

黄土高原水蚀风蚀交错带小流域植物群落特征的空间变异及其影响因素

张 凯^{1,2} 陈丽茹³ 徐慧敏³ 李秧秧^{1,4*}

(¹中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ⁴西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要 小流域是黄土高原水土流失治理的基本单元,对其植被的空间分布特征和影响因素研究是该地植被恢复和重建的基础.为此,在黄土高原水土流失最为严重的水蚀风蚀交错带选取一小流域,系统调查了其植被分布与土壤性质等的变化,并用地统计学方法和冗余分析(RDA)方法研究了植物群落特征的空间变异特征及其主要影响因子.结果表明:该小流域共有植物27种,隶属于12科25属,以豆科、禾本科和菊科植物最多,占种总数的59.3%;总体上群落结构简单、组织水平低.群落地上生物量(AGB)和盖度(C)平均达到205.7 g·m⁻²和57.7%,高于中国北方草地的平均值,但物种多样性水平较低.在空间尺度上,AGB为中等强度空间相关,丰富度指数(R)、多样性指数(H)、优势度指数(D)及均匀度指数(J)具有强烈的空间相关性;AGB呈斑块状和带状空间分布,在半阴坡和靠近小流域汇水口处最高;其余群落特征的空间分布较为破碎,R、H及J均在半阴坡坡顶较高.AGB和C主要受土壤有机碳、矿质氮、全氮、土壤含水量和海拔的影响,R、H、D及J主要受土壤饱和导水率、容重、砂粒和粉粒含量的影响.研究结果对于水蚀风蚀交错带植被恢复和生态系统结构与功能评估具有一定的指导价值.

关键词 植物群落;地上生物量;物种多样性;空间变异性;环境因子

Spatial variability of plant community characteristics and its influencing factors in a small watershed of wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau, China. ZHANG Kai^{1,2}, CHEN Li-ru³, XU Hui-min³, LI Yang-yang^{1,4*} (¹State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ⁴Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: The small watershed is the basic unit of soil erosion control on the Loess Plateau. Consequently, the study of the spatial distribution and influencing factors of vegetation is the basis of vegetation restoration and reconstruction in this region. A small watershed in the wind-water erosion crisscross region with the most serious soil erosion in the Loess Plateau was selected to systematically investigate the changes of vegetation distribution and soil properties. The spatial variability of plant community characteristics and its main driving factors were studied by geo-statistical method and redundancy analysis (RDA). The results showed that: there were 27 plant species in the small watershed, belonging to 12 families and 25 genera. Leguminous, Gramineous and Compositae plants were dominate families, contributing 59.3% of the total species. In general, the community structure was simple and the organization level was low. The aboveground biomass (AGB) and coverage (C) of the community reached 205.7 g·m⁻² and 57.7%, which was higher than the mean value of grassland in northern China, but the level of species diversity was lower. There were medium spatial

correlation in AGB, but stronger spatial correlation for *C*, Patrick richness index (*R*), Shannon diversity index (*H*), Simpson's dominance index (*D*) and Pielou's evenness index (*J*). The spatial distribution of AGB was mainly patchy and stripe, which was highest at the semi-shady slope and near the outlet of watershed. Other community characteristics were relatively fragmented, and *R*, *H* and *J* were higher at the top of the semi-shady slope. AGB and *C* were mainly affected by soil organic carbon, mineral nitrogen, total nitrogen, soil water content, and altitude, while *R*, *H*, *D* and *J* were mainly affected by soil saturated hydraulic conductivity, bulk density, sand content, and silt content. The results are helpful for vegetation restoration and evaluation of ecosystem structure and function in the wind-water erosion crisscross region.

Key words: plant community; aboveground biomass; species diversity; spatial variability; environmental factor.

生产力和物种多样性是植物群落的两大基本特性^[1].生产力(生物量等)是衡量群落生态功能强弱最重要的指标,其变化能够反映群落结构及功能的变化^[2].物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,体现了群落的结构类型、组织水平、稳定程度和生境差异,是决定群落生态功能和过程的关键因素^[3].因此,研究植物群落的生物量及多样性是了解植物群落特征的基础.

植物群落是一个具有时空变化特点的自然实体,其生物量及物种多样性的空间格局是一系列生物和非生物因子综合作用的结果^[4],且其主要影响因素因空间尺度的不同而异^[5].在大尺度上,其主要调控因子是气候(温度、降水)和地形(海拔、经纬度)^[6],而在小尺度上,土壤特性起着决定作用^[7].目前研究表明,植物群落地上生物量和物种多样性与特定环境因子(如土壤养分、降雨和海拔等)之间的关系有正相关^[8-10]、“单峰”曲线关系^[11-12]、负相关^[13]及无显著关系.例如,有研究认为,植物群落地上生物量和物种多样性与土壤含水量、土壤有机碳、全氮及速效养分均具有正相关关系^[9-10];还有研究表明,土壤养分梯度的中间位置物种多样性最高^[12].地上生物量^[14-16]、物种多样性^[8,11,13]随海拔梯度的变化规律也不同,如 Adams 等^[8]在北美东部的研究中发现,物种多样性与海拔呈正相关,而 Zhang 等^[13]在同样的地区却发现二者呈负相关.可见,物种分布、生物量及多样性与环境因子的关系并不一致.这可能是植物群落生物量和物种多样性与环境因子的关系因研究地理位置和群落差异而不同,因而导致主导植物生长的关键环境因子不同.此外,尺度也被认为是影响这些关系的重要因素^[5].

黄土高原水蚀风蚀交错带是黄土高原土壤侵蚀最为强烈的地区,亦是黄河粗泥沙的主要来源之一.该区地形复杂,土壤性质呈现高度的空间异质

性^[17],但对于植物群落生产力及物种多样性的空间格局及其影响因素并不清楚.小流域是黄土高原水土流失综合治理的基本单元,从水力学上是相对独立和封闭的自然汇水区域,其群落生物量和物种多样性的空间分布格局受多个环境因子的综合影响.为此,本文以水蚀风蚀交错带六道沟流域的一个小流域为研究对象,调查了流域内植物群落的物种组成,并测定其地上生物量与物种多样性,同时采用经典统计学与地统计学分析相结合的方法,定量分析了群落生物量与物种多样性的空间结构特征及分异规律,并探讨了影响其空间格局的主要环境因子,旨在为该区植被恢复和生态系统结构与功能评估提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

在位于陕西省榆林市神木县的六道沟流域(38°46'—38°51' N, 110°21'—110°23' E, 海拔 1081~1274 m)进行研究.该流域面积为 6.89 km²,地处黄土高原向毛乌素沙漠的过渡地带,属典型的水蚀风蚀交错带(图 1).研究区气候类型为中温带半干旱气候,冬春干旱少雨多风沙,夏秋多雨,年降水量 437.4 mm,其中 7—9 月降水量占全年降水量的 70% 以上,且多以暴雨形式出现;年均气温 8.4 °C, ≥ 10 °C 活动积温 3248 °C,全年无霜期 153 d,年日照时数 2836 h,年总太阳辐射 5922 MJ·m⁻².土壤主要类型有绵沙土、新黄土、红土及在沙地发育起来的风沙土和沙地淤土.植被类型属灌丛草原,地带性植物主要有长芒草(*Stipa bungeana*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、白花草木樨(*Melilotus alba*)和紫花苜蓿(*Medicago sativa*)等草本植物,以及沙柳(*Salix psammophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)和沙蒿(*Artemisia desertorum*)等灌木.

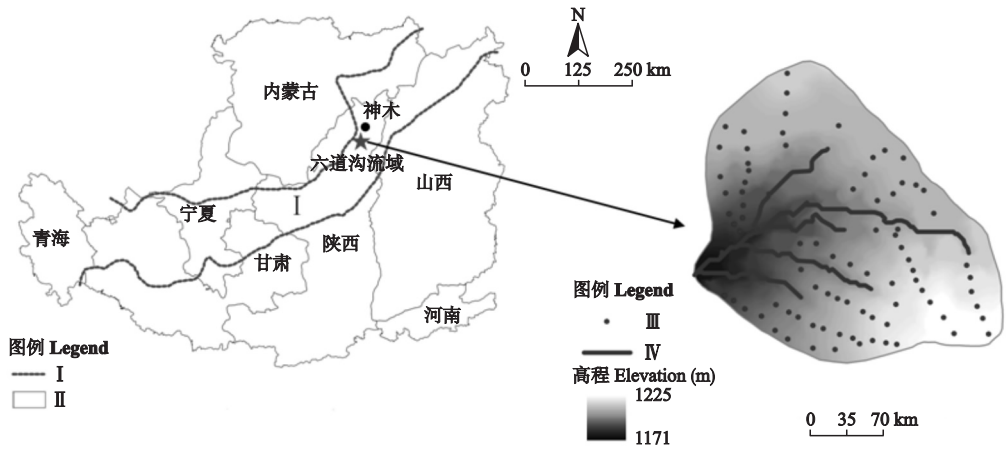


图 1 研究区地理位置及采样点分布

Fig.1 Geographical location of the study area and distribution of sampling points.

I: 水蚀风蚀交错区 Wind-water erosion crisscross region; II: 黄土高原边界 Boundary of the Loess Plateau; III: 采样点 Sampling point; IV: 沟道 Gully channel. 青海: Qinghai Province; 宁夏: Ningxia Province; 甘肃: Gansu Province; 内蒙古: Inner Mongolia; 陕西: Shaanxi Province; 山西: Shanxi Province; 河南: Henan Province; 神木: Shenmu County; 六道沟流域: Liudaogou Watershed.

1.2 试验设计与样品采集

2016年8月,在六道沟流域选取一面积约为 0.3 km^2 的子流域,植被类型主要为草地,偶有稀疏柠条灌丛分布.该子流域可划分为半阴坡(坡向西北, $292.5\sim 337.5^\circ$)、半阳坡(坡向东南, $112.5\sim 157.5^\circ$)和沟头,沟道内由于两边坡陡遮光,导致植被分布很少.整个子流域共布设了83个样点(图1).测定每个样点处经纬度、海拔和坡度.每个采样点设置3个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的样方,记录样方内所有植物的种类、盖度,以及每个物种的多度、平均高度和物候期等;最后刈割各样方所有地上部分,烘干并测定地上生物量,共调查样方249个.

在每个采样点用环刀取表层 $0\sim 20\text{ cm}$ 原状土测土壤容重,重复3次;用直径为 5 cm 的土钻分层(分别为 $0\sim 10$ 、 $10\sim 20\text{ cm}$)采集3个样方的土壤样品,同一土层的土样合并为一个土样,部分新鲜土置入铝盒测土壤含水量,剩余部分装入样品袋带回实验室,待自然风干后剔除砾石和枯枝落叶等杂质,研磨过筛用于测定土壤理化指标测定,共采集了83个样点166个土样.

1.3 测定项目与方法

土壤容重采用环刀法测定;土壤含水量采用烘干法测定;土壤机械组成去除有机质和碳酸盐后,用Mastersizer 2000激光粒度仪测定,根据美国制分类标准分为黏粒($<0.002\text{ mm}$)、粉粒($0.002\sim 0.05\text{ mm}$)和砂粒($0.05\sim 2\text{ mm}$);土壤有机碳(SOC)含量采用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 溶液外加加热法测定;土壤全氮(TN)含量采用凯氏法消解-凯氏定氮仪测定;土

壤硝态氮(NN)和铵态氮(AN)采用 $1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{KCl}$ 浸提-AA3型连续流动分析仪测定,并将二者含量之和近似作为土壤矿质氮(MN)含量;土壤全磷(TP)采用浓 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-HClO}_4$ 消煮-钼锑抗比色法测定;土壤有效磷(AP)采用 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{NaHCO}_3$ 浸提-钼锑抗比色法测定^[18].土壤饱和导水率应用RETC软件通过土壤容重与颗粒组成进行推算^[19].

1.4 数据处理

1.4.1 植物群落物种多样性参数计算 本研究从物种丰富度、多样性、优势度和均匀度方面,选取以下4个多样性指数分析群落物种多样性特征^[20]:

Patrick 丰富度指数(R):

$$R = S \quad (1)$$

Shannon 多样性指数(H):

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (2)$$

Simpson 优势度指数(D):

$$D = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数(J):

$$J = H' / \ln S \quad (4)$$

式中: S 为样方内的物种数, p_i 为第 i 个物种个体数占该样方内所有物种个体数的比例.

利用SPSS 18.0软件对数据进行统计分析.

1.4.2 植物群落特征的地统计学分析 采用半方差函数定量分析植物群落特征(生物量、盖度、物种多样性)的空间变异规律,该函数可以用下式表示^[21]:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^{N(h)} [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2 \quad (5)$$

式中: $\gamma(h)$ 为半方差函数值; h 为两样本点的分隔距离; $N(h)$ 是分隔距离为 h 时的样本点对数; $Z(x_i)$ 和 $Z(x_i+h)$ 分别为变量 $Z(x)$ 在空间位置 x_i 和 x_i+h 处的观测值. 由 $\gamma(h)$ 对 h 作图得到半方差函数散点图, 结合散点图分别运用线性模型、球状模型、指数模型和高斯模型 4 种形式进行曲线拟合, 根据拟合系数 (R^2) 接近 1 和残差平方和 (RSS) 最小的原则建立半方差函数的最优理论模型. 理论模型采用 4 个重要的参数来描述研究变量的空间分布结构: 块金值 (C_0)、基台值 (C_0+C_1)、块金系数 [$C_0/(C_0+C_1)$] 和变程 (Range) [22]. 块金值反映由随机因素引起的空间变异或区域化变量在小尺度上的非连续变异; 基台值是块金值与结构方差 (C_1) 之和, 即半方差函数随分隔距离递增到一定程度后出现的平衡值, 表示区域化变量的最大变异程度, 代表总的空间变异; 结构方差反映由空间自相关 (结构因子) 引起的异质性; $C_0/(C_0+C_1)$ 表征区域化变量的空间相关性程度, 该值越小, 空间相关性越强, 一般用该值 <0.25 、 $0.25 \sim 0.75$ 、 >0.75 分别表示变量的空间相关性较强、中等、较弱 [23]; 变程是半变异函数达到基台值的分

隔距离, 表征最大空间相关距离, 变程范围内, 区域化变量观测值间具有相关性, 且随 h 的递增 $\gamma(h)$ 增大, 相关性减弱, 当 h 超过变程时, 变量的空间相关性消失, 它们之间相互独立.

利用 GS+7.0 软件对群落特征的空间分布进行半方差函数拟合及地统计学分析, 当半方差函数的分析结果表明区域化变量空间相关时, 运用 ArcGIS10.2 软件的地统计分析模块进行普通克里金插值并绘制群落特征的空间分布预测图.

1.4.3 群落特征空间格局的环境相关性分析 选取 12 个环境因子作为研究影响植物群落特征空间分布的影响因子, 利用 Canoco5.0 软件对群落特征矩阵和环境因子矩阵进行冗余分析 (RDA), 以确定影响水蚀风蚀交错带植物群落生物量、盖度及物种多样性空间分布的关键因素.

2 结果与分析

2.1 植物群落物种组成特征

249 个样方植被调查统计表明, 研究区植物种类共有 12 科 25 属 27 种 (表 1). 其中, 以豆科 (6 种)、禾本科 (6 种) 和菊科 (4 种) 为主, 分别占物种总数的 22.2%、22.2% 和 14.8%. 其次为藜科 (2 种)、

表 1 研究小流域的植物物种组成

Table 1 Plant species composition on plots in the studied watershed

物种 Species	科 Family	属 Genus	物种 Species	科 Family	属 Genus
达乌里胡枝子 <i>Lepedeza davurica</i>	豆科 Leguminosae	胡枝子属 <i>Lepedeza</i>	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科 Compositae	狗娃花属 <i>Heteropappus</i>
白花草木樨 <i>Melilotus alba</i>	豆科 Leguminosae	草木樨属 <i>Melilotus</i>	苦菜 <i>Ixeris chinensis</i>	菊科 Compositae	苦苣菜属 <i>Ixeris</i>
紫花苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	豆科 Leguminosae	苜蓿属 <i>Medicago</i>	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	藜科 Chenopodiaceae	猪毛菜属 <i>Salsola</i>
沙打旺 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科 Leguminosae	黄芪属 <i>Astragalus</i>	地肤 <i>Kochia scoparia</i>	藜科 Chenopodiaceae	地肤属 <i>Kochia</i>
硬毛棘豆 <i>Oxytropis hirta</i>	豆科 Leguminosae	棘豆属 <i>Oxytropis</i>	地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	鹅绒藤属 <i>Cynanchum</i>
狭叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i>	豆科 Leguminosae	米口袋属 <i>Gueldenstaedtia</i>	鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i>	萝藦科 Asclepiadaceae	鹅绒藤属 <i>Cynanchum</i>
长芒草	禾本科	针茅属	乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	大戟科 Euphorbiaceae	大戟属 <i>Euphorbia</i>
荊条 <i>Stipa bungeana</i>	禾本科	荊条属 <i>Stipa</i>	角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	紫葳科 Bignoniaceae	角蒿属 <i>Incarvillea</i>
丛生隐子草 <i>Cleistogenes caespitosa</i>	禾本科	隐子草属 <i>Cleistogenes</i>	田旋花 <i>Convolvulus arvensis</i>	旋花科 Convolvulaceae	旋花属 <i>Convolvulus</i>
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	禾本科	冰草属 <i>Agropyron</i>	蒺藜 <i>Tribulus terrester</i>	蒺藜科 Zygophyllaceae	蒺藜属 <i>Tribulus</i>
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	禾本科	早熟禾属 <i>Poa</i>	远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	远志科 Polygalaceae	远志属 <i>Polygala</i>
假苇拂子茅 <i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	禾本科	拂子茅属 <i>Calamagrostis</i>	香青兰 <i>Dracocephalum moldavica</i>	唇形科 Labiatae	青兰属 <i>Dracocephalum</i>
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科	狗尾草属 <i>Setaria</i>	硬阿魏 <i>Ferula bungeana</i>	伞形科 Umbelliferae	阿魏属 <i>Ferula</i>
茵陈蒿 <i>Artemisia capillaris</i>	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i>			
铁杆蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	菊科 Compositae	蒿属 <i>Artemisia</i>			

萝藦科(2种)以及大戟科、紫葳科、旋花科、蒺藜科、远志科、唇形科和伞形科各1种。从生活型来看,均为草本植物类型,且以多年生草本为主,占物种总数的81.5%;一年生草本仅有5种,分别为猪毛菜(*Salsola collina*)、地肤(*Kochia scoparia*)、蒺藜(*Tribulus terrester*)、香青兰(*Dracocephalum moldavica*)和狗尾草(*Setaria viridis*),占物种总数的18.5%。从生理特性来看,多数植物耐贫瘠、耐干旱。植物群落类型以达乌里胡枝子群落、紫花苜蓿群落、白花草木樨群落、茵陈蒿(*Artemisia sacrorum*)群落及长芒草群落为主,原生地带性植物长芒草几乎存在于所有样方,在其他类型群落中作为常见伴生种存在。

2.2 植物群落特征的空间变异

表2 植物群落生物量、盖度及物种多样性指数的描述性统计

Table 2 Descriptive statistics of biomass, coverage and species diversity indices for plant communities

群落特征 Community characteristics	最大值 Maximum	最小值 Minimum	平均值 Mean	标准差 SD	偏度 Skewness	峰度 Kurtosis	变异系数 CV (%)	K-S 检验 K-S test (P)
地上生物量 AGB ($g \cdot m^{-2}$)	379.32	91.43	205.72	71.94	0.58	-0.42	35.0	0.416
盖度 C (%)	93.33	25.00	57.69	18.28	0.25	-1.00	31.7	0.369
Patrick 丰富度指数 R	9.00	3.00	6.16	1.54	0.25	-0.49	25.0	0.017
Shannon 多样性指数 H	1.93	0.65	1.17	0.31	0.44	-0.19	26.3	0.855
Simpson 优势度指数 D	0.70	0.16	0.41	0.13	0.26	-0.42	31.7	0.966
Pielou 均匀度指数 J	0.91	0.40	0.71	0.12	-0.50	-0.24	17.7	0.728

AGB : Above-ground biomass; C : Coverage; R : Patrick richness index; H : Shannon diversity index; D : Simpson's dominance index; J : Pielou's evenness index. 下同 The same below.

由图2和表3可知,群落地上生物量(AGB)、盖度(C)及Patrick丰富度指数(R)的最佳拟合模型为指数模型,Shannon多样性指数(H)、Simpson优势度指数(D)及Pielou均匀度指数(J)的最佳拟合模型为球状模型,除丰富度指数的拟合度 R^2 为0.366外,其余指标的 R^2 为0.773~0.941,表明研究区半方差函数理论模型能够较好地反映群落生物量、盖度及物种多样性指数的空间结构特征,但丰富度指数的拟合精度相对较低。

块金值(C_0)和基台值(C_0+C_1)反映了区域化变量的空间变异性程度。由表3可以看出,各群落特征的 C_0 均为正值,说明存在由区域化变量的属性、测量误差及小于采样尺度的随机和固有变异引起的各种正基底效应。不同群落特征的 C_0 和 C_0+C_1 差异均较大,地上生物量和盖度的 C_0 及 C_0+C_1 相比4个物种多样性指数均大很多,主要由于不同区域化变量受其自身因素和测量单位的影响较大。表征物种多样性的4个指数 R 、 H 、 D 和 J 中, R 的 C_0 和 C_0+C_1 最大,分别为0.0190和0.1030, H 次之, D 和 J 相近且均小于前两者,可见 R 的总的空间变异程度最高,

由表2可以看出,地上生物量(AGB)、盖度(C)、Patrick丰富度指数(R)、Shannon多样性指数(H)、Simpson优势度指数(D)及Pielou均匀度指数(J)分别为91.43~379.32 $g \cdot m^{-2}$ 、25.0%~93.3%、3.00~9.00、0.65~1.93、0.16~0.70及0.40~0.91,平均值分别为205.72 $g \cdot m^{-2}$ 、57.7%、6.16、1.17、0.41及0.71。变异系数(CV)值大小顺序为: $AGB > D > C > H > R > J$,根据 $CV \leq 0.1$ 、 $0.1 < CV \leq 1$ 及 $CV \geq 1$ 时分别为弱变异性、中等变异性及强变异性^[24],6类群落特征均属中等程度变异。植物群落生物量、盖度及各物种多样性指数的偏度和峰度接近于0,除Patrick丰富度指数外,其余数据的K-S检验结果均服从正态分布($P > 0.05$)。

其次是 H 、 D 和 J 最小。空间变异性是结构性因子和随机因子共同作用的结果,块金值与基台值之比 $C_0/(C_0+C_1)$ 反映了随机因素引起的空间变异性程度的高低。研究区 AGB 的 $C_0/(C_0+C_1)$ 为32.2%,介于25%~75%,呈现出中等强度空间相关性; C 、 R 、 H 、 D 和 J 的均小于25%,说明具有强烈的空间相关性。变程准确反映了区域化变量在某种观测尺度下空间相关性的范围,其大小受观测尺度的限定。本研究各群落特征的空间相关性分别表现在222.3、34.5、45.0、30.1、27.8与24.6 m的范围内, AGB 的变程最大,说明其在较长距离内存在空间结构异质性,且其空间连续性较好。群落特征的最小变程大于本文采样点最小间隔6.13 m,因此当前的采样密度是合理的,可以很好地反映该研究尺度上植物群落地上生物量、盖度及物种多样性指数的空间结构特征。

2.3 植物群落特征的空间分布格局

从表3可以看出,RMSSE值接近1,ME值接近0,说明所选用半方差模型拟合较好,应用模型参数进行插值可以较好地显示群落特征的空间格局^[25]。由图3可以看出, AGB 由于其变程最大,分布较为均

匀,具有斑块状和带状分布特点,呈现一定梯度性,在整个流域呈现出半阴坡高于半阳坡、靠近汇水口处较高的特点,且渐变过渡较为缓和;*C* 和 *AGB* 的空间格局相似,表现出沿小流域沟道走向(东北-西南方向)从东北向西南逐渐增加的趋势,而 *R*、*H*、*D*

和 *J* 的变程相对较小,空间分布的均一性降低,分布较为破碎,整体分布相对复杂。*R*、*H* 和 *J* 的分布特点具有一定相似性,均在小流域半阴坡海拔最高处存在明显的高值区,而 *D* 却表现出与其他 3 个指数,尤其是与 *J* 相反的变化趋势。

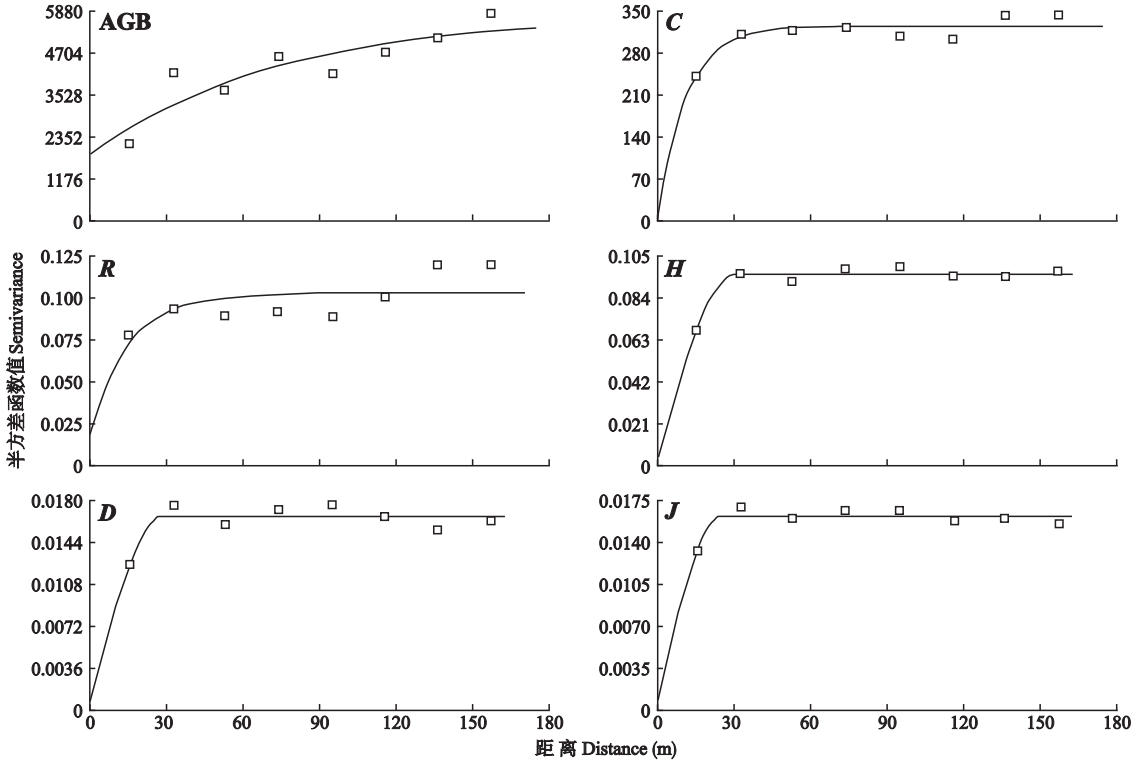


图 2 植物群落生物量、盖度及物种多样性指数的半方差函数图

Fig.2 Semivariograms for biomass, coverage and species diversity indices of plant communities.

AGB: 地上生物量 Above-ground biomass; *C*: 盖度 Coverage; *R*: Patrick 丰富度指数 Patrick richness index; *H*: Shannon 多样性指数 Shannon diversity index; *D*: Simpson 优势度指数 Simpson's dominance index; *J*: Pielou 均匀度指数 Pielou's evenness index. 下同 The same below.

表 3 植物群落生物量、盖度及物种多样性指数半变异函数模型

Table 3 Semivariogram models estimated for biomass, coverage and species diversity indices of plant communities

群落特征 Community characteristics	拟合模型 Fitted model	块金值 C_0	基台值 C_0+C_1	块金/基台 $C_0/(C_0+C_1)$ (%)	有效变程 Range (m)	拟合度 R^2	残差平方和 RSS	交叉验证 Cross validation	
								标准均方根误差 RMSSE	平均误差 ME
地上生物量 <i>AGB</i> ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	E	1870	5801	32.2	222.3	0.796	1668843	0.99	0.93
盖度 <i>C</i> (%)	E	20.6	323.8	6.4	34.5	0.789	1514	1.04	0.98
Patrick 丰富度指数 <i>R</i>	E	0.0190	0.1030	18.4	45.0	0.366	1.029×10^{-3}	1.06	-0.002
Shannon 多样性指数 <i>H</i>	S	0.0034	0.0962	3.5	30.1	0.941	4.443×10^{-5}	1.19	0.001
Simpson 优势度指数 <i>D</i>	S	0.0007	0.0166	4.0	27.8	0.773	4.561×10^{-6}	1.06	-0.003
Pielou 均匀度指数 <i>J</i>	S	0.0011	0.0162	6.5	24.6	0.815	1.644×10^{-6}	1.13	0.004

E: 指数模型 Exponential model; S: 球状模型 Spherical model.

2.4 植物群落特征空间分布与环境因子的关系

采用 12 个环境变量,对六道沟小流域植物群落地上生物量、盖度及物种多样性指数与环境因子的关系进行冗余分析(RDA),前 2 个排序轴的特征值分别为 0.240 和 0.042,对小流域植物群落特征的累

积解释量分别为 28.2%。前 2 个排序轴植物群落特征与环境因子之间的相关系数分别为 0.642 和 0.454,共解释了群落特征-环境关系总方差的 89.8%,说明排序结果可以较好地反映研究区植物群落特征与环境因子之间的关系。

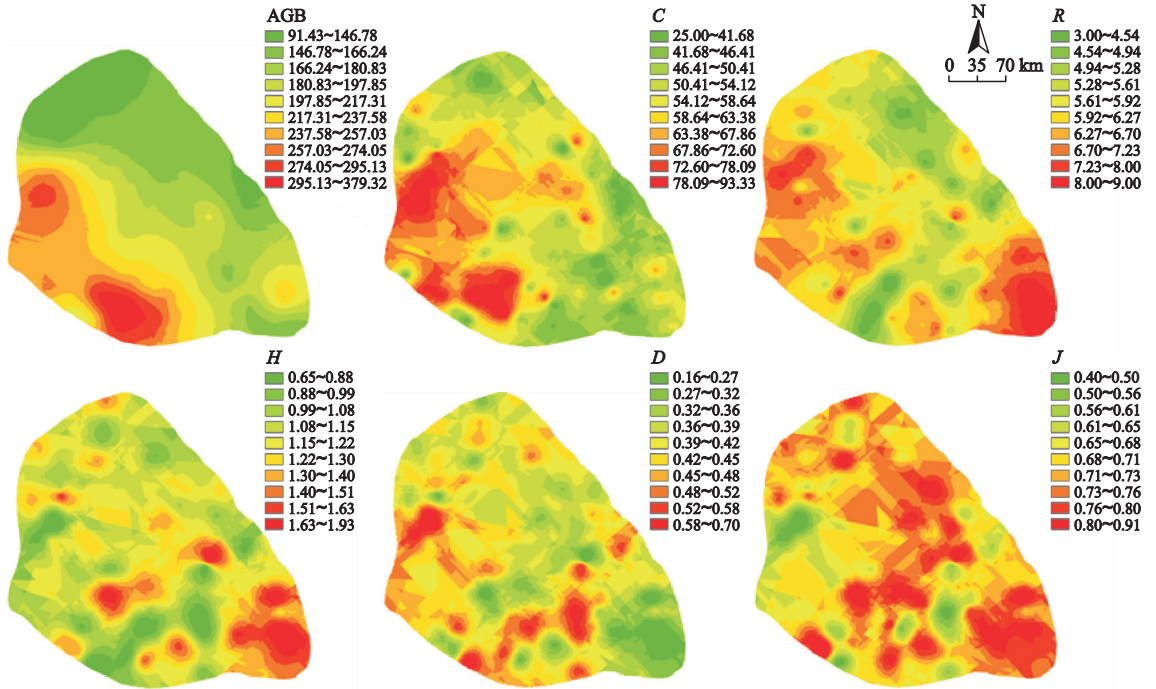


图 3 研究区植物群落生物量、盖度及物种多样性指数的分布格局

Fig.3 Distribution patterns of biomass, coverage and species diversity indices for plant communities in the study area.

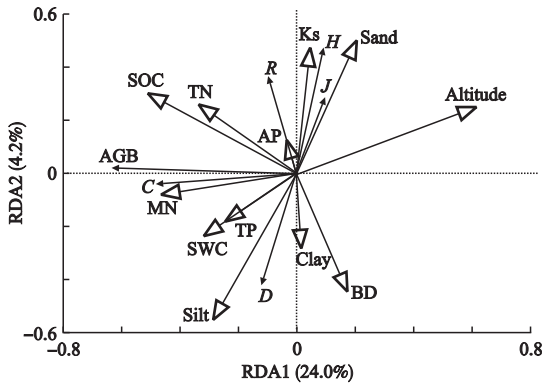


图 4 环境因子对植物群落生物量、盖度及物种多样性指数分布格局影响的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis (RDA) on the influence of environmental factors on biomass, coverage and species diversity indices.

Altitude: 海拔 Altitude; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; MN: 矿质氮 Mineral nitrogen; SWC: 土壤含水量 Soil water content; Silt: 粉粒 Silt; TN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; BD: 土壤容重 Soil bulk density; Sand: 砂粒 Sand; TP: 土壤全磷 Soil total phosphorus; Ks: 土壤饱和导水率 Saturated hydraulic conductivity; Clay: 黏粒 Clay; AP: 土壤有效磷 Soil available phosphorus.

由图 4 可以看出,研究区群落地上生物量及盖度主要与土壤有机碳 (SOC)、矿质氮 (MN)、土壤含水量 (SWC) 和全氮 (TN) 呈正相关,与海拔呈负相关;丰富度指数、多样性指数及均匀度指数主要与土壤饱和导水率 (Ks) 和砂粒含量呈正相关,与土壤容重 (BD) 和粉粒含量呈负相关;优势度指数主要与

BD 和粉粒含量呈正相关,与砂粒和 Ks 呈负相关。除海拔外,群落地上生物量和盖度受土壤养分和 SWC 的影响较大,而 4 个物种多样性指数受土壤质地等物理性质影响较大;此外,群落地上生物量和盖度具有较强的正相关性,多样性指数与丰富度、均匀度指数也均存在较强的正相关性,而优势度指数却表现出与上述 3 个指数较强的负相关关系,这与图 3 展示的空间分布格局基本吻合。

3 讨 论

物种组成是决定群落结构和功能的基础。黄土高原六道沟小流域植被调查样方的物种分属 12 科 25 属 27 种,其中豆科 6 种、禾本科 6 种及菊科 4 种,三大科占种总数的 59.3%,说明三大科植物在研究区草地群落结构及生态系统功能中占据重要地位。其余各科除藜科和萝藦科为 2 种外均为单属单种。可见,植物物种组成具有多数的种属于少数的科、少数的种属于多数的科、多数的种属于单属种的特点,反映了西北干旱荒漠区的植物区系特征^[26]。研究区以多年生草本为主,群落物种组成简单且生活型单一,主要是由其严重水分和养分亏缺所致。豆科植物由于其固氮、高光合作用和较高的抗旱性^[27],在该地区分布最广。

植物群落生物量和多样性是维持群落结构、功

能稳定的基础.研究区群落地上生物量平均为 $205.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, 与陕西省温性草原的平均地上生物量 ($156.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 接近^[28], 但高于中国北方草地区地上生物量的平均值 ($108.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)^[29]. 表明经过近 20 年的退耕还草和禁牧等措施, 该区生产力水平已有显著提升. 但植物群落结构简单, 物种多样性水平低. 多样性指数是物种丰富度与多度的综合体现, 均匀度指数是物种个体数量分配特征的反映. 对于某一群落, 物种丰富度指数、多样性指数及均匀度指数常常表现出基本一致的趋势^[30], 本研究验证了这一规律. 优势度指数是物种分布集中度的度量, 与均匀度或多样性指数是相反的概念. 4 种多样性指数之间的关系表现为物种多样性指数与丰富度、均匀度指数呈正相关, 而三者与优势度指数呈负相关, 这与多数研究得出的结果相似^[20, 31]. 当群落有较高的优势度时, 物种分布相对集中, 优势种明显, 抢占更多的生存空间, 排挤其他物种, 因而其个体数明显多于一般种, 从而导致群落均匀度和多样性降低; 反之, 群落优势度较低时, 物种分布更均匀, 多样性指数也较高.

自然界中植物物种的竞争能力沿环境梯度产生差异^[32], 而环境通过影响植物与资源之间的相互作用或物种之间的竞争结果, 形成群落特征的空间分布格局^[33]. 本研究中小流域地上生物量呈中等强度空间相关性, 表明其空间变异受随机因素 (如退耕前施肥、管理措施等人类活动) 和结构因素 (如气候、地形、土壤理化条件等) 的共同作用^[22-23], 表现为半阴坡高于半阳坡和靠近沟头处相对高的的空间格局; 而 C 、 R 、 H 、 D 和 J 呈强烈的空间相关性, 反映出群落形成过程中, 结构因子即空间自相关引起的空间异质性起主导作用, 而随机因子的影响作用很小^[22-23], 可能与其空间相关性的范围较小有关. R 、 H 和 J 均在半阴坡海拔最高处存在高值区, 可能与草本植物种子随风传播, 而在阴坡高海拔处土壤的水热条件及其他理化性质提供了种子定居的最佳条件. 而李林等^[34] 在亚热带鼎湖山植物群落的研究发现与本研究相反, 其认为草本植物对海拔变化较为敏感, 高海拔的生境不利于草本植物的生长, 因而 R 、 H 均较小. 不同的研究结果可能主要在于研究区特定的生境条件、植物类型及海拔变化的幅度大小.

植物群落特征空间分布与环境因子的 RDA 分析显示, 前 2 个排序轴环境变量对植物群落特征累计解释量为 28.2%, 且轴的检验达到显著水平, 未解释部分可能包括生物因素 (如土壤微生物、根系、菌

根) 和生物相互作用、干扰因素及随机因素等. 本研究所选取的 12 个环境因子中, 土壤养分含量的高低直接影响着植物群落的生产力, 养分越丰富, 群落生产力越高, 这与在青藏高寒草甸群落与沙质草地群落的研究结果一致^[9, 12]. 植物在养分丰富的微生境中能够选择性地改变根系的生长, 从而增加养分的吸收, 促进其生长发育. 有关物种多样性与土壤养分的关系存在不同的看法, 多数研究认为植物群落高的物种多样性出现在土壤养分梯度的中间位置^[12, 35], 也有研究认为, 植物多样性与土壤有机质呈显著正相关, 在土壤最肥沃的地方, 物种多样性最高^[9, 36]. 但是, 本研究中物种多样性指数与土壤有机碳、全氮等土壤养分并不具有显著的相关关系, 主要由于在恶劣的风、水二元侵蚀并存的生境中, 植物生长同时受多种因素的限制, 而土壤有机碳氮对物种多样性的影响可能被其他因素削弱甚至覆盖. 本研究表明, 多样性指数主要受土壤物理性质 (质地、容重及饱和导水率) 的影响, 这与 Zhang 等^[20] 在戈壁荒漠的研究结果基本一致. 土壤质地和容重决定了其孔隙大小, 进而控制了土壤的持水性能、养分交换和通气状况, 最终影响生长在其中的植物. 研究区土壤类型为风沙土, 表层 (0~20 cm) 砂粒平均含量达 43.8%, 土壤持水能力较低, 水分条件较差, 植物的生长受到限制, 因而在不直接竞争资源的条件下物种得以共存, 使得丰富度和多样性增加, 而优势度降低^[37].

参考文献

- [1] Kahmen A, Perner J, Audorff V, et al. Effects of plant diversity, community composition and environmental parameters on productivity in montane European grasslands. *Oecologia*, 2005, **142**: 606-615
- [2] Bai Y, Han X, Wu J, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the inner mongolia grassland. *Nature*, 2004, **431**: 181-184
- [3] Deng L-P (邓莉萍), Bai X-J (白雪娇), Qin S-J (秦胜金), et al. Spatial distribution and scale effect of species diversity of secondary forests in montane region of eastern Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2016, **27** (7): 2197-2204 (in Chinese)
- [4] Irl SDH, Harter DEV, Steinbauer MJ, et al. Climate vs. topography-spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. *Journal of Ecology*, 2015, **103**: 1621-1633
- [5] Zuo X, Zhao X, Zhao H, et al. Scale dependent effects of environmental factors on vegetation pattern and composition in Horqin Sandy Land, Northern China. *Geoderma*, 2012, **173**: 1-9

- [6] Zhang R, Liu T, Zhang JL, *et al.* Spatial and environmental determinants of plant species diversity in a temperate desert. *Journal of Plant Ecology*, 2016, **9**: 124–131
- [7] Yang YH, Chen YN, Li WH, *et al.* Relationship between soil properties and plant diversity in a desert riparian forest in the lower reaches of the Tarim River, Xinjiang, China. *Arid Land Research and Management*, 2009, **23**: 283–296
- [8] Adams JM, Zhang Y. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology*, 2009, **97**: 933–940
- [9] Luo Y-Y (罗亚勇), Meng Q-T (孟庆涛), Zhang J-H (张静辉), *et al.* Species diversity and biomass in relation to soil properties of alpine meadows in the eastern Tibetan Plateau in different degradation stages. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2014, **36** (5): 1298–1305 (in Chinese)
- [10] Sha W (沙 威), Dong S-K (董世魁), Liu S-L (刘世梁), *et al.* Spatial patterns of plant community biomass and species diversity in Aerjin Mountain Nature Reserve and their influencing factors. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2016, **35**(2): 330–337 (in Chinese)
- [11] Chen S-Y (陈生云), Liu W-J (刘文杰), Ye B-S (叶柏生), *et al.* Species diversity of vegetation in relation to biomass and environmental factors in the upper area of the Shule River. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2011, **20**(3): 70–83 (in Chinese)
- [12] Zuo X-A (左小安), Zhao X-Y (赵学勇), Zhao H-L (赵哈林), *et al.* Changes of species diversity and productivity in relation to soil properties in sandy grassland in Horqin Sand Land. *Environmental Science* (环境科学), 2007, **28**(5): 945–951 (in Chinese)
- [13] Zhang Y, Adams JM, Zhao D. Does insect folivory vary with latitude among temperate deciduous forests? *Ecological Research*, 2011, **26**: 377–383
- [14] Liu G-H (刘国华), Zhang J-Y (张洁瑜), Zhang Y-X (张育新), *et al.* Distribution regulation of aboveground biomass of three main shrub types in the dry valley of Minjiang River. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 2003, **21**(1): 24–32 (in Chinese)
- [15] Liu Y-Y (柳妍妍), Hu Y-K (胡玉昆), Wang X (王鑫), *et al.* Vertical differentiation of plant species diversity and biomass in alpine grassland in the middle section of Tianshan Mountains southern slope, Xinjiang of Northwest China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2013, **32**(2): 311–318 (in Chinese)
- [16] Liu Z (刘 哲), Li Q (李 奇), Chen D-D (陈懂懂), *et al.* Patterns of plant species diversity along an altitudinal gradient and its effect on above-ground biomass in alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2015, **23**(4): 451–462 (in Chinese)
- [17] Zheng J-Y (郑纪勇), Shao M-A (邵明安), Zhang X-C (张兴昌), *et al.* Spatial variability of slope land soil solute transport parameters. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(7): 1285–1289 (in Chinese)
- [18] Bao S-D (鲍士旦). Soil and Agricultural Chemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 1999: 25–97 (in Chinese)
- [19] Woesten JHM, Lilly A, Nemes A, *et al.* Development and use of a database of hydraulic properties of European soils. *Geoderma*, 1999, **90**: 169–185
- [20] Zhang P, Shao M, Zhang X. Spatial pattern of plant species diversity and the influencing factors in a Gobi Desert within the Heihe River Basin, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 2017, **9**: 379–393
- [21] Yost RS, Uehara G, Fox RL. Geostatistical analysis of soil chemical properties of large land areas. I. Semivariograms. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, **46**: 1033–1037
- [22] Schneider K, Leopold U, Gerschlauser F, *et al.* Spatial and temporal variation of soil moisture in dependence of multiple environmental parameters in semi-arid grasslands. *Plant & Soil*, 2011, **340**: 73–88
- [23] Cambardella CA, Moonman TB, Parkin TB, *et al.* Field-scale variability of soil properties in central Iowa soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1994, **58**: 1501–1511
- [24] Xu G-C (徐国策), Li Z-B (李占斌), Li P (李鹏), *et al.* Spatial distribution of soil total nitrogen in a typical watershed of the Middle Danjiang River. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 2012, **67**(11): 1547–1555 (in Chinese)
- [25] Zhao B, Li Z, Li P, *et al.* Spatial distribution of soil organic carbon and its influencing factors under the condition of ecological construction in a hilly-gully watershed of the Loess Plateau, China. *Geoderma*, 2017, **296**: 10–17
- [26] Dang R-L (党荣理), Pan X-L (潘晓玲), Gu X-F (顾雪峰). Floristic analysis of spermatophyte genera in the arid deserts area in North-West China. *Guihaia* (广西植物), 2002, **22**(2): 121–128 (in Chinese)
- [27] Niu S-L (牛书丽), Jiang G-M (蒋高明). The importance of legume in China grassland ecosystem and the advances in physiology and ecology studies. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2004, **21**(1): 9–18 (in Chinese)
- [28] Deng L (邓 蕾), Shangguan Z-P (上官周平). Distribution of natural grassland biomass and its relationship with influencing factors in Shaanxi. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 2012, **20**(5): 825–835 (in Chinese)
- [29] Ma W-H (马文红), Fang J-Y (方精云), Yang Y-H (杨元合), *et al.* Biomass carbon stocks and their changes in northern China's grasslands during 1982–2006. *Scientia Sinica (Vita)* (中国科学: 生命科学), 2010, **40**(7): 632–641 (in Chinese)
- [30] Ma K-P (马克平), Liu C-R (刘灿然), Yu S-L (于顺利), *et al.* Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China. III. Species-abundance relations of several types of forest communities. *Acta Ecolog-*

- ica Sinica* (生态学报), 1997, **17**(6): 573–583 (in Chinese)
- [31] Yue M (岳明). Species diversity of higher plant of *Quercus liaotungensis* forest in Qinling Mountain and the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 1998, **18**(1): 124–131 (in Chinese)
- [32] Lundholm JT, Larson DW. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography*, 2010, **26**: 715–722
- [33] Fibich P, Lepš J, Novotný V, *et al.* Spatial patterns of tree species distribution in New Guinea primary and secondary lowland rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 2016, **27**: 328–339
- [34] Li L (李林), Zhou X-Y (周小勇), Huang Z-L (黄忠良), *et al.* Study on the relationship between α diversity of plant community and environment on Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(7): 2301–2307 (in Chinese)
- [35] Zhang L-J (张林静), Yue M (岳明), Gu F-X (顾峰雪), *et al.* Coupling relationship between plant communities' species diversity and soil factors in ecotone between desert and oasis in Fukang, Xinjiang. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(6): 658–662 (in Chinese)
- [36] Li X-R (李新荣), Tan H-J (谭会娟), He M-Z (何明珠), *et al.* The response of shrub species richness and abundance patterns to environmental change in Alxa Plateau: The premise of shrubs diversity conservation in extremely arid Gobi regions. *Scientia Sinica (Terrae)* (中国科学: 地球科学), 2009, **39**(4): 504–515 (in Chinese)
- [37] Abrams PA. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients; What does competition theory predict? *Ecology*, 1995, **76**: 2019–2027

作者简介 张凯, 女, 1993年生, 硕士研究生. 主要从事植被-土壤相互关系研究. E-mail: zk930321@163.com

责任编辑 孙菊

张凯, 陈丽茹, 徐慧敏, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错带小流域植物群落特征的空间变异及其影响因素. *应用生态学报*, 2019, **30**(8): 1–

Zhang K, Chen L-R, Xu H-M, *et al.* Spatial variability of plant community characteristics and its influencing factors in a small watershed of wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 1– (in Chinese)