具有重要意义。本研究在甘肃省天祝藏族自治县境内, 以山生柳为优势灌木的高寒灌丛草甸为对象, 运用空间演替代替时间演替的方法, 在不同灌丛化程度(轻度、中度和重度)的灌丛斑块和草地斑块中, 探究了不同功能群草本植物的高度、盖度和地上生物量以及群落物种多样性指数的变化规律。结果表明, 随着灌丛化程度的增加, 灌丛斑块和草地斑块中各功能群草本植物的高度均呈上升趋势, 莎草科植物的盖度呈下降趋势, 禾本科植物的生物量无显著变化; 灌木扩张对杂类草的物种组成影响较大, 在重度灌丛化处理下, 灌丛斑块和草地斑块中均形成了以问荆为优势种的草本层。灌木扩张降低了灌丛斑块中草本群落的物种丰富度指数、Shannon—Wiener 指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数。相关性分析得出, 灌丛斑块内山生柳灌木的高度和冠幅面积与草本植物物种多样性指数均呈显著负相关。综上, 以山生柳为优势灌木的高寒灌丛草甸灌木扩张对草本群落既有竞争作用, 又有一定的庇护作用, 这种作用的大小因灌丛化程度和草本植物种类的不同而有所差异。

关键词:高寒灌丛草甸; 灌丛化; 草本植物功能群; 物种多样性

Impact of *Salix oritrepha* shrub encroachment on characteristics of herbaceous plant communities in the alpine meadows of the Eastern Qilian Mountains

LIU Yang, XIAO Hong*, XU Chang-lin, DENG Ming-yue, WEI Wen-qiang, HAN Ao, MA Kai, WANG Yun

College of Prataculture Agriculture, Gansu Agricultural University, Ministry of Education Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Lanzhou 730070, China

Abstract: Exploring the impacts of shrub encroachment on the characteristics of herbaceous plant communities in the alpine meadows of the Eastern Qilian Mountains is important both for understanding local ecological equilibrium and for the development of animal husbandry. This study was carried out in alpine meadows dominated by *Salix oritrepha* in Tianzhu, Gansu Province. Using a space-for-time substitution method, we assessed differences in plant height, coverage, and aboveground biomass across various functional groups, and species diversity indexes, under light, moderate, and heavy levels of shrub encroachment in both shrub and grass patches. As shrub encroachment intensified, herbaceous plant height increased in both patch types, whereas the cover of sedges declined and the aboveground biomass of grasses remained stable. The composition of forbs shifted significantly, with *Equisetum*

收稿日期: 2025-04-01; 改回日期: 2025-06-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(32301509), 对口支援科研联合基金项目(GSAU-DKZY-2025-004)和甘肃农业大学公招博士科研启动基金项目(GAU-KYQD-2021-01)资助。

作者简介: 刘阳(2000—), 男, 甘肃通渭人, 在读硕士。E-mail: 18394018068@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: xiaoh@gsau.edu.cn

arvense becoming dominant under severe shrub encroachment. Species richness, Shannon—Wiener diversity, Simpson's dominance, and Pielou's evenness indexes all decreased in shrub patches as shrub encroachment intensified. Correlation analysis revealed a significant negative relationship between herbaceous species diversity and the plant height and canopy size of *S. oritrepha*. Overall, the results of this study show that *S. oritrepha* expansion has both suppressive and facilitative effects on herbaceous communities, with the extent of these effects varying depending on the plant functional group and the degree of shrub encroachment.

Key words: alpine shrub meadow; shrub encroachment; herbaceous plant functional groups; species diversity

草地灌丛化(shrub encroachment)是指草地生态系统中的本地或入侵灌木的数量和优势度增加的过程^[1]。自19世纪中后期开始,灌丛化现象在全球范围内迅速发生,到目前为止,仍保持着增加趋势^[2-3]。一般认为,全球气候变化与人类活动是造成草地灌丛化的主要原因^[4-5],也有研究认为在高寒草甸和荒漠草原中长期放牧后减轻放牧强度甚至休牧才是引发灌丛化的直接原因^[6]。随着草地生态系统中灌木的入侵与扩张,原本连片的草地逐渐转变为灌木植物“镶嵌”于草原基质之上的复合植被景观,增加了草地的生境异质性^[7]。灌丛化草地主要由灌木冠层垂直投影所覆盖的区域(即灌丛斑块)和灌丛斑块之间的空隙区域(即草地斑块)组成^[8]。灌木的冠层为冠幅面积下的草本植物提供了优良的庇护所,同时改变了水、热和养分等条件,进而影响草本植物的生长和群落组成^[9-10]。因此,探索草地生态系统灌木扩张对草本植物群落特征的影响已经成为当前生态学家研究的热点问题^[11]。

基于全球范围内的Meta分析结果表明,灌木入侵对草本群落的影响具有复杂性和多样性,灌木入侵导致草本植物盖度和生物量显著降低,但对植物多样性的影响既有正效应,又有负效应,可能在不同草地生态类型上存在差异^[12]。Yang等^[13]在青藏高原高寒草甸和高寒草原中的研究发现,以川西锦鸡儿(*Caragana spinifera*)为优势灌木的入侵增加了高寒草甸草本植物的地上生物量和物种丰富度指数,但对高山草原草本植物地上生物量和物种丰富度指数的影响较小。Liu等^[14]的研究结果表明,金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌木扩张导致高寒草甸草本植物地上生物量和物种丰富度指数减少,且草本植物的功能群组成发生变化,莎草科植物被杂类草替代。Zhao等^[15]在以小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)为优势灌木的温性草原的研究表明,灌木扩张降低了草本植物盖度和地上生物量。综上,灌木扩张对草本植物群落的影响可能因草地类型、灌木类型和灌丛化程度等因素而有所差异。此外,灌木对草本植物的作用受到斑块大小的影响,例如,张敬敏等^[16]在内蒙古典型草原和荒漠草原地区对以小叶锦鸡儿为优势灌木的草地灌丛化的研究发现,灌丛斑块和草地斑块的草本群落相似性随着斑块的增大而减小。同时,当前研究多聚焦于某一特定的灌丛化阶段和灌木扩张早期的生态效应,对灌木扩张多个阶段和长期生态影响尚缺乏系统评估^[17]。

祁连山高寒草甸是我国重要的草地类型,而生柳(*Salix oritrepha*)是该地区的主要灌木类型^[18],但目前未见该地区关于生柳灌木扩张对草本植物群落影响的研究报道。因此,本研究以东祁连山生柳灌丛草甸为对象,根据当地草本植物的形态特征和生态习性将其划分为禾本科、莎草科和杂类草^[19-20]。运用经典的生态学研究方法,即空间演替代替时间演替^[21],通过野外群落调查,探究不同灌丛化程度(轻度、中度、重度)下灌丛斑块和草地斑块内不同功能群(禾本科、莎草科和杂类草)草本植物高度、盖度和生物量以及群落物种多样性的变化规律,为当地高寒灌丛草甸的合理利用和科学管理提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省天祝藏族自治县抓喜秀龙镇境内的生柳高寒灌丛草甸地区,地理坐标为102°39′—102°48′ E, 37°11′—37°12′ N,海拔2878~3425 m(图1)。该地区气候寒冷,属于典型的高原山地气候;年平均气温约为-2℃;年平均降水量在400~500 mm,且主要集中在7—9月,潜在蒸发量为1592 mm;昼夜温差大,日照充足,太阳辐射强,仅分冷、热两季;本研究区土壤类型为亚高山灌丛草甸土;植被资源丰富,优势灌木为生柳灌丛,伴生灌木为杯腺柳(*Salix cupularis*)、金露梅和绣线菊(*Spiraea alpina*),主要草本为早熟禾(*Poa pratensis*)、藏异燕

麦 (*Helictotrichon tibeticum*)、双柱头蕨草 (*Trichophorum distigmaticum*)、矮生嵩草 (*Carex alatauensis*)、问荆 (*Equisetum arvense*) 及珠芽蓼 (*Bistorta vivipara*) 等。研究区为典型的冬季牧场, 利用时间主要集中在每年的 12 月初至翌年 3 月底。

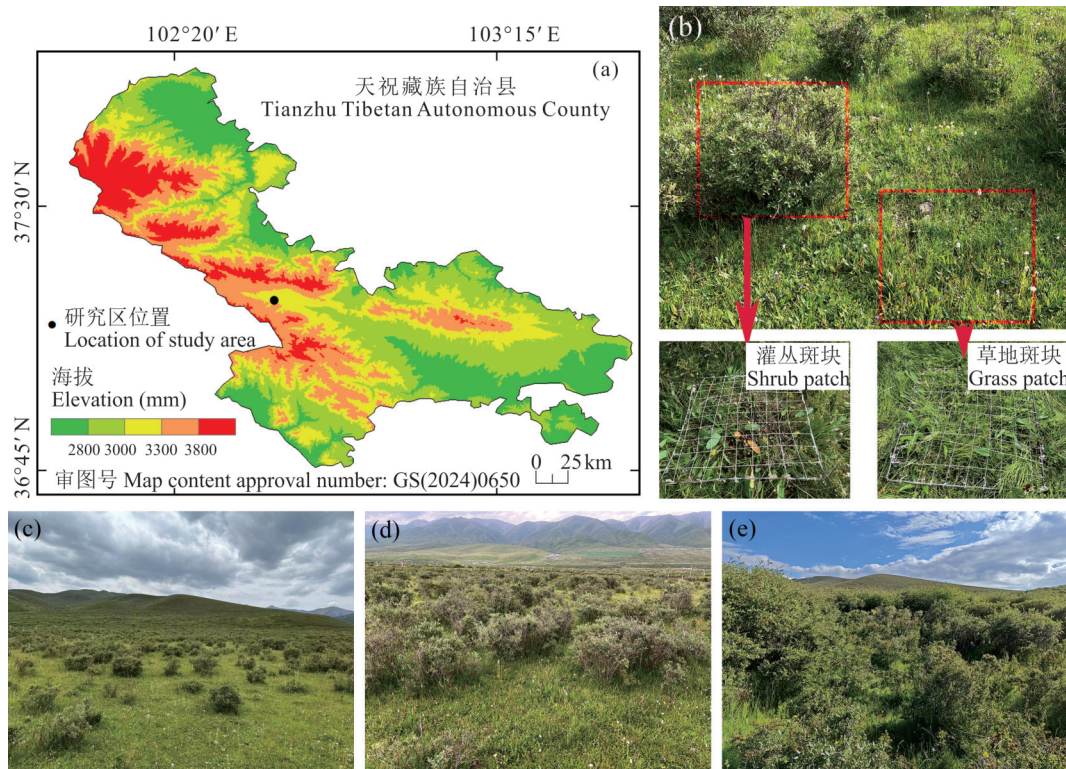


图 1 研究区地理位置、样地景观及灌丛斑块与草地斑块相对位置

Fig. 1 Geographical location of the study area, sample plot landscape images, and relative positions of shrub patches and grass patches

基于自然资源部标准地图服务网站 GS(2024)0650 号标准地图制作, 底图边界无修改。插图分别代表: (a) 研究区位置、(b) 灌丛斑块和草地斑块相对位置示意图、(c) 轻度灌丛化草甸、(d) 中度灌丛化草甸和 (e) 重度灌丛化草甸。Based on the standard map service website of the Ministry of Natural Resources with the drawing number: GS(2024)0650, the boundary of the base map was not modified. Each illustration represents: (a) Location of the study area, (b) A schematic diagram of the relative positions of shrub patches and grass patches, (c) Lightly shrub-encroached meadow, (d) Moderately shrub-encroached meadow, and (e) Heavily shrub-encroached meadow.

1.2 试验设计

野外调查于 2024 年 7—8 月在当地海拔 3067~3130 m 的山地进行, 选取面积约为 1 km² 的样区, 根据灌丛的总盖度来定义不同的灌丛化程度: 轻度灌丛化的灌木覆盖度为 10%~20%, 中度灌丛化的灌木覆盖度为 30%~40%, 重度灌丛化的灌木覆盖度为 50%~60%, 分别在 3 种灌丛化程度的样地中均选取 3 个面积为 10 m×10 m 的样方, 且各样方之间的距离在 100~200 m, 共计 9 个样方 (图 1)。测量并记录所有样方内灌木的种类、数量、高度及冠幅面积, 然后统计样方内山生柳灌丛的高度及冠幅面积以计算其平均值, 根据均值在对应样方中确定具有灌丛化程度代表性的山生柳灌丛作为标准山生柳灌木 (即标准株), 测量并记录标准株的高度、冠幅面积、茎粗和分蘖株数, 后用刈割法测量标准株的地上生物量 (刈割过程中尽量减少对草本的破坏)。在标准株生长的位置确定 0.5 m×0.5 m 的草地样方 (即灌丛斑块), 在其附近 2 m 范围内的草地中确定与之对应的 0.5 m×0.5 m 的草地样方 (即草地斑块)。统计灌丛斑块和草地斑块中草本植物物种数, 用卷尺测量记录每种草本的高度, 用针刺法测量并记录每种草本的盖度, 最后将草地样方内所有草本植物按照禾本科、莎草科和杂类草 3 类功能群齐地面剪下, 分别装入信封袋并带回实验室在 65 °C 的烘箱中烘至恒重, 用于不同功能群草本植物地上生物量的测定。

1.3 灌木特征的测定方法

用卷尺测量灌木的垂直高度, 用游标卡尺测量茎粗, 用烘干称重法测量其地上生物量, 将灌木冠幅面积近似

视为椭圆并计算其面积,样方内灌木盖度用灌木的冠幅面积计算。相应公式如下:

$$\text{灌木冠幅} = ab\pi/4$$

$$\text{灌丛盖度} = \text{总灌木冠幅}/\text{样方面积}$$

式中: a 为灌木冠层的最大水平长度, b 为与 a 所在直线水平垂直的灌木冠层长度; π 为圆周率,取其近似值3.14;样方面积为100 m²。

1.4 指标计算

不同功能群草本植物的丰富度指数(R)、Shannon-Wiener指数(S)、Simpson优势度指数(D)和Pielou均匀度指数(E),相应计算公式如下:

$$R = N$$

$$S = -\sum_{i=1}^N (P_i \ln P_i)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^N P_i^2$$

$$E = S/\ln N$$

式中: N 表示样方草本植物种数; P_i 表示样方内第 i 种草本植物的相对盖度。

使用相对作用强度(relative interaction intensity, RII)来估计山生柳灌木扩张引起的草本植物群落的变化程度。 RII 指数计算公式如下:

$$RII = (S - G)/(S + G)$$

式中: S 和 G 分别为灌丛斑块和草地斑块中草本植物功能群的各功能值和物种多样性指数。 RII 为-1~1,正值表示灌丛化对草本植物特征有正向促进作用,负值表示有负向抑制作用^[7]。

1.5 数据分析

运用Excel 2020软件对基础数据进行整理;采用SPSS 26.0软件对灌丛盖度和各功能群草本植物的高度、盖度、生物量及多样性指数进行单因素方差分析(One-way ANOVA),以检验轻度、中度、重度灌丛化之间各指标的差异是否显著($P < 0.05$);若单因素方差分析结果显著,则进一步采用Tukey's Honestly Significant Difference (HSD)检验进行事后多重比较($P < 0.05$)。同时,使用 T 检验(t -test)比较同一灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块之间各功能群草本植物的高度、盖度、生物量及多样性指数的差异是否显著($P < 0.05$)。应用Graphpad Pism 9.5软件绘制柱状图、森林图及进行多元线性回归分析以探究灌丛盖度分别对灌丛斑块和草地斑块中不同功能群草本特征的影响,运用Origin 2024软件绘制热图以探究山生柳灌木特征与灌丛斑块和草地斑块各功能群草本特征之间的关系。

2 结果与分析

2.1 不同灌丛化程度下灌木特征变化

由表1可知,随着灌丛化程度的增加,山生柳灌木的高度、冠幅面积、地上生物量和茎粗均显著增加($P < 0.05$,表1),在重度灌丛化中达到最大;分蘖株数随着灌丛化程度的增加呈先增加后降低的趋势,在中度灌丛化中达到最大。

2.2 不同灌丛化程度下各功能群草本物种组成

本研究所调查的18个0.25 m²草地样方中共出现47种草本植物,分属于18个科。灌丛斑块内禾本科植物的物种数随灌丛化程度的增加而减少,在草地斑块中相对比较稳定(图2),而莎草科植物物种数在灌丛斑块和草地斑块中均比较稳定。随着灌丛化程度的增加,灌丛斑块和草地斑块中杂类草

表1 不同灌丛化程度下山生柳灌木的生长特征

Table 1 Growth characteristics of *S. oritrepha* shrub under varying degrees of shrub encroachment

灌丛特征 Shrub characteristics	灌丛化程度 Degree of shrub encroachment		
	轻度 Light	中度 Moderate	重度 Heavy
高度 Height (cm)	45.67±1.20c	71.67±1.20b	127.67±1.45a
冠幅面积 Crown area (m ²)	0.19±0.05c	0.48±0.10b	1.44±0.41a
地上生物量 Aboveground biomass (g·clump ⁻¹)	194.61±22.69c	587.28±85.84b	2395.89±101.44a
茎粗 Stem diameter (mm)	5.12±0.81c	6.75±0.33b	12.38±0.14a
分蘖株数 Tillering number (No.)	24.00±1.15c	45.00±2.31a	29.67±0.67b

注:不同小写字母表示不同灌丛化间差异显著($P < 0.05$)。

Note: Lowercase letters indicate significant differences among different intensities of shrub encroachment ($P < 0.05$).

的种类组成变化较大(图 2),如灌丛斑块内的翻白草(*Potentilla discolor*)、肉果草(*Lancea tibetica*)和北方獐牙菜(*Swertia diluta*)等物种出现在轻度灌丛化下,但随着灌丛化程度的增加,到重度灌丛化处理下这些物种均已消失;草地斑块中的铃铃香青(*Anaphalis hancockii*)和球花蒿(*Artemisia smithii*)等杂类草也出现了类似现象(表 2)。轻度灌丛化处理下灌丛斑块和草地斑块均未出现问荆,而在重度灌丛化处理下灌丛斑块和草地斑块中间荆的盖度分别达到了 40.67% 和 57.00%(表 2)。

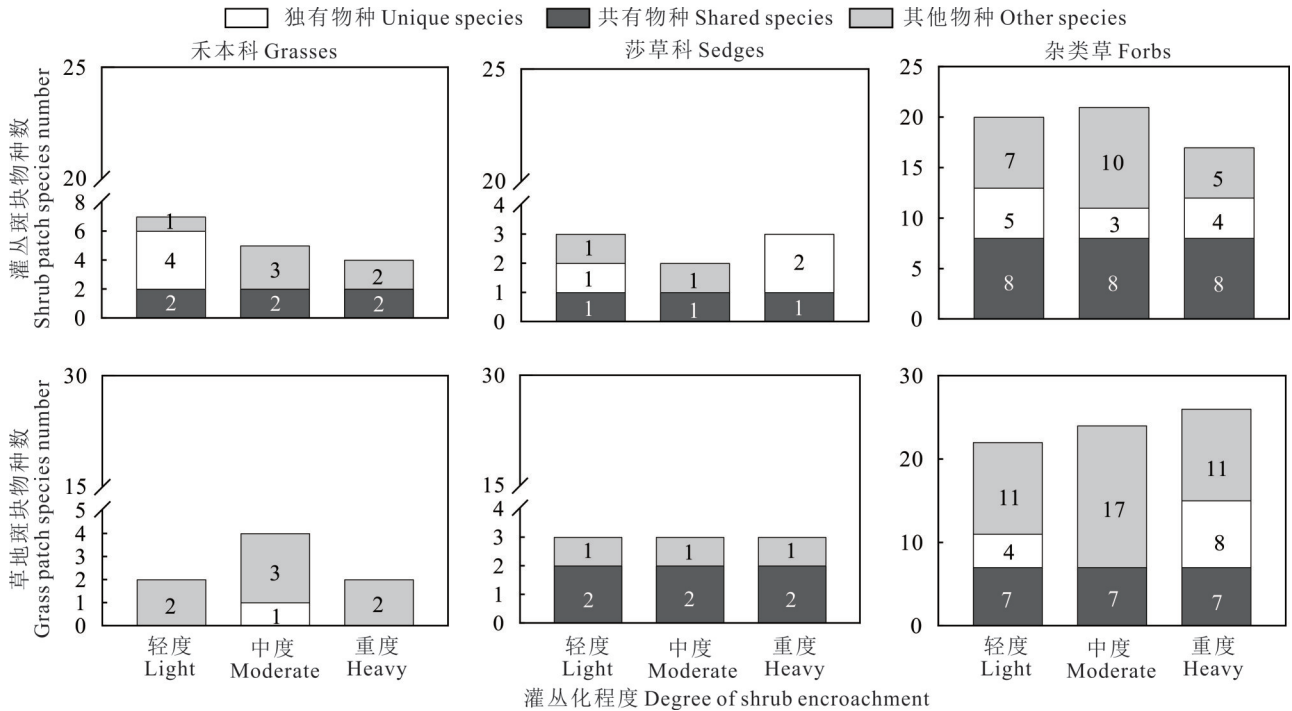


图 2 不同灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块中各功能群物种数的变化

Fig. 2 Changes in species richness of herbaceous plant functional groups in shrub and grass patches across different degrees of shrub encroachment

独有物种、共有物种和其他物种分别指:相同斑块内某一灌丛化程度中独有的物种、3种灌丛化程度中共有的物种和斑块中除去独有和共有物种的剩余物种。Within a patch, “unique species” refer to species that are exclusive to a particular level of shrub encroachment. “Shared species” are those present across all levels of shrub encroachment. “Other species” are the remaining species in the patch after excluding both unique and shared species.

表 2 不同灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块中主要杂类草的盖度

Table 2 Coverage of dominant forbs in shrub and grass patches across different intensities of shrub encroachment (%)

物种名 Species name	科 Family	灌丛斑块 Shrub patch			草地斑块 Grass patch		
		轻度 Light	中度 Moderate	重度 Heavy	轻度 Light	中度 Moderate	重度 Heavy
铃铃香青 <i>A. hancockii</i>	菊科 Asteraceae	4.00	1.67	1.33	15.67	9.67	—
钝苞雪莲 <i>Saussurea nigrescens</i>	菊科 Asteraceae	—	20.33	4.00	—	—	—
球花蒿 <i>A. smithii</i>	菊科 Asteraceae	1.00	—	—	12.00	—	—
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	菊科 Asteraceae	—	—	—	—	—	12.33
翻白草 <i>P. discolor</i>	蔷薇科 Rosaceae	9.67	8.33	—	13.00	18.33	0.67
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	蔷薇科 Rosaceae	—	—	—	—	24.00	8.33
北方獐牙菜 <i>S. diluta</i>	龙胆科 Gentianaceae	4.00	0.67	—	6.33	—	—
珠芽蓼 <i>B. vivipara</i>	蓼科 Polygonaceae	18.00	7.00	11.67	46.33	51.33	17.67
银莲花 <i>Anemone cathayensis</i>	毛茛科 Ranunculaceae	5.33	6.67	8.67	13.00	13.33	9.00
肉果草 <i>L. tibetica</i>	通泉草科 Primulaceae	1.33	3.33	—	—	0.33	1.67
问荆 <i>E. arvense</i>	木贼科 Equisetaceae	—	2.33	40.67	—	5.67	57.00
小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>	玄参科 Scrophulariaceae	—	—	—	1.67	8.67	15.00

“—”表示该物种未出现。“—” indicates the absence of the herbaceous species.

2.3 不同灌丛化程度下各功能群草本植物特征的变化

由图3可知,随着灌丛化程度的增加,灌丛斑块和草地斑块中各功能群草本植物的高度均呈上升趋势,且轻度灌丛化下草本植物高度均显著低于重度灌丛化($P<0.05$),禾本科和莎草科高度的 RII 值均为正值,杂类草高度的 RII 值则由负值变为正值(图4)。随着灌丛化程度的增加,不论灌丛斑块还是草地斑块,禾本科植物的盖度均呈下降趋势,且轻度灌丛化下显著高于重度灌丛化($P<0.05$),灌丛斑块内莎草科的盖度呈下降趋势,而杂类草的盖度呈上升趋势($P<0.05$,图3);禾本科植物盖度的 RII 值在轻度灌丛化中为正值,但随着灌丛化程度的增加, RII 值减小,到中度和重度灌丛化则接近零值,而莎草科和杂类草盖度的 RII 值均为负值(图4)。随着灌丛化程度的增加,灌丛斑块和草地斑块内禾本科生物量均无显著变化($P>0.05$),而杂类草的生物量呈上升趋势,且轻度灌丛化显著低于重度灌丛化处理($P<0.05$,图3)。同一灌丛化程度下,灌丛斑块内杂类草的盖度和生物量显著低于草地斑块($P<0.05$,图3)。随着灌丛化程度的增加,莎草科生物量的 RII 值由正值变为负值,杂类草的 RII 值一直为负值(图4)。

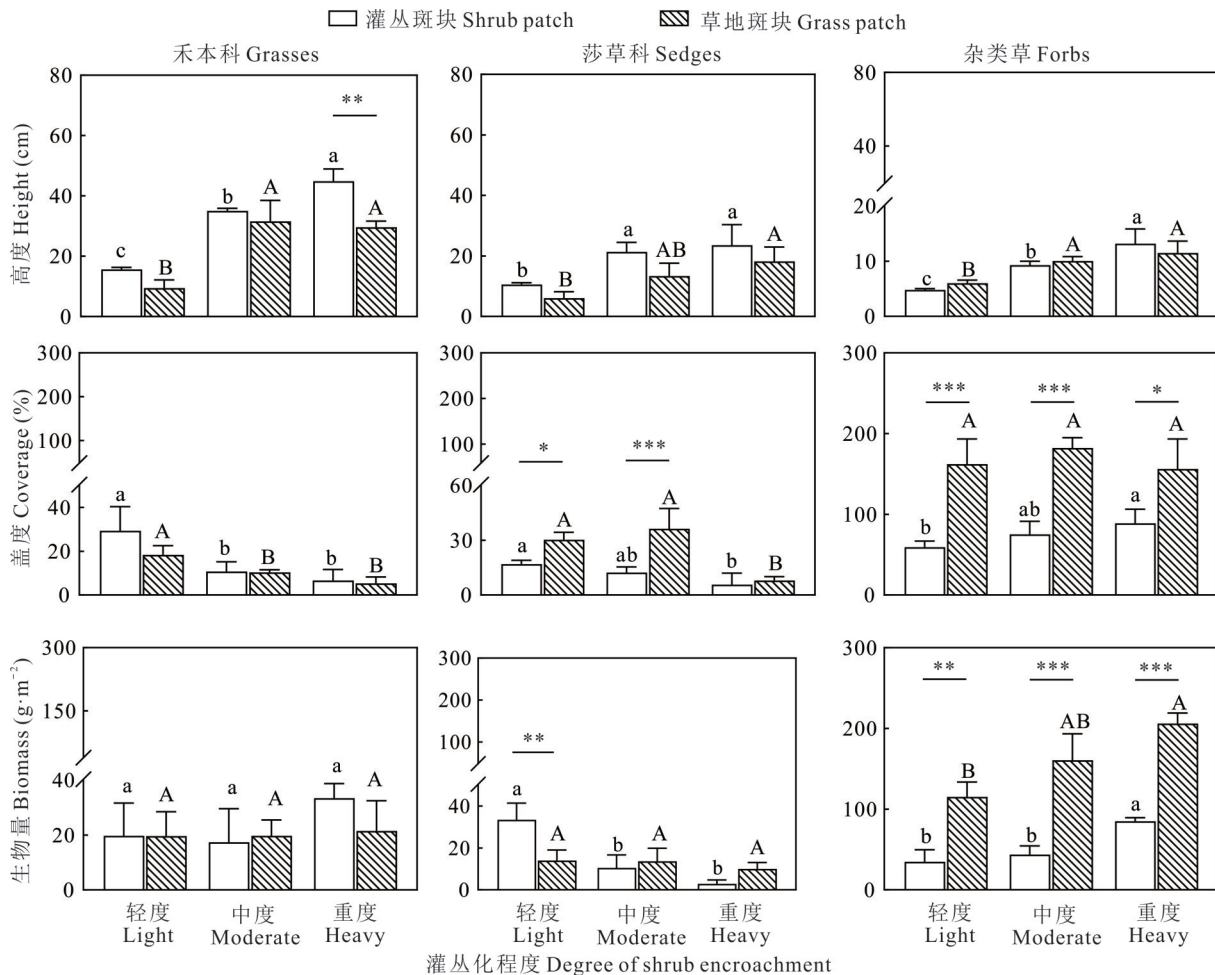


图3 不同灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块中草本植物不同功能群高度、盖度及生物量的变化

Fig. 3 Variations in height, coverage, and biomass of herbaceous plant functional groups in shrub patches and grass patches across different intensities of shrub encroachment

不同小写字母代表灌丛斑块内不同灌丛化程度间存在显著差异($P<0.05$),不同大写字母代表草地斑块内不同灌丛化程度间存在显著差异($P<0.05$),星号代表同一灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块间存在显著差异, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$, 下同。 Different lowercase letters indicate significant differences in the intensity of shrub encroachment within shrub patches ($P<0.05$). Different uppercase letters denote significant differences in the intensity of shrub encroachment within grass patches ($P<0.05$). Asterisks signify significant difference between shrub patches and grass patches at the same shrub encroachment level, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, and *** $P<0.001$, respectively. The same below.

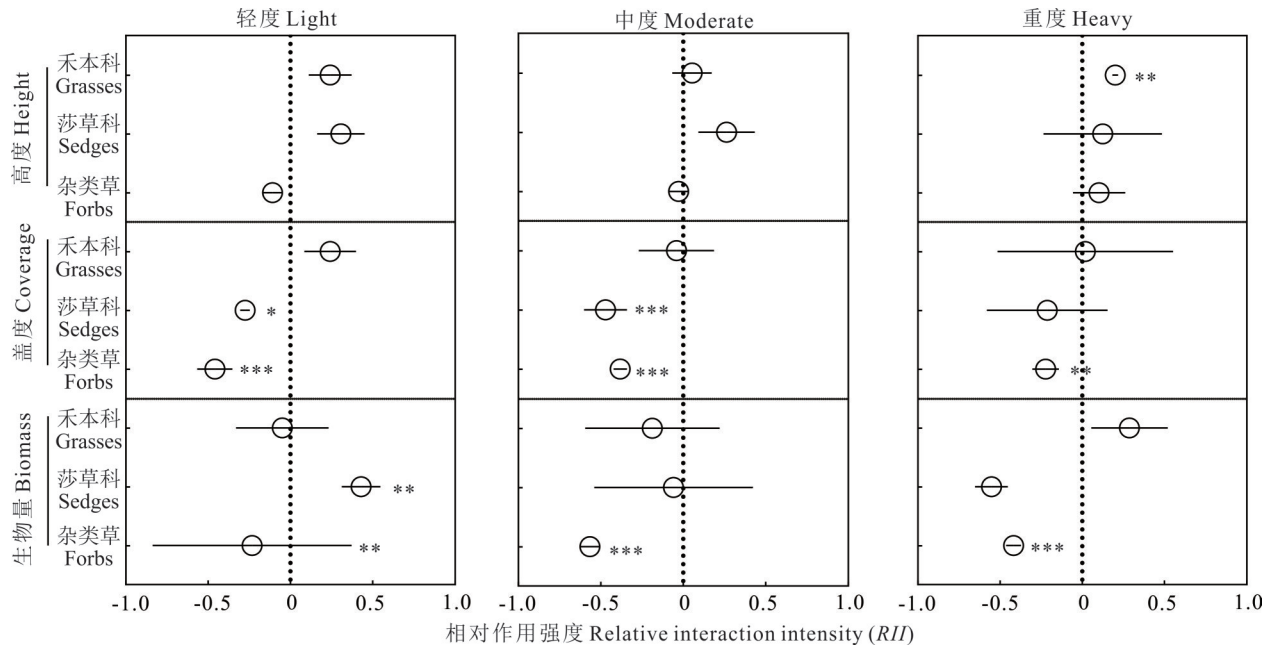


图 4 草本植物不同功能群特征的相对作用强度 (RII)

Fig. 4 Relative interaction intensity (RII) of different herbaceous plant functional groups in response to shrub encroachment

虚线代表零线; RII 正值 (零线右侧) 表示灌木扩张后变量值的增加, RII 负值 (零线左侧) 表示变量值下降, 下同。The dotted line represents the zero line. Positive RII values (right of the zero line) indicate an increase in trait value following shrub encroachment, while negative values (left) indicate a decrease. The same below.

2.4 不同灌丛化程度下草本群落物种多样性的变化

随着灌丛化程度的增加, 灌丛斑块内的丰富度指数呈显著降低趋势 ($P < 0.05$, 图 5), 而草地斑块内丰富度指数无显著差异 ($P > 0.05$); 随着灌丛化程度的增加, 灌丛斑块和草地斑块内均匀度指数、Shannon-Wiener 指数和优势度指数均呈显著下降趋势, 且轻度灌丛化处理下各指数显著高于重度灌丛化 ($P < 0.05$, 图 5)。在中度和重度灌丛化下, 灌丛斑块的丰富度指数均显著低于草地斑块 ($P < 0.01$, 图 5)。在重度灌丛化处理下丰富度指数、

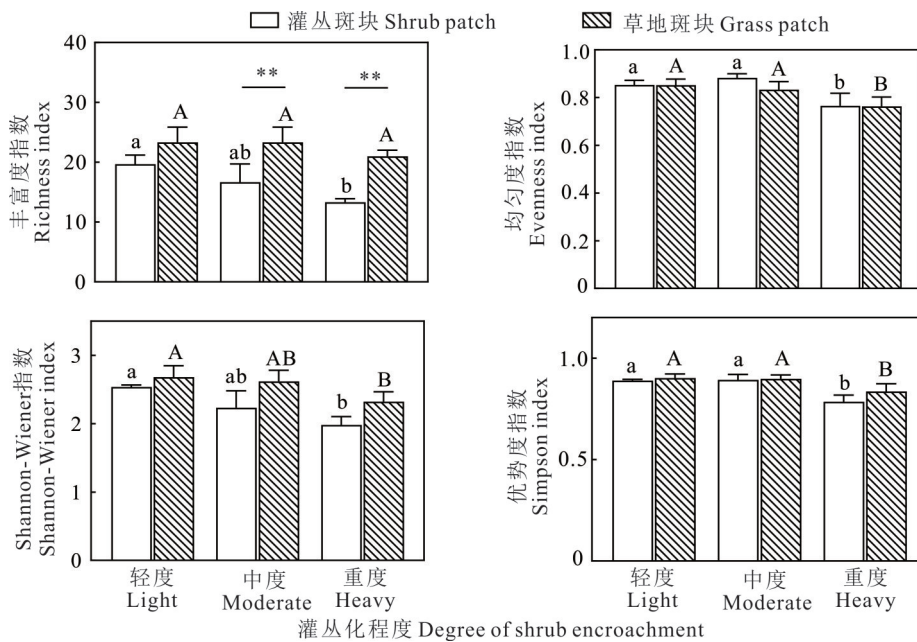


图 5 不同灌丛化程度下灌丛斑块和草地斑块中草本植物群落物种多样性指数的变化

Fig. 5 Changes in species diversity index of herbaceous communities in shrub patches and grass patches across different intensities of shrub encroachment

Shannon—Wiener 指数和优势度指数的 RII 值均为负值;而丰富度指数和 Shannon—Wiener 指数的 RII 值在不同灌丛化程度下均表现为负值(图 6),均匀度指数的 RII 值在中度、轻度和重度灌丛化中均接近于 0(图 6)。

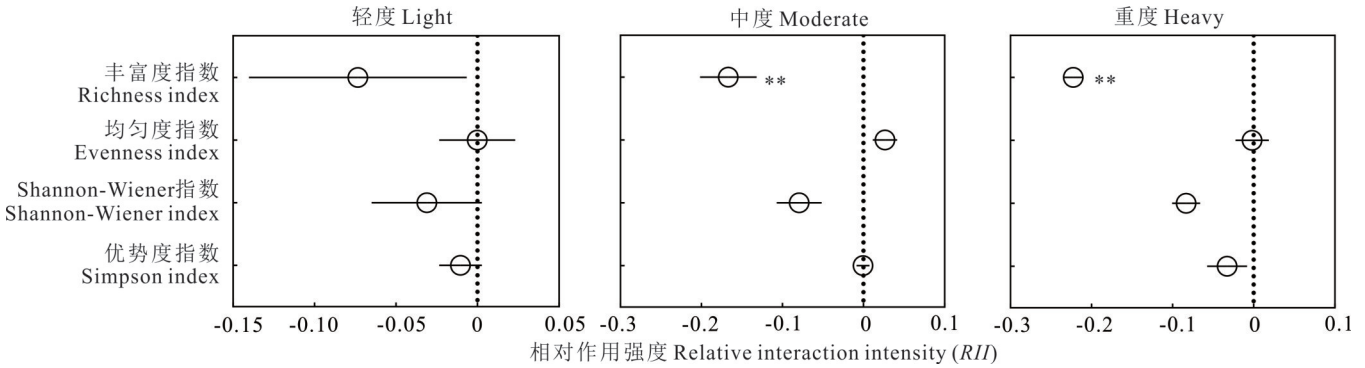
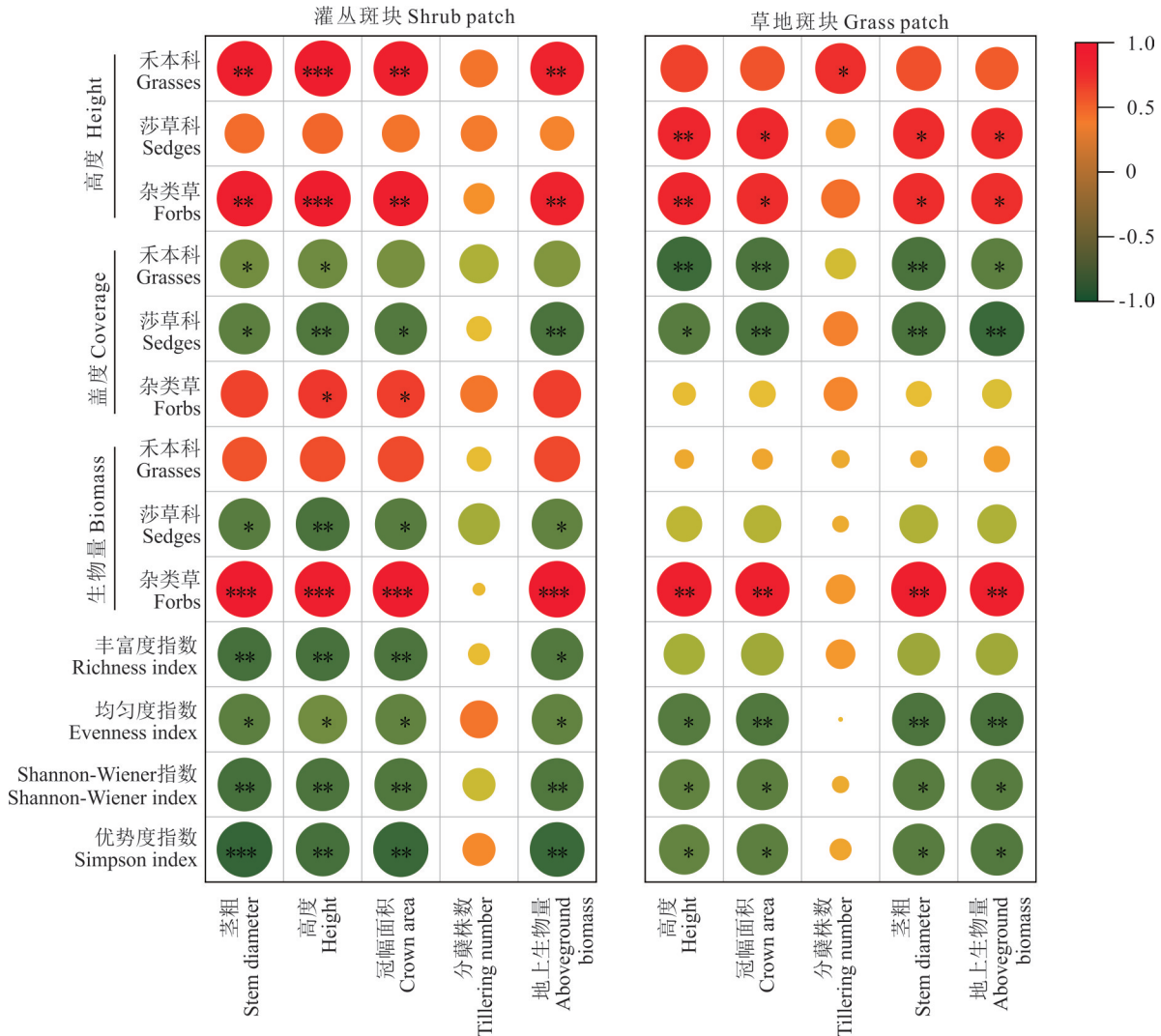


图 6 不同灌丛化程度下草本植物群落物种多样性指数的相对作用强度 (RII)

Fig. 6 Relative interaction intensity (RII) of species diversity index of herbaceous communities across different intensities of shrub encroachment



山生柳灌丛特征 Characteristics of *S. oritrepha* shrub

图 7 山生柳灌木生长特征与各功能群草本植物高度、盖度、地上生物量和群落物种多样性指数的相关分析

Fig. 7 Relationship among the growth characteristics of *S. oritrepha* and the height, coverage, aboveground biomass, and community species diversity indexes of herbaceous plant functional groups

2.5 灌木特征与不同功能群草本群落特征的关系

由图 7 可知,与草地斑块相比,灌丛斑块中的草本群落特征和灌木特征的联系更加显著。灌丛斑块中,山生柳灌丛的高度、冠幅面积、茎粗和地上生物量与禾本科高度、杂类草高度、杂类草生物量之间呈极显著正相关($P < 0.01$),与莎草科盖度、莎草科生物量、丰富度指数、均匀度指数、Shannon-Wiener 指数和优势度指数之间均呈显著负相关($P < 0.05$)。在草地斑块中,山生柳灌丛的高度、冠幅面积、茎粗和地上生物量与莎草科高度、杂类草高度、杂类草生物量之间呈显著正相关($P < 0.05$),与禾本科盖度、莎草科盖度、均匀度指数、Shannon-Wiener 指数和优势度指数之间呈显著负相关($P < 0.05$)。除草地斑块内禾本科高度外,其他指标均与灌丛分蘖株数间无显著相关性($P > 0.05$)。

通过多元线性回归分析单独探究了山生柳灌丛盖度对灌丛斑块和草地斑块中各功能群草本植物形态特征的影响(图 8)。灌丛斑块中禾本科高度、杂类草高度和杂类草生物量均与山生柳灌丛盖度间有极显著的正相关性($P < 0.001, n=9$),而禾本科盖度、莎草科盖度和莎草科生物量均与山生柳灌丛盖度有显著的负相关性($P < 0.05, n=9$,图 8)。草地斑块中莎草科高度、杂类草高度和杂类草生物量与山生柳灌丛盖度间有显著正相关性($P < 0.05, n=9$),禾本科盖度和莎草科盖度与山生柳盖度间呈显著负相关($P < 0.05, n=9$,图 8)。

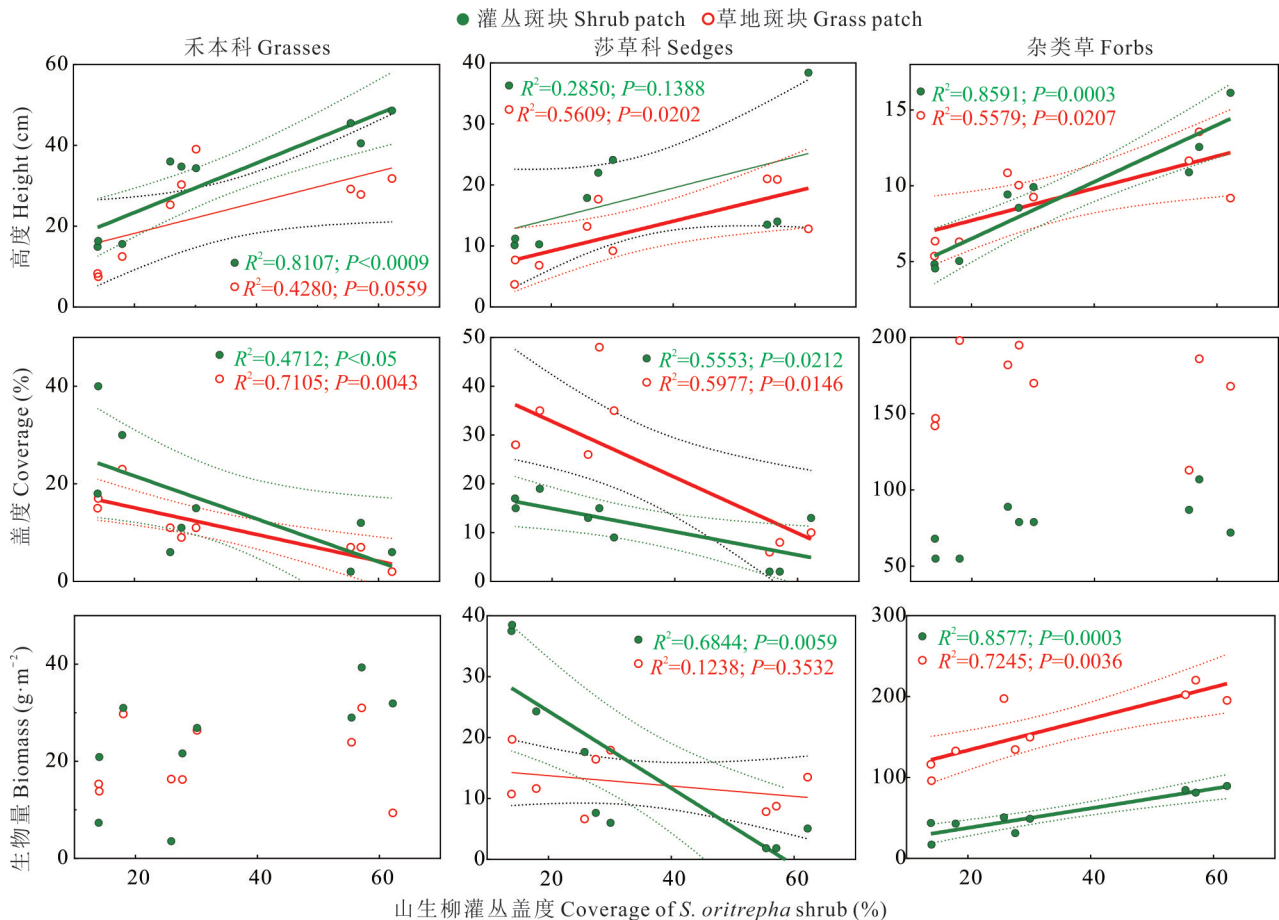


图 8 山生柳灌丛盖度与灌丛斑块和草地斑块中不同功能群草本高度、盖度和生物量的线性关系

Fig. 8 Linear relationships between coverage of *S. oritrepha* and the height, coverage, and biomass of herbaceous plant functional groups in shrub patches and grass patches

3 讨论

灌木扩张的实质是在生态系统中,灌木的覆盖度和优势度不断增加的过程^[22]。本研究中山生柳灌木的高度、冠幅面积、地上生物量和茎粗均随着灌丛化程度的增加而增加,而分蘖株数呈先升高后减低的趋势,在中度灌丛

化下达到最大。出现这一现象的原因可能是在灌木扩张过程中,灌木比草本植物在资源获取上更具优势地位,同时增强了土壤的碳固定和水文功能^[23],从而为山生柳灌木的高度、冠幅面积、茎粗和地上生物量的增加提供了有利条件。然而,山生柳灌木的分蘖枝数随灌丛化程度的增加呈先增多后减少的趋势,这可能与灌丛的资源分配策略有关^[24],在灌木扩张初期,灌木通过增加分蘖株数来扩大光合面积,但随着灌丛化程度加深,资源竞争加剧,灌丛通过减少分蘖枝数优化资源利用,将更多生物量分配到主枝和根系以增强竞争力。

植物群落基本特征包括群落组成、生物量和外观等,植被高度、盖度和生物量等综合反映了区域内植被的生长情况^[25]。本研究发现,无论灌丛斑块还是草地斑块,灌丛化均增加了各功能群草本植物的高度,且在灌丛斑块中的促进作用要强于草地斑块。这可能是以山生柳灌木为主的灌丛对其下生长的草本植物具有保育作用:其一,灌丛为草本植物提供了良好的微环境,如减少风沙侵蚀、减少家畜等动物采食与践踏等^[26-27];其二,灌木通过高大的冠层和发达的根系限制了草本植物生长所需的光照和养分,因此草本植物通过增加自身高度以获得更多的光资源以补偿灌木对其的胁迫^[28],草本植物的这种策略有助于其在有限的资源条件下维持一定的光合作用效率^[29]。本研究发现,随着灌丛化程度的增加,灌丛斑块内莎草科植物的盖度和生物量呈下降趋势,相关分析的结果也显示,山生柳的高度、冠幅面积、茎粗和地上生物量与莎草科盖度和生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。主要原因可能是莎草科植物对灌木扩张引起的光照、土壤水分和养分等的变化更加敏感,尽管灌木对莎草科植物有一定的庇护和保育作用,但资源竞争的胁迫程度可能超过了促进作用的阈值,使得莎草科植物在竞争中处于劣势地位^[30],导致莎草科植物的盖度和生物量显著下降。灌丛化草地中禾本科植物的生长受到气候条件、土壤状况和灌丛类型等诸多因素的影响^[31-33]。研究中禾本科植物盖度的相对作用强度(*RII*)在轻度灌丛化表现为正值,中度和重度灌丛化下接近于0,且禾本科植物的生物量并没有随着灌木扩张而发生显著变化。这可能是因为灌木扩张通过改善微生境为禾本科植物提供了较适宜的生长条件^[34],且禾本科植物本身相较于其他非禾本科植物具有较高的养分利用效率^[1],从而抵消了灌木扩张可能带来的负面影响,使得禾本科植物在资源竞争中保持稳定。另外,山生柳是否通过根系分泌化感物质对禾本科植物有反馈作用有待进一步考究,其也会影响禾本科植物生长^[35]。山生柳灌丛草甸中的草本植物主要是杂类草,其物种组成多,生活习性较复杂,本研究中杂类草的盖度和生物量均随着灌木扩张而呈上升趋势,且在重度灌丛化草地中问荆成为草本层的优势种,增加最为显著,对杂类草盖度和生物量增加的贡献最大。这可能是因为灌木扩张提供了更多的遮阴环境,具有降低温度、增加湿度的效果^[16],有利于问荆生长,同时也导致北方獐牙菜和球花蒿等植物消失,而问荆枝叶茂盛、含水量较多,故杂类草整体的生物量、盖度等呈上升趋势,从而使杂类草整体更具生态位优势。

草地物种多样性指数是表征草地植被群落变化的重要参数,与草地的生态功能密切相关^[36-37]。而目前灌丛化对高寒灌丛草地植物多样性的影响并没有形成统一结论。例如,Zhao等^[38]在青藏高原高寒草甸和高寒草原的研究得出,灌丛化增加了高寒草甸草本植物的丰富度指数和Shannon-Wiener指数,但对高寒草原草本植物的Shannon-Wiener指数影响较小;而Wu等^[39]在该地区的研究却发现,灌木入侵导致高寒草甸的物种丰富度指数和Shannon-Wiener指数下降,Pielou均匀度指数略有增加。本研究中,重度灌丛化处理下,灌丛斑块内草本植物的物种丰富度指数、Pielou均匀度指数、Shannon-Wiener指数和Simpson优势度指数均显著低于轻度灌丛化($P < 0.05$),且在不同灌丛化处理下,物种丰富度指数和Shannon-Wiener指数的*RII*值均为负值。这可能是因为山生柳灌木扩张导致灌丛斑块中灌草间的竞争加剧,损失了草本植物中竞争能力较弱的偶见种,到重度灌丛化程度下,形成了以问荆为单优势种的草本层,因此降低了灌丛斑块的Pielou均匀度指数和Shannon-Wiener指数。此外,相关性分析表明,山生柳灌木的高度、茎粗和地上生物量与灌丛斑块内草本植物的丰富度指数、Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数均呈极显著负相关($P < 0.01$,图7),这进一步说明山生柳灌木扩张对草本植物多样性具有显著的抑制作用。但本研究中,草地斑块的物种丰富度指数并没有随灌木扩张而发生显著变化,这可能是草地斑块中灌草竞争相对较弱的缘故。

4 结论

东祁连山山生柳灌木扩张降低了草本植物群落物种的均匀度指数、Shannon-Wiener指数和优势度指数。

就不同功能群草本植物而言,随着灌丛化程度的增加,各功能群草本植物的高度均呈上升趋势,莎草科植物的盖度和生物量呈降低趋势,但对禾本科植物的生物量无显著影响,而杂类草的盖度和生物量呈上升趋势。到重度灌丛化程度下,草本层形成了以问荆为优势种的群落结构。因此,要加强祁连山高寒灌丛草甸的生态监测,建立长期生态监测体系,评估灌木扩张对不同功能群草本植物生长的长期影响,为精准管理提供科学依据。同时,还需要结合刈割灌木、免耕补播技术和优化放牧管理等措施合理控制灌木扩张,促进和维持高寒灌丛草甸生态系统的恢复和平衡,实现灌丛草甸的可持续利用。

参考文献 References:

- [1] Maestre F T, Bowker M A, Puche M D, *et al.* Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 2009, 12(9): 930–941.
- [2] Zhao L R, Li K X, Zhu N, *et al.* Shrub encroachment accelerates the processes of moisture redistribution in alpine meadows on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2025, 454: 117196.
- [3] Maestre T F, Cortina J. Remnant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes: effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica*, 2004, 27(3): 161–169.
- [4] Dang Y L, Zhang P, Jiang P X, *et al.* Temperature-dependent variations in under-canopy herbaceous foliar diseases following shrub encroachment in grasslands. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 1131.
- [5] Zhu Y K, Shen H H, Akinyemi D S, *et al.* Increased precipitation attenuates shrub encroachment by facilitating herbaceous growth in a Mongolian grassland. *Functional Ecology*, 2022, 36(9): 2356–2366.
- [6] Shi H J, Jiang S J, Bian J H, *et al.* Livestock exclusion enhances shrub encroachment in an alpine meadow on the eastern Qinghai–Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(5): 1390–1402.
- [7] Zhou L H, Shen H H, Chen L Y, *et al.* Ecological consequences of shrub encroachment in the grasslands of Northern China. *Landscape Ecology*, 2019, 34(1): 119–130.
- [8] Chen L Y, Li H, Zhang P J, *et al.* Climate and native grassland vegetation as drivers of the community structures of shrub-encroached grasslands in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1627–1641.
- [9] Howard S K, Eldridge J D, 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.
- [10] 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. *Catena*, 2013, 109: 39–48.
- [11] Liu Y Y, Ding J Y. Research progress on shrub encroachment in China. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(4): 127–141.
刘奕吟, 丁婧祎. 中国草地灌丛化研究进展. *中国草地学报*, 2025, 47(4): 127–141.
- [12] Ding J Y, Eldridge D. The success of woody plant removal depends on encroachment stage and plant traits. *Nature Plants*, 2022, 9(1): 58–67.
- [13] Yang W, Qu G P, Kelly A R, *et al.* Positive effects of leguminous shrub encroachment on multiple ecosystem functions of alpine meadows and steppes greatly depended on increasing soil nutrient. *Catena*, 2024, 236: 107745.
- [14] Liu Y F, Zhang Z C, Liu Y, *et al.* Shrub encroachment enhances the infiltration capacity of alpine meadows by changing the community composition and soil conditions. *Catena*, 2022, 213: 106222.
- [15] Zhao Y D, Hu X, Pan P Y. Positive feedback relationship between shrub encroachment and arbuscular mycorrhizal fungi in the Inner Mongolia grassland of northern China. *Applied Soil Ecology*, 2022, 177: 104525.
- [16] Zhang J M, Zhu N, Cai Y R, *et al.* Effects of *Caragana microphylla* on herbaceous community characteristics. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(21): 8830–8839.
张敬敏, 珠娜, 蔡育蓉, 等. 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.
- [17] Ding J Y, Yin C C, Han Y, *et al.* Research progress and perspectives on the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(20): 8257–8267.
丁婧祎, 尹彩春, 韩逸, 等. 草原灌丛化对生态系统多功能性的影响. *生态学报*, 2023, 43(20): 8257–8267.
- [18] Li Y, Hu Z Z, Wang Z T. Studies on distribution pattern of *Salix oritrepha* population at alpine area in east Qilian mountain. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(3): 48–54.

- 李毅, 胡自治, 王志泰. 东祁连山高寒地区山生柳种群分布格局研究. 草业学报, 2002, 11(3): 48—54.
- [19] Zhou C Y, Yang X Y, Shao X Q, *et al.* Relationship between plant species diversity and ecosystem multifunctionality in alpine meadow with different degradation degrees. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(12): 3410—3422.
周宸宇, 杨晓渊, 邵新庆, 等. 不同退化程度高寒草甸植物物种多样性与生态系统多功能性关系. 草地学报, 2022, 30(12): 3410—3422.
- [20] Li X Q. A brief overview of the main economic groups of grassland plants in Qinghai. *Qinghai Prataculture*, 2019, 28(1): 42—45.
李旭谦. 青海草地植物主要经济类群简述. 青海草业, 2019, 28(1): 42—45.
- [21] Peng S L. Studies on succession of plant community II. methods for dynamics research. *Ecological Science*, 1994(2): 117—119.
彭少麟. 植物群落演替研究: II. 动态研究的方法. 生态科学, 1994(2): 117—119.
- [22] Liu Y F, Fan H, Shi J J, *et al.* Climate change-induced shrub encroachment changes soil hydraulic properties and inhibits herbaceous growth in alpine meadows. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 340: 109629.
- [23] Ma X X, Gao Y Z. Impact of shrub encroachment on soil hydrological processes in grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(4): 212—222.
马学喜, 高英志. 灌丛化对草地土壤水文过程影响的研究进展. 草业学报, 2025, 34(4): 212—222.
- [24] Saixiyala, Ding Y, Zhang S D, *et al.* Facilitation by a spiny shrub on a rhizomatous clonal herbaceous in Thicketization-grassland in northern China: increased soil resources or shelter from herbivores. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 809.
- [25] Wang Y L, Wang X L, Ma Y S, *et al.* Effect of slope aspect on vegetation growth and soil nutrient characteristics of alpine grassland in the source region of Yangtze River. *Pratacultural Science*, 2018, 35(10): 2336—2346.
王彦龙, 王晓丽, 马玉寿, 等. 坡向对长江源区高寒草地植被生长和土壤养分特征的影响. 草业科学, 2018, 35(10): 2336—2346.
- [26] Zhao H L, Su Y Z, Zhang H, *et al.* Multiple effects of shrub on soil properties and understory vegetation in Horqin sand land, Inner Mongolia. *Journal of Desert Research*, 2007, 27(3): 385—390.
赵哈林, 苏永中, 张华, 等. 灌丛对流动沙地土壤特性和草本植物的影响. 中国沙漠, 2007, 27(3): 385—390.
- [27] Qu W L, Yang X P, Zhang C T, *et al.* Shrub-mediated “fertile island” effects in arid and semi arid grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(4): 201—207.
瞿王龙, 杨小鹏, 张存涛, 等. 干旱、半干旱地区天然草原灌木及其肥岛效应研究进展. 草业学报, 2015, 24(4): 201—207.
- [28] Liu T, Ji M F, Deng Y, *et al.* Progress in asymmetric light competition research. *Pratacultural Science*, 2020, 37(1): 156—167.
刘涛, 姬明飞, 邓燕, 等. 植物非对称性光竞争研究进展. 草业科学, 2020, 37(1): 156—167.
- [29] Li Y F, Sun B, Nan Z B, *et al.* Classification system of inter-silva grasslands in northern China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(3): 175—188.
李毅夫, 孙斌, 南志标, 等. 中国北方林间草地分类体系研究. 草业学报, 2025, 34(3): 175—188.
- [30] Peng H Y, Li X Y, Tong S Y, *et al.* Effects of shrub encroachment on biomass and biodiversity in the typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(22): 7221—7229.
彭海英, 李小雁, 童绍玉, 等. 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.
- [31] Guan J X, Li X Q, Zhang M W, *et al.* Effects of *Caragana microphylla* encroachment on mineral element concentrations in leaves and aboveground biomass accumulation of herbaceous plants along an aridity gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(19): 8047—8056.
关家欣, 李小琴, 张明伟, 等. 沿干旱梯度小叶锦鸡儿灌丛化对草本植物叶片矿质元素浓度及地上生物量累积的影响. 生态学报, 2023, 43(19): 8047—8056.
- [32] Yu L, Wang H M, Guo T D, *et al.* Bistable-state of vegetation shift in the desert grassland-shrubland anthropogenic mosaic area. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(24): 9773—9783.
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. 生态学报, 2021, 41(24): 9773—9783.
- [33] Chen J, Li F C, Jia B, *et al.* Regulation of soil nitrogen cycling by shrubs in grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 191: 109327.
- [34] Ravolainen T V, Bråthen A K, Ims A R, *et al.* Shrub patch configuration at the landscape scale is related to diversity of adjacent herbaceous vegetation. *Plant Ecology & Diversity*, 2013, 6(2): 257—268.
- [35] Beck J J. Variation in plant-soil interactions among temperate forest herbs. *Plant Ecology*, 2021, 222(11): 1225—1238.

-
- [36] Jezequel A, Delaby L, Finn A J, *et al.* Sward species diversity impacts on pasture productivity and botanical composition under grazing systems. *Grass and Forage Science*, 2024, 79(4): 651–665.
- [37] Knapp K A, Briggs M J, Collins L S, *et al.* 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.
- [38] Zhao J X, Yang W, Awei J S, *et al.* Shrub encroachment increases soil carbon and nitrogen stocks in alpine grassland ecosystems of the central Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2023, 433: 116468.
- [39] Wu G L, Liu Y F, Wang D, *et al.* Divergent successions to shrubs- and forbs-dominated meadows decrease ecosystem multifunctionality of hillside alpine meadow. *Catena*, 2024, 236: 107718.