

DOI: 10.5846/stxb202104221056

王采娥, 黄梅, 王文银, 李子好, 张涛, 马林, 白彦福, 王彦龙, 施建军, 龙瑞军, 刘玉, 王晓丽, 马玉寿, 尚占环. 三江源区高寒坡地退化植物群落多样性和地上生物量沿海拔梯度的变化特征. 生态学报, 2022, 42(9): 3640-3655.

Wang C E, Huang M, Wang W Y, Li Z H, Zhang T, Ma L, Bai Y F, Wang Y L, Shi J J, Long R J, Liu Y, Wang X L, Ma Y S, Shang Z H. Variation characteristics of plant community diversity and above-ground biomass in alpine degraded slopes along altitude gradients in the headwaters region of three-river on Tibetan plateau. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3640-3655.

三江源区高寒坡地退化植物群落多样性和地上生物量沿海拔梯度的变化特征

王采娥¹, 黄 梅¹, 王文银¹, 李子好¹, 张 涛^{1,2}, 马 林¹, 白彦福¹, 王彦龙³, 施建军³, 龙瑞军¹, 刘 玉⁴, 王晓丽³, 马玉寿³, 尚占环^{1,*}

1 兰州大学生命科学学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

2 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000

3 青海大学畜牧兽医科学院, 西宁 810006

4 西北农林科技大学水土保持研究所, 中国科学院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要:山地生态系统退化对生物多样性和地上生物量,以及相互关系在海拔高度梯度上的格局影响,是认识全球变化和人类干扰引起自然生态系统变化的重要内容。以青藏高原三江源区高寒坡地退化草甸和灌丛为研究对象,探讨退化草甸、灌丛群落物种多样性与地上生物量关系及其沿海拔梯度的变化规律。结果表明:(1)坡地退化的上坡位植被盖度显著大于下坡位($P < 0.05$)。坡地退化高寒草甸和高寒灌丛,植物物种多样性沿海拔梯度变化规律一致,均呈现“单峰”分布格局。坡地退化高寒草甸 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数二次回归方程解释度达到 80% 和 70% 以上($P < 0.05$)。(2)坡地退化高寒草甸和高寒灌丛的地上生物量与海拔梯度的变化规律一致,即随海拔升高高寒坡地地上生物量呈先增加后降低的变化趋势。海拔梯度对退化高寒山地地上生物量的解释度达到 85% 以上($P < 0.05$)。(3)物种多样性和地上生物量的关系在两个坡地上表现出一致的规律,呈线性增加的变化趋势。高寒草甸坡地回归方程解释度达到 70%,高寒灌丛坡地达到 60% ($P < 0.05$)。坡地退化高寒灌丛植物群落多样性和地上生物量高于高寒草甸植物群落。高寒坡地退化草甸和灌丛植物群落物种多样性以及其与地上生物量之间的关系沿海拔梯度的变化规律一致,海拔梯度造成的环境差异对植物群落物种多样性和地上生物量影响仍较大。该研究对认识三江源区退化山地形成生态学机制,及提出有效的生态恢复措施具有重要参考价值。

关键词: 高寒山地; 坡地退化; 高寒草甸; 高寒灌丛; 地上生物量; 物种多样性

Variation characteristics of plant community diversity and above-ground biomass in alpine degraded slopes along altitude gradients in the headwaters region of three-river on Tibetan plateau

WANG Caie¹, HUANG Mei¹, WANG Wenyin¹, LI Zihao¹, ZHANG Tao^{1,2}, MA Lin¹, BAI Yanfu¹, WANG Yanlong³, SHI Jianjun³, LONG Ruijun¹, LIU Yu⁴, WANG Xiaoli³, MA Yushou³, SHANG Zhanhuan^{1,*}

1 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

3 Academy of Animal and Veterinary, Qinghai University, Xining 810006, China

4 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and

基金项目: 青海省三江源二期工程科研项目(2019-S-1-1); 国家自然科学基金项目(31870433, 41671508); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302)

收稿日期: 2021-04-22; 采用日期: 2021-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangzhz@lzu.edu.cn

Ministry of Water Resources, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The impact of alpine ecosystem degradation to biodiversity and aboveground biomass and the two interaction patterns along with the gradient of elevation are critical for understanding the changes in natural ecosystems that induced by global climate change and human disturbance. This research focused on the degraded meadow and shrub of hillside in the headwaters region of three-river on Tibetan plateau and aimed to investigate their relationship between plant species diversity and above-ground biomass along an elevation gradient. We observed that: (1) the vegetation coverage on the upslope of degraded sloping alpine meadows and alpine shrubs was significantly greater than that on the downslope ($P < 0.05$). Both degraded slopes of alpine meadows and alpine shrubs exhibited a unimodal pattern of plant species diversity over elevation gradients. Furthermore, the interpretation rate of the quadratic regression equations of the Shannon-wiener index and the Simpson index against elevation gradients on alpine meadow slopes achieved more than 80% and 70%, respectively ($P < 0.05$). (2) The above-ground biomass of degraded sloping alpine meadows and alpine shrubs was consistent with the altitude gradient, that is, the above-ground biomass of alpine meadows and alpine shrubs increased initially then declined with the increase of altitude. Interpretation rate of the quadratic regression equation indicated that the altitude gradient could accounted for more than 85% of the above-ground biomass in degraded alpine meadows and alpine shrubs ($P < 0.05$). (3) The association between plant species diversity and above-ground biomass exhibited a similar pattern on both alpine meadows and alpine shrubs slopes, which proved to be a linear increasing trend. The interpretation rate of the regression between plant species diversity and above-ground biomass reached more than 70% on alpine meadow slopes and more than 60% on alpine shrub slopes ($P < 0.05$). Also, the alpine shrubs on degraded slope land had higher plant community diversity and above-ground biomass than alpine meadow plant communities. The species diversity of plants in degraded alpine, alpine meadows, and alpine shrub slopes, as well as their relation with above-ground biomass, was consistent with the pattern of changes along elevation gradients in degraded alpine mountains. These findings suggest that environmental variations induced by altitude gradients continue to have a stronger influence on plant community species diversity and above-ground biomass. This study has important reference value for understanding the formation ecological mechanism of degraded alpine meadow and shrub of hillside in the headwaters region of three-river on Tibetan plateau and putting forward effective ecological restoration measures.

Key Words: alpine mountains; slope degradation; alpine meadow; alpine shrub; above-ground biomass; species diversity

生物多样性沿环境梯度的变化以及与生产力的相互关系是生物多样性研究的一个重要内容^[1]。物种多样性是研究草地生态系统多样性及结构的重要方面和重要指标,有助于理解草地生态系统的稳定性维持机制^[1-2],地上生物量能够反映植被特征和生产力^[3],是草地生态系统稳定的基础^[4]。植物物种多样性是维持生态系统结构、功能和稳定性的基础^[5],植物群落多样性和生物量的深入研究对于多样性保护、生产力维持以及生态环境恢复具有极其重要的意义^[6]。因此,草地生态系统物种多样性与生物量关系已成为生态学领域最受关注的焦点问题之一^[7]。

山地植物群落沿环境梯度的变化一直是生态学家关注的问题,在山地生态学研究中有重要价值^[8]。海拔和地形变化能够直接影响环境因子,从而导致山地植被物种组成和群落结构发生变化^[9-11]。海拔变化能够引起温度、湿度和太阳辐射等环境因子的变化,从而影响植物生物量及多样性分布格局^[12]。海拔梯度上,国内外学者主要集中在草地物种多样性、地上生物量及相互关系的研究^[6,13-14],邓清月等研究表明灌木群落多样性与海拔变化呈“单峰”格局,草本群落呈波动变化^[15];杨元合等研究得出物种丰富度与海拔变化呈负相关^[16];牛钰杰等研究得出物种丰富度在阳坡与海拔成正相关,在阴坡呈单峰分布格局^[17];王飞等研究表明不同坡向灌丛和草甸群落多样性沿海拔变化呈“中间高度膨胀”^[18]。刘哲等在高寒山坡草甸研究发现,地上生物量随海拔升高线性降低^[6];王金兰等和罗黎鸣等研究得出灌丛和灌下草本生物量随海拔升高先增

加后减少,呈单峰格局^[19-20]。

近年来,由于气候变化^[21]和人类活动加剧,导致青藏高原高寒草甸生态系统遭到破坏,生物多样性减少,初级生产力下降,高寒草甸面临严峻的退化态势^[22]。植被恢复是解决青藏高原生态系统退化的有效生物手段之一,如果植被具有较大生物量和多样性,其能够更好的抑制侵蚀和剥蚀,植被空间分布格局对于坡地水土流失治理方面发挥重要作用^[23-24]。当前青藏高原关于植物群落多样性和地上生物量的研究多集中在正常的高寒山地生态系统及高寒草甸^[6,25-26],只有少数是以高寒灌丛群落为研究对象。因此,研究退化高寒坡地草甸和灌丛植物群落物种多样性和地上生物量的分布格局对高寒山地生态系统的保护与恢复具有重要参考价值。

山地退化态势下,了解坡地退化高寒草甸和灌丛植物多样性与地上生物量沿海拔梯度的变化规律及分布格局,有助于认识生态环境退化如何影响山地生态系统结构和功能改变,以及为山地植被恢复提供科学参考。实地调查中发现,三江源区黑土滩退化草地蔓延至山坡,形成“黑土山”造成大范围的山地退化态势。目前已经出现大量坡地退化,给三江源区生态建设带来新的挑战,因此需要深入认识这种坡地植被退化引起的高寒山地生态系统变化^[27],从而为进一步的恢复治理提供理论依据和科技支撑。因此,本研究以青海省果洛藏族自治州达日县典型的高寒坡地退化植被为研究区,选取高寒草甸和高寒灌丛两种群落类型作为研究对象,通过实地群落学调查分析坡地退化高寒草甸和灌丛植物物种组成、物种多样性及地上生物量对海拔变化的响应,揭示退化高寒坡地不同海拔梯度上植物多样性和地上生物量分布变化的规律,为三江源区高寒坡地退化植被的生态恢复治理、保护提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

达日县位于青藏高原青海省的东南部,果洛州的南部,地形呈蝴蝶状,地势西北高,东南低(图1)。窝赛乡地处达日县域东部达日县城南侧,地理坐标为 99.43°E, 33.40°N, 平均海拔 4000 m 以上,属于大陆性高原气候,年均气温 -0.9℃,最高气温 20.1℃,最低气温 -27.6℃,年降水量 544.7 mm,气象站 20 cm 专用口径水面蒸发量为 1219 mm,一年没有明显四季区分,只有冷暖两季,冷季漫长,暖季短暂,无绝对的无霜期^[28]。达日县土壤质地粗劣,多为砾质轻壤-砾质中壤,pH 值 6.5—8.0。主要有三种土壤类型:高山草甸土,分布在海拔 4000—4600 m 的滩地和坡地;高山沼泽土,见于海拔 4000 m 以上的山谷,低洼地等;高山寒漠土,分布在海拔 4600 m 以上的高山地带^[29-30]。

达日县植被分布具有明显的垂直分布规律,植被类型主要有高寒草甸、沼泽草甸、灌丛草甸、高寒稀疏植被等。极大多植被类型为高寒草甸,高寒灌丛分布面积较小。高寒稀疏植被位于海拔 4700—4800 m;高寒草甸位于海拔 3900—4700 m,分布在山坡阳面以及山顶;高寒灌丛位于海拔 4000—4350 m 左右,分布在阴坡,半阴半阳坡以及河谷滩地较多。优势种主要有高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、山生柳(*Salix oritrepha*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)等,而伴生种主要有星状雪兔子(*Saussurea stella*)、条叶银莲花(*Anemone coelestina*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、毛果婆婆纳(*Veronica eriogyne*)和肉果草(*Lancea tibetica*)等。

1.2 研究方法

植物群落调查时间为 2019 年 7 月—8 月,按照方精云等^[31]发表的研究方法,对研究区植物进行群落调查。首先,以“典型性、代表性、一致性”为原则,在研究区选取样地,根据群落组成,选取空间距离较近的以草甸植物为主(处于阳坡)和以灌丛植物为主(处于阴坡)的两个坡地。同时使用 GPS 记录实验样地地理位置和海拔。

草甸坡地调查样线和样方:草甸坡地从坡底到坡顶设置样线,共计 8 条样线,沿着样线从坡底到坡顶在海拔 4225、4245、4260、4280、4295、4315 m 及 4330 m 处做 50 cm×50 cm 标准样方,共 56 个。

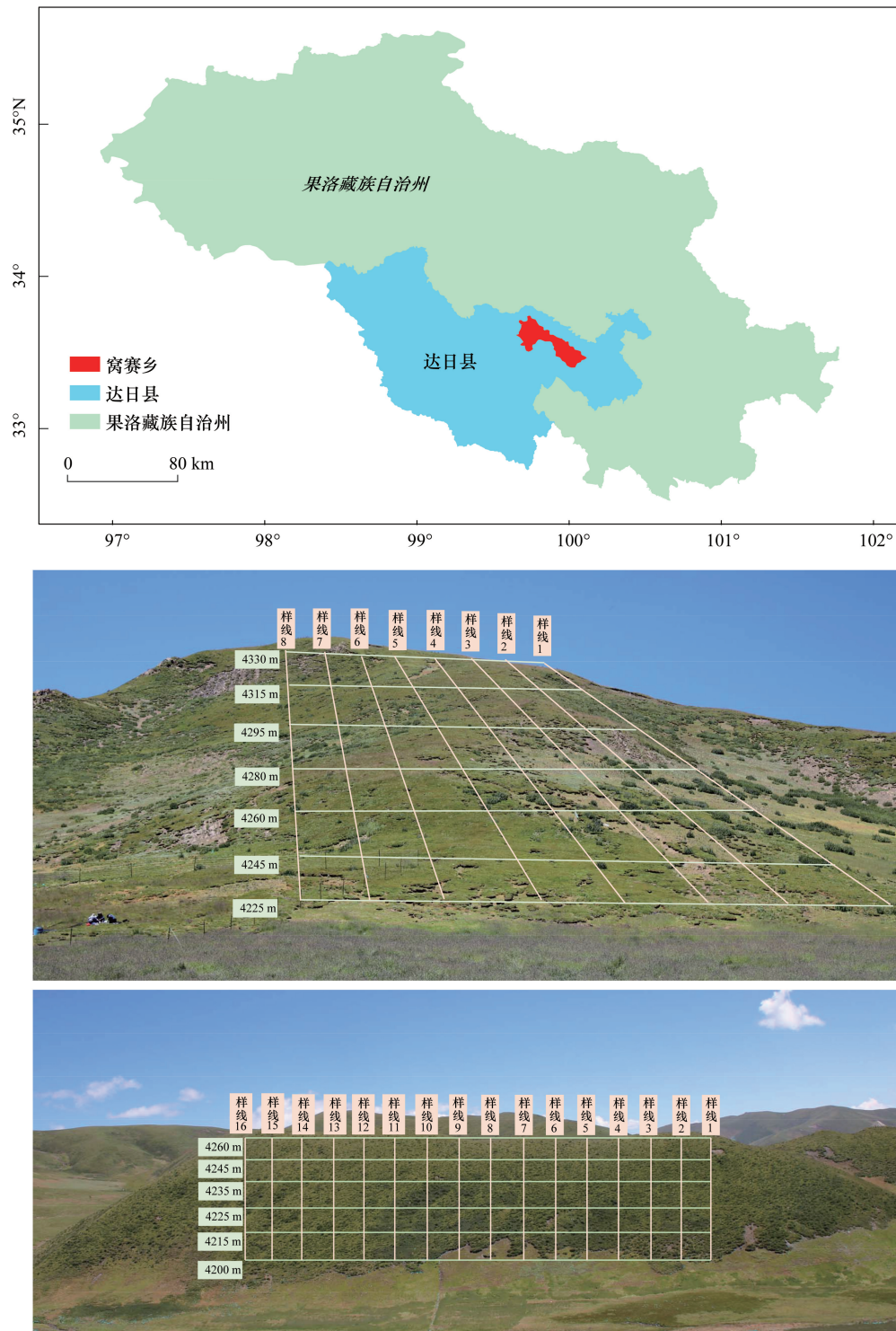


图 1 研究区域和样地设置

Fig.1 Location of study area and sample sites

灌丛坡地调查样线和样方:灌木和草本分层调查,从坡底到坡顶设置样线,共计 16 条样线,沿着样线在海拔 4200、4215、4225、4235、4245 m 及 4260 m 处做 2 m×2 m 标准样方。同时每个灌木样方内设置草本层标准样方 50 cm×50 cm 3 个,2 m×2 m 样方 89 个,草本层样方共 172 个。

植物群落学调查:记录群落中物种种类、物种高度、植株个数、盖度等数据。物种高度:每一种植物随机测

量 10 次,盖度通过自制的样方框用针刺法获得(草甸坡地采用 50 cm×50 cm 的样方框,灌丛坡地采用 2 m×2 m 样方框)。将实验样地不能够识别的植物采摘下来,并拍生境图片包括多角度的叶片、茎、根以及花朵,并加以记录,带回实验室鉴定,鉴定标准依据《中国植物志》。草甸坡地地上生物量的获取:将草本层样方内植物齐地刈割,称重,装进信封袋,后期测定地上生物量。灌丛坡地地上生物量的获取:灌丛坡地地上生物量包括两部分,一部分为灌木层地上生物量,另一部分为灌下草本层地上生物量。灌木只采取新萌发生长的枝叶,称重,装入信封袋,后期测定灌木层地上生物量,将灌下草本层齐地刈割,称重,装进信封袋,作为灌丛坡地草本层地上生物量,灌丛坡地灌木层地上生物量和灌丛坡地草本层地上生物量之和作为灌丛坡地地上生物量。将所采取的地上生物量样品放入烘箱,在 105℃ 温度条件下杀青 30 min,紧接着在 65℃ 温度条件下烘 48 h 及以上直至达到恒重并称重记录,记作地上生物量。

1.3 数据处理分析

群落多样性根据方精云等^[31]的植物群落多样性测度方法,选取以下 4 个指数,能够表示群落中所含物种多少以及群落中物种分布,避免单一选取造成的不足。因此采用 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Margalef 指数和 Pielou 指数分析植被物种多样性^[32–33]。

Shannon-wiener 指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (1)$$

Simpson 优势集中性指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (2)$$

Margalef 丰富度指数:

$$R = \frac{(s - 1)}{\ln N} \quad (3)$$

Pielou 均匀度指数:

$$E = \frac{H}{\ln S} \quad (4)$$

式中, S 为物种总数, P_i 为物种 i 植物个体数占群落总个体数比例, N 为样地所有个体数总和。

数据处理采用 Excel 2019 和 SPSS 22.0 处理相关数据以及 Origin 2018 进行作图分析。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对物种多样性指数进行方差分析,采用 Duncan's 法进行差异显著性检验,显著性水平 $P < 0.05$,在 SPSS 22.0 中完成统计分析。利用 Origin 2018 进行线性和非线性回归分析:(1)灌丛坡地和草甸坡地地上生物量、Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数、Margalef 指数与海拔之间的关系。(2)灌丛坡地与草甸坡地地上生物量与 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数及 Margalef 指数的关系,利用曲线估计进行拟合,找出有意义且拟合度最优的曲线和方程。

2 结果与分析

2.1 坡地退化植物群落特征

2.1.1 坡地退化高寒草甸植物群落特征

高寒草甸调查 56 个标准样方中样方内物种数变化范围为 9—18 种,植株平均高度 2.43 cm,共调查到 84 种植物,隶属于 66 属,39 科,其中杂类草植物较多,共 76 种,隶属于 58 属,36 科,豆科、禾本科和莎草科植物分别有 4、2、2 种。杂类草中菊科(Asteraceae)占比最多(10 种),其次毛茛科(Ranunculaceae),有 9 种;龙胆科(Gentianaceae),有 6 种植物;蓼科(Polygonaceae)、蔷薇科(Rosaceae)和玄参科(Scrophulariaceae)分别为 5、5、3 种植物。调查样地内植物有毛果婆婆纳、钉柱委陵菜、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、肉果草、隐瓣蝇子草(*Silene gonosperma*)、驴蹄草(*Caltha palustris*)和圆穗蓼等。随着海拔升高,不同样线上物种数差异较大。样

线 1 物种种类数目在不同样方内差异较大,海拔 4260 m 处,物种数只有 4 种,但是在海拔 4330 m 处,物种数达到 17 种,造成差异的主要原因是样线 1 处于两块坡地的交界处,易发生侵蚀,植被退化严重,部分采样点植被盖度低于 30%,样线 2 在海拔 4223 m 植被盖度低于 15%。随着海拔升高,植被盖度增加(图 2),样方内物种种类数目变化较大,主要是因为有些样方处于秃斑块内,或者鼠洞分布较密集的地方和裸地,退化程度相对较严重,植被盖度低,植物群落物种多样性低。

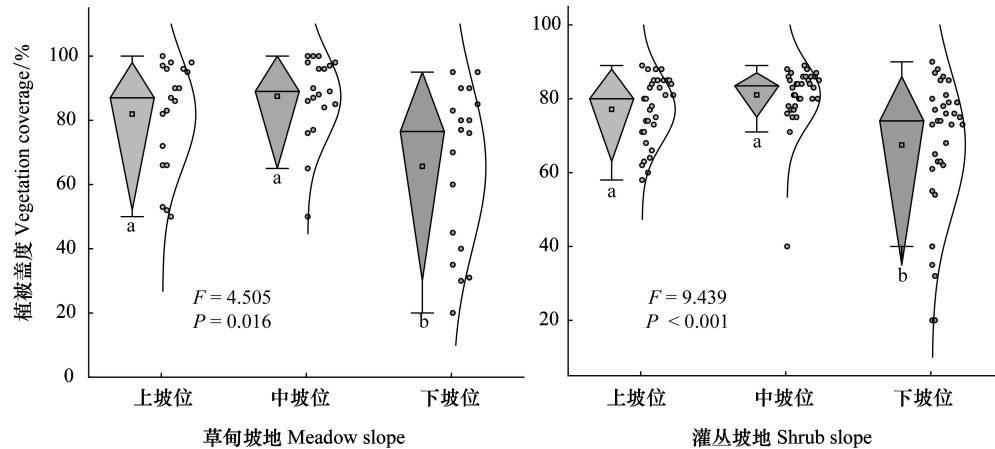


图 2 坡地退化植被不同样线上植被盖度沿海拔梯度变化规律

Fig.2 The vegetation coverage on different lines in degraded mountain areas varies with altitude

草甸坡地下坡位植被盖度显著低于中坡位和上坡位($P < 0.05$)(图 2),上坡位和中坡位植被盖度差异不显著。由表 1 可知,不同海拔植被盖度差异不显著。不同样方间植被盖度空间异质性较大。海拔 4245 m 处,同一条样带八个样方中植被盖度达到 95%,最小仅 20%。

表 1 坡地退化高寒草甸样地详细信息及调查结果(平均值±标准误)

Table 1 Detailed information and survey results of degraded slopes in alpine meadow (Mean±SE)

植被 Vegetation	海拔 Elevation/m	盖度 Cover/%	物种数 Species	Shannon- wiener 指数 Shannon- wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 指数 Pielou index	Margalef 指数 Margalef index	地上生物量 Above-ground biomass/ (g/m ²)
草甸坡地 Meadow slope	4225	65.63	16	1.57±0.03c	0.66±0.01c	0.64±0.02e	2.25±0.04	68.12±5b
	4245	73.25	21	1.62±0.05bc	0.71±0.02bc	0.66±0.02de	2.25±0.04	92.68±7b
	4260	76	22	1.90±0.12a	0.8±0.02a	0.82±0.02a	2.24±0.07	98.56±8ab
	4280	72	20	1.94±0.08a	0.80±0.01a	0.77±0.02ab	2.24±0.03	128.72±11a
	4295	79.63	21	1.91±0.09a	0.77±0.02ab	0.73±0.03bc	2.54±0.05	99.96±11ab
	4315	71.38	18	1.81±0.05ab	0.71±0.02bc	0.67±0.01cde	2.39±0.03	95.4±9ab
	4330	89.75	18	1.82±0.05ab	0.77±0.03ab	0.72±0.02bcd	2.54±0.04	85.6±9b

2.1.2 坡地退化高寒灌丛植物群落特征

高寒灌丛调查 89 个标准样方(2 m×2 m)中样方内物种数变化范围为 18—24 种,共调查到 85 种植物,隶属于 68 属、29 科。沿海拔梯度植物群落主要有金露梅群落和山生柳群落,海拔 4245—4260 m 处,主要是高山嵩草和矮生嵩草草甸。海拔 4200—4260 m 处,灌丛植物仅有三种,山生柳、高山绣线菊和金露梅,三种灌木植物植株高度分别是 55.89 cm、37.67 cm 和 20 cm。调查样方内杂类草居多,有 75 种,隶属于 58 属、26 科。豆科、禾本科、莎草科植物分别有 4、4、2 种。其中菊科最多,有 14 种,其次毛茛科和龙胆科,均有 9 种植物。实地调查出现频次较少的植物主要有蓬子菜(*Galium verum*)、单子麻黄(*Ephedra monosperma*)、垫状棱子芹(*Pleurospermum hedinii*)、双花堇菜(*Viola biflora*)以及沼生柳叶菜(*Epilobium palustre*)等。海拔 4245—4260 m

处,灌丛植物分布较少,主要分布草本层植物。植被覆盖度整体较好,海拔 4200 m 和 4245 m 处,不同样线间植被盖度变化较大,根据调查,主要是由于人类干扰和山体发生严重侵蚀和沟蚀,造成植被退化、啮齿动物泛滥以及坡地秃斑化等现象。

灌丛坡地下坡位植被盖度显著低于中坡位和上坡位($P<0.001$)。中坡位和上坡位植被盖度差异不显著。由表 2 可知,灌丛坡地在海拔 4200 m 处植被盖度显著低于其他坡位植被盖度($P<0.05$)。下坡位植被盖度低;4225—4235 m 处,不同样方植被盖度差异较小;海拔 4235m 处草地退化严重,有些样方植被盖度仅达到 40%。植被盖度空间异质性较大(图 2)。

表 2 坡地退化高寒灌丛样地详细信息及调查结果(平均值±标准误)

Table 2 Detailed information and survey results of alpine shrub degraded slopes (mean ± standard error)								
植被 Vegetation	海拔 Elevation/m	盖度 Cover/%	物种数 Species	Shannon- wiener 指数 Shannon- wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 指数 Pielou index	Margalef 指数 Margalef index	地上生物量 Above-ground biomass/ (g/m ²)
灌丛坡地 Shrub slope	4200	55.25b	23	2.01±0.07b	0.72±0.02b	0.74±0.02b	4.14±0.16ab	173±12c
	4215	78.31a	22	2.24±0.07a	0.82±0.01a	0.83±0.01a	4.49±0.16a	261±30a
	4225	81.56a	20	1.84±0.7bc	0.63±0.02c	0.68±0.01c	4.02±0.15ab	247±16ab
	4235	80.55a	20	1.80±0.07bc	0.63±0.01c	0.65±0.02c	4.14±0.11ab	225±10abc
	4245	78.75a	21	1.76±0.08bc	0.53±0.02d	0.63±0.02c	4.19±0.12ab	190±20bc
	4260	75.5a	21	1.07±0.03d	0.38±0.01e	0.38±0.01d	3.49±0.09c	166±16c

高寒草甸和高寒灌丛相比较,高寒灌丛群落调查样方内出现的物种数要比高寒草甸群落出现的物种数高达 6 种以上,高寒草甸 84 种植物隶属于 39 科,高寒灌丛 85 种植物隶属于 29 科。灌丛坡地地上生物量也要高于草甸坡地地上生物量。Shannon-wiener 指数和 Margalef 指数在高寒灌丛群落中也大于高寒草甸群落,说明高寒灌丛退化较高寒草甸轻,物种多样性高,物种较丰富。

2.1.3 坡地高寒草甸、灌丛不同坡位物种组成相似性

草甸坡地上坡位、中坡位与下坡位之间物种组成相似度较高,灌丛坡地在上坡位、中坡位和下坡位之间物种组成差异性较大(图 3)。灌丛坡地不同坡位差异性大可能是由于灌丛植物的存在,使灌下草本层植被分布不同,灌丛坡地的坡顶灌木生长较少,坡中生长着山生柳、绣线菊,坡下生长着金露梅,造成灌下草本层植物生长微环境的差异,从而使物种组成存在差异。

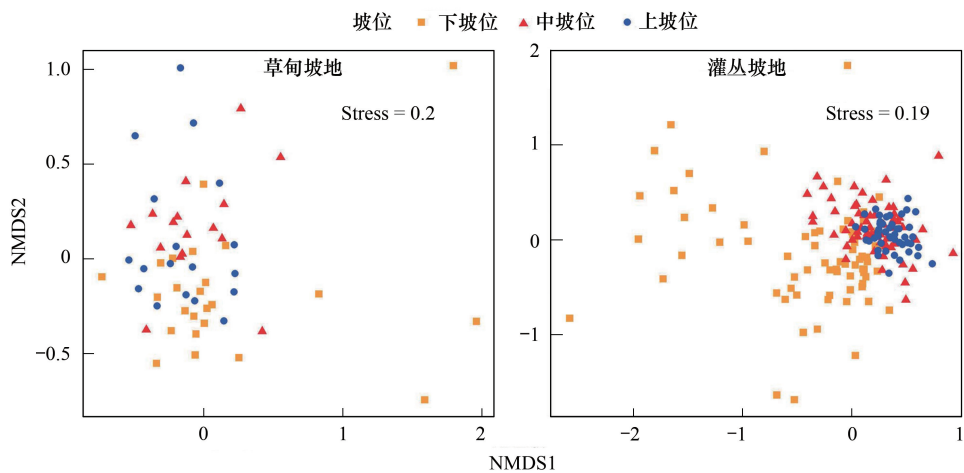


图 3 高寒草甸、灌丛坡地不同坡位 NMDS 分析

Fig.3 NMDS analysis of different slope positions of alpine meadow and shrub slope

NMDS:非度量多维尺度分析 Non-metric multidimensional scaling

2.2 坡地退化植物群落物种多样性沿海拔梯度的变化特征

2.2.1 坡地退化高寒草甸植物群落多样性沿海拔梯度的变化特征

由图 4 和表 1 可知,高寒草甸植物群落 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数的最大值均处于

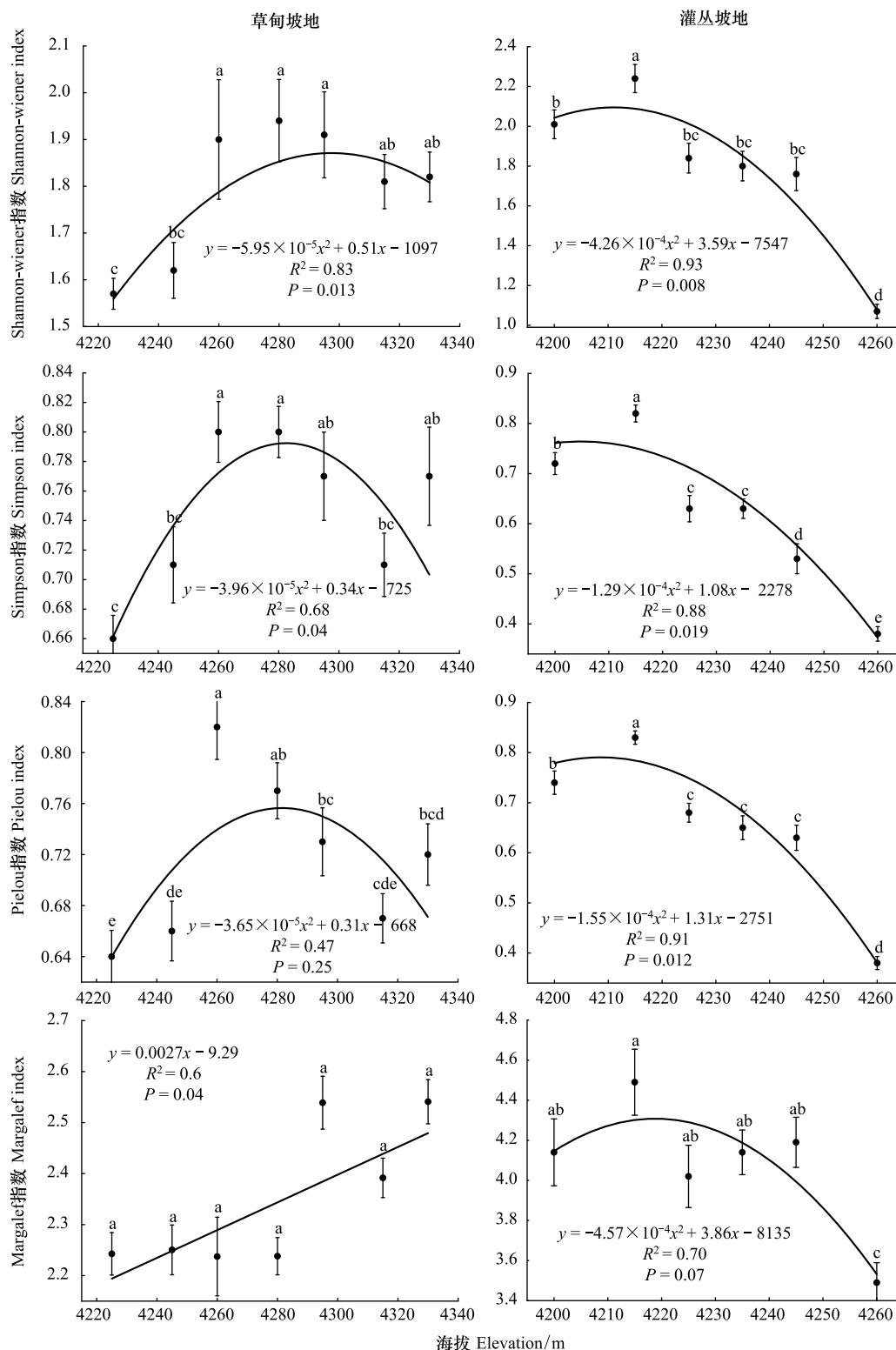


图 4 坡地高寒草甸和高寒灌丛物种多样性随海拔梯度的变化规律

Fig.4 Changes of species diversity in alpine meadow and alpine shrub communities with elevation gradient

中间海拔高度,呈峰值明显的单峰曲线。二次曲线回归分析中,海拔与 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数最优拟合曲线均为二项式,显著相关($P<0.05$) (图 4、图 5)。海拔与 Margalef 指数最优拟合为线性回归,显著相关($P<0.05$) (图 4)。但是 Pielou 指数二次回归曲线拟合虽然呈单峰曲线(图 4),但是 $P>0.05$,不能够解释随着海拔升高 Pielou 指数先增大后减小的变化趋势。二次回归方程曲线拟合解释度较高,说明海拔对香农指数、辛普森指数和丰富度指数具有显著影响,表明坡地退化植被在中间海拔梯度具有较高的物种多样性。Margalef 指数随海拔升高呈线性增加,说明植物群落在高海拔处丰富度较高。同一海拔高度不同样方间物种多样性空间异质性较大。

2.2.2 坡地退化高寒灌丛植物群落多样性沿海拔梯度的变化特征

高寒灌丛植物群落物种多样性随海拔梯度变化呈现出一定变化规律。如图 4、图 5 所示,二次曲线回归分析中,Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数和 Margalef 指数均随海拔升高先增大后减小,最大值在海拔 4215 m,最小值在 4260 m (表 2),呈单峰曲线,海拔与多样性指数最优拟合为二项式,显著相关($P<0.05$)。海拔与 Margalef 指数成单峰曲线趋势,但是没有显著性意义。多元回归方程解释度达到 90% 以上,说明海拔是影响灌丛物种多样性指数的关键因素。同一海拔不同样方内物种多样性空间异质性较大。

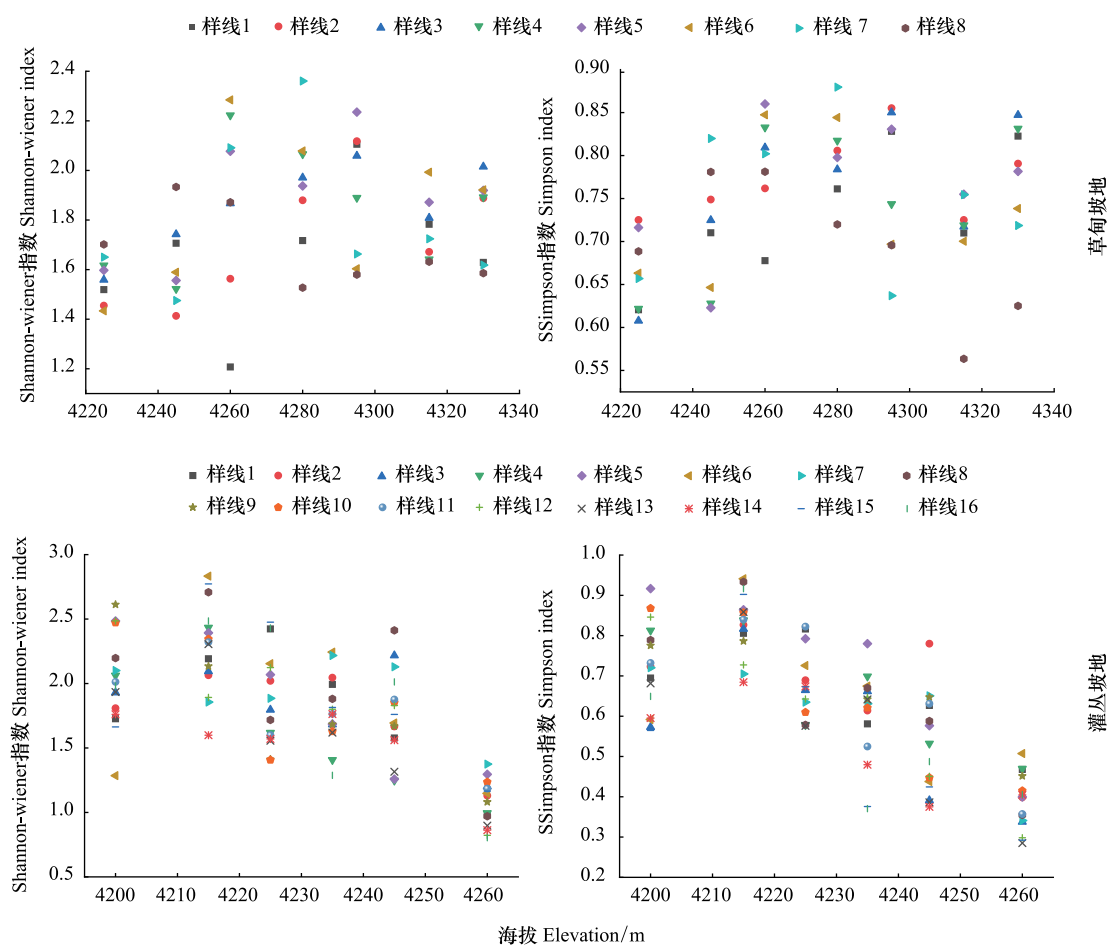


图 5 坡地高寒草甸和高寒灌丛物种多样性沿海拔梯度的变化规律

Fig.5 Changes of species diversity in alpine meadow and alpine shrub slopes along elevation gradient

高寒草甸物种多样性沿海拔变化规律呈“单峰”曲线,高寒灌丛物种多样性沿海拔梯度的变化规律呈“偏单峰”曲线,高寒草甸 Shannon-wiener 指数 1.94,出现在海拔 4280 m 处,高寒灌丛 Shannon-wiener 指数最大值 2.24,出现在海拔 4215 m 处;高寒草甸 Margalef 指数最大值 (2.54) 在海拔 4295 m 和 4330 m,高寒灌丛 Margalef 指数最大值 (4.49) 在海拔 4215 m。随着海拔升高,物种丰富度先增大后减小,坡顶物种丰富度最低。

2.3 坡地退化植物群落地上生物量沿海拔梯度的变化

2.3.1 坡地退化高寒草甸地上生物量沿海拔梯度的变化

草甸坡地地上生物量随海拔变化如图 6 所示,地上生物量随着海拔升高先增加后减小,地上生物量最大值在 4280 m,最小值在 4220 m(表 1)。二次曲线回归分析中,最优拟合曲线为二项式($R^2 = 0.88, P < 0.05$)。因此,坡地草甸植物群落地上生物量随海拔变化特征符合中间高两头低的“单峰”趋势。较低海拔段,植物生长热量比较充足,但土层相对较薄,侵蚀较严重,土壤沙质化,持水能力较差,以及由于人类干扰活动,导致地上生物量较低。

2.3.2 坡地退化高寒灌丛地上生物量沿海拔梯度的变化

灌丛坡地地上生物量随海拔升高先增加后减少的变化趋势(图 6)。地上生物量最大值在海拔 4215 m,最小值在 4260 m 左右(表 2),差异显著($P < 0.05$)。野外调查结果表明,该地区由于放牧活动,造成植被覆盖度较低。灌丛坡地地上生物量包括草本层地上生物量和灌木层地上生物量两部分,灌丛坡地地上生物量随海拔升高呈“单峰”曲线,主要原因是坡底侵蚀严重,植被盖度低,灌丛植物生长较少,故地上生物量较低;山坡中间部位水热条件较好以及由于灌丛植物的存在,阻碍了家畜践踏与啃食,地上生物量较高,而坡顶由于受到风蚀影响,土层较薄,水热条件差,灌木植物生长较少,故地上生物量与中间坡位相比较低。

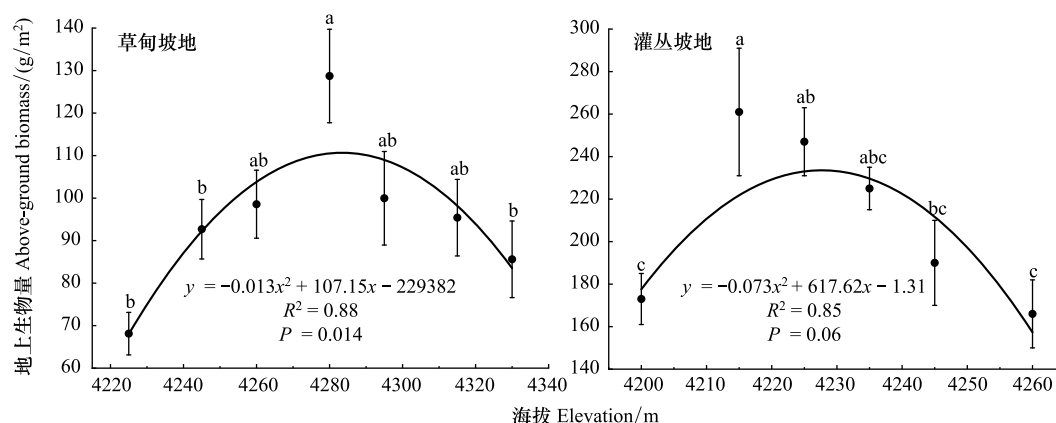


图 6 坡地高寒草甸和高寒灌丛地上生物量随海拔梯度的变化规律

Fig.6 Changes of above-ground biomass in alpine meadow and alpine shrub with elevation gradient

2.4 坡地退化植物群落物种多样性与地上生物量的关系

2.4.1 坡地退化高寒草甸物种多样性与地上生物量的关系

回归分析高寒草甸地上生物量和物种多样性(图 7),最优拟合均为一次函数方程,显著相关($P < 0.05$)。Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数与地上生物量呈线性正相关关系($P < 0.05$),Pielou 指数随地上生物量变化呈线性增加趋势。地上生物量分别能够解释 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数变化的 70%和 80%,而对 Pielou 指数和 Margalef 指数解释度小于 50%,且没有显著相关性($P > 0.05$),说明地上生物量对 Pielou 指数和 Margalef 指数没影响,不能用来判断生产力水平。

2.4.2 坡地退化高寒灌丛物种多样性与地上生物量的关系

高寒灌丛地上生物量与 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数、Pielou 指数和 Margalef 指数曲线最优拟合为一次函数和二次函数(图 7)。Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数随地上生物量变化呈线性增加趋势,地上生物量对 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数的解释度达到 60%。Pielou 指数与地上生物量之间呈二次函数相关,即随着地上生物量增加 Pielou 指数先减小再增大($P = 0.06$),地上生物量变化对 Pielou 指数的解释度达到 90%,Margalef 指数随地上生物量增加而增大的变化趋势。

从图 7 可知坡地退化高寒草甸和高寒灌丛地上生物量与香农指数和辛普森指数之间均为线性正相关关

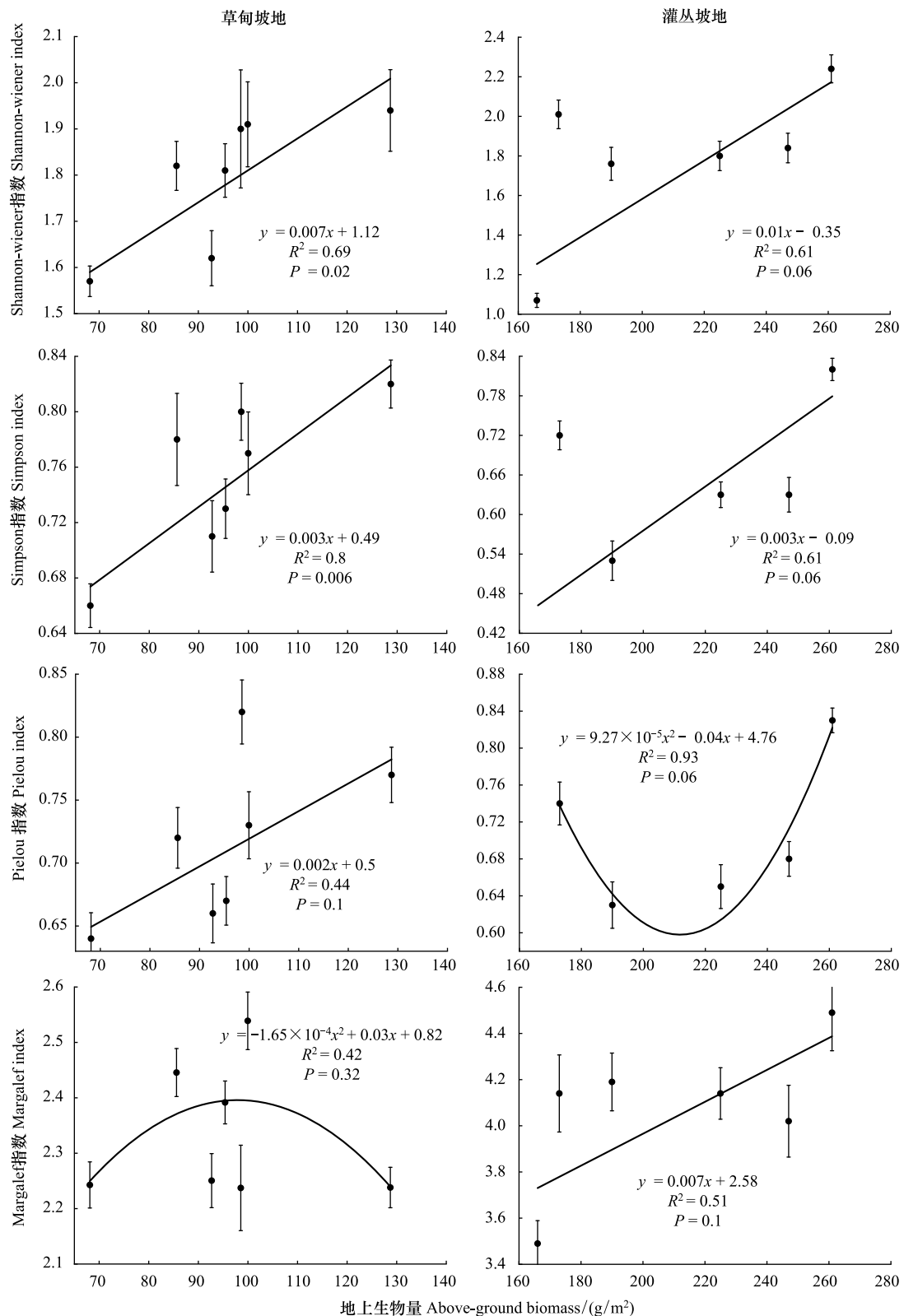


图7 坡地高寒草甸和高寒灌丛地上生物量与物种多样性的关系

Fig.7 Relationship between above-ground biomass and species diversity in alpine meadow and alpine shrub communities

系,即随着海拔升高,物种多样性成线性增加。均匀度指数在草甸和灌丛坡地之间不同,草甸坡地均匀度指数与生物量之间成正相关,灌丛坡地均匀度指数与地上生物量之间呈二次函数相关,说明均匀度受到植被类型

及环境的影响。高寒草甸和高寒灌丛坡地的物种丰富度与地上生物量没有相关性,可能是因为坡地退化较严重,物种多样性受到严重影响。因此,结合群落调查数据可以得出多样性指数和地上生物量呈正相关。

3 讨论

3.1 坡地退化植物群落特征

三江源区草地退化严重,窝赛乡小流域处于中度退化状态,治理恢复难度大。调查样方中,草甸坡地共计 84 种植物,隶属于 66 属 39 科,灌丛坡地 85 种植物,隶属于 68 属 29 科。灌下草本层物种数和草甸坡地物种数沿海拔变化不同,草甸坡地物种数随海拔升高先增加后减少,灌下物种数随海拔升高而减少,主要是因为坡底和坡中草本层植物受到灌丛庇护。研究表明,在高山环境下,护士植物(nurse plant)对微生境的改善能频繁减弱环境压力对环境的影响^[34]。随着海拔升高,灌丛坡地物种数减少,可能是海拔相对较高,风蚀严重,水热条件差,不利于灌木植物生长,易于草本植物生存,而草本层没有灌丛庇护,故多样性较低^[15],由此推断,灌丛植物在高寒草甸生态系统结构和生产功能的稳定性中扮演重要角色。张蕊等^[35]2013 年在达日县窝赛乡植物群落多样性研究表明,天然草地 Shannon-wiener 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数均最大,“黑土滩”次之,退化人工草地最低。本研究高寒坡地植物群落多样性均小于张蕊等^[35]研究结果,表明窝赛乡小流域内坡地植被仍在持续退化。

青海省达日县窝赛乡小流域内高寒坡地下坡位退化严重,植被覆盖度较低,遍布大面积秃斑块,啮齿动物泛滥,生物多样性低,这是草地严重退化的表现。由于人类活动在下坡位较频繁以及家畜践踏和啃食影响等共同作用,造成下坡位植被盖度降低,水土流失严重,土壤贫瘠,土地斑块化,石头分布密集,生物多样性降低等现象。上坡位表层土壤等被泥水冲蚀聚集到下坡位,使表层土壤被冲蚀,深层岩石裸露出来,土壤沙质化,从而不适宜植被生长发育;同时由于坡度较低的区域适合人类活动以及啮齿动物的生存,从而加重草地退化和环境恶化;下坡位遍布大量毒杂草,可食牧草匮乏,土壤植被恢复慢,不能满足人类活动,于是人类活动向草地植被良好的区域扩展,活动范围扩大,造成其他坡位草地生态退化严重,从而导致草地退化由山坡底部向山坡其他部位蔓延。随着退化时间及退化强度增加,毒杂草逐渐向中坡位和上坡位侵略,成为优势种,从而造成大面积坡地发生退化。

3.2 坡地退化植物群落物种多样性沿海拔梯度的分布规律

植物群落多样性的垂直梯度格局受到植被演化、物种进化、地理差异及环境因子等多重因素共同影响^[14]。海拔已被证明对各种生态系统的物种多样性和物种组成起着重要的控制作用^[11],海拔变化(温湿度和光照等多种环境因子)影响山地生态系统的生态-水文过程^[36],影响山地物种组成和群落结构,能够使物种多样性与海拔梯度变化呈现不一致的变化规律^[15]。植物群落多样性是研究群落组成的重要指标^[1,17,37],能够反映出植物群落特性、生态学特性、分布状况及其对环境的适应性^[1,38]。

青藏高原研究表明,物种多样性随海拔变化规律最常见的模式是单峰曲线^[6-7,20,30,39],约占以往研究的 50%,随海拔升高而单调下降的曲线约占 25%,另有 25%单调递增或无明显趋势^[40]。本研究得出坡地退化植物群落物种多样性与海拔之间呈单峰变化趋势(图 4、5),这与 Bhattarai 等^[41]的研究结果相近;与 Tanaka 和 Sato 研究结果不同,Tanaka 和 Sato 认为在海拔梯度变化小的山区,物种多样性沿海拔变化呈双峰型变化趋势^[42]。灌丛坡地 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数最大值出现于 4215 m 海拔处,草甸坡地出现于 4280 m 海拔处,两个坡地峰值出现海拔不一样,主要是因为灌丛坡地随着海拔升高,灌丛数量逐渐减少,坡顶甚至没有灌丛,草本层植物缺少了灌丛庇护以及受到强烈的太阳辐射,不适合部分植物生存,故物种多样性较低。

草甸坡地(图 5)海拔 4223 m 左右 Shannon-wiener 指数和 Simpson 指数最小,主要是因为人类过度放牧,动物践踏,从而使植物盖度较低;海拔 4260 m 八条样线 Shannon-wiener 指数异质性大,秃斑块分布密集,鼠洞和石头较多。海拔 4320—4340 m 处,八条样线 Shannon-wiener 指数差异较小,此海拔高度坡度较大,人类干扰相对较少,物种丰富度低,以嵩草属为主,其根对土壤具有缠绕支撑和串联等作用,故植被盖度高。Wu

等^[43]研究表明,多样性指数主要受到地理环境、土壤条件以及干扰强度等影响。物种分布的上限通常被认为是由低温、降雪量、生长期和风力强度所决定的,而下限则可能是由气候和生物因素共同决定的^[41]。

灌丛坡地多样性指数与海拔之间呈偏单峰曲线(图4、图5),海拔4215 m处,多样性指数达到峰值,随后沿海拔呈下降趋势,这从侧面反映出灌木及灌下草本层的生存和发展可能受到海拔制约;同一海拔不同样方间植被盖度空间异质性较大,主要是草地退化程度不一,鼠洞分布不均,土壤秃斑化,造成植被盖度降低,并随海拔升高,水热条件差,风力侵蚀严重,物种多样性较低。海拔4220—4240 m处以山生柳、高山绣线菊及金露梅为主,其隔离了畜群采食和践踏;改善局部光照、温度、水因子的分配,植物生长热量较充足,为草本植物发育提供了空生态位,减少了物种间竞争^[20],其根系分布较深,对土壤具有缠绕吸附等作用,土层相对深厚、增强了土壤抗侵蚀能力;残体能够保护土壤,拦截径流,减弱剥蚀,灌木植物对草本植物分布产生明显影响^[44];同时良好的气候条件为山地生态系统提供了最有效的初级生产力,并支持了更多物种的生存。

关于植物群落多样性与海拔之间呈现单峰格局的主要原因是人类过度干扰、水热环境以及物种竞争能力共同作用而形成的。低海拔地区,环境相对优越,像一些竞争力强的物种在群落中占据优势。但是,由于人类过度干扰,像放牧、播种等活动影响了一些物种,从而导致一些物种丧失,物种多样性较低,同时也由于受到坡度等影响,使人类活动在低海拔区域活动频繁,造成多样性低。高海拔地区,环境相对恶劣,比如气候寒冷,太阳辐射强烈等严酷环境,不适合部分物种生存,使其受环境影响较大。同时由于坡度等影响,坡地上坡位坡度较陡,再加上受到雨蚀、风蚀等作用,使水土流失更加严重,虽然人类干扰降低,但是水热条件及微气候不适合大部分物种生存,从而造成物种多样性较低。而在中海拔地区,人类干扰较低海拔地区少,水热条件优越,适宜更多物种生存,坡度较缓,土壤相对于高海拔地区肥沃,中间海拔地带则成为两个极端区域植物种类分异的过渡区域,因此物种多样性较高^[6,45—46]。

3.3 坡地退化植物群落物种多样性与地上生物量的关系

地上生物量是反映群落植被生产力的重要指标^[47],能够体现群落的结构特征和生长状况,山地的海拔梯度变化导致温度、湿度、热量和光照的变化,进而影响植物物种组成和群落结构^[10]。草甸坡地地上生物量与海拔呈单峰曲线,灌丛坡地呈负相关(图6)。草甸坡地在海拔4280 m处,放牧活动相对较少,水热条件比较优越,土壤相对于高海拔地区较肥沃,中间海拔地带是两个极端区域植物种类分异的过渡区域,地上生物量较高,而灌丛坡地地上生物量呈下降趋势,海拔4260 m处最低,主要是随着海拔升高,土壤养分降低,温度降低,水热条件差,灌木不适宜生长,草本植物喜湿耐阴,灌木减少,草本层没有了灌木层的庇护,草本层植物较少,从而影响了地上生物量和多样性。

青藏高原相关研究中,物种多样性与地上生物量的关系有“单峰”曲线^[30]、负相关^[6,48]、正相关^[16,49—50]和不相关^[51]。本研究物种多样性与地上生物量的关系为正相关,物种丰富的植物群落往往表现出更高的生产力^[52]。也有学者研究得出地上生物量与物种丰富度之间呈S型曲线^[6],这与本研究结果不同。灌丛坡地地上生物量和物种丰富度大于草甸,坡地这与曲波等研究结果相似^[45]。刘旻霞和马建祖^[53]研究指出,北坡光照时间短,土壤含水量以及土壤养分等均大于南坡,因此北坡更适合更多物种生存,这与本研究结果相近,灌丛坡地(阴坡)地上生物量及物种多样性高于草甸坡地(阳坡)。

高寒草地是青藏高原主要的生态系统,其独特的地理位置和复杂的地理环境,对气候变化以及放牧干扰十分敏感^[54]。许多高寒草甸生态系统由于过度放牧和气候变化而遭到破坏,逐渐退化形成大范围退化草地“黑土山”。在低海拔地区,缺乏足够降雨,不能满足植物生长所需的水分,植物生长热量比较充足,但土层相对较薄,持水能力较差^[45]。坡度较低的地区植被覆盖度较低,人类活动对低海拔地区的生物多样性造成负面影响,该地区由于过度人类干扰,植被盖度较低,以及低海拔温和的条件导致种间竞争发生,造成其他物种消失,物种多样性降低,这可能主要是因为放牧活动在低海拔地区较频繁所导致的^[55]。高海拔地区,寒冷的气候减缓植物生长和土壤发育,而且其他恶劣的环境,超过多数物种的生长耐受极限,限制了大多数物种的生长,从而导致植被盖度、物种多样性等均较低^[10,45]。为了寻求更好的放牧条件,人类放牧活动从下坡位逐渐

向植被盖度较高的上坡位迁移,从而造成上坡位发生退化,载畜量加重,草地生态日益恶化,最终导致草地生态系统失衡和崩溃。

本研究中物种多样性与地上生物量呈现正相关趋势,这种趋势可能是放牧强度差异、气候变化和植被退化共同作用的结果。物种多样性和生产力之间的关系也有部分可能是由于环境干扰所造成的。当环境同时促进多样性和生产力时,两者关系呈正相关,反之亦然;如果环境对一方是促进,另一方抑制,则呈现负相关甚至不相关趋势^[5]。山坡温度、热量等因素随海拔高度的增加而降低。高海拔地区对气候变化和环境恶化异常敏感,温度升高的速率和幅度始终大于低海拔地区^[56-57]。因此,深入研究坡地退化植被高寒草甸和高寒灌丛群落沿地理梯度的空间变化规律,可以丰富山坡植被生态研究,能够为未来的生态环境的恢复治理提供理论依据和科学支撑。

4 结论

三江源高寒山地生态系统中,气候变化、人类活动、啮齿动物以及地形等因素造成山地生态系统植被退化严重,坡地植被的下坡位受到人为因素和自然因素影响较大,退化比上坡位严重。坡地退化植物群落多样性和地上生物量随海拔升高先增大后减少,中间坡位植物多样性和地上生物量较高,植被受到干扰程度低,植被条件较好,退化程度轻。植物多样性和地上生物量之间呈线性增加趋势,物种丰富的植物群落往往能够表现出更高的地上生物量。地形、坡度、降雨和人类干扰等造成坡地植被发生严重退化,即使是在严重退化的环境中,植物群落多样性与地上生物量之间的关系仍符合青藏高原普遍分布规律。

三江源区坡地退化植被在治理恢复过程中,人类干扰活动要适度,以及在进行补播、围栏封育等措施的情况下,重视其管理和保护,制定合理的草地利用制度,以保证群落植被的完整性和生产力,以免植被群落再次受到破坏,导致生物多样性降低,生态系统稳定性降低。

参考文献 (References):

- [1] Xu M H, Zhang S X, Wen J, Yang X Y. Multiscale spatial patterns of species diversity and biomass together with their correlations along geographical gradients in subalpine meadows. *PLoS One*, 2019, 14(2): e0211560.
- [2] Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 208-211.
- [3] 王玉辉, 周广胜. 内蒙古羊草草原植物群落地上初级生产力时间动态对降水变化的响应. *生态学报*, 2004, 24(6): 1140-1145.
- [4] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379(6567): 718-720.
- [5] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808.
- [6] 刘哲, 李奇, 陈懂懂, 翟文婷, 赵亮, 徐世晓, 赵新全. 青藏高原高寒草甸物种多样性的海拔梯度分布格局及对地上生物量的影响. *生物多样性*, 2015, 23(4): 451-462.
- [7] 吴红宝, 水宏伟, 胡国铮, 王学霞, 干珠扎布, 严俊, 何世丞, 谢文栋, 高清竹. 海拔对藏北高寒草地物种多样性和生物量的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(6): 1071-1079.
- [8] Xu M H, Li X L, Liu M, Shi Y, Zhou H K, Zhang B G, Yan J L. Spatial variation patterns of plant herbaceous community response to warming along latitudinal and altitudinal gradients in mountainous forests of the Loess Plateau, China. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 172: 103983.
- [9] 丛明畅, 曹迪, 陈国平, 陈宝政, 孙丰宾. 燕山和太行山过渡区植物多样性垂直变化特点. *植物研究*, 2017, 37(5): 673-681.
- [10] Xu M H, Ma L, Jia Y Y, Liu M. Integrating the effects of latitude and altitude on the spatial differentiation of plant community diversity in a mountainous ecosystem in China. *PLoS One*, 2017, 12(3): e0174231.
- [11] Shimono A, Zhou H K, Shen H H, Hirota M, Ohtsuka T, Tang Y H. Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(1): 1-7.
- [12] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [13] Wilson J B, Lee W G, Mark A F. Species diversity in relation to ultramafic substrate and to altitude in southwestern New Zealand. *Vegetatio*, 1990, 86(1): 15-20.

- [14] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 2004, 12(1): 20-28.
- [15] 邓清月, 张晓龙, 牛俊杰, 秦浩. 晋西北饮马池山植物群落物种多样性沿海拔梯度的变化. 生态环境学报, 2019, 28(5): 865-872.
- [16] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. 生物多样性, 2004, 12(1): 200-205.
- [17] 牛钰杰, 周建伟, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 花立民. 坡向和海拔对高寒草甸山体土壤水热和植物分布格局的定量分解. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1489-1497.
- [18] 王飞, 屠彩芸, 曹秀文, 刘锦乾, 杨永红, 张涛, 齐昊. 白龙江干旱河谷不同坡向主要灌丛群落随海拔梯度变化的物种多样性研究. 植物研究, 2018, 38(1): 26-36.
- [19] 王金龙, 曹文侠, 张德罡, 李文, 李小龙, 王世林, 刘玉祯, 王小军. 东祁连山高寒杜鹃灌丛群落结构和物种多样性对海拔梯度的响应. 草原与草坪, 2019, 39(5): 1-9.
- [20] 罗黎鸣, 苗彦军, 武建双, 潘影, 土艳丽, 余成群, 赵延, 赵贯锋, 武俊喜. 拉萨河谷山地灌丛草地物种多样性随海拔升高的变化特征. 草业学报, 2014, 23(6): 320-326.
- [21] 杨元合. 全球变化背景下的高寒生态过程. 植物生态学报, 2018, 42(1): 1-5.
- [22] 周华坤, 姚步青, 于龙, 赵新全. 三江源区高寒草地退化演替与生态恢复. 北京: 科学出版社, 2016.
- [23] Martínez-Hernández C, Rodrigo-Comino J, Romero-Díaz A. Impact of lithology and soil properties on abandoned dryland terraces during the early stages of soil erosion by water in south-east Spain. Hydrological Processes, 2017, 31(17): 3095-3109.
- [24] Feng T J, Wei W, Chen L D, Rodrigo-Comino J, Die C, Feng X R, Ren K M, Brevik E C, Yu Y. Assessment of the impact of different vegetation patterns on soil erosion processes on semiarid loess slopes. Earth Surface Processes and Landforms, 2018, 43(9): 1860-1870.
- [25] Dorji T, Moe S R, Klein J A, Totland Ø. Plant species richness, evenness, and composition along environmental gradients in an alpine meadow grazing ecosystem in central Tibet, China. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2014, 46(2): 308-326.
- [26] 温静, 张世雄, 杨晓艳, 秦瑞敏, 徐满厚. 青藏高原高寒草地物种多样性的海拔梯度格局及其对模拟增温的响应. 农学学报, 2019, 9(4): 66-73.
- [27] 尚占环, 董全民, 施建军, 周华坤, 董世魁, 邵新庆, 李世雄, 王彦龙, 马玉寿, 丁路明, 曹广民, 龙瑞军. 青藏高原“黑土滩”退化草地及其生态恢复近 10 年研究进展——兼论三江源生态恢复问题. 草地学报, 2018, 26(1): 1-21.
- [28] Wang Y B, Niu F J, Wu Q B, Gao Z Y. Assessing soil erosion and control factors by radiometric technique in the source region of the Yellow River, Tibetan Plateau. Quaternary Research, 2014, 81(3): 538-544.
- [29] Cheng H Y, Wang G X, Hu H C, Wang Y B. The variation of soil temperature and water content of seasonal frozen soil with different vegetation coverage in the headwater region of the Yellow River, China. Environmental Geology, 2008, 54(8): 1755-1762.
- [30] Sa W, An L Z, Sa W. Changes in plant community diversity and aboveground biomass along with altitude within an alpine meadow on the Three-River source region. Chinese Science Bulletin, 2012, 57(27): 3573-3577.
- [31] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [32] 马克平. 生物群落多样性的测度方法—— $I\alpha$ 多样性的测度方法(上). 生物多样性, 1994, 2(3): 162-168.
- [33] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法—— $I\alpha$ 多样性的测度方法(下). 生物多样性, 1994, 2(4): 231-239.
- [34] Badano E I, Marquet P A, Cavieres L A. Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. Acta Oecologica, 2010, 36(1): 46-54.
- [35] 张蕊, 王媛, 马丽娜, 桑潮, 王力, 郭瑞英, 汪海波, 尚占环. 三江源区退化人工草地、“黑土滩”和天然草地植物群落物种多样性. 草地学报, 2014, 22(6): 1171-1178.
- [36] 唐志尧, 方精云, 张玲. 秦岭太白山木本植物物种多样性的梯度格局及环境解释. 生物多样性, 2004, 12(1): 115-122.
- [37] 张世雄, 杨晓艳, 温静, 徐满厚. 山西吕梁山亚高山草甸物种多样性的时空变化格局. 生态学报, 2018, 38(18): 6685-6693.
- [38] 郝占庆, 邓红兵, 姜萍, 王战, 黄乃伟. 长白山北坡植物群落间物种共有度的海拔梯度变化. 生态学报, 2001, 21(9): 1421-1426.
- [39] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春, 史惠兰. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. 植物生态学报, 2004, 28(2): 240-245.
- [40] Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. Ecology Letters, 2005, 8(2): 224-239.
- [41] Bhattarai K R, Vetaas O R, Grytnes J A. Fern species richness along a central Himalayan Elevational gradient, Nepal. Journal of Biogeography, 2004, 31(3): 389-400.
- [42] Tanaka T, Sato T. Species richness of seed plants and ferns along a temperate elevational gradient in central Japan. Plant Ecology, 2014, 215(11): 1299-1311.
- [43] Wu R X, Chai Q, Zhang J Q, Zhong M Y, Liu Y H, Wei X T, Pan D, Shao X Q, Wu R X, Chai Q, Zhang J Q, Zhong M Y, Liu Y H, Wei X

- T, Pan D, Shao X Q. Impacts of burrows and mounds formed by plateau rodents on plant species diversity on the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, 2015, 37(1): 117-123.
- [44] 秦福雯, 康濒月, 姜凤岩, 刘晓丽, 徐恒康, 位晓婷, 邵新庆. 生物土壤结皮演替对高寒草原植被结构和土壤养分的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(6): 1100-1107.
- [45] 曲波, 苗艳明, 张钦弟, 毕润成. 山西五鹿山植物物种多样性及其海拔梯度格局. *植物分类与资源学报*, 2012, 34(4): 376-382.
- [46] 贺金生, 陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征. *生态学报*, 1997, 17(1): 91-99.
- [47] 栗文瀚, 干珠扎布, 曹旭娟, 闫玉龙, 李钰, 罗文蓉, 胡国铮, 旦久罗布, 何世丞, 高清竹. 海拔梯度对藏北高寒草地生产力和物种多样性的影响. *草业学报*, 2017, 26(9): 200-207.
- [48] 卢训令, 胡楠, 丁圣彦, 范玉龙, 廖秉华, 翟元杰, 柳静. 伏牛山自然保护区物种多样性分布格局. *生态学报*, 2010, 30(21): 5790-5798.
- [49] Caspersen J P, Pacala S W. Successional diversity and forest ecosystem function. *Ecological Research*, 2001, 16(5): 895-903.
- [50] 朱源, 康慕谊, 江源, 刘全儒. 贺兰山木本植物群落物种多样性的海拔格局. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 574-581.
- [51] Grace J B, Anderson T M, Smith M D, Seabloom E, Andelman S J, Meche G, Weiher E, Allain L K, Jutila H, Sankaran M, Knops J, Ritchie M, Willig M R. Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, 2007, 10(8): 680-689.
- [52] Prommer J, Walker T W N, Wanek W, Braun J, Zezula D, Hu Y T, Hofhansl F, Richter A. Increased microbial growth, biomass, and turnover drive soil organic carbon accumulation at higher plant diversity. *Global Change Biology*, 2020, 26(2): 669-681.
- [53] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. *应用生态学报*, 2012, 23(12): 3295-3300.
- [54] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1170-1179.
- [55] Ohtsuka T, Hirota M, Zhang X Z, Shimono A, Senga Y, Du M G, Yonemura S, Kawashima S, Tang Y H. Soil organic carbon pools in alpine to nival zones along an altitudinal gradient (4400-5300m) on the Tibetan Plateau. *Polar Science*, 2008, 2(4): 277-285.
- [56] Peñuelas J, Sardans J, Estiarte M, Ogaya R, Carnicer J, Coll M, Barbeta A, Rivas-Ubach A, Llusià J, Garbalsky M, Filella I, Jump A S. Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2303-2338.
- [57] Xia J Y, Chen J Q, Piao S, Ciais P, Luo Y Q, Wan S Q. Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming. *Nature Geoscience*, 2014, 7(3): 173-180.