

DOI: 10.5846/stxb201712272334

赵鹏, 屈建军, 徐先英, 唐进年, 韩庆杰, 谢胜波, 王涛, 赖俊华. 长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系. 生态学报, 2019, 39(3): - .

Zhao P, Qu J J, Xu X Y, Tang J N, Han Q J, Xie S B, Wang T, Lai J H. Study on the characteristics of sandy alpine grasslands and its relationship between plant distribution and microtopography in the source regions of Yangtze River. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系

赵 鹏^{1,2,3,4}, 屈建军^{1,3,*}, 徐先英², 唐进年², 韩庆杰^{1,3}, 谢胜波^{1,3}, 王 涛^{1,3}, 赖俊华^{1,3}

1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 沙漠与沙漠化重点实验室, 兰州 730010

2 甘肃省治沙研究所, 荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室培育基地, 兰州 730070

3 中国科学院西北生态环境资源研究院, 敦煌戈壁荒漠与环境研究站, 敦煌 736200

4 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 草地沙化与植物群落演替关系对高寒草地生态系统功能和结构的维持具有重要的意义。以长江源区七渡口沙化高寒草地为研究对象, 基于野外植物群落物种组成及地形因子调查数据, 运用数量分类与排序等方法, 探究了沙化高寒草地植物群落特征及其与微地形环境因子的关系。结果表明: 60 个调查样方中出现 29 个植物种, 隶属 16 科, 27 属。赖草、细叶亚菊、绳虫实等植物种的出现指示高寒草地沙化处于进展之中, 植被群落向旱生方向演替。物种标准频度分布在不同微地形表现各异, 总体上优势种比例低于稀有种, 植被群落处于高度演替阶段。TWINSpan 将沙化高寒草地划分为 7 个群丛类型: I 赖草+阿尔泰狗娃花+牛耳风毛菊 *Leymus secalinus*+*Heteropappus altaicus*+*Saussurea woodiana*, II 赖草+喜马拉雅嵩草+绳虫实 *Leymus secalinus*+*Kobresia royleana*+*Corispermum declinatum*, III 赖草+披碱草+细叶亚菊 *Leymus secalinus*+*Elymus dahuricus*+*Ajania tenuifolia*, IV 赖草+高山野决明 *Leymus secalinus*+*Thermopsis alpina*, V 老芒麦+早熟禾 *Elymus sibiricus*+*Poa annua*, VI 老芒麦+披碱草 *Elymus sibiricus*+*Elymus dahuricus*, VII 绳虫实 *Corispermum declinatum*。7 个群丛在 DCA 排序图上的分布呈现一定的规律性。CCA 排序结果表明, 坡度和坡向是沙化高寒草地物种分布的微地貌主导因子。

关键词: 长江源区; 沙化; 高寒草地; 群落特征; 微地貌

Study on the characteristics of sandy alpine grasslands and its relationship between plant distribution and microtopography in the source regions of Yangtze River

ZHAO Peng^{1,2,3,4}, QU Jianjun^{1,3,*}, XU Xianying², TANG Jinnian², HAN Qingjie^{1,3}, XIE Shengbo^{1,3}, WANG Tao^{1,3}, LAI Junhua^{1,3}

1 Key Laboratory of Desert and Desertification, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese academy of science, Lanzhou 730010, China

2 State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, China

3 Dunhuang Gobi and Ecology and Environment Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese academy of science,

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFC0504804); 林业公益性行业科研专项经费 (201504401); 国家科技支撑计划 (2012BAD16B0203); 中国科学院青年创新促进会人才基金 (2018459); 中国博士后科学基金项目 (2014M560817, 2015T81069); 兰新高铁特大风区风沙灾害防治技术 (HHS-TSS-ST-1504); 甘肃省青年科学基金 (1606RJYA311)

收稿日期: 2017-12-27; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qujianj@lzb.ac.cn

Dunhuang 736200, China

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Sandy alpine grasslands are an important community type in source regions of the Yangtze and Yellow rivers, which affect the progress and reversal of desertification. Our objective was to determine sandy alpine grassland characteristics and the relationship between plant distribution and microtopography. Typical sandy alpine grassland distributed in hilly sloped lands, floodplains, foothills, and gully areas were selected as four sampling locations and sampled using four sampling lines for a total of 60 samples. Analyses were performed by using winTwin 2.3, Canoco 5.0, and Excel 2013 software. The species composition of the investigated community was simple, with 29 species grouped into 27 genera and 16 families. The occurrence of *Leymus secalinus*, *Heteropappus altaicus*, and *Corispermum declinatum* indicated that desertification of alpine grassland is in progress, and the vegetation community was successional to the direction of xeric. Species standard frequency distribution varied with different microtopography, the proportion of dominant species was generally lower than that of rare species, and the vegetation community was in a highly successional stage. We identified seven associations through TWINSpan: Ass I. *L. secalinus* + *H. altaicus* + *Saussurea woodiana*, Ass II. *L. secalinus* + *Kobresia royleana* + *C. declinatum*, Ass III. *L. secalinus* + *Elymus dahuricus* + *Ajania tenuifolia*, Ass IV. *L. secalinus* + *Thermopsis alpine*, Ass V. *E. sibiricus* + *Poa annua*, Ass VI. *Elymus sibiricus* + *E. dahuricus*, Ass VII. *C. declinatum*. The distribution of the seven associations in the DCA ordination graph showed certain regularity. The results of the CCA ordination reflected that slope and aspect are the dominant factors among microtopography in the species distribution of sandy alpine grassland.

Key Words: source of the Yangtze River; sandy; alpine grassland; community characteristics; microtopography

青藏高原占我国国土面积的四分之一,平均海拔在 4000 m 以上,属于典型的高寒区。由于受地理位置、地形地貌、气候特征以及土壤类型等因素影响,青藏高原是我国乃至世界上高海拔地区生物多样性的重点区域之一。高寒草地占全国草地总面积的 38%,地带性草地由东南向西北依次为高寒草甸—高寒草甸草原—高寒荒漠草原—高寒荒漠更替分布。受全球气候变化和人类活动影响,近几十年来青藏高原已成为沙漠化发生发展的重点区域^[1-3]。2010 年风蚀退化土地面积 374785 km²,占高原总面积的 15%^[4]。沙化造成高寒草地持续退化和生产力不断下降,严重威胁着青藏高原的生态安全,引起各方的高度关注^[5-6]。

沙化草地的土壤和植被退化相互作用,并具有负反馈效应^[7]。随着沙漠化的发展,草地的植被盖度、高度、地上地下生物量和凋落物量急剧下降,物种丰富度、多样性指数、均匀度指数和植物密度呈波动式下降。多年生优良牧草在群落中的作用下降,一年生杂类草在群落中的作用增强,草地由多年生禾本科植物占优势的群落向一年生禾本科、藜科杂类草为优势种的群落演替^[8]。土壤粗化、松散度增加、有机质和养分含量降低,生境异质性增大,灌丛化明显,群落结构趋于简单化^[9]。气候、土壤一定的小尺度条件下,地形要素(坡度、坡向、坡位)通过对光照、积温、土壤水分、养分的再分配间接影响植物生长动态及物种分布^[10-11]。草原区微地貌变化对生境异质性的控制作用明显^[12]。沙丘形态造成其不同部位风沙活动及土壤水分、pH 值和全盐含量的差异是抛物线形沙丘和白刺灌丛沙丘上植物群落相异的重要影响因素。沙丘固定导致丘间低地植物种间关系更加紧密^[13]。沙质地表基质的流动性和风沙活动通过重塑微地貌形态进而影响着沙地植被的演替^[14]。江河源区自然地理条件独特,以往针对沙化草地群落特征及其与微地形因子关系的研究尚未见报道。为此,本文以长江源区七渡口沙化高寒草地为研究对象,通过植物—土壤系统及地貌因子野外调查与室内分析,运用数量生态学方法,研究沙化草地的群落特征及其与微地形因子的关系,以期揭示沙化高寒草地演替规律及其地形驱动机制,为沙化草地恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

三江源生态保护与建设工程实施以来,区域生态环境发生了明显的改善,草地退化趋势基本得到控制。但黄河源和长江源草地退化形势依然比较严峻,其中玛多县、曲麻莱县等草地退化最明显^[15]。曲麻莱县位于青海省西南部,是我国南北两大水系的主要水源涵养地。县域内平均海拔 4500 m 以上,年均气温 -3.3°C ,年均降水量 380—470 mm,属高寒大陆性气候。曲麻莱县沙化危害严重,高寒草地退化明显,依托青海省林业厅沙化土地治理试验示范项目,2016 年在七渡口高寒草地沙化区域进行了工程+生物综合恢复试验:依据试验区风沙活动规律,铺设 HDPE 沙障固定流沙,春季在沙障区播撒早熟禾(*Poa annua*)、老芒麦(*Elymus sibiricus*)、披碱草(*Elymus dahuricus*),以期人工恢复沙化草地,遏制高寒草地沙化的趋势。试验示范区位于曲麻河乡昂拉村境内的长江通天河七渡口,距曲麻河乡政府所在地 37 km,属于三江源国家级自然保护区索加—楚玛尔河野生动物核心区,草地类型以针茅草原和高寒草甸为主,优势种为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、青海固沙草(*Orinus kokonorica*),伴生种有二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、早熟禾、苔草(*Carex tristachya*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)^[16]。地貌类型以冰川地貌、高山地貌、高原丘陵地貌为主,其间有强烈侵蚀中山地貌、高原低山丘陵地貌、河谷地貌。主要土壤类型有高山寒漠土、高山草甸土、高山草原土、山地草甸土、栗钙土、灰褐土、沼泽土、风沙土等类型,以高山草甸土分布最多。草原、草甸、灌丛等退化后形成的大面积裸地和“秃斑地”。土壤解冻期 4 月下旬,5 月初,9 月中下旬封冻,无冻期 144 d。

1.2 试验设计

在沙化草地典型微地貌缓坡地、河漫滩、山麓地、沟谷地分别设置 1 个样地(表 1),采用样线和样方相结合的方法进行植被群落调查,每个典型微地貌区样地设置 3 条重复样线,样线长度根据微地貌单元大小确定,每条样线隔 5 m 设置 1 m $\times$ 1 m 样方,共调查 60 个样方,记录样方内植物的种类组成、高度、多度、盖度,各样线上取其重复样方相关参数的算术平均值进行计算分析。现场用罗盘记录样地坡度、坡向、坡位等微地貌因子,同时采用 GPS 全球定位系统测定样地的经纬度及海拔。

表 1 调查样地基本情况

Table 1 General conditions of sampling transects

项目 Items	东经 East Longitude	北纬 North Latitude	海拔 Altitude/m	地貌 Terrain
样地 1 Site 1	94°52'37"	34°42'28"	4256	缓坡地
样地 2 Site 2	94°52'30"	34°42'18"	4220	河漫滩
样地 3 Site 3	94°52'48"	34°42'18"	4237	山麓地
样地 4 Site 4	94°52'58"	34°42'21"	4289	沟谷地

1.3 数据处理

在样带尺度上采用重要值(importance value, IV)作为各种植物在群落中的优势度指标,表示不同植物在群落中的功能地位,具体计算公式为:灌草重要值=(相对密度+相对频度+相对盖度)/3,各样带重要值分别为调查样方的均值。频度界定为样带内植物种出现的样方数/总样方数,仅出现于 1 个或 2 个样方的种界定为稀有种。参考丹麦学者 C.Raunkiaer 的研究方法绘制物种标准频度分布图,依次将标准频度在 1%—20% 的物种归入 A 级,21%—40% 者归入 B 级,41%—60% 者为 C 级,61%—80% 者为 D 级,81%—100% 者为 E 级^[17]。

地形因子包括海拔、坡度、坡向和坡位,建立 60 $\times$ 4 的样方环境因子矩阵。坡位赋值方法为:1 代表河谷平滩;2 代表下坡位;3 代表中坡位;4 代表上坡位;坡向赋值方法为:1—8 分别代表北坡、东北坡、东坡、东南坡、

南坡、西南坡、西坡和西北坡。坡度直接用罗盘测定。

采用双向指示种分析 (Two-way indicator species analysis, TWINSpan) 对沙化草地群落进行群丛类型划分, 分类软件采用 WinTWINS 2.3。DCA 及 CCA 排序分析采用国际标准生态学软件 Canoco 5, 排序分析方法如下: 先对物种重要值一样方数据进行除趋势对应分析 (Detrend Correspondence Analysis, DCA), 根据 DCA 排序轴的梯度长度选择适宜的排序方法。一般排序轴梯度长度 < 3 时, 宜采用线性模型排序; 梯度长度 > 4 时, 宜采用单峰模型排序; 梯度长度介于 3 和 4 之间, 两种模型都适合。排序前对所有环境因子进行 RDA 筛选, 若某环境因子的变异膨胀因子 (Inflation factor) > 20, 表明与其他环境因子有多重共线性, 对模型的贡献很小可以舍去。

2 结果

2.1 植物群落特征

60 个调查样方中出现 29 个植物种, 隶属 16 科, 27 属, 其中以禾本科丰富度最高为 5 个种, 菊科、玄参科各 3 个种, 藜科、蓼科、十字花科、毛茛科、罂粟科各 2 个种, 豆科、忍冬科、紫草科、唇形科、莎草科、蔷薇科、百合科、大戟科各 1 种。不同微地形沙化草地物种组成各异, 整体上群落结构简单, 根据物种重要值群落命名规则, 缓坡地、河漫滩、山麓地、沟谷地群丛类型分别是赖草+绳虫实+披碱草, 赖草+披碱草+细叶亚菊, 赖草+披碱草+肉果草, 赖草+早熟禾+绳虫实 (表 2)。赖草是不同地形沙化草地群落的优势种, 缓坡地包含植物种最多为 18, 山麓地最少为 14 种。

表 2 不同地形沙化高寒草地物种重要值

Table 2 Species important values of sandy alpine grassland in different terrains

物种名称 Species names	科 Family	微地貌类型 microgeomorphic type			
		缓坡地 Hilly sloppy lands	河漫滩 Floodplain	山麓地 Foothill	沟谷地 Gully area
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	禾本科 Poaceae	31.27	50.62	43.36	44.20
燕麦 <i>Avena sativa</i>	禾本科 Poaceae	1.39	—	—	—
老芒麦 <i>Elymus sibiricus</i>	禾本科 Poaceae	10.94	0.37	—	6.41
披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	禾本科 Poaceae	8.56	13.99	10.44	4.09
早熟禾 <i>Poa annua</i>	禾本科 Poaceae	0.68	—	—	8.47
牛耳风毛菊 <i>Saussurea woodiana</i>	菊科 Compositae	4.68	3.00	5.70	1.36
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科 Compositae	3.48	1.59	—	2.66
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	菊科 Compositae	0.24	6.35	4.07	0.65
短筒兔儿草 <i>Lagotis breviflora</i>	玄参科 Scrophulariaceae	0.88	0.41	—	—
长花马先蒿 <i>Pedicularis longiflora</i>	玄参科 Scrophulariaceae	1.27	—	—	2.09
肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	玄参科 Scrophulariaceae	—	—	10.72	—
绳虫实 <i>Corispermum declinatum</i>	藜科 Chenopodiaceae	16.30	2.87	—	8.44
小白藜 <i>Chenopodium iljinii</i>	藜科 Chenopodiaceae	—	—	—	0.27
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	蓼科 Polygonaceae	—	3.25	1.30	1.04
圆穗蓼 <i>Polygonum macrophyllum</i>	蓼科 Polygonaceae	—	0.94	—	—
藏芥 <i>Hedinia tibetica</i>	十字花科 Brassicaceae	—	0.26	1.89	—
垂果南芥 <i>Arabis pendula</i>	十字花科 Brassicaceae	2.61	—	—	—
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	毛茛科 Ranunculaceae	0.14	—	—	—
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	—	—	—	0.33
糙果紫堇 <i>Corydalis trachycarpa</i>	罂粟科 Papaveraceae	1.63	—	—	—
细果角茴香 <i>Hypecoum leptocarpum</i>	罂粟科 Papaveraceae	—	2.16	—	2.78
矮生忍冬 <i>Lonicera minuta</i>	忍冬科 Caprifoliaceae	—	1.77	1.86	—
高山野决明 <i>Thermopsis alpina</i>	豆科 Leguminosae	1.61	5.35	2.84	0.98

续表

物种名称 Species names	科 Family	微地貌类型 microgeomorphic type			
		缓坡地 Hilly_sloppy lands	河漫滩 Floodplain	山麓地 Foothill	沟谷地 Gully area
白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	唇形科 Labiatae	—	—	1.22	—
青藏大戟 <i>Euphorbia altotibetica</i>	大戟科 Euphorbiaceae	5.56	—	2.21	3.51
二裂委陵菜 <i>Potentilla bigurca</i>	蔷薇科 Polygonaceae	3.29	3.15	5.15	—
西藏微孔草 <i>Moicroula tangutica</i>	紫草科 Boraginaceae	—	—	—	0.60
天蓝韭 <i>Allium cyaneum</i>	百合科 Liliaceae	—	2.29	0.94	—
喜马拉雅嵩草 <i>Kobresia royleana</i>	莎草科 Cyperaceae	5.75	1.71	8.29	12.12
种数合计 Species total number		18	17	14	17

根据 C.Raunkiaer 方法绘制的物种标准频度分布见图 1,缓坡地,各级别物种数表现为 $A>B>D$,无 E 级物种,而 E 级植物通常是群落中的优势种和建群种,暗示群落缺乏优势种正处于高度演替阶段。河漫滩结果为 $A>C>B=D=E$,跟缓坡地相比,优势种比例增加。山麓地, $A>B=C>E$,优势种比例进一步增加。沟谷地, $A>B>C=D=E$,此结果与 Raunkiaer 的标准频度定律比较接近。从物种组成看,优势种比例低于稀有种。有 2 种植物出现在 C、D、E 级,即平均频度为 40%以上,分别是赖草、披碱草。平均频度为 20%—40%之间的 B 级植物有 4 种,分别是青藏大戟、喜马拉雅嵩草、绳虫实、细叶亚菊。稀种植物有 14 种,占总物种数的 48.23%。

2.2 植物群落数量分类

TWINSPAN 的划分结果如图 2 所示,可以看出各个植物种的观测值集中分布在矩阵对角线附近,生态型相似的植物种聚集分布。依据群落生境特征的指示种和优势种命名群丛类型,最终得到沙化高寒草甸植物群落 7 个群丛如下:

群丛 I (计算机编码 000) 为赖草+阿尔泰狗娃花+牛耳风毛菊 (Ass. *Leymus secalinus*+*Heteropappus altaicus*+*Saussurea woodiana*),包括样方 4、5、1、2、3,伴生种有青藏大戟、二裂委陵菜、早熟禾,分布在沙化缓坡地坡底,群丛盖度为 3.94%。

群丛 II (计算机编码 001) 为赖草+喜马拉雅嵩草+绳虫实 (Ass. *Leymus secalinus* + *Kobresia royleana* + *Corispermum declinatum*),包括样方 49、57、11、48、50、53、6、7、8、9、42、51、10、52、43、44。伴生种有青藏大戟、二裂委陵菜、肉果草,分布在沙化缓坡地,群丛盖度为 4.35%。

群丛 III (计算机编码 010): 赖草+披碱草+细叶亚菊 (Ass. *Leymus secalinus* + *Elymus dahuricus* + *Ajania tenuifolia*),包括样方 31、46、24、25、26、45、60、23、32、33、30、41、47、21、35、36、37、38、54、28、29、34。伴生种绳虫实、天蓝韭、西伯利亚蓼、牛耳风毛菊、喜马拉雅嵩草,主要分布在河漫滩沙地,群丛盖度 6.83%。

群丛 IV (计算机编码 011) 为赖草+高山野决明 (Ass. *Leymus secalinus* + *Thermopsis alpina*),包括样方 22、27、39、40,伴生种有绳虫实、长花马先蒿,主要分布在沙化缓坡地顶部,群丛盖度 4%。

群丛 V (计算机编码 100) 为老芒麦+早熟禾 (Ass. *Elymus sibiricus* + *Poa annua*),包括样方 55、56、58、59,伴生种有赖草、披碱草、绳虫实、喜马拉雅嵩草,主要分布在山麓地,群丛盖度 2%。

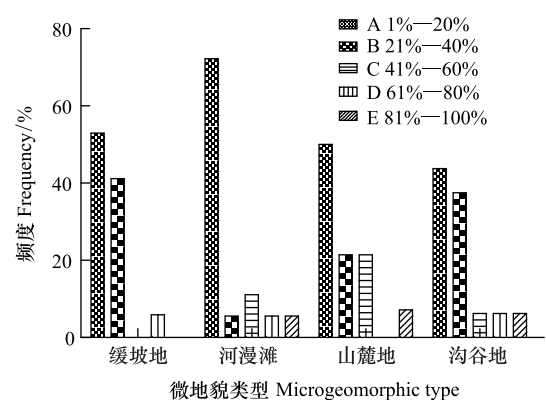


图 1 根据 C.Raunkiaer 方法绘制的物种标准频度分布图
Fig.1 The distribution of standard frequency of species referring to the Raunkiaer's law

参考丹麦学者 C.Raunkiaer 的研究方法绘制物种标准频度分布图,依次将标准频度在 1—20% 的物种归入 A 级,21%—40% 者归入 B 级,41%—60% 者为 C 级,61%—80% 者为 D 级,81%—100% 者为 E 级

(表 5)。

物种—环境因子 CCA 排序直观的表明了沙化草地物种分布与地形因子的关系(图 4),CCA 排序第一轴代表坡度地形梯度,从左往右坡度逐渐升高。第二轴代表坡向地形梯度,从上往下代表物种分布对坡向的依赖减小。垂果南芥、青藏大戟、喜马拉雅嵩草、长花马先蒿分布在 CCA 排序图的右上侧,受坡度、坡向影响较大。白花枝子花、二裂委陵菜、肉果草分布在 CCA 排序图第一轴左端,绳虫实、短筒兔耳草分布在 CCA 排序图右下侧,受坡度影响较小。早熟禾、西藏微孔草、天蓝韭、细叶亚菊、矮生忍冬位于 CCA 排序图的左下方,受坡度、坡向影响较小,主要分布在平坦的河漫滩。

3 讨论

3.1 沙化高寒草地的群落特征

植物是沙漠化发展各阶段中的最敏感和直观的标志,沙漠化的发展与植被的变化紧密相连、同步发展^[18]。植物群落的逆行、进展演替实质上对应着沙漠化的正、逆过程^[19]。随着沙化程度的加剧,土壤种子库密度下降,群落多样性明显降低,草地植被表现出对寒冷、干旱、放牧等胁迫的生态适应性^[7, 20]。群落结构趋向简单,典型高寒草甸优势种和伴生种逐渐退出群落,而适应沙质荒漠的物种逐渐占据群落中的优势地位,灌丛化明显^[9, 21],群落出现湿生—中生—旱生的演替过渡格局^[22]。随着草地沙化程度的加剧,植被组成发生变化,多年生草本植物呈逐渐减少,一年生草本植物呈逐渐增加的趋势。中度沙化阶段是草地植物群落特征变化的重要转折时期^[23]。长江源区七渡口沙化高寒草地群落同样表现出类似的规律:29 个植物种隶属 16 科,27 属,单科植物占 27.59%。赖草、细叶亚菊、绳虫实等耐旱植物种逐渐代替了牛耳风毛菊、二裂委陵菜、长花马先蒿等地带性草地植物,总体上优势种比例低于稀有种且以一年生草本为主,植被群落处于高度演替阶段。禾本科、莎草科等可食牧草逐渐减少和杂类草盖度急剧增加的趋势反映了高寒草甸退化演替过程植被变化的基本特征^[24]。七渡口沙化草地优势种赖草大量分布,这与若尔盖高寒草地沙化演替植被分异规律相似^[25]。草场沙化导致半固定沙地面积不断扩大,呈斑块状分布。作为典型的克隆植物,赖草是沙化生境里具有代表性且分布广泛的根茎型禾草,以风蚀形成的裸沙斑块作为根茎扩展的资源。随着草地退化过程加剧,赖草种群以聚集格局为主,体现了种内相互协作的个体关系^[26]。赖草的扩张,毒杂草细叶亚菊、沙生植物绳虫实等指示种的出现预示七渡口高寒草地沙化处于进展之中,植被群落向旱生方向演替。

3.2 沙化高寒草地物种演替与风沙微地貌的关系

高寒草地沙化指出现以风沙活动和沙漠景观为主要特征的草地退化过程,同时也是一个土壤质地粗粒化、干旱化和贫瘠化过程,并伴随着土壤自身固碳潜力降低^[27]。风沙活动形成的各种洼地、沙丘等风蚀、风积地貌是沙生植被生存发展的重要载体,沙质地表基质的流动性和风沙活动伴随着沙地植被演替的各阶段^[28],在强风沙活动时期,细颗粒物质被搬运、侵蚀,地表粗化,固定和半固定沙丘向半流动和流动沙丘演变,风蚀

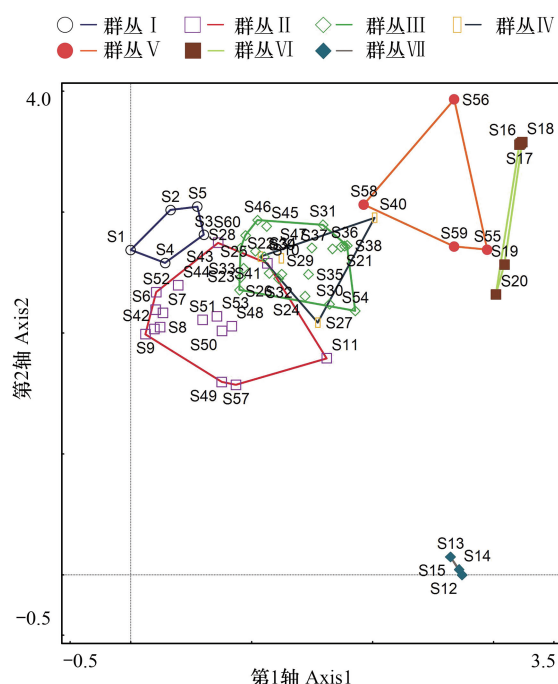


图 3 沙化高寒草地群落样方的 DCA 排序图

Fig.3 DCA two-dimensional ordination diagram for samples of sandy alpine grassland community

群丛 I: 赖草+阿尔泰狗娃花+牛耳风毛菊, *Leymus secalinus* + *Heteropappus altaicus* + *Saussurea woodiana*; 群丛 II: 赖草+喜马拉雅嵩草+绳虫实, *Leymus secalinus* + *Kobresia royleana* + *Corispermum declinatum*; 群丛 III: 赖草+披碱草+细叶亚菊, *Leymus secalinus* + *Elymus dahuricus* + *Ajania tenuifolia*; 群丛 IV: 赖草+高山野决明, *Leymus secalinus* + *Thermopsis alpina*; 群丛 V: 老芒麦+早熟禾, *Elymus sibiricus* + *Poa annua*; 群丛 VI: 老芒麦+披碱草, *Elymus sibiricus* + *Elymus dahuricus*; 群丛 VII: 绳虫实, *Corispermum declinatum*; S1—S60 代表样方编号

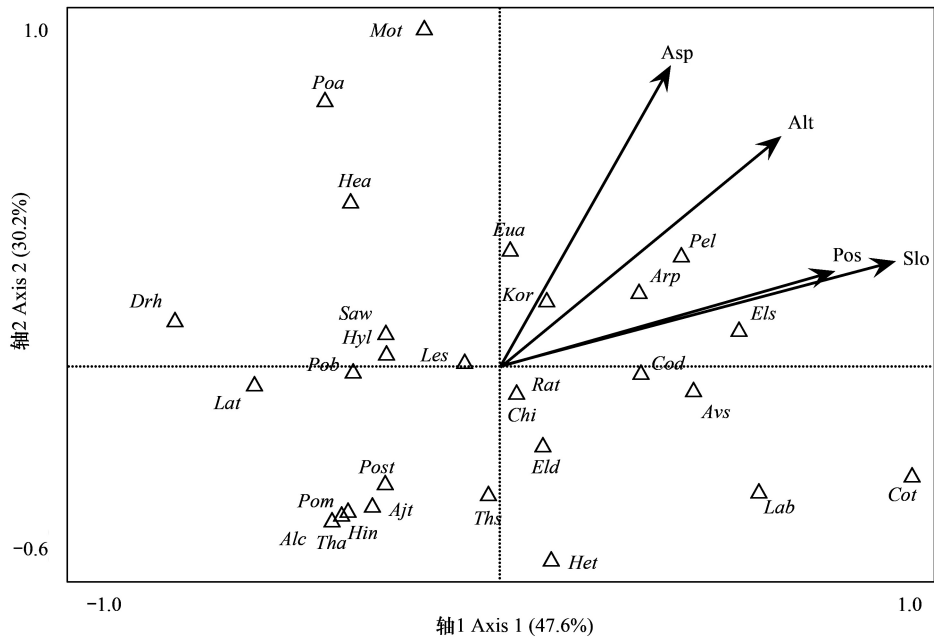


图 4 沙化高寒草地群落物种与环境因子的 CCA 排序图

Fig.4 CCA two-dimensional ordination diagram for species and environmental variables of alpine grassland communities

Asp:坡向, Aspect; Alt:海拔, Altitude; Pos:坡位, Slope position; Slo:坡度, Slope; Poa:早熟禾, *Poa annua*; Eld:披碱草, *Elymus dahuricus*; Les:赖草, *Leymus secalinus*; Els:老芒麦, *Elymus sibiricus*; Avs:燕麦, *Avena sativa*; Ajt:细叶亚菊, *Ajania tenuifolia*; Hea:阿尔泰狗娃花, *Heteropappus altaicus*; Cod:绳虫实, *Corispermum declinatum*; Chi:小白藜, *Chenopodium iljinii*; Pos:西伯利亚蓼, *Polygonum sibiricum*; Saw:牛耳风毛菊, *Saussurea woodiana*; Pom:圆穗蓼, *Polygonum macrophyllum*; Hyl:细果角茴香, *Hypocoum leptocarpum*; Arp:垂果南芥, *Arabis pendula*; Het:藏芥, *Hedinia tibetica*; Pob:二裂委陵菜, *Potentilla bifurca*; Eua:青藏大戟, *Euphorbia altotibetica*; Hin:矮生忍冬, *Lonicera minuta*; Alc:天蓝韭, *Allium cyaneum*; Tha:高山唐松草, *Thalictrum alpinum*; Kor:喜马拉雅嵩草, *Kobresia royleana*; Ths:高山野决明, *Thermopsis alpina*; Mot:西藏微孔草, *Microula tibetica*; Drh:白花枝子花, *Dracocephalum heterophyllum*; Pel:长花马先蒿, *Pedicularis longiflora*; Lat:肉果草, *Lancea tibetica*; Cot:糙果紫堇, *Corydalis trachycarpa*; Lab:短筒兔耳草, *Lagotis breviflora*; Rat:高原毛茛, *Ranunculus tanguticus*

表 3 沙化高寒草地群落物种变异的 DCA 排序

Table 3 The DCA analysis of the species variance of sandy alpine grassland communities

排序轴 Axes	第 I 轴 Axis I	第二轴 Axis II	第三轴 Axis III	第四轴 Axis IV
特征值 Eigenvalues	0.56	0.28	0.23	0.17
解释百分比方差 Explained variation (cumulative)	16.4	24.71	31.46	36.44
梯度长度 Gradient length	3.24	3.93	2.44	2.06

表 4 沙化高寒草地群落物种变异的 CCA 排序

Table 4 The CCA analysis of the species variance of sandy alpine grassland communities

排序轴 Axis	第 I 轴 Axis I	第二轴 Axis II	第三轴 Axis III	第四轴 Axis IV
环境因子 Environmental variables				
海拔 Altitude	0.65 **	0.64 **	-0.062	0.4 **
坡度 Slope	0.91 **	0.29 *	0.26 *	-0.16
坡向 Aspect	0.39 **	0.83 **	0.39 **	0.05
坡位 Slope position	0.78 **	0.27 *	0.50 **	0.27 *
特征值 Eigenvalues	0.22	0.14	0.08	0.03
物种-环境相关性 Species-environment correlations	0.64	0.71	0.45	0.40

续表

排序轴 Axis	第 I 轴 Axis I	第二轴 Axis II	第三轴 Axis III	第四轴 Axis IV
物种数据累计百分比方差 Cumulative percentage variance of species	5.6	9.2	11.2	11.8
物种-环境因子关系数据累计百分比方差 Cumulative percentage variance relation between species and environment factors	47.6	77.8	94.3	100
所有典范轴的显著性测验 Test of significance of all canonical axes	$F = 1.848$		$P = 0.002$	

* * $P < 0.01$; * $P < 0.05$

表 5 环境因子的重要性排序和显著性检验结果

Table 5 Rank of importance and significance test of environmental factors

环境因子 Environmental factor	重要性排序 Importance rank	环境因子所占的解释量 Variance explains of environmental factors	F	P
坡度 Slope	1	0.2	3.11	0.002 **
坡向 Aspect	2	0.13	2.2	0.022 *
海拔 Altitude	3	0.06	0.98	0.436
坡位 Slope position	4	0.07	1.04	0.412

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

带走植被生长所需营养的细颗粒物^[29]。在弱风沙活动时期,细颗粒物缓慢堆积于植被周围,其携带的营养促进了植被的发育^[30]。风蚀和沙埋通过叶水势、叶片含水量及气孔导度调节光合速率和蒸腾速率,最终影响骆驼刺的水分利用效率^[31]。随着沙面固定程度的增加,虫实倾向于将更多的资源和能量用于繁殖生长^[32]。风沙地貌过程与土壤、植被演替变化在不同时空尺度密切联系^[33],形成一个复杂动态的生物地貌互馈系统^[34]。

土壤种子库在荒漠草原区群落演替、更新以及生态恢复中有着非常重要的作用。相同气候区,不同地形对地上植被及土壤种子库有着直接影响,最终导致植被格局的变化。顶坡到底坡地上土壤种子库储量整体上均呈现出增加的趋势^[35]。随着沙丘的固定,土壤种子库的密度逐渐增加,物种多样性增加,物种分布逐渐均匀。不同沙丘类型不同坡位土壤种子库密度各异^[36]。种子库对沙丘生态系统植被恢复贡献率因沙丘类型而异,沙丘生态系统自然物理过程与种子库的耦联关系是未来重要的研究方向^[37]。由此可见,风沙地貌过程通过影响生境土壤养分、叶片水分生理、个体生存策略及种子库密度调控着草地植被群落物种分布。本研究发现,物种标准频度分布在不同微地形表现各异,总体上优势种比例低于稀有种,缓坡地植物最多为 18 种,山麓地最少为 14 种,反映了微地貌在沙化草地植被群落物种分布中的重要作用。

3.3 沙化草地微地形与环境因子的关系

一般来讲,地形因子包括海拔、坡度、坡向、坡位等通过物质和能量的再分配,共同影响物种的分布格局^[38],同时也是风沙地貌过程的重要影响因子。坡度是水平方向上水分和土壤养分流的驱动力,对土壤厚度、理化性质有显著的影响。坡度增大导致风对土壤表面的直接冲击力增大,同时也使得土壤颗粒沿坡面向下的分力增加,从而影响到坡面土壤风蚀量^[39]。风蚀速率随坡度的增大而增加,固定沙丘迎风坡中部的植被空间异质性一般都小于其下部和上部,与迎风坡各部位坡度、蚀积强度变化以及坡面气流场特性对植物繁殖体传播的影响密切相关^[40]。地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响的研究结论与本文一致^[41],即坡度是长江源区沙化高寒草甸群落植物种分布的最重要微地形因子。

坡向是重要地形因子之一,通过影响光照、温度及土壤养分等进而影响群落植物种的组成和分布^[42]。背风坡草本植被的数量特征和多样性指数均大于迎风坡,沙丘坡向、坡位、高度均对土壤肥力显著影响,浑善达克沙丘微地形使沙地植被具有超地带性群落性质^[43]。古尔班通古特沙漠沙丘坡向和坡位对草本植物 α 多样

性和 β 多样性时空格局均产生显著影响^[44]。丘间地的土壤水分条件最好,丘中次之,丘上最低^[45]。丘间低地的降雨补给量最多,由于微地形变化的影响,沙丘下部较顶部、上部的降雨补给量最小^[46]。本研究坡度、坡向对沙化草地物种分布有显著的影响。在青藏高原高寒草甸植物群落中,不同地形下的土壤理化性质差异显著,且土壤理化性质对植物群落功能性状及功能多样性有着显著的影响^[47]。综上所述,因研究尺度及区域自然地理条件的差异造成海拔、坡度、坡向、坡位地形因子对植物物种分布作用大小各异。

沙化高寒草地的人工恢复重建首先应重视乡土优势物种的选择利用,其次充分挖掘土壤种子库在草地恢复中的潜力,最后应考虑风沙地貌过程与植被演替的关系,借助有利自然生境条件,因势利导,通过工程与生物相结合的综合措施实现草地植被恢复与生态修复目的。

4 结论

(1) 沙化草地群落结构简单,不同微地形沙化草地物种组成各异,稀有种植物有 14 种,占总物种数的 48.23%,优势种比例低于稀有种,暗示群落正处于高度演替阶段。赖草、细叶亚菊、绳虫实等植物种的出现指示七渡口高寒草地沙化处于进展之中,植被群落向旱生方向演替。

(2) TWINSpan 将沙化高寒草地划分为 7 个群丛类型: Ass. I 赖草+阿尔泰狗娃花+牛耳风毛菊 *Leymus secalinus* + *Heteropappus altaicus* + *Saussurea woodiana*, Ass. II 赖草+喜马拉雅山嵩草+绳虫实 *Leymus secalinus* + *Kobresia royleana* + *Corispermum declinatum*, Ass. III 赖草+披碱草+细叶亚菊 *Leymus secalinus* + *Elymus dahuricus* + *Ajanía tenuifolia*, Ass. IV 赖草+高山野决明 *Leymus secalinus* + *Thermopsis alpina*, Ass. V 老芒麦+早熟禾 *Elymus sibiricus* + *Poa annua*, Ass. VI 老芒麦+批碱草 *Elymus sibiricus* + *Elymus dahuricus*, Ass. VII 绳虫实 *Corispermum declinatum*。7 个群丛在 DCA 排序图上的分布呈现一定的规律性。

(3) CCA 排序结果表明,坡度和坡向是沙化高寒草地物种分布微地貌条件中的主导因子。

参考文献 (References):

- [1] 蔡迪文, 张克存, 安志山, 郭紫晨. 积沙影响下伏冻土的水热耦合模型研究. 干旱区地理, 2017, 40(3): 523-532.
- [2] 胡光印, 董治宝, 逯军峰, 颜长珍, 魏振海. 近 30a 来长江源区沙漠化时空演变过程及成因分析. 干旱区地理, 2011, 34(2): 300-308.
- [3] 董玉祥. 青藏高原沙漠化研究的进展与问题. 中国沙漠, 1999, 19(3): 251-255.
- [4] Dong Z B, Hu G Y, Qian G Q, Lu J F, Zhang Z C, Luo W Y, Lyu P. High-altitude Aeolian Research on the Tibetan Plateau. Reviews of Geophysics, 2017, 55(4): 864-901.
- [5] Li X L, Gao J, Brierley G, Qiao Y M, Zhang J, Yang Y W. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibet Plateau: implications for rehabilitation. Land Degradation & Development, 2013, 24(1): 72-80.
- [6] Wu G L, Li W, Zhao L P, Shi Z H. Artificial management improves soil moisture, C, N and P in an alpine sandy meadow of western China. Pedosphere, 2011, 21(3): 407-412.
- [7] 赵改红, 旦增塔庆, 魏学红. 青藏高原高寒草地沙化特征的研究进展. 草原与草坪, 2012, 32(5): 83-89.
- [8] 赵哈林, 周瑞莲, 王进, 赵学勇, 张铜会. 呼伦贝尔沙质草地植被的沙漠化演变规律及其机制. 干旱区研究, 2011, 28(4): 565-571.
- [9] 徐永明, 吕世海. 风蚀沙化对草原植被生物多样性的影响——以呼伦贝尔草原为例. 干旱区资源与环境, 2011, 25(4): 133-137.
- [10] 方楷, 宋乃平, 魏乐, 安慧. 荒漠草原不同地形条件下土壤水分和地上生物量的时空分异. 干旱区研究, 2012, 29(4): 641-647.
- [11] 张萍, 康经理, 袁瑛, 汤京, 郝利霞, 靳磊. 两类植物型沙丘上植物群落的异同及其对沙丘形态的响应. 生态学报, 2017, 37(23): 7920-7927.
- [12] 乌仁其其格, 张德平, 武晓东, 闫瑞瑞, 黄学文. 呼伦贝尔沙质草甸草原洼地植物群落变化分析. 中国沙漠, 2008, 28(6): 1125-1129.
- [13] 王秀梅, 刘志民, 刘博, 闫守刚. 流动沙丘区和固定沙丘区丘间低地植物种间关联关系. 生态学杂志, 2010, 29(1): 16-21.
- [14] Wang X M. Sandy desertification: borne on the wind. Chinese Science Bulletin, 2013, 58(20): 2395-2403.
- [15] 徐新良, 王靓, 李静, 蔡红艳. 三江源生态工程实施以来草地恢复态势及现状分析. 地球信息科学学报, 2017, 19(1): 50-58.
- [16] 杜岩功, 崔晓勇, 葛劲松, 赵旭东, 任杰, 王勇. 三江源地区高寒草地群落特征研究. 草业科学, 2010, 27(3): 9-14.
- [17] 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 尚玉昌. 普通生态学. 北京: 高等教育出版社, 1993.
- [18] 邵立业, 董光荣, 陆福根. 共和盆地草原沙漠化的正、逆过程与植被演替规律. 中国沙漠, 1988, 8(1): 30-40.
- [19] 赵丽娅, 赵哈林. 我国沙漠化过程中的植被演替研究概述. 中国沙漠, 2000, 20: 7-14.

- [20] 赵丽娅, 李锋瑞, 王先之. 草地沙化过程地上植被与土壤种子库变化特征. 生态学报, 2003, 23(9): 1745-1756.
- [21] 李昌龙, 徐先英, 金红喜, 王多泽, 李菁菁. 玛曲高寒草甸沙化过程中群落结构与植物多样性. 生态学报, 2014, 34(14): 3953-3961.
- [22] 万婷, 涂卫国, 席欢, 李裕冬, 唐学芳, 杨一川. 川西北不同程度沙化草地植被和土壤特征研究. 草地学报, 2013, 21(4): 650-657.
- [23] 毛思慧, 谢应忠, 许冬梅. 宁夏盐池县草地沙化对植被与土壤特征的影响. 水土保持通报, 2014, 34(1): 34-39.
- [24] 王建兵, 张德望, 曹广民, 田青. 青藏高原高寒草甸退化演替的分区特征. 草业学报, 2013, 22(2): 1-10.
- [25] 纪磊, 干友民, 普布扎西, 韩金锋, 谭剑蓉. 若尔盖草地沙化演替阶段植被分异特性//2012 年第二届中国草业大会论文集. 北京: 中国畜牧业协会, 2013.
- [26] 任珩, 赵成章. 高寒退化草地狼毒与赖草种群空间格局及竞争关系. 生态学报, 2013, 33(2): 435-442.
- [27] 符佩斌. 红原高寒草地沙化进程中植物群落及土壤理化性状特征研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2015.
- [28] 赵存玉, 王涛. 沙质草原沙漠化过程中植被演替研究现状和展望. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1343-1346.
- [29] Chepil W S, Woodruff N P. The physics of wind erosion and its control. *Advances in Agronomy*, 1963, 15: 211-302.
- [30] Lancaster N, Baas A. Influence of vegetation cover on sand transport by wind: field studies at Owens Lake, California. *Earth Surface Processes and Landforms*, 1998, 23(1): 69-82.
- [31] 马洋, 王雪芹, 张波, 刘进辉, 韩章勇, 唐钢梁. 风蚀和沙埋对塔克拉玛干沙漠南缘骆驼刺水分和光合作用的影响. 植物生态学报, 2014, 38(5): 491-498.
- [32] 何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 赵学勇, 李玉霖, 赵玮. 不同类型沙地长穗虫实的繁殖分配及其与个体大小的关系. 干旱区研究, 2009, 26(1): 59-64.
- [33] Okin G S, Gillette D A, Herrick J E. Multi-scale controls on and consequences of aeolian processes in landscape change in arid and semi-arid environments. *Journal of Arid Environments*, 2006, 65(2): 253-275.
- [34] Hesp P, Martinez M, Da Silva G M, Rodríguez - Revelo N, Gutierrez E, Humanes A, Laínez D, Montaña I, Palacios V, Quesada A, Storero L, Trilla G G, Trochine C. Transgressive dunefield landforms and vegetation associations, Doña Juana, Veracruz, Mexico. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2011, 36(3): 285-295.
- [35] 韩润燕. 荒漠草原区半固定沙丘不同微地形单元土壤种子库时空分布特征[D]. 银川: 宁夏大学, 2015.
- [36] 于洁. 库布齐沙漠东段不同沙丘类型土壤种子库特征研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2015.
- [37] 唐毅, 刘志民. 沙丘生态系统种子库研究现状、趋势与挑战. 植物生态学报, 2012, 36(8): 891-898.
- [38] Cantón Y, Del Barrio G, Solé-Benet A, Lúzaró R. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. *CATENA*, 2004, 55(3): 341-365.
- [39] 和继军, 唐泽军, 蔡强国. 内蒙古农牧交错区农耕地土壤风蚀规律的风洞试验研究. 水土保持学报, 2010, 24(4): 35-39.
- [40] 赵存玉, 王涛, 董治宝, 赵学勇, 薛嫻. 科尔沁沙地草场物种多样性特征及其与生境的关系. 草业科学, 2007, 24(10): 11-18.
- [41] 张昌顺, 谢高地, 包维楷, 陈龙, 裴厦, 范娜. 地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响. 生态学杂志, 2012, 31(11): 2767-2774.
- [42] 徐长林. 坡向对青藏高原东北缘高寒草甸植被构成和养分特征的影响. 草业学报, 2016, 25(4): 26-35.
- [43] 白红梅. 沙丘微地形对浑善达克沙地植物分布特征的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [44] 贾风勤, 任娟娟, 张元明. 古尔班通古特沙漠沙丘微地形变化对草本植物多样性影响. 生态学杂志, 2018, 37(1): 26-34.
- [45] 黄刚, 赵学勇, 黄迎新, 苏延桂. 科尔沁沙地不同地形小叶锦鸡儿灌丛土壤水分动态. 应用生态学报, 2009, 20(3): 555-561.
- [46] 周学雅, 杨婷婷, 王安志, 关德新, 袁凤辉, 吴家兵, 金昌杰. 科尔沁沙地沙丘-丘间低地降雨前后土壤水分分布特征. 生态学杂志, 2017, 36(1): 157-163.
- [47] 李淳. 青藏高原高寒草甸植物群落功能性状及功能多样性对不同地形的响应[D]. 甘肃: 兰州大学, 2016.