

陕北黄土丘陵区撂荒群落土壤养分与 地上生物量空间异质性

杜 峰, 梁宗锁*, 徐学选, 张兴昌, 山 仑

(西北农林科技大学, 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 杨陵 712100)

摘要:应用地统计学方法,研究了群落尺度上陕北黄土丘陵区不同演替阶段猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子 3 种撂荒群落土壤全氮、全磷和地上生物量的空间异质性。利用基于距离矩阵的 Mantel 偏相关方法分析了群落地上生物量与土壤全氮、全磷在不同尺度上的相互关系,分析了土壤全氮、全磷及群落自身的空间过程对群落地上生物量空间分布的解释程度。结果表明:(1)猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子 3 种群落土壤全氮含量空间自相关性较差,而全磷自相关性较好,不同深度的土壤全氮含量其空间异质性大小也有所差别。3 种群落 0~20cm 全氮的空间变异性大小为:达乌里胡枝子>长芒草>猪毛蒿群落;20~40cm 为:长芒草>达乌里胡枝子>猪毛蒿群落。即土壤表层全氮含量为撂荒年限越长空间变异性越大,而亚表层全氮含量则是演替中期空间异质性较大,演替前后期较小。3 种群落 0~20cm、20~40cm 全磷含量也是演替中期空间异质性较大,而前后期较小。(2)3 种群落地上生物量空间自相关性以长芒草群落为最小,并且空间异质性大小为猪毛蒿>达乌里胡枝子>长芒草群落;猪毛蒿群落地上生物量与土壤全氮在小尺度上(0.71m)为显著正相关,与全磷相关性也较好,为负相关,在 19.80~20.51m 尺度上与全磷为显著负相关。达乌里胡枝子群落地上生物量与全磷在 7.07~20.51m 尺度上为显著正相关,在小尺度上(0.71m)正相关性也较好。长芒草群落地上生物量与土壤全氮、全磷相关性在各个尺度上都不显著,只在小尺度上与全氮负相关性较好。(3)土壤氮和磷,对达乌里胡枝子群落地上生物量的解释较好,约为 19.59%,猪毛蒿次之,长芒草群落最小。群落本身的空间过程对猪毛蒿群落的解释程度最高,约为 5.42%,其次为达乌里胡枝子,长芒草最小。

关键词:黄土丘陵区;撂荒群落;土壤养分;地上生物量;空间异质性;基于距离矩阵的 Mantel 偏相关

文章编号:1000-0933(2008)01-0013-10 中图分类号:Q142, Q145, Q948 文献标识码:A

Spatial heterogeneity of soil nutrients and aboveground biomass in abandoned old-fields of Loess Hilly region in Northern Shaanxi, China

DU Feng, LIANG Zong-Suo*, XU Xue-Xuan, ZHANG Xing-Chang, SHAN Lun

Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry; Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Ministry of Water Resource; State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Yangling, Shaanxi 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0013~0022.

Abstract: Spatial heterogeneous characteristics of aboveground biomass and total soil nitrogen and phosphorus in 0—20cm

基金项目:国家 678 研究资助项目(2007CB106863);国家科技支撑计划资助项目(2006BAD09B03);中国科学院西部行动计划二期资助项目(KZCX2-XB2-05);中国科学院“西部之光”重点资助项目(2008 年);中国博士后基金资助项目;中国科学院水利部水土保持研究所领域前沿资助项目

收稿日期:2007-06-26; **修订日期:**2007-09-18

作者简介:杜峰(1971~),男,内蒙古丰镇人,博士,主要从事群落、种群生态及植被恢复生态研究。E-mail: dufeng@ms.iswc.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liangzs@ms.iswc.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by national development program for basic key science research, China (No. 2007CB106863); National scientific support program, China (No. 2006BAD09B03); “Western function” program (No. KZCX2-XB2-05) and “western light” program of Chinese Academy of Sciences (2008); Chinese postdoctoral science foundation; Field innovation program of Institute of Soil and Water Conservation, CAS, MWR

Received date: 2007-06-26; **Accepted date:** 2007-09-18

Biography: DU Feng, Ph. D., mainly engaged in community, population ecology, and vegetation restoration ecology. E-mail: dufeng@ms.iswc.ac.cn

and 20—40cm depths of three different successional stage old-field communities, *Artemisia scoparia* (early stage), *Stipa bungeana* (mid stage) and *Lespedeza dahurica* (later stage), were analyzed using geostatistical methods. The correlations of aboveground biomass and total nitrogen and phosphorus at different scales were computed using partial Mantel analyses based on distance matrices. Moreover, the variations of aboveground biomass were partitioned into community space process and environment components (including soil nitrogen and phosphorus). The results show that: (1) total phosphorus of the three communities has relatively larger spatial autocorrelation coefficients than that of total nitrogen. Total nitrogen of different layers also has different spatial heterogeneous extent. The variability of total nitrogen in 0—20cm ranked as: *L. dahurica* > *S. bungeana* > *A. scoparia*, in 20—40cm: *S. bungeana* > *L. dahurica* > *A. scoparia*, so we infer that the variability of total nitrogen in the top layer increases as succession occurs, while in subsoil, the variability of mid-succession stage is greater than that of earlier and later succession stages. The total phosphorus in both layers also has greater variability in mid-succession stage and smaller values in earlier and later succession stages. (2) Aboveground biomass of the three communities has different spatial autocorrelation coefficients, *S. bungeana* has the smallest value. The variability were ranked as *A. scoparia* > *L. dahurica* > *S. bungeana*. The partial Mantel correlogram of *A. scoparia* community show significant positive partial correlation at the small scale (0.71m) between aboveground biomass and total nitrogen and relatively good negative correlation at the small scale (0.71m) with significant correlation between aboveground biomass and total phosphorus. For *L. dahurica* community, significant positive correlation between aboveground biomass and total phosphorus occurred at 7.07 ~ 20.51m scale, small scale (0.71m) also has great positive correlation. No significant correlation was found for *S. bungeana* community with either total nitrogen, or total phosphorus, (only at small scale, the value is relative great). (3) The environment, i. e., total nitrogen and phosphorus, explained about 19.59% of the spatial heterogeneity of *L. dahurica* aboveground biomass, 2.75% of *A. scoparia*, and 1.95% *S. bungeana*. The space process accounted for about 5.42% of the heterogeneity of *A. scoparia*, 1.79% of *L. dahurica*, and 1.16% of *S. bungeana*.

Key Words: Loess hilly region; old-fields community; soil nutrition; aboveground biomass; spatial heterogeneity; Mantel partial correlation on distance matrices

空间异质性(Spatial heterogeneity)为系统或系统属性在空间上的复杂性(Complexity)和变异性(Variability)^[1,2],系统属性可以是生态学所涉及的任何变量如植被类型、种群密度、生物量、土壤养分含量等。不论在大尺度上还是在小尺度上观察,土壤和植被都是时空连续的变异体,具有高度的空间异质性。土壤养分作为土壤肥力的重要标志,可直接影响到植物生长与生物量的形成,因此同一土壤类型上土壤养分和生物量都不会是均一的,是存在空间变异的:群落形成初期种子的传播^[3]和幼苗的定植都具有明显的空间异质特征,群落形成后因组成种在群落中的不均匀分布,其个体大小和对养分需求的差异也会造成土壤的空间异质性,因此土壤养分和生物量在空间变异性上也是相互联系和相互制约的。其中土壤氮、磷是自然生态系统,特别是黄土高原生态系统中主要的限制性养分,氮、磷可利用性养分在数量和组成上的变化,都将对植物群落的生物量形成、物种组成和群落演替产生显著的影响^[4,5]。

目前,空间变异性的研究主要是根据地统计学中区域化随机变量理论(Regionalized Variable Theory)为基础,以半方差函数为基本工具,分析单一区域化变量空间分布的特征和规律,然后对取样点以外的样本空间进行更精确的估计,进而达到对区域化变量进行条件模拟的目的。然而自然生态系统中许多系统属性在空间上是互相关联,互相影响的。如植物生物量同时会受到土壤养分和邻体植物竞争的影响^[6],也就是说群落生物量的空间变异同时会受到环境如土壤养分的空间变异,和其自身空间过程的影响(如植物竞争和无性株系的拓殖等)。另一方面群落生物量本身的空间过程也是受环境因素制约的,如在富营养斑块植物竞争通常会更强烈些,有性繁殖植物和无性繁殖植物通常也都会先在富营养斑块定居和分株。目前,在群落尺度上国内外

对土壤养分的空间分布研究较多^[7~11],对植被生物量的空间异质分布也有研究^[12,13]。对土壤养分与群落生物量在空间上的异质性分布及其相互关系国外报道较多,主要有两种方法:一是利用田间控制试验的方法,通过人为改变土壤养分的空间异质性来研究其对群落的影响^[9,11];二是利用田间调查数据,通过空间统计的方法进行分析^[14,15],不过这一方法应用较少。据此本文的目的在于:(1)首先利用地理统计的方法对土壤养分与地上生物量的空间变异性进行定量分析;(2)分析地上生物量与土壤养分在空间上的相互关系,地上生物量空间格局的形成原因,评价土壤养分与地上生物量自身空间过程对其空间格局的影响大小。

1 材料与方法

1.1 样地自然概况

样地位于陕北黄土高原丘陵沟壑区的安塞县高桥乡(地理位置),年均日照时数 2300~2570 h,年均降水量 490.5~663.3 mm,干燥度 1.2,年均气温 7.7~10.6℃,无霜期 157 d,≥10℃年积温 3170.3℃。黄绵土,轻壤。

地带性植被为森林草原,调查地区草本建群种有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza dahurica*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)和长芒草(*Stipa bungeana*)等。

1.2 研究方法

在已往撂荒演替研究的基础上,选择地表平整,无人为干扰和点线状侵蚀沟的 3 种不同撂荒年限典型群落^[16,17]为研究对象。于 2005 年 9 月分 0~20, 20~40cm 进行了土壤养分空间异质性取样。取样面积 40m×40m,由于黄土表层疏松,为了在采样时不破坏地表,采取线对角线法取样,共取样 59 个(图 1)。相对于网格法取样来说,该取样方法样点间隔距离数较多,可有效减少取样个数,另外,作为一种规则取样方法,也可减少野外工作量。样点间的最大距离 2.8m,最小距离 0.71m。土样经风干后在室内分析土壤全氮和全磷。分析方法:全氮采用凯氏定氮法;全磷采用酸溶-钼锑抗比色法。然后以土壤样品采样点为中心点,使用 0.5m×0.5m 样方测定群落地上生物量(鲜重)。3 种撂荒群落为:演替前期猪毛蒿群落 *Artemisia scoparia*,撂荒 5a,盖度 50.2%;演替中前期长芒草群落 *S. bungeana*,撂荒 9a,盖度 52.4%;演替后期达乌里胡枝子群落 *L. dahurica*,撂荒 29a,盖度 94.2%。

1.3 数据处理

1.3.1 土壤养分与生物量空间异质性

首先利用常规统计方法对 3 种群落土壤全氮、全磷和地上生物量进行了描述性统计(表 1)。然后根据公式(1)计算土壤全氮、全磷和地上生物量的实际变异函数值,进行理论曲线拟合,使用决定系数筛选最优理论函数模型,拟合结果见图 2、图 3 和表 2。

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

式中, γ 为变异函数, x 为系统某属性在空间处的值, h 为分离距离, N_h 是在 (x_i, x_{i+h}) 之间用来计算变异函数值的样本的对数,是分离距离 h 的函数。

对于具有空间相关性分布的生物或非生物因子的观测值,其半方差值先随 h 增加而增大,当 h 增加到一定程度时,半方差值便维持到一定水平,此时的 $\gamma(h)$ 称为基台值或阈值。基台值是系统或系统属性中最大的

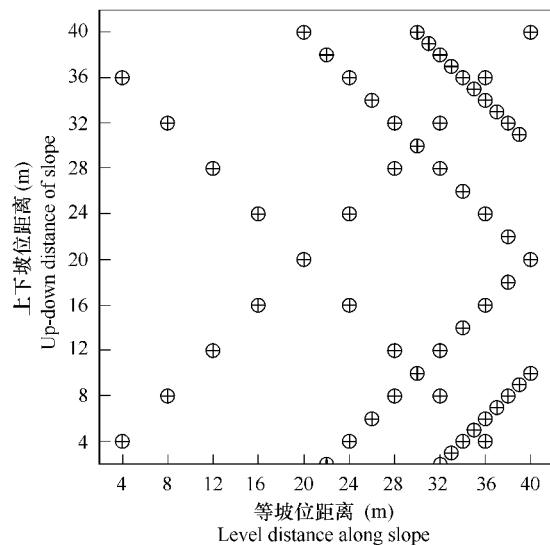


图 1 土壤养分与群落地上生物量空间异质性研究取样设计图
Fig. 1 Sampling plot of soil nutrients and aboveground biomass of three communities

表 1 不同撂荒群落 0~20 和 20~40cm 土壤全氮和全磷量统计

Table 1 Summary statistics of soil total nitrogen and phosphorus in 0~20cm and 20~40cm depth of three different successional stage old-field communities

项目 Items	猪毛蒿群落 <i>A. scoparia</i>				长芒草群落 <i>S. bungeana</i>				达乌里胡枝子群落 <i>L. dahurica</i>			
	全氮		全磷		全氮		全磷		全氮		全磷	
	Total nitrogen	Total phosphorus	Total nitrogen	Total phosphorus	Total nitrogen	Total phosphorus	Total nitrogen	Total phosphorus	Total nitrogen	Total phosphorus	Total nitrogen	Total phosphorus
深度 Depth (cm)	0~20	20~40	0~20	20~40	0~20	20~40	0~20	20~40	0~20	20~40	0~20	20~40
平均值 Mean (mg/g)	0.037	0.031	0.049	0.048	0.038	0.030	0.055	0.054	0.043	0.055	0.029	0.053
标准差 SD (×100)	0.50	0.24	0.30	0.31	0.53	0.47	0.18	0.20	1.07	0.40	0.19	0.18
变异系数 CV	0.135	0.077	0.061	0.065	0.139	0.157	0.033	0.037	0.249	0.073	0.066	0.034
最小值 Min (mg/g)	0.28	0.25	0.44	0.43	0.30	0.20	0.50	0.50	0.25	0.22	0.50	0.50
最大值 Max (mg/g)	0.56	0.36	0.56	0.53	0.60	0.40	0.60	0.60	0.66	0.41	0.59	0.58
偏度 Skewness	1.97	0.44	0.27	0.060	0.79	0	-0.71	0.36	1.21	1.03	0.39	-0.01
峰度 Kurtosis	5.34	-0.09	-0.67	-1.23	1.76	0.90	-1.5	1.87	0.60	1.20	0.85	-0.61
样本数 <i>N</i>	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59	59

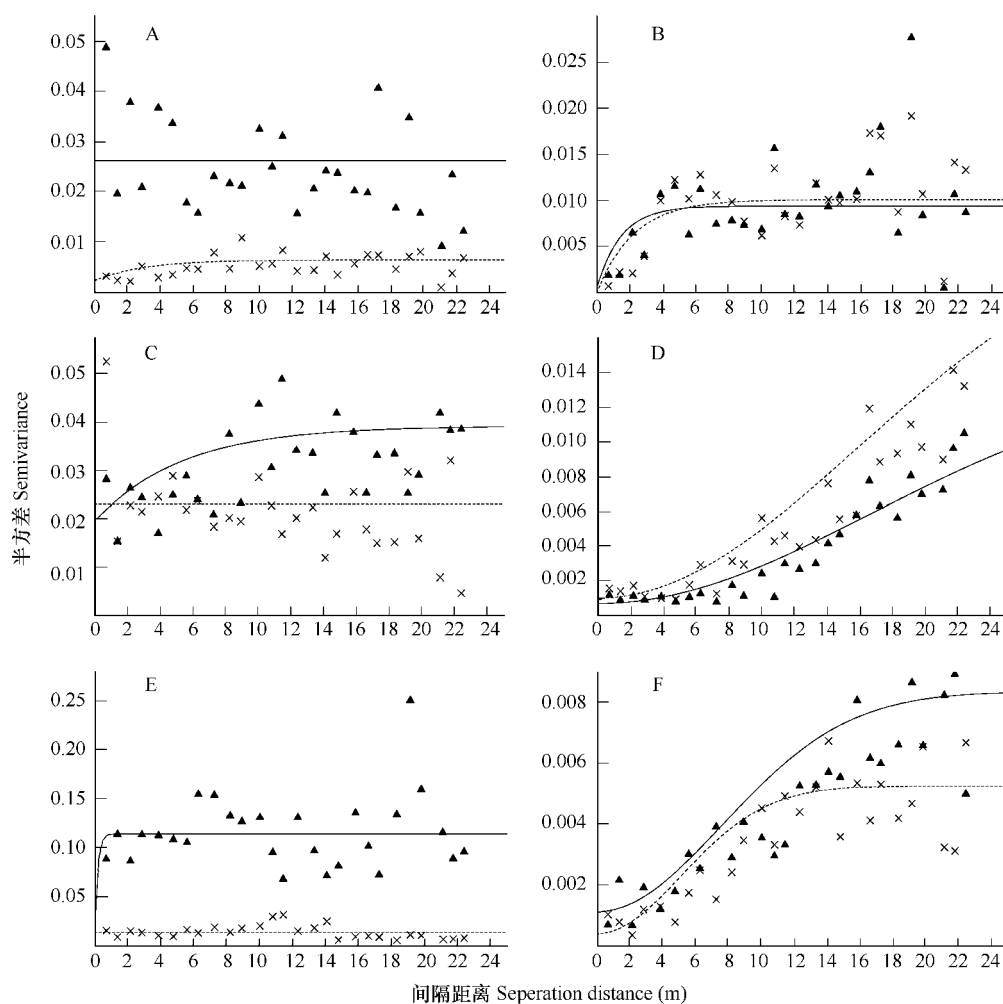


图 2 撂荒群落土壤全氮、全磷养分含量在各向同性时的变异函数曲线图

Fig. 2 Isotropic semivariogram of soil total nitrogen and phosphorus of abandoned old-fields

A 和 B 代表猪毛蒿群落全氮和全磷变异曲线, C 和 D 代表长芒草群落全氮和全磷变异曲线, E 和 F 代表达乌里胡枝子群落全氮和全磷变异曲线; 图中实心上三角代表 0~20cm 半方差值, 叉号代表 20~40cm 半方差值, 实线代表 0~20, 虚线代表 20~40 半方差函数模拟曲线
A and B = Semivariogram of total nitrogen and phosphorus of *Artemisia scoparia*, C and D = Semivariogram of total nitrogen and phosphorus of *Stipa bungeana*, E and F = Semivariogram of total nitrogen and phosphorus of *Lespedeza var. dahurica*; The solid upon triangle = semivariance of 0—20cm, the fork = semivariance of 20—40cm, the solid line = fitted line to 0—20cm semivariance, the dash line = fitted line of 20—40 cm semivariance

变异,与基台值相对应的空间距离 h 定义为空间自相关尺度或变程。变程是一个重要的基本参数,它给出了随机变量在空间上自相关的尺度。在变程内,空间越靠近的点之间其相关性越大,距离大于变程的点之间不具备自相关性。基台值与块金方差之差定义为结构方差,以 C 表示。使用 Gswin7.0 进行实际变异函数值的计算和理论曲线的拟合。

1.3.2 地上生物量与土壤养分在空间上的相互关系

首先将土壤氮、磷和其相应的空间位置转换为距离矩阵(只保留上三角或下三角数据),对每个上三角或下三角矩阵根据行或列展开为一个行向量或列向量,然后对展开后的行或列向量进行传统的相关性分析,得到相关系数和显著水平。在进行显著性检验时,Mantel 提出了一种对相似或距离矩阵间相关性进行显著性检验的方法,叫作 Mantel 测验^[8]。其原理是:通过多次改变矩阵的序列,产生一个矩阵间是不相关的零假设,在这个零假设条件下有一个相关系数的概率密度函数,特定显著水平条件下该概率密度函数的积分值即为排除或接受零假设的临界值,如果序列未经改变的矩阵间其相关系数大于该临界值,即排除零假设,矩阵间是显著相关的。在进行偏相关分析时,与传统统计方法类似,是在控制其它变量的条件下对待分析变量进行相关性计算的。利用 Mantel 偏相关分析还能作出土壤氮、磷等环境因素和地上生物量本身的空间过程对地上生物量空间变异的解释程度^[19]。

参考 Legendre 和 Lichstein 等的方法^[14,20,21],使用 R 程序包进行 0~20, 20~40cm 土壤全氮、全磷与地上生物量的 Mantel 偏相关分析。

2 结果与分析

2.1 撂荒群落土壤全氮与全磷空间异质性

在所研究区域和群落取样尺度上,3 个群落中土壤全氮含量自相关系数都较小,相反土壤全磷含量的空间自相关性相对较好(图 2 和表 2)。因全氮含量自相关性较差,因此其空间异质性大小的比较用传统统计方法中变异系数来表示更为合理(表 1)。据此,0~20cm 土壤全氮含量的空间异质性大小为:达乌里胡枝子群落>长芒草群落>猪毛蒿群落,而 20~40cm 全氮含量的空间异质性大小为:长芒草群落>达乌里胡枝子群落>猪毛蒿群落。通过基台值的比较(表 2),0~20cm 和 20~40cm 土壤全磷含量的空间异质性都是以长芒草群落最大,猪毛蒿群落次之,达乌里胡枝子群落最小。在研究区域上,3 个群落 0~20cm 和 20~40cm 土壤全氮与全磷具有不同的空间异质性特征(图 2)。土壤全氮在猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子 3 个群落中的最优理论模型为有线形无基台值模型(纯块金模型)、高斯模型和指数模型,而土壤全磷的最优理论模型都为高斯模型(图 2)。根据自相关系数,0~20cm 土壤全磷在变程 2.56、30.99m 和 13.67m 之内具有明显的空间自相关性;在变程 2.99、29.62m 和 8.51m 之内,20~40cm 土壤全磷也具有明显的空间自相关性。

块金方差与基台值之比表明:在研究区域上,3 种群落中土壤全磷含量的结构性因素都较随机性因素大。猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子群落中 0~20cm 全磷含量由随机因素引起的误差分别占总空间异质性的 5.4%、4.9% 和 1.4%,由空间自相关引起的空间异质性占 94.6%、95.1% 和 98.6%,主要体现在 0~2.56m、0~30.99m 和 0~13.67m 的范围内。20~40cm 全磷含量由随机因素引起的误差分别为 0.1%、4.5% 和 8.5%,由空间自相关引起的空间异质性占 99.9%、95.5% 和 91.5%,主要体现在 0~2.99m、0~29.62m 和 0~8.51m 范围内。

从土壤全磷空间异质性的变程来看,长芒草群落最大,其次为达乌里胡枝子群落,猪毛蒿最小。说明影响土壤全磷空间异质性的因素除群落组成和撂荒年限外,还有撂荒初期土壤养分自身特性,人为干扰等。

2.2 撂荒群落地上生物量空间异质性

猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子 3 种群落的地上生物量为 (76.36 ± 110.76) 、 (84.41 ± 45.46) 和 $(132.98 \pm 46.37) \text{ g/m}^2$,猪毛蒿群落平均地上生物量较小,然而却具有最大的空间变异,其次为达乌里胡枝子群落,长芒草群落地上生物量空间变异最小(表 2)。从表 2 和图 3 可以看出,3 种群落的地上生物量是存在一定的空间异质性的,猪毛蒿群落地上生物量空间异质性理论模型为高斯模型,由随机因素引起的误差占总方差的

11.2%, 结构性方差占 88.8%, 主要体现在变程 0~28.08m 范围内。长芒草群落和达乌里胡枝子群落理论模型都为球面模型, 由随机因素引起的误差分别占总方差的 30.3% 和 5.2%, 结构性方差分别为 69.7% 和 94.8%, 主要体现在变程 0~46.62m 和 0~19.66m 内。

表 2 各向同性条件下 3 种群落土壤全氮、全磷和地上生物量的理论变异函数模型

Table 2 Isotropic model of soil total nitrogen (TN), total phosphorus (TP) and aboveground biomass of three communities							
群落 Community	项目 Item	变异函数模型 Variogram Model Type	块金值 Nugget (C_0)	基台值 Sill ($C_0 + C$)	变程 Range (A)	$C_0/(C_0 + C)$	决定系数 coefficient of determination (r^2)
猪毛蒿 <i>A. scoparia</i>	0~20 全氮 (TN)	Linear	0.026	0.026	—	1.000	0.168
	0~20 全磷 (TP)	Gaussian	0.00051	0.0094	2.56	0.054	0.515
	20~40 全氮 (TN)	Gaussian	0.0024	0.0066	5.28	0.364	0.240
	20~40 全磷 (TP)	Gaussian	0.00001	0.0101	2.99	0.001	0.707
	地上生物量 Aboveground biomass	Gaussian	940	8410	28.0765	0.112	0.485
长芒草 <i>S. bungeana</i>	0~20 全氮 (TN)	Gaussian	0.0196	0.0393	9.26	0.499	0.341
	0~20 全磷 (TP)	Gaussian	0.00072	0.0148	30.99	0.049	0.751
	20~40 全氮 (TN)	Linear	0.0232	0.0232	—	1.000	0.208
	20~40 全磷 (TP)	Gaussian	0.00103	0.0231	29.62	0.045	0.697
	地上生物量 Aboveground biomass	Spherical	244	804	46.42	0.303	0.214
达乌里胡枝子 <i>L. dahurica</i>	0~20 全氮 (TN)	Exponential	0.0151	0.115	0.55	0.130	0.016
	0~20 全磷 (TP)	Gaussian	0.00113	0.00836	13.67	0.135	0.397
	20~40 全氮 (TN)	Linear	0.0142	0.0142	—	1.000	0.117
	20~40 全磷 (TP)	Gaussian	0.00041	0.00485	8.51	0.085	0.716
	地上生物量 Aboveground biomass	Spherical	43	822	19.66	0.052	0.589

图 4 为不同尺度上 20~40cm 土壤全氮、全磷含量与撂荒群落地上生物量的 Mantel 偏相关系数及其显著水平。从图中可以看出, 猪毛蒿群落地上生物量在 0.71m 这个尺度上与地上生物量相关显著, 土壤氮素含量越高, 地上生物量越大。长芒草和达乌里胡枝子群落所有尺度上其地上生物量都与土壤全氮含量相关不显著, 只在 0.71m 这个尺度上长芒草地上生物量与全氮负相关性较好, 即地上生物量越高, 土壤氮素含量越低, 但不显著 ($P=0.09$)。在 7.07 到 20.51m 这个尺度上, 达乌里胡枝子群落地上生物量与土壤全磷相关显著, 在 0.71m 这个尺度上, 全磷含量与地上生物量正相关性也较大 ($P=0.16$), 表现为土壤磷素含量越高, 地上生物量越大; 在 19.80m 到 20.51m 这个尺度上猪毛蒿群落地上生物量与土壤全磷呈显著负相关, 在 0.71m 这个尺度负相关性也较好 ($P=0.22$), 即地上生物量越高, 土壤全磷含量越低。

根据 Mantel 偏相关系数, 土壤氮、磷和地上生物量本身的空间过程对其空间变异程度的解释量 (决定系数) 如图 5 所示。在达乌里胡枝子群落中, 土壤氮、磷对群落地上生物空间变异解释程度最大, 达到了

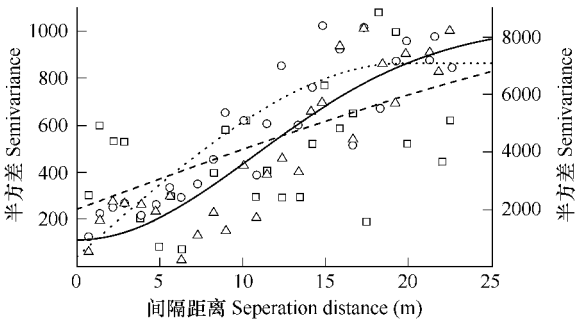


图 3 撂荒群落地上生物量在各向同性时的变异函数曲线图
Fig. 3 Isotropic semivariogram of aboveground biomass in abandoned old-fields

图中实线、长划线和虚线分别代表猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子群落理论变异函数模拟曲线; 上三角、方框和圆形分别代表猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子群落实际变异函数值

The solid, dash and dotted fitted line denote Isotropic semivariogram of *A. scoparia*, *S. bungeana* and *L. dahurica* community respectively; Up triangle, rectangle and circle denote the measured semivariance of *A. scoparia*, *S. bungeana* and *L. dahurica* community respectively

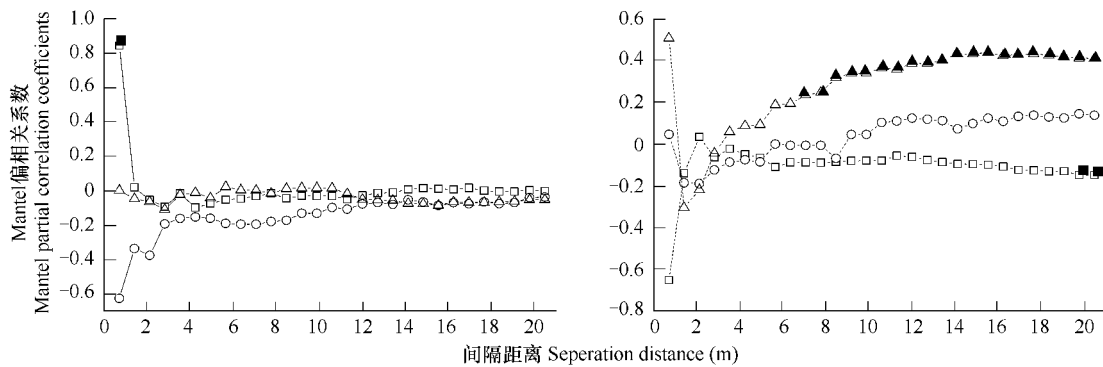


图4 20~40cm 土壤全氮、全磷与地上生物量 Mantel 偏相关图

Fig. 4 Partial Mantel correlograms of soil total nitrogen and phosphorus and aboveground biomass of abandoned old-fields

图中方框、圆和上三角分别代表猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子群落,其中实心符号代表达到显著水平($P < 0.05$),空心符号未达到显著水平($P > 0.05$),实线和虚线代表土壤全氮和全磷; Square = *A. scoparia*, circle = *S. bungeana*, up triangle = *L. dahurica*; solid line = total nitrogen, dash line = total phosphorus

19.59%,其次为猪毛蒿群落,为2.75%,长芒草群落最小,为1.95%。而地上生物量本身的空间过程对其空间变异解释程度以猪毛蒿群落最大,达到5.42%,达乌里胡枝子群落次之,长芒草群落仍为最小,分别为1.79%和1.16%。环境与地上生物量本身的空间过程对其空间变异的解释都偏低是因为长芒草地上生物量的空间自相关程度偏低。

3 结论与讨论

猪毛蒿、长芒草和达乌里胡枝子3种群落土壤全氮含量在所研究群落尺度上空间自相关性较差,并且不同深度的土壤全氮含量其空间异质性大小也有所差别。根据传统统计方法中变异系数的大小,3种群落0~20cm全氮的空间变异性大小为:达乌里胡枝子>长芒草>猪毛蒿群落;20~40cm为:长芒草>达乌里胡枝子>猪毛蒿群落。即土壤表层全氮含量为撂荒年限越长空间变异性越大,而亚表层全氮含量则是演替中期空间异质性较大,演替前后期较小。3种群落表层与亚表层土壤全磷含量也是演替中期空间异质性较大,而前后期较小,这与刘钟龄等的推测结果一致^[22]。根据退化群落恢复演替过程中资源分配格局的动态,可以推断,随着恢复演替的再进展,土壤养分和植被的空间分布又可能趋向于匀质化,其群落的生态外貌将是多数种群的斑块消融^[22~24]。但恢复演替进展到一定阶段,由于植被灌丛化的出现,土壤养分和植被的空间分布又可能趋向高度的异质化^[25~27]。总之,植物群落是一个异质性趋同和再趋异的动态平衡过程。

土壤养分空间异质性的形成既有生物过程(包括生物的吸收利用与植被的土壤养分效应)又有非生物过程(如雨水的冲刷、淋移)的作用。在演替前期农田的长期耕作使得土壤养分的空间分布相对均匀,异质性较低,随着演替的进展,植被生物量的形成和在表层的逐渐富积,在雨水的冲刷和风力的作用下,枯枝落叶通常会聚集到较大植株周围,同时在呈集聚分布的优势种群落中,土壤养分在空间上的利用是不均匀的,因而长芒草群落异质性有增加的趋势。这也是长芒草群落在根系层(20~40cm)空间异质性较表层大的原因。

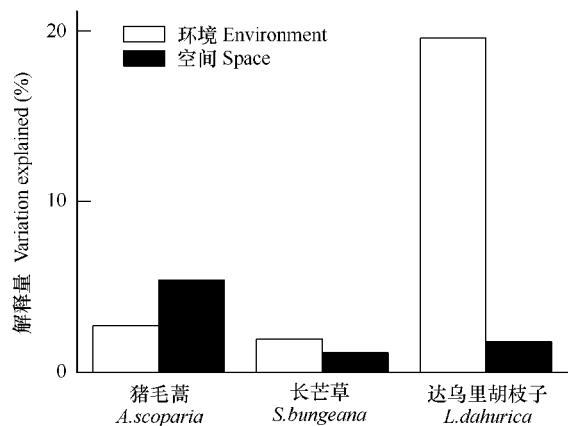


图5 土壤养分环境与空间过程对撂荒群落地上生物量空间变异的解释量

Fig. 5 Explained variations in Euclidean distance matrix by Mantel partial correlation into environment, pure space components

土壤养分环境为土壤全氮与全磷解释量的和 The total variation explained by environment models is equal to nitrogen plus phosphorous component

3 种群落中土壤全氮含量的空间自相关程度较小,而全磷含量空间自相关程度较大。说明决定全氮与全磷含量的空间过程是不同的:对于土壤全氮来说,易于淋溶下移,而淋移过程在草本植被群落尺度上基本上是均匀的,因此其空间自相关程度较小。即在土壤表层或亚表层等较浅的土层,非生物过程对土壤全氮的作用较大于土壤全磷,而生物过程对土壤全磷含量的作用较大。因此可以推断:①较深层的土壤全氮含量及其它易溶性盐分其空间自相关程度会大于浅层的,这从猪毛蒿群落与达乌里胡枝子群落的自相关程度得到间接证实。至于在长芒草群落中表层土壤全氮含量异质性较大,其可能原因为:长芒草为多年生丛生禾草,在其植株周围表层土壤中含有较多已经或未经分解的枯叶鞘,并且丛生植物对枯落物的拦截聚集能力较强,可有效避免有机质的雨水冲刷流失;②不易淋移的土壤矿质元素,如土壤全磷,其空间自相关程度会大于易溶性盐分,如土壤全氮。

3 种群落地上生物量空间自相关性以长芒草群落为最小,达乌里胡枝子最大。空间异质性大小为猪毛蒿 > 达乌里胡枝子 > 长芒草群落,长芒草群落最小,这与程晓莉等^[12]的结果一致。猪毛蒿个体间大小差别较大,同时作为 1、2 年生种子繁殖植物,其营养体对土壤养分的反应是快速的,对高肥斑块具有抢先利用 (preempt) 的能力^[28]。而长芒草是多年生植物,主要依靠株芽进行无性繁殖,对高肥斑块的选择性利用能力较差,而且生长也较慢。达乌里胡枝子是一种豆科多年生小灌木,依靠种子繁殖更新,对土壤磷的需求相对较大。因此猪毛蒿与达乌里胡枝子群落具有较好的空间自相关性,土壤氮和磷,特别是土壤磷对达乌里胡枝子群落地上生物量的解释较好,猪毛蒿次之,长芒草群落最小。而群落本身的空间过程对猪毛蒿群落的解释程度最高,约为 5.42%,其次为达乌里胡枝子,长芒草最小。可以看出土壤氮、磷和群落自身空间过程对长芒草地上生物量的空间分布解释程度都以长芒草群落为最低,这与长芒草地上生物量空间自相关性差有关(表 2),另外长芒草的株芽无性繁殖是短距离的空间拓展,对土壤养分的空间异质性分布的抢先利用能力差,反应慢。应该说明的是:①植物竞争是以个体或种群为单元的^[29],而生物量的测量是以面积为单元的,如果以群落的面积单元来反映植物竞争将会低估竞争在群落生物量空间变异中的重要性,因此本文中地上生物量本身的空间过程对其空间变异的解释程度偏低。因此如何从数学上合理的解决植物竞争的个体单元与对斑块的面积单元不同问题,合理准确的评价土壤空间异质性与群落自身空间过程对群落格局的影响,将是以后数量生态学的挑战;②群落地上生物量的空间分布是对各种土壤养分空间分布的综合反应,因此仅用土壤氮、磷对群落地上生物量的解释程度也是偏低的;③本文中之所以选择 0.5m × 0.5m 作为地上生物量测量面积,这是因为一般草本植物根幅大约在 0.5m 左右^[30]。

空间异质性是 20 世纪 90 年代生态学研究的一个极为重要的理论问题^[31],同时也是生态学家研究不同尺度的生态系统功能和过程中最感兴趣的问题等^[32~34]。本文中地上生物量与土壤全氮、磷在不同尺度上具有不同的空间相关性。对土壤全氮来说,猪毛蒿与达乌里胡枝子群落地上生物量在小尺度上与土壤全氮关系密切,猪毛蒿群落中为正相关而达乌里胡枝子群落为负相关。对土壤全磷来说,猪毛蒿与达乌里胡枝子群落在小尺度上关系也比较密切,猪毛蒿群落为负相关,而达乌里胡枝子为正相关。在较大尺度上,达乌里胡枝子群落(7.07 ~ 20.51m)与土壤全磷的关系也为正相关,而猪毛蒿群落为负相关(19.8 ~ 20.51m)。

植物与土壤的关系是植物生态学研究的一个重要内容,也是退化草地恢复重建的重要理论基础^[24, 35]。植物生物量与土壤养分间是相互影响、相互作用的,同时土壤养分与群落生物量的空间异质性既作为一种原因也作为一种结果在植物群落中广泛存在着,并影响着植物群落的结构、功能及动态^[30, 36, 37]。因此如何有效的通过养分调控的手段促进群落恢复演替、增加物种多样性和提高群落生物量是恢复生态学的重要研究内容。关于生物量调控方面,研究土壤养分与群落生物量在时间和空间上的相互作用过程及其机理是植被恢复重建的重要理论基础之一。

References:

- [1] Li H, Reynolds J F. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 1995, 73 (2): 280 – 284.
- [2] Chen Y F, Dong M. Spatial heterogeneity in ecological systems. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (2): 346 – 352.

- [3] Wenny D G, Levey D J. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1998, 95: 6204 — 6207.
- [4] Barbara L B, Mark R W, Allison A. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology*, 1999, 7: 2151 — 2169.
- [5] Mzal M, Adams W A. Heterogeneity of soil mineral nitrogen in pasture grazed by cattle. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 1992, 56: 1160 ~ 1165.
- [6] Bait F, Hans D K, Frank B. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, 2001, 82: 2534 — 2546.
- [7] Wang Q C, Cheng Y H. Response of fine roots to soil nutrient spatial heterogeneity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(6): 1063 — 1068.
- [8] Liu Z K, Wang S P, Chen Z Z, Wang Y F, Han J G. Properties of soil nutrients and plant community after rest grazing in Inner Mongolia steppe, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 2048 — 2056.
- [9] Baer S G, Collins S L, Blair J M, Knapp A K, Fiedler A K. Soil Heterogeneity Effects on Tallgrass Prairie Community Heterogeneity: An Application of Ecological Theory to Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 2005, 13(2): 413 — 424.
- [10] Facelli J M, Temby A M. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology*, 2002, 27(4): 422 — 432.
- [11] Wijesinghe D K, John E A, Hutchings M J. Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 2005, 93(1): 99 — 112.
- [12] Chen X L, An S Q, Qin P, Liu S R. The heterogeneity in spatial distribution of the above-ground biomass in the degraded grasslands in Ordos. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(8): 1526 — 1532.
- [13] Sun Z H, Wang Q C. The estimate of root biomass in upper soil layer of *Fraxinus mandshurica* plantation by geostatistics method. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 923 — 930.
- [14] Lichstein J W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 2007, 188(2): 117 — 131.
- [15] Smouse P E, Long J C, Sokal R R. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology*, 1986, 35: 627 — 632.
- [16] Du, F, Shan L, Chen X Y, Liang Z S. Studies on the vegetation succession of abandoned farmland in the loess hilly region of Northern Shaanxi-succession series after being abandoned. *Acta Agrestia Sinica*, 2005, 13(4): 328 — 333.
- [17] Du, F, Shan L, Liang Z S, Xu X X. Studies on the succession niche of abandoned arable land in a hilly Loess region of Northern Shaanxi Province. *Acta Prataculturate Sinica*, 2006, 15(3): 27 — 35.
- [18] Mantel N A. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res*, 1967, 27: 209 — 220.
- [19] Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, 73: 1045 — 1055.
- [20] Lichstein J W, Grau H R, Aragón R. Recruitment limitation in secondary forests dominated by an exotic tree. *J. Veget. Sci.*, 2004, 15: 721 — 728.
- [21] Legendre P, Legendre L. Numerical ecology. 2nd English edition. Amsterdam: Elsevier Science, 1998.
- [22] Liu Z L, Wang W, Hao D Y, Liang C Z. Probes on the Degeneration and Recovery Succession Mechanisms of Inner Mongolia Steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2002, 16(1): 84 — 91.
- [23] Charley J L, West N E. Plant-induced soil chemical patterns in some shrub-dominated semidesert ecosystems of Utah. *Journal of Ecology*, 1975, 63: 945 — 963.
- [24] Carolyn H, Daniel U. Plant-soil relationships on bentonite mine spoils and sagebrush grassland in the Northern High Plains. *Journal of Range Management*, 1983, 38(3): 289 — 293.
- [25] Garner W, Steinberger Y. A proposed mechanism for the formation of "Fertile Island" in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 1989, 16: 257 — 262.
- [26] Hook P B, Burke I C, Lauenroth W K. Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil*, 1991, 138: 247 — 256.
- [27] Howard E E, Ingrid C B, Arvin R M. Plant effects on spatial and temporal patterns of nitrogen cycling in shortgrass steppe. *Ecosystems*, 1998, 1: 373 — 385.
- [28] Rees M, Condit R, Crawley M, Pacala S, Tilman D. Long term studies of vegetation dynamics. *Science*, 2001, 293: 650 — 655.
- [29] Du, F, Liang Z S, Shan L, and Chen X Y. Intraspecific and interspecific competition of *Artemisia scoparia* under different site conditions in the hilly region of Loess Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(4): 601 — 609.
- [30] Du, F, Liang Z S, Xu X X, Shan L, Zhang X C. The community biomass of abandoned farmland and its effects on soil nutrition in the Loess Hilly Region of Northern Shaanxi, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1673 — 1684.
- [31] Kareiva P. Space: The final frontier for ecological theory. *Ecology*, 1994, 75: 1.

- [32] Turner M G. Landscape heterogeneity and disturbance. New York, USA: Springer-Verlag, 1987.
- [33] Turner M G, Gardner R H. Quantitative methods in landscape ecology. In: M. G. Turner. The analysis and interpretation of landscape heterogeneity. New York, USA: Springer-Verlag, 1991. 17—49.
- [34] Kolasa J, Pickett S T A. Ecological heterogeneity. New York, USA: Springer-Verlag, 1991.
- [35] Agustin R, Adrian E. Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environmen. Plant and Soil, 2000, 220: 139—150.
- [36] Mary A V. Interactions between individual plants and soil nutrient status in shortgrass steppe. Ecology, 1995, 4: 1116—1133.
- [37] Trangmar B B, Yost R S, Wade M K, Uehara G, Sudjadi M. Spatial variation of soil properties and rice yield on recently cleared land. Soil Sci. Soc. of Amer, 1987, 51: 668—674.

参考文献:

- [2] 陈玉福, 董鸣. 生态学系统的空间异质性. 生态学报, 2003, 23(2): 346~352.
- [7] 王庆成, 程云环. 土壤养分空间异质性与植物根系的觅食反应. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1063~1068.
- [8] 刘忠宽, 汪诗平, 陈佐忠, 王艳芬, 韩建国. 不同放牧强度草原休牧后土壤养分和植物群落变化特征. 生态学报, 2006, 26(6): 2048~2056.
- [12] 程晓莉, 安树青, 钦佩, 刘世荣. 鄂尔多斯草地退化过程中植被地上生物量空间分布的异质性. 生态学报, 2003, 23(8): 1526~1532.
- [13] 孙志虎, 王庆成. 采用地统计学方法对水曲柳人工纯林表层根量的估计. 生态学报, 2005, 25(4): 923~930.
- [16] 杜峰, 山仑, 陈小燕, 梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究——撂荒演替序列. 草地学报, 2005, 13(4): 328~333.
- [17] 杜峰, 山仑, 梁宗锁, 徐学选. 陕北黄土丘陵区撂荒演替生态位研究. 草业学报, 2006, 15(3): 27~35.
- [22] 刘钟龄, 王伟, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 2002, 1: 84~91.
- [29] 杜峰, 梁宗锁, 山仑, 陈小燕. 黄土丘陵区不同立地条件下猪毛蒿种内、种间竞争. 植物生态学报, 2006, 30(4): 601~609.
- [30] 杜峰, 梁宗锁, 徐学选, 山仑, 张兴昌. 陕北黄土丘陵区撂荒地群落生物量及植被土壤养分效应. 生态学报, 2007, 27(5): 1673~1684.