北京林业大学学报
JOURNAL OF BEIJING FORESTRY UNIVERSITY

高寒草甸灌丛化对草本群落组成及其生态位特征的影响

王美权 陈德朝 王春晶 杨靖宇 张孟楠 王雪 赵步云

Effects of shrub encroachment on composition and niche characteristics of herbaceous communities in alpine meadows

Wang Meiquan, Chen Dechao, Wang Chunjing, Yang Jingyu, Zhang Mengnan, Wang Xue, Zhao Buyun

引用本文:
王美权, 陈德朝, 王春晶, 杨靖宇, 张孟楠, 王雪, 赵步云. 高寒草甸灌丛化对草本群落组成及其生态位特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2026, 48(3):63–72. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250490
Wang Meiquan, Chen Dechao, Wang Chunjing, Yang Jingyu, Zhang Mengnan, Wang Xue, Zhao Buyun. Effects of shrub encroachment on composition and niche characteristics of herbaceous communities in alpine meadows[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3):63–72. doi: 10.12171/j.1000–1522.20250490

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250490

您可能感兴趣的其他文章
Articles you may be interested in

增温对高寒草甸土壤微生物多样性及功能潜力的影响
Effects of warming on soil microbial diversity and functional potential in alpine meadows
北京林业大学学报, 2025, 47(1): 29–38. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20240064

模拟氮沉降下纳帕海高寒草甸土壤碳矿化的调控机制
Regulating mechanisms of soil carbon mineralization in Napahai Alpine Meadow, Yunnan Province of southwestern China under simulated nitrogen deposition
北京林业大学学报, 2025, 47(11): 58–67. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20250321

氮添加对高寒草甸土壤团聚体分布及其碳氮含量的影响
Effects of nitrogen addition on soil aggregate distribution and carbon and nitrogen contents in alpine meadow
北京林业大学学报, 2022, 44(12): 102–110. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210439

中国不同草本功能群叶片钾含量的空间格局及控制因素
Spatial patterns and impacting factors of leaf potassium content among different functional groups of herbaceous plants across China
北京林业大学学报, 2021, 43(8): 83–89. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20200324

高寒草甸植物叶片钾含量对多种养分添加的响应及机理
Response and mechanism of potassium content in leaves of alpine meadow plants to multiple nutrient additions
北京林业大学学报, 2022, 44(4): 116–123. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20210074

高寒草甸植物叶片氮和磷重吸收率对养分添加的响应及机理
Response and mechanism of plant leaf nitrogen and phosphorus resorption efficiency to nutrient addition in an alpine meadow
北京林业大学学报, 2024, 46(1): 93–103. https://doi.org/10.12171/j.1000–1522.20230091

DOI:10.12171/j.1000−1522.20250490

高寒草甸灌丛化对草本群落组成及其生态位特征的影响

王美权[1,2]　陈德朝[1,2]　王春晶[1,2]　杨靖宇[1,2]　张孟楠[1,2]　王　雪[1,2]　赵步云[3]

（1. 四川省林业科学研究院，四川 成都 610000；2. 荒漠化防治四川林业草原重点实验室，四川 成都 610000；
3. 贵州大学林学院，贵州 贵阳 550025）

摘要:【目的】灌丛化是驱动高寒草甸生态系统退化与草本群落演替的关键过程，但其对草本群落生态位特征及种间关系的影响尚不明确。本研究旨在揭示灌丛化过程中草本群落组成与生态位特征的演变规律，阐明丛间土壤性质与灌木群落结构对草本群落构建的协同作用。**【方法】**以青藏高原东缘若尔盖高寒草甸为研究对象，沿灌丛化梯度（潜在、轻度、中度、重度）设置样地，通过植被调查与土壤分析，研究草本群落组成、生态位宽度与重叠度、功能群结构及其与土壤环境因子的关系。**【结果】**（1）随灌丛化加剧，禾本科与莎草科等原生优势草本的重要值显著下降，而蔷薇科及部分杂类草重要值显著上升。草本群落多样性整体虽未显著下降，但物种组成结构发生明显变化；（2）生态位宽度较大的物种（鹅绒委陵菜、珠芽蓼等）种间保持高度生态位重叠，表明优势种对资源的利用趋于相似，种间竞争激烈。同时，中度生态位重叠的物种组合最多，占总对数的 46.84%，反映出多数物种能在多个演替阶段通过生态位分化实现共存；（3）丛间土壤有机碳是影响草本群落结构的主要环境因素，其含量随灌丛化加剧呈先增后降趋势，在灌丛化后期，其流失与草本多样性下降同步，促进了具有匍匐茎或根系发达的耐贫瘠物种（鹅绒委陵菜、垂穗披碱草等）的扩张，灌木多样性增加进一步加剧了资源的竞争，间接强化了对耐荫、耐贫瘠草本的功能筛选，最终导致生态位宽度较大的物种在群落中占据优势。**【结论】**灌丛化通过降低丛间土壤肥力与强化灌木竞争压力，驱动草本群落由原生“竞争型”功能群向“胁迫耐受型”功能群演变，物种优势功能群发生明显更替，宽生态位、高度生态位重叠的物种逐渐占据主导。该结果从生态位与土壤环境协同演变的角度揭示了灌丛化影响高寒草甸草本群落构建的内在机制，可为草甸生态系统的恢复与管理提供理论依据。

关键词：高寒草甸；灌丛化；生态位；功能群；草本群落结构

中图分类号：S718.55+3　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1000−1522(2026)03−0063−10

引文格式：王美权，陈德朝，王春晶，等. 高寒草甸灌丛化对草本群落组成及其生态位特征的影响［J］. 北京林业大学学报，2026，48(3)：63−72. Wang Meiquan, Chen Dechao, Wang Chunjing, et al. Effects of shrub encroachment on composition and niche characteristics of herbaceous communities in alpine meadows[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2026, 48(3): 63−72.

Effects of shrub encroachment on composition and niche characteristics of herbaceous communities in alpine meadows

Wang Meiquan[1,2]　Chen Dechao[1,2]　Wang Chunjing[1,2]　Yang Jingyu[1,2]　Zhang Mengnan[1,2]
Wang Xue[1,2]　Zhao Buyun[3]

(1. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610000, Sichuan, China;
2. Key Laboratory of Desertification Control of Sichuan Forestry and Grassland, Chengdu 610000, Sichuan, China;
3. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

收稿日期: 2025−12−04　**修回日期:** 2026−01−22

基金项目: 四川省林草科技创新团队项目（LCTD2025CZ01），四川省自然科学基金 B 类项目（2026NSFSC0982）。

第一作者: 王美权，助理研究员。主要研究方向：荒漠化治理与生态修复。Email：xiaocuipi@njfu.edu.cn　地址：610000 四川省成都市金牛区星辉西路 18 号四川省林业科学研究院。

责任作者: 陈德朝，副研究员。主要研究方向：退化生态系统修复。Email：cdc519@qq.com　地址：同上。

本刊网址: https://j.bjfu.edu.cn；https://journal.bjfu.edu.cn

Abstract: [**Objective**] Shrub encroachment is a key process driving the degradation of alpine meadow ecosystems and the succession of herbaceous communities, yet its impact on the niche characteristics and interspecific relationships within herbaceous communities remains unclear. This study aims to reveal the evolution patterns of herbaceous community composition and niche characteristics during shrub encroachment, and to elucidate the synergistic effects of intershrub soil properties and shrub community structure on herbaceous community assembly. [**Method**] Focusing on the alpine meadows of the Zoige Plateau on the eastern edge of the Tibetan Plateau, study plots were established along a shrub encroachment gradient (potential, light, moderate, severe). Through vegetation surveys and soil analysis, the composition of herbaceous communities, niche breadth and overlap, functional group structure, and their relationships with soil environmental factors were investigated. [**Result**] (1) With intensifying shrub encroachment, the importance values of native dominant herbaceous species such as grasses and sedges significantly decreased, while those of Rosaceae and some forbs significantly increased. Although the overall diversity of herbaceous community did not decrease significantly, distinct changes were observed in its species composition structure. (2) Species with broader niche breadths (e.g., *Potentilla anserina*, *Polygonum viviparum*) maintained high niche overlap, indicating that dominant species tended to utilize resources similarly, leading to intense interspecific competition. Simultaneously, species pairs with moderate niche overlap were the most numerous, accounting for 46.84% of the total pairs, reflecting that most species achieved coexistence across multiple succession stages through niche differentiation. (3) Intershrub-space soil organic carbon was the primary environmental factor influencing herbaceous community structure. Its content initially increased and then decreased with increasing shrub encroachment. In the later stages of encroachment, its depletion coincided with a decline in herbaceous diversity, promoting the expansion of species tolerant to poor conditions with stolons or deep root systems (e.g., *Potentilla anserina*, *Elymus nutans*). Increased shrub diversity further intensified resource competition, indirectly strengthening the functional filtering for shade-tolerant and nutrient-stress-tolerant herbs. Ultimately, species with broader niche breadths became dominant in the community. [**Conclusion**] Shrub encroachment drives the transformation of herbaceous communities from native “competitive” functional groups towards “stress-tolerant” functional groups by reducing intershrub soil fertility and intensifying competitive pressure from shrubs. Species composition and structure become simplified, with broad-niche species gradually becoming dominant. These results, from the perspective of synergistic evolution between niches and the soil environment, reveal the intrinsic mechanisms by which shrub encroachment influences herbaceous community assembly in alpine meadows, providing a theoretical basis for the restoration and management of meadow ecosystems.

Key words: alpine meadow; shrub encroachment; niche; functional groups; herbaceous community structure

草地覆盖地球陆地面积约 40.5%(除格陵兰和南极外)，约储存了全球陆地碳储量的 1/3，在全球生态系统中发挥着重要作用[1]。近年来，受全球气候变化与人类活动的共同影响，灌木扩张导致的灌丛化已成为许多地区面临的突出生态问题[2]。青藏高原作为“亚洲水塔”，其高寒草甸生态系统不仅维系着区域生物多样性，还在碳固存与水源涵养等方面承担关键功能[3]。然而，灌丛化的日益加剧导致高寒草甸生态系统发生显著退化。原生草本群落逐渐被灌木代替，改变了草本群落物种组成、降低草本生产力，威胁草甸生态系统的结构与功能[4]。因此，深入研究灌丛化对高寒草甸草本群落演替及构建的影响，对维护区域生态安全与草甸生态系统稳定具有重要意义。

灌丛化通过改变光、水、养分等资源分布，影响草本植物的资源利用策略和种间竞争关系。“生态位”最早由 Grinnell 提出，并由多位生态学家予以不断充实完善，其定义为物种在群落中所占据的资源空间[5]，可以反映物种对环境资源利用能力、种间竞争共存关系及其在生态系统中的功能地位，是揭示灌丛化驱动下草本群落演替与种间共存机制的重要依据[6]。其中，生态位宽度体现其对环境资源的利用能力和对环境的适应性，生态位宽度越大，表明物种能够适应更多元化的环境。生态位重叠则揭示物种间的资源竞争与生态相似性，重叠度越高，表明物种间对于相同资源的需求越大，竞争越大[7]。重要值则可反映物种在群落中的优势程度。通过系统分析这

些指标沿灌丛化梯度的变化，有助于从功能生态学角度系统阐释物种更替与群落构建的内在机理。

目前，关于高寒草甸灌丛化的研究多集中在草甸水分利用效率、植物功能性状及灌丛生产力等方面[8–9]，而对草本植物生态位特征的研究尚显不足。尽管现有研究已关注到灌丛化对草本群落稳定性和多样性的影响，以及灌木冠下“肥岛效应”引发的土壤异质性[10]，但多数研究未能系统整合灌丛间土壤环境演变与草本植物生态位分化之间的关系。此外，现有研究普遍忽视灌丛间空地这一重要微域生境对草本植物资源利用格局的影响，缺乏对灌丛化过程中草本植物生态位分化与不同功能群组演变的系统探讨。基于此，为深入揭示灌丛化影响高寒草甸生态系统结构与功能的内在机理，本研究以青藏高原东缘高寒草甸为对象，沿灌丛化梯度设置样地，通过植被调查与土壤分析，重点探究以下问题：(1)灌丛化不同阶段草本植物重要值、生态位宽度与重叠度如何变化；(2)灌丛间土壤理化性质的演变特征及其与草本植物生态位分化的关系；(3)从间土壤环境因子与生态位特征的协同变化如何驱动草本群落组成的演替。研究结果旨在为深入理解高寒草甸灌丛化的生态效应及群落构建机制提供理论依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州若尔盖县境内。若尔盖地处青藏高原东缘的若尔盖高原盆地核心区域。研究范围聚焦于流经若尔盖草原腹地的黑河、热曲河、白河 3 条水域附近，该区域具有典型且显著的灌丛化梯度，涵盖了从轻度到重度的不同灌丛化阶段，为研究提供了理想的天然实验场。研究区地理坐标大致介于 33°25′～34°00′N，102°15′～102°50′E，平均海拔在 3 400～3 600 m，属于典型的高寒气候(图 1)。研究区主要土壤类型为高寒草甸土，原生植被以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)和披碱草(*Elymus dahuricus*)为主。灌丛化后的次生灌丛群落以高山柳(*Salix takasagoalpina*)、金露梅(*Dasiphora fruticosa*)等为优势种，与草本群落相互交错、镶嵌分布，构成了典型的草灌复合群落[11]。

1.2　样地调查与样品采集

采用空间代替时间的方法，选择若尔盖县同一区域内的灌丛化样地，按照灌丛盖度可分为潜在灌丛化(盖度＜20%)、轻度灌丛化(盖度为 20%～40%)、中度灌丛化(盖度为 40%～60%)、重度灌丛化(盖度＞60%)的 4 个梯度[12]。于 2025 年 6—7 月的植物生长旺季，采用样方法开展植被调查。每个灌丛化

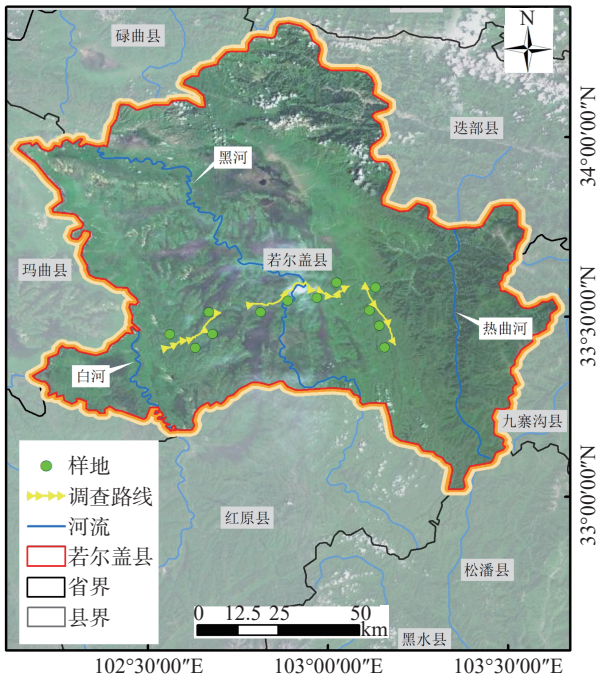


图 1　研究区位及样地分布

Fig. 1　Location of study area and distribution of sample plots

阶段设置 3 个 30 m × 30 m 的大样地，在每块样地采用对角线法设置 5 块 5 m × 5 m 灌木样地，在每个灌木样方内随机布设 3 个 1 m × 1 m 的草本样方，在潜在灌丛化样地中，随机布设 5 个间隔不小于 10 m 的 1 m × 1 m 样方进行草本植被调查，统计每块样地内的灌木和草本物种组成、株高、冠幅等指标。各灌丛化阶段灌木群落特征见表 1。其中，金露梅在轻度、中度和重度灌丛化中的重要值最高，为主要优势种，且在各灌丛化阶段均有分布。绣线菊(*Spiraea alpina*)在中度阶段的重要值最高，为该阶段的主要优势种。西藏沙棘(*Hippophae tibetana*)主要分布在潜在灌丛阶段，硬叶柳(*Salix sclerophylla*)主要分布在中度和重度灌丛阶段。同时，利用土钻法和环刀法在每块样地内采集丛间 0～10 cm 和 10～20 cm 原状土至于自封袋中，带回实验室置于 65 ℃ 下烘干 48 h 至恒质量，用于土壤养分、含水量等指标测定。

1.3　数据处理

1.3.1　植物功能群划分

根据牛亚平等[13] 按照植物科级分类水平，划分退化高寒草地植物功能群组成的方法，将本研究中的草本植物划分为禾本科(Gramineae)、莎草科(Cyperaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、菊科(Asteraceae)及其他杂类草(包括蓼科(Polygonaceae)、龙胆科(Gentianaceae)、豆科等(Fabaceae))5 大功能群，以分析灌丛化过程中不同草本功能群的演替特征。

1.3.2　重要值计算

重要值是以相对多度、相对盖度、相对高度的综

表 1 高寒草甸灌丛化不同阶段灌木群落基本情况调查

Tab. 1 Survey on basic situation of shrub communities in different stages of shrub encroachment in alpine meadows

科	植物种	重要值			
		PS	LS	MS	SS
蔷薇科 Rosaceae	绣线菊 *Spiraea alpina*			0.74	0.55
忍冬科 Caprifoliaceae	岩生忍冬 *Lonicera rupicola*				0.19
蔷薇科 Rosaceae	金露梅 *Dasiphora fruticosa*	0.32	0.71	0.59	0.54
胡颓子科 Elaeagnaceae	西藏沙棘 *Hippophae tibetana*	0.69	0.63		0.41
杨柳科 Salicaceae	硬叶柳 *Salix sclerophylla*			0.31	0.37
灌木盖度/%		＜30	＜50	＜70	＞70
株高范围/cm		15～25	20～30	25～30	25～35

注：PS、LS、MS、SS分别表示潜在、轻度、中度和重度灌丛化阶段。下同。

合指标计算来表征，能比较客观地反映出不同物种在群落中的相对重要性，同时也可以显示出物种在群落中的地位和作用，重要值（%）计算公式[14]如下。

$$I = (\mathrm{RA} + \mathrm{RP} + \mathrm{RH})/3 \quad (1)$$

式中：I 表示物种重要值；RA 表示物种相对多度；RP 表示物种相对频度；RH 表示物种相对高度。

1.3.3 物种多样性计算

Simpson 优势度指数[15]

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} P_i^2 \quad (2)$$

Shannon-Wiener 多样性指数[16]

$$H = -\sum_{i=1}^{S} P_i \log_2 P_i \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数[17]

$$E = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

式中：D 表示优势度指数；H 表示多样性指数；E 表示 Pielou 指数；P_i 表示第 i 个物种数量占群落总个体数量的比例；$H_{\max}$ 表示 Shannon-Wiener 指数的理论最大值；S 表示样地内物种丰富度，H'表示实际观测到的多样性指数。

1.3.4 生态位宽度和重叠度计算

研究中计算的生态位为实际生态位，其生态位宽度采用 Herbert 修正后的 Levins 指数计算生态位宽度，采用 Pianka 生态位重叠度指数计算生态位重叠[18]：

$$B_j = \frac{1}{t \times \sum_k^t P_{jk}^2} \quad (5)$$

式中：B_j 表示第 j 个物种的生态位宽度，其值域为 [0, 1]；P_{jk} 表示第 j 个物种在第 k 个资源水平下的重要值占该物种在所有资源水平下的总重要值的比例；t 表示样方总数。下同。

生态位重叠度计算公式如下。

$$O_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^{t} P_{ik} P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^{t} P_{ik}^2 \sum_{k=1}^{t} P_{jk}^2}} \quad (6)$$

式中：O_{ij} 表示物种 i 和 j 的生态位重叠度；P_{ik} 表示第 i 个物种在第 k 个资源水平下的重要值占该物种在所有资源水平下的总重要值的比例。

1.3.5 土壤理化性质指标测定

土壤含水量（SWC）采用烘干法测定；土壤容重（BD）采用原位环刀法测定；土壤有机碳（SOC）含量采用 $K_2Cr_2O_7$-H_2SO_4 外加热法测定；土壤全氮（TN）含量采用半微量凯氏法测定；土壤全磷（TP）含量采用氢氧化钠碱熔–钼锑比色法测定；土壤酸碱度（pH）采用酸度计测法测定[19]。

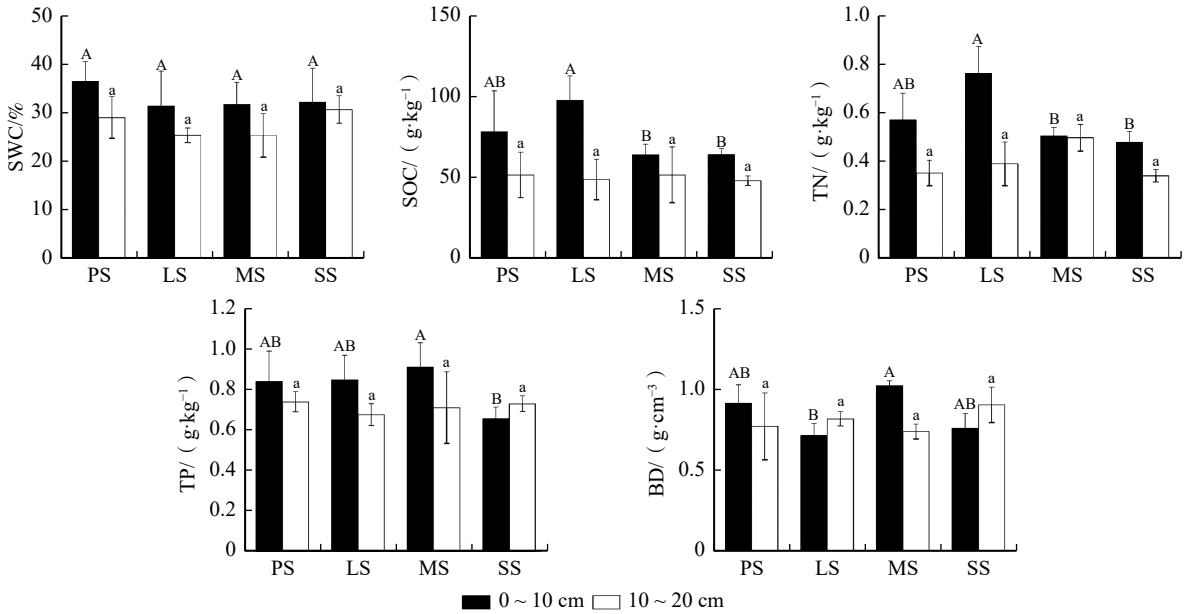
1.4 数据统计分析

采用单因素方差分析比较不同灌丛化阶段对植物群落特征（群落盖度、物种丰富度、多样性指数）、土壤理化性质（SWC、SOC、TC、TN、容重）的影响。采用冗余分析（RDA）方法，比较不同环境因子与草本群落物种分布之间的关系。统计分析和图件制作分别运用 SPSS 24.0 和 Origin Pro2017。

2 结果与分析

2.1 不同灌丛化阶段丛间土壤理化性质特征

由图 2 可知，随着高寒草甸灌丛化的扩张，土壤理化性质呈现出明显的阶段性变化特征。土壤 SWC 随灌丛化的增加呈逐渐下降趋势；土壤 SOC、TN、TP 和 BD 均呈先增加再减少的变化趋势，其中 SOC 和 TN 在潜在轻度灌丛化阶段最高，TP 和 BD 在中度灌丛化阶段最高。土壤 SWC 和养分含量随着土层深度的增加均下降。在潜在灌丛阶段，土壤整体保持较高的 SOC 含量和 SWC，表现出典型草甸土壤的肥力特征。进入轻度灌丛阶段后，土壤 BD



不同大写字母代表不同灌丛化阶段 0 ~ 10 cm 土层存在显著差异（$P < 0.05$），不同小写字母代表不同灌丛化阶段 10 ~ 20 cm 土层存在显著差异（$P < 0.05$），相同字母代表无显著差异。下同。

图 2　灌丛化对丛间土壤理化性质的影响

Fig. 2　Effects of shrub encroachment on soil physicochemical properties in inter-shrub spaces

略有下降，土壤养分含量达到最高值，符合“中度”假说理论。至中度灌丛阶段，灌丛植被的扩张导致土壤水分和养分进一步下降，土壤养分含量显著降低。在重度灌丛化阶段，土壤结构趋于紧实，土壤养分含量进一步降低，整体土壤质量明显退化。可见，除 SWC 和 BD 之外，灌丛化初期阶段适当增加了土壤养分浓度，之后显著降低。

2.2　草本植物重要值和生态位宽度变化

由表 2 可知，不同灌丛化阶段草本群落的物种生态策略表现出显著分异。草本层共 17 科 33 种。鹅绒委陵菜（*Potentilla anserina*）、珠芽蓼（*Bistorta vivipara*）、垂穗披碱草（*Elymus nutans*）、苔草（*Carex* spp.）的生态位宽度显著高于其他植物，分别为 1.00、0.98、0.96、1.00，属于广适性物种，其中鹅绒委陵菜和珠芽蓼在各灌丛化梯度上的重要值基本位居前二，在演替各阶段均保持较高的竞争优势，而苔草和垂穗披碱草在演替初期的重要值较大，随灌丛化的增加而逐渐降低。老鹳草（*Geranium wilfordii*）、火绒草（*Leontopodium pusillum*）、紫花龙胆（*Gentiana farreri*）、早熟禾（*Poa annua*）、香青（*Anaphalis sinica*）、蒲公英（*Taraxacum mongolicum*）、水毛茛（*Batrachium bungei*）、酸模（*Rumex acetosa*）、大卫马先蒿（*Pedicularis davidii*）、狼毒（*Stellera chamaejasme*）在各灌丛化阶段也具有较高的重要值，其生态位宽度在 0.4 ~ 0.8 之间，属于中间过渡型物种，具有一定适应能力，其中紫花龙胆、老鹳草、早熟禾、狼毒主要分布在灌丛化的后期，适应灌丛冠下的荫蔽环境，而火绒草和香青则主要分布在潜在和轻度灌丛化阶段。其他 16 种物种的生态位宽度均为 0.2，它们的分布局限于单一或 2 个灌丛化阶段，是原生草甸的特化种。沿灌丛梯度，物种种类组成数量呈先增加后减小的变化趋势，最大值出现在轻度灌丛化阶段。

2.3　基于科级分类的草本植物功能群演变

由图 3 可知，莎草科（苔草）和禾本科（垂穗披碱草、早熟禾、羊茅）植物重要值随灌丛化的加剧而显著降低。蔷薇科（鹅绒委陵菜、蕨麻、楔叶山莓草）植物重要值随灌丛化的加剧而增加，其中鹅绒委陵菜是整个群落中生态位宽度最高的物种之一，在灌丛化梯度中均保持较高的重要值（均值 > 0.60），表明该科在群落中的优势地位主要由鹅绒委陵菜这一物种的强适应性与竞争力所支撑，而非物种数量的增加。菊科（香青、蒲公英、火绒草、紫菀、小球花蒿）的重要值随灌丛化的加剧呈先降后升再降的趋势，在重度灌丛化阶段降至最低。其他在灌丛化过程中，出现 1~2 种植物的科（如蓼科、龙胆科、毛茛科等）统一归为杂类草，随灌丛化的加剧，其重要值整体呈波动上升趋势，在重度灌丛化阶段达到最大，其中，蓼科中的珠芽蓼在各阶段均保持较高的重要值与较宽的生态位，表现出广泛的适应能力，而龙胆科、毛茛科等功能群的多数物种则出现在部分灌丛化阶段，表现出对特定条件的依赖性。可见，灌丛化显著改变了草本群落的科级组成结构。原生草甸的优势科（禾本科和莎草科）逐渐衰退，而蔷薇科及多数杂类草的重要值随灌丛化的加剧而上升，逐渐成为新的

表 2 高寒草甸不同灌丛化阶段草本群落优势种重要值和生态位宽度特征

Tab. 2 Herbaceous species importance value and niche breadth across shrub encroachment stages in an alpine meadow

序号	科	种名	重要值				生态位宽度
			潜在	轻度	中度	重度	
1	菊科 Asteraceae	香青 *Anaphalis sinica*	0.53				0.39
2		蒲公英 *Taraxacum mongolicum*	0.54	0.57		0.37	0.40
3		火绒草 *Leontopodium pusillum*	0.18	0.34	0.35		0.56
4		紫菀 *Aster tataricus*			0.58		0.20
5		橐吾 *Ligularia sibirica*			0.17		0.20
6		雪兔子 *Saussurea gossipiphora*	0.18				0.20
7		小球花蒿 *Artemisia moorcroftiana*	0.18				0.20
8	蔷薇科 Rosaceae	鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*	0.54	0.63	0.57	0.73	1.00
9		蕨麻 *Potentilla anserina*		0.17			0.20
10		楔叶山莓草 *Sibbaldia cuneata*				0.59	0.40
11		草玉梅 *Anemone rivularis*			0.60		0.20
12	禾本科 Gramineae	垂穗披碱草 *Elymus dahuricus*	0.60	0.34	0.32	0.36	0.96
13		早熟禾 *Poa annua*	0.35	0.17			0.50
14		羊茅 *Festuca ovina*		0.17			0.20
15	毛茛科 Ranunculaceae	翠雀 *Delphinium grandiflorum*	0.35				0.20
16		水毛茛 *Batrachium bungei*		0.18			0.20
17		花葶驴蹄草 *Caltha scaposa*					0.20
18	龙胆科 Gentianaceae	紫花龙胆 *Gentiana farreri*				0.34	0.50
19		花锚 *Halenia corniculata*		0.36			0.20
20	豆科 Fabaceae	高山豆 *Tibetia himalaica*	0.53				0.20
21		歪头菜 *Vicia unijuga*				0.35	0.20
22	蓼科 Polygonaceae	珠芽蓼 *Bistorta vivipara*	0.58	0.56	0.63	0.61	0.98
23		酸模 *Rumex acetosa*			0.35	0.36	0.40
24	牻牛儿苗科 Geraniaceae	老鹳草 *Geranium wilfordii*	0.44	0.36	0.53	0.52	0.78
25	列当科 Orobanchaceae	大卫马先蒿 *Pedicularis davidii*		0.17	0.18		0.40
26	百合科 Liliaceae	高山韭 *Allium sikkimense*		0.34			0.20
27	伞形科 Apiaceae	蛇床 *Cnidium monnieri*		0.36	0.18		0.36
28	茜草科 Rubiaceae	蓬子菜 *Galium verum*			0.18		0.20
29	车前科 Plantaginaceae	车前草 *Plantago asiatica*		0.59			0.20
30	木贼科 Equisetaceae	问荆草 *Equisetum arvense*				0.17	0.20
31	大戟科 Euphorbiaceae	泽漆 *Euphorbia helioscopia*		0.34	0.18		0.36
32	瑞香科 Thymelaeaceae	狼毒 *Stellera chamaejasme*	0.17			0.17	0.40
33	莎草科 Cyperaceae	苔草 *Carex* spp.	0.55	0.52	0.35	0.36	1.00

优势类群。

2.4 灌木和草本群落多样性变化特征

由图 4 可知，随灌丛化的加剧，灌木 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数呈逐渐增加的趋势，且在重度灌丛化阶段显著高于潜在和轻度灌丛化阶段。灌木 Pielou 指数呈先增加再减小的变化趋势，在中度灌丛化阶段达到最高。草本 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数均呈先增加再减小的变化趋势，在轻度灌丛化阶段达到最高，符合“中度干扰”假说，但整体变化幅度不大，表明草本层优势种群落结构较稳定，物种多样性和物种分布均匀度对灌丛化的响应不敏感。

2.5 灌丛群落结构和土壤性质对草本群落结构的影响

由图 5 可知，在 RDA 排序轴中，第 1 轴和第 2 轴的特征值分别为 0.549 0 和 0.370 4，可解释总信息量的 91.94%，故以前 2 个排序轴作二维排序图。土壤 SOC 的贡献率为 42.1%（$P < 0.05$），灌木

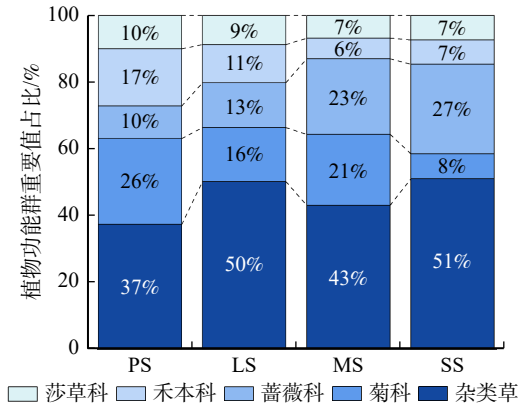


图 3　灌丛化在科水平上对草本群落组成结构的影响

Fig. 3　Effects of shrub encroachment on composition and structure of herbaceous community at family level

Shannon-Wiener 指数、土壤 TN 含量、灌木 Pielou 指数的贡献率分别为 13.8%(P = 0.52)、16.5%(P = 0.38)、20.2%(P = 0.24)，其他土壤因子的贡献率均小于 7.5%。可见，SOC 是影响草本群落结构的主要环境因子，灌木 Shannon-Wiener 指数、土壤 TN 含量和灌木 Pielou 指数对其也有一定影响。此外，在冗余分析二维排序图中，因子变量和因变量之间夹角的余弦值可以表示二者之间的相关性。SOC、TN、TP、SWC 与火绒草、垂穗披碱草、苔草、株芽蓼的重要值、草本 Simpson 指数呈正相关，与灌木 Shannon-Wiener 指数、灌木 Simpson 指数呈负相关；鹅绒委陵菜的重要值与灌木 Pielou 指数、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数呈正相关，与草本群落多样性呈负相关。可见，从间土壤肥力的降低伴随着灌木物种多样性的增加和鹅绒委陵菜的重要值增加，而其他优势种草本植物重要值和草本群落多样性则降低。

2.6　草本植物生态位重叠度特征

由图 6 可知，在所有 189 对物种组合中，生态位重叠度大于 0.8 的组合共 33 对，占总对数的 17.37%，属于高度重叠，主要发生在几个生态位宽度较大的优势物种之间，其中鹅绒委陵菜、株芽蓼、垂穗披碱草和老鹳草等几对组合的重叠度接近于 1，表明优势物种间的资源利用高度相似，竞争激烈。生态位重叠度在 0.5 ~ 0.8 之间的组合共 89 对，多数物种主要处于该重叠范围，占总对数的 46.84%，属于中度重叠，主要发生在宽生态位和中等生态位的物种之间，如老鹳草、蒲公英、火绒草等。生态位重叠度在 0.5 及以下的组合共 44 对，占总对数的 23.16%，属于轻度重叠，生态位重叠度等于 0 的组合共 24 对，占总对数的 12.63%，属于无重叠，二者主要发生在分布阶段相互错开的物种间，如香青和紫花龙胆等。可见，高度重叠、低度至无重叠的物种占据少数，而群落中大多数物种通过构建中度重叠的网络关系实现资源的共享与差异化利用，进而维持群落结构的稳定性。

3　讨　　论

3.1　灌丛化过程草本群落结构变化特征

灌丛化作为高寒草甸生态系统演变的重要驱动过程，显著改变了草本群落的结构与功能组成[20]。研究结果表明，随灌丛化加剧，草本群落结构发生明显演替和生态位分异。禾本科和莎草科作为原生草甸的优势功能群，其重要值随灌丛化的加剧而降低，这与以往对莎草科和禾本科的多数研究结果较一致[21]。但在本研究中，垂穗披碱草在演替后期仍维持较高重要值和生态位宽度，说明在禾本科内部对灌丛化的响应发生了明显分异。其原因可能是垂穗披碱草具有发达的根茎系统，对资源的竞争力强[22−23]，而另外 2 种禾本科植物(早熟禾、羊茅)则在灌丛化过程中逐渐被淘汰。同时，蔷薇科(鹅绒委陵菜、蕨麻、楔叶山梅草)和蓼科(珠芽蓼)的重要值随灌丛化加剧呈先减少后增加的趋势，在重度灌丛化阶段成为主导功能群。其中，鹅绒委陵菜是整个群落中生态位最宽的物种之一，在灌丛化梯度中均保持较高的重要值(均值 > 0.57)，蔷薇科在演替后期成为优势科主要源于鹅绒委陵菜的强大优势，而非其他物种数

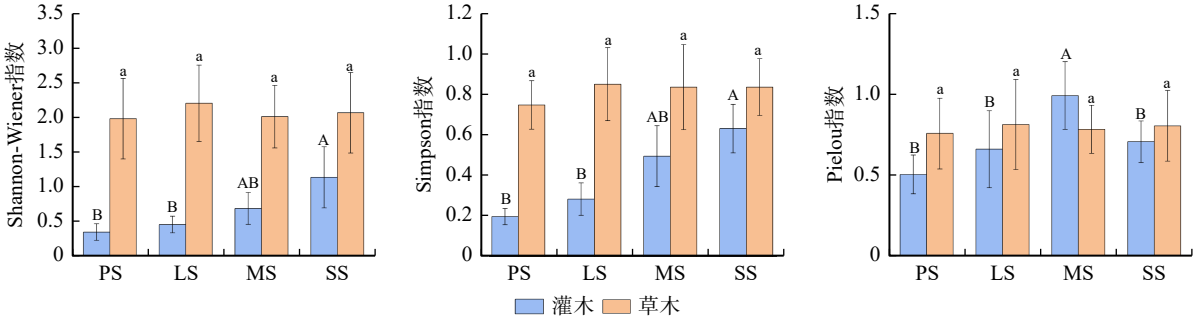
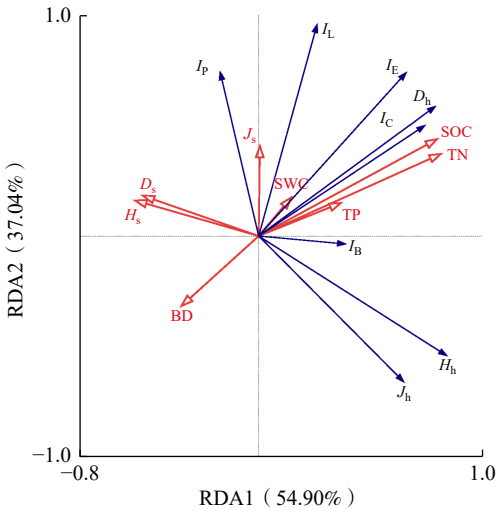


图 4　灌丛化对灌草群落物种多样性的影响

Fig. 4　Effects of shrub encroachment on species diversity of shrub-grass communities



I_P、I_L、I_E、I_C、I_B 分别为鹅绒委陵菜、火绒草、垂穗披碱草、苔草、珠芽蓼的重要值；D_s、H_s、J_s、D_h、H_h、J_h 分别为灌木 Simpson 指数、灌木 Shannon-Wiener 指数、灌木 Pielou 指数、草本 Simpson 指数、草本 Shannon-Wiener 指数、草本 Pielou 指数。红色是自变量，蓝色是响应变量。

图 5 灌丛群落和土壤性质对草本群落结构影响的 RDA 分析

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of the effects of shrub community and soil properties on herbaceous community structure

量的增加。有研究[23]表明，鹅绒委陵菜拥有匍匐茎，具有强大的无性繁殖能力。在灌丛化后期可以通过资源调配，使处于遮阴处的分株从光照充足的分株那里获得碳源，从而在异质性的环境中生存下来。菊科（香青、蒲公英、火绒草、紫菀）是高寒草甸中物种组成最丰富的科，但多为喜光植物，故其分布峰值出现在灌丛化初期至中期，随灌丛化加剧，菊科植物逐渐被其他科的耐阴物种所替代。此外，生态位重叠度分析表明，生态位宽度大的物种间存在高度重叠，形成核心竞争圈，而多数物种通过中度的生态位重叠实现在多个演替阶段的共存，进而构建稳定的群落结构。同时，低度或无生态位重叠的部分物种通过生态位完全分化避免在同一灌丛化阶段直接竞争。这与刘泽华等[24]研究发现灌丛化导致高寒荒漠地区猪毛蒿（*Artemisia scoparia*）群落内生态位重叠模式发生重组的结论相呼应。由此可见，灌丛化不仅引起草本群落的物种更替，更驱动了其生态位格局的系统转变。随着灌丛化加剧，草本群落从生态位分化为主的共存格局，向以少数宽生态位物种占据主导优势的趋势转变，物种多样性虽无显著下降，但物种功能群组成趋于简化。

3.2 从间土壤和灌木群落演替对草本群落结构的影响

冗余分析（RDA）结果表明，土壤 SOC 是解释草本群落结构变异最主要的环境因子（$P \leqslant 0.05$），而灌木群落的 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数也对草本群落有重要影响。本研究中，随着灌丛化加剧，

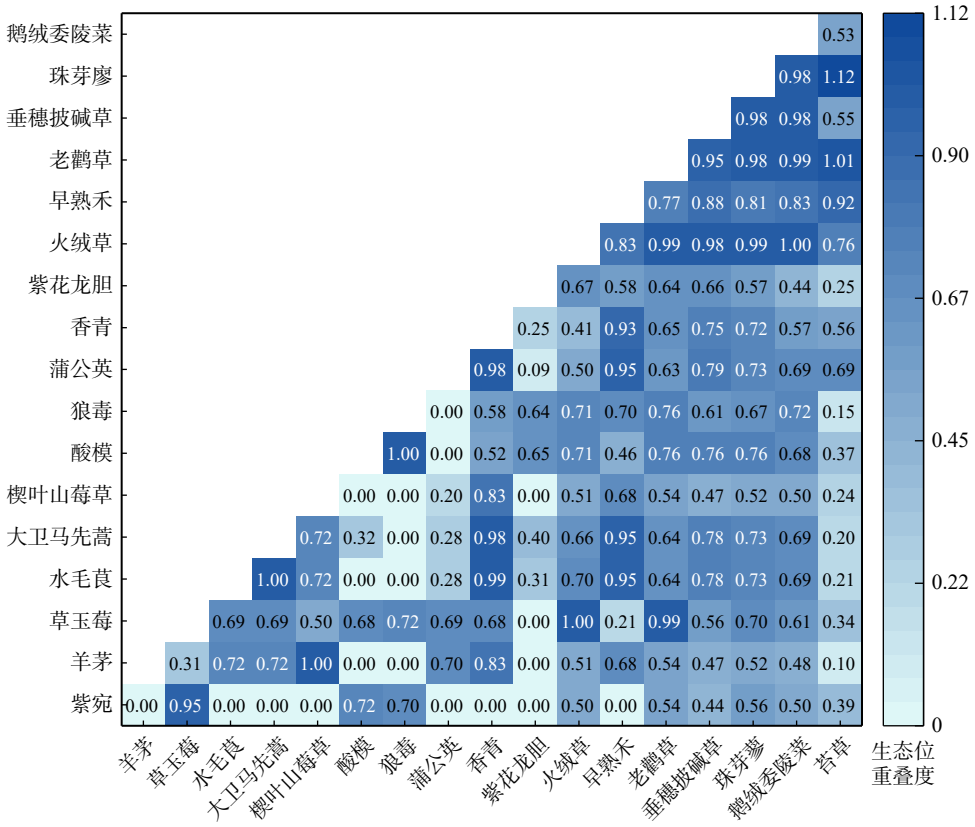


图 6 草本群落不同优势物种间生态位重叠度热力图

Fig. 6 Heatmap of niche overlap among different dominant species in the herbaceous community

丛间土壤的 SWC 持续下降，土壤 SOC、TN 等养分指标呈先增后降的趋势。这一变化模式与草本群落的演替动态相吻合。即在灌丛化初期，适度的干扰可能通过改变凋落物输入和微环境，短暂提升了土壤肥力，支持了较高的草本多样性，符合“中度干扰”假说[10]。然而，随着灌丛化程度加深，丛间土壤的 SOC 和养分含量显著降低，这与普遍关注的冠下“肥岛效应”形成鲜明对比。其原因在于，原生高寒草甸中禾草和莎草密集的须状根系是土壤活性有机碳的稳定来源[21]。灌丛化导致草本层退化，直接中断了这一重要的碳输入途径，导致丛间的土壤碳源枯竭，这与 Knapp 等[25]在北美草原的研究结论较一致，即灌木扩张改变了生态系统碳输入的原有控制机制。姜丽霞等[26]在研究不同放牧方式对草地群落植物功能群的影响时也发现，功能群组成的变化直接影响了群落结构的稳定性与碳汇功能。土壤有机碳的下降引发了一系列负反馈，包括土壤结构恶化和养分保持能力减弱，这直接导致了依赖肥沃、湿润土壤的莎草科和禾本科（除垂穗披碱草外）等原生草本植物的重要值下降。

此外，灌木群落间接调控了草本群落结构，随着灌丛化加剧，灌木的物种多样性（Shannon-Wiener 指数）显著增加。多样化的灌木群落可能通过两种途径加剧对草本层的抑制。一是地上部分更密集、复杂的冠层结构导致遮阴效应加剧，直接减少了林下喜光草本的光合有效辐射；二是地下部分更为深广的根系网络加剧了与草本植物对水分和养分的竞争。本研究结果中，鹅绒委陵菜的重要值与灌木多样性呈正相关，而与草本群落多样性呈负相关，这说明灌木群落的扩张为鹅绒委陵菜这类具有克隆整合能力的强竞争物种创造了优势，同时抑制了多数其他草本物种。综上所述，在灌丛化过程中，丛间土壤肥力的降低与物种竞争的加剧，不仅直接削弱了依赖高资源环境的原生草本，更驱动了草本群落优势功能群的更替。少数宽生态位和种间重叠度高的物种竞争力不断增强，逐渐成为驱动草本群落演替的核心力量。而原本广泛存在的、通过中度生态位分化实现共存的物种（占总对数的 46.84%）则相对边缘化。这一物种替代过程，清晰地体现了植物生态策略从“竞争型”向“胁迫耐受型”的转变。

4　结　　论

本研究以若尔盖高寒草甸灌丛化草甸生态系统为对象，通过分析不同灌丛化阶段草本群落结构、功能群组成、生态位变化及与丛间土壤环境因子的关系，得出以下结论：

（1）灌丛化通过改变光、水、养分等资源分布，驱动高寒草甸草本群落发生系统性演替，原生优势科（禾本科、莎草科）逐渐衰退，蔷薇科及多种杂类草的重要值上升。草本层物种多样性与功能群数量虽未显著减少，但优势功能群发生明显更替，由少数宽生态位、高度生态位重叠的物种所主导的功能群，逐渐取代了原生草本优势功能群。

（2）灌丛间土壤有机碳流失与灌木群落多样性增加是驱动草本群落演替的两个核心因素。这一过程直接削弱了依赖地表高肥力的原生草本优势类群，而灌木群落多样性增加导致遮阴与资源竞争，进一步正向筛选了耐贫瘠、耐荫蔽的胁迫耐受型物种，从而导致草本功能群组成由“竞争型”向“胁迫耐受型”转变。

参　考　文　献

[1] Bai Y, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: current understanding, challenges, and solutions [J]. Science, 2022, 377: 603−608.

[2] Ding J, Travers S K, Delgado-Baquerizo M, et al. Multiple trade-offs regulate the effects of woody plant removal on biodiversity and ecosystem functions in global rangelands [J]. Global Change Biology, 2020, 26(2): 709−720.

[3] Kang L, Han X, Zhang Z, 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: 997−1008.

[4] vander Yacht A L, Barrioz S A, Keyser P D, et al. Vegetation response to canopy disturbance and season of burn during oak woodland and savanna restoration in tennessee [J]. Forest Ecology and Management, 2017, 390: 187−202.

[5] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher [J]. The Auk, 1917, 34(4): 427−433.

[6] 董轲, 丁新峰, 郝广, 等. 围封年限对内蒙古灌丛化草原小叶锦鸡儿灌丛结构及群落种间关联的影响 [J]. 生态学报, 2021, 41(14): 5775−5781.
Dong K, Ding X F, Hao G, et al. Effects of enclosure period on population structure of *Caragana microphylla* and interspecific associations in the Inner Mongolia shrub-encroached grasslands [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5775−5781.

[7] 王文琼, 张峰, 李邵宇, 等. 增温对退化荒漠草原恢复初期物种生态位影响的研究 [J]. 中国草地学报, 2024, 46(8): 80−87.
Wang W Q, Zhang F, Li S Y, et al. Impact of warming on species niche dynamics in early-stage degraded desert grassland restoration [J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(8): 80−87.

[8] 郭燕, 刘春伟, 雒福佐, 等. 祁连山高寒草甸蒸发蒸腾量估算及其影响因素分析 [J]. 节水灌溉, 2022(5): 39−46.
Guo Y, Liu C W, Luo F Z, et al. Estimation of evapotranspiration of alpine meadow in Qilian Mountain and its influencing factors analyzation [J]. Water Saving Irrigation, 2022(5): 39−46.

[9] 张兆煜, 李本措, 樊博, 等. 青海海北金露梅灌丛草甸植物群落生产力时间稳性及其驱动因素 [J]. 草业科学, 2024, 41(8): 1834−1844.
Zhang Z Y, Li B C, Fan B, et al. Temporal stability of plant community productivity and their driving factors in alpine *Potentilla fruticosa* shrub meadow in Haibei, Qinghai Province [J]. Pratacultural Science, 2024, 41(8): 1834−1844.

[10] 黄雪梅, 尼开泽仁, 贺丽, 等. 川西北草地生态系统典型灌丛“肥岛”效应 [J]. 防护林科技, 2025(5): 17−22.
Huang X M, Nikaizeren, He L, et al. The “Fertile Island” effect of typical shrubs in the grassland ecosystem of northwest Sichuan [J]. Protection Forest Science and Technology, 2025(5): 17−22.

[11] Dong J, Cui X, Wang S, et al. Changes in biomass and quality of alpine steppe in response to N & P fertilization in the Tibetan Plateau [J]. PLoS ONE, 2016, 11(5): e0156146.

[12] Liao C, Clark P E, de Gloria S D. Bush encroachment dynamics and rangeland management implications in southern ethiopia [J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(23): 11694−11703.

[13] 牛亚平, 高晓霞, 姚世庭, 等. 退化高寒草地植物多样性和功能群组成与地上生产力的关系 [J]. 植物生态学报, 2025, 49(1): 83−92.
Niu Y P, Gao X X, Yao S T, et al. Relationship between plant diversity, functional group composition and aboveground productivity in degraded alpine grasslands [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2025, 49(1): 83−92.

[14] 李玉蓉, 陈林, 张雅琪, 等. 金露梅灌丛化对高山草甸植被特征及群落种间联结性的影响 [J]. 生态学报, 2025, 45(20): 10249−10261.
Li Y R, Chen L, Zhang Y Q, et al. Effects of *Potentilla fruticosa* encroachment on vegetation characteristics and community interspecific associations in alpine meadows [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(20): 10249−10261.

[15] Simpson E H. Measurement of diversity [J]. Nature, 1949, 163: 688.

[16] Pielou E C. The measurement of diversity in different types of biological collections [J]. Journal of Theoretical Biology, 1966, 13: 131−144.

[17] Shannon C E. A mathematical theory of communication [J]. Bell System Technical Journal, 1948, 27(3): 379−423.

[18] Levins R. Evolution in changing environments - some theoretical explorations[M]. Princeton: Princeton University Press, 1968.

[19] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.

[20] Wang W Y, Wang Q J, Wang C Y, et al. The effect of land management on carbon and nitrogen status in plants and soils of alpine meadows on the Tibetan Plateau [J]. Land Degradation & Development, 2005, 16(5): 405−415.

[21] Liu Y F, Zhang Z, Liu Y, et al. Shrub encroachment enhances the infiltration capacity of alpine meadows by changing the community composition and soil conditions [J]. Catena, 2022, 213: 106−147.

[22] 李晓娜, 王超, 侯彦会, 等. 4 种禾草生物量及根系对养分添加的响应 [J]. 草业科学, 2025, 42(9): 2212−2220.
Li X N, Wang C, Hou Y H, et al. Responses of biomass allocation and root functional traits of four grasses to nutrient addition [J]. Pratacultural Science, 2025, 42(9): 2212−2220.

[23] 张琴, 孙小妹, 董浩兵, 等. 鹅绒委陵菜生态化学计量比与生物量异速生长对放牧干扰的响应 [J]. 生态学报, 2025, 45(22): 11319−11330.
Zhang Q, Sun X M, Dong H B, et al. Response of ecological stoichiometry and biomass allometric growth of *Potentilla anserina* to grazing disturbance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(22): 11319−11330.

[24] 刘泽华, 陈林, 张雅琪, 等. 灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性的影响 [J]. 草业学报, 2025, 34(10): 1−15.
Liu Z H, Chen L, Zhang Y Q, et al. Effects of shrub encroachment on species niche and interspecific associations of *Artemisia scoparia* community in desert steppe [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(10): 1−15.

[25] Knapp A K, Briggs J M, Collins S L, et al. Shrub encroachment in north American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs [J]. Global Change Biology, 2008, 14(3): 615−623.

[26] 姜丽霞, 田赟, 刘新月, 等. 不同放牧方式对草地群落植物功能群组成和结构的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2022, 44(1): 77−86.
Jiang L X, Tian Y, Liu X Y, et al. Effects of different grazing patterns on plant functional group composition and structure of grassland communities [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2022, 44(1): 77−86.

（责任编辑 范 娟 李 契
责任编委 董世魁）