

DOI: 10.5846/stxb202011172962

郑诚, 温仲明, 郭倩, 樊勇明, 杨玉婷, 高飞. 基于 MaxEnt 模型的延河流域草本植物适生分布与功能性状分析. 生态学报, 2021, 41(17): 6825-6835.
Zheng C, Wen Z M, Guo Q, Fan Y M, Yang Y T, Gao F. Analysis of suitability distribution and functional traits of common herb species in Yanhe River catchment based on MaxEnt model. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(17): 6825-6835.

基于 MaxEnt 模型的延河流域草本植物适生分布与功能性状分析

郑 诚¹, 温仲明^{1,2,*}, 郭 倩¹, 樊勇明¹, 杨玉婷¹, 高 飞²

¹ 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨陵 712100

² 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 杨陵 712100

摘要:明确延河流域常见草本植物的潜在适生区分布,是植被恢复工作持续推进的基础。本研究收集了延河流域 8 种常见草本植物的地理分布信息和 13 个环境变量,采用 MaxEnt 和 ArcGIS 模拟了延河流域常见草本植物在当前气候下的潜在适生性分布,进而研究这 8 种不同草本植物适生性分布与功能性状变异特征之间的相关关系。研究结果显示:根据物种-性状排序图的分布格局判断,本研究选择的七个功能性状在植物所属科之间发生了明显趋异分化现象,在 PC1 右侧为禾本科植物,PC1 左侧为菊科、豆科和唇形科植物。对物种适生性分布模拟结果表明,达乌里胡枝子在研究区内的适生性最高,百里香的适生性最低,表明达乌里胡枝子比其他常见草本物种更适合被选择为该流域的植被恢复的先锋物种。在功能性状变异特征相关性分析中,物种适生区大小与比叶面积变异系数呈显著正相关,与其他植物功能性状变异特征不显著。因此,比叶面积的变异系数更适合作为指示延河流域草本植物适生区大小的性状。

关键词:植被恢复;延河流域;适生性;功能性状;潜在分布

Analysis of suitability distribution and functional traits of common herb species in Yanhe River catchment based on MaxEnt model

ZHENG Cheng¹, WEN Zhongming^{1,2,*}, GUO Qian¹, FAN Yongming¹, YANG Yuting¹, GAO Fei²

¹ College of Grassland Agriculture, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

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

Abstract: Clarifying the distribution of potential suitable areas for common herb plants is the basis for the continuous advancement of vegetation restoration in the Yanhe River catchment. In this study, MaxEnt and ArcGIS were used to simulate the potential suitability distribution in the Yanhe River catchment under the current climate situation by collecting the geographic distribution information of 8 common herbaceous plants and 13 environmental factors. In addition, correlation analysis was conducted between habitat suitability and variation characteristics of multiple functional traits of 8 herbaceous species, the variation characteristics including variation coefficient and variation range. The results showed that the seven functional traits in this study had obvious differentiation among the families of the plants according to the distribution pattern of the species trait sequence diagram. There are significantly different in functional traits between different families. On the right side of PC1 was Gramineae, and on the left side were Compositae, Leguminosae and Labiatae. The simulation results of the species suitability distribution model suggests that the suitability areas of the herbaceous plants locates in the northwest of the Yanhe River catchment, as well as the *Lespedeza daurica* has the highest suitability in the study area, and *Thymus mongolicus* has the lowest suitability, which implies that the *Lespedeza daurica* is more suitable than other herbaceous species as a pioneer species for vegetation restoration in the Yanhe River catchment. In the correlation analysis of

基金项目:国家自然科学基金项目(41977077,41671289)

收稿日期:2020-11-17; 网络出版日期:2021-06-11

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

functional traits, the coefficient of variation about specific leaf area was significantly positively correlated with the distribution of species suitability, while the variation characteristics of other functional traits were not significantly correlated with the distribution of species suitability. Therefore, the coefficient of variation about specific leaf area is more suitable for indicating the size of herbaceous suitable area in Yanhe River catchment.

Key Words: vegetation restoration; Yanhe River catchment; habitat suitability; functional traits; potential natural distribution

黄土丘陵区位于半湿润半干旱向干旱荒漠化过度地带。由于该区地理位置的过渡性、地形和地貌的复杂性、土壤的易蚀性及人类对土地的过度利用,该区生态环境不断恶化,已成为我国水土流失与生态环境问题最严重的地区之一^[1]。植被是恢复和维持生态系统的物质基础,植被恢复是该区生态环境可持续发展的关键和核心^[2]。为了控制水土流失,改善生态环境,自 20 世纪以来,我国相继实施了众多的生态修复项目以实现黄土高原地区生态系统的可持续发展^[3]。特别是 1999 年退耕还林(草)工程的大规模实施以来,黄土丘陵区植被覆盖率大幅度提升,入黄泥沙逐渐减少,生态环境逐步改善^[4]。但在大规模的植被建设过程中,也因主观认识不足和客观环境限制等问题,部分地区因物种选择不当,与立地环境不匹配,引起土壤水分的过度消耗,并对水资源平衡和植被多样性等产生不良影响^[5-6]。其中黄土丘陵区复杂的地形变化引起的高环境异质性,是造成部分地区物种选择困难和不能与立地匹配的重要原因^[7]。同时历史上该区自然植被破坏严重,植被恢复缺乏相应的参照系,选择哪些物种、在什么样的立地环境中恢复种植这些物种,目前依然缺乏相应的研究支持,要实现习近平总书记^[8]依水而定、量水而行的植被恢复建设原则,依然面临较大的困难。摸清不同立地环境条件下最适合的物种,是植被恢复中实现物种与立地环境精准配植的首要任务^[9]。大量的生态恢复实践认为,以自然植被为基础通过模型构建参照植被系,是解决该问题的关键^[10]。其中潜在自然植被作为与立地环境达到一种平衡的植被形态,反映的是在该立地条件下所能发育形成的最稳定成熟的植被类型;通过潜在自然植被系统来模拟物种适生性分布是目前国内外公认的最可靠有效的方法之一^[11-12]。在过去的二十年间,随着人工智能技术的发展,机器学习方法逐渐成为研究立地环境与物种适生性的重要手段^[13]。物种分布模型是模拟和预测物种地理分布和适生性的有效工具,已被广泛应用于预测物种的适生性分布^[14]。Kuber^[15]利用最大熵模型对南厄瓜多尔的一个热带雨林中 16 种树种的空间分布及其与地形变量的关系进行了探讨,发现海拔和地形位置指数是大多数树种分布的主要决定因素。Sormunen 等^[16]利用广义相加模型对芬兰西北部地区常见乔木和灌木物种的适生性研究表明,土壤属性和地形坡度对该物种的分布影响很大。晁碧霄等^[17]人利用最大熵模型对广东省红树林潜在适生区进行模拟表明,影响广东省红树林分布的最主要的环境变量是降水、气温和海表温度。王国峥等^[18]人利用 GARP、Bioclim、Domain 和 Maxent 模型预测了我国孑遗植物金钱松的适生区分布结果发现,气候变化将是主要影响金钱松适生区分布变化的影响因子。

草地是黄土丘陵区分布最为广泛的植被类型之一,占区域总面积的 32.6%;在 1999 年大规模实施退耕还林(草)和封禁之后,黄土丘陵区草地面积进一步扩大^[19-20]。草本植被具有增加生物多样性、改善土壤结构和防止水土流失等多重功效^[21],是生态系统稳定发育的基础。大量研究表明,对水土流失具有控制作用的往往是贴地表植被^[22-24]。焦菊英等^[24]的研究认为,只要贴地表植被盖度达到 63.4%,即可有效控制水土流失。而贴地表植被主要由草本植物构成,加之草本植物具有自我恢复能力强、适生性高等特点,因此,草本植物在黄土丘陵区植被恢复与环境改善方面发挥着重要作用^[25],研究草本植物适生分布与功能性状对于黄土高原的生态恢复无疑具有更为重要的理论与实践意义。延河流域是黄土高原典型的丘陵沟壑区,该流域地势由西北向东南倾斜,沟壑纵横、梁峁起伏,丘陵沟壑面积占全流域的 90%,地貌分为:黄土梁峁丘陵、黄土宽梁残塬、河谷阶地和石质丘陵四类^[26]。此外,空间尺度上植被跨暖温性森林带、暖温性森林草原带和暖温性典型草原带,植被随环境梯度变化明显^[26]。该区由于长期的人类活动影响,自然植被破坏严重,水土流失剧烈,是黄土丘陵沟壑区植被恢复重建的关键区域。但因该区地形破碎,环境异质性高,加之植被恢复缺乏适当的参

照系(自然植被破坏严重),导致物种选择不当,引起众多环境问题。例如“小老树”的集中分布^[27]、生物量的严重超载^[12]、土壤干化现象明显和水资源过度消耗^[28]。因此,研究该区植被恢复与重建对于黄土丘陵区生态恢复具有重要意义。虽然自 20 世纪以来,在该地区开展了大量的植被恢复与重建研究^[29-31],但主要集中在土壤水分养分效应、植被空间分布格局、功能性状与环境的关系和植被恢复演替过程等方面^[31],但对常见草本物种及其重要性研究相对较少。本研究拟根据该区域常见的乡土草本植物的地理分布和当前环境条件,应用 MaxEnt 模型构建主要草本植物的适生性分布特征,并通过功能性状分析不同物种之间适生性差异,以为该区植被恢复重建的物种选择与空间布局提供依据。本研究的目标有:(1) 根据气候和地形变量对该区域常见草本物种的潜在自然植被适生区进行模拟;(2) 描述延河流域中最常见的草本植物的功能性状和生存策略;(3) 通过功能性状分析物种适生性分布差异。

1 研究方法数据来源

1.1 研究区概况

延河流域包括 7687 km²的研究区,位于黄土高原中部(北纬 36°23′—37°17′,东经 108°45′—110°28′),该流域为大陆性半干旱季风气候,年降雨量为 495.6 mm,年平均气温为 9℃。流域的气候具有明显的过渡性,降雨量从西北向东南逐渐递增。该流域的地形零散,并且起伏较大,属于典型的黄土丘陵沟壑区。植被类型从西北向东南也有明显变化,依次是典型草原区、森林草原区和森林区。因此,该流域一直以来是研究较大尺度植被与环境变化的理想区域,同时该区域由于严重的植被破坏和脆弱的生态环境,也是黄土丘陵沟壑区植被恢复和重建的重点领域。

1.2 地理分布调查数据和物种选择

在黄土丘陵区,植被分布一方面受气候变化影响,呈现出明显的地带性规律;但另一方面,该区地形变化复杂,地形对水热条件具有强烈的二次分配作用,形成区别于地带性气候的微生境。正因为如此,该区植被分布整体上呈现为地带性植被与非地带性植被的嵌套分布^[32]。森林植被可以沿着沟谷向森林草原区甚至草原区延伸,草地植物群落也可沿山脊向南分布。因此,本研究采用环境梯度分层采样法进行分层采样,首先根据降水和温度梯度变化,将延河流域分成 17 个环境单元,按照每个梯度单元内的栅格数量,确定样地数量。在每个环境梯度单元内,再根据地形变化(坡向、坡位)选择采样断面,从而使所选样点尽可能反映整个研究区的气候梯度变化和地形变化形成的微生境类型。本研究共设计采样点 145 个,覆盖研究区从东南到西北所有生境(图 1),采样时间为 2016—2019 年夏季 7 月—9 月。在每个采样点,选取人为干扰较轻、自然植被发育较好,具有代表性的样地进行野外调查及采样。为减少数据误差,每个样点设置 3 个 1m×1m 样方采样以达到样点数据的代表性和典型性^[2]。样地的设置采用典型取样法,采样收集包括样地号、地点位置(利用手持 GPS 精准定位,记录经纬度坐标、海拔、坡度、坡向和地形)、样地植被类型、植物种类及数量、盖度和频度。乡土植物是指对当地环境具有天然适应性的植物种类,对当地生态环境恢复具有得天独厚的优势^[33],草本植被类型具有增加生物多样性、改善土壤结构和防止水土流失等多重功效^[4,21]。为了推进植被恢复工作的有效性和生物多样性的保护,本研究选择该流域常见的草本植物,包含该流域的建群种和伴生种。物种分别为:百里香(*Thymus mongolicus*),长芒草(*Stipa bungeana*),铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*),达乌里胡枝子(*Lespedeza daurica*),丛生隐子草(*Cleistogenes caespitosa*),白羊草(*Bothriochloa ischaemum*),芨芨草(*Artemisia giraldii*),大

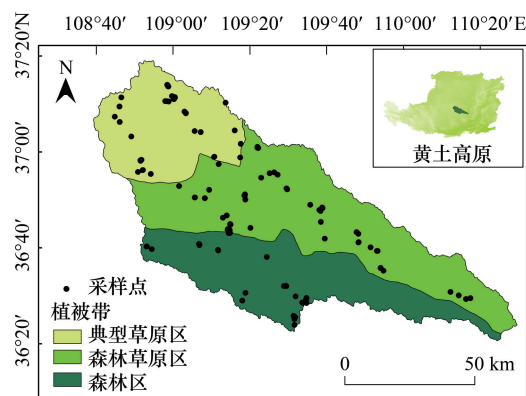


图 1 延河流域采样点分布图

Fig.1 Sample points of the Yanhe River catchment

针茅(*S. grandis*)^[34]。

1.3 功能性状的确定

对于每个物种均测定了以下功能性状:植株高度(cm)、叶厚度(mm)、叶氮含量(g/kg)、叶磷含量(g/kg)、叶碳含量(g/kg)、比叶面积(mm²/mg)和叶组织密度(mm³/mg)。植物功能性状测定方法参照 Cornelissen 等^[35],具体方法如下:植株高度用钢尺测量,即物种的垂直高度,以同一样方某物种的 5 个植株的平均高度作为该物种的高度值。用扫描仪平展叶片图像,然后用分析软件 Image-J 根据扫描图像的像元数计算叶面积。叶片在 105℃下杀青 15min, 85℃下烘干 48—72h 后,用万分之一天平称量。叶厚度选用精度为 0.01mm 的电子游标卡尺沿着叶片的主脉方向,在距离主脉两侧约 1 mm 处各均匀选取 3 个点进行测量,获得的三个值取均值为叶厚度。叶碳含量(g/kg)、叶氮含量(g/kg)和叶磷含量(g/kg)分别用重铬酸钾外加热法测定、凯氏定氮仪法和钼锑抗比色法测定。为保证试验数据的一致性,本研究测定与计算的数值均取小数点后两位有效数值。

1.4 模型模拟

生态位模型是根据物种实际分布范围和环境因子通过一定的算法来预测物种在该区域是否适宜生存的模型,越来越多的生态位模型用于评估气候和地形等环境变量对物种适生性的影响^[36]。由于 MaxEnt 模型只需物种存在的地理数据,且数据量很少时预测结果也能够实现理想的结果预测而被广泛应用于物种分布研究。本研究采用 MaxEnt 模型来进行适生性模拟,精度为 25 m。

根据前述,水热条件是影响植被地理分布的主要因子,具体决定植被分布的大体可分为 3 类:1)植物耐寒性;2)植物完成生活史所需的生长季长度和热量供应;3)植物用于生长和维持的水分供应。年均最冷月气温、年均最热月气温反映植物耐受的温度,年平均气温和生长季温度表征植物完成生活史所需的热量,温度和降雨季节性变化反映植物对生长的调控能力,降水量和蒸发量表征水分的供应。除气候影响外,地形也通过对黄土丘陵区水热条件的强烈再分配作用影响到物种的局部分布,形成地带性植被与非地带性嵌套分布格局^[11]。因此,地形因子也是本研究中必须考虑的环境因子。基于黄土丘陵区气候和地形的复杂性,本研究选择了与植物生长相关的 9 个气候因子和 4 个地形因子,包括温度、降水和地形,作为环境数据来模拟延河流域的植物分布(表 1)。其中气象因子有年均最冷月气温、年均最热月气温、年平均气温、4—10 月平均气温、季节性温度变化率、年均降雨量、年均雨季降雨量、降雨季节性变化率和年均蒸发量,分别反映植物耐寒性、生长季长度、热量和水分供应等生态学特性。本文涉及的气象因子主要根据延河流域及周边 57 个气象站的站点观测数据进行空间插值而获得;地形因子主要考虑坡向、坡度、坡位和高程,可依据 DEM 数据计算获取,其中 DEM 是使用 ARC/INFO 由该流域的 1:10000 地形图生成。

表 1 参与 MaxEnt 模型运算的环境因子变量
Table 1 Environment variables in MaxEnt models

环境因子 Field	解释描述 Description	环境因子 Field	解释描述 Description
teml	最冷月气温	temsea	季节性温度变化率
temh	最热月气温	slope	坡度
tempaver	年平均气温	aspe	坡向
rain789	年均雨季降雨量	posi	坡位
tem410	4—10 月平均气温	rainsea	降雨季节性变化率
rainaver	年均降雨量	elev	海拔
ET	年平均蒸发量		

teml:最冷月气温 Average annual coldest monthly temperature;temh:最热月气温 Average annual hottest monthly temperature;tempaver:年平均气温 Average annual temperature;rain789:年均雨季降雨量 Average annual rainfall in rain season;tem410:4—10 月平均气温 Average monthly temperature from April to October;rainaver:年均降雨量 Average annual rainfall;ET:年平均蒸发量 Annual average evaporation;temsea:季节性温度变化率 Seasonal temperature changes ratio;slope:坡度 Slope degree;aspe:坡向 Slope aspect;posi:坡位 Slope position;rainsea:降雨季节性变化率 Seasonal change rate of rainfall;elev:海拔 Elevation

1.5 数据分析

为了推断物种的生态策略,通过 Hill-Smith 主成分分析法 (PCA) 按照其功能性状进行排序。连续变量和离散变量均已标准化,即将值缩放为零均值和单位方差。MaxEnt 模型精度评估采用 jackknife 的方法。使用对象的工作特征曲线 (AUC) 下的面积值测试模型结果,标准为: $0.9 < \text{AUC} < 1.0$, 高度准确; $0.8 < \text{AUC} < 0.9$, 良好; $0.7 < \text{AUC} < 0.8$, 有用^[37]。使用 ArcGIS 9.3 中最低存在阈值 (LPT) 定义适生区分布范围,再通过栅格计算器获得具体物种适生区面积^[38]。

2 研究结果

2.1 延河流域常见草本植物功能特征

在延河流域调查的常见草本植物中,不同物种的功能性状存在明显差异。具体表现为,大针茅是最高的物种 ($H = 52.21 \pm 13.60$), 而百里香是最矮物种 ($H = 3.89 \pm 1.92$); 叶片最厚的物种是铁杆蒿 ($LT = 0.18 \pm 0.08$), 叶片最薄的物种是丛生隐子草 ($LT = 0.18 \pm 0.01$); 叶碳、氮、磷含量的结果显示,叶氮含量最高的是达乌里胡枝子 ($LN = 33.95 \pm 6.11$), 叶氮含量最低的是长芒草 ($LN = 13.38 \pm 4.00$); 叶磷含量最高的是芨蒿 ($LP = 1.58 \pm 0.13$), 而叶磷含量最低的是长芒草 ($LP = 0.84 \pm 0.24$); 叶碳含量最高的是铁杆蒿 ($LC = 519.72 \pm 21.21$), 而叶碳含量最低的是长芒草的 ($LC = 448.02 \pm 15.54$); 比叶面积最高的是丛生隐子草 ($SLA = 17.04 \pm 1.12$), 比叶面积最低的是大针茅 ($SLA = 5.15 \pm 3.11$); 叶组织密度最高的是芨蒿 ($LD = 2.26 \pm 0.05$), 叶组织密度最低的是铁杆蒿 ($LD = 0.28 \pm 0.02$) (图 2)。

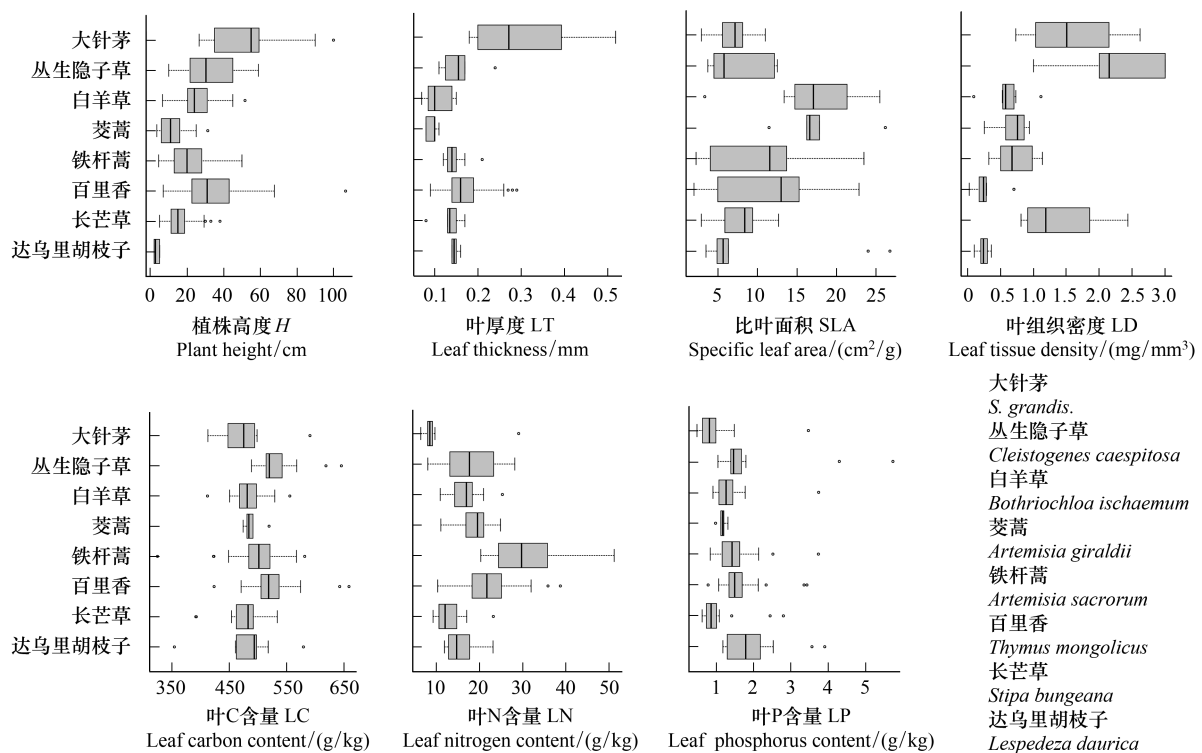


图 2 延河流域常见草本物种 7 种功能性状箱式图

Fig.2 Boxplot of 7 plant functional traits value for main herb species from the Yanhe River catchment

H: 株高 Plant height; LT: 叶厚度 Leaf thickness; LN: 叶氮含量 Leaf Nitrogen Content; LP: 叶磷含量 Leaf Phosphorus Content; LC: 叶碳含量 Leaf Carbon Content; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LD: 叶组织密度 Leaf tissue density

2.2 八种常见草本植物相关关系及主成分分析

在功能性状的排序中,2 条 PCA 轴解释了总惯性的 75.23% ($PC1 = 45.02\%$, $PC2 = 30.21\%$)。与 $PC1$ (横

轴)相关性最大的功能性状是化学计量(叶磷含量 = 0.53; 叶碳含量 = 0.49; 叶氮含量 = 0.43; 叶组织密度 = -0.43)。叶片化学计量在 PC1 的左侧, 叶组织密度集中分布在右侧, 且叶片氮、磷、碳含量关联更为紧密。此外, 达乌里胡枝子、铁杆蒿、百里香、芨芨草分布在 PC1 左侧, 叶片具有较高的叶磷含量、叶碳含量和叶氮含量含量; 在 PC2(纵轴)上, 叶厚度、比叶面积和植株高度表现突出(叶厚度 = 0.57; 植株高度 = 0.44; 比叶面积 = -0.52); 在排序的底部物种较低矮且具有较高的比叶面积, 有丛生隐子草和铁杆蒿; 在排序顶部的物种是 H 较高和 LC 较大的物种, 有大针茅。基于皮尔逊相关性分析发现, 植株高度和叶片厚度、叶组织密度显著正相关, 与叶氮含量显著负相关, 叶碳含量和叶磷含量显著正相关(图 3)。

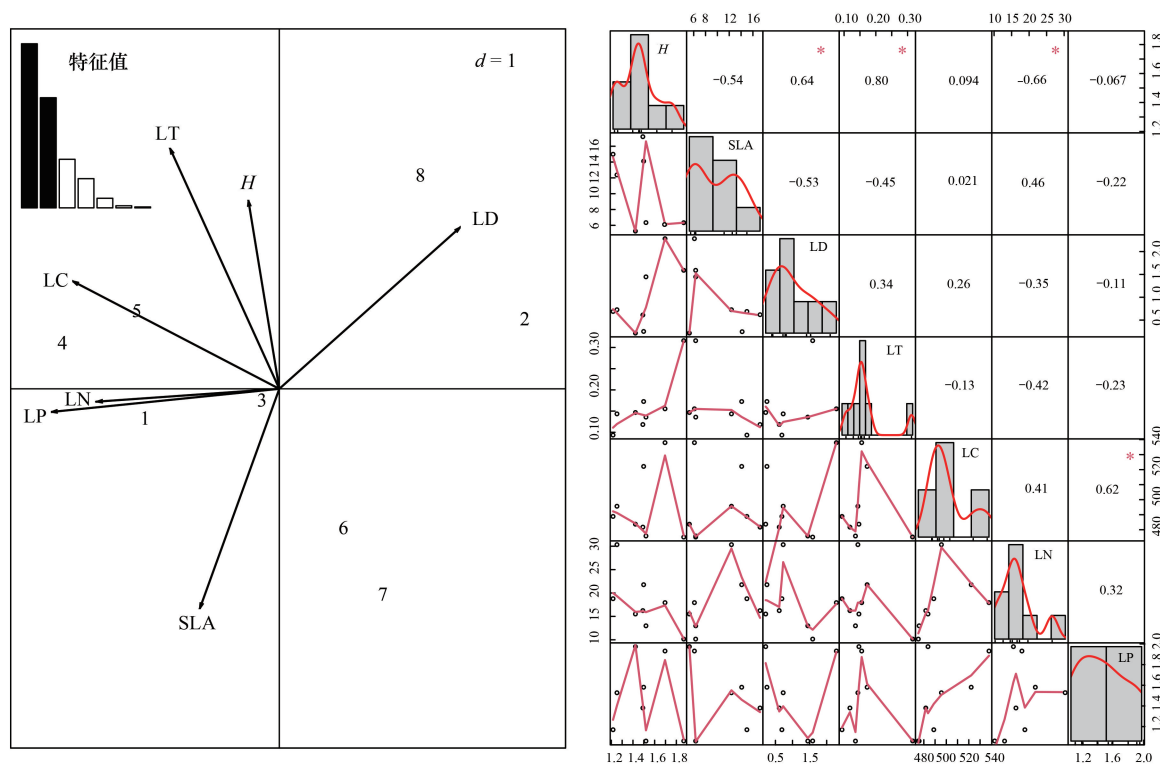


图 3 延河流域的 8 种常见草本物种功能性状主成分及相关性分析

Fig.3 Principal Components and Correlation Analysis of Functional Traits of 8 Common Herb Species in Yanhe river catchment

1. 达乌里胡枝子 *Lespedeza daurica* 2. 长芒草 *Stipa bungeana* 3. 百里香 *Thymus mongolicus* 4. 铁杆蒿 *Artemisia sacrorum* 5. 芨芨草 *Artemisia giraldii* 6. 白羊草 *Bothriochloa ischaemum* 7. 丛生隐子草 *Cleistogenes caespitosa* 8. 大针茅 *S. grandis*. 图中数字为相关系数, * 表示显著性。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; 无 * 代表的数字表示 $P > 0.05$

2.3 模型模拟结果

2.3.1 模拟精度

基于气候和地形因子对延河流域 8 种常见草本植物的适生性进行模拟, 不同物种的适生性表现为: 达乌里胡枝子 > 芨芨草 > 丛生隐子草 > 大针茅 > 长芒草 > 白羊草 > 铁杆蒿 > 百里香。在研究中的所有物种交叉验证的 AUC 均值为 0.85。其中, 百里香的 AUC 最高为 0.94, 长芒草 AUC 最低为 0.81。在环境因子解释变量中, 季节性温度变化, 年平均降雨量和坡度是解释度最高。

2.3.2 延河流域常见草本物种适宜性分布格局

在延河流域 8 种常见草本物种适生性模拟分布格局如图 3 所示, 8 种常见草本物种适生区主要分布在研究区的西北部, 达乌里胡枝子适生区分布面积最大, 达到 7204.95 km², 百里香适生区分布面积最小, 占流域范围内 3094.04 km², 主要适生分布的行政区为安塞区、志丹县、延安市一带(图 3)。

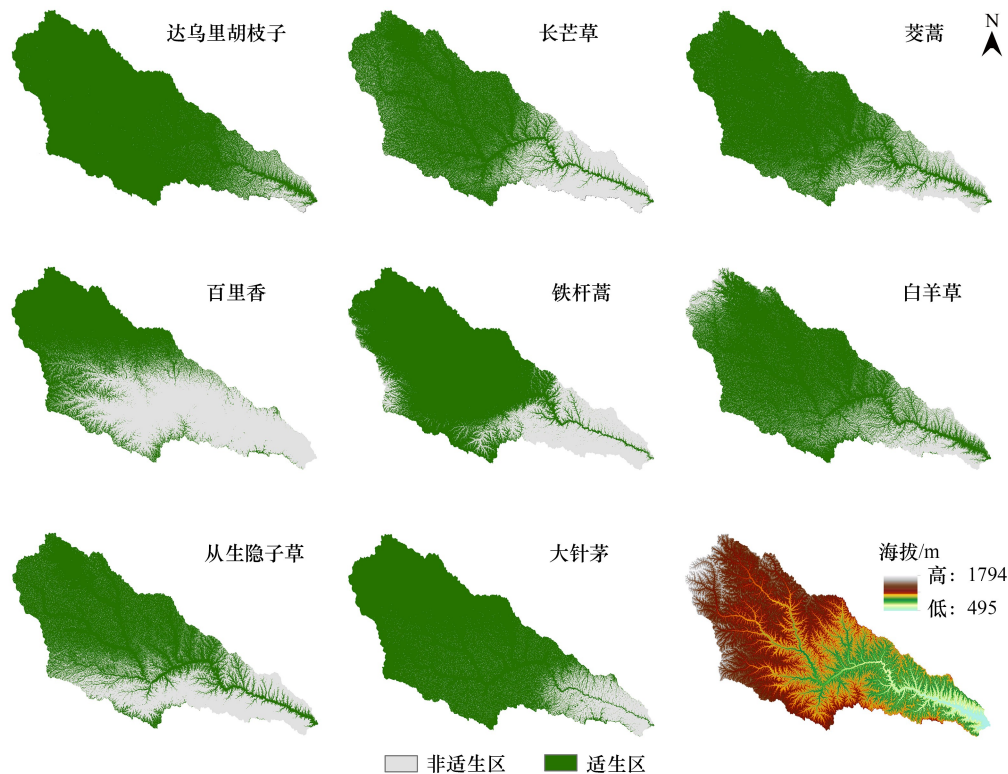


图 4 MaxEnt 模型基于气候和地形数据模拟延河流域 8 种常见草本物种潜在适宜性分布格局,灰色代表非适宜区,绿色代表适宜区

Fig.4 The MaxEnt model simulates the potential suitability distribution pattern of 8 common herb species in the Yanhe River catchment based on climate and terrain data. Grey represents unsuitable areas and green represents suitable areas

2.4 适生区分布与多种功能性状变异特征相关分析

根据相关性分析,在对研究区潜在植被适生性分布区大小与多种功能性状的变异系数相关关系研究中发现,适生区分布区大小与 SLA 的变异系数有显著正相关,与其他功能性状的变异系数不显著相关。功能性状之间的变异系数具有显著相关性,H 的变异系数与 LP 的变异系数显著负相关;SLA 的变异系数与 LD 的变异系数不显著负相关;LD 的变异系数和其他功能性状的变异系数相关性不显著;LT 的变异系数与 LN 的变异系数显著正相关;LC 的变异系数与 LP 的变异系数显著正相关;LN 的变异系数与 LP 的变异系数不显著正相关。

在对研究区潜在植被适生性分布区大小与多种功能性状的变异范围相关关系研究中发现,适生区分布区大小与 LD 的变异范围有不显著正相关;H 的变异范围与 LN、LT 的变异范围显著正相关;SLA 变异范围与其他功能性状变异范围相关性不显著;LD 的变异范围与 LT、LP 的变异范围不显著正相关;LC 的变异范围与 LN 的变异范围显著正相关(表 2)。

3 讨论

3.1 MaxEnt 模型模拟延河流域常见草本物种适生性方面

MaxEnt 模型一直以来因其预测结果较优,操作快捷而广泛用作物种预测^[39-40]。本研究在此基础上将其应用到植被适生性分析领域。本研究采用最小存在临界值(lowest presence threshold)来判断物种的适生区分布^[38,41]。该方法是通过模型模拟出物种适生性概率分布,高于最小存在临界值的区域可以作为适生区。本试验进行了严格的模型重复和适用性检验,结果表明,在对延河流域常见草本植物的生境模拟适用性达到优秀(即 AUC 值均>0.80),意味着 MaxEnt 模型用作延河流域草本植被适生性预测成为可能^[37]。此外,大多数

表 2 潜在适生区分布与多种功能性状变异特征相关分析

性状 Trait	变异系数 Coefficient of Variation							变异范围 Range of Variation						
	适生区 分布	H	SLA	LD	LT	LC	LN	适生区 分布	H	SLA	LD	LT	LC	LN
H	0.05							0.44						
SLA	0.73 *	0.064						0.49	0.30					
LD	-0.49	0.06	-0.56					0.60	0.30	0.34				
LT	0.38	-0.39	0.24	0.23				0.29	0.7 *	0.20	0.56			
LC	-0.42	-0.70	-0.51	0.24	0.026			-0.20	0.35	-0.21	-0.17	0.22		
LN	0.27	-0.36	0.21	0.16	0.79 *	0.35		0.47	0.73 *	0.31	0.09	0.42	0.67 *	
LP	0.07	-0.88 **	0.15	-0.03	0.57	0.65 *	0.70	0.072	0.25	-0.49	0.5	0.28	0.54	0.32

H:株高 Plant height;LT:叶厚度 Leaf thickness; LN: 叶氮含量 Leaf Nitrogen Content;LP: 叶磷含量 Leaf Phosphorus Content;LC:叶碳含量 Leaf Carbon Content;SLA:比叶面积 Specific leaf area;LD:叶组织密度 Leaf tissue density. 表中数字为相关系数,* 表示显著性。*, $P<0.05$; **, $P<0.01$;无* 代表的数字表示 $P>0.05$

物种分布模型都是仅使用气候因子建立模型,本研究考虑到黄土高原地区高环境异质性对物种适生性分布的影响,模型融合了地形和气候因子,发现在延河流域草本植物适生性模拟中,季节性温度变化率、年降雨量和坡度是重要的解释因子;以达乌里胡枝子环境因子贡献率为例,如图 5 所示,坡位、坡度解释度显著高于年均温、最冷月气温等气候因子,表明在延河流域地形因子对物种适生性分布有显著影响。地形属于间接的环境因子,综合温度、湿度和光照等多种指标,对资源进行二次分配,是影响物种组成和分布的重要因子之一^[42-43]。MaxEnt 模拟显示,在研究区内适生性最高的物种达乌里胡枝子,最低的为百里香,主要分布在研究区的北部,与温仲明等的研究结果大体一致,茼蒿在部分分布区与以往研究有差异^[2]。通过模型模拟获得的草本植被分布状况与研究区物种调查分布相似,草本物种主要分布

在延河流域的西北部,草本植物的适生性也随着研究区从东南向西北逐渐变强。影响物种分布的因素较多,在方法论和数据可用性的限制下,充分考虑了部分生物与非生物因素对物种分布的影响,也存在未考虑在内的生物间相互作用等因素和人类活动对物种分布的影响,这可能是造成部分物种与先前调查不一致的主要原因,也是未来工作需要进一步完善的部分。此外,最新关于 MaxEnt 模型的研究表明,使用该模型默认参数构建生境与物种地理分布的关系时,模型对采样偏差非常敏感,在模拟物种的生态环境需求考虑不足的情况会使得潜在分布与寻找自然植被调查获得的现实分布有一定的差距^[44]。尽管如此,本研究也充分考虑了当前气候下多种环境因子对物种分布的影响,可为植被恢复提供可靠的参考依据。

3.2 延河流域 8 种常见草本植物功能性状及物种间的分化

植物功能性状间的协调关系,是物种对生态过程的自我调节和适应机制的关键,也是物种共存的基础。功能性状能够体现物种的差异性有助于全面解释物种不同立地环境的适应策略^[45-46]。在皮尔逊相关性分析中发现植株高度与叶片厚度、叶组织密度呈显著正相关,与比叶面积、叶氮含量不显著负相关,研究结果与施宇、戚德辉等^[47-48]一致。植株高度和叶组织密度与植物的抗旱能力有关,干旱环境下,植物通常会抑制生长高度来调节水分的到达其他器官的距离,以此来减少水分的消耗,相对较高的植物通常有较高的叶组织密度,

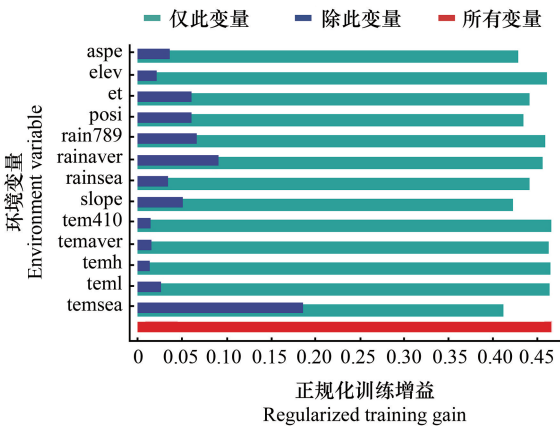


图 5 达乌里胡枝子环境因子刀切法检验结果
Fig.5 The jackknife test result of environmental factor for *Lespedeza daurica*

高组织密度的叶片拥有排列更加紧密的细胞,使渗透作用加强,提高植物的耐旱性。叶碳含量和叶磷含量有显著正相关,与郭茹等^[30]的研究结果一致,碳和磷是植物生长不可或缺的营养元素,影响植物光合作用。此外,植物功能性状之间存在“结构相似假说”,根据物种-性状排序图(图 3)的分布格局判断,上述七个功能性状在植物所属科之间发生了明显趋异分化现象,在 PC1 右侧为禾本科植物,PC1 左侧为菊科、豆科和唇形科植物。植物功能性状变异性普遍存在^[49],但不同植物、功能性状、甚至不同环境条件下相同植物的相同功能性状都存在^[50]。本研究也不例外,8 种乡土草本植物功能性状变异明显,但是同一科及亲缘物种的功能性状变异特征相似,表明环境异质性决定适应和进化是否发生,植物系统发育和遗传背景则决定植物的适应策略和方式。

3.3 植物功能性状变异特征与适生性

植物功能性状能够客观表达植物对外部环境的适应性和资源利用效率^[51],功能性状的变异反映了植物各类适应机制的相对重要性以及与环境、地形的交互作用^[52],功能性状值变化范围是物种对环境变化的忍耐能力的体现^[48]。本研究选择了延河流域 8 种常见草本植物的 7 种功能性状,通过测定 7 种功能性状的变异系数和变异范围,与适应性分布做了相关性分析。在功能性状变异特征相关性分析中,植株高度的变异系数与叶磷含量的变异系数显著负相关;叶片厚度的变异系数与叶氮含量的变异系数显著正相关;叶碳含量与叶氮含量的变异范围显著正相关;说明部分功能性状间的变异特征存在协同作用^[53]。植物通过多种功能性状调节适应不同立地环境^[53]。本研究在功能性状变异特征与适生性分布相关性分析结果表明,比叶面积的变异系数与物种适生性分布呈显著正相关,其他功能性状变异特征不显著。说明比叶面积是对环境变化最为敏感的功能性状,与郭茹^[30]等人的研究结论一致,在多变的光环境中,植物叶片对环境变化响应非常灵敏,能够快速有效的合理分配营养物质,以维持植物生长^[54]。

植物的生物学特性和功能性状对植物的适生性分布能力有着重要的影响^[55-56]。李嘉昊^[57]对 6 种入侵植物的适生能力分析发现较强繁殖能力的物种适生能力较强,王德艳等^[56]研究表明,菊科植物往往具备较强的资源吸收和利用能力,适生性更好。植物功能性状对不同立地环境的可塑性响应,决定物种对空间拓展能力和资源捕获能力^[58],植物个体会根据它们功能性状值确定其功能策略,对所处环境进行响应^[59],增强对有限资源的竞争力,获得生态位。本研究通过 MaxEnt 模型构建了延河流域常见的 8 种常见草本物种的适生性分布并且通过 7 种功能性状分析不同植物间的适生性差异。功能性状变异特征一定程度上反映物种在不同立地环境中的可塑性,即对环境变化响应的灵敏性。本研究对延河流域 7 种功能性状变异特征分析发现,植株高度的变异系数最大,叶碳含量变异系数最小,说明在研究区内植株高度可塑性较强;达乌里胡枝子的性状平均变异系数显著高于其他物种,达乌里胡枝子的适生区范围也相对其他物种较大,说明植物的性状可塑性一定程度上可以反映植物的适生性。在变异特征与适生区大小相关性分析发现比叶面积的变异系数大小与物种适生区大小较其他功能性状有更强烈的相关关系。物种在复杂的地形变化环境更倾向于比叶面积可塑性较强的物种,比叶面积是表征植物光资源竞争能力的性状^[49],具有较高比叶面积变异系数的植物对不同光环境的调节能力较强,对光环境的响应更加灵敏^[55],有利用植物在多变的光环境中合理分配营养物质,提高养分利用效率,从而适应环境。因此,比叶面积的变异系数更适合作为指示延河流域草本物种适生区大小的性状。

4 结论

本研究应用 MaxEnt 模型与 ArcGIS 相结合,对延河流域 8 种常见草本物种适生性和多种功能性状进行研究。MaxEnt 模型模拟 8 种草本物种的适生性 AUC 值均大于 0.8,模拟结果较优,可适用于该区植被恢复研究。不同物种的适生性表现为:达乌里胡枝子>茭蒿>丛生隐子草>大针茅>长芒草>白羊草>铁杆蒿>百里香,植株相对高大的草本物种更适合用于该区植被恢复。延河流域常见草本物种部分功能性状变异特征之间存在显著相关关系,说明部分物种通过多种功能性状协调适应环境。根据物种-性状排序图的分布格局判断,上

述七个功能性状在植物所属科之间发生了明显趋异分化现象,在 PC1 右侧为禾本科植物,PC1 左侧为菊科、豆科和唇形科植物。功能性状变异性与适生性相关性分析结果显示,比叶面积变异系数与延河流域适生性分布存在显著正相关,其他植物功能性状变异特征与适生性分布不显著。所以,比叶面积的变异系数更适合作为指示延河流域草本物种适生性大小的性状。这项研究将为植被恢复建设和生态可持续经营策略提供参考。

参考文献 (References):

- [1] Fu B J, Liu Y, Lü Y H, He C S, Zeng Y, Wu B F. Assessing the soil erosion control service of ecosystems change in the Loess Plateau of China. *Ecological Complexity*, 2011, 8(4): 284-293.
- [2] 温仲明, 焦峰, 焦菊英. 黄土丘陵区延河流域潜在植被分布预测与制图. *应用生态学报*, 2008, 19(9): 1897-1904.
- [3] 唐克丽. 黄土高原生态环境建设关键性问题的研讨. *水土保持通报*, 1998, 18(1): 2-8+26.
- [4] Wan J Z, Wang C J, Yu J H, Nie S M, Han S J, Liu J Z, Zu Y G, Wang Q G. Developing conservation strategies for *Pinus koraiensis* and *Eleutherococcus senticosus* by using model-based geographic distributions. *Journal of Forestry Research*, 2016, 27(2): 389-400.
- [5] Shao R, Zhang B Q, Su T X, Long B, Cheng L Y, Xue Y Y, Yang W J. Estimating the increase in regional evaporative water consumption as a result of vegetation restoration over the Loess Plateau, China. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2019, 124(22): 11783-11802.
- [6] Peng S Z, Yu K L, Li Z, Wen Z M, Zhang C. Integrating potential natural vegetation and habitat suitability into revegetation programs for sustainable ecosystems under future climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 269-270: 270-284.
- [7] Peng S Z, Li Z. Incorporation of potential natural vegetation into revegetation programmes for sustainable land management. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(10): 3503-3511.
- [8] 习近平. 在黄河流域生态保护和高质量发展座谈会上的讲话. *中国水利*, 2019, 70(20): 1-3.
- [9] 赵东晓, 蔡建勤, 土小宁, 殷丽强, 李敏. 黄土高原水土保持植被建设问题及建议. *中国水土保持*, 2020, 41(5): 7-9, 19-19.
- [10] van Andel J, Aronson J. *Restoration Ecology: The New Frontier*. 2nd ed. Chichester, West Sussex Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, 2012.
- [11] 温仲明, 赫晓慧, 焦峰, 焦菊英. 延河流域本氏针茅 (*Stipa bungeana*) 分布预测——广义相加模型及其应用. *生态学报*, 2008, 28(1): 192-201.
- [12] Shi H J, Wen Z M, Paull D, Jiao F. Distribution of natural and planted forests in the Yanhe River catchment: have we planted trees on the right sites? *Forests*, 2016, 7(11): 258.
- [13] Gallagher R V, Hughes L, Leishman M R, Wilson P D. Predicted impact of exotic vines on an endangered ecological community under future climate change. *Biological Invasions*, 2010, 12(12): 4049-4063.
- [14] Gelviz-Gelvez S M, Pavón N P, Illoldi-Rangel P, Ballesteros-Barrera C. Ecological niche modeling under climate change to select shrubs for ecological restoration in Central Mexico. *Ecological Engineering*, 2015, 74: 302-309.
- [15] Kübler D, Hildebrandt P, Günter S, Stimm B, Weber M, Mosandl R, Muñoz J, Cabrera O, Aguirre N, Zeilinger J, Silva B. Assessing the importance of topographic variables for the spatial distribution of tree species in a tropical mountain forest. *Erdkunde*, 2016, 70(1): 19-47.
- [16] Sormunen H, Virtanen R, Luoto M. Inclusion of local environmental conditions alters high-latitude vegetation change predictions based on bioclimatic models. *Polar Biology*, 2011, 34(6): 883-897.
- [17] 晁碧霄, 胡文佳, 陈彬, 张典, 陈光程, 俞炜炜, 马志远, 雷光春, 王玉玉. 基于 MaxEnt 模型的广东省红树林潜在适生区和保护空缺分析. *生态学杂志*, 2020, 39(11): 3785-3794.
- [18] 王国峥, 耿其芳, 肖孟阳, 张孟源, 张云燕, 王中生. 基于 4 种生态位模型的金钱松潜在适生区预测. *生态学报*, 2020, 40(17): 6096-6104.
- [19] 肖胜生, 董云社, 齐玉春, 彭琴, 何亚婷, 杨智杰. 草地生态系统土壤有机碳库对人为干扰和全球变化的响应研究进展. *地球科学进展*, 2009, 24(10): 1138-1148.
- [20] 张健, 刘国彬, 许明祥, 王兵, 王翼龙, 齐智军. 黄土丘陵区沟谷地植被恢复群落特征研究. *草地学报*, 2008, 16(5): 485-490.
- [21] Tischew S, Baasch A, Grunert H, Kirmer A. How to develop native plant communities in heavily altered ecosystems: examples from large-scale surface mining in Germany. *Applied Vegetation Science*, 2014, 17(2): 288-301.
- [22] 王哈生, 刘国彬. 试论侵蚀有效植被的基本特征——贴地面覆盖. *中国水土保持*, 2000, 21(3): 28-31.
- [23] 张光辉, 梁一民. 论有效植被盖度. *中国水土保持*, 1996, (5): 28-28, 46-46.
- [24] 焦菊英, 王万中, 李靖. 黄土高原林草水土保持有效盖度分析. *植物生态学报*, 2000, 24(5): 608-612.
- [25] 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.
- [26] 汪邦稳, 杨勤科, 刘志红, 孟庆香. 延河流域退耕前后土壤侵蚀强度的变化. *中国水土保持科学*, 2007, 5(4): 27-33.
- [27] 侯庆春, 黄旭, 韩仕峰, 张孝中. 关于黄土高原地区小老树成因及其改造途径的研究 III: 小老树的成因及其改造途径. *水土保持学报*, 1991, 5(4): 80-86.
- [28] Feng X M, Fu B J, Piao S L, Wang S, Ciais P, Zeng Z Z, Lü Y H, Zeng Y, Li Y, Jiang X H, Wu B F. Revegetation in China's Loess Plateau is approaching sustainable water resource limits. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1019-1022.

- [29] 焦峰, 温仲明, 焦菊英, 赫晓慧. 黄丘区退耕地植被与土壤水分养分的互动效应. 草业学报, 2006, 15(2): 79-84.
- [30] 郭茹, 温仲明, 王红霞, 戚德辉. 延河流域植物叶性状间关系及其在不同植被带的表达. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3627-3633.
- [31] 唐洋, 温仲明, 刘静, 杨玉婷, 王杨. 黄土丘陵区刺槐对不同立地环境的适应机制. 水土保持通报, 2019, 39(5): 46-53.
- [32] 朱志诚, 岳明. 秦岭及其以北黄土区草地群落地带性特征. 中国草地, 2001, 23(3): 58-63.
- [33] 王朝文, 和志娇, 李燕, 杨洪涛, 杨正松, 和加卫. 乡土植物在玉龙雪山景区植被恢复中的应用. 农学学报, 2015, 5(4): 77-84.
- [34] 寇萌, 焦菊英, 尹秋龙. 黄土丘陵沟壑区潜在抗侵蚀植物分析. 生态学报, 2017, 37(5): 1561-1571.
- [35] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [36] 朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. 生物多样性, 2013, 21(1): 90-98.
- [37] Swets J A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. Science, 1988, 240(4857): 1285-1293.
- [38] Pearson R G, Raxworthy C J, Nakamura M, Peterson A T. ORIGINAL ARTICLE: predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. Journal of Biogeography, 2007, 34(1): 102-117.
- [39] Zhang K L, Sun L P, Tao J. Impact of climate change on the distribution of *Euscaphis japonica* (Staphyleaceae) trees. Forests, 2020, 11(5): 525.
- [40] Wang R L, Yang H, Wang M T, Zhang Z, Huang T T, Wen G, Li Q. Predictions of potential geographical distribution of *Diaphorina citri* (Kuwayama) in China under climate change scenarios. Scientific Reports, 2020, 10(1): 9202.
- [41] 武晓宇, 董世魁, 刘世梁, 刘全儒, 韩雨晖, 张晓蕾, 苏旭坤, 赵海迪, 冯憬. 基于 MaxEnt 模型的三江源区草地濒危保护植物热点区识别. 生物多样性, 2018, 26(2): 138-148.
- [42] Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2011, 278(1707): 877-884.
- [43] Li Z Z, Han H R, You H M, Cheng X Q, Wang T. Effects of local characteristics and landscape patterns on plant richness: a multi-scale investigation of multiple dispersal traits. Ecological Indicators, 2020, 117: 106584.
- [44] 朱耿平, 原雪姣, 范靖宇, 王梦琳. MaxEnt 模型参数设置对其所模拟物种地理分布和生态位的影响——以茶翅蝽为例. 生物安全学报, 2018, 27(2): 118-123.
- [45] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [46] Wright I J, Falster D S, Pickup M, Westoby M. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. Physiologia Plantarum, 2006, 127(3): 445-456.
- [47] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [48] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [49] 郭茹. 环境对植物叶功能性状筛选的多尺度效应与群落构建[D]. 咸阳: 中国科学院研究生院(教育部水土保持与生态环境研究中心), 2016.
- [50] Hessini K, Martínez J P, Gandour M, Albouchi A, Soltani A, Abdelly C. Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. Environmental and Experimental Botany, 2009, 67(2): 312-319.
- [51] Díaz S, Cabido M, Zak M, Carretero E M, Aranibar J. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(5): 651-660.
- [52] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs, 2009, 79(1): 109-126.
- [53] Cornwell W K, Schwillk D W, Ackerly D D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. Ecology, 2006, 87(6): 1465-1471.
- [54] Tomlinson K W, Poorter L, Bongers F, Borghetti F, Jacobs L, van Langevelde F. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. Annals of Botany, 2014, 114(2): 315-324.
- [55] 王晓婷. 中国西北地区红砂功能性状及其种群的环境适应性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- [56] 王德艳, 张大才, 胡世俊, 闫晓慧. 云南菊科入侵植物入侵机制及其利用研究进展. 生物安全学报, 2017, 26(4): 259-265.
- [57] 李嘉昊. 海南主要入侵植物的适生性及其种群动态变化的影响因子研究[D]. 海口: 海南大学, 2018.
- [58] 王艺霖, 周玫, 李苹, 孙广鹏, 史双龙, 徐程扬. 根系形态可塑性决定黄栌幼苗在瘠薄土壤中的适应对策. 北京林业大学学报, 2017, 39(6): 60-69.
- [59] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 2015, 29(5): 592-599.