

DOI: 10.5846/stxb202203160637

丁成琴, 史海静, 高原, 郑诚, 吴有福, 张艳. 地形微生境对区域温度变化的缓冲作用. 生态学报, 2023, 43(12): 5137-5149.

Dind C Q, Shi H J, Gao Y, Zheng C, Wu Y F, Zhang Y. The buffering effect of topography induced microhabitat on regional temperature change. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(12): 5137-5149.

## 地形微生境对区域温度变化的缓冲作用

丁成琴<sup>1</sup>, 史海静<sup>1,\*</sup>, 高原<sup>2,3</sup>, 郑诚<sup>4</sup>, 吴有福<sup>1</sup>, 张艳<sup>2,3</sup>

1 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨凌 712100

**摘要:** 研究黄土丘陵区的地形微生境, 了解微生境的形成机制及特征, 对于生物多样性的恢复和保护都具有重要意义。选择陕西省安塞县陈家洼为研究区, 按照不同坡向与坡位布设 Ibutton 电子温度记录仪采集温度数据。比较各坡段地面 5 cm 处与地上 150 cm 处的极端温度与相应的显域生境的温度变化, 量化微生境的缓冲作用。采用平均温度、极端高温、极端低温等指标来评估地形微生境温度对区域温度变化的非同步性, 并采用温度变幅来衡量地形微生境气候的稳定性。结果表明, 在最热两周中, 阴坡沟底地最大缓冲度 8 °C, 沟坡地与梁峁地最大缓冲度分别为 6.5 °C 与 6 °C; 阳面三个坡段自上而下最大热缓冲度分别为 3.5 °C、3 °C、4 °C。地形微生境对于夏季极端高温的缓冲作用阴坡 > 阳坡; 而阳坡沟底地、沟坡地、梁峁地在最冷两周的最大冷缓冲值可达 4.5 °C、4 °C、4 °C, 阴坡沟底地最大可缓冲 3.5 °C, 其次是沟坡地与梁峁地, 最大缓冲度为 3 °C 与 2 °C。对于冬季极端低温的缓冲作用阴坡 < 阳坡。但无论是热缓冲还是冷缓冲, 各坡段之间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 阴坡与阳坡的缓冲值皆存在自下而上的阶梯性, 即沟底地 > 沟坡地 > 梁峁地。日温度变幅阳坡 > 阴坡, 且梁峁地 > 沟坡地 > 沟底地。本研究量化了微生境的缓冲能力, 强调了微生境在调节宏观气候变化中的重要性, 可为未来气候变化模型预测提供支撑。

**关键词:** 地形变化; 微生境环境; 小气候; 生境异质性

## The buffering effect of topography induced microhabitat on regional temperature change

DIND Chengqin<sup>1</sup>, SHI Haijing<sup>1,\*</sup>, GAO Yuan<sup>2,3</sup>, ZHENG Cheng<sup>4</sup>, WU Youfu<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>2,3</sup>

1 Institute of Soil and Water Conservation, 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

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

4 Pratacultural and Grassland College, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

**Abstract:** To study the formation mechanism and characteristics of topography induced microhabitats is of great significance for the restoration and conservation of biodiversity in loess hilly-gully region. Hourly temperatures were recorded by Ibutton electronic temperature recorders at different slope position and aspects in Chenjiawa, Ansai County, Shaanxi Province. In order to quantify the thermal buffering effect of microhabitat, the extreme temperature at 5 cm and 150 cm in different slope positions was compared with the temperature at the zonal habitat (hill top). Average temperature, extreme high and extreme low temperature were used to evaluate the non-synchronicity of topography induced microhabitat to regional temperature change, and temperature variation was used to measure the climatic stability of the microhabitat. In the hottest two weeks,

**基金项目:** 西部青年学者项目 (XAB2020YN04); 中国科学院战略性先导科技专项 (XDA20040202); 国家自然科学基金项目 (41501055); 国家科技基础条件平台建设项目 (2005DKA32300)

**收稿日期:** 2022-03-16; **网络出版日期:** 2023-02-15

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shihaijingcn@nwfu.edu.cn

the maximum buffer capacity of hill bottom on shady slope was 6 °C, and the maximum buffer capacity of the middle and upper slope was 4.5 °C and 3.5 °C, respectively. The maximum thermal buffering capacity of the three slope positions on the sunny side from top to bottom was 3.5 °C, 3 °C and 4 °C, respectively. From the chart analysis, the buffer effect of shady slope on extreme high temperature in summer was greater than sunny slope. On the sunny slope, the maximum buffer value of microhabitat at hill bottom, middle slope and upper slope was 4.5 °C, 4 °C and 4 °C in the coldest two weeks. On the shady slope, the maximum buffer value of microhabitat at hill bottom, middle slope and upper slope could reach 3.5 °C, 3 °C and 2 °C. The buffering effect on extreme low temperature in winter was smaller on shady slope than sunny slope. There were significant differences between different slope positions in both thermal buffering and cold buffering ( $P < 0.05$ ), the buffering effects of both shady slope and sunny slope showed a ladder from bottom to top as: hill bottom > middle slope > upper slope. The daily temperature variation range of the sunny slope was larger than the shady slope, and upper slope > middle slope > hill bottom. This study quantifies the thermal buffering capacity of microhabitats and emphasizes the importance of microhabitats in regulating regional climate change, which can provide support for the prediction of future climate change model.

**Key Words:** topography variation; microhabitat environment; microclimate; habitat heterogeneity

在地形复杂区,地形变化使得生境类型多样,环境空间异质性强。生境空间异质无论对生物多样性维持还是生态恢复均具有重要影响<sup>[1-3]</sup>。Kristy 等<sup>[4]</sup>认为生境异质性提高了物种丰富度,在维持生物多样性方面起到了重要作用。Anke Stein 等<sup>[5]</sup>通过检索 2236 篇文章得出生境异质性可以加强物种共存的持久性和多样化,因为生境异质性增加了可用的生态位空间,为不同的生物提供了多样化的生境。另一方面,多样性的生境类型,也可为物种缓冲区域温度变化提供帮助,当区域温度变得不太适宜时,可为物种提供合适的小气候环境<sup>[6]</sup>。由于微生境的缓冲作用,即使是环境耐受性差、分布局限和扩散能力差的物种,也可对气候变化表现出可塑性反应。而微生境的多样性会影响群落组成的物种复杂性及生态类型的多样性,同时为生物提供不同的避难所<sup>[7-8]</sup>,因此,了解微生境的形成机制及生境特征,对于生物多样性的恢复和保护都具有重要的意义。

地形变化是微生境环境形成的重要基础,因为地形变化会影响物质交换与能量流动过程,对光照、温度、水分、养分等环境因子具有再分配作用<sup>[9]</sup>。即使微小尺度上的地形变化,也可能引起温度、湿度等较大的变化。如 Aalto 等<sup>[10]</sup>得出,在北欧的高纬度高海拔地区,当地温度在 1 km<sup>2</sup> 的空间单元内变化高达 6 °C。Dobrowski 等<sup>[11]</sup>研究表明,在美国的内华达山脉,由于地形的影响,在同一海拔高度上的邻近样点平均温差可达到 5 °C,冬季最低温差可达到 5—8 °C,而蒸散发量之间的差异可达到 20%。因此由地形变化形成的微生境,往往具有不同于区域气候的小气候环境,忽略微生境的存在,则可能会高估或低估气候变化对物种的影响。国内对微生境的研究较少,李敏等<sup>[12]</sup>研究了不同微生境下维管植物的多样性特征,乌云娜等<sup>[13]</sup>研究了退化草原的微生境尺度上的群落特征与土壤有机质的空间分异,也有少数学者研究微生境对动物与微生物的影响<sup>[14-15]</sup>。而国外对微生境研究多数为探究区域濒危动物与微生境的关系<sup>[16-17]</sup>,也有部分学者研究了微生境对气候因子的缓冲<sup>[18-19]</sup>。而近年来随着异常气候事件频次与强度的显著增加,通过研究生境小气候来提升未来物候变化影响的预测精度也得到了广泛关注<sup>[20-25]</sup>。

在黄土高原,地形变化同样深刻影响该区生境的空间变化。物种的分布不仅受地带性气候的影响,也受地形变化引起的非地带性气候的作用<sup>[26]</sup>。朱志诚<sup>[27]</sup>研究认为,由于黄土高原地形的复杂多变,同一地段水热和空气运动将重新分配,植被往往呈现出镶嵌式分布。对生境空间异质性的认识不足,会对植被恢复重建造成困难,导致恢复植被与立地环境不匹配<sup>[28]</sup>。因此,要科学开展生态恢复与重建及生物多样性保护,同样需高度重视生境的空间异质性的影响。但从目前看,黄土高原地区的相关研究鲜少<sup>[29]</sup>,尤其缺乏对微生境的实证研究,对于不同微地形缓冲效应的大小以及在气候变化中的稳定性仍缺乏足够的认识。为此,本文选择

黄土丘陵区为研究区,通过对不同地形微生境的温度变化进行持续测定(逐小时持续测定 1 年),以了解地形微生境对区域温度变化尤其是极端温度的缓冲作用,并评估区域气候变化背景下地形微生境气候的稳定性,以为该区生态恢复及生物多样性保护提供支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究选择位于典型黄土丘陵区的陕西省延安市安塞县陈家洼小流域为研究区(36°49'—36°50'N, 109°15'—109°19'E),海拔 1148—1222 m(图 1),处于暖温带大陆性季风半湿润气候向温带半干旱气候的过渡区,年平均气温为 8.8 °C,无霜期一般为 157—187 d,多年平均降水 510.2 mm,土壤以黄绵土为主,流域内的土壤侵蚀主要原因是人为干扰和不合理的土地利用方式。该区域的优势种为铁杆蒿(*Artemisia gmelinii.*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor Turcz.*)、野豌豆(*Vicia sepium.*)、杠柳(*Periploca sepium Bunge.*)、草木犀(*Melilotus officinalis (L.) Pall.*)、芨蒿(*Artemisia giraldii Pamp.*)、长芒草(*Stipa bungeana Trin.*)、旱生芦苇(*Phragmites communis (Cav.) Trin. ex Steud.*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica (Laxmann) Schindler*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum (L.) Keng.*)等。

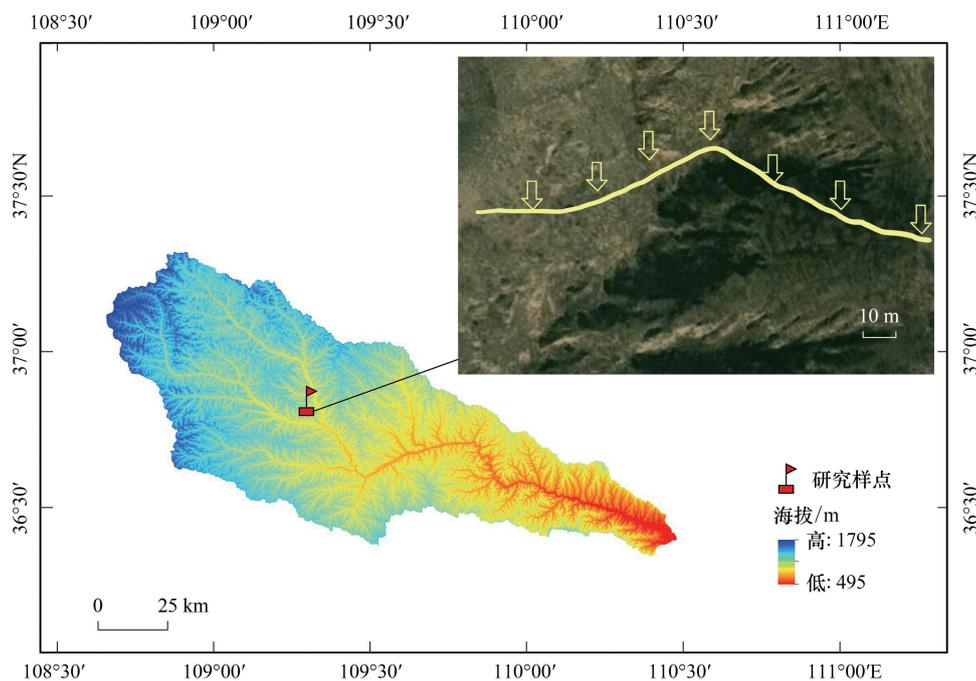


图 1 研究样点位置图

Fig.1 Location map of sample points in the study area

### 1.2 实验设计

为了能充分表征该区生境变化特征,本研究根据流域地形变化,选择一个“倒 V”形沟坡断面,并依据沟缘线和坡脚线,从下到上将断面划分为沟底地、沟坡地、梁岭地(图 2)。同时,根据坡向、坡位选择了 7 采样点,每个采样点设置 3 个 1 m×1 m 的样方,记录样方内物种信息,并在不同坡段分别布设 Ibutton 温度记录仪以采集温度数据,每个 Ibutton 记录仪位置分别为地面 5 cm 和地上 150 cm 高度,共布设 14 个。温度数据(精确到 0.1 °C)采集频率为每小时一次,采集时间从 2015 年 6 月 20 日至 2016 年 6 月 20 日。

### 1.3 分析方法

地形微生境对气候变化的缓冲作用,主要来自两个方面:一是通过对气候变化的非同步响应,形成地形微

生境与显域生境的温度差异,这种差异可以从平均温度及极端温度等方面进行评估;二是相对于区域气候变化,地形微生境的稳定性可能更高,从而减缓温度剧烈变化对物种的影响或伤害。微生境的缓冲作用可通过对平均温度状况分析来评估,也可根据极端温度状况来评估;而对生物分布起限制作用的往往是极端温度变化,但我们现在平时所说的气候变化影响时,一般都采用平均温度,通过比较平均温度与极端温度变化的差异,发现采用平均温度状况是不足以评估生境的缓冲作用的<sup>[30]</sup>。近年来,极端气候事件频次与强度显著增加,研究极端气候指标有助于提升对物种变化预测的精度,且极端天气更能预测森林物种以及对适应能力弱的物种进行筛查<sup>[31]</sup>。此外极端气候条件已被证明比平均气候条件更与物种分布有关<sup>[32]</sup>,因此选择极端温度作为本研究的数据指标。温度稳定性是研究微生境缓冲效应的一个重要指标,日温度变幅的大小决定了小气候的稳定程度,同时决定了该区域物种的多样性与长势,此外温度稳定性已被用作识别潜在微生境的关键指标。结合 Shi<sup>[30,33-34]</sup>等人研究,本研究最终采用平均温度、极端高温、极端低温等来评估地形微生境对气候变化绝对值的缓冲作用,同时采用温度变幅等衡量地形微生境气候的稳定性(表 2)。具体指标计算方法如下:

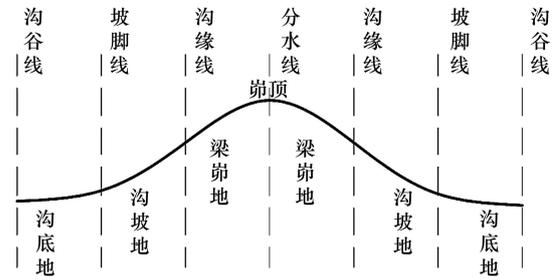


图 2 研究样地剖面形态示意图

Fig.2 Schematic diagram of profile morphology of study plot

表 1 研究区群落组成

Table 1 Community composition in the study area

坡位 Slope positions	经度 Longitude/(°)	纬度 Latitude/(°)	海拔 Elevation/m	盖度 Coverage/%	群落优势种 Dominant species
崩顶 Plakor	109.3025	36.8424	1162.33	30	白羊草、达胡、长芒草
阴-梁崩地 Shady-upper slope	109.3059	36.8412	1092.83	40	铁杆蒿、异叶败酱、胡枝子、野豌豆
阴-沟坡地 Shady -middle slope	109.3059	36.8420	1055.43	46	铁杆蒿、杠柳、菊叶委陵菜、草木犀
阴-沟底地 Shady-hill bottom	109.3061	36.8429	1012.53	65	铁杆蒿、草木犀、长芒草、甘草
阳-梁崩地 Sunny-upper slope	109.3032	36.8425	1135.83	35	铁杆蒿、达胡、二叶委陵菜
阳-沟坡地 Sunny -middle slope	109.3031	36.8429	1087.83	40	铁杆蒿、长芒草、菊叶委陵菜
阳-沟底地 Sunny-hill bottom	109.3057	36.8435	1040.23	60	铁杆蒿、茼蒿、旱生芦苇

表 2 微生境缓冲效应有关变量

Table 2 Variables related to microhabitat buffering effect

变量 Variables	说明 Descriptions
日均温 Mean temperature	一天 24 h 的平均温度
日最高温 The highest temperature	一天 24 h 内的最高温度
日最低温 The low temperature	一天 24 h 内的最低温度
极端高温 Extreme heat	最高温度的第 95 个百分值
极端低温 Extreme low temperature	最低温度的第 5 个百分值
日温度变幅 Diurnal Temperature Variation	一天内最高温度与最低温度之差
标准差 Standarddeviation	单位标准值与其平均数离差平方的算术平均数的平方根
温度变异系数 Coefficient of variable	标准差与平均值的比值

崩顶是该样地的显域生境,能充分反应该区域的气候条件,因此以样地内崩顶的温度作为基准温度。通过比较不同坡位温度及显域环境下测定的温度变化,分析地形微生境气候环境与区域气候环境的差异性,评估微生境气候环境的解耦特征和缓冲区域气候变化的潜力。此外海拔每升高 100 m,温度降低 0.6 °C,因此需要根据海拔差对温度进行修订。

对于极端高温的缓冲作用通过缓冲度计算为:

$$\delta BC = \text{基准温度} - \text{各坡段极端高温}$$

其中  $BC$  (Buffer capacity) 为缓冲能力,  $\delta BC$  为缓冲度。 $\delta BC > 0$  表示可起到缓冲作用,  $\delta BC < 0$ , 则表示没有起到缓冲作用。

而极端低温的缓冲度为:

$$\delta BC = \text{基准温度} - \text{各坡段极端低温}$$

$\delta BC < 0$  可表示可起到缓冲作用,  $\delta BC > 0$ , 则表示没有起到缓冲作用。

频度是物种在群落中分布的均匀程度的数量指标:

$$R(\%) = \frac{n}{N} \times 100$$

式中,  $n$  为某一个物种在全部取样中出现的次数,  $N$  为全部取样数。

此外由于是长时段高频率的数据采集, 因此存在一些不可控因素(暴雨、动物破坏等)的干扰, 导致部分数据缺失, 研究选择 R 语言的 mice 包进行数据缺失的插补, 采用 SPSS 25.0 进行方差分析, 数据处理和制图采用 Excel 2019 与 Origin2018。

## 2 结果与分析

### 2.1 温度的季节变化

在观测期(2015.6.20—2016.6.20)内, 该区阴坡、阳坡全年平均温度呈“单峰单谷”的波动, 无论是阴坡还是阳坡, 峰值出现在7月中下旬, 5 cm处最高温为 49.5 °C, 150 cm处最高温为 41.5 °C; 最低温度出现在1月下旬, 5 cm处最低温为-22.5 °C, 150 cm处最低温为-21.5 °C(图3)。从整体上看, 5 cm处的平均温度大于150 cm处, 阳坡表现较为明显。为了使研究更可靠, 本文选择整个夏季(2015.6.20—2015.8.31)的极端高温与整个冬季(2015.12.1—2016.2.29)的极端低温进行研究。

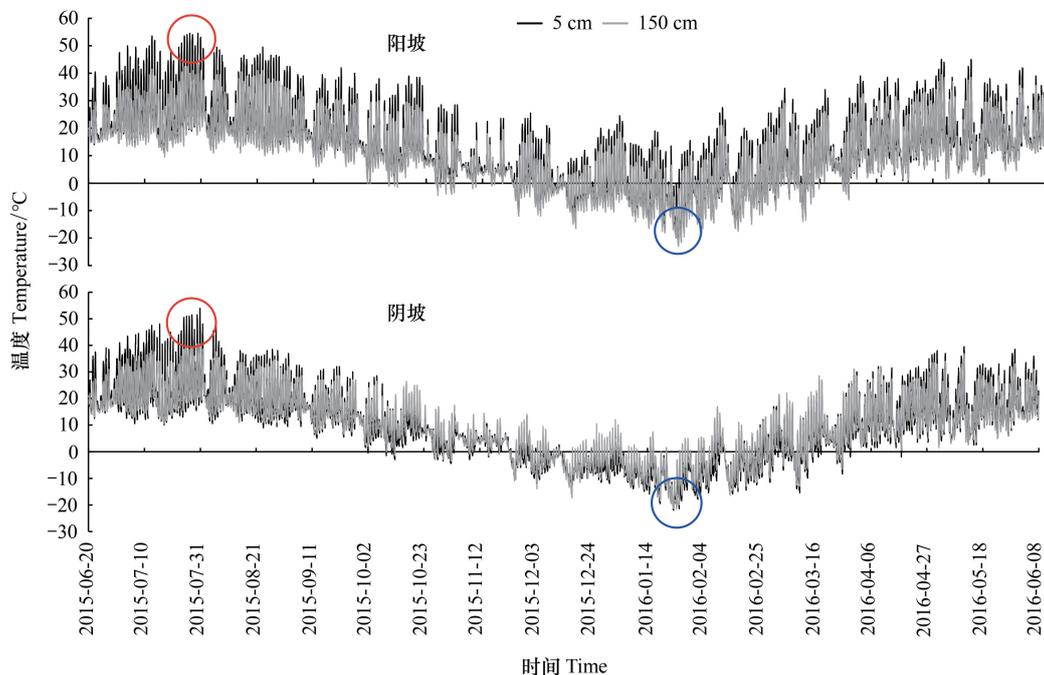


图3 阳坡、阴坡平均温度季节变化图

Fig.3 Interannual variation of temperature on sunny slope and shady slope

图中红圈表示年际最高温, 蓝圈表示年际最低温

2.2 极端温度

2.2.1 极端高温

夏季各坡位 5 cm 处阴坡的缓冲效应整体大于阳坡,尤其是沟底地,在整个夏季都起到缓冲作用(图 4)。同时结合表 3,发现地面 5cm 处每日极端高温、日均温及日温度变幅在各坡位间差异均为极显著( $P<0.01$ ),在同一坡向,热缓冲效应表现为沟底地>沟坡地>梁崩地,即无论是阴面还是阳面,皆存在阶梯型,且沟底地缓冲作用最大,沟坡地次之,梁崩地较小。在最热两周中,阴面沟底地最大缓冲度 6 °C,沟坡地与梁崩地最大缓冲度分别为 4.5 °C 与 3.5 °C;阳面三个坡段至上而下最大热缓冲度分别为 3.5 °C、3 °C、4 °C(表 4)。

对于 150 cm 处极端高温,无论阴坡还是阳坡,都存在缓冲作用,且阴坡>阳坡。根据图 5,在整个夏季,阴面的三个坡段相较于崩顶来说都起到了缓冲作用,结合方差分析(表 3),150 cm 处的极端温度与日温度变幅在各坡位之间的差异显著( $P<0.05$ ),且缓冲度沟底地>沟坡地>梁崩地,具有阶梯性。最热两周阴面沟底地最大可以缓冲 8 °C,沟坡地与梁崩地最大缓冲度分别为 6.5 °C、6 °C(表 4)。而阳坡沟底地、沟坡地、梁崩地最大可以缓冲 4.5 °C、4 °C、3.5 °C。与 5 cm 处相同的是,阴坡与阳坡皆存在沟底地>沟坡地>梁崩地,且在相同坡位,阳坡的热缓冲效应低于阴坡。但不同的是,150 cm 处的各个坡段之间的差异减小,但就全年来看,150 cm 处的热缓冲效应小于 5 cm 处。

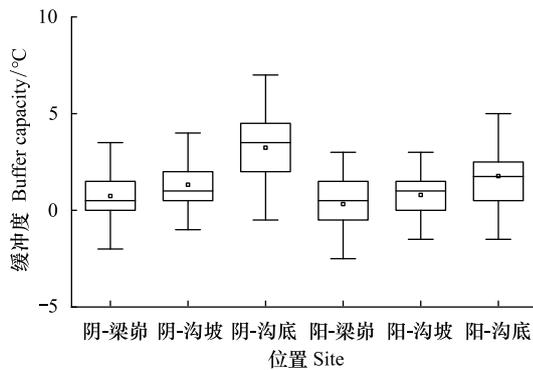


图 4 夏季 5 cm 处的极端高温的缓冲作用

Fig.4 Buffering effect of extreme high temperature at 5 cm in summer

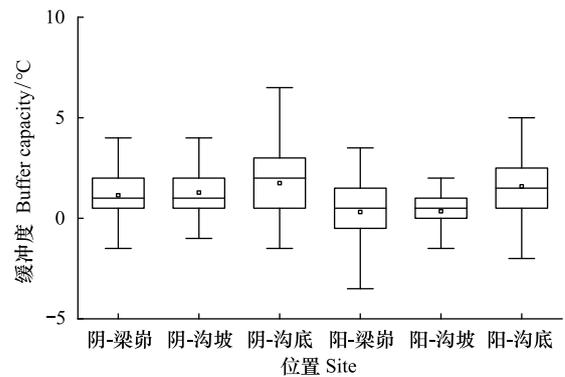


图 5 夏季 150 cm 处的极端高温的缓冲作用

Fig.5 The buffering effect of extreme high temperature at 150 cm in summer

表 3 各坡位夏季温度指标方差分析

Table3 Analysis of variance of summer temperature index at different slope positions

位置 Site	温度指标 Temperature indicators/°C	崩顶 Reference temperature	阴坡 Shady slope			阳坡 Sunny slope			F	P
			梁崩	沟坡	沟底	梁崩	沟坡	沟底		
地上 5 cm	极端高温	42.44±8.71	38.54±6.58	37.67±7.25	35.52±6.02	41.57±7.35	39.78±6.24	38.97±5.43	7.58	≤0.001
The ground 5 cm	日温度变幅	20.65±6.39	24.36±7.69	26.51±8.06	26.97±7.45	23.25±6.58	24.18±6.04	24.42±6.27	5.17	≤0.001
	平均温	25.03±3.75	23.28±3.42	23.17±3.15	23.04±3.28	24.87±3.36	24.73±3.46	23.66±3.25	4.36	≤0.001
地上 150cm	极端高温	33.86±6.27	31.73±5.35	31.67±5.02	31.57±5.02	33.59±5.42	33.10±5.49	31.96±5.67	2.28	≤0.05
The ground 150 cm	日温度变幅	19.18±6.80	16.87±5.32	16.65±5.17	16.34±5.54	18.29±5.46	17.25±5.22	17.11±5.43	3.52	≤0.05
	平均温	22.71±3.24	22.18±3.25	22.07±3.13	21.99±3.11	22.46±3.35	22.41±3.31	22.07±3.05	0.54	

表中数据为均值±标准差

2.2.2 极端低温

由图 2 可知,研究区极端低温出现在冬季,冬季各坡段 5 cm 处对极端低温的缓冲效应阳坡>阴坡(图 6),同时结合方差分析,可以看出地上 5 cm 处冬季的极端低温、日温度变幅及平均温度在各坡位间差异极显著( $P<0.01$ ,表 5),阳坡缓冲值为沟底地>沟坡地>梁崩地。沟底地的缓冲效应尤为明显,阳坡沟底地在最冷两

周中对极端低温最大缓冲度为 4 °C,沟坡地与梁崩地最大可缓冲 3.5 °C 与 2.5 °C (表 6)。阴面缓冲规律与阳面相同,皆具有阶梯性,但缓冲值却在减小,阴面三个坡段自下而上最大冷缓冲分别为 3.5 °C、2.5 °C 与 2 °C。

表 4 最热两周阴坡、阳坡各坡位对极端高温的缓冲度

Table 4 Buffering degree of shady slope and sunny slope to extreme high temperature in the hottest two weeks

坡向 Aspect	日期 Date	基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 5 cm Buffer capacity/°C			基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 150 cm Buffer capacity/°C		
			梁崩	沟坡	沟底		梁崩	沟坡	沟底
阴坡 Shady slope	Jul-18	38	2.5	3	4.5	34.5	6	6.5	8
	Jul-19	38.5	2.5	3	3.5	34.5	2.5	2.5	3
	Jul-20	41	2.5	2.5	2.5	37	2.5	3	4
	Jul-21	38	3.5	3	2.5	35.5	2	2	3.5
	Jul-22	36.5	1.5	2	3.5	31.5	2.5	1.5	1
	Jul-23	39	-2	1	4	30.5	0	-2.5	-2
	Jul-24	43	0	2.5	4.5	35	1.5	1	-0.5
	Jul-25	47	0	2	5	40	1	1.5	1
	Jul-26	48	1	1.5	6	41	1.5	2	3
	Jul-27	48	1	2.5	5	41	1.5	2.5	3
	Jul-28	48	1	3	4.5	40.5	0.5	1	1.5
	Jul-29	46.5	3.5	0.5	4.5	41	4	5	6
	Jul-30	49.5	2.5	4.5	5.5	40.5	-1	0	1.5
	Jul-31	49	0	2.5	4.5	41	0	0.5	1.5
阳坡 Sunny slope	Jul-18	38	-3	1.5	-2.5	34.5	2.5	2	3
	Jul-19	38.5	-2	-3	-1	34.5	2	2	2
	Jul-20	41	1.5	2	3.5	37	0	0.5	0
	Jul-21	38	-2	-1.5	0.5	35.5	2.5	-0.5	1
	Jul-22	36.5	2	1	2	31.5	-1.5	-1.5	-0.5
	Jul-23	39	3.5	-1	4	30.5	-3	-2.5	2
	Jul-24	43	-0.5	1.5	1	35	-2.5	-1.5	1.5
	Jul-25	47	0.5	1.5	2.5	40	-0.5	2	2.5
	Jul-26	48	0	1	1	41	2.5	2.5	1.5
	Jul-27	48	0.5	1	0.5	41	3.5	3	1
	Jul-28	48	0	0.5	1.5	40.5	3	0.5	3
	Jul-29	46.5	1	-0.5	0	41	2.5	4	4.5
	Jul-30	49.5	1.5	3	2.5	40.5	0	1.5	2.5
	Jul-31	49	0	1	2	41	2	0	1.5

表 5 各坡位冬季温度指标方差分析

Table 5 Analysis of variance of winter temperature index of each slope position

位置 Site	温度指标/°C Temperature indicators	崩顶 Reference temperature	阴坡 Shady slope			阳坡 Sunny slope			F	P
			梁崩	沟坡	沟底	梁崩	沟坡	沟底		
地上 5 cm The ground 5 cm	极端低温	-11.58±4.58	-11.53±4.57	-10.87±4.54	-10.70±4.47	-10.51±4.82	-10.11±4.73	10.01±4.52	3.82	≤0.05
	日温度变幅	22.37±7.31	19.45±4.39	18.73±6.45	15.61±4.28	12.86±5.31	11.05±4.35	9.82±5.04	48.5	≤0.001
	平均温	-5.61±3.82	-6.45±4.33	-5.47±3.67	-4.88±4.53	-3.89±4.52	-2.35±4.46	-2.07±4.27	4.68	≤0.05
地上 150cm The ground 150 cm	极端低温	-11.26±4.62	-11.05±4.25	-10.73±4.55	-10.53±4.34	-10.50±4.28	-10.07±4.35	-9.92±4.37	4.25	≤0.05
	日温度变幅	18.38±5.88	17.94±5.86	16.26±4.47	16.03±4.38	15.21±4.66	14.03±4.32	13.44±4.34	11.5	≤0.001
	平均温	-3.85±4.38	-5.02±4.75	-4.76±4.02	-4.37±4.25	-3.64±4.31	-3.35±4.86	-3.06±4.17	1.31	

各坡段 150 cm 处与峭顶 150 cm 处的极端低温对比,缓冲作用同样为阳坡>阴坡,但明显可以看出,150 cm 处的缓冲作用弱于 5 cm 处(图 7)。150 cm 处冬季的极端低温、日温度变幅及平均温度在各坡位间差异显著( $P<0.05$ ,表 5),有着自下而上的阶梯性。根据表 6,阳面沟底地的缓冲效果最好,其在最冷两周的最大冷缓冲值可达 4.5 °C,沟坡地与梁峭地的最大冷缓冲度可达 4 °C;阴坡同上,沟底地缓冲值最大,最大可缓冲 3.5 °C,其次是沟坡地与梁峭地,对极端低温的最大缓冲为 3 °C 与 2 °C。相对峭顶,各坡段对于极端低温都起到缓冲作用,但阳坡梁峭地、阴坡梁峭地与沟坡地有部分天数存在无缓冲的情况,其他几个坡段缓冲效果良好。

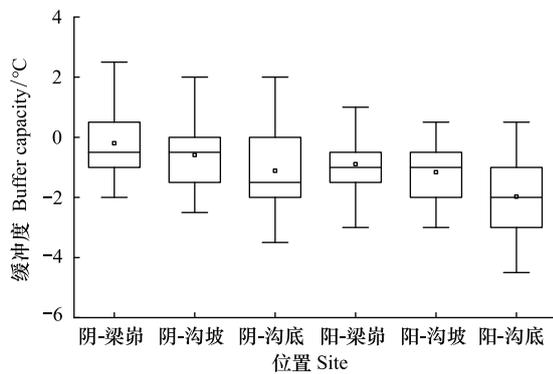


图 6 冬季 5 cm 处的极端低温的缓冲作用

Fig.6 Buffering effect of extreme low temperature at 5 cm in winter

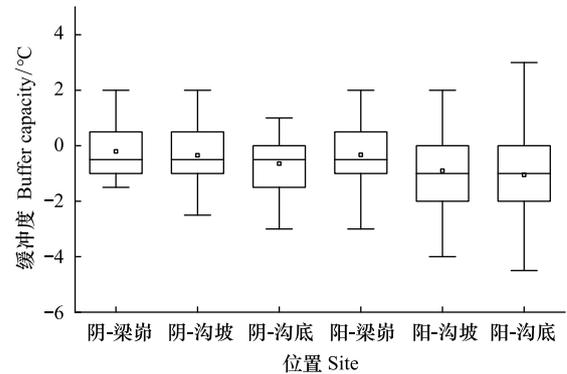


图 7 冬季 150 cm 处的极端低温的缓冲作用

Fig.7 Buffering effect of extreme low temperature at 150 cm in winter

表 6 最冷两周阴坡、阳坡各坡位对极端低温的缓冲度

Table 6 Buffering degree of extreme low temperature on shady slope and sunny slope in the coldest two weeks

坡向 Aspect	日期 Date	基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 5 cm Buffer capacity/°C			基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 150 cm Buffer capacity/°C		
			梁峭	沟坡	沟底		梁峭	沟坡	沟底
阴坡 Shady slope	1月18日	-17.5	-0.5	-2	0	-11.5	1	0	0.5
	1月19日	-18.5	0	1.5	1	-17	-0.5	2	2.5
	1月20日	-11	-0.5	-1.5	0.5	-16.5	0	-0.5	2
	1月21日	-13	0.5	0	1.5	-9.5	2	1	1.5
	1月22日	-17.5	0	-2.5	-1.5	-12	-1	-0.5	-1
	1月23日	-20.5	-0.5	-2	-1	-18	-2	2.5	2
	1月24日	-22.5	-0.5	2.5	-0.5	-20	-2.5	2	3.5
	1月25日	-21	-1	0	0	-18	1	1.5	2.5
	1月26日	-18	2	1.5	3.5	-15	1.5	3	2
	1月27日	-15.5	2	1.5	3	-14	-3	-2.5	-1.5
	1月28日	-12	-1	1.5	2.5	-9	2	-1	0.5
	1月29日	-13	-0.5	0	1.5	-9	1.5	2.5	2
	1月30日	-8	0	-1	-0.5	-8	2	1.5	1.5
	1月31日	-15	-0.5	-2	0	-15.5	1.5	2	0.5
阳坡 Sunny slope	1月18日	-17.5	0	-0.5	1.5	-11.5	1.5	1.5	0.5
	1月19日	-18.5	-2	-2.5	-2	-17	0	1	1.5
	1月20日	-11	1.5	2.5	2	-16.5	1	1	-0.5
	1月21日	-13	2	1.5	1.5	-9.5	0	1	1.5
	1月22日	-17.5	0	1	2.5	-12	0	0.5	1.5
	1月23日	-20.5	1.5	1	3	-18	1.5	1.5	2.5
1月24日	-22.5	-0.5	-1.5	1.5	-20	2	2.5	2	

续表

坡向 Aspect	日期 Date	基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 5 cm Buffer capacity/°C			基准温度 Reference temperature/°C	缓冲度 150 cm Buffer capacity/°C		
			梁崩	沟坡	沟底		梁崩	沟坡	沟底
	1月25日	-21	-1.5	-1	3	-18	4	4	4.5
	1月26日	-18	2.5	3	3.5	-15	2.5	1.5	3.5
	1月27日	-15.5	2	3.5	4	-14	2	3.5	3
	1月28日	-12	-0.5	0	1	-9	1.5	2	1.5
	1月29日	-13	2.5	4	3.5	-9	1	-0.5	1.5
	1月30日	-8	1	2.5	2	-8	0.5	1	0.5
	1月31日	-15	-1.5	-1	1.5	-15.5	-0.5	0.5	-0.5

### 2.3 温度稳定性

日温度变幅在冬季较小夏季较大, 低谷出现在 12 月中旬, 峰值出现在 7 月中旬。地上 5 cm 处与 150 cm 处气温日较差的季节变化趋势是相同的, 都呈“V”字型, 5 cm 处日温度变幅大于 150 cm 处。由图中趋势线可以看出, 地上 5 cm 与地上 150 cm 阳坡、阴坡的日温度变幅皆显示为梁崩>沟坡>沟底, 且都低于崩顶(图 8, 图 9)。

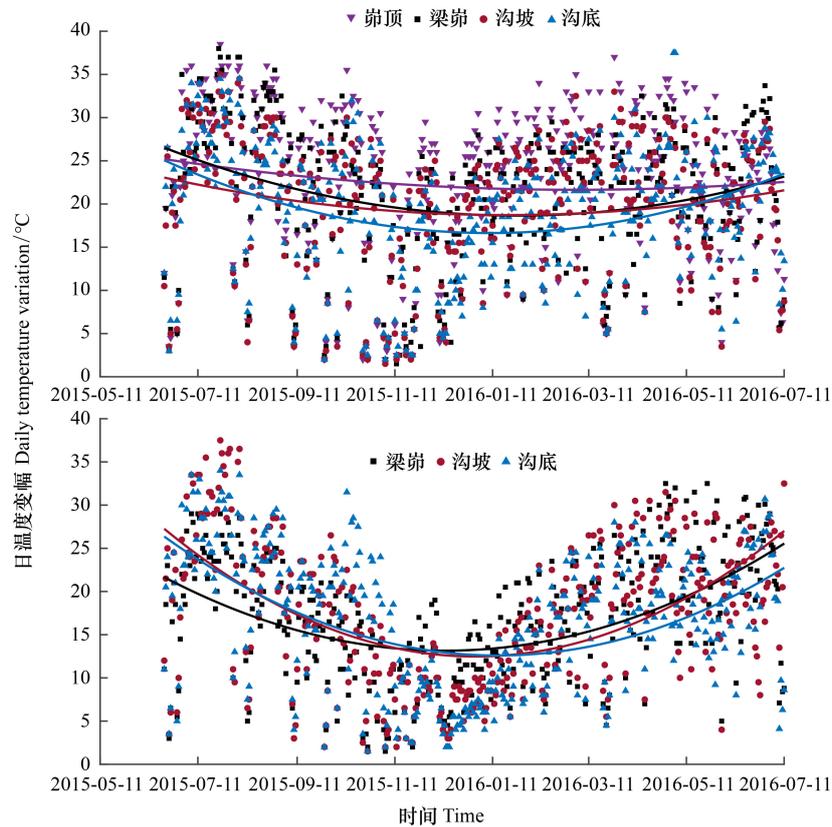


图 8 阳坡、阴坡各个坡段地上 5 cm 处日温度变幅

Fig.8 Daily temperature variation at 5 cm above ground in each section of sunny slope and shady slope

崩顶 5 cm 处的日温度变幅为 22.04 °C, 而阴坡自下而上三个坡段的日温度变幅为 16.81 °C、16.95 °C、17.82 °C, 较于崩顶减少了 5.23 °C、5.09 °C、4.22 °C。随着坡位下降, 日温度变幅逐渐减少, 阳坡沟底地、沟坡地与梁崩地 5 cm 处的日温度变幅与崩顶 5 cm 处相比, 分别减少了 2.69 °C、1.98 °C 与 0.99 °C。崩顶 150 cm 处的日温度变幅为 19.34 °C, 阴坡与阳坡至下而上各个坡段的日温度变幅分别为 15.07 °C、15.63 °C、

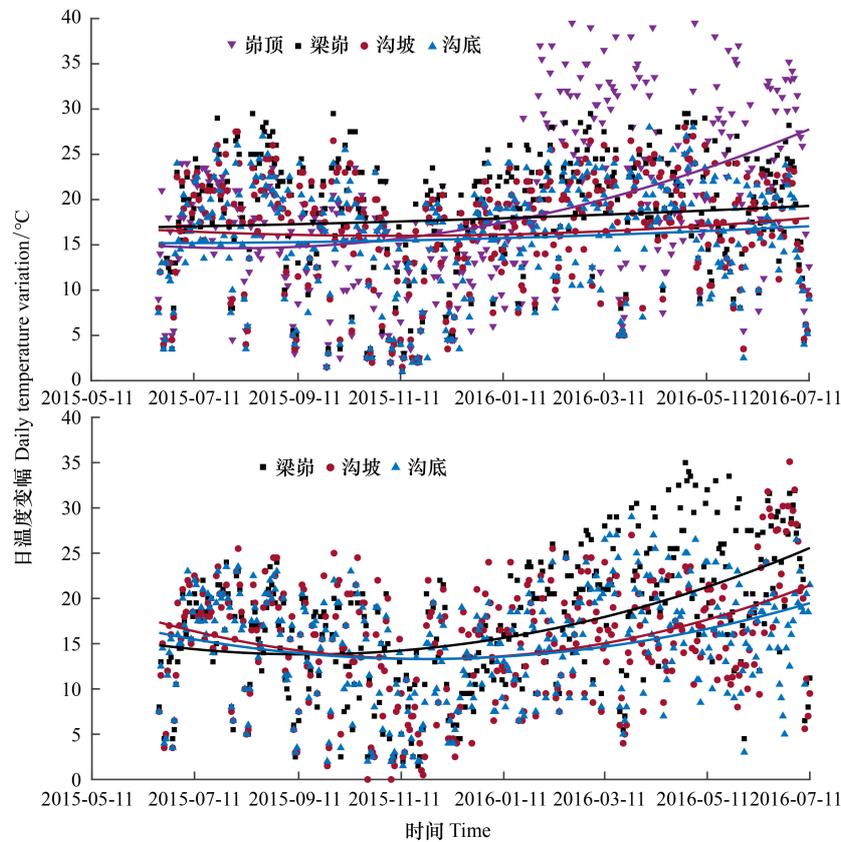


图 9 阳坡、阴坡各个坡段地上 150 cm 处日温度变幅

Fig.9 Daily temperature variation at 150 cm above ground in each section of sunny slope and shady slope

17.35 °C、15.82 °C、16.83 °C、18.21 °C，相较于崩顶分别减少了 4.27 °C、3.71 °C、1.99 °C、3.52 °C、2.51 °C。5 cm处与 150 cm 处日温度变幅都存在沟底地<沟坡地<梁崩地，且阴坡<阳坡。且温度变异系数同一坡段，无论是 5 cm 还是 150 cm，皆为阳坡>阴坡，同时也随坡段降低而逐渐减小，温度标准差也表现为同样的规律(表 7)。这表明，在全年尺度上，阴坡的微生境气候的稳定性强于阳坡，且阴坡与阳坡都是沟底地的温度稳定性最好，其次是沟坡地与梁崩地。无论阴坡还是阳坡，各个坡段的日温度变幅均为 5 cm>150 cm，随着坡段下降，两者间差值逐渐增大。

表 7 各坡位不同位置日温度变幅均值

Table7 Variation of daily temperature at different positions in each slope position

位置 Site	平均日 温度变幅 Mean range(5cm)	平均日 温度变幅 Mean range(150cm)	温度标准差 Standard deviation (5cm)	变异系数 Coefficient of variable (5cm)	温度标准差 Standard deviation (150cm)	变异系数 Coefficient of variable (150 cm)
阴-梁崩地 Shady-upper slope	17.82	17.35	12.45	1.07	11.80	1.06
阴-沟坡地 Shady -middle slope	16.95	15.63	11.85	1.02	11.46	1.01
阴-沟底地 Shady-hill bottom	16.81	15.07	11.45	1.00	10.57	0.54
崩顶 Plakor	22.04	19.34	13.47	1.32	13.31	1.30
阳-梁崩地 Sunny-upper slope	21.05	18.21	13.30	1.17	13.06	1.14
阳-沟坡地 Sunny -middle slope	20.06	16.83	13.06	1.12	12.97	1.11
阳-沟底地 Sunny-hill bottom	19.35	15.82	11.97	1.10	11.96	1.07

## 2.4 优势种频度与微地形的相关性分析

选择研究区的 7 种优势物种铁杆蒿、达胡、白羊草、杠柳、长芒草、草木犀、胡枝子的频度与坡向、坡位进行 Pearson 相关性分析。分析表明,铁杆蒿与达胡频度与坡向显著相关( $P<0.05$ ),且阳坡>阴坡,而白羊草与长芒草的频度与坡向呈极显著相关( $P<0.01$ ),同样为阳坡>阴坡。铁杆蒿、达胡与草木犀均与坡位且呈显著相关( $P<0.05$ ),随着坡位下降,铁杆蒿与达胡胡枝子频度随之减少,相反,草木犀的频度呈增加趋势(表 8)。

表 8 优势种频度与坡向、坡位之间的相关性分析

Table 8 Correlation analysis between dominant species frequency and slope direction and position

	铁杆蒿 Artemisia sacrorum	达胡 Lespedeza davurica	白羊草 Bothriochloa ischaemum	杠柳 Periploca sepium Bunge	长芒草 Stipa bungeana Trin	草木犀 Melilotus officinalis	胡枝子 Lespedeza bicolor Turcz
坡向(阳、阴) Slope(sunny,shady)	-0.910*	-0.913*	-0.946**	0.243	-0.935**	-0.187	0.728
坡位(至上而下) Slope position (from top to bottom)	-0.371*	-0.403*	-0.267	-0.594	-0.327	0.841*	0.000

\*,在 0.05 级别(双尾),相关性显著,\*\*,在 0.01 级别(双尾),相关性显著

## 3 讨论

### 3.1 地形微生境对温度变化的缓冲作用

温度长期以来都是影响生物分布的主要决定因素,随着未来气候的逐渐变暖,物种会更加频繁地经历极端温度<sup>[35]</sup>。极端气候事件会导致生物超过生理极限而死亡,从而导致种群丧失<sup>[36]</sup>。而本研究通过对黄土丘陵区不同坡向的不同位置进行为期一年的逐时测温,以及计算地形微生境与显域生境的温度差异,表明了这种由地形变化形成的微生境对于极端温度具有很好的缓冲作用,这对于未来准确预测物种分布以及研究气候变化对物种的影响具有重要意义。通过定量化研究,发现在距离地表 5 cm 处与 150 cm 处都显示阴坡对夏季极端高温的缓冲能力大于阳坡;而对于冬季极端低温的缓冲,阳坡明显大于阴坡,即证明在季节尺度上,坡向对极端温度有显著的调节作用,而这种调节作用常常体现在植被的生长状况中。这在 Jucker 等<sup>[37]</sup>的研究结果中得以验证,该学者在婆罗洲建立了一个微气候传感器网络,显示坡向对小气候极值有着显著的抑制作用,可以对接近冷热极限的物种起到缓冲与庇护。而 5 cm 处的缓冲效果强于 150 cm 处,主要原因是在地表 5 cm 处有一层草本层加强了该处的缓冲作用。此外不管是对于夏季极端高温的缓冲还是对于冬季极端低温的缓冲,距地表 5 cm 处、150 cm 处阴面与阳面的缓冲能力均表现为沟底地>沟坡地>梁岭地,即使在同一个坡面上,不同坡位对于极端气候的缓冲也存在显著差异,这表明在地形复杂区,气候的异质性存在于精细的空间尺度上,而大多数生物所经历的环境变化是巨大的,这就意味着基于大尺度的气候预测很难捕捉到研究范围内全部的复杂的气候变化。

### 3.2 地形微生境温度的稳定性

地表 5 cm 处的温度值以及日温度变幅一般比 150 cm 处高,因此近地表的小气候较为不稳定,即近地表生物经历的温度是多变的。这一结果与潘学标<sup>[38]</sup>等人实验结果相同,潘学标等人在黄土高原北部梁岭坡不同高度进行温度测量,得出近地表温度的温度变幅一般高于 150 cm 处的温度。而与显域生境相比,5 cm 处的日温度变幅低 0.5—5.5 °C,150 cm 处低 1.5—4.5 °C,即证明地形微生境的温度相比于区域气候更加稳定。此外,微生境的稳定性阴坡>阳坡,同时随着坡段的下降,稳定性越高,即沟底地>沟坡地>梁岭地,表明在较小尺度上,地形微气候的稳定性存在差异。气候变化可以将生物体推向其生理极限,而地形微生境可为物种提供更为稳定的小气候,缓冲气候变化的直接影响,这使得对气候变化敏感以及适应能力较弱的物种得到保护。

### 3.3 优势物种对微地形的响应

铁杆蒿与达胡的频度与坡向显著相关,白羊草与长芒草为极显著相关,且皆为阳坡>阴坡。随着坡位下降,铁杆蒿、达胡频度逐渐降低,而草木犀的频度则逐渐增大。陈正兴等<sup>[39]</sup>人也在研究中表明,铁杆蒿、长芒草、白羊草的群落聚集度为阳坡>阴坡。卢纪元等<sup>[40]</sup>人也得出,铁杆蒿等物种在不同的微地形植被盖度与长势皆不同。这都体现了不同植物资源生存的不同策略,而微地形为植物群落提供不同的资源以及差异性的理化环境。本研究的这七种优势物种皆为黄土丘陵区植被恢复的先锋物种,植被恢复前期可迅速生长,具有较为广泛的生态位,但由于黄土丘陵区水、热、光等环境资源分配不均,同时微生境可为一些先锋物种创造适宜生长的环境,进而使得优势物种在该区域内呈镶嵌式分布。以上这一结果表明,在后退耕还林(还草)的过程中,在保持大尺度适地适树的原则上也要兼顾该区域小尺度优势物种对微生境的响应。

## 4 结论

本研究表明,相较于显域生境(崮顶),各坡位地表 5 cm 处与 150 cm 处对极端温度都起到了缓冲作用,对于夏季极端高温的缓冲,阴坡>阳坡,在最热两周中,阴坡沟底地最大缓冲度 8 °C,沟坡地与梁崮地最大缓冲度分别为 6.5 °C 与 6 °C;阳面三个坡段至上而下最大热缓冲度分别为 3.5 °C、3 °C、4 °C。而对于冬季极端低温的缓冲,阳坡>阴坡,在最冷两周的最大冷缓冲值可达 4.5 °C、4 °C、4 °C,阴坡沟底地最大可缓冲 3.5 °C,其次是沟坡地与梁崮地,最大缓冲度为 3 °C 与 2 °C,有明显的阶梯性。同时,与显域生境相比,各坡位的气候稳定性更高,且阴坡的气候稳定性高于阳坡,也存在至下而上的阶梯性,在不同坡位,稳定性为地上 5 cm<150 cm。阳坡铁杆蒿、达胡、长芒草、白羊草频度高于阴坡,且铁杆蒿与达胡在随着坡段降低频度逐渐减少,草木犀逐渐增多。地形微生境不仅在极端温度变化上起到了绝对的缓冲作用,且可以为物种提供更为稳定的生境,从而缓冲了气候变化带来的影响,这在目前极端气候增加的背景下显得尤为重要。本研究量化了微生境的缓冲能力,强调了微生境在调节宏观气候条件中的重要性,可为建立更真实地预测未来气候变化的模型提供支撑。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] 刘丙霞,邵明安. 黄土区退耕草地小尺度土壤水分空间异质性. 中国水土保持科学, 2012, 10(4): 60-65.
- [ 2 ] Douđa J, Douđová-Kochánková J, Boublík K, Drašnarová A. Plant species coexistence at local scale in temperate swamp forest: test of habitat heterogeneity hypothesis. *Oecologia*, 2012, 169(2): 523-534.
- [ 3 ] Martínez-Núñez C, Kleijn D, Ganuza C, Heupink D, Raemakers I, Vertommen W, Fijen T P M. Temporal and spatial heterogeneity of semi-natural habitat, but not crop diversity, is correlated with landscape pollinator richness. *Journal of Applied Ecology*, 2022, 59(5): 1258-1267.
- [ 4 ] Udy K, Fritsch M, Meyer K M, Grass I, Hanß S, Hartig F, Kneib T, Kreft H, Kukunda C B, Pe'er G, Reininghaus H, Tietjen B, Tschamtko T, van Waveren C S, Wiegand K. Environmental heterogeneity predicts global species richness patterns better than area. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(4): 842-851.
- [ 5 ] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [ 6 ] Shi H J, Wen Z M, Paull D, Guo M H. A framework for quantifying the thermal buffering effect of microhabitats. *Biological Conservation*, 2016, 204: 175-180.
- [ 7 ] 刘方,王世杰,罗海波,刘元生,刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 2008, 45(6): 1055-1062.
- [ 8 ] DALMAGRO A D, VIEIRA E M. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in southern Brazil. *Austral Ecology*, 2005, 30(4): 353-362.
- [ 9 ] 李超然,温仲明,李鸣雷,朱朵菊,曾鸿文,史海静. 黄土丘陵沟壑区地形变化对土壤微生物群落功能多样性的影响. 生态学报, 2017, 37(16): 5436-5443.
- [ 10 ] Aalto J, Scherrer D, Lenoir J, Guisan A, Luoto M. Biogeophysical controls on soil-atmosphere thermal differences: implications on warming Arctic ecosystems. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(7): 074003.
- [ 11 ] Dobrowski S Z. A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1022-1035.
- [ 12 ] 李敏,王艳红,唐荣,陈昭铨,刘万德. 不同微生境下季风常绿阔叶林附生维管植物多样性特征. 西北植物学报, 2021, 41(12): 2133-2141.
- [ 13 ] 乌云娜,雒文涛,霍光伟,吕建洲,李海山,胡高娃. 微生境尺度上放牧退化草原群落特征与土壤有机质的空间分异性. 中国沙漠, 2012, 32(4): 972-979.

- [14] 邹师杰, 宋玉成, 杨道德, 李鹏飞. 湖北石首麋鹿国家级自然保护区麋鹿冬季卧息地微生境选择. 生态学杂志, 2013, 32(4): 899-904.
- [15] 江红星, 楚国忠, 钱法文, 陆军. 江苏盐城黑嘴鸥(*Larus saundersi*)繁殖微生境的选择. 生物多样性, 2002, (2): 170-174.
- [16] Riddell E A, Iknayan K J, Hargrove L, Tremor S, Patton J L, Ramirez R, Wolf B O, Beissinger S R. Exposure to climate change drives stability or collapse of desert mammal and bird communities. *Science*, 2021, 371(6529): 633-636.
- [17] Hedman H D, Chuga S C, Eifler D A, Hanghome G P K, Eifler M A. Microhabitat use of two sympatric geckos, Turner's thick-toed gecko (*Chondrodactylus turneri*) and the common Namib day gecko (*Rhoptropus afer*). *Journal of Arid Environments*, 2021, 188: 104448.
- [18] De Frenne P, Zellweger F, Rodríguez-Sánchez F, Scheffers B R, Hylander K, Luoto M, Vellend M, Verheyen K, Lenoir J. Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, 3(5): 744-749.
- [19] Thompson C L, Williams S H, Glander K E, Vinyard C J. Measuring microhabitat temperature in arboreal primates: a comparison of on-animal and stationary approaches. *International Journal of Primatology*, 2016, 37(4/5): 495-517.
- [20] 焦峰, 温仲明, 李锐. 黄土高原退耕还林(草)环境效应分析. 水土保持研究, 2005, 12(1): 26-29, 78-78.
- [21] Piao S L, Wang X H, Ciais P, Zhu B, Wang T, Liu J. Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. *Global Change Biology*, 2011, 17(10): 3228-3239.
- [22] Bertrand R, Lenoir J, Piedallu C, Riofrío-Dillon G, De Ruffray P, Vidal C, Pierrat J C, Gégout J C. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 2011, 479(7374): 517-520.
- [23] Zellweger F, Coomes D, Lenoir J, Depauw L, Maes S L, Wulf M, Kirby K J, Brunet J, Kopecký M, Máliš F, Schmidt W, Heinrichs S, Den Ouden J, Jaroszewicz B, Buyse G, Spicher F, Verheyen K, De Frenne P. Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(12): 1774-1786.
- [24] Lembrechts J J, Lenoir J, Roth N, Hattab T, Milbau A, Haider S, Pellissier L, Pauchard A, Ratier Backes A, Dimarco R D, Nuñez M A, Aalto J, Nijs I. Comparing temperature data sources for use in species distribution models: from in-situ logging to remote sensing. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(11): 1578-1596.
- [25] Denney D A, Jameel M I, Bemmels J B, Rochford M E, Anderson J T. Small spaces, big impacts: contributions of micro-environmental variation to population persistence under climate change. *AoB Plants*, 2020, 12(2): plaa005.
- [26] 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.
- [27] 朱志诚. 陕北黄土高原植被基本特征及其对土壤性质的影响. 植物生态学与地植物学学报, 1993, (3): 90-96.
- [28] Shao M, Wang Y Q, Xia Y Q, Jia X X. Soil drought and water carrying capacity for vegetation in the critical zone of the loess plateau: a review. *Vadose Zone Journal*, 2018, 17(1): 1-8.
- [29] 杨士梭, 温仲明, 苗连册, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3413-3419.
- [30] Shi H J, Paull D, Wen Z M, Broome L. Thermal buffering effect of alpine boulder field microhabitats in Australia: implications for habitat management and conservation. *Biological Conservation*, 2014, 180: 278-287.
- [31] Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer M J, Marchetti M. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 698-709.
- [32] Ashcroft M B, Gollan J R. Fine-resolution (25 m) topoclimatic grids of near-surface (5 cm) extreme temperatures and humidities across various habitats in a large (200 × 300 km) and diverse region. *International Journal of Climatology*, 2011, 32(14): 2134-2148.
- [33] Senior R A, Hill J K, Edwards D P. ThermStats: an R package for quantifying surface thermal heterogeneity in assessments of microclimates. *Methods in Ecology and Evolution*, 2019, 10(9): 1606-1614.
- [34] Keppel G, Anderson S, Williams C, Kleindorfer S, O'Connell C. Microhabitats and canopy cover moderate high summer temperatures in a fragmented Mediterranean landscape. *PLOS ONE*, 2017, 12(8): p. e0183106.
- [35] Sastry A, Guha A, Barua D. Leaf thermotolerance in dry tropical forest tree species: relationships with leaf traits and effects of drought. *AoB Plants*, 2018, 10(1): plx070.
- [36] Scheffers B R, Edwards D P, Diesmos A, Williams S E, Evans T A. Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 2014, 20(2): 495-503.
- [37] Jucker T, Hardwick S R, Both S, Elias D M O, Ewers R M, Milodowski D T, Swinfield T, Coomes D A. Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human - modified tropical landscapes. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5243-5258.
- [38] 潘学标, 龙步菊, 苏艳华, 余森, 马治国, 张屏. 黄土高原北部坡梁地微地形气候的温度变化特征研究. 中国农学通报, 2005, 21(12): 367-371.
- [39] 陈正兴, 高德新, 张伟, 韩新辉, 钟泽坤, 乔文静, 戴银月, 杨改河. 黄土丘陵沟壑区不同坡向撂荒地植物群落种群空间格局. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1846-1856.
- [40] 卢纪元, 朱清科, 陈文思, 王瑜. 陕北黄土区植被特征对坡面微地形的响应. 中国水土保持科学, 2016, 14(1): 53-60.