

DOI: 10.5846/stxb201706051032

田晓敏, 郑建伟, 王冬至, 黄选瑞, 张志东. 基于结构方程模型分析森林草原带草本物种丰富度对景观因子的响应. 生态学报, 2018, 38(13): - .  
Tian X M, Zheng J W, Wang D Z, Huang X R, Zhang Z D. Structural equation modeling analysis of the response of herbaceous species richness to landscape factors in a forest-steppe zone. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(13): - .

## 基于结构方程模型分析森林草原带草本物种丰富度对景观因子的响应

田晓敏<sup>1,2</sup>, 郑建伟<sup>2</sup>, 王冬至<sup>2</sup>, 黄选瑞<sup>2</sup>, 张志东<sup>2,\*</sup>

1 北京林业大学, 精准林业北京市重点实验室, 省部共建森林培育与保护重点实验室, 北京 100083

2 河北农业大学林学院, 河北省林木种质资源与森林保护重点实验室, 保定 071000

**摘要:** 受损景观是由不同比例的植被斑块组成的镶嵌体, 阐明植被斑块的景观结构特征对物种多样性的影响, 有助于提高受损景观物种多样性保护。本研究在塞罕坝自然保护区选取 38 个天然植被斑块, 其中包括 12 个草地、11 个灌木林和 15 个天然次生林。根据光合作用的不同途径将草本物种划分为 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 功能群。选取斑块面积、形状指数、隔离度指数及每个斑块 500 m 缓冲区内的森林和草地比例作为景观因子。通过结构方程模型探讨 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本物种丰富度与景观因子的相互关系。斑块面积 (2.18—74.06 hm<sup>2</sup>) 与 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本及总物种丰富度分布格局均具有显著的正相关关系 ( $P < 0.05$ ), 且对 C<sub>3</sub> 草本的影响最大; 形状指数 (1.06—3.11)、隔离度指数 (33.51—327.65) 对 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本及总物种丰富度影响不显著 ( $P > 0.05$ ); C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本及总物种丰富度与毗邻斑块草地比例 (4.20%—64.95%) 呈正相关, 而与森林比例 (35.05%—95.80%) 呈负相关。研究区斑块面积和毗邻斑块植被构成是影响 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本植物的主要因素。在破碎化景观中保存面积大的天然植被斑块及提高毗邻斑块草地比例是保护关键 C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> 草本植物物种的有效途径。

**关键词:** 结构方程模型; C<sub>3</sub> 草本植物; C<sub>4</sub> 草本植物; 物种丰富度; 景观格局

## Structural equation modeling analysis of the response of herbaceous species richness to landscape factors in a forest-steppe zone

TIAN Xiaomin<sup>1,2</sup>, ZHENG Jianwei<sup>2</sup>, WANG Dongzhi<sup>2</sup>, HUANG Xuanrui<sup>2</sup>, ZHANG Zhidong<sup>2,\*</sup>

1 Beijing Forestry University, Beijing Key Laboratory of Precision Forestry, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing 100083, China

2 College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Hebei Province Key Laboratory of Forest Trees Germplasm Resources and Forest Protection, Baoding 071000, China

**Abstract:** Fragmented landscapes are mosaics of vegetation patches with differing proportions. A more comprehensive understanding of the effect of landscape structure characteristics on species diversity is necessary to improve conservation strategies for species diversity in fragmented landscapes. Sampling plots were established in 38 natural vegetation patches within the Saihanba Nature Reserve, including 12 herbs, 11 shrubs, and 15 natural forest vegetation fragments. Herbaceous plant species were divided into C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> functional groups according to their photosynthetic carbon-assimilating pathway. The patch area, shape index, isolation index, and percentage of forest and grassland within a 500 m radius from the boundary of each sampling patch were selected as the landscape factors. A structural equation model (SEM) was adopted to explore the relationships between species richness of functional groups (C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub>) and landscape factors. Patch area

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31370636)

收稿日期: 2017-06-05; 网络出版日期: 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhzhido@163.com

(2.18—74.06 hm<sup>2</sup>) had a significant positive effect on C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> herbs, and total species richness ( $P < 0.05$ ), and the effect on C<sub>3</sub> herbs was the highest; the shape (1.06—3.11) and isolation (33.51—327.65) indexes had no significant effect on C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> herbs and total species richness ( $P > 0.05$ ); the species richness of C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> and all herbs increased with increasing grassland proportions (4.20—64.95%) in the surrounding matrix, whereas the percentage of forest (35.05—95.80%) in the surrounding matrix did not have a direct effect. Patch area and vegetation composition of adjacent patches were the main factors affecting the C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> herbs in Saihanba Nature Reserve. Preserving the large natural vegetation patch and improving the proportion of grassland in the surrounding matrix could effectively conserve key C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> herbaceous plant species.

**Key Words:** structural equation model; C<sub>3</sub> herbs; C<sub>4</sub> herbs; species richness; landscape pattern

景观破碎化引起植物生境的变化,在斑块特征方面表现为生境斑块的类型、面积、形状、隔离度、组合等发生一系列的改变<sup>[1-2]</sup>,这些因素会影响植物种群的大小、物种的扩散和迁入等<sup>[3]</sup>,进而对斑块内物种多样性产生影响。研究表明,斑块尺度物种多样性的变化主要受斑块面积、形状、隔离度、干扰以及斑块类型等的影响,但影响机制因物种生态学特征、研究地区等因素的差异而具有不确定性<sup>[4]</sup>。

不同功能群对景观破碎化的响应存在差异。破碎化造成生境面积的变化对本地稀有种影响明显,而对外来种、1年生草本植物影响有限<sup>[5-6]</sup>。通过研究发现,植物生境隔离化程度越高,具有低分散能力的物种到达该生境的可能性越小。斑块形状则通过影响斑块间的物质和能量交换而影响物种多样性分布<sup>[7]</sup>。毗邻的植被斑块通过影响繁殖体的数量和扩散路径也会对物种的分布产生影响。在同一景观中,斑块类型多样性和物种多样性的关系一般呈正态分布,且不同的毗邻斑块的植被类型比例会影响多年生草本和外来种的入侵<sup>[8]</sup>。功能群途径不仅能提高对物种灭绝风险的预测同时也能加深对隔离生境斑块群落组成和功能群响应的生态过程的理解<sup>[9]</sup>。基于光合作用途径划分的 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 草本植物功能群,在生物地球化学循环过程等方面扮演着重要的角色<sup>[10]</sup>。C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 物种的分布格局不仅受地形梯度<sup>[11]</sup>、气候条件<sup>[12]</sup>、土壤因子<sup>[13]</sup> 等的影响,而且与景观组成和景观结构因子密切相关<sup>[14-15]</sup>。在退化景观中采取基于光合作用的功能群分类途径分析生境斑块特征的变化对物种多样性影响,对于阐明受损景观的物种多样性保护机制有一定的作用。

塞罕坝自然保护区位于河北省最北部,是集森林、草原、草甸、沼泽为一体的复杂多样的生态系统,具有重要的保护价值。但由于该地区长期人为活动的干扰以及西部边缘土地荒漠化,使得景观破碎化程度加剧,物种丰富度急剧下降。本文采取分层随机取样设计,在 38 个植被斑块中,设置了 184 个样方,进行草本植物物种的调查,通过结构方程模型来探讨草本物种丰富度与景观因子的相互关系,并试图验证以下假设:(1) C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 草本植物物种丰富度随斑块面积、形状指数的增加而增加,而随隔离度指数的增加而减小;(2) 毗邻斑块生境中森林和草地比例增加会引起 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 草本植物物种丰富度的下降。通过揭示草本植物物种丰富度对塞罕坝自然保护区景观破碎化的响应机制,为优化该地区的景观格局,提高物种多样性保护提供科学依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

塞罕坝自然保护区位于内蒙古浑善达克沙地南缘,系内蒙古高原与大兴安岭余脉、阴山余脉交接处(42°22'—42°31'N,116°53'—117°31'E)。本区的地形地貌组合为高原-波状丘陵-漫滩-接坝山地<sup>[16]</sup>。森林覆盖率达 75.5%,其中华北落叶松人工林营林面积 5.3 万 hm<sup>2</sup>,占塞罕坝机械林场有林地面积的 70.6%。林区属寒温带大陆性季风气候,气候由半湿润向半干旱气候过渡,冬季长而寒冷,夏季不明显,无霜期 60 d 左右,年均气温-1.4℃,年降水量 490 mm。塞罕坝处于森林-草原交错带,植被类型多样,分别为落叶针叶林、常绿针叶林、针阔混交林、阔叶林、灌丛、草原、草甸、沼泽及水生群落。乔木树种主要有华北落叶松(*Larix principis-*

ruprechtii)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)等,灌木有山刺玫(*Rosa davurica*)、山丁子(*Malus baccata*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)等,草本主要有苔草(*Carex tristachya*)、委陵菜(*Potentilla chinensis*)、山蒿(*Artemisia brachyloba*)等。

## 1.2 样地设置与群落调查

根据塞罕坝自然保护区 2012 年森林资源二类调查和 2012 年航片数据,于 2014 年 7—8 月选取天然植被斑块进行群落调查。考虑研究区植被类型、斑块大小、形状、空间广布性等,共调查了 38 个典型植物群落斑块(斑块面积介于 2.18—74.06 hm<sup>2</sup>),其中包括 12 个草本、11 个灌木林和 15 个天然林斑块<sup>[17]</sup>。

采取分层随机取样的方法,按照斑块大小设置不同数量的草本调查样方数(3—8 个),样方间隔至少为 50 m。样方大小为 1 m×1 m。在研究区共调查了 184 个草本样方,其中包括天然林斑块中的 62 个、灌木林中的 47 个和草地中的 75 个。记录每个样方的海拔、坡度、坡向、坐标、植被类型及草本的物种名、多度、平均高度和最大高度。

## 1.3 功能群划分

根据光合作用的不同途径,将草本植物划分为 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 功能群<sup>[18-19]</sup>。分别统计每个样方中 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 草本的物种数,记为 S<sub>C3</sub> 和 S<sub>C4</sub>,总物种数记为 S。

## 1.4 景观因子选取

本文选取景观指数和毗邻斑块植被构成作为景观因子。考虑到斑块面积、斑块形状、斑块间隔离度是景观破碎化的基本量化指标<sup>[20]</sup>,对植物物种丰富度会产生影响<sup>[21]</sup>,因此选择的景观指数包括斑块面积(A<sub>i</sub>/hm<sup>2</sup>)、形状指数(S<sub>i</sub>)、隔离度指数(I<sub>so</sub>);毗邻斑块植被构成会影响生境内的植物物种多样性<sup>[22]</sup>,因此选取 500 m 缓冲区内草地比例(G<sub>500</sub>)、森林比例(F<sub>500</sub>)反映毗邻斑块的植被构成。其中,隔离度指数通过目标斑块与相同类型斑块的最近距离(m)决定<sup>[23]</sup>,500 m 缓冲区内草地和森林比例的计算在 ArcGis10.1 中进行。计算公式如下:

$$S_i = \frac{0.25P_i}{\sqrt{a_i}} \quad (1)$$

$$F_{500} = \frac{b_j}{B_j} \quad (2)$$

$$G_{500} = \frac{b_n}{B_n} \quad (3)$$

式中: $a_i$ 代表第  $i$  个斑块的面积(m<sup>2</sup>); $P_i$ 代表第  $i$  个斑块的周长(m); $b_j$ 代表斑块  $j$  的 500 m 缓冲区内森林分布面积; $B_j$ 代表斑块  $j$  的 500 m 缓冲区总面积; $b_n$ 代表斑块  $n$  的 500 m 缓冲区内草地分布面积; $B_n$ 代表斑块  $n$  的 500 m 缓冲区总面积。

## 1.5 结构方程模型构建

结构方程模型是基于变量协方差矩阵分析多变量数据之间关系的综合性数据统计与分析方法<sup>[24]</sup>。结构方程模型根据研究者的先验知识预先设定系统内因子间的依赖关系,能够判别各因子之间的关系强度,而且能对整体模型进行拟合和判断<sup>[25]</sup>。本文选取的测量变量包括斑块面积、形状指数、隔离度指数以及各目标斑块 500 m 缓冲区内森林比例与草地比例。斑块面积除了会影响物种丰富度外,还对形状指数和隔离度指数产生影响,基于此,我们构建了初始概念模型(图 1),结构方程模型的拟合通过 Amos 21.0 软件实现。

为满足结构方程模型对变量间关系的线性要求,所有数据用公式  $Y = \log(Y+1)$  进行对数转换。

## 2 结果

### 2.1 物种组成

塞罕坝自然保护区共有草本植物 507 种,其中优势科包括菊科(Asteraceae)、禾本科(Gramineae)、豆科

(Leguminosae)、莎草科(Cyperaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)、唇形科(Labiatae)和石竹科(Caryophyllaceae);优势属包括苔草属(*Carex*)、委陵菜属(*Potentilla*)、蒿属(*Artemisia*)、蓼属(*Polygonum*)、早熟禾属(*Poa*)、风毛菊属(*Saussurea*)和野豌豆属(*Vicia*)<sup>[26]</sup>。在本研究区所调查的38个植被斑块中,共调查草本物种299种,分属165属和44科(包含了研究区全部的优势物种、优势科和优势属)。其中C<sub>3</sub>草本物种数较多(245种),占到了总物种数的81.9%;C<sub>4</sub>草本物种较少(54种),占到了总物种数的18.1%。在科、属的分配中,C<sub>4</sub>草本包含的科、属数也较少,仅占到了总科、属数的6.8%和14.5%,主要有禾本科、莎草科、藜科(Chenopodiaceae)及针茅属(*Stipa*)、早熟禾属、鹅观草属(*Roegneria*)、苔草属、藜属(*Chenopodium*)等少数属。

## 2.2 景观破碎化特征

斑块面积直接反映斑块的属性特征<sup>[27]</sup>,所调查的38个斑块面积介于2.18—74.06 hm<sup>2</sup>,平均斑块面积为16.32 hm<sup>2</sup>(表1)。从斑块面积的等级分布来看(图2),面积最大的两个斑块超过50 hm<sup>2</sup>,小面积斑块数量居多,面积小于20 hm<sup>2</sup>的斑块有28个,占总数的73%。斑块形状指数表征斑块边界的复杂程度,当形状指数等于1时,斑块是正方形,形状指数越大表示斑块的形状越不规则,形状指数越小表示斑块的形状越平滑<sup>[28-29]</sup>,本次调查的斑块形状指数在1.29—4.12之间,平均值是2.17(表1),可见大部分斑块形状呈现复杂的不规则特征。隔离度指数表示斑块间隔离程度的大小,所调查斑块间的隔离度范围是33.51—327.65(表1)。草地比例和森林比例表示所分析斑块500 m缓冲区内的草地和森林面积构成。毗邻斑块的草地和森林比例分别在4.20%—64.95%和35.05%—95.80%之间(表1)。

表1 斑块特征基本统计量

Table 1 Basic statistics for patch characteristics

斑块特征 Patch characteristics	均值±标准误 Mean±SE (n=38)	中位数 Median	最大值 Maximum	最小值 Minimum	方差 SD
斑块面积/hm <sup>2</sup> Patch area	16.3±2.61	10.76	74.06	2.18	259.02
形状指数 Shape index	2.17±0.11	1.95	4.12	1.29	0.42
隔离度指数 Isolation index	152.55±11.17	148.82	327.65	33.51	4741.24
草地比例 Grassland proportion	0.26±0.28	0.20	0.65	0.04	0.17
森林比例 Forest proportion	0.75±0.03	0.80	0.96	0.35	0.17

## 2.3 结构方程模型

结构方程模型对于C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本及总物种丰富度有着较好的拟合度( $\chi^2 \geq 2.769$ ,  $d.f. = 5$ ,  $P \leq 0.736$ ;

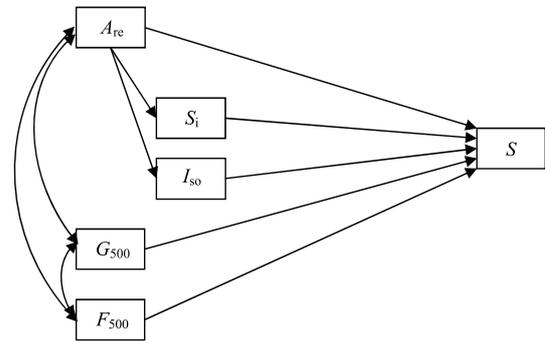


图1 景观因子与草本物种丰富度关系的结构方程初始模型

Fig.1 General structural equation model depicting relationships between landscape factors and herbaceous species richness

箭头指示的方向表示各变量间的制约关系;A<sub>re</sub>:斑块面积 Patch area;S<sub>i</sub>:形状指数 Shape index;I<sub>so</sub>:隔离度指数 Isolation index;G<sub>500</sub>:500 m缓冲区内的草地比例 Percentage of grassland in a 500 m buffer;F<sub>500</sub>:500 m缓冲区内的森林比例 Percentage of forest in a 500 m buffer

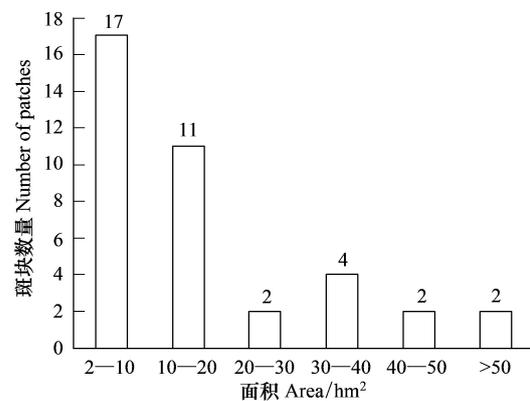


图2 斑块面积等级分布图

Fig.2 Distribution of patch area levels

$RMSEA < 0.01$ ),意味着三者和景观因子间存在较强的相互关系,景观因子与总物种、 $C_3$ 和  $C_4$ 草本物种丰富度拟合的  $R^2$  分别是 0.91、0.95 和 0.78(图 3)。

$C_3$ 、 $C_4$ 草本及总物种丰富度与景观因子的结构方程模型总标准化系数介于-0.6—1.0(表 2)。与其它变量相比,斑块面积与  $C_3$ 、 $C_4$ 草本及总物种丰富度的标准化系数最大,且标准化系数  $C_3$ 高于  $C_4$ 草本;毗邻斑块植被构成(森林比例、草地比例)与  $C_3$ 、 $C_4$ 草本及总物种丰富度的标准化系数其次;形状指数、隔离度指数与  $C_3$ 、 $C_4$ 草本及总物种丰富度的标准化系数最小;且形状指数、隔离度指数、毗邻斑块植被构成与  $C_4$ 草本的标准化系数高于  $C_3$ 草本。

斑块面积对  $C_3$ 、 $C_4$ 草本及总物种丰富度影响显著( $P < 0.001$ )(图 3)。同时,斑块面积对隔离度指数也有显著影响( $P < 0.001$ ),而对形状指数的作用相对较弱( $P < 0.05$ )。森林比例、草地比例间存在很大的相关性( $P < 0.001$ ),对  $C_4$ 草本、总物种、 $C_3$ 草本物种丰富度均具有显著影响( $P < 0.05$ ),但影响程度依次减弱。

表 2 结构方程模型的总标准化效应

Table 2 Total standardized effects of structural equation models

功能群 Functional group	斑块面积 Patch area( $A_{re}$ )	形状指数 Shape index( $S_i$ )	隔离度指数 Isolation index( $I_{so}$ )	草地比例 Grassland proportion( $G_{500}$ )	森林比例 Forest proportion( $F_{500}$ )
总物种丰富度( $S_T$ ) Total species richness	0.94	0.08	0.00	0.42	-0.44
$C_3$ 草本物种丰富度( $S_{C3}$ ) $C_3$ herbs species richness	0.98	0.05	-0.01	0.38	-0.39
$C_4$ 草本物种丰富度( $S_{C4}$ ) $C_4$ herbs species richness	0.83	0.13	0.01	0.48	-0.51

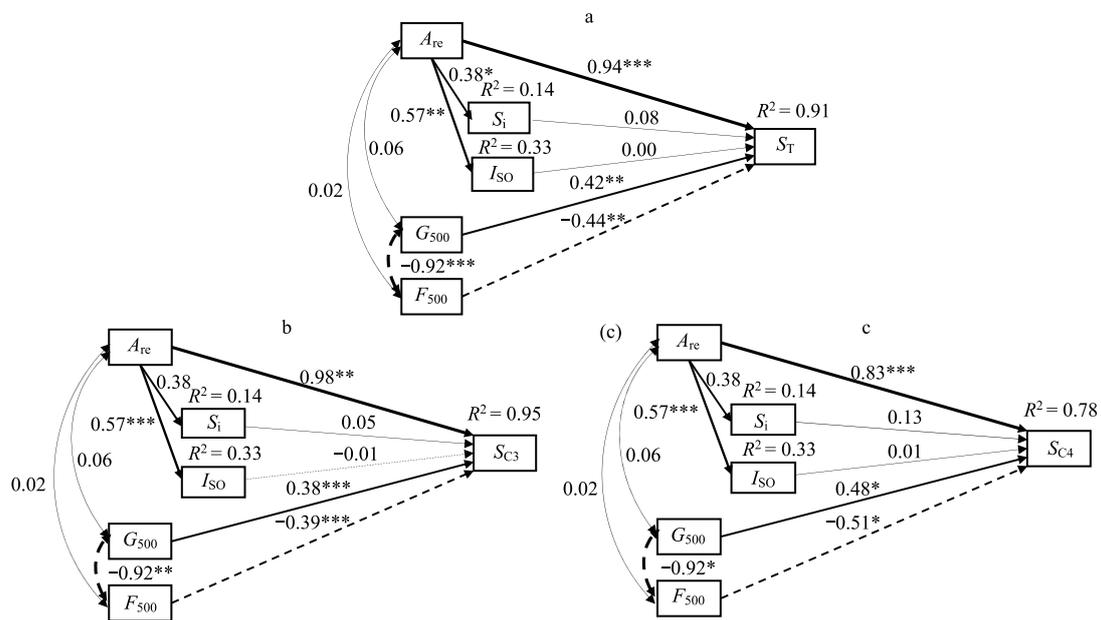


图 3 总草本(a)、 $C_3$ (b)和  $C_4$ (c)物种丰富度与景观因子的结构方程模型

Fig.3 Structural equation model for total (a),  $C_3$ (b) and  $C_4$ (c) herbs species richness and landscape factors

箭头相邻的值是标准化系数; \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ ;箭头宽度与标准化系数成正比;黑色线表示显著关系,灰色线表示不显著;实线表示正相关,虚线表示负相关;代码含义见图 1。

### 3 讨论

在本研究区  $C_3$ 草本的物种数及其所属的科、属都显著多于  $C_4$ 草本,这与大多数地区的草本物种分布相

同<sup>[30-31]</sup>。C<sub>4</sub>植物有较强的抗逆性,对热、干旱和盐环境的适应能力比C<sub>3</sub>植物强<sup>[32]</sup>,因此在不适宜C<sub>3</sub>草本植物分布的极端环境区域分布较多<sup>[33]</sup>。在本研究区,C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本植物分布格局的差异主要受斑块面积和毗邻斑块植被构成等景观因子的影响。

### 3.1 斑块面积对草本物种丰富度的影响

C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本及总物种丰富度在斑块尺度主要受斑块面积的影响,而受形状指数、隔离度指数影响较小,且斑块面积对C<sub>3</sub>草本的影响最显著,该结果与其他学者的研究结论相似<sup>[27, 34-36]</sup>。生境的形状及斑块间隔离度特征主要对动物的迁移、木本植物的定居影响较大<sup>[37-38]</sup>,而对种子小、扩散能力强的草本物种的传播影响有限,因此草本物种丰富度几乎不受斑块形状和隔离度的影响。

种-面积关系理论认为面积大的岛屿或斑块具有较高的连通性和高的生境异质性,这些特征促进了物种扩散,降低了物种灭绝风险,因而面积大的岛屿具有较高的物种丰富度<sup>[39]</sup>。但也有学者认为,草本植物在相对大的取样尺度(0.1—4.8 hm<sup>2</sup>),物种丰富度和取样面积之间存在显著的正相关关系,而在小的样地尺度(0.25 m<sup>2</sup>),面积效应并不明显<sup>[40]</sup>。本研究调查斑块面积介于2.18—74.06 hm<sup>2</sup>之间,进一步验证了在大的取样尺度草本植物物种丰富度与斑块面积的正相关关系。C<sub>3</sub>植物与C<sub>4</sub>植物生理生态差异显著,相对于C<sub>3</sub>草本物种,C<sub>4</sub>物种具有高的水分、养分利用效率<sup>[28]</sup>及对温度变化等的适应能力<sup>[41]</sup>,可以说其更能适应干燥及土壤贫瘠的环境,抗逆性较强<sup>[30, 42]</sup>。因而当景观破碎化引起斑块面积变小而引起植物生境质量发生严重退化时,C<sub>4</sub>植物的适应性更强,物种数变化较C<sub>3</sub>植物要小。因此,景观因子对C<sub>3</sub>功能群物种丰富度影响更显著。

### 3.2 毗邻斑块植被构成对草本物种丰富度的影响

毗邻生境类型对植物群落结构和物种多样性有一定的影响<sup>[43]</sup>。如毗邻非天然生境能显著降低植物物种多样性,而受干扰小的天然森林生境能一定程度上提高附近草地的物种多样性<sup>[22, 44]</sup>。也有研究表明,干旱地区草地物种多样性主要受毗邻草地的影响,而受毗邻森林的影响有限<sup>[43]</sup>。本研究表明,毗邻草地生境比例的增加能显著提高草本植物物种丰富度,而森林比例的增加起到了相反的作用。此研究结果可由物种库效应(species pool effect)进行解释<sup>[43]</sup>。毗邻生境可提供局域植物群落的物种来源。毗邻生境包含的物种库越大,扩散到目标斑块的物种数就会越多,局域种群灭绝的风险也会越小,目标斑块物种多样性增加。相反,毗邻生境包含的物种库越小,扩散到目标斑块的物种数就会越少,局域种群灭绝的风险也会增加,目标斑块物种多样性下降。在研究区,森林受人为干扰严重,且包括大面积的人工林,林下草本物种数较少;另一方面,高大的森林也会降低草本物种种子扩散到毗邻目标斑块的概率,导致目标斑块草本物种多样性降低。而毗邻草地比例高的斑块,种子库较丰富,容易扩散到目标斑块,能够增加目标斑块C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本的物种丰富度。因此,C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本的物种丰富度与草地比例正相关,而与森林比例负相关。与草地的高温、高干燥度相比,森林内部温度相对较低、土壤水分条件相对较好,C<sub>3</sub>植物适应能力更强<sup>[45]</sup>,因此森林比例对C<sub>4</sub>草本物种丰富度的负面影响程度较C<sub>3</sub>草本更大(图3)。

本研究区C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本物种丰富度随着毗邻斑块草地比例的增加而增大,随着森林比例的增加而减小,除了受两类功能群植物生理生态差异的影响外,还可能与研究尺度<sup>[17]</sup>、空间数量效应(spatial mass effect)<sup>[44]</sup>等有关。如何在景观破碎化过程中增强C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物的适应性,并制定相应的保护机制应成为今后研究的重点。

## 4 结论

在研究区,C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本植物主要受景观因子中斑块面积和毗邻斑块植被构成的影响,而受形状指数、隔离度指数等的影响较小。斑块面积、草地比例与C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本物种丰富度正相关,而森林比例与C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本物种丰富度负相关。在破碎化景观保存大的天然植被斑块及提高毗邻斑块草地比例是保护关键C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>草本植物物种的有效途径。

### 参考文献(References):

[1] 孙震. 景观破碎化对生物多样性的影响机制探究. 环境与可持续发展, 2014, 39(5): 36-38.

- [ 2 ] Fahrig L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2003, 34(1): 487-515.
- [ 3 ] 杨芳, 贺达汉. 生境破碎化对生物多样性的影响. *生态科学*, 2006, 25(6): 564-567.
- [ 4 ] Haila Y. A conceptual genealogy of fragmentation research; from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 2002, 12(2): 321-334.
- [ 5 ] Houlihan J E, Keddy P A, Makkay K, Findlay C S. The effects of adjacent land use on wetland species richness and community composition. *Wetlands*, 2006, 26(1): 79-96.
- [ 6 ] Matlack G R. Plant species migration in a mixed - history forest landscape in Eastern North America. *Ecology*, 1994, 75(5): 1491-1502.
- [ 7 ] Zhang Z D, Zang R G. Relationship between species richness of plant functional groups and landscape patterns in a tropical forest of Hainan island, China. *Journal of Tropical Forest Science*, 2011, 23(3): 289-298.
- [ 8 ] 傅伯杰, 陈利顶. 景观多样性的类型及其生态意义. *地理学报*, 1996, 51(5): 454-462.
- [ 9 ] Marini L, Bruun H H, Heikkinen R K, Helm A, Honnay O, Krauss J, Kühn I, Lindborg R, Pärtel M, Bommarco R. Traits related to species persistence and dispersal explain changes in plant communities subjected to habitat loss. *Diversity and Distributions*, 2012, 18(9): 898-908.
- [ 10 ] Masek J G, Huang C Q, Wolfe R, Cohen W, Hall F, Kutler J, Nelson P. North American forest disturbance mapped from a decadal Landsat record. *Remote Sensing of Environment*, 2008, 112(6): 2914-2926.
- [ 11 ] Perelman S B, León R J C, Oesterheld M. Cross-scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology*, 2001, 89(4): 562-577.
- [ 12 ] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I C, Coffin D P. Productivity patterns of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> functional types in the U.S. great plains. *Ecology*, 1997, 78(3): 722-731.
- [ 13 ] Yan D, de Beurs K M. Mapping the distributions of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses in the mixed-grass prairies of southwest Oklahoma using the random forest classification algorithm. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2016, 47: 125-138.
- [ 14 ] Barry W, Bowman D M J S. Postcards from the past: charting the landscape-scale conversion of tropical Australian savanna to closed forest during the 20th century. *Landscape Ecology*, 2006, 21(8): 1253-1266.
- [ 15 ] Juárez-Escario A, Conesa J A, Solé-Senan X O. Identifying alien plants linkages between irrigated orchards and adjacent riparian habitats from a trait-based approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 225: 173-183.
- [ 16 ] 秦朋遥, 杨会娟, 蒋凤玲, 张树彬, 田晓敏, 黄选瑞, 张志东. 河北省塞罕坝保护区天然植物群落数量分类. *应用生态学报*, 2016, 27(5): 1383-1392.
- [ 17 ] 田晓敏, 闫海霞, 袁业, 葛兆轩, 黄选瑞, 张志东. 塞罕坝自然保护区物种丰富度对植被景观破碎化的响应及其空间尺度差异. *林业科学*, 2016, 52(12): 13-21.
- [ 18 ] 楠胡, 范玉龙, 丁圣彦, 廖秉华. 陆地生态系统植物功能群研究进展. *生态学报*, 2008, 28(7): 3302-3311.
- [ 19 ] 王国杰, 汪诗平, 郝彦宾, 蔡学彩. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响. *生态学报*, 2005, 25(7): 1649-1656.
- [ 20 ] 武晶, 刘志民. 生境破碎化对生物多样性的影响研究综述. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1946-1952.
- [ 21 ] Valdés A, Lenoir J, Gallet-Moron E, Andrieu E, Brunet J, Chabrierie O, Closset-Kopp D, Cousins S A O, Deconchat M, de Frenne P, de Smedt P, Diekmann M, Hansen K, Hermy M, Kolb A, Liira J, Lindgren J, Naaf T, Paal T, Prokofieva I, Scherer-Lorenzen M, Wulf M, Verheyen K, Decocq G. The contribution of patch-scale conditions is greater than that of macroclimate in explaining local plant diversity in fragmented forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(9): 1094-1105.
- [ 22 ] Kormann U, Rösch V, Batúry P, Tschamtko T, Orei K M, Samu F, Scherber C. Local and landscape management drive trait - mediated biodiversity of nine taxa on small grassland fragments. *Diversity and Distributions*, 2015, 21(10): 1204-1217.
- [ 23 ] Metzger J P. Tree functional group richness and landscape structure in a Brazilian tropical fragmented landscape. *Ecological Applications*, 2000, 10(4): 1147-1161.
- [ 24 ] 王惠文, 张瑛. 结构方程模型的预测建模方法. *北京航空航天大学学报*, 2007, 33(4): 477-480.
- [ 25 ] 王酉石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 337-344.
- [ 26 ] 黄金祥, 李信, 钱进源. 塞罕坝植物志. 北京: 中国科学技术出版社, 1996.
- [ 27 ] 施建敏, 马克明, 赵景柱, 王继丰. 三江平原残存湿地斑块特征及其对物种多样性的影响. *生态学报*, 2010, 30(24): 6683-6690.
- [ 28 ] 邬建国. 景观生态学——概念与理论. *生态学杂志*, 2000, 19(1): 42-52.
- [ 29 ] 刘灿然, 马克平, 周文能, 张新生. 生物群落多样性的测度方法Ⅳ刀切法和自助法在生物多样性测度研究中的应用. *生物多样性*, 1997, 5(1): 61-66.
- [ 30 ] 韩梅, 杨利民, 张永刚, 周广胜. 中国东北样带羊草群落 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物功能群生物量及其对环境变化的响应. *生态学报*, 2006, 26(6): 1825-1832.

- [31] 殷立娟, 王萍. 中国东北草原植物中的  $C_3$  和  $C_4$  光合作用途径. 生态学报, 1997, 17(2): 113-123.
- [32] Morgan J A, LeCain D R, Pendall E, Blumenthal D M, Kimball B A, Carrillo Y, Williams D G, Heisler-White J, Dijkstra F A, West M.  $C_4$  grasses prosper as carbon dioxide eliminates desiccation in warmed semi-arid grassland. *Nature*, 2011, 476(7359): 202-205.
- [33] 李明财, 易现峰, 张晓爱, 李来兴. 青海高原高寒地区  $C_4$  植物名录. 西北植物学报, 2005, 25(5): 1046-1050.
- [34] Stiles A, Scheiner S M. A multi-scale analysis of fragmentation effects on remnant plant species richness in Phoenix, Arizona. *Journal of Biogeography*, 2010, 37(9): 1721-1729.
- [35] 周华锋, 傅伯杰. 景观生态结构与生物多样性保护. 地理科学, 1998, 18(5): 472-478.
- [36] Forman R T T. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, 1995, 10(3): 133-142.
- [37] McGarigal K, Marks B J. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Portland, OR: United States Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 1995.
- [38] 武正军, 李义明. 生境破碎化对动物种群存活的影响. 生态学报, 2003, 23(11): 2424-2435.
- [39] Fischer J, Lindenmayer D B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(3): 265-280.
- [40] Reitalu T, Purschke O, Johansson L J, Hall K, Sykes M T, Prentice H C. Responses of grassland species richness to local and landscape factors depend on spatial scale and habitat specialization. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(1): 41-51.
- [41] Muller B, Pantin F, Génard M, Turc O, Freixes S, Piques M, Gibon Y. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(6): 1715-1729.
- [42] Wertin T M, Reed S C, Belnap J.  $C_3$  and  $C_4$  plant responses to increased temperatures and altered monsoonal precipitation in a cool desert on the Colorado Plateau, USA. *Oecologia*, 2015, 177(4): 997-1013.
- [43] Janišová M, Michalcová D, Bacaro G, Ghisla A. Landscape effects on diversity of semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 182: 47-58.
- [44] Mathar W P, Kämpf I, Kleinebecker T, Kuzmin I, Tolstikov A, Tupitsin S, Hölzel N. Floristic diversity of meadow steppes in the Western Siberian Plain; effects of abiotic site conditions, management and landscape structure. *Biodiversity and Conservation*, 2016, 25(12): 2361-2379.
- [45] Okuda T, Arvher S, Detling J. Floristic diversity of  $C_3$  and  $C_4$  graminoids in relation to the grazing/landscape location in short-grass steppe. *Hikobia*, 1994, 11: 553-560.