

DOI: 10.20103/j.stxb.202212093546

任世杰, 宋朝阳, 林长存, 刘思奇, 刘涛, 张雪梅, 纪宝明. 西藏高寒草原湿润度梯度下植物群落特征空间格局及其驱动因子. 生态学报, 2024, 44(5): 1996-2007.

Ren S J, Song Z Y, Lin C C, Liu S Q, Liu T, Zhang X M, Ji B M. Spatial pattern of plant communities along wetness gradient in Alpine grassland of Xizang and their driving factors. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(5): 1996-2007.

# 西藏高寒草原湿润度梯度下植物群落特征空间格局及其驱动因子

任世杰, 宋朝阳, 林长存\*, 刘思奇, 刘涛, 张雪梅, 纪宝明

北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083

**摘要:** 青藏高原是中国高寒生态系统类型和生物多样性均聚集的区域之一, 其中以高寒典型草原和高寒草甸草原为主生态系统类型, 但其系统活力、组织力和恢复力均较弱, 容易受到全球气候变化的影响, 表现出极强的脆弱性。目前青藏高原草地生态系统植物群落分布状况与其变化规律以及对各种环境因子的反应研究多集中于站点尺度或样带尺度, 但研究结果尚有较大的不确定性。研究于西藏地区沿着不同的湿润度梯度选择 14 处高寒草原区样地, 通过植物群落调查、土壤理化性质分析, 探索草本植被群落空间格局对气候因子响应特征及其主要驱动因子, 其结果为青藏高原天然草地保护和可持续利用提供基础科学数据支撑。结果表明: (1) 研究区内依据湿润度分区可分为干旱区、微干区、微润区和湿润区 4 类; 研究区 1971—2021 年的气候数据分析发现, 北部的干旱程度在逐渐减轻, 而南部在 1991—2010 阶段干旱化趋势逐渐加强, 整个研究区的湿润度指数均在下降; (2) 植物群落调查发现不同植物功能群的变化各有差异, 莎草科地上生物量随湿润度增加而增加, 杂类草地上生物量呈现单峰趋势, 而其他植物功能群无明显规律; 湿润度较高的微润区间植物群落的 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、丰富度指数、均匀度指数均高于其他湿润度区间; (3) 土壤理化性质分析发现高湿润度区域的土壤含水量、全氮、硝态氮、铵态氮、速效磷含量均为最高; 对各环境因子与植物群落特征指标进行相关性、主成分分析后构建结构方程模型, 发现直接影响西藏高寒草原植物群落特征变化因子为湿润度, 土壤含水量和土壤 pH, 且都表现为显著的负效应 ( $P < 0.05$ ), 同时湿润度对土壤含水量和土壤全量养分产生了显著的正向影响 ( $P < 0.05$ ), 进而影响着青藏高原高寒草原不同植物功能群的分布、多样性、地上生物量。

**关键词:** 西藏高寒草原; 湿润度; 植物群落特征; 气候因子; 土壤理化性质

## Spatial pattern of plant communities along wetness gradient in Alpine grassland of Xizang and their driving factors

REN Shijie, SONG Zhaoyang, LIN Changcun\*, LIU Siqi, LIU Tao, ZHANG Xuemei, JI Baoming

School of Grassland and Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract:** Xizang Plateau is one of the regions with extremely concentrated ecological system types and biodiversity in China's alpine ecosystem. The high-altitude typical grasslands and alpine meadows are the main grassland ecosystem types. Due to its weak system vitality, organization and resilience, it is strongly vulnerable to the impact of global climate change. For many years, the studies on the distribution of plant communities and their changes and responses to various environmental factors in the grassland ecosystem of Xizang Plateau have been focused on site scale or transect scale, but the results are still uncertain. We selected 14 sample plots of alpine grassland areas along different wettability gradients in Xizang region. Through investigation of vegetation community and analysis of soil physical and chemical properties, we

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0302-02)

收稿日期: 2022-12-09; 网络出版日期: 2023-12-20

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linchangcun@bjfu.edu.cn

explored the response characteristics of spatial pattern of herbaceous vegetation community to climate factors and its main driving factors. The results provided basic scientific data support for the protection and sustainable utilization of natural grassland on Xizang Plateau. The results show that: (1) the research region can be divided into arid zone, semi-arid zone, semi-humid zone, and humid zone. The aridity degree in the northern part was gradually decreasing from 1971 to 2021, while that in the southern part was gradually increasing during 1991—2010. The humidity index of the whole study area was decreasing. (2) The investigation of plant community found that the changes of different plant functional groups were different. The aboveground biomass of Cyperaceae increased with the increasing humidity, while that of Miscellaneous grass showed a unimodal trend, the other community had no obvious regularity. The Shannon-Wiener diversity index, Simpson index, richness index, and evenness index of plant community in semi-humid zones with higher humidity were higher than those in other humidity zones. (3) The analysis of soil physical and chemical properties found that the soil moisture content, total nitrogen, nitrate nitrogen, ammonium nitrogen, and available phosphorus content in high-humidity areas were the highest. Based on the correlation and principal component analysis of various environmental factors and plant community characteristics, the structural equation model was established. The factors that directly affected the changes of plant community characteristics in alpine grasslands on Xizang Plateau were wettability, soil moisture content, and soil pH, showing the significantly negative effects ( $P < 0.05$ ). However, wettability had significantly positive effect on soil water content and soil total nutrient ( $P < 0.05$ ), which further affected the distribution, diversity and aboveground biomass of different plant functional groups in alpine grasslands on Xizang Plateau.

**Key Words:** Xizang alpine grassland; wetness; plant community characteristics; climatic factors; soil physical and chemical properties

有“世界第三极”称号的西藏,平均海拔在 4000m 以上,草地面积占西藏总土地面积的 70%,约为  $8.2 \times 10^3$  万  $\text{hm}^2$ 。西藏高原因为其系统活力、组织力和恢复力均较弱,容易受到全球气候变化的影响,表现出极强的脆弱性<sup>[1]</sup>。西藏高原草地的主要类型高寒典型草原类和高寒草甸类分别占区域内天然草地总面积的 38.49% 和 30.92%,其余草原类型为高寒荒漠草原类、温性草原类、山地草甸类<sup>[2]</sup>。同时,西藏高原也是中国高寒生态类型和生物多样性都聚集的区域之一<sup>[3]</sup>,所以近年来对该地区草地资源相关的调查和研究受到广泛关注<sup>[4]</sup>。

植物群落是生态系统的重要组成部分。在长期演化过程中,植物按照一定的发生学和生态学原则聚集在一起形成相对稳定的植物群落,其物种和功能的多样性等会随着地域环境和人类活动的不同而发生改变。植物群落构建机制研究,即植物群落物种多样性形成及其维持机制研究,对于解释物种共存和物种多样性的维持是至关重要的,一直是群落生态学研究的核心问题。目前,基于物种的生态位理论是解释植物群落构建最为主要的理论<sup>[5]</sup>。生态位理论通过影响物种多样性、物种丰富度、物种相对丰富度以及群落的稳定性等方面的研究对植物群落构建机制产生了重要的影响<sup>[6]</sup>。

生态位是指一个物种在生态系统中所处的角色和地位,包括了它在食物链中的位置、它与其他物种的关系以及它所占据的生境等因素。其中,植物所处食物链的位置、与其它物种之间的关系是影响植物群落构建的生物因素,而对植物所处生境产生直接影响的则为非生物因素,其中直接影响着生境中的水热条件进而对植物的分布和适应产生影响的气候因素尤为重要<sup>[7]</sup>。同时土壤的性质、土壤营养含量、地形和海拔高度也是影响植物群落构建的重要因素,可能会对植物群落构建产生重要影响<sup>[8-12]</sup>。青藏高原对全球气候变化高度敏感,在不同全球气候变化情景驱动下,未来青藏高原植被生态系统的多样性将呈减少趋势<sup>[13]</sup>,青藏高原高寒生态系统受气温和降水变化的综合影响,其中植被净初级生产力具有明显的季节和年际变化特征,年平均气温升高对植被净初级生产力有显著的正向影响,年降水量减少对植被净初级生产力产生弱负向影响,进而对生态系统碳循环以及群落结构产生影响<sup>[14]</sup>。刘玉祯等在对青藏高原东部不同坡向草地群落分布格局的研究表明,坡向直接影响着光照,温度,土壤含水量,使得含水量更多的阴坡的禾本科、莎草科地上生物量显著

高于阳坡<sup>[15]</sup>。坡向引起土壤水分的变化直接影响植物对水分和养分的吸收情况,而土壤养分又通过影响植物的根系形态和生长进而影响植物的养分特征<sup>[16]</sup>。O'Brien 等的“水分-热量动态”理论也证明,坡向导致的水分和热量在局部环境的变化调节着植物的生理活动,进而导致植物群落结构的差异<sup>[17]</sup>。相关研究也发现气温、降水可以通过改变土壤侵蚀程度间接影响不同类型生态系统格局的演变速率,同时气温以及降水还可以通过影响土壤的矿化程度<sup>[18]</sup>,或是植被物候<sup>[19]</sup>、植被指数<sup>[20]</sup>来进一步驱动生态系统中群落结构的构建。目前青藏高原草地植物分布状况与其变化规律以及对各种环境因子的反应尚有较大的不确定性,并缺乏系统分析。因此本研究提出以下两个科学问题:(1)区域尺度上高寒草原的草本植物群落格局是否受湿润度指标主导;(2)湿润度是决定植物群落和功能群特征的直接决定因素,还是直接作用于其它指标后间接影响植物群落和功能群特征的空间格局。本研究基于任继周先生在 2008 年提出的湿润度分级标准<sup>[21]</sup>,对西藏高寒草原区内各湿润度分区内设置典型样地,通过植被群落调查和土壤理化分析,探索草本植被群落空间格局对气候响应特征,识别影响植物群落形成的主要驱动因子,其结果为青藏高原的高寒天然草地保护和利用提供一些基础科学数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

西藏高寒草原遍布于西藏自治区全域,西藏自治区地跨北纬 26°50′—36°53′,东经 78°25′—99°06′,北部是位于昆仑山、冈底斯山、念青唐古拉山之间的藏北高原,南部则是以雅鲁藏布江及其支流流经的藏南谷地,东南侧紧密排列着南北向的高山峡谷<sup>[22]</sup>。总地势由西北向东南倾斜,平均海拔从 5000m 以上渐次递减至 4000m 左右。西藏辐射强烈,但气温低,年均温为-2.8—12.0℃,降水和气温均由东南向西北递减。西藏自治区植物类型丰富,主要由禾本科、莎草科、豆科、菊科、蔷薇科、龙胆科、车前科、唇形科等草本植物构成<sup>[23]</sup>。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样地设置

分别在 2020 年、2021 年的生长季 7 月和 8 月选择具有代表性的天然草地群落和土壤进行野外样品采集,结合第二次青藏高原综合科学考察西藏地区天然草地调查路线,共选取拉萨市墨竹工卡县,那曲市巴青县、当雄县、班戈县、安多县、色尼区,日喀则市仲巴县、江孜县、昂仁县,阿里地区噶尔县、改则县、措勤县,昌都市丁青县,山南市浪卡子县 14 个县天然草地的典型区域为样地,记录其海拔、经纬度(图 1)。高寒草甸和高寒草原样地内随机设置 5 个 1m×1m 样方,高寒荒漠化草原地内随机设置 5 个 2m×2m 样方,样方间隔 300m。样方调查内容包括植物分种频度、密度、高度、盖度和生物量。

#### 1.2.2 植物功能群的划分

根据不同草地类型群落植物内部生理特征和形态特征,进行植物功能群的划分<sup>[24-25]</sup>,将高寒草甸研究样地植物划分为莎草科(Cyperaceae)、禾本科(Gramineae)、豆科(Leguminosae)和杂类草(forbs)4 个功能群。其中杂类草功能群包括鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、矮蒿(*Artemisia lancea*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、狗娃花(*Aster hispidus*)、凤毛菊(*Saussurea japonica*)、木根香青(*Anaphalis xylorhiza*)、微孔草(*Microula sikkimensis*)等;禾本科功能群包括紫花针茅(*Stipa purpurea*)、丝颖针茅(*Stipa capillacea*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等;莎草科功能群包括苔草(*Carex spp.*)、高山嵩草(*Carex parvula*)等;豆科功能群包括米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)、镰荚棘豆(*Oxytropis falcata*)、黄耆(*Astragalus membranaceus*)等。

#### 1.2.3 样品采集与处理

植物样品采集:现场鉴定样方中的植物物种,并将个别现场无法识别的物种采集标本带回实验室进行鉴定,记录个体数、物种数及高度,样方总盖度及物种分盖度等指标,地上生物量通过将样方内植株齐地刈割并装入信封袋带回实验室测定。

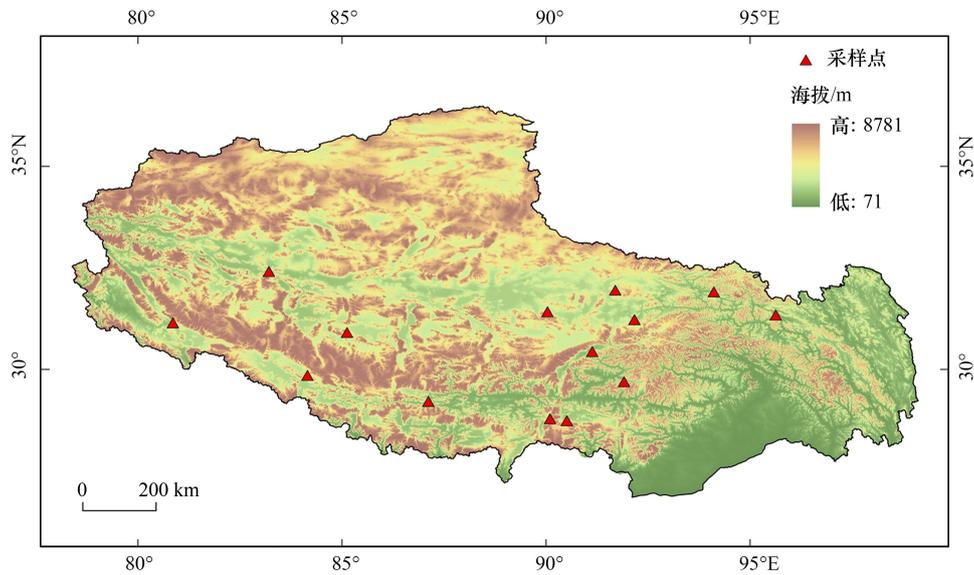


图 1 研究区域和样地分布

Fig.1 Study area and sites distribution

土壤样品采集:先清除覆盖在土壤上的植被地上部分,使用土钻采用五点法在样方中 0—10cm 土层取样,一部分装入铝盒用于土壤含水量的测定,另一部分装入自封袋带回实验室进行土壤理化特性指标的测定。将装袋的土壤样品带回实验室自然风干,过 0.25mm 筛,手工去除植物碎屑、沙砾、石块等杂质,用于测定化学性质。土壤物理化学性质分析分别参考《土壤农化分析》<sup>[26]</sup> 和《土壤理化分析》<sup>[27]</sup>,使用重铬酸钾容量法测定土壤有机碳,使用凯氏定氮法测定土壤全氮,使用靛酚蓝比色法测定土壤铵态氮与硝态氮,使用原子吸收-火焰光度法测定土壤速效钾,使用碳酸氢铵浸提-钼锑抗比色法测定土壤有效磷,使用烘干法测定土壤含水量,使用酸度计、电导率仪测定土壤 pH 与电导率。

#### 1.2.4 数据统计与计算

草地植物的多样性通过丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、均匀度指数来进行计算,具体计算参照王长庭等的方法<sup>[24]</sup>:

丰富度指数:

$$R = S$$

式中, $R$  为丰富度指数, $S$  为样方内物种数。

Simpson 指数:

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

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

式中, $P_i$  为物种  $i$  的个体比例,  $P_i = N_i/N$ , 其中  $N_i$  为物种  $i$  的个体数目, $N$  为所有种的个体数目, $\ln$  为自然对数。

均匀度指数:

$$E = \frac{H}{H_{\max}}$$

式中, $H$  为实际观察的物种多样性指数, $H_{\max}$  为最大的物种多样性指数, $H_{\max} = \ln S$ ,  $S$  为样方内物种数。

湿润度指数:

$$K = \frac{r}{0.1 \sum \theta}$$

式中,  $K$  为草原湿润度,  $r$  为全年降水量,  $\sum \theta$  为  $>0^{\circ}\text{C}$  年积温<sup>[19]</sup>。

气象数据:

从北京大学城市与环境学院地理数据平台 (<http://geodata.pku.edu.cn>) 获取全国全部气象台站 1971—2010 年的年降水量、温度数据, 使用 My SQL 数据库处理数据, 选取西藏地区 29 个气象台站数据信息, 通过 ArcGIS 的空间插值法 (克里格插值) 获得西藏地区的湿润度的栅格数据。

### 1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2019 对野外调查和室内测定所获数据进行初步整理, 使用 SPSS 对数据进行 Levene 方差齐性检验 ( $P > 0.05$ ), 方差齐使用 Duncan 检验, 方差不齐使用 Tamhane's T2 检验 (IBM SPSS Statistics 23), 运用 Originlab 2019 进行可视化处理。各指标相关性热图采用 R software (R Core Team 4.1.2) 中 “ggthemes” “ggcorrplot” 数据包。最后, 结构方程模型使用 Amos software (17.0.2, Amos Development Corporation) 构建。

## 2 结果与分析

### 2.1 西藏地区湿润度时空变化

根据 1971—2010 年西藏地区湿度等值线图可以看出西藏地区呈现整体变干的趋势。整个高原有接近 25% 的区域在变干, 主要集中在高原南部。总体来看, 高原北部的干旱程度在逐渐减轻, 而高原南部在 1991—2010 阶段干旱化趋势逐渐加强, 整个高原的湿润度指数均在下降 (图 2)。计算 14 个样地湿润度指数并按照任继周先生在 2008 年的《草地分类》一书中提出的湿润度级分类划分样地湿润度分级 (表 1) 得出: 阿里地区噶尔县、改则县、措勤县和日喀则市仲巴县属于干旱区; 日喀则市江孜县、昂仁县, 昌都市丁青县, 山南市浪卡子县属于微干区; 那曲市巴青县、当雄县、班戈县, 拉萨市墨竹工卡县属于微润区; 那曲市色尼区, 那曲市安多县属于湿润区 (表 2)。

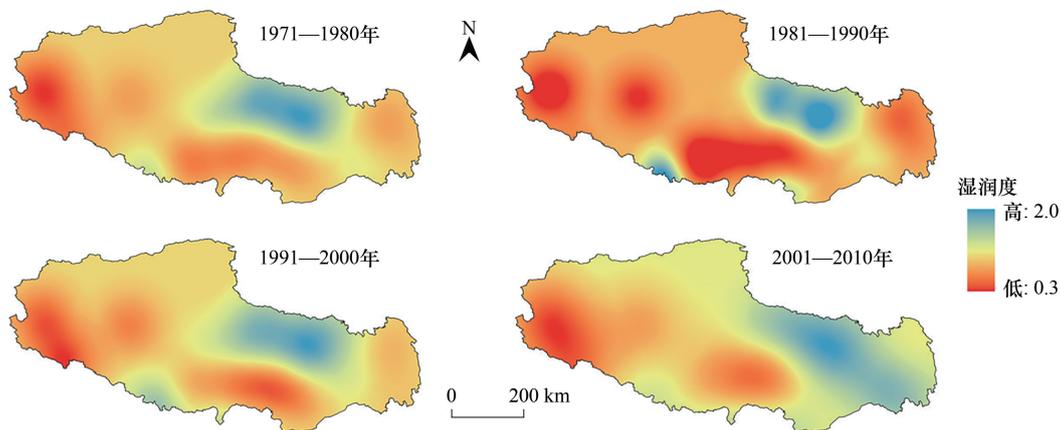


图 2 1971—2010 年西藏地区湿度等值线图

Fig.2 Wetness contour map of Tibet from 1971 to 2010

### 2.2 植物群落生物量分布特征

禾本科、莎草科、豆科、杂类草功能群地上生物量在不同湿润度梯度下差异显著。随着湿润程度的增加杂类草功能群地上生物量呈现先增加后降低的趋势, 并且在微润区达到峰值。而莎草科功能群随着湿润程度增加, 其地上生物量显著增加, 并在湿润区达到峰值。干旱区中, 四类植物功能群地上生物量无显著性差异 ( $P >$

0.05)。微干区中,杂类草功能群地上生物量显著高于其他三类植物功能群( $P<0.05$ )。微润区中,杂类草功能群地上生物量显著高于其他三类植物功能群,但禾本科、莎草科、豆科三类植物功能群地上生物量之间差异不显著( $P>0.05$ )。湿润区中莎草科功能群地上生物量最高,且显著高于其他三类植物功能群( $P<0.05$ ),禾本科与豆科功能群之间差异不显著( $P>0.05$ ) (表 3)。上述结果表明,湿润度差异影响着西藏高寒草原不同植物功能群地上生物量的分布。

表 1 湿润度分级

Table 1 Wettability grading

湿润度级 Wettability grading	湿润度 Wettability	相应的自然景观 Corresponding natural landscape	湿润度级 Wettability grading	湿润度 Wettability	相应的自然景观 Corresponding natural landscape
极干 Hyperarid	<0.3	荒漠	微润 Moist	1.2—1.5	森林、草甸草原
干旱 Arid	0.3—0.9	半荒漠	湿润 Damp	1.5—2.0	森林、草甸
微干 Semi-arid	0.9—1.2	典型草原	潮湿 Humid	>2.0	森林、草甸、冻原

表 2 样地湿润度分级

Table 2 Classification of sample wetness

样地 Plots	经度 Longitude	纬度 Latitude	优势功能群 Dominant function group	湿润度 Wettability	湿润度梯度 Wettability grading
那曲市安多县 Amdo, Nagqu	91.69608°	31.97226°	莎草科	1.53298	湿润区
那曲市色尼区 Seni District, Nagqu	92.16632°	31.24853°	莎草科	1.50880	湿润区
那曲市巴青县 Baqên, Nagqu	94.11146°	31.93113°	杂类草	1.42033	微润区
那曲市班戈县 Baingoin, Nagqu	90.03650°	31.44326°	禾本科	1.28376	微润区
拉萨市当雄县 Dangxiang, Lhasa	91.13319°	30.45988°	杂类草	1.26244	微润区
拉萨市墨竹工卡县 Mozhugongka, Lhasa	91.91079°	29.71824°	莎草科	1.23125	微润区
昌都市丁青县 Dênqên, Qamdo	95.62711°	31.36058°	杂类草	1.16819	微干区
山南市浪卡子县 Nagarzê, Shannan	90.51013°	28.76015°	豆科	0.91906	微干区
日喀则市江孜县 Gyantse, Shigatse	90.09871°	28.80727°	杂类草	0.91744	微干区
日喀则市昂仁县 Ngamring, Shigatse	87.11805°	29.23349°	莎草科	0.91144	微干区
日喀则市仲巴县 Zhongba, Shigatse	84.15590°	29.87508°	禾本科	0.74735	干旱区
阿里地区措勤县 Coqên, Ngari Prefecture	85.12619°	30.93083°	豆科	0.73635	干旱区
阿里地区改则县 Gêrzê, Ngari Prefecture	83.21255°	32.43132°	禾本科	0.56043	干旱区
阿里地区噶尔县 Gar, Ngari Prefecture	80.86046°	31.16979°	杂类草	0.46875	干旱区

表 3 湿度梯度区间下不同植物功能群生物量的差异

Table 3 Biomass difference of plant functional groups under humidity gradient interval

功能群生物量 Functional group biomass	不同湿润度区间 Different wettability levels			
	干旱区	微干区	微润区	湿润区
杂类草 Miscellaneous grasses	2.48±1.15a	8.46±1.90a	27.72±3.09a	6.94±1.26b
莎草科 Sedge	0.60±0.40a	3.27±0.79ab	4.36±1.40b	10.82±2.20a
禾本科 Gramineae	1.74±0.83a	0.00±0c	2.12±1.15b	0.00±0c
豆科 Leguminosae	0.82±0.36a	0.66±0.35b	0.33±0.22b	0.00±0c

表中数据为平均值±标准误;同列间不同字母表示显著水平达到  $P<0.05$

### 2.3 湿润度梯度下植物群落多样性与土壤理化性质分布特征

在本研究中不同湿润度梯度的群落多样性分布特征通过 Shannon-Wiener 指数、Simpson 森指数、丰富度、均匀度这四个指标进行反应。研究发现,湿润度为干旱与微干区间下的群落 Shannon-Wiener 指数无显著差异 ( $P>0.05$ ),但均显著小于微润区间下的群落 Shannon-Wiener 指数多样性指数 ( $P<0.05$ )。湿润区间下的群落

Shannon-Wiener 指数显著低于其它三个区间 ( $P < 0.05$ )。微润区间下的 Simpson 指数显著高于干旱区间和湿润区 ( $P < 0.05$ ), 但与微干区间下的群落优势度指数无显著差异 ( $P > 0.05$ )。干旱区间、微干区间、湿润区间下的丰富度均显著小于微润区间下的丰富度 ( $P < 0.05$ )。不同湿润度梯度下样地土壤含水量、土壤有机碳含量、土壤全氮含量表现为干旱区间显著低于其他三个区, ( $P < 0.05$ ), 且微干、微润、湿润区无显著差异 ( $P > 0.05$ )。干旱区和微干区下的土壤硝态氮含量显著低于微润与湿润区, 同时微润区下的土壤硝态氮含量与湿润区存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。不同湿润度梯度下土壤铵态氮含量在干旱区与微干区和微润区无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 但其显著低于湿润区 ( $P < 0.05$ )。干旱区土壤速效钾含量显著高于微干区 ( $P < 0.05$ ), 但与微润、湿润区下无显著差异 ( $P > 0.05$ )。土壤速效磷表现为干旱、微干、微润区间显著低于湿润区间 ( $P < 0.05$ ), 同时其他三个湿润度梯度下的土壤速效磷含量不存在显著差异 ( $P > 0.05$ ) (表 4) 上述结果表明, 湿润度差异直接对西藏高寒草原物种群落多样性的空间格局和各土壤理化性质产生着影响。

表 4 湿度梯度区间下植物群落多样性与土壤理化性质

Table 4 Plant community diversity and soil physicochemical properties under humidity gradient

物种多样性和土壤因子 Diversity and soil factors	不同湿润度区间 Different wettability levels			
	干旱区	微干区	微润区	湿润区
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.27±0.07b	1.04±0.13b	1.59±0.07a	1.11±0.15c
Simpson 指数 Simpson index	0.48±0.03a	0.41±0.05a	0.60±0.03a	0.44±0.05a
均匀度 Evenness index	0.43±0.03a	0.34±0.03a	0.39±0.02a	0.37±0.02a
丰富度 Richness	3.00±0.21b	3.00±0.21b	4.25±0.25a	3.00±0.37b
土壤含水量 Soil water content	7.05±0.67b	21.40±1.98a	18.58±2.96a	24.94±1.67a
土壤有机碳 Soil organic carbon	8.85±0.80b	16.40±1.79a	14.95±2.06a	17.27±2.20a
土壤全氮 Soil total nitrogen	1.09±0.09b	2.48±0.19a	2.68±0.31a	2.69±0.30a
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen	4.01±0.34c	14.47±4.81c	34.96±7.97b	61.65±7.83a
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen	1.02±0.52b	2.65±0.94ab	3.56±1.78ab	5.47±2.13a
土壤速效钾 Soil available potassium	179.95±23.83a	102.13±19.47b	167.42±20.93ab	155.42±11.44ab
土壤速效磷 Soil available phosphorus	14.97±3.74b	17.71±3.28b	25.73±3.53b	61.55±20.51a

表中数据为平均值±标准误; 同行间不同字母表示显著水平达到  $P < 0.05$

#### 2.4 植物功能群多样性和土壤理化性质分布特征

本研究中不同植物功能群多样性分布特征通过 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、丰富度、均匀度这四个指标进行反应。研究发现, 豆科群落的 Shannon-Wiener 指数和丰富度显著高于其他三个功能群 ( $P < 0.05$ ), 而 Simpson 指数和均匀度四种群落均无显著差异 ( $P > 0.05$ )。莎草科群落和杂类草群落显著高于禾本科和豆科群落, 且莎草科群落显著高于杂类草群落 ( $P < 0.05$ )。四种群落的土壤 pH 无显著性差异 ( $P > 0.05$ ), 禾本科群落电导率显著高于其他三种群落 ( $P < 0.05$ ), 其他三种群落之间无显著差异 ( $P > 0.05$ )。杂类草群落的土壤表层有机碳含量和全氮含量最高, 显著高于禾本科和豆科群落 ( $P < 0.05$ )。莎草科占优势群落的土壤铵态氮含量最高且与其他功能群占优势群落差异显著 ( $P < 0.05$ ), 而禾本科群落土壤速效钾含量显著高于豆科群落 ( $P < 0.05$ ) (表 5)。

#### 2.5 湿润度、土壤因素与植物群落特征指标相关性分析

湿润度、土壤理化指标与植物群落特征相关性分析中发现 (图 3), 豆科群落生物量与湿润度、土壤硝态氮之间显著负相关, ( $P < 0.05$ ) 与土壤全氮极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 禾本科群落生物量与 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、均匀度指数、土壤 pH 之间存在正相关, 与土壤含水量、土壤全氮显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与土壤有机碳为极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 莎草科群落生物量与硝态氮、湿润度、土壤含水量、铵态氮之间显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 与土壤 pH、禾本科群落生物量、均匀度指数之间存在负相关, 杂类草群落生物量与均匀度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、丰富度、全氮、湿润度、硝态氮之间存在正相关。与莎草科群落生物量、有机碳、全氮、硝态氮、土壤速效磷之间显著正相关 ( $P < 0.05$ )。土壤全氮与土壤含水量、土壤有机碳、硝态氮之

间存在极显著的正相关关系(图 3)。

表 5 植物功能群多样性和土壤理化性质

Table 5 Plant functional group diversity and soil physicochemical properties

物种多样性和土壤因子 Diversity and soil factors	不同植物功能群群落 Community of different plant functional groups			
	禾本科	莎草科	豆科	杂类草
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.45±0.05a	1.04±0.15b	1.29±0.02ab	1.33±0.10b
Simpson 指数 Simpson index	0.56±0.03a	0.40±0.06b	0.47±0.03b	0.54±0.03a
均匀度 Evenness index	0.44±0.02a	0.31±0.02b	0.43±0.05b	0.39±0.02b
丰富度 Richness	3.33±0.17a	3.33±0.36a	3.17±0.31a	3.47±0.27a
土壤含水量 Soil water content	8.34±0.77c	25.31±1.78a	9.69±1.27c	18.47±2.47b
土壤有机碳 Soil organic carbon	8.94±1.09c	14.89±2.20ab	11.16±1.61bc	17.33±1.40a
土壤全氮 Soil total nitrogen	1.48±0.21b	2.26±0.23ab	1.65±0.33b	2.73±0.28a
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen	14.81±5.30b	32.02±9.69a	9.88±2.93c	28.97±7.42a
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen	1.20±0.67b	6.71±1.87a	0.67±0.24b	1.61±0.47b
土壤速效钾 Soil available potassium	188.48±32.61a	122.63±12.24ab	105.09±19.53b	168.53±19.69ab
土壤速效磷 Soil available phosphorus	22.52±5.03b	37.09±12.28a	20.42±6.27b	19.99±3.23b
酸碱度 pH	7.13±0.19a	6.17±0.13a	7.09±0.24a	6.46±0.24a
电导率 Electric conductivity	766.31±456.41a	153.60±29.95b	63.45±8.86b	120.75±23.21b

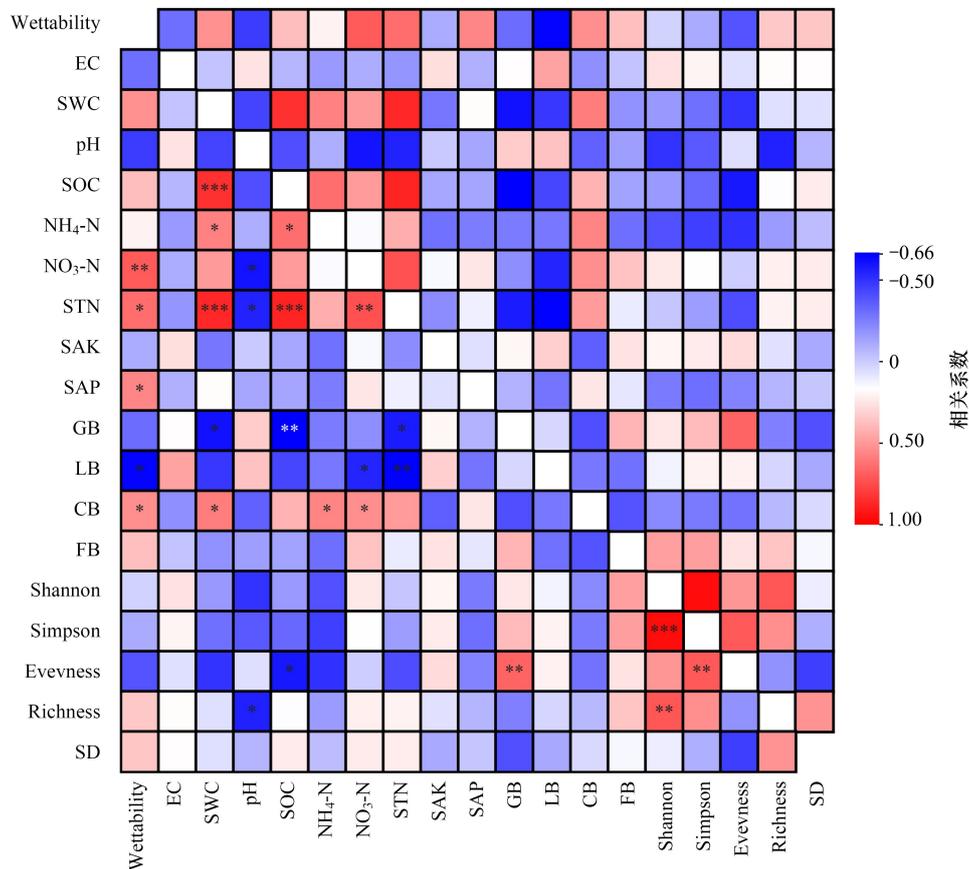


图 3 气候要素,土壤理化指标与植物群落特征相关性分析

Fig.3 Correlation analysis of climatic factors, soil physicochemical indexes and plant community characteristics

Wettability:湿润度;EC:电导率;SWC:土壤含水量;pH:酸碱度;SOC:土壤有机碳;NH<sub>4</sub>-N:铵态氮;NO<sub>3</sub>-N:硝态氮;STN:土壤全氮;SAK:速效钾;SAP:土壤有效磷;GB:禾本科功能群生物量;LB:豆科功能群生物量;CB:莎草科功能群生物量;FB:杂类草功能群生物量;Evenness:均匀度指数;SD:物种优势度

## 2.6 土壤理化性质主成分分析与群落特征间的结构方程模型

本研究分别对土壤物理性质、土壤养分和不同植物功能群生物量进行主成分分析(PCA)分析,结合抽样适合性(KMO)检验和巴特利特球形检验结果确定适合使用主成分分析,结合卡特尔(Cattell)碎石检验的结果,最终确定保留三个主成分。全量养分是第一主成分由土壤有机碳( $V=0.97$ ),土壤全氮( $V=0.97$ )组成,速效养分是第二主成分由铵态氮( $V=0.81$ ),速效钾( $V=0.75$ ),速效磷( $V=0.74$ )组成,群落生物量是第三主成分由禾本科群落生物量( $V=0.72$ ),莎草科群落生物量( $V=0.86$ )豆科生物量( $V=0.69$ )组成。结构方程模型表明,对功能群生物量及群落多样性两个群落特征变量产生直接影响的因素有湿润度,土壤 pH,土壤含水量。湿润度直接对群落生物量产生极显著的负影响( $P<0.01$ ),对土壤总养分和土壤含水量有着正的显著影响( $P<0.05$ ),并在影响土壤含水量的基础上又间接地对群落生物量和 Shannon-Wiener 指数产生负的显著影响( $P<0.05$ ),同时通过对土壤速效养分产生正影响进而对植物功能群生物量产生影响,但影响不显著( $P>0.05$ );土壤总养分直接对土壤速效养分和 pH 产生显著负影响( $P<0.05$ ),pH 又直接显著影响着群落 Shannon-Wiener 指数(图 4)。

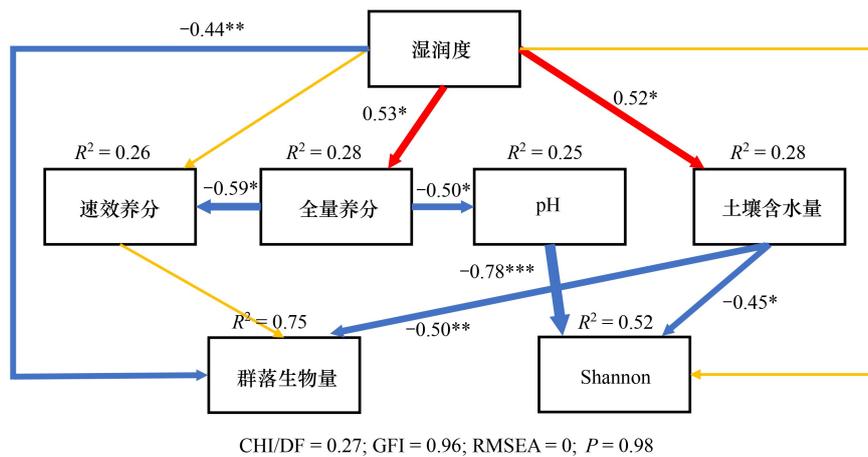


图 4 湿润度和土壤理化性质与植物群落特征的结构方程模型

Fig.4 Structural equation models of wettability, soil physicochemical properties and plant community characteristics

CHI/DF: 卡方统计量/自由度; GFI: 拟合优度指标; RMSEA: 均方根误差逼近度; P: 路径系数; 红线箭头表示显著正相关; 蓝线箭头表示显著负相关; 黄色箭头表示不显著的相关关系; 箭头上的数字为标准化路径系数; 箭头宽度表示路径系数强度; \* 表示在 0.05 水平下显著; \*\* 表示在 0.01 水平下显著; \*\*\* 表示在 0.001 水平下显著

## 3 讨论

### 3.1 不同湿润度下植物群落生物量及多样性的分布特征

多数研究结果认为,增温增加了植被盖度,但其促进效应因降水模式而异。对水分限制地区而言,未来降水模式的改变很可能对群落物种组成、生物多样性以及净初级生产力等产生深远的影响<sup>[28]</sup>。因此,在考虑气候变化时,要耦合温度和降水变化的影响。而湿润度的时空异质性是多重尺度上降水、地形、植被等各种环境因子共同作用的结果,其主控因子降水量和年积温随地域、研究尺度的不同而有所差异<sup>[29]</sup>。本研究在不同湿润度下植物功能群地上生物量的研究中发现,莎草科群落地上生物量随着湿润度的不断提高呈现出不断增加的趋势,同时在湿润区达到其地上生物量峰值,而杂类草群落的地上生物量则随着湿润度的不断提高呈现出先增加后减少的趋势,并且在湿润区间内其地上生物量最低,即莎草科群落在湿润区的水热耦合作用最佳且较为适宜,而杂类草群落恰恰相反,不适宜湿润区的水热条件,这是因为不同植物对湿润度升高的响应不同,从而赋予了不同植物群落在面对水热变化下具有不同的适应力和竞争力<sup>[30]</sup>。四个湿润度区间下莎草科和杂类草群落生物量都显著高于豆科和禾本科群落,且杂类草群落地上生物量最大是由于矮嵩草、鹅绒委陵菜等

杂类草凋落物生物量占比高,与查向浩在新疆天然草地开展的研究结果相似<sup>[31]</sup>。Chen 等发现土壤含水量与群落生物量呈现显著的正相关关系<sup>[32-33]</sup>,与本研究不同植物功能群土壤理化指标分析部分杂类草和莎草科群落含水量都远高于禾本科和豆科群落的结果也一致。微润区植物群落多样性高于干旱和微干区,而湿润区间内植物群落多样性均低于其他区间,主要由于湿润区间下的植物种间资源竞争增加,导致了物种组成多样性降低,相比于干旱、微干两个区间,微润的气候环境解除了干旱限制,增加了群落中的生态位,提供了更多物种生存资源,同时也提高了物种丰富度,与 Hawkins 在大尺度能源、水和物种多样性研究中的结果一致<sup>[34]</sup>。群落中各类植物功能群在长期的演变中,形成了差异化的应对水热变化的策略,最终导致整个群落的多样性差异<sup>[35]</sup>,也印证了结构方程模型中土壤含水量对香农指数的直接影响。

### 3.2 各环境因子和植物群落特征之间的关系

自然界的植物群落是植物与环境相互作用的产物。群落结构的空间格局分布受环境因素、空间因素的梯度规律影响,而植物群落是由不同层次、不同生态适应型的植物构成,正是这些不同层次、不同生态适应型的植物对环境因子响应程度的差异,导致了群落整体随环境梯度所表现出的分异格局<sup>[36]</sup>。本研究发现在功能群维度中,禾本科群落 Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、均匀度指数均为最大(表 5),周显辉等在高寒草甸植物多样性的研究中表明这是因为草地植物群落功能的发挥与功能群多样性有密切关系<sup>[37]</sup>,且禾本科植物在草地植物群落中又发挥着相当重要作用。禾本科群落的土壤 pH 值最大,而土壤含水量、铵态氮、土壤全氮、硝态氮含量则最小,丁菡等发现主要以禾本科占优势群落的干旱区由于受到水分亏缺、盐碱胁迫、砂砾含量高等因素的限制,土壤中各种酶的活性均很低,进而降低了对土壤中有有机物质的转化、释放植物能利用的碳、氮等养分的作用<sup>[38]</sup>。同时王长庭等认为土壤养分条件的变化是在空间梯度上影响物种特性和生长类型的主要因素<sup>[39]</sup>,本研究的结果也验证了此结论。本研究从湿润度梯度下土壤理化性质分布特征与相关性分析发现土壤全氮含量和铵态氮含量,随着湿润度升高先增加后趋于稳定(表 4),而硝态氮和速效磷含量则随着湿润度的不断提高而升高,这是因为湿润度的升高缓解了水分的限制,促进了植物的生长,从而消耗了有效氮含量,而硝态氮和速效磷的增加是高温和较充足的降雨提高了土壤微生物的活性,进而增强了土壤有机质的矿化形成硝态氮以及速效磷<sup>[40]</sup>。在全球气候变暖的大背景下,气候变化影响着土壤碳循环和氮通量过程<sup>[41]</sup>,土壤有机碳和全氮储量的变化均不一致,具体体现为在微干区间下土壤有机碳含量最高,这是因为干旱环境下微生物活性低,对有机质的分解速率也低<sup>[42]</sup>,而在湿润区间土壤全氮含量最高,造成此结果的原因是因为在湿润区间下的植物多样性最大,从而提高了植物固氮的能力,适宜水热条件下的养分可利用性也提高了草地生态系统对氮的积累<sup>[43]</sup>。对各环境因子与植物群落特征指标进行相关性、主成分分析后构建结构方程模型,发现直接影响西藏高寒草原植物群落特征变化的因子为湿润度,土壤含水量和土壤 pH,且都表现为显著的负效应,但该结果与孙岩等设置的降水控制对植物群落特征影响的研究结果相悖,究其原因,认为荒漠植物群落特征的显著变化是降水等环境因素长期变化和作用,荒漠植物在长期的进化适应过程中,对于水分的胁迫已经具有一定的生理耐受性,其群落特征的响应可能存在“滞后效应”,还需要长期定位研究才能给出确切的答案<sup>[44]</sup>。同时湿润度对土壤含水量和土壤全量养分产生了显著的正向影响,与白柳等模拟降水对荒漠草原优势植物碳、氮化学计量特征的影响的结果基本一致,都是通过高土壤含水量降低了枯落物碳氮比,使枯落物更易分解,同时增加了土壤湿度,促进土壤对碳的积累进而影响着西藏高原高寒草原不同植物功能群的分布、多样性、地上生物量<sup>[45]</sup>。

### 3.2 结论

综上所述,结合获取的 1971—2010 年西藏高原气象数据,对研究区高寒草原各湿润度分区内设置典型样地,通过植被群落调查和土壤理化分析,探索草本植被群落空间格局对气候响应特征,识别影响植物群落形成的主要驱动因子。主要结论包括:(1)整个西藏高原的湿润度指数呈现出一个不断下降的态势。(2)干旱区,微干区,微润区群落结构以杂类草为主,而湿润区以莎草科为主。(3)西藏高寒草原植物群落特征变化的直接影响因子为湿润度,土壤含水量和土壤 pH。(4)湿润度通过对土壤含水量和土壤全量养分的影响,间

接影响着青藏高原高寒草地不同植物功能群的分布、多样性、地上生物量。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 于伯华, 吕昌河. 青藏高原高寒区生态脆弱性评价. 地理研究, 2011, 30(12): 2289-2295.
- [ 2 ] 王谋, 李勇, 白宪洲, 黄润秋. 全球变暖对青藏高原腹地草地资源的影响. 自然资源学报, 2004, 19(3): 331-336.
- [ 3 ] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.
- [ 4 ] 谢高地, 鲁春霞, 冷允法, 郑度, 李双成. 青藏高原生态资产的价值评估. 自然资源学报. 2003;18:189-96.
- [ 5 ] Rosindell J, Hubbell S P, Etienne R S. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, 26(7): 340-348.
- [ 6 ] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [ 7 ] Gao J B, Jiao K W, Wu S H, Ma D Y, Zhao D S, Yin Y H, Dai E F. Past and future effects of climate change on spatially heterogeneous vegetation activity in China. *Earth's Future*, 2017, 5(7): 679-692.
- [ 8 ] 范雯, 崔洪霞. 甘德山区物种多样性及成因分析. 绿色科技, 2017(6): 145-148.
- [ 9 ] 王妍, 蔡体久, 张国宝, 刘斌. 小兴安岭典型湿地土壤 Cu 化学形态空间分布及干扰对其影响. 水土保持学报, 2010, 24(6): 153-157, 230.
- [ 10 ] 汤爱坤, 刘汝海, 许廖奇, 王金玉, 刘一霆. 昌邑海洋生态特别保护区土壤养分的空间异质性与植物群落的分布. 水土保持通报, 2011, 31(3): 88-93.
- [ 11 ] 唐丽丽, 陈国平, 冯小梅, 赵铁建, 石福臣. 基于系统发育的燕山东麓植物群落的构建机制. 植物研究, 2017, 37(6): 807-815.
- [ 12 ] 徐延达, 傅伯杰, 吕一河. 基于模型的景观格局与生态过程研究. 生态学报, 2010, 30(1): 212-220.
- [ 13 ] 范泽孟. 青藏高原植被生态系统垂直分布变化的情景模拟. 生态学报, 2021, 41(20): 8178-8191.
- [ 14 ] Gao Y H, Zhou X, Wang Q, Wang C Z, Zhan Z M, Chen L F, Yan J X, Qu R. Vegetation net primary productivity and its response to climate change during 2001-2008 in the Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2013, 444: 356-362.
- [ 15 ] 刘玉祯, 刘文亭, 冯斌, 时光, 孙彩彩, 李彩弟, 张小芳, 董全民. 坡向和海拔对高寒山地草甸植被分布格局特征的影响. 草地学报, 2021, 29(6): 1166-1173.
- [ 16 ] 徐长林. 坡向对青藏高原东北缘高寒草甸植被构成和养分特征的影响. 草业学报, 2016, 25(4): 26-35.
- [ 17 ] O'Brien E M, Field R, Whittaker R J. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, 2000, 89(3): 588-600.
- [ 18 ] 王丹, 吕瑜良, 徐丽, 张洪轩, 王若梦, 何念鹏. 水分和温度对若尔盖湿地和草甸土壤碳矿化的影响. 生态学报, 2013, 33(20): 6436-6443.
- [ 19 ] 张颖, 章超斌, 王钊齐, 杨悦, 李建龙. 三江源 1982—2012 年草地植被覆盖度动态及其对气候变化的响应. 草业科学, 2017, 34(10): 1977-1990.
- [ 20 ] 王子滢, 李周园, 董世魁, 符曼琳, 李泳珊, 李生梅, 武胜男, 马春晖, 马天啸, 曹越. 近 40 年青藏高原生态格局演变及其驱动因素. 生态学报, 2022, 42(22): 8941-8952.
- [ 21 ] 任继周. 分类、聚类与草原类型. 草地学报, 2008, 16(1): 4-10.
- [ 22 ] 孙鹤烈, 郑度. 青藏高原形成演化与发展. 青藏高原形成演化与发展, 1998.
- [ 23 ] 金伊丽, 王皓言, 魏临风, 侯颖, 胡景, 吴铠, 夏昊钧, 夏洁, 周伯睿, 李凯, 倪健. 青藏高原植物群落样方数据集. 植物生态学报, 2022, 46(7): 846-854.
- [ 24 ] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同草地类型功能群多样性及组成对植物群落生产力的影响. 生物多样性, 2004, 12(4): 403-409.
- [ 25 ] 赵建中, 彭敏, 刘伟, 叶润蓉, 周玉碧. 矮嵩草草甸不同功能群主要植物种生长特征与地表温度的相关性分析. 西北植物学报, 2012, 32(3): 559-565.
- [ 26 ] 南京农学院. 土壤农化分析: 土壤农化分析; 1980.
- [ 27 ] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析: 土壤理化分析; 1978.
- [ 28 ] Zheng Z M, Yu G R, Fu Y L, Wang Y S, Sun X M, Wang Y H. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: a trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(7): 1531-1540.
- [ 29 ] 邱扬, 傅伯杰, 王军, 张希来, 孟庆华. 土壤水分时空变异及其与环境因子的关系. 生态学杂志, 2007, 26(1): 100-107.
- [ 30 ] 王新源, 马仲武, 王小军, 陈萍, 唐霞, 连杰, 张琴, 程小云, 刘健, 曲浩. 不同沙化阶段高寒草甸植物群落与表土环境因子的关系. 生态学报, 2020, 40(19): 6850-6862.

- [31] 查向浩, 王泽, 刘耘华, 李瑞霞, 盛建东, 易海艳. 新疆西部天然草地生物量与根冠比特征. 新疆农业科学. 2018;55:1943-51.
- [32] Chen M M, Zhu Y G, Su Y H, Chen B D, Fu B J, Marschner P. Effects of soil moisture and plant interactions on the soil microbial community structure. *European Journal of Soil Biology*, 2007, 43(1): 31-38.
- [33] Zhu P Z, Zhang G H, Wang H X, Zhang B J, Liu Y N. Soil moisture variations in response to precipitation properties and plant communities on steep gully slope on the Loess Plateau. *Agricultural Water Management*, 2021, 256: 107086.
- [34] Hawkins B A, Field R, Cornell H V, Currie D J, Guégan J F, Kaufman D M, Kerr J T, Mittelbach G G, Oberdorff T, O'Brien E M, Porter E E, Turner J R G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105-3117.
- [35] 张文辉, 卢涛, 马克明, 周建云, 刘世梁. 岷江上游干旱河谷植物群落分布的环境与空间因素分析. 生态学报, 2004, 24(3): 552-559.
- [36] Cheng Z, Cui Z, Shi J J, Liu Y, La Pierre K J, Wu G L. Plant functional types drive differential responses of grassland ecosystem functions along a precipitation gradient. *Ecological Indicators*, 2021, 133: 108433.
- [37] 周显辉. 高寒草甸植物多样性和生态系统功能对物种剔除的响应[D]: 兰州大学; 2019.
- [38] 丁菡, 胡海波, 王人潮. 半干旱区土壤酶活性与其理化及微生物的关系. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2007, 31(2): 13-18.
- [39] 王长庭, 王根绪, 刘伟, 王启兰, 向泽宇. 植被根系及其土壤理化特征在高寒小高草草甸退化演替过程中的变化. 生态环境学报, 2012, 21(3): 409-416.
- [40] 苗百岭, 梁存柱, 史亚博, 梁茂伟, 刘钟龄. 降水变化对内蒙古典型草原地上生物量的影响. 植物生态学报, 2019, 43(7): 557-565.
- [41] Niboyet A, Le Roux X, Dijkstra P, Hungate B A, Barthes L, Blankinship J C, Brown J R, Field C B, Leadley P W. Testing interactive effects of global environmental changes on soil nitrogen cycling. *Ecosphere*, 2011, 2(5): art56.
- [42] Cao R, Yang W Q, Chang C H, Wang Z, Wang Q, Li H, Tan B. Differential seasonal changes in soil enzyme activity along an altitudinal gradient in an alpine-gorge region. *Applied Soil Ecology*, 2021, 166: 104078.
- [43] 宗宁, 石培礼, 赵广帅, 郑莉莉, 牛犇, 周天财, 侯阁. 降水量变化对藏北高寒草地养分限制的影响. 植物生态学报, 2021, 45(5): 444-455.
- [44] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. 生态学报, 2018, 38(7): 2425-2433.
- [45] 白柳, 崔媛媛, 刘倬彤, 门欣洋, 侯东杰, 孙海莲, 王忠武. 模拟降水对荒漠草原优势植物碳、氮化学计量特征的影响. 中国草地学报, 2023, 45(1): 23-32.