

DOI: 10.5846/stxb202010272753

简春霞, 赖帅彬, 周俊杰, 陈志飞, 杨全, 陈阳, 徐炳成. 黄土丘陵区典型小流域草地群落数量分类与结构特征及其影响因素. 生态学报, 2022, 42(4): 1381-1392.

Jian C X, Lai S B, Zhou J J, Chen Z F, Yang Q, Chen Y, Xu B C. Quantitative and structure characteristics and the influencing factors of grassland communities in a typical watershed at loess hilly-gully region. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1381-1392.

## 黄土丘陵区典型小流域草地群落数量分类与结构特征及其影响因素

简春霞<sup>1</sup>, 赖帅彬<sup>1</sup>, 周俊杰<sup>1</sup>, 陈志飞<sup>1</sup>, 杨全<sup>2</sup>, 陈阳<sup>1</sup>, 徐炳成<sup>1,2,\*</sup>

1 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

**摘要:**黄土丘陵区退耕还林(草)工程已实施 20 年,了解草地现状对该区草地生态系统保护与恢复调控措施选择具有重要意义。以安塞纸坊沟小流域内 22 个草地群落为研究对象,基于 Ward 聚类和非度量多维度排序(NMDS)方法,对草地类型、结构及其影响因素进行了分析。结果表明:(1)流域内草地共出现 23 科 83 种植物,其中禾本科、豆科和菊科物种重要值占比达 75%—85%。草地可划分为狗尾草群丛、茵陈蒿群丛、甘草群丛、铁杆蒿群丛和白羊草群丛 5 类群丛。群丛间结构存在显著差异,狗尾草群丛盖度、地上生物量(AGB)、地下生物量(BGB)和根冠比均显著最低,但 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 优势度指数均显著高于白羊草和铁杆蒿群丛。茵陈蒿、甘草与铁杆蒿群丛间 AGB、BGB 及多样性指数无显著差异。(2)功能群对群落结构产生显著影响,豆科矮草对 AGB 和 BGB 产生显著正效应,禾本科高草对 BGB 产生显著正效应,而菊科矮草对群落盖度与 BGB 产生显著负效应。(3)土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)和全磷(TP)含量偏低(分别为 6.21, 0.82, 0.53 g/kg),其中 SOC 和 TN 含量显著影响群丛物种组成、功能群和结构特征。总体而言,纸坊沟流域内草地恢复良好,后续调控措施选择应考虑草地群丛类型与土壤碳氮含量差异。

**关键词:**Ward 聚类;NMDS 排序;群丛;群落结构;纸坊沟流域

## Quantitative and structure characteristics and the influencing factors of grassland communities in a typical watershed at loess hilly-gully region

JIAN Chunxia<sup>1</sup>, LAI Shuai bin<sup>1</sup>, ZHOU Junjie<sup>1</sup>, CHEN Zhifei<sup>1</sup>, YANG Quan<sup>2</sup>, CHEN Yang<sup>1</sup>, XU Bingcheng<sup>1,2,\*</sup>

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

**Abstract:** The Grain for Green Project (GGP) has been implemented for 20 years in loess hilly-gully region on the Loess Plateau. To know the current situation of grasslands in the region is of great importance to select protecting approaches and choose regulatory restoration measures. 22 grassland communities in the Zhifanggou watershed in Ansai District were selected, and their classification, structure and the influencing factors were analyzed using Ward clustering and non-metric multi-dimensional sequencing (NMDS) methods. Results showed that: (1) 23 families and 83 species of plants appeared in the basin, among which the importance values of Gramineae, Leguminosae and Compositae accounted for 75%—85%. Grasslands can be divided into five associations: *Setaria viridis* association, *Artemisia capillaris* association, *Glycyrrhiza uralensis* association, *Artemisia sacrorum* association, and *Bothriochloa ischaemum* association. The vegetation coverage,

基金项目:国家自然科学基金(41771553);国家“十三五”重点研发计划项目(2016YFC0501703)

收稿日期:2020-10-27; 网络出版日期:2021-11-04

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

above-ground biomass (AGB), below-ground biomass (BGB) and root:shoot ratio of *S. viridis* ass were significantly lower than those of the other four communities, but the Shannon-Wiener index and Pielou dominance index were significantly higher than those of *B. ischaemum* ass and *A. sacrorum* ass. There were no significant differences in AGB, BGB, and diversity index between *A. capillaris* ass, *G. uralensis* ass, and *A. sacrorum* ass. (2) Functional groups had significant effect on community structure, and short Leguminosae had significantly positive effect on the AGB and BGB, while tall Gramineae had a significantly positive effect on BGB, and short Asteraceae had significantly negative effects on both coverage and BGB. (3) Soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) content were all relatively low (6.21, 0.82, and 0.53 g/kg, respectively). The SOC and TN significantly affected species composition, functional groups and structural characteristics. In general, the grassland in the Zhifanggou watershed recovered well, and subsequent regulation measure selection should consider the types of grassland community and the differences in soil carbon and nitrogen contents.

**Key Words:** Ward cluster; NMDS ordination; association; community structure; Zhifanggou watershed

黄土高原退耕还林(草)工程实施 20 年来,草地逐渐成为生态系统的主体<sup>[1]</sup>,及时了解草地群落类型、结构特征及其影响因素具有重要的现实意义。黄土高原草地恢复相关研究表明,退耕草地演替在时间序列上大致经历了猪毛蒿、达乌里胡枝子和长芒草、铁杆蒿以及白羊草群落等类型,群落盖度、物种多样性和生物量等随演替时间延长均会上升<sup>[2-5]</sup>。上述研究均以撂荒时间为主线,在实际调查中很难获取演替的准确年代信息,同时由于该区立地条件复杂多变,生境异质性导致草地群落构建与演替不可能遵循相同规律,物种对生境的适应性差异可能促使草地恢复方向与进程产生变化。因此,在区域内均匀选择样点对准确掌握草地恢复状况、群落结构与生境条件关系更具合理性。

物种组成是群落构建的基本要素,植被盖度、生产力和物种多样性均为衡量群落结构及功能的重要指标,物种属性及不同物种组合与群落结构间的关系一直是生态学研究的基本问题。植物分类可在一定程度上揭示植物群落类型与生境关系,数量分类是植物分类学研究中的重要方法<sup>[6]</sup>。排序方法能够将物种数据尽可能展示在可视的二维空间,排序图反映各样方最适生态梯度分布状况,可了解群落演替方向、速度和干扰状况<sup>[7]</sup>,聚类方法与排序相结合,易于更直观了解群落分布、演替规律以及物种与环境间的相关关系<sup>[8]</sup>。目前国内运用数量生态学方法对草地群落展开研究多集中在高山草甸<sup>[9-10]</sup>、内蒙古典型草原<sup>[11]</sup>、湿地草原<sup>[12]</sup>和西北荒漠草原<sup>[13]</sup>等,对黄土高原自然恢复草地相对较少。白文娟等<sup>[14]</sup>运用 TWINSpan 和 CA 排序方法对安塞不同恢复年限草地研究发现,40 年恢复进程草地可划分为 4 类群落,土壤有机质 A 氮磷钾 A 土壤水分以及坡度与植物群落变化之间的关系密切。不同学者选择具体方法不尽相同,但从深度来看,仅停留在群落分类以及找到显著影响的环境因子层面<sup>[15]</sup>,缺乏对环境因子与群落类型分异及结构差异的作用方式的思考。

环境因素对草地恢复影响与尺度有关,大尺度内气候因子占主导作用,地形与土壤因子则在小尺度内更为关键<sup>[16]</sup>。沟壑纵横引起小尺度内生境也存在着较大差异,小尺度的研究可为大尺度容易忽视的环境过滤效应提供更加详细的解释<sup>[17]</sup>。小流域是水土保持综合治理的基本单元,基于小流域的研究可为区域尺度的研究提供全面、详细的基础资料<sup>[18]</sup>。研究表明,小尺度条件下土壤养分对地下生物量解释度更高,而植物性状对地上生物量解释度更高<sup>[19]</sup>。张凯等<sup>[20]</sup>研究结果显示,地上生物量和盖度主要受土壤有机碳、矿质氮、全氮、土壤含水量和海拔的影响,物种多样性则更多地受土壤饱和导水率、容重、砂粒和粉粒含量的影响。海拔、土壤碳氮含量、土壤水分等对种群适应性、种间关系以及地上生物量均产生了重要作用<sup>[21-22]</sup>。生物因素在控制生态系统特性方面与非生物因素同样重要,功能群组成对初级生产力和土壤养分利用率均产生影响<sup>[16,23]</sup>。综合前人的研究,环境因子对草地群落物种、生产力、多样性等方面的影响非常复杂,过往研究常通过控制变量方法探讨某一类因子,或将生物因子和非生物因子分开讨论,而二者相互作用共同调控生态系统功能与稳定性<sup>[24]</sup>。因此,本文对群落类型分异、结构及环境间关系进行系统的研究:以黄土丘陵区纸坊沟小流域为研

究区,采用数量生态学与结构方程模型相结合方法,旨在揭示:①草地群落类型及其物种组成和群落结构差异;②判别引起草地群落分异的生物和环境因素。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区为陕西省延安市安塞区纸坊沟小流域(109°13'46"—109°16'03"E, 36°42'42"—36°46'28"N),位于黄土丘陵区沿河一级支流下游,1973年开始水土保持综合治理,在水土流失、植被恢复和农田生态系统方面具有良好且广泛的研究基础<sup>[13]</sup>。流域面积8.27 km<sup>2</sup>,海拔1010—1430 m,属暖温带半湿润气候向半干旱气候过渡区,年均气温8.8℃。年均降水量为528.8 mm(1951—2016),但季节分布不均,5—9月降雨量约占全年82.2%,无霜期约160 d。土壤类型为风积黄土母质发育而来的黄绵土。植被类型为暖温带落叶阔叶林区向暖温带草原区过渡的森林草原带,以大量人工种植的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、小叶杨(*Populus simonii*)等人工林和退耕地自然恢复草地为主,典型地带性草本植物有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等。

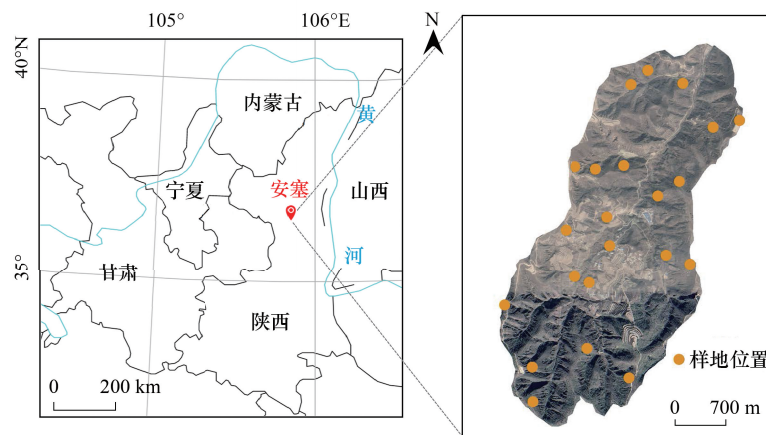


图1 研究区地理位置及22个草地样地分布情况

Fig.1 Geographical location and distribution of 22 grassland plots in the study region

### 1.2 研究方法

2019年8月,根据流域基本地貌特征,以流域主沟道为纵向样带,自沟头向下每隔大致1 km设置横向样带,在两侧随机取样,依次选择22个受人为干扰较小、地形较均匀且植物生长相似的草地样地(图1)。记录各样地经纬度、海拔、坡度及坡向信息。对坡向进行数量化转化,使用南方向为起始0°,坡向角度余弦值代表坡向;坡度采用同一样地内3个样方坡度均值。各样地内随机设置3个1 m×1 m样方进行物种调查,样方间距5—10 m。记录样方内出现的所有植物种类、株数、株高、植被盖度、各物种分种盖度。植被密度(PD, N/m<sup>2</sup>)为样方内单位面积所有物种之和;群落盖度采用照相法测定<sup>[25]</sup>,分种盖度采用目估法;物种株高采用皮尺量取样方内每种植物的自然直立高度,取3次平均。地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)均采用收获法测定。植物地上部分齐地刈割分种装袋,置于75℃烘箱内烘48 h至恒重(0.01 g/m<sup>2</sup>),获得AGB。各样方内对角线上平均取3个点,用直径9 cm根钻取0—30 cm土层,去除杂质冲洗干净后置于75℃烘箱内烘48 h至恒重(0.01 g/m<sup>2</sup>),获得BGB。根冠比(R/S)为BGB和AGB的比值。

### 1.3 土壤采样与测定

地上生物量收割后,在各样方内对角线上平均取3个点,用直径9 cm根钻取0—30 cm土层土壤样品,混合均匀后带回实验室自然阴干。剔除土壤中的根系、石块及动植物残体,将土壤研磨,过2 mm土壤筛,进行土壤pH测定。土壤pH采用国标法(NY/T 1377—2007),使用雷磁E-201型复合电极测定(土水比2.5:1)。

风干土壤过 0.15 mm 土壤筛,进行土壤有机碳、土壤全氮、土壤全磷含量测定。土壤有机碳(SOC, g/kg)测定采用重铬酸钾—外加加热法( $H_2SO_4-K_2Cr_2O_7$ );全氮(TN, g/kg)采用连续流动分析仪(英国 SEAL-AA3)测定;全磷(TP, g/kg)采用钼锑抗比色法测定<sup>[26]</sup>。每个土壤样品重复测定 3 次后取其平均值。

## 1.4 统计与分析

### 1.4.1 群落平均高度与功能群划分

群落加权平均高度(WH)使用各物种株数的加权平均高度之和求得(公式 1)。功能群是指群落中在形态、生活习性、结构和功能等方面中某特征相同的物种的集合,在群落中占据着类似的生态位或发挥着相似的功能<sup>[16]</sup>。冠层高度在植物对光能及二氧化碳等资源的截取、吸收与利用等方面发挥重要作用,可作为生态位特征对进行功能群划分<sup>[27]</sup>。本研究中共 22 个样地群落平均高度为 31 cm,对 83 种植物高度进行加权平均,植株平均高度  $\geq 31$  cm 为高草, < 31 cm 为矮草。综上,本研究将物种划分为禾本科高草(TG)、禾本科矮草(SG)、豆科高草(TL)、豆科矮草(SL)、菊科高草(TA)、菊科矮草(SA)和杂类草 7 类功能群<sup>[28]</sup>。

$$WH = \sum_i^S \frac{n_i}{N} \times h_i \quad (1)$$

式中, $S$  为物种总数, $n_i$  为物种  $i$  的株数, $N$  为总株数, $h_i$  为物种  $i$  平均高度。

### 1.4.2 物种多样性指数

草地群落物种组成采用各物种重要值( $IV$ )表征,群落  $\alpha$  多样性指数采用丰富度( $R$ )、Shannon-Wiener 多样性指数( $H$ )、Pielou 均匀度指数( $J$ )和 Simpson 优势度指数( $D$ )共同表征<sup>[29]</sup>。

$$R = S \quad (2)$$

$$IV = (\text{各物种相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对生物量}) \times 100/3$$

式中,相对盖度 = 某个物种盖度/所有物种盖度之和;相对高度 = 某个物种高度/所有物种高度之和;相对生物量 = 某个物种生物量鲜重/所有物种生物量。

$$H = - \sum_i^S P_i \ln(P_i) \quad (3)$$

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

$$D = 1 - \sum_i^S (P_i)^2 \quad (5)$$

式中, $S$  为物种总数, $P_i$  为某一物种重要值与所有物种重要值之和的比值。

## 1.5 数据分析

使用 Ward 聚类法对草地群落进行分类,结合非度量多维度排序(NMDS)法分析草地群落分布差异。通过 NMDS 与群落结构特征和环境因素拟合,分析影响群落分布差异的环境因素<sup>[30]</sup>。使用指示种表明群落类型间物种组成差异,单因素方差分析(ANOVA)说明结构特征和物种多样性差异。使用功能群重要值和群落结构特征与环境因素进行结构方程建模,以探究环境因素影响群落结构特征的内在机理。

偶见种出现频率低,但在个别样方中显示较高重要值,属异常值,对 Bray-Curtis 距离计算产生影响,因此剔除在所有样方中出现频率低于 5% 的物种,共选取 40 种常见种进行聚类和排序分析。以行代表样方,列代表物种,建立一个 63×40 的“样方—物种”原始矩阵,计算样方间 Bray-Curtis 距离,基于 Bray-Curtis 距离进行 Ward 聚类。Mantel 分析代表不同分类水平的二元矩阵间相关性,本研究选取相关系数最高的分类水平作为最优分组方案。ANOSIM 相似性分析(Analysis of Similarities)对聚类结果进行组间差异性非参数检验, $R$  范围  $[-1, 1]$ ,  $R > 0$  组间差异大于组内,  $R < 0$  组间差异小于组内。使用 Permutation 置换检验说明组间差异是否显著,本研究中 ANOSIM 分析  $R$  值为 0.524,大于零模型(quantiles of permutations)99% 分位数 0.131,分类结果在  $P < 0.001$  水平显著。

参照 Wiesmair 等<sup>[25]</sup>的研究方法,使用 vegan 包中的 metaMDS 函数对样地进行 NMDS 分析。共选择 7 个环境因子(海拔 Altitude、坡度 Slope、土壤 pH 值、土壤有机碳 SOC、全氮 TN 和全磷 TP),6 个群落主要特征(植

物密度 PD、植被盖度 Coverag、群落加权平均高度 WH、地上生物量 AGB、地下生物量 BGB 和根冠比 R/S), 以及 4 个物种多样性参数(丰富度  $R$ 、Shannon-Wiener 多样性指数  $H$ 、Pielou 均匀度指数  $J$ 、Simpson 优势度指数  $D$ ) 作为响应变量, 样方物种排序得分作为自变量, 使用 `vegan` 包中的 `envfit` 函数作多元回归分析, 以确定草地群落的类型分布与潜在环境因子间的关系。使用置换的方法检验不同分组间的统计学显著性 ( $P < 0.05$ ), 仅当变量的组间差异显著时回归结果有效 ( $P < 0.05$ )。使用应力函数 `stress` 衡量排序拟合度,  $Stress < 0.05$ , 表明拟合极好;  $Stress < 0.1$ , 拟合较好;  $Stress < 0.2$ , 拟合可接受。  $Stress > 0.2$ , 表明拟合较差, 解释力较弱。本研究中, NMDS 排序应力函数值为 0.12, 拟合结果可接受。指示种分析在 `labdsv` 包中 `indval` 函数完成, 指示值计算方法为植物的频率 $\times$ 重要值, 并用置换的方法检验不同分组间的统计学显著性 ( $P < 0.05$ )。

结构方程模型 (SEM) 适合评估变量间的关系, 常被用于研究因素对观测变量的影响。用最低 Akaike information 准则 (AIC) 去除不显著变量, 使用卡方检验 ( $\chi^2, P > 0.05$ ) 和近似的均方根误差 (RMSEA,  $P < 0.05$ ) 评估模型拟合度。

聚类分析 (Ward)、排序 (NMDS) 以及指示种分析均在 R 4.1 中完成。单因素方差分析 (ANOVA) 在 SPSS 20.0 中完成。SEM 分析在 Amos21.0 中完成。相关绘图在 Origin 9.0 中完成。

## 2 结果分析

### 2.1 草地群落类型

22 个样点中共发现 83 种植物, 一年生草本 21 种, 多年生草本 54 种, 灌木或乔木 8 种; 83 个物种分属 26 科 65 属, 其中菊科 23 种, 禾本科 11 种, 豆科 10 种 (表 1 和 3)。对 40 种常见种在 63 个样方中的重要值进行 Ward 聚类, 结合 Mantel 分析, 在第 3 级聚类簇上裁剪时分类效果最优 (图 2), 最优分类数为 5 类。使用 ANOSIM 差异性分析对分类结果进行检验, 组间差异极显著 ( $r^2 = 0.73, P = 0.001$ )。

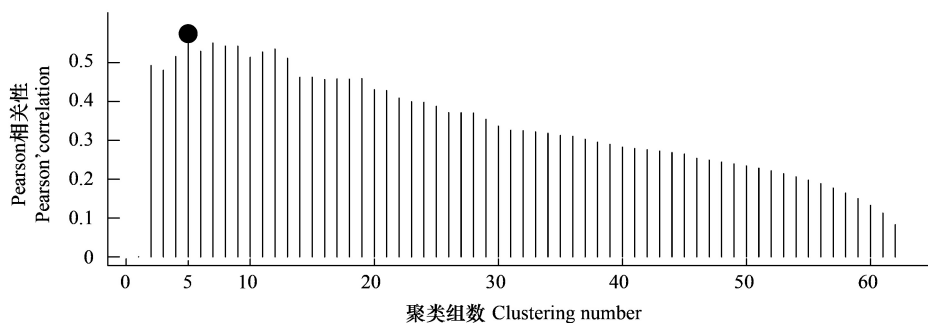


图 2 Ward 聚类与 Mantel 相关性分析

Fig.2 Ward clustering and Mantel correlation analysis

按照《中国植物区系和植被地理》的植被分类原则中规定的植物群落命名系统<sup>[31]</sup>, 同一层中拥有相同建群种、优势种或生态指示种的植物群落称为群丛。因此, 以最大指示种对各群丛命名, 22 个样地可划分为 5 个群丛 (图 3):

I. 狗尾草群丛 (*Setaria viridis* ass): 以禾本科一年生植物狗尾草为优势种, 伴生有鹅冠草 (*Roegneria kamoji*)、猪毛菜 (*Salsola collina*)、阿尔泰狗娃花 (*Aster altaicus*) 等。3 个样地中出现, 分布于上坡, 群落平均高度 ( $35.0 \pm 15.0$ ) cm, 群落盖度最低 ( $55 \pm 10.8$ )%, AGB 最低 ( $112.6 \pm 32.0$ ) g/m<sup>2</sup>, BGB 最低为 ( $127.6 \pm 52.4$ ) g/m<sup>2</sup>, 根冠比 ( $1.1 \pm 0.3$ )。

II. 茵陈蒿群丛 (*Artemisia capillaris* ass): 以茵陈蒿为优势种, 伴生有早熟禾 (*Poa sphondylodes*)、香青兰 (*Dracocephalum moldavica*) 等。在 2 个样地中出现, 均分布于上坡。群落平均高度 ( $40.0 \pm 20.0$ ) cm, 盖度 ( $61.6 \pm 17.7$ )%, AGB 为 ( $239.6 \pm 62.2$ ) g/m<sup>2</sup>, BGB 为 ( $396.1 \pm 178.9$ ) g/m<sup>2</sup>, 根冠比 ( $1.8 \pm 0.8$ )。

III. 甘草群丛 (*Glycyrrhiza uralensis* ass): 以甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 为优势种, 伴生有草木樨状黄耆 (*Astragalus melilotoides*)、败酱 (*Patrinia scabiosifolia*)、小红菊 (*Dendranthema chanelii*) 等。包含 4 个样地, 除 9 号地外均分布于沟坡两侧。群落平均高度 (35.0±13.0) cm, 群落盖度最高 (74.0±19.2)%, AGB 为 (197.9±82.6) g/m<sup>2</sup>, BGB 为 (281.7±164.4) g/m<sup>2</sup>, 根冠比 (1.5±1.1)。

IV. 铁杆蒿群丛 (*Artemisia sacrorum* ass): 以铁杆蒿为优势种, 伴生有达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica*)、菊叶委陵菜 (*Potentilla tanacetifoli*)、野草莓 (*Fragaria vesca*) 等。在 5 个样地中出现, 在流域各位置均有分布。群落平均高度 (32.5±13.0) cm, 盖度 (68.0±9.9)%, AGB 为 (204.3±65.4) g/m<sup>2</sup>, BGB 为 (395.8±236.5) g/m<sup>2</sup>, 根冠比 (2.1±1.4)。

V. 白羊草群丛 (*Bothriochloa ischaemum* ass): 以白羊草为优势种, 伴生有长芒草、砂珍棘豆 (*Oxytropis racemose*)、西伯利亚远志 (*Polygala sibirica*) 等。在 8 个样地中出现, 多分布于中下坡, 群落平均高度 (25.0±8.0) cm, 盖度 (70.0±18.2)%, AGB 为 (195.2±59.1) g/m<sup>2</sup>, BGB 为 (403.8±160.5) g/m<sup>2</sup>, 根冠比 (2.4±1.7)。

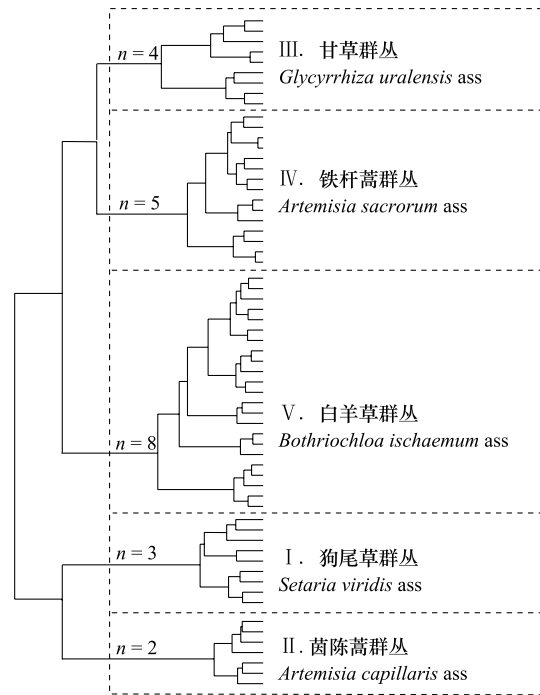


图 3 22 个草地样地 Ward 聚类分析结果

Fig.3 Ward cluster analysis results of the investigated 22 grassland communities

n 表示该聚类簇下的样地数量

表 1 纸坊沟流域不同群丛中 21 种指示种主要属性

Table 1 Major traits of 21 indicator species in different clusters at Zhifanggou watershed

群丛类型 Association type	指示种 Indicator species	重要值 Importance value	指示值 Indicator values	群丛类型 Association type	指示种 Indicator species	重要值 Importance value	指示值 Indicator values	
I. 狗尾草群丛 <i>Setaria viridis</i> ass	狗尾草	10.1	78 ***	III. 甘草群丛 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> ass	甘草	18.4	33 **	
	鹅冠草	7.8	29 *		草木樨状黄耆	17.0	26 *	
	猪毛菜	7.6	31 ***		败酱	8.0	37 *	
	鬼针草	4.9	62 ***		小红菊	5.1	33 *	
	阿尔泰狗娃花	4.1	32 *		丛生隐子草	3.4	40 **	
	II. 茵陈蒿群丛 <i>Artemisia capillaris</i> ass	风毛菊	3.4	62 ***	IV. 铁杆蒿群丛 <i>Artemisia sacrorum</i> ass	铁杆蒿	16.8	47 ***
		老鹳草	3.1	31 *	V. 白羊草群丛 <i>Bothriochloa ischaemum</i> ass	白羊草	20.6	50 ***
		地锦	1.8	56 ***		砂珍棘豆	2.8	30 *
		苦苣菜	1.5	90 ***		西伯利亚远志	2.7	33 *
茵陈蒿		8.6	53 ***					
硬质早熟禾		6.0	31 *					
香青兰	2.9	33 *						

\* 代表物种指示值在不同群丛间差异显著 (P<0.05)

## 2.2 群丛物种组成

指示种是指在生态系统中具有重要或独特生物学、生态学特征的一类物种, 它们的存在、种群密度和生理特性等信息, 表征整体群落或生态水平的状况以及变化情况。83 种物种中, 有 25 种植物为 5 类群丛共有物种, 说明不同群丛物种组成存在相似性和连续性。置换检验结果表明, 21 种物种在不同群丛间指示值显著差异 (P<0.05) (表 2), 物种在不同样点间分布和丰度存在显著差异, 可作为区分不同群丛的指示物种, 其余 62 种非指示物种基本信息见表 3。狗尾草群丛中指示物种最多 (9 种), 甘草群丛 5 种, 茵陈蒿群丛和白羊草群

从 3 种,铁杆蒿群丛仅 1 种。白羊草、茵陈蒿、铁杆蒿、猪毛菜 (*Salsola collina*)、鬼针草、风毛菊 (*Saussurea japonica*)、地锦 (*Parthenocissus tricuspidata*) 和苦苣菜 (*Ixeris polycephala*) 在不同群丛间指示值呈极显著差异,为强指示物种。砂珍棘豆、早熟禾、鹅冠草和草木樨状黄耆等植物在不同群丛间指示值呈显著差异,为弱指示种。白羊草、茵陈蒿、铁杆蒿、狗尾草和甘草分别为 5 类群丛优势物种和指示种,对草地群落结构分异产生重要影响。

### 2.3 群丛功能群重要值

图 4 结果表明,禾本科、豆科和菊科为最重要功能群,其在群落中的数量占 75%—85%,植被盖度占 48%—82%,地上生物量占 52%—82%,均远高于其它 22 科植物的总和。禾本科植物物种重要值占比为 21%—36%,豆科为 5%—24%,菊科为 28%—33%,其他科占比为 15%—24%。其它 22 科中,唇形科 4 种,藜科 3 种,萝藦科、牻牛儿苗科、葡萄科、伞形科、玄参科和远志科均各含 2 种,百合科、败酱科、车前科、胡颓子科、毛茛科、木贼科、茜草科、十字花科、檀香科、藤黄科、旋花科、榆科和紫葳科均只有 1 种。5 类群丛中不同功能群重要值差异明显(图 4),狗尾草群丛中禾本科高草和杂类草物种重要值最高(27.8 和 18.3),豆科高草和豆科矮草最低(5.3 和 0.4)。茵陈蒿群丛中除豆科矮草重要值最高(18.9)外,其它 6 类功能群的重要值与另外 4 群丛无明显差异。甘草群丛禾本科高草与豆科矮草均最低(9.2 和 8.2),豆科高草最高(16.4),豆科矮草、菊科和杂类草的重要值与其它群丛无明显差异。铁杆蒿群丛菊科矮草重要值最高(26.2),其它功能群重要值与白羊草群丛相近。白羊草群丛禾本科矮草重要值最高(16.6),杂类草重要值最低(15.7)。

### 2.4 群丛结构特征

土壤养分含量、群落结构特征及物种多样性参数的单因素方差分析结果表明(表 2),白羊草、铁杆蒿和甘草群丛(7.86 g/kg、6.25 g/kg 和 6.38 g/kg)的 SOC 含量显著高于茵陈蒿和狗尾草群丛(3.22 g/kg、4.04 g/kg) ( $P<0.05$ )。狗尾草和茵陈蒿群丛(0.58 g/kg、0.64 g/kg)的 TN 含量显著低于其它 3 个群丛(0.85—1.05 g/kg) ( $P<0.05$ ),白羊草群丛最高(1.05 g/kg)。TP 含量为 0.49—0.57 g/kg,5 类群丛间无显著差异。土壤 pH 呈弱碱性,5 类群丛间无显著差异,铁杆蒿群丛最低(8.40) ( $P<0.05$ )。

6 个群落结构特征参数中,群落高度在不同群丛间差异不显著,而植被密度、群落盖度、AGB、BGB 和根冠比差异显著( $P<0.05$ )。草地群落植物密度为 145—261 株/ $m^2$ ,铁杆蒿群丛最高,茵陈蒿群丛最低;群落平均高度为 25—37 cm,茵陈蒿群丛最高,白羊草群丛最低。群落平均盖度为 55%—74%,其中铁杆蒿和白羊草显著高于狗尾草群丛( $P<0.05$ )。茵陈蒿群丛 AGB 最高(239.6 g/ $m^2$ ),狗尾草群丛显著低于其它 4 个群丛(112.6 g/ $m^2$ ) ( $P<0.05$ )。白羊草群丛 BGB 最高(403.8 g/ $m^2$ ),显著高于狗尾草群丛(127.6 g/ $m^2$ ) ( $P<0.05$ )。

由表 2 可知,5 类群丛物种丰富度在 10—17 之间,群丛间无显著差异。Shannon-Wiener 指数为 1.99—2.36,其中狗尾草群丛显著高于茵陈蒿、铁杆蒿和白羊草群丛( $P<0.05$ );均匀度指数为 0.80—0.87,群丛间差异性与 Shannon 指数相一致;优势度指数为 0.70—0.84,茵陈蒿群丛显著低于其它 4 个群丛( $P<0.05$ )。

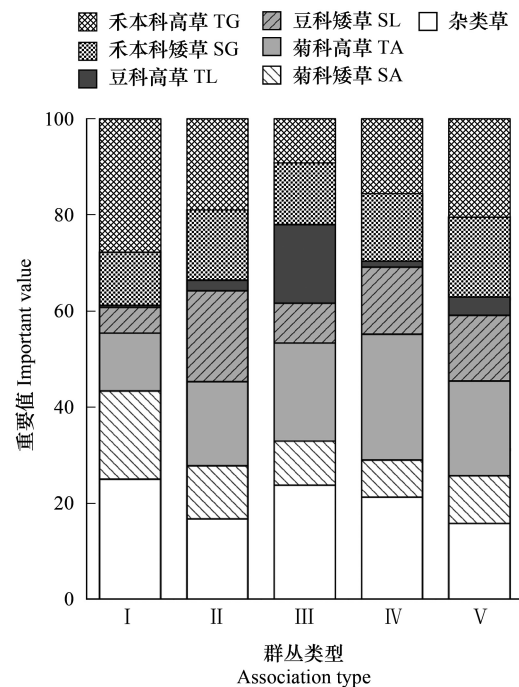


图 4 5 类群丛中不同功能群物种重要值的占比

Fig.4 The proportion of important value of different functional groups in the five associations

表 2 纸坊沟流域草地群丛环境及群落特征差异

Table 2 Community characteristics and environmental variables of different association at Zhifanggou watershed

指标 Index		狗尾草群丛 <i>Setaria viridis</i> ass	茵陈蒿群丛 <i>Artemisia capillaris</i> ass	甘草群丛 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> ass	铁杆蒿群丛 <i>Artemisia sacrorum</i> ass	白羊草群丛 <i>Bothriochloa ischaemum</i> ass
环境因子	Altitude/m	1237	1174	11155	1211	1162
Environment factors	Slop/(°)	22	15	15	13	22
	SOC/(g/kg)	4.04 ± 0.79b	3.22 ± 0.28b	6.38 ± 2.51a	6.25 ± 2.53a	7.86 ± 4.01a
	TN/(g/kg)	0.58 ± 0.04c	0.64 ± 0.14c	0.85 ± 0.24ab	0.73 ± 0.28bc	1.05 ± 0.36a
	TP/(g/kg)	0.57 ± 0.03a	0.54 ± 0.04a	0.55 ± 0.03a	0.49 ± 0.10a	0.53 ± 0.05a
	pH	8.50 ± 0.25a	8.70 ± 0.37a	8.56 ± 0.15a	8.40 ± 0.14a	8.50 ± 0.26a
群落结构	PD/(N/m <sup>2</sup> )	205 ± 107ab	145 ± 62bc	255 ± 74a	261 ± 127a	241 ± 112a
Community structure	WH/cm	35.9 ± 15.2a	37.5 ± 20.1a	35.8 ± 13.1a	32.1 ± 12.9a	25.5 ± 8.3a
	Coverage/%	55.1 ± 10.8b	61.6 ± 17.7ab	68.8 ± 19.2ab	74.5 ± 9.9a	72.7 ± 18.2a
	AGB/(g/m <sup>2</sup> )	112.6 ± 32.0b	239.6 ± 62.2a	197.9 ± 82.6a	204.3 ± 65.4a	194.0 ± 59.1a
	BGB/(g/m <sup>2</sup> )	127.6 ± 52.4b	392.7 ± 178.98a	281.7 ± 164.4ab	395.8 ± 236.5a	403.8 ± 160.5a
	R/S	1.1 ± 0.3b	1.7 ± 0.8ab	1.5 ± 1.1ab	2.2 ± 1.4ab	2.4 ± 1.7a
多样性指数	R	15 ± 1a	12 ± 3b	13 ± 3a	13 ± 3a	14 ± 3a
Diversity index	H	2.36 ± 0.19a	1.97 ± 0.32b	2.17 ± 0.23ab	2.00 ± 0.33b	2.07 ± 0.31b
	J	0.87 ± 0.05a	0.80 ± 0.05b	0.84 ± 0.04ab	0.80 ± 0.07b	0.81 ± 0.08b
	D	0.76 ± 0.21a	0.59 ± 0.22b	0.84 ± 0.04a	0.80 ± 0.07a	0.77 ± 0.15a

平均值±标准差 Mean ± SD; 同行数字后不同小写字母表示群丛间差异显著 ( $P < 0.05$ ); Altitude: 海拔; Slop: 坡度; SOC: Soil organic carbon 土壤有机碳; TN: Total nitrogen 全氮; TP: Total phosphorus 全磷; pH: 土壤 pH 值; PD: plant diversity 植物密度; CH: Community Height 群落高度; Coverage: 群落盖度; AGB: aboveground biomass 地上生物量; BGB: belowground biomass 地下生物量; R/S: Root/Shoot 根冠比; R: Richness 丰富度; H: Shannon-Wiener index 香农多样性指数; J: Pielou's evenness index 均匀度指数; D: Simpson's diversity index 优势度指数

## 2.5 草地群落空间分布与环境因子关系

排序图中点的坐标反映各物种最适生态梯度分布状况,样方越接近,表示物种组成越相似,并在一定程度上反映群落空间分布的梯度。由图 5 可知,狗尾草群丛与茵陈蒿群丛分布于第一、二象限,与白羊草群丛、甘草群丛与铁杆蒿群丛距离最远,说明狗尾草和茵陈蒿群丛物种组成与其它 3 类群丛差异最大。甘草群丛分布于三象限,白羊草群丛则分布于第三象限,铁杆蒿群丛分布于甘草群丛与白羊草群丛之间。

NMDS 排序结果表明,海拔、坡度、坡向、土壤 pH 和全磷对样方分布未产生显著影响 ( $P > 0.05$ ),但土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)含量对样方分布产生显著影响 ( $P < 0.05$ )。SOC 和 TN 含量与第一轴呈显著正相关关系,第一轴自右向左反映了土壤中 C 和 N 含量增加的梯度变化规律;群落平均高度和优势度指数与第二轴呈显著正相关关系,第二轴自下至上基本反映了群落高度和优势度指数增加的变化规律。沿第一轴自右向左依次分布了狗尾草群丛-茵陈蒿群丛-甘草群丛-铁杆蒿群丛-白羊草群丛,与 SOC 与 TN 增加方向相同。白羊草群丛分布于 SOC 和 TN 含量高的区域,狗尾草、茵陈蒿和甘草群丛相反。从群落结构和物种多样性参数来看,甘草群丛与铁杆蒿群丛群落高度与优势度指数均显著高于白羊草群丛。

## 2.6 环境因子对功能群与群落结构影响效应

结构方程建模(SEM)结果表明,SOC、TN 与植物功能群、植被盖度、AGB、BGB 间存在显著相关关系(图 6)。模型拟合度为 0.496,CMIN/DF 为 0.980,RMSEA 为 0。SEM 一般要求卡方值越小, $P > 0.05$ ,CMIN/DF > 3, RMSEA < 0.08,模型拟合度好,较好解释了土壤养分含量对群落功能群和结构特征的影响。功能群对植被盖度、AGB、BGB 的总解释度分别为 8%,45%,42%。SOC 对 TN 有显著正影响(0.74),解释度为 73%。TN 对禾本科矮草和豆科高草均产生极显著正效应(0.31 和 0.34,  $P < 0.01$ )。不同功能群在群落中物种重要值对群落特征的影响存在显著差异,禾本科高草、豆科植物和菊科高草均对 AGB 有显著正效应,禾本科高草和豆科矮草对 BGB 呈显著正效应(0.20 和 0.26,  $P < 0.05$ ),菊科高草对地下生物量有极显著负效应(-0.40,  $P < 0.01$ )。



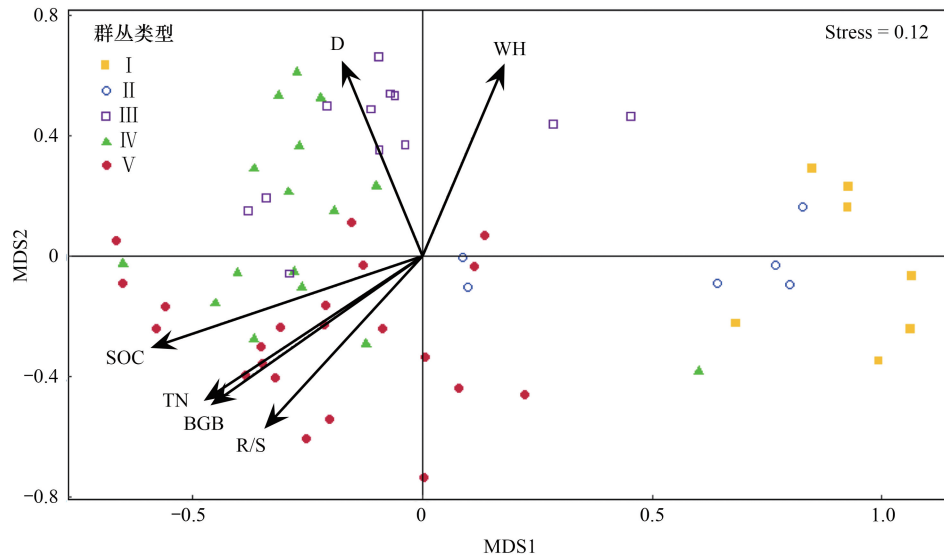


图5 草地样方与环境因子及群落结构参数 NMDS 排序图

Fig.5 Grassland plot NMDS ordination with environmental and community structure factors

D: 优势度指数 Simpson's diversity index; WH: 群落加权平均高度 Community weighted height; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; BGB: 地下生物量 Belowground biomass; R/S: 根冠比 Root/Shoot.

SOC 和 TN 均与植被盖度显著正相关(0.46 和 0.46,  $P < 0.01$ ), 禾本科高草与豆科高草存在极显著正相关关系(0.31), 禾本科高草重要值与菊科高草则存在显著负相关关系(-0.54,  $P < 0.01$ )。

### 3 讨论

聚类分析在不同聚类簇水平裁剪可得到不同结果, 分类数量越多, 相异系数越高<sup>[32]</sup>。采用 Matel 相关性系数和 Anosim 相似性分析综合判定, 将草地分为 5 种类型( $r^2 = 0.73$ ,  $P < 0.05$ )时, 符合植物群落分类客观实际。指示种分析中, 狗尾草群落和茵陈蒿群落以一年生生物种居多, 甘草群落和铁杆蒿群落物种优势度不断增加, 白羊草群落以多年生丛生禾草为优势物种, 这与众多时空替代法的研究结果相一致<sup>[2-5, 15]</sup>, 表明基于物种丰度和数学方法对草地群落分类具有客观性和合理性。黄土丘陵区草地演替序列一般表现为一年生草本(狗尾草、猪毛蒿、苦卖菜等早期定居物种)-多年生草本(铁杆蒿、芡蒿、委陵菜、硬质早熟禾和草木樨状黄芪等定居-竞争相对平衡种)-多年生丛生禾草(长芒草、二色棘豆、白羊草等竞争优势种)。NMDS 排序结果显示, 同一群落聚集分布, 不同群落存在明显的边界, 分类结果在排序图上得到很好验证。沿第一轴自右向左依次分布着狗尾草群落-茵陈蒿群落-甘草群落-铁杆蒿群落-白羊草群落, 从物种组成以及生境适宜度分布中能够较好的说明 5 类群落基本代表了草地恢复不同阶段。

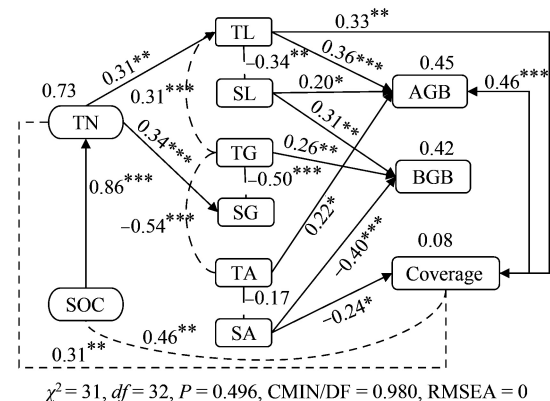


图6 物种功能群、结构特征与土壤 C、N 间相关关系的结构方程模型

Fig.6 Structural equation model of the correlation between species functional groups, structural characteristics and soil C and N content

TG: 禾本科高草; SG: 禾本科矮草; TL: 豆科高草; SL: 豆科矮草; TA: 菊科高草; SA: 菊科矮草; Others: 杂类草

表 3 纸坊沟流域草地群落中 62 种非指示物种基本信息

Table 3 Basic information of 62 non-indicative species in grassland communities at Zhifanggou watershed

物种 Species	重要值 Important value	物种 Species	重要值 Important value
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	12.9	地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	2.8
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	11.2	独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	1.5
紫花地丁 <i>Viola philippica</i>	1.6	活血丹 <i>Glechoma longituba</i>	1.3
蒙古蒿 <i>Artemisia mongolica</i>	5.8	角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	2.7
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	5.8	节节草 <i>Equisetum ramosissimum</i>	4.4
细叶远志 <i>Polygala linarifolia</i>	2.5	苦苣 <i>Sonchus oleraceus</i>	3.8
阴行草 <i>Siphonostegia chinensis</i>	10.2	狼牙刺 <i>Sophora davidii</i>	2.0
华北米蒿 <i>Artemisia giraldii</i>	6.4	麻花头 <i>Klasea centauroides</i>	4.7
黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i>	2.5	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.9
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	4.0	小蓬草 <i>Conyza canadensis</i>	4.9
刺儿菜 <i>Cephalanoplos segetum</i>	2.8	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	7.9
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	5.9	钻叶紫菀 <i>Symphotrichum subulatum</i>	7.1
二色棘豆 <i>Oxytropis bicolor</i>	2.2	白花葱 <i>Allium yanchiense</i>	3.9
车前 <i>Plantago asiatica</i>	4.4	白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	1.7
翻白委陵菜 <i>Potentilla discolor</i>	1.6	白头翁 <i>Pulsatilla chinensis</i>	3.8
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	5.5	百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	19.3
野草莓 <i>Fragaria vesca</i>	4.4	地肤 <i>Kochia scoparia</i>	3.0
牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>	16.6	黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>	4.5
苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	6.8	灰叶黄耆 <i>Astragalus discolor</i>	1.5
抱茎苦苣菜 <i>Lxeris sonchifolia</i>	2.9	藜 <i>Chenopodium album</i>	2.8
地黄 <i>Rehmannia glutinosa</i>	1.0	裂叶堇菜 <i>Viola dissecta</i>	3.2
杠柳 <i>Periploca sepium</i>	5.2	茅莓 <i>Rubus parvifolius</i>	3.9
早芦苇 <i>Phragmites australis</i>	15.1	披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	8.2
火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	4.7	牵牛 <i>Pharbitis nil</i>	1.6
牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>	4.3	茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	1.9
野豌豆 <i>Vicia sepium</i>	6.1	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	2.3
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	7.0	田葛缕子 <i>Carum buriaticum</i>	3.3
百蕊草 <i>Thesium chinense</i>	3.7	乌头叶蛇葡萄 <i>Ampelopsis aconitifolia</i>	1.2
柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	4.9	野菊 <i>Dendranthema indicum</i>	2.2
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	12.3	益母草 <i>Leonurus japonicus</i>	1.2
地耳草 <i>Hypericum japonicum</i>	2.2	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	2.1

表中加粗物种为 40 种常见物种中的非指示物种

经过近 20 年自然封育,纸坊沟流域内草地植被盖度(55.1%—74.5%)、AGB(112.6—239.6 g/m<sup>2</sup>)、丰富度(9—17)和多样性(1.97—2.36)远高于荒漠草原<sup>[33]</sup>,与高寒草原<sup>[34]</sup>和典型草原相近<sup>[3,35]</sup>,说明草地恢复到较好水平。研究区草地 SOC 和 TN 含量(4.04—7.86,0.58—1.05 g/kg)低于高寒草原<sup>[28]</sup>和典型草原<sup>[3,29]</sup>,TP 含量与其他草地类型相比无明显差异,土壤 C、N、P 含量相对较低。黄土丘陵区长期土壤侵蚀,导致草地 TOC 和 TN 含量相对较低,并成为限制草地群落恢复进程的关键因素<sup>[36]</sup>。NMDS 排序与结构方程模型结果均表明,海拔、坡度、坡向、土壤 pH 值等因素影响均不显著,仅 SOC 和 TN 含量影响显著,表明在小流域尺度上,土壤养分含量对草地群落影响较地形更大<sup>[7,37]</sup>。狗尾草群丛-茵陈蒿群丛-甘草群丛-铁杆蒿群丛—白羊草群丛分布方向与 SOC 和 TN 增加方向相同,表明群落演替方向与 SOC 和 TN 含量具有同步性 SOC 对 6 个主要功能群无显著影响,但对 TN 产生显著正效应,与群落盖度则存在显著正相关关系,SOC 对群落的影响与恢复阶段相关性更强。狗尾草群丛 SOC 与根冠比最低,群落高度较高,而白羊草群丛恰恰相反,生物量逐渐向地下部分转移,根系生物量增加与 SOC 积累存在非常强烈的正向促进作用<sup>[38]</sup>。SOC 主要来源于植物枯落物与根系分泌,自然演替增加植物向土壤输入的 C 含量<sup>[19]</sup>,表明 SOC 与群落生产力关系更加密切,对物种组成与功能

群配比影响不显著。TN 与豆科矮草间存在极显著正效应,与豆科植物具有固氮能力相符,根瘤菌有助于土壤 N 含量增加,有利于禾本科植物生长<sup>[29]</sup>。TN 对禾本科高草影响显著,禾本科优势物种根系具有较高的丛枝菌根定植率,相较于其他功能群有更高的 N 吸收能力<sup>[39]</sup>。豆科植物重要性随恢复时间延长而不断增加,表明 TN 对群落影响体现在对功能群调节方面。

功能群构成可解释 5 类群丛群落结构显著差异的内在原因<sup>[25]</sup>。本研究中,禾本科、豆科和菊科物种重要值比例高达 75%—85%,证实三大科在半干旱区草地群落构建中的重要性<sup>[5]</sup>。狗尾草群丛盖度、AGB 和 BGB 均显著最低,而 Shannon-Wiener 指数和 Pielou 优势度指数均显著高于白羊草和铁杆蒿群丛( $P < 0.05$ ),这与狗尾草群丛中禾本科高草比例较高,而豆科物种比例较低有关。狗尾草群丛中如狗尾草、猪毛菜和鬼针草等高草更适应更适应低碳和氮含量环境,对光资源的竞争也更占优势,但从植物经济学策略来看,有限资源制约了群落生产能力,而投入较多生物量到茎中,无法长期存在于生态系统中<sup>[30]</sup>。以豆科高草甘草和草木樨状黄耆为优势种的甘草群丛植物密度、高度和植被盖度均较高,但其 AGB 和 BGB 却较低,表明豆科高草与禾本科矮草为主要功能群不合理,限制了草地生产力。除甘草群丛外,豆科矮草重要值均大于豆科高草,达乌里胡枝子、砂珍棘豆、二色棘豆和苜蓿等低矮或匍匐生长的物种分布更广泛,表明豆科植物更适宜于以次优势物种存在<sup>[7]</sup>。白羊草群丛群落盖度与生物量均较高,禾本科高草与豆科矮草组合明显提高了植物对土壤养分资源的利用率,也极大地提高了生产力,体现出功能群的互补作用<sup>[39]</sup>。高草与矮草间均呈显著负相关关系(图 6),菊科和禾本科高草较矮草重要性更高,而豆科矮草重要性则远高于豆科高草。高草诱导的光照限制抑制了矮草物种的生长,增加了高草在群落中的竞争排斥能力<sup>[24]</sup>,植物演替会向更利于自我生存的方向发展,各功能群均有适宜的生态位。

白羊草、达乌里胡枝子和长芒草等均为半干旱区优良牧草,但在 5 类群丛中比例仍相对较低,提高禾本科高草和豆科矮草物种比重,降低杂类草数量可改善草地群落物种构成与营养价值。铁杆蒿群丛仅一种强指示物种,白羊草群丛优势种重要值明显大于狗尾草和茵陈蒿群丛,演替中后期优势物种竞争力强,易形成单优势种群落。群落结构提高与物种多样性水平存在负相关关系,多样性下降可能会削弱草地应对环境干扰的稳定性和恢复力。恢复后期群落可通过施肥改变群落结构和增加群落多样性,增加草地适口性物种数量,避免形成单优势种群落,提高群落稳定性与经济价值<sup>[25]</sup>。恢复初期群落应补播多年生物种,迅速增加覆盖度,加快群落恢复的速度。

#### 4 结论

综上所述,纸坊沟小流域内天然草地群落恢复良好,草地群落盖度、生物量和多样性均达到较高水平,但土壤的 C、N、P 含量偏低,并成为限制草地恢复的重要因素。草地可划分为狗尾草群丛、茵陈蒿群丛、甘草群丛、铁杆蒿群丛和白羊草群丛,基本代表了草地恢复的不同阶段,SOC 和 TN 含量高低与草地恢复进程具有同步性。群落中不同功能群间存在互补或拮抗作用,禾本科高草与豆科矮草共存能显著提高对土壤养分以及光的利用,而豆科高草作为优势种将不利于草地生产力发展。早期恢复群丛(狗尾草群丛和茵陈蒿群丛)可通过补播多年生物种及提高土壤肥力加快恢复进程;恢复中后期群丛(铁杆蒿群丛和白羊草群丛)易形成单物种群丛,应通过人为措施改善群落结构,扩大禾本科与豆科比例,提高群落生物多样性与稳定性。总体而言,土壤条件是影响纸坊沟小流域天然草地恢复进程的主要因素,恢复调控措施选择应考虑草地群丛类型与土壤 C、N 含量差异。

#### 参考文献(References):

- [1] Gang C C, Zhao W, Zhao T, Zhang Y, Gao X R, Wen Z M. The impacts of land conversion and management measures on the grassland net primary productivity over the Loess Plateau, Northern China. *Science of the Total Environment*, 2018, 645: 827-836.
- [2] Deng L, Shanguan Z P. Species composition, richness and aboveground biomass of natural grassland in hilly-gully regions of the Loess Plateau, China. *Journal of Integrative Agriculture*, 2014, 13(11): 2527-2536.
- [3] Zhao H F, He H M, Wang J J, Bai C Y, Zhang C J. Vegetation restoration and its environmental effects on the Loess Plateau. *Sustainability*,

- 2018, 10(12): 4676.
- [ 4 ] Liu Y, Wu G L, Ding L M, Tian F P, Shi Z H. Diversity-productivity trade-off during converting cropland to perennial grassland in the semi-arid areas of China. *Land Degradation and Development*, 2017, 28(2): 699-707.
- [ 5 ] 乔文静, 戴银月, 张伟, 付淑月, 杨改河, 韩新辉, 陈正兴, 高德新, 冯永忠. 黄土丘陵区撂荒恢复过程中植物群落组成与土壤养分及酶活性变化的关系. *环境科学*, 2018, 39(12): 5687-5698.
- [ 6 ] Zheng X X, Liu G H, Fu B J, Jin T T, Liu Z F. Effects of biodiversity and plant community composition on productivity in semiarid grasslands of Hulunbeir, Inner Mongolia, China. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2010, 1195(S1): 52-64.
- [ 7 ] Borcard D, Gillet F, Legendre P. 数量生态学: R 语言的应用. 赖江山, 译. 北京: 高等教育出版社, 2014: 104-108.
- [ 8 ] 张金屯. 数量生态学(第三版). 北京: 科学出版社, 2018: 336-338.
- [ 9 ] Wen L, Dong S K, Li Y Y, Sherman R, Shi J J, Liu D M, Wang Y L, Ma Y S, Zhu L. The effects of biotic and abiotic factors on the spatial heterogeneity of alpine grassland vegetation at a small scale on the Qinghai-Tibet Plateau (QTP), China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2013, 185(10): 8051-8064.
- [ 10 ] 包小婷, 丁陆彬, 姚帅臣, 王景升, 石培礼, 王彤, 李超, 刘文婧. 拉萨河流域植物群落的数量分类与排序. *生态学报*, 2019, 39(3): 779-786.
- [ 11 ] 席小康, 朱仲元, 郝祥云. 锡林河流域草原植物群落分类及其多样性分析. *生态环境学报*, 2016, 25(8): 1320-1326.
- [ 12 ] 赵连春, 秦爱忠, 赵成章, 段凯祥, 王继伟, 文军. 嘉峪关草湖湿地植物功能群组成及其性状对不同生境的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 822-833.
- [ 13 ] 乔鲜果, 郭柯, 赵利清, 刘长成, 赵海卫, 侯东杰, 高趁光. 中国石生针茅草原的分布、群落特征和分类. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 231-237.
- [ 14 ] 白文娟, 焦菊英, 马祥华, 温仲明, 焦峰. 黄土丘陵沟壑区退耕地自然恢复植物群落的分类与排序. *西北植物学报*, 2005, 25(7): 1317-1322.
- [ 15 ] Biondini M. Plant diversity, production, stability, and susceptibility to invasion in restored northern tall grass prairies (United States). *Restoration Ecology*, 2007, 15(1): 77-87.
- [ 16 ] Cleland E E, Collins S L, Dickson T L, Farrer E C, Gross K L, Gherardi L A, Hallett L M, Hobbs R J, Hsu J S, Turnbull L, Suding K N. Sensitivity of grassland plant community composition to spatial vs. temporal variation in precipitation. *Ecology*, 2013, 94(8): 1687-1696.
- [ 17 ] Sun W Y, Song X Y, Mu X M, Gao P, Wang F, Zhao G J. Spatiotemporal vegetation cover variations associated with climate change and ecological restoration in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 209-210: 87-99.
- [ 18 ] Wang G X, Liu G S, Li C J. Effects of changes in alpine grassland vegetation cover on hillslope hydrological processes in a permafrost watershed. *Journal of Hydrology*, 2012, 444-445: 22-33.
- [ 19 ] Zhang W, Ren C J, Deng J, Zhao F Z, Yang G H, Han X H, Tong X G, Feng Y Z. Plant functional composition and species diversity affect soil C, N, and P during secondary succession of abandoned farmland on the Loess Plateau. *Ecological Engineering*, 2018, 122: 91-99.
- [ 20 ] 张凯, 陈丽茹, 徐慧敏, 李秧秧. 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): 2521-2530.
- [ 21 ] 王建国, 樊军, 王全九, 王力. 黄土高原水蚀风蚀交错区植被地上生物量及其影响因素. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 556-564.
- [ 22 ] 吴会峰, 宋丽娟, 杜峰, 郝文芳. 黄土丘陵区草地主要种群生态位及其环境解释. *应用生态学报*, 2017, 28(11): 3494-3504.
- [ 23 ] Gonzalez M M, Crofts A L, McLaren J R. Plant biomass, rather than species composition, determines ecosystem properties; Results from a long-term graminoid removal experiment in a northern Canadian grassland. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2211-2225.
- [ 24 ] Xu Z W, Ren H Y, Li M H, Van Ruijven J, Han X G, Wan S Q, Li H, Yu Q, Jiang Y, Jiang L. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1308-1316.
- [ 25 ] 张学霞, 朱清科, 吴根梅, 孙丹珠. 数码照相法估算植被盖度. *北京林业大学学报*, 2008, 30(1): 164-169.
- [ 26 ] 刘海威, 张少康, 焦峰. 黄土丘陵区不同退耕年限草地群落特征及其土壤水分养分效应. *草业学报*, 2016, 25(10): 31-39.
- [ 27 ] MacDonald R L, Burke J M, Chen H Y H, Prepas E E. Relationship between aboveground biomass and percent cover of ground vegetation in Canadian boreal plain riparian forests. *Forest Science*, 2012, 58(1): 47-53.
- [ 28 ] Chen Z F, Xiong P F, Zhou J J, Yang Q, Wang Z, Xu B C. Grassland productivity and diversity changes in responses to N and P addition depend primarily on tall clonal and annual species in semiarid Loess Plateau. *Ecological Engineering*, 2020, 145: 105727.
- [ 29 ] 熊沛枫. 黄土丘陵区草地群落冠层降雨截留特征及优势种对降雨的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [ 30 ] Wiesmair M, Otte A, Waldhardt R. Relationships between plant diversity, vegetation cover, and site conditions; implications for grassland conservation in the Greater Caucasus. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(2): 273-291.
- [ 31 ] 陈灵芝. 中国植物区系与植被地理. 北京: 科学出版社, 2014.
- [ 32 ] 袁秀, 马克明, 王德. 草地植物群落最优分类数的确定——以黄河三角洲为例. *生态学报*, 2013, 33(8): 2514-2521.
- [ 33 ] 陈林, 辛佳宁, 苏莹, 李月飞, 宋乃平, 王磊, 杨新国, 卞莹莹, 田娜. 异质生境对荒漠草原植物群落组成和种群生态位的影响. *生态学报*, 2019, 39(17): 6187-6205.
- [ 34 ] 熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲. 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. *生态学报*, 2016, 36(11): 3362-3371.
- [ 35 ] Kang M Y, Dai C, Ji W Y, Jiang Y, Yuan Z Y, Chen H Y H. Biomass and its allocation in relation to temperature, precipitation, and soil nutrients in Inner Mongolia grasslands, China. *PLoS One*, 2013, 8(7): e69561.
- [ 36 ] Zhu H X, Fu B J, Wang S, Zhu L H, Zhang L W, Jiao L, Wang C. Reducing soil erosion by improving community functional diversity in semi-arid grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 2015, 52(4): 1063-1072.
- [ 37 ] Liu B, Zhao W Z, Liu Z L, Yang Y T, Luo W C, Zhou H, Zhang Y Y. Changes in species diversity, aboveground biomass, and vegetation cover along an afforestation successional gradient in a semiarid desert steppe of China. *Ecological Engineering*, 2015, 81: 301-311.
- [ 38 ] Yang Y, Dou Y X, An S S. Environmental driving factors affecting plant biomass in natural grassland in the Loess Plateau, China. *Ecological Indicators*, 2017, 82: 250-259.
- [ 39 ] Luo R Y, Fan J L, Wang W J, Luo J F, Kuzyakov Y, He J S, Chu H Y, Ding W X. Nitrogen and phosphorus enrichment accelerates soil organic carbon loss in alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2019, 650: 303-312.