

DOI: 10.11686/cyxb2025305

http://cyxb.magtech.com.cn

凡文帅, 王兴, 张祎, 等. 中国北方荒漠草原区灌木植被恢复效应及其对环境的依赖性. 草业学报, 2026, 35(5): 36-47.

FAN Wen-shuai, WANG Xing, ZHANG Yi, *et al.* Restoration effect of shrub vegetation and its dependence on the environment in a desert grassland area of northern China. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(5): 36-47.

中国北方荒漠草原区灌木植被恢复效应及其对环境的依赖性

凡文帅, 王兴*, 张祎, 张艺斐, 宋乃平, 杨新国, 李莹莹

(宁夏大学生态环境学院, 宁夏 银川 750021)

摘要: 荒漠草原区灌木植被的长期恢复与重建过程中, 灌木形态和功能衰退问题逐渐凸显, 这导致区域生态可持续恢复面临巨大挑战。理解区域尺度上灌木植被恢复效果和演变轨迹, 并探讨其对恢复年限、降水量、年均温和土壤性质等环境要素的依赖性, 是应对上述挑战的重要科学需求。以中国北方荒漠草原生态系统为研究对象, 基于2000-2023年86篇中英文文献的Meta分析, 整合64个独立试验的135条灌木形态和功能数据展开系统研究。结果表明: 1) 灌木根系生物量、冠幅和生殖枝数量恢复效应为50%~150% ($P < 0.05$), 但地上生物量的恢复效应较弱, 为3%~15% ($P > 0.05$)。2) 随着恢复年限增加, 灌木生物量恢复效应下降50%~70% ($P < 0.05$); 随着降水量增加, 分枝数、冠幅和生殖枝数量的恢复效应上升了30%~50% ($P > 0.05$); 年均温升高导致灌木植被株高、生殖枝数量、分枝数和基径的恢复效应下降了20%~50% ($P > 0.05$); 相较于未退化的原生土壤生境, 沙化退化生境显著促进灌木株高、基径和分枝数的恢复 ($P < 0.05$), 但限制了地上生物量和冠幅的恢复 ($P > 0.05$)。3) 上述灌木恢复效应对环境的依赖性特征存在多重阈值效应: 降水量 (240 mm, $P > 0.05$)、年限 (36年, $P < 0.05$) 和年均温 (7.7 °C, $P < 0.05$)。阈值前后灌木整体恢复效益由正转变为负。综上, 荒漠草原20多年的灌木植被恢复与重建过程中, 灌木形态 (分枝数、株高等) 和功能 (生物量) 存在显著的衰退演变趋势; 这种恢复正、负效应转变过程存在多重环境阈值; 未来需要基于这些环境阈值区间, 结合有利灌木恢复沙化生境, 制定与环境高度相适宜的恢复和管理策略, 以实现灌木植被的可持续恢复。

关键词: 荒漠草原; 植被恢复; 灌木衰退; Meta分析

Restoration effect of shrub vegetation and its dependence on the environment in a desert grassland area of northern China

FAN Wen-shuai, WANG Xing*, ZHANG Yi, ZHANG Yi-fei, SONG Nai-ping, YANG Xin-guo, LI Ying-ying
College of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: During the long-term recovery and restoration of shrub vegetation in desert-grassland regions, the issue of declining shrub morphology and function has become increasingly prominent, posing significant challenges to the sustainable ecological recovery of these areas. Understanding the effects and evolutionary trajectories of shrub vegetation restoration at the regional scale, and exploring how these trajectories depend on contextual factors (such as time since restoration began) and environmental factors (such as precipitation, mean annual temperature, and soil

收稿日期: 2025-07-22; 改回日期: 2025-09-10

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32171872, 32060313, 31901367), 宁夏自然科学基金优秀项目 (2024AAC05042) 和中科院西部之光人才培养项目 (XAB2022YW14) 资助。

作者简介: 凡文帅 (2000-), 男, 河南周口人, 在读硕士。E-mail: 18736161677@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wx08@nxu.edu.cn

type), is an important scientific need. In this study, this challenge was addressed by studying desert grassland ecosystems in northern China using a Meta-analysis of 86 Chinese and English scientific sources published from 2000–2023. This Meta-analysis integrated 135 shrub morphological and functional data from 64 independent experiments to carry out a systematic study. The results showed that: 1) During restoration root biomass, crown width and reproductive branch number of shrubs were enhanced by 50%–150% ($P < 0.05$), but the recovery effect for above-ground biomass was weaker-typically 3%–15% ($P > 0.05$). 2) With increasing number of years since restoration commencement, shrub biomass decreased by 50%–70% ($P < 0.05$); as precipitation increased, the restoration effect on branch number, crown width and number of reproductive branches increased by 30%–50% ($P > 0.05$); warmer temperatures during restoration resulted in a 20%–50% decrease in the shrub vegetation plant height, reproductive branch number, total branch number, and basal diameter ($P > 0.05$). In comparison with undegraded native soil habitats, sandy degraded habitats significantly promoted the recovery of shrub plant height, basal diameter and number of branches ($P < 0.05$), but limited the recovery of above-ground biomass and crown width ($P > 0.05$). 3) The environment-dependent characterization of the shrub restoration effects described above was marked by multiple threshold effects: precipitation (240 mm, $P > 0.05$), restoration duration (36 years, $P < 0.05$), and mean annual temperature (7.7 °C, $P < 0.05$). The overall restoration benefit of shrubs changed from positive to negative for data lying before and after the threshold. In summary, where duration of shrub vegetation restoration and reconstruction in the desert grassland exceeded 20 years, there was a definable trajectory of decline and evolution of shrub morphology (branch number, plant height, etc.) and function (biomass). Within this process of transformation there were multiple positive and negative environmental threshold effects within the restoration process. In the future, it will be necessary to formulate restoration and management strategies that are appropriate to the environment and take account of these environmental threshold intervals in conjunction with the more favorable shrub restoration capacity of sandy habitats in order to optimize the sustainability of restoration of shrub vegetation.

Key words: desert steppe; vegetation restoration; shrub decline; Meta-analysis

荒漠草原脆弱生态系统具有多样性保育、水土保持、畜牧业生产等重要的生态和生产功能,是区域乃至全国重要的生态安全屏障^[1]。历史上不合理的人为开发和严酷自然气候,导致该区域曾发生严重的草地破碎和土壤退化^[2]。灌木植被重建作为有效的人工恢复措施,在荒漠草原退化生态系统植被覆盖度、生物量、土壤保持等结构与功能恢复中起到先锋作用^[3–4]。

尽管灌木恢复显著成效得到普遍共识,但由于灌木恢复重建的密度、适宜的气候和生境条件等理论研究滞后于灌木植被恢复实践,导致以往人工灌木恢复实践存在盲目性和不确定性^[5]。尤其表现为恢复后期灌木植被通常出现光合效率和碳收益下降、个体死亡、种群衰退等恢复不可持续的问题^[6]。考虑到未来降水、年均温等气候变化和人为活动可能对灌木植被恢复效应引发的广泛影响,以及灌木植被在荒漠化防治过程中的基础地位,亟需全面评估和理解长期人工植被恢复过程中灌木自身恢复演变特征和轨迹,这是荒漠草原灌木植被可持续恢复与适应性管理策略制定的理论基础。

干旱区灌木植被恢复效果可能依赖于年限、降水、年均温和土壤等多种因素。例如,灌木植被恢复重建 0~15 年后,退化系统植被覆盖度、生产力得到显著提升^[7],但恢复重建 20~40 年后,生态系统植被绿度的增加并未与恢复力提升呈协同效应^[8–9]。年均温升高有助于灌木生长和生物量提升以及种群扩张,但在水分和养分贫瘠的资源背景下,上述正效应可能被减弱甚至抵消^[10–11]。这种不同气候因子对灌木生长的非对称影响,可能与植物个体适应干旱和高温的生理生态机制密切相关^[12]。除气候因子外,灌木个体和种群的持续恢复效应同样依赖于土壤生境条件。例如,针对存在退化趋势的灌木植被,沙埋处理可以显著提升灌木生物量^[13–14]。这可能与沙土有利于保持深层土壤有效水储量有关,因为沙土不仅具有较好的降水入渗补给特征,同时可以降低深层土壤水分的蒸发损

耗^[15]。因此,干旱区灌木植被自身恢复演变特征,是对降水、温度、土壤等环境长期适应的结果。这种与环境适应的结果,决定着灌木恢复区生产力、水土保持等主体功能恢复的有效性和持续性^[16-17]。这些演变特征包括灌木分枝数、冠幅、株高、生物量、生殖枝等一系列的形态和功能变化^[18]。

然而,以往研究多集中在灌木功能(覆盖度、生物量)恢复对环境的响应,灌木形态、功能的系统性恢复特征,如何依赖恢复年限、气候和土壤等多环境要素,依然缺乏系统研究,尤其是灌木恢复效果是否存在可识别的拐点及其对应关键环境阈值。同时,由于不同时空背景下灌木形态和功能恢复演变长期监测数据的缺乏,基于特定的试验地点的研究结果,在更大的荒漠草原区域尺度上是否具有普遍性和一致性依然不清楚。这些研究存在的不足,共同限制了基于灌木恢复演变路径开展精准抚育和恢复管理策略的制定。

综上,以中国北方荒漠草原生态系统为研究对象,基于2000—2023年86篇中英文文献的64个独立试验的135条数据,涵盖灌木形态和功能7个属性参数开展研究。首先,采用Meta分析系统量化了灌木形态和功能恢复演变特征,明确灌木恢复或退化的显著性生物学指标;其次,针对上述指标,厘清建设年限、降水、年均温和土壤性质等多环境因子的影响作用;最后,系统刻画了灌木恢复对不同环境要素响应的阈值效应,探明不同环境阈值前后灌木(形态和功能)恢复演变轨迹。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国北方干旱半干旱带荒漠草原生态区(36°—45° N, 103°—118° E),分布于草原向荒漠的过渡带,包括内蒙古西南部、陕西中北部、宁夏区域及甘肃东部,与“内蒙古高原中部—陇中荒漠草原生态区”范围基本重合。区域年平均气温为1.5~8.5℃,年平均降水量100~380 mm,土壤以灰钙土为主,其次是淡栗钙土和风沙土,表层土壤质地多为轻壤土、沙壤土和沙土,结构松散,肥力较低。该区主要植被类型有灌丛、草原、草甸、沙地植被和荒漠植被,其中人工灌丛、草原、沙地植被分布较广,主要人工灌丛为锦鸡儿属^[19]。

1.2 数据收集和筛选

本研究重点关注中国干旱半干旱带荒漠草原区灌木恢复情况,以“TS=[(desert OR desert steppe) AND (shurb)]”和“SU%=(‘荒漠草原’+‘荒漠’+‘干旱’+‘半干旱’)*(‘灌丛’+‘灌木’+‘人工灌木’)”为检索式,分别在Web of Science和中国知网CNKI数据库,检索2000年1月—2023年8月期间学者发表的我国北方荒漠草原区灌木恢复试验研究文献,开展如下数据筛选:

1)研究区样地为中国荒漠草原区。2)文章中须以初引入灌木为对照,至少有一个特征变量(不同种植年限)。3)研究内容必须包含以下指标中的一种,即株高、冠幅、基径、生物量、分枝数、生殖枝数。4)数据来源于野外试验,筛除模型模拟、室内模拟种植和遥感数据计算。5)试验数据的均值、标准差或标准误可得。共查阅到文献4027篇,通过对研究区及对象的筛选,共筛除文献3281篇。排查出无标准误或标准差的文献,同时进一步检查是否以初级灌木为对照组,将筛选出符合条件的中文文献60篇,英文文献26篇纳入Meta分析。数据从研究的正文、表格以及附录中或采用Web Plot Digitizer工具进行获取,指标主要包括冠幅、株高、地上生物量、根系生物量、基径、分枝数、生殖枝数共7个指标135条数据。

1.3 数据分析

文献中以标准误(standard error, SE)展示的试验数据,使用如下计算公式将其换算成标准差(standard deviation, SD):

$$SD = SE \sqrt{n} \quad (1)$$

式中: n 为试验的重复次数。

箱线图采用估计方法^[20]从五位数汇总中估计样本均值和标准差。同时,从文献中提取试验地经纬度坐标、年均温(mean annual temperature, MAT)、年均降水量(mean annual precipitation, MAP)、土壤性质、恢复年限,并通过全球气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)对缺失以上气象数据的研究进行补充。

本研究依据纳入数据分析的研究文献,分别将年平均气温划分为 $<7^{\circ}\text{C}$ 、 $7\sim 8^{\circ}\text{C}$ 、 $>8^{\circ}\text{C}$;年均降水量划分为 $<250\text{ mm}$ 、 $250\sim 350\text{ mm}$ 、 $>350\text{ mm}$;恢复年限划分为 $<15\text{ 年}$ 、 $15\sim 25\text{ 年}$ 、 $>25\text{ 年}$;灌木类型划分为人工灌木和自然灌木;土壤性质划分为原生土壤生境和沙化退化土壤生境。通过上述系统筛选,本研究共纳入 86 篇中英文文献、含 135 条数据记录的 7 个灌木参数,对其进行 Meta 分析(图 1)。

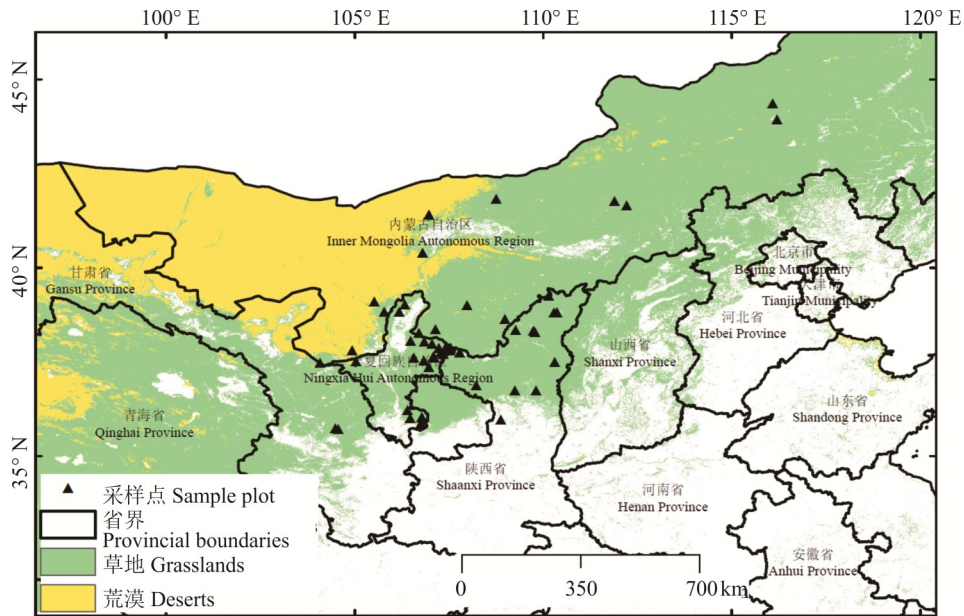


图 1 数据来源试验点位分布

Fig. 1 Distribution of experimental loci for data sources

基于自然资源部标准地图服务网站 GS(2023)2767 和中国植被分布图(www.plantplus.cn)绘制,地图边界无修改。Based on the standard map service website of the Ministry of Natural Resources GS(2023)2767, and the vegetation distribution map of China(www.plantplus.cn), with no modifications to the boundaries of the base map.

计算各组数据效应值(risk ratio, RR)^[21],反映试验处理的影响效应采用标准差计算权重,效应值 RR 和案例内方差 v_i 的计算公式如下:

$$RR = \ln \frac{X_e}{X_c} \quad (2)$$

$$v_i = \frac{S_e^2}{n_e X_e^2} + \frac{S_c^2}{n_c X_c^2} \quad (3)$$

式中: v_i 为与效应值相对应的研究内方差; S_e^2 、 S_c^2 、 X_e 、 X_c 、 n_e 、 n_c 分别为灌木恢复初始阶段和灌丛的标准差、均值和样本量。观测值权重越大,表明其对总体效应值的贡献越大。

由于同一研究中的观测数据存在相互不独立问题,多个处理共用一个对照时,为消除案例之间的相关性,构建方差-协方差矩阵(variance-covariance matrix)计算 V 替换案例内方差 v_i 运算^[22]。基于随机因素分层模型,将每一篇独立文献和每一个独立试验案例作为随机因子纳入模型分析,计算累积效应值。其中单个研究的权重计算公式如下:

$$w_i = \frac{1}{V^2 + \tau^2} \quad (4)$$

式中: τ^2 为研究间方差。

累积效应值(RR_{++})和其标准误(SE)的计算公式如下:

$$RR_{++} = \frac{\sum_{i=1}^k w_i RR}{\sum_{i=1}^k w_i} \quad (5)$$

式中: k 为该指标所对应的总的研究数据组数; RR 为每组数据的效应值。

$$SE = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^k \omega_i}} \quad (6)$$

累积效应值的95%置信区间(confidence interval, CI)为:

$$95\% CI = RR_{++} \pm 1.96SE \quad (7)$$

为了便于解释,本研究将 RR_{++} 及其对应的 CI 转换为百分比变化率(P_c):

$$P_c = (e^{RR_{++}} - 1) \times 100 \quad (8)$$

当累积效应值的置信区间不与0重叠时,认为结果显著。通过Q-test方法检验效应值整体异质性(Qt)以及解释变量对效应值的影响(Qm)。当效应值的整体异质性很强(Qt值较高,且 $P < 0.05$),即各灌木恢复的效应值间均存在较大差异时,引入解释变量对这种差异进行分析。基于随机因素分层模型,引入分类型解释变量年均温、年均降水量、土壤性质及恢复年限对数据进行亚组分析。

1.4 模型诊断

本研究通过罗森塔尔法(Rosenthal's method)计算失安全系数来评估可能存在的文献偏倚^[23]。失安全系数计算结果 $> 5N + 10$ 时^[24],表明分析结果不影响结论可靠性。通过对本研究所采用数据指标的失安全系数进行计算,结果显示无发表偏倚性(表1),数据具备充分可信度。

表1 文献偏倚性检验

Table 1 Literature bias test

指标 Indicator	样本量 Sample size (N)	失安全系数 Fail-safe coefficient (Nfs)	P值 P value	显著性水平 Significance level
地上生物量 Above-ground biomass	18	823	<0.01	0.05
分枝数 Branches	12	3660	<0.01	0.05
根重 Root biomass	4	28724	<0.01	0.05
基径 Base diameter	25	9969747	<0.01	0.05
冠幅 Crown width	25	76220	<0.01	0.05
生殖枝数 Number of reproductive branches	15	4076	<0.01	0.05
株高 Plant height	36	19270	<0.01	0.05

N表示不同指标纳入分析的案例个数。N indicates the number of cases included in the analysis for the different indicators.

1.5 阈值回归分析

非线性回归模型更适用于描述荒漠草原区域环境与恢复效应之间的拟合关系,且存在明显的阈值效应^[25],本研究采用阈值回归方法(分段、阶跃和铰链)^[26],深入分析环境因子(包括封育年限、年均温和降水量)与地上植被、地下土壤各指标之间的阈值效应,探明阈值前后生态系统植被和土壤的恢复轨迹。

利用R 4.2.3软件中的“metafor”包的rma.mv函数完成Meta分析;利用“chngpt”包的chngptm.xy函数完成效应值阈值分析;采用“ggplot2”包完成结构图绘制。

2 结果与分析

2.1 灌木植被的总体恢复效果

长期的灌木植被恢复总体表现为恢复正效应,且在不同灌木形态和功能特征间差异显著(图2):灌木冠幅、根系生物量、生殖枝数量的显著恢复效应为150%、100%和50%($P < 0.05$);分枝数、基径、株高恢复正效应为50%~100%($P > 0.05$);地上生物量的恢复效应有限,仅为15%($P > 0.05$)。自然灌木整体表现显著的恢复正效应,且灌木不同特征间的恢复效应存在显著差异。根系生物量、基径、分枝数、株高的恢复效应为50%~100%($P < 0.05$),地上生物量恢复效应仅为3%($P > 0.05$)。人工灌木植被恢复在灌木不同结构特征中差异显著。人

工灌木根系生物量、冠幅、生殖枝数量的恢复效应分别为 150%、100% 和 50% 左右 ($P < 0.05$); 基径、株高的恢复效应均为 50%~100% ($P > 0.05$); 分枝数的恢复效应仅为 8% ($P > 0.05$); 地上生物量的恢复效应仅为 15% ($P > 0.05$)。

荒漠草原长期的灌木植被恢复总体表现为正效应, 但恢复效应在分枝数、生殖枝数量、地上和根系生物量、冠幅、株高等形态和功能特征间差异显著。从灌木恢复演变特征看, 自然和人工灌木恢复一般规律表现为: 根系生物量、冠幅和生殖枝数量恢复较为显著, 恢复效应为 50%~150%, 但地上生物量恢复受限, 恢复效应仅为 3% ($P > 0.05$); 除分枝数外, 其他特征的恢复人工灌木优于自然灌木。人工灌木的恢复效果优于自然灌木, 尤其在冠幅、根系生物量和繁殖能力方面表现更为显著, 而地上生物量的恢复效果在两者中均较为有限, 为长期恢复中的共同瓶颈。

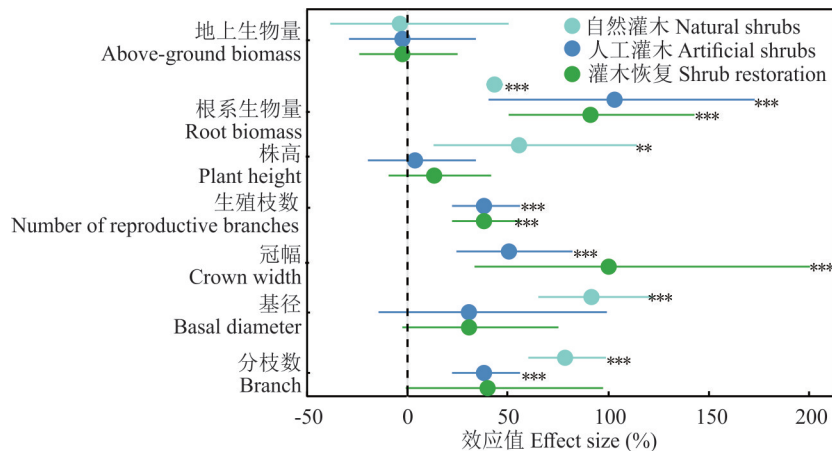


图 2 荒漠草原区灌木植被恢复总体效应

Fig. 2 Overall restoration effects of shrub vegetation in desert grassland areas

横坐标表示恢复效应百分比; 纵坐标表示不同灌木结构指标; 线段表示 95% 恢复区间。Horizontal coordinates indicate the percentage of recovery effect, vertical coordinates indicate different shrub structural indexes, line segments indicate 95% recovery intervals. **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. 下同 The same below.

2.2 灌木恢复效果的影响因素

相对于未退化的地带性土壤生境, 沙化退化土壤促使人工灌木株高、基径和分枝数恢复的效应由负转变为正, 尤其是株高和基径恢复效应增加幅度为 80%~100% ($P < 0.05$), 但限制了冠幅、地上生物量恢复, 恢复效应下降幅度约为 10% ($P > 0.05$, 图 3a)。

随着年均温的升高, 人工灌木株高、生殖枝数、分枝数和基径恢复效应呈下降趋势至负效应, 恢复效应下降幅度为 20%~50%; 但灌木冠幅、生物量恢复效应呈增加趋势, 增加幅度为 10%~20% ($P > 0.05$, 图 3b)。随着年均降水量的增加, 人工灌木分枝数、冠幅和生殖枝数的恢复由负效应转变为正效应 ($P > 0.05$), 其他灌木指标均无明显的恢复效应转变特征 (图 3c)。

随着恢复年限的增加, 冠幅、生殖枝数、分枝数恢复变化较为稳定且呈下降趋势 ($P > 0.05$); 地上生物量恢复表现出阶段性变化特征: 生殖枝数、冠幅恢复效应增加幅度为 30%~50% ($P < 0.05$), 根系生物量恢复效应为 100% ($P < 0.05$, 图 3d)。

2.3 灌木植被恢复轨迹的环境阈值效应

灌木恢复效应在年降水量约 240 mm 时出现阈值特征 (图 4a)。在降水量低于 240 mm 区间内, 恢复效应随降水量增加先降低后升高, 整体未达显著水平 ($P > 0.05$); 当降水量超过 280 mm 后, 恢复效应呈下降趋势 (图 4a), 但效应值始终维持在正值区间。中等降水条件 (240~280 mm) 可能最有利于灌木群落结构和功能的稳定恢复。恢复年限阈值在 36 年, 阈值前灌木恢复效应呈现阶段性变化: 10~29 年保持稳定, 恢复效应为 0.24; 29~36 年转

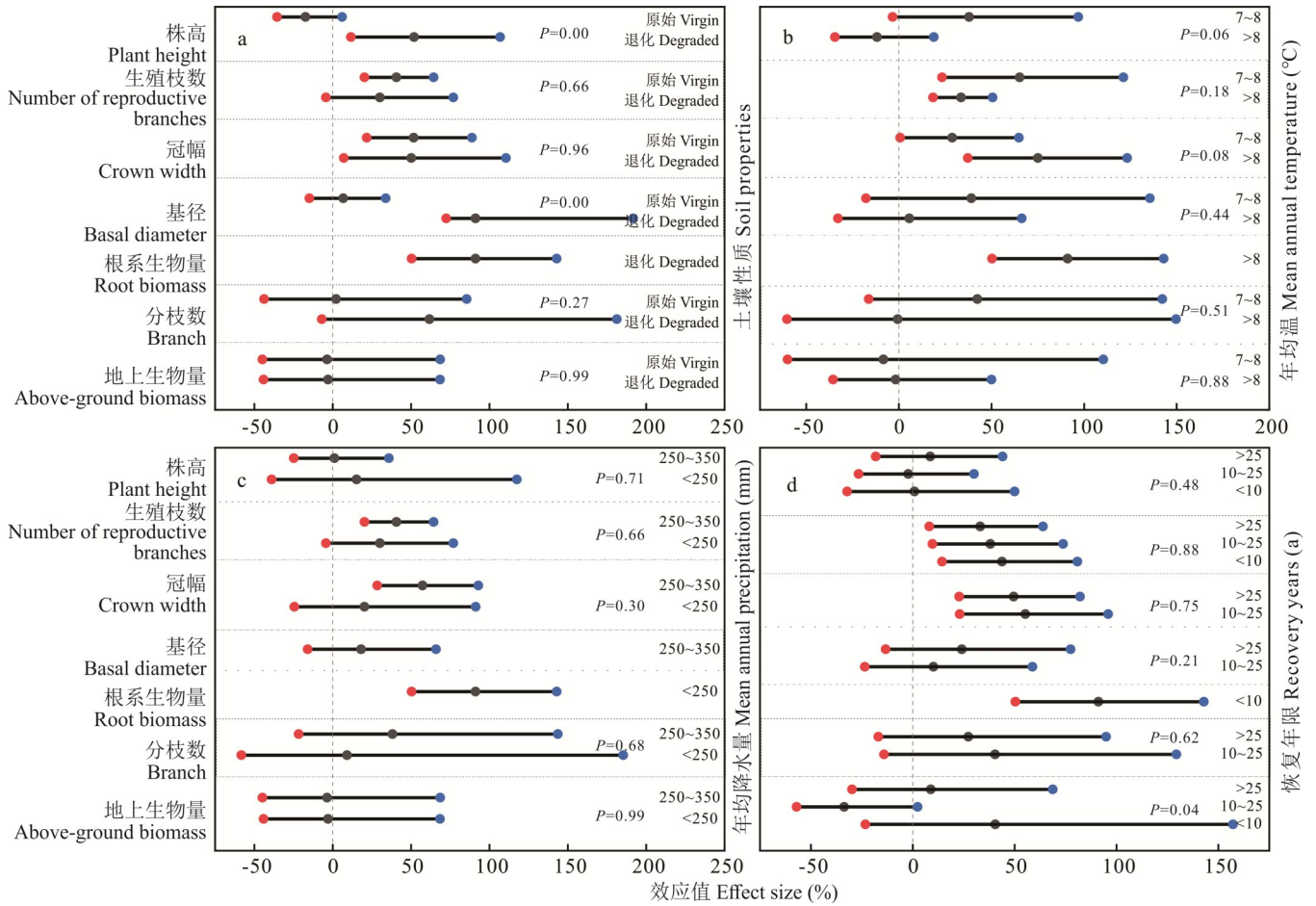


图3 荒漠草原区灌木恢复效应影响因素

Fig. 3 Influencing factors of shrub restoration effect in desert steppe area

垂直线左侧红点表示恢复下限,蓝点表示恢复上限, P 值表示不同外界环境组间差异是否显著。Red dots on the left side of the vertical line indicate the lower limit of recovery, blue dots indicate the upper limit of recovery, and P -value indicates whether the difference is significant or not among different external environment groups.

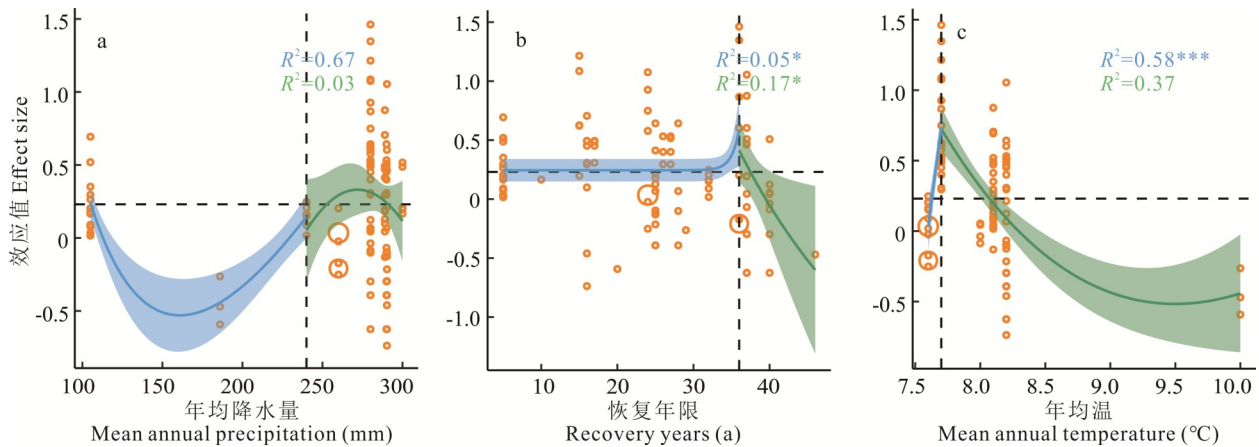


图4 灌木植被恢复对环境依赖的阈值效应

Fig. 4 Threshold effects of environmental dependence on shrub vegetation restoration

点的大小表示权重;阴影区域表示平均值95%置信区间;竖虚线分别表示年均降水量、恢复年限、年均温阈值;横虚线表示累积效应值。The size of the point indicates the weight, the shaded area indicates the 95% confidence interval of the mean, vertical dashed lines denote mean annual precipitation levels, recovery years, and mean annual temperature thresholds respectively, and the horizontal dashed line indicates the cumulative effect value. *: $P < 0.05$.

为上升趋势($P < 0.05$);而超过 36 年后,恢复效应显著下降,并转为负效应($P < 0.05$,图 4b)。温度阈值位于年均温 $7.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。当温度低于该值时,灌木恢复效应随温度升高显著增强($P < 0.05$),但超过 $7.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 后,恢复效应随温度上升而减弱($P > 0.05$,图 4c)。

3 讨论

本研究聚焦中国北方荒漠草原区灌木植被恢复效果及影响因素,研究发现:1)灌木植被根系生物量、冠幅和生殖枝数恢复效应为 $50\% \sim 150\%$ ($P < 0.05$),但地上生物量恢复效应仅为 $3\% \sim 15\%$ 。2)降水量增加促进灌木恢复,但年均温升高抑制灌木恢复;相对于未退化原生土壤生境,沙化生境更有利于灌木恢复与维持($P < 0.05$)。3)灌木指标在该点位存在阈值:降水量(240 mm , $P > 0.05$)、恢复年限(36 年, $P < 0.05$)和年均温($7.7\text{ }^{\circ}\text{C}$, $P < 0.05$)。阈值前后灌木整体恢复效益由正转变为负。这些研究结果总结了荒漠草原区灌木植被恢复演变的一般性变化特征,明确了灌木恢复效果对降水量、年均温、土壤生境恢复的依赖性,可为未来该区域灌木植被可持续恢复和适应性管理提供参考依据。

3.1 灌木植被恢复效果演变的普遍性特征

荒漠草原区灌木植被的冠幅、根系生物量和生殖枝数恢复效果显著,但是灌木地上生物量和分枝数的恢复相对受限(图 2)。这一研究结果与以往干旱半干旱区研究结果相似:灌木植被更加倾向于将更多的资源分配到地下累积部分,这种策略保障灌木更好地适应水分和养分资源贫瘠的条件^[27]。同时,灌木株高、冠幅、生殖枝数的显著恢复,可能与灌木通过增加光合作用面积,提高个体生存竞争和种群扩展繁衍有关^[28]。然而,灌木恢复区生态系统功能的维持与恢复,更多与灌木地上恢复效果正相关,尤其是灌木地上恢复直接决定了植被光合效率和碳收益^[29]。因此,未来亟需应对灌木地上部分衰退及其对生态系统功能可能产生的负作用。

上述灌木地上恢复受限的演变特征,在人工和自然灌木群落中具有一般性。一方面是荒漠草原区稀薄的降水和养分资源贫瘠,尤其是人工植被存在大面积高密度的恢复模式,加剧总体资源供给不足的程度,导致不同灌木个体资源竞争分配受限和生态位空间压缩^[30];另一方面可能是长期畜牧业生产对饲草的采食导致,尤其是冬春交替季节,草本无法满足家畜饲草需求,灌木嫩枝成为家畜的“救命粮”被利用,这间接影响灌木生长季的营养器官产量^[31]。但相对于自然灌木,人工灌木植被具有更好的冠幅、根系生物量和生殖能力的恢复效应。这可能归因于人工引入的灌木种具有更强的耐旱、耐贫瘠特性,同时辅助翻耕、草方格保护^[30]、引入生境的筛选等条件,保障了人工灌木具有更有利的生长能力和环境,最终促使人工灌木在资源获取和分配等方面优于自然灌木。

综上,荒漠草原生态区灌木植被长期恢复效应主要表现为地下资源累积和地上结构扩展,未来灌木恢复需要考虑如何平衡灌木形态结构与生物量的恢复,确保长期可持续的恢复效果。因为冠层结构复杂度也可能是决定植被生产力和稳定性的关键因素^[32]。尽管本研究明晰了荒漠草原生态区灌木植被恢复演变的一般性规律,但灌木植被地上生物量恢复受限的生理生态机制尚未明确,需要进一步从自然和人为干扰以及灌木恢复对水分养分资源利用效率等方面深入研究。

3.2 荒漠草原区灌木植被恢复效应的环境依赖性

考虑到人工灌木的恢复效果总体优于自然灌木,且二者恢复的非线性演变特征具有一般性,同时已有荒漠草原区灌木植被恢复数据主要分布在灌木植被。因此本部分重点探讨了年均降水量、年均温、恢复年限和土壤性质对人工灌木的影响。

本研究发现,人工灌木植被长期恢复存在衰退趋势,表现为冠幅、生殖枝数、分枝数恢复效应的下降,尤其是地上生物量在恢复中期和后期的负效应,并且存在显著的恢复年限(36 年)阈值效应(图 4b)。这些研究结果与以往研究结果一致。例如,随着灌木建设年限增加,灌木植被整体光合能力和生物量下降^[33],表现出衰退趋势。这一方面可以解释随着灌木个体年龄的增加,其导管壁厚度增加、内径变小,降低了灌木对土壤水分的利用效率^[34-35]。同时,灌木自身病虫害在老龄化阶段发生概率更高,更严重^[34-35]。除上述老龄灌木生理生态特征衰退因素外,以往高密度灌木建设,导致在恢复后期灌木个体对水分和养分资源竞争加剧^[36]。但也有研究表明灌木植被地上生物量累积与恢复年限正相关^[37],这些研究结果的差异,可能与研究地点气候、土壤和时间序列等差异有关。

降水被认为是影响荒漠草原区域尺度植被恢复效果的主要因素。降水增加促进了分枝数、冠幅和生殖枝数等形态与生殖特征的恢复(图 3c)。这可以解释为:降水增加对土壤有效水分资源进行补给,尤其是灌木自身形态结构发挥的降水集流作用,强化了对荒漠草原区小降水事件的收集和利用效率,维持并促进了灌木的生长和繁殖^[38-39];当降水量超过 240 mm 时,这种恢复正效应先增加后降低(图 4a)。这与降水增加可能限制植被稳定性的研究结论一致^[40]。这可能是因为较高的降水量虽然可以增加土壤有效水,但也加速了灌木蒸腾对水分的利用消耗。例如,毛乌素沙地植被恢复效应的提升,需要以夏季蒸发量增加为代价^[41]。长期土壤水分消耗的正反馈作用限制植被恢复力。

相对于降水量影响,年均温低于 7.7 °C 的区域,年均温升高显著促进了灌木植被的恢复(图 4c),这与气候变暖可以促进灌丛生物量提升并引发灌丛扩张的研究结果一致^[12]。但年均温高于 7.7 °C 的区域,高温条件对灌木群落恢复产生抑制作用(图 4c)。这可以解释为年均温可能加剧了生态系统的蒸散发,加剧干旱事件发生的强度和频率,降低了灌木光合效率和碳固定^[42-43]。同时,也有研究表明:年均温升高对灌木的抑制效应与生态系统水分、养分资源的贫瘠背景密切相关^[12]。

降水量、年均温可能通过影响水分输入和输出的平衡性,决定土壤水分资源的贫乏程度,进而影响灌木植被恢复的动态演变过程^[15-44]。同时,土壤性质通过土壤质地属性,决定了土壤的补给和消耗过程,间接影响植被的生长。本研究发现,相对于未退化的土壤生境,沙化退化土壤有利于灌木地上形态扩张能力的恢复(图 3)。这一结果与全球尺度上土壤质地而非气候决定着土壤水分对植被生长的研究结果相一致,其研究认为较粗的土壤质地对植被深层水吸收利用的控制作用有限^[45]。因为相对于质地坚硬、黏粉粒含量较高的地带性土壤,沙化土壤粗质地属性,有利于深层土壤水分的补给并且限制水分的蒸发消耗,保障土壤深层水分资源维持和较好的土壤通气性,为深根性灌木生存提供良好环境。

综上,荒漠草原区灌木植被自身形态和功能特征,普遍表现为先增加后降低的非线性演变轨迹。上述演变过程存在显著的年均温、年限阈值。未来该区域灌木可持续恢复与管理,需要基于这些关键的阈值制定与气候、土壤等环境高度相适应的灌木植被精准恢复和抚育管理措施。在降水量(240~280 mm)、年均温(7.7 °C 左右)适合的沙土生境,进行科学精细化的灌木引入恢复措施。对于恢复年限超过 37 年的区域,可以借鉴已有的沙埋、平茬等成熟抚育管理技术进行科学管理。

除了上述气候、土壤和年限因素,本研究并未明确与气候、生境高度相适宜的灌木恢复密度效应,也并未开展灌木年龄结构、生态水文、病虫害等因素与灌木形态和功能属性之间的关系。这些方面需要进一步从不同灌木类型的个体、种群、群落和生态系统多尺度视角下进行系统研究。

4 结论

荒漠草原区长期的灌木重建与恢复过程中,灌木分枝数、株高和生物量整体存在显著的衰退演变特征。这种灌木形态和功能的衰退显著依赖于降水量、年均温、年限和土壤性质。具体表现为降水量增加促进了灌木的形态特征(如冠幅、分枝数)和生殖扩张能力(如生殖枝数)的恢复效应;年均温升高抑制灌木的株高、基径和生殖能力,甚至导致部分地上特征恢复效应下降 20%~50%;相较于未退化的原生土壤生境,沙化退化土壤在提高灌木株高、分枝直径和分枝数的恢复方面具有积极作用,但对地上生物量和冠幅的恢复有所限制;随着恢复年限增加,灌木恢复的正效应逐渐转变为负效应。

上述灌木植被恢复效果和演变轨迹存在降水量、年均温、年限多重阈值效应。具体表现为灌木恢复分别在 36 年、7.7 °C 阈值前后表现出恢复正效应向负效应转变格局。同时,降水量对灌木恢复演变影响较为复杂,灌木恢复正效应的出现和维持发生在 240~280 mm 降水区域。

未来荒漠草原生态系统灌木植被恢复与管理,首先需要科学评估灌木衰退对生态系统功能可能产生的负面影响;其次需考虑降水量和年均温对灌木恢复的正、负双向调节作用,确定最适的气候条件;最后考虑土壤生境条件的适宜性。通过上述复杂环境条件的适宜性综合评估,最终实现灌木地上与地下协同的可持续恢复。

参考文献 References:

- [1] Zheng J H, Wang Q, Yuan S, *et al.* Soil deterioration due to long-term grazing of desert-steppe promotes stress-tolerant ecological strategies in plants. *Science of the Total Environment*, 2024, 907: 168131.
- [2] Zhou W X, Li C J, Wang S, *et al.* Effects of vegetation restoration on soil properties and vegetation attributes in the arid and semi-arid regions of China. *Journal of Environmental Management*, 2023, 343: 118186.
- [3] Yuan H Y, Du L T, Qiao C L, *et al.* Simulation of GPP and ET response to climate change for the planted shrub ecosystem in desert steppe area of Yanchi county, Ningxia. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(8): 3515–3524.
袁洪艺, 杜灵通, 乔成龙, 等. 人工灌丛总初级生产力和蒸散对气候变化的响应模拟——以宁夏盐池县荒漠草原区为例. *生态学报*, 2024, 44(8): 3515–3524.
- [4] Zhao Y N, Wang H M, Li Z G, *et al.* Anthropogenic shrub encroachment has accelerated the degradation of desert steppe soil over the past four decades. *Science of the Total Environment*, 2024, 946: 174487.
- [5] Yang X G, Liu C H, Wang L, *et al.* Study on ecological restoration and reconstruction of desert steppe: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(1): 95–104.
杨新国, 刘春虹, 王磊, 等. 荒漠草原生态恢复与重建: 人工植被推动下水分介导的系统响应、生态阈值与互馈作用. *生态学报*, 2023, 43(1): 95–104.
- [6] Li X H, Zha T S, Liu P, *et al.* Interannual variation in gross ecosystem production and evapotranspiration in a temperate semiarid grassland undergoing vegetation recovery. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 341: 109672.
- [7] Alldredge M W, Peek J M, Wall W A. Shrub community development and annual productivity trends over a 100-year period on an industrial forest of Northern Idaho. *Forest Ecology and Management*, 2001, 152(1/2/3): 259–273.
- [8] Liu L, Qi W, Guo Y F, *et al.* Effect of stumping on leaf functional traits of *Caragana korshinskii* in ecologically fragile area of Otag Banner. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2024, 26(7): 61–68.
刘璐, 祁伟, 郭月峰, 等. 平茬对鄂托克旗生态脆弱区柠条叶片功能性状的影响. *中国农业科技导报*, 2024, 26(7): 61–68.
- [9] Andreu-Hayles L, Gaglioti B, Berner L T, *et al.* A narrow window of summer temperatures associated with shrub growth in Arctic Alaska. *Environmental Research Letters*, 2020, 15(10): 105012.
- [10] Poyatos R, Heinemeyer A, Ineson P, *et al.* Environmental and vegetation drivers of seasonal CO₂ fluxes in a sub-arctic forest-mire ecotone. *Ecosystems*, 2014, 17(3): 377–393.
- [11] Buhrmann R D, Ramdhani S, Pammenter N W, *et al.* Grasslands feeling the heat: The effects of elevated temperatures on a subtropical grassland. *Bothalia*, 2016, 46(2): a2122.
- [12] Liu D J, Zhang C, Ogaya R, *et al.* World-wide impacts of climate change and nitrogen deposition on vegetation structure, composition, and functioning of shrublands. *New Phytologist*, 2025, 247(3): 1117–1128.
- [13] Xue H X, Li Q H, Xu J, *et al.* Effects of sand burial on growth and biomass allocation of *Nitraria tangutorum*. *Pratacultural Science*, 2016, 33(10): 2062–2070.
薛海霞, 李清河, 徐军, 等. 沙埋对唐古特白刺幼苗生长和生物量分配的影响. *草业科学*, 2016, 33(10): 2062–2070.
- [14] Zhang Y, Gou Q Q, Gao M, *et al.* The response mechanism of early seed regeneration process of *Caragana korshinskii* bushes with different plantation ages in sandy-hilly region of northwest Shanxi Province. *Journal of Desert Research*, 2023, 43(2): 243–254.
张宇, 侯倩倩, 高敏, 等. 晋西北丘陵风沙区不同种植年限柠条(*Caragana korshinskii*)种子更新早期过程对于干旱胁迫的响应机制. *中国沙漠*, 2023, 43(2): 243–254.
- [15] Chen J, Song N P, Chen L, *et al.* Soil moisture dynamics and its response to precipitation in different cover types of desert steppe. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2021, 35(6): 198–206.
陈娟, 宋乃平, 陈林, 等. 荒漠草原不同覆被类型土壤水分动态及其对降水的响应. *水土保持学报*, 2021, 35(6): 198–206.
- [16] Zhai B, Dang X H, Liu X J, *et al.* Fertile island effect in the sedimentary process of *Tetraena mongolica* Maxim nebkhas in steppe-desert ecotones on the Inner Mongolia Plateau, China. *Journal of Mountain Science*, 2022, 19(10): 2791–2805.
- [17] Yang M X, Song N P, Yang X G. Distribution and estimation model of aboveground modular biomass of artificial *Caragana intermedia* forest. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2013, 41(12): 331–333.
杨明秀, 宋乃平, 杨新国. 人工柠条林枝、叶构件生物量的分配格局与估测模型. *江苏农业科学*, 2013, 41(12): 331–333.
- [18] Wang X Y, Guo Y G, Chen L, *et al.* Modeling the biomass of lemon grassland thickets of different stand ages in desert grasslands. *Journal of Biomathematics*, 2013, 28(2): 377–383.

- 王新云, 郭艺歌, 陈林, 等. 荒漠草原不同林龄柠条灌丛生物量模型研究. 生物数学学报, 2013, 28(2): 377—383.
- [19] Wang X, Song N P, Yang X G, *et al.* The response of spatial pattern of plant diversity to environmental factors in the scale of micro-landform in desert steppe. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(4): 274—280, 328.
王兴, 宋乃平, 杨新国, 等. 荒漠草原植物多样性分布格局对微地形尺度环境变化的响应. 水土保持学报, 2016, 30(4): 274—280, 328.
- [20] Shi J D, Luo D H, Weng H, *et al.* Optimally estimating the sample standard deviation from the five-number summary. *Research Synthesis Methods*, 2020, 11(5): 641—654.
- [21] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80(4): 1150—1156.
- [22] Lajeunesse M J. On the meta-analysis of response ratios for studies with correlated and multi-group designs. *Ecology*, 2011, 92(11): 2049—2055.
- [23] Rosenthal R. The file drawer problem and tolerance for null results. *Psychological Bulletin*, 1979, 86(3): 638.
- [24] Hoeve M, Stams G J J M, van der Put C E, *et al.* A meta-analysis of attachment to parents and delinquency. *Journal of Abnormal Child Psychology*, 2012, 40(5): 771—785.
- [25] Wang F F. Remote sensing regression model and aridity threshold of vegetation aboveground biomass at a global scale. Lanzhou: Lanzhou University, 2021.
王方方. 全球尺度植被地上生物量的遥感回归模型及干旱阈值. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [26] Fong Y, Huang Y, Gilbert P B, *et al.* Chngpt: Threshold regression model estimation and inference. *BMC Bioinformatics*, 2017, 18(1): 454.
- [27] She W W, Bai Y X, Zhang Y Q, *et al.* Plasticity in meristem allocation as an adaptive strategy of a desert shrub under contrasting environments. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1933.
- [28] Dai Y M, Li M L, Xu M Z, *et al.* Leaf traits of *Artemisia ordosica* at different dune fixation stages in Mau Us Sandy Land. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(11): 1376—1387.
代远萌, 李满乐, 徐铭泽, 等. 毛乌素沙地沙丘不同固定阶段黑沙蒿叶性状特征. 植物生态学报, 2022, 46(11): 1376—1387.
- [29] Ascenzi I, Hilbers J P, van Katwijk M M, *et al.* Increased but not pristine soil organic carbon stocks in restored ecosystems. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 637.
- [30] Qu W J, Wang L, Yang X G, *et al.* Point pattern analysis based on null models of populations in fixed sand at the southeastern edge of the Tengger Desert. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(10): 37—45.
曲文杰, 王磊, 杨新国, 等. 基于零模型的腾格里沙漠东南缘固定沙地种群点格局分析. 草业学报, 2024, 33(10): 37—45.
- [31] Gao J L, Luo F M, Liu H X, *et al.* Effects of typical ecological projects of desertification combating on soil physical properties in Ulan Buh Desert. *Arid Zone Research*, 2023, 40(5): 737—746.
高君亮, 罗凤敏, 刘泓鑫, 等. 乌兰布和沙漠草方格—灌木林对土壤水分物理性质的影响. 干旱区研究, 2023, 40(5): 737—746.
- [32] He J S, Han X G. Ecological stoichiometry: Searching for unifying principles from individuals to ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 2—6.
贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. 植物生态学报, 2010, 34(1): 2—6.
- [33] Yang X G, Zhao W, Chen L, *et al.* Antidromal succession between soil and plant in the *Caragana intermedia* shrubland in the desert steppe. *Ecology and Environmental Sciences*, 2015, 24(4): 590—594.
杨新国, 赵伟, 陈林, 等. 荒漠草原人工柠条林土壤与植被的演变特征. 生态环境学报, 2015, 24(4): 590—594.
- [34] Chen J J, Huang L, Jia H F, *et al.* Vertical variability and dynamic simulation of soil moisture in different artificial vegetation arrangements in the Tengger Desert. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2022, 36(4): 126—133.
陈嘉嘉, 黄磊, 贾鸿飞, 等. 腾格里沙漠人工植被区不同植被类型土壤水分垂直变异特征及其动态变化模型. 干旱区资源与环境, 2022, 36(4): 126—133.
- [35] Yang L Z, Feng L, Yang G S, *et al.* Water absorption potential and influencing factors of leaf in *Caragana korshinskii*, *Artemisia ordosica*, *Hedysarum scoparium* in a revegetated area of the Tengger Desert, China. *Journal of Desert Research*, 2020, 40(2): 214—221.
杨利贞, 冯丽, 杨贵森, 等. 柠条(*Caragana korshinskii*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)叶片吸水潜力及影响因素. 中国沙漠, 2020, 40(2): 214—221.

- [36] Li Y J, Zhao F X, Tang X J, *et al.* Effect of plant functional traits on productivity of artificial *Caragana korshinskii* forest in the windy-sandy region of northwest Shanxi Province, China. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 36(3): 647–654.
李亚杰, 赵峰侠, 唐学娟, 等. 晋西北风沙区植物功能性状对人工柠条林生产力的影响. *西南农业学报*, 2023, 36(3): 647–654.
- [37] Wang G H, Wang J Q, Liu J. Characteristics of vegetation and soil in *Caragana korshinskii* plantations in the hilly and sandy areas of northwestern Shanxi Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 62–72.
王国华, 王佳琪, 刘婧. 晋西北丘陵风沙区柠条锦鸡儿人工林植被和土壤随林龄变化特征. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 62–72.
- [38] Tian N, Gu J L, Yang X G, *et al.* Characteristics of canopy interception by *Caragana intermedia* in desert grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(14): 5279–5287.
田娜, 古君龙, 杨新国, 等. 荒漠草原中间锦鸡儿冠层截留特征. *生态学报*, 2019, 39(14): 5279–5287.
- [39] Chen X Y, Chen L, Yang X G, *et al.* Spatial distribution and drivers of throughfall beneath shrub canopies in a semi-arid desert steppe. *Water and Environment Journal*, 2023, 37(3): 493–511.
- [40] Song Y, Liu T J, Wang J, *et al.* The responses of three dominant species to increased rainfall under different grazing systems in a desert steppe. *Hydrological Processes*, 2022, 36(6): 14632.
- [41] Li B, Gao J, Wang X, *et al.* Effects of biological soil crusts on water infiltration and evaporation Yanchi Ningxia, Maowusu Desert, China. *International Journal of Sediment Research*, 2016, 31(4): 311–323.
- [42] Gao R R, Yang X J, Liu G F, *et al.* Effects of rainfall pattern on the growth and fecundity of a dominant dune annual in a semi-arid ecosystem. *Plant and Soil*, 2015, 389(1/2): 335–347.
- [43] Xue Y Y, Liang H B, Zhang H Z, *et al.* Quantifying the policy-driven large scale vegetation restoration effects on evapotranspiration over drylands in China. *Journal of Environmental Management*, 2023, 345: 118723.
- [44] Lü H, Wang X, Song N P, *et al.* Response of soil moisture dynamics in four typical herbaceous communities to extreme drought precipitation in the desert steppe. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2023, 37(6): 145–152.
吕浩, 王兴, 宋乃平, 等. 荒漠草原 4 种典型草本植物群落土壤水分动态对极端干旱降水的响应. *水土保持学报*, 2023, 37(6): 145–152.
- [45] Guo Y P, Gheyret G, Liu T Y, *et al.* Distribution patterns and climate limitations of typical shrublands in northern China. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2021, 51(3): 346–361.
郭焱培, 艾尤尔·亥热提, 刘同彦, 等. 中国北方典型灌丛的分布特征及气候限制. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(3): 346–361.