•研究报告•

荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制

宋乃平* 王 兴 陈 林 薛 毅 陈 娟 随金明 王 磊 杨新国

(宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地/西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021)

摘要: 经过长期破碎化, 荒漠草原原生硬质灰钙土斑块散布在广大沙化土地中, 形成类似“土岛”的土被结构。为揭示土岛生境的群落物种共存机制, 2016年在宁夏盐池县皖记沟村选取大(200–300 m²)、中(约100 m²)、小(约50 m²)土岛各3个开展调查, 采用Jaccard相异系数、物种生态位宽度和生态位重叠度、零模型、Meta分析, 综合计算和分析土岛内部与外部植物群落相似性、物种生态位宽度和生态位重叠、物种共存格局及其影响因子。研究发现, (1)随着破碎化加剧, 土岛内部植物多样性整体呈现下降趋势, 群落优势种从短花针茅(*Stipa breviflora*)转变为猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)和短花针茅共优种, 土岛内外群落相似性增加。(2)土岛内外绝大多数物种生态位重叠较小, 生态位重叠在土岛内呈集中分布, 而土岛外则呈均匀分散分布。(3)环境过滤为主的生态过程决定了土岛生境群落物种的共存格局, 随着土岛面积减小, 环境因子对群落物种共存的调控强度降低, 关键性环境因子由土壤细砂粒和黏粒转变为粗砂粒, 显著性竞争物种共存格局在小岛出现。综上所述, 土岛生境对于维持草原物种具有重要作用, 环境过滤主导了荒漠草原物种共存格局。随着生境破碎化加剧或土岛面积减小, 物种共存格局及其调控因子发生转变。保护面积在200 m²以上的大土岛对于恢复荒漠草原区草原成分种和其物种多样性机制都十分必要。

关键词: 生境破碎化; 土岛; 生态位重叠; 物种共存; 荒漠草原

Co-existence mechanisms of plant species within “soil islands” habitat of desert steppe

Naiping Song*, Xing Wang, Lin Chen, Yi Xue, Juan Chen, Jinming Sui, Lei Wang, Xinguo Yang

Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021

Abstract: Extensive fragmentation has led to the original desert steppe soils of hard sierozem to become isolated in the desertified lands, forming the so-called “soil islands”. We aimed to reveal the effect of fragmentation on the co-existence of plant species within “soil islands” habitat. To this end, we characterized the plant communities on three large (200–300 m²), medium (about 100 m²) and small (about 50 m²) soil islands each, in the Wanjigou Village of Yanchi County in Ningxia Hui Autonomous Region of China. We analyzed the similarity of plant community within and outside those soil islands, the breadth and overlap of plant ecological niche, the species co-existence pattern and its influencing factors using Jaccard similarity coefficient, niche overlapping degree formula, null model analysis, and meta-analysis. Our results showed that: (1) with increased fragmentation, plant diversity within the soil island decreased, and the dominant plant species changed from *Stipa breviflora* to a combination of *Artemisia scoparia* and *S. breviflora*, and the plant communities within soil islands became more similar to communities outside; (2) most species showed relatively small ecological niche overlap between within and outside soil islands, with the overlap showing concentrated distribution within soil islands but scattered distribution outside the islands; (3) environmental filtering was the main driver of species co-existence patterns. As soil islands became larger, the effect of environmental factors on species co-existence decreased, and the key environmental factor that explained species composition changed from clay and fine sand to coarse sand. Notably, a competition was a key driver of co-existence patterns within small “soil islands”. In summary, “soil islands” provide an important habitat for

收稿日期: 2018-02-08; 接受日期: 2018-05-15

基金项目: 国家自然科学基金(41461046)和宁夏回族自治区西部一流学科建设项目(NXYLXK2017B06)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: songnp@163.com

representative plant species in the desert steppe and environmental factors influenced species co-existence patterns. Both processes were disrupted by fragmentation. Maintaining soil islands larger than 200 m² would be critical for restoring representative plant species and preserving plant diversity of the desert steppe ecosystems.

Key words: habitat fragmentation; soil islands; niche overlap; species co-existence; desert steppe

生境破碎化被认为是生物多样性和生态系统退化的主要原因之一(Haddad et al, 2015), 已成为生态学领域的研究热点。已有的研究主要集中在破碎化生境物理特征、景观尺度的空间配置特征对物种种群动态、群落组成以及多样性维持等方面的影响(Haddad et al, 2015; Patiño et al, 2017)。生境岛屿面积、环境异质性和边缘效应深刻影响着斑块内部的物种丰富度和多度(Brown & Boutin, 2009; Gonzalez et al, 2010)。生境破碎化引起群落物种的丢失、获得和置换, 并最终改变群落的结构、组成和多样性(Collins et al, 2017)。国内近20多年开展了自然和农业景观破碎化(马克明等, 2002)、羊草草原斑块(韩大勇, 2014; 邹雪辉等, 2015)、千岛湖(Hu et al, 2016)、沙地中丘间地(武晶等, 2017)等多种生境岛屿与植物多样性的研究, 获得了大量关于生境破碎化对生物种群和群落以及生物多样性影响的结论。生境破碎化对生物多样性影响的关键是其对物种共存机制的影响(周淑荣和张大勇, 2006)。物种共存理论主要研究生物和非生物选择下群落组分种的生态位分化和适合度差异(储诚进等, 2017)。陈磊等(2014)梳理了生态位分化在物种多样性维持过程中的作用。商侃侃和达良俊(2013)从微地形-植被关系入手, 阐明了微地形空间分异格局影响下的多种子遗落叶阔叶树种的共存机制。Hu等(2016)对千岛湖生境破碎化的研究表明, 生境岛屿内部的生物和非生物异质性也是影响物种共存和群落组成的主要因素。总体来说, 对生境破碎化的物种共存机制研究越来越广泛。

荒漠草原经过长期人为和自然干扰引起生境破碎化, 原生硬质灰钙土斑块散布在广大沙化土地中形成类似“土岛”的土被结构, 这种特殊的土被结构对于退化草地生物多样性的维持具有重要作用。荒漠草原植物群落结构简单, 有利于开展生境破碎化对群落共存格局的研究。荒漠草原土岛斑块生境如何影响植物群落组成、结构及物种共存格局? 生境破碎化在改变多样性结构的同时, 是否也导致了

物种共存机制的变化? 它们对草原植物群落多样性的维持造成怎样的影响? 这是特殊土被结构下群落多样性维持的理论问题, 也是荒漠草原区封育禁牧等面临的实践问题。鉴于此, 本研究拟从土岛斑块尺度研究不同面积土岛内部与外部植物群落相似性, 探讨土岛对于荒漠草原生物多样性维持的重要性; 分析土岛生境植物群落物种生态位、物种共存格局及其影响因子, 探讨生境破碎化对荒漠草原植物共存及多样性维持机制的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区东部的盐池县皖记沟村(37°47'30"-37°57'00" N, 107°22'30"-107°33'45" E), 北与毛乌素沙地相连, 南接黄土高原。属典型的中温带大陆性气候, 年均气温8.1℃, 无霜期150 d, 多年平均降水量280 mm, 主要集中在7-9月(占全年降水量的60%以上), 且年际变率大, 年平均蒸发量2,710 mm。地貌为缓坡丘陵与薄层沙性黄土覆盖组合。在以风蚀为主的现代侵蚀作用下, 形成了原生黄土斑块与次生沙地和风化基岩镶嵌分布的格局。土壤类型以风沙土和覆沙灰钙土为主, 只在少量原生景观斑块中保留有灰钙土。相应地形成短花针茅(*Stipa breviflora*)群落呈小面积斑块散落在退化植被群系之中。研究区主要植被类型有短花针茅+糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)草原、短花针茅+牛枝子(*Lespedeza potaninii*)草原、短花针茅+蓍状亚菊(*Ajania achilloides*)草原、短花针茅+猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)草原、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)草原、蓍状亚菊草原、牛枝子草原、猪毛蒿草原、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)草原、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)草原等植物群系。土岛内部植物群落优势种为短花针茅, 伴生种有糙隐子草、牛枝子、猪毛菜(*Salsola collina*)、猪毛蒿、披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)、绵蓬(*Corispermum hyssopifolium*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、

冬青叶兔唇花(*Lagochilus ilicifolius*)、薯状亚菊。土岛外部植物群落优势种为猪毛蒿、中亚白草(*Pennisetum centrasiaticum*), 伴生种有苦豆子、绵蓬、披针叶黄华、草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*)、砂珍棘豆(*Oxytropis racemosa*)、猫头刺、老瓜头等。

1.2 样品采集

在前期预调查的基础上, 2016年8月在皖记沟村选择空间上分散且含有大(200–300 m²)、中(约100 m²)、小(约50 m²)土岛的3个样地, 以每个土岛几何中心为原点, 沿着其几何长、短轴共布设两条垂直样线, 长度一直延伸至土岛外部植被类型均一位置。在两条垂直样线的4个方向上, 每间隔2 m设置一个调查样方, 在土岛边缘部位样方间距缩小为1 m, 共设置156个样方。调查每一样方内部物种数量、高度、盖度, 然后齐地面收集样方内所有植物地上生物量, 在实验室75℃烘干至恒重测其干重。同时在样方内以“品”字形分0–10 cm、10–20 cm、20–40 cm 3层采集土样。实验室105℃烘干至恒重测定土壤水分, 用重铬酸钾加热法测定土壤有机碳含量(鲍士旦, 2000), 用马尔文3000激光粒度仪测定土壤粒径组成。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 土岛内外植物群落相异性

群落β多样性可以反映群落间的相异性。本研究采用Jaccard相异系数量化群落β多样性, 取值在0到1之间, 值越大, 相异性越高(Borcard et al, 2014)。用Jaccard相异系数热图反映土岛内部到外部植物群落的相似性。

为更好地反映土岛内部到外部植物群落的变化, 将属于土岛外部靠近土岛边缘的样方视为过渡样方。计算土岛内、外、边缘区域每个植物的重要值均值, 并用其矩阵计算Jaccard相异系数。基于R语言vegan软件包实现。同时, 通过分析土岛内外优势物种短花针茅和猪毛蒿密度的变化, 反映不同面积土岛内外群落分异。

1.3.2 生态位宽度及生态位重叠度

本文在初次计算物种生态位宽度及生态位重叠度时, 将土岛内外群落作为“资源状态”, 以每个物种在群落中的重要值作为参数进行计算, 由此得出的生态位宽度具有多维的意义。群落作为“资源状态”的物种生态位宽度和生态位重叠度基于R语

言spaa软件包实现。

(1)生态位宽度采用Shannon-Wiener公式计算(张金屯, 2004)

$$B_i = -\sum_{j=1}^r P_{ij} \ln P_{ij} \quad (1)$$

式中, B_i 为物种*i*的生态位宽度, P_{ij} 代表种*i*在资源*j*上的重要值占该种在所有资源上的重要值的比例, r 为资源生态位总位数。 $P_{ij} = n_{ij}/N_i$, 其中 n_{ij} 为物种*i*在资源*j*上的重要值, N_i 表示物种*i*在所有资源上的重要值之和。

(2)物种间生态位重叠度

$$O_{lk} = \frac{\sum_m P_{ml} P_{mk}}{\sqrt{\sum_m P_{ml}^2 \sum_m P_{mk}^2}} \quad (2)$$

式中, P_{ml} 和 P_{mk} 分别为种*l*和种*k*在资源种类*m*上的重要值。

1.3.3 群落物种共存格局及显著物种对分析

(1)零模型分析群落物种共存格局: 将所有物种多度数据转化为物种有无数据矩阵(presence-absence matrix)。采用FF算法(fixed row-fixed column, 固定行-固定列)计算物种共存指数C-score, 同时得到的标准效应量(standardized effect size, SES)用来比较结果的显著性(Gotelli & McCabe, 2002)。SES大于2.0表明植物群落物种共存格局为非随机性的物种间隔离(segregation), 为竞争性的群落结构; SES小于-2.0表明植物群落物种共存格局为非随机性物种间集群(aggregation), 群落表现为显著的非竞争性结构(Miguel et al, 2016)。零模型分析基于R语言ecospat软件包实现。

(2)显著物种对识别: 基于零模型的显著物种对识别计算过程与物种共存格局计算过程相同, 但是对于每一物种对的C-score而言, SES大于2.0表明物种对为显著的负相互作用关系(隔离性关系), 存在显著的种间相互竞争; SES小于-2.0表明物种对为显著的正相互作用关系, 物种对不存在显著的种间相互竞争(Miguel et al, 2016)。SES绝对值大小可以反映群落的聚集或隔离程度, 也可以反映物种间相互作用程度(Miguel et al, 2016)。显著物种对识别基于R语言ecospat软件包实现。

1.3.4 生境对群落物种共存格局影响分析

(1) 土岛内外土壤因子主成分分析: 通过相关矩阵的主成分分析(principal component analysis, PCA)消除不同土壤环境因子间的共线性, 降低变量维度。每一土层土壤粒径组成(黏粉粒< 0.05 mm; 细砂粒0.05–1 mm; 粗砂粒> 1 mm)和有机碳用于PCA分析, 得到的特征根和环境主分量(PCs)用于后续的meta分析(Gao et al, 2014)。PCA分析基于R语言vegan软件包实现。

(2) 采用meta分析评价不同环境或者生境条件对群落的影响(Gao et al, 2014)。对上述分析获得的物种对数目、显著正负相互作用物种对数目、显著物种对相互作用程度(SES)结果, 采用meta分析评估不同土岛生境对物种关系及相互作用强度的影响, 分析采用随机效应模型, 限制极大似然估计(REML)方法计算各个土岛生境方差分量及总体异质性(武晶等, 2017)。如果存在异质性, 进一步采用混合效应模型探索异质性来源, 将土岛面积、土壤环境因子(用每一个PCs特征根代表新的合成变量)变量纳入模型中分析其对异质性的影响(Gao et al, 2014)。meta分析在R语言中用metafor软件包实现。

(3) $Pinka\ O_{lk}$ 环境因子资源生态位重叠度指标: 通过计算群落水平的 $Pinka\ O_{lk}$ 环境因子资源生态位重叠度指标来识别不同生境群落共存格局是来源于种间竞争还是来自于环境筛选(Albrecht & Gotelli, 2001)。所有物种对的环境因子资源生态位重叠度平均值代表群落水平的 $Pinka\ O_{lk}$ 生态位重叠度指标。物种对生态位重叠度依公式(2)计算, 但式中 P_{ml} 和 P_{mk} 分别代表土壤环境资源 m 被物种 l 和 k 利用的比例,

“资源状态” m 不再代表土岛内外群落整体, 而是不同的土壤环境因子PCs分量(meta分析结果中, 对异质性有显著解释的影响因子)。数据矩阵中行代表物种, 列代表环境因子(PCs)的范围, 本文将土壤环境因子PCs变量设置为4个等级范围(< -0.5, -0.5–0, 0–0.5, > 0.5), 矩阵中每个记录代表在给定环境因子范围内, 每个植物在该采样点的重要值(Jiménez et al, 2012; 段后浪等, 2017)。若 $Pinka\ O_{lk}$ 生态位重叠度指标的SES显著大于2.0, 说明平均生态位重叠度指标大于随机期望值, 反映了环境等非生物因子起调控作用, 导致群落内不同物种具有相似资源利用格局; 若SES显著小于-2.0, 说明平均生态位重叠度指标小于随机期望值, 反映群落为竞争性的结构(Jiménez et al, 2012; Gao et al, 2014)。 $Pinka\ O_{lk}$ 环境资源生态位重叠度指标在Ecosim 7.0软件的Niche overlap模块实现, 随机模拟运行5,000次。

2 结果

2.1 土岛内外植物群落相异性分析

Jaccard相异矩阵热图(图1)显示: 土岛内部、外部植物群落相异性最高, 群落空间分异明显。相对于大土岛和中土岛, 小土岛内外群落相似性程度最高。优势种短花针茅密度在土岛内部保持相对稳定, 但在土岛外部随着土岛面积减小而显著增加; 优势种猪毛蒿密度在土岛外部保持相对恒定, 但在土岛内部随着土岛面积减小显著增加。反映了小土岛生境有利于内外生境物种相互入侵扩散(表1)。草原成分短花针茅、牛枝子、糙隐子草、远志(*Polygala tenuifolia*)在大土岛、中土岛的频度均大于50%, 而

图1 不同面积土岛内外群落Jaccard相异矩阵热图。Jaccard指数值位于0–1之间。红紫色表示相异系数接近0 (最大相似性), 青绿色表示相异系数接近1 (最小相似性)。图中数字分别表示土岛内部(1, 2, 3)、边缘(4, 5, 6)和外部(7, 8, 9)。

Fig. 1 Jaccard dissimilarity matrix heat map for different area soil islands. The purple indicate the 0 value reflecting the maximum similarity, the turquoise indicate the 1 value reflecting the minimum similarity. The numbers 1–3, 4–6 and 7–8 represent inside, marginal and outside areas of the soil islands, respectively.

表1 土岛内外优势种短花针茅和猪毛蒿密度(平均值±标准差)
Table 1 Density of *Stipa breviflora* and *Artemisia scoparia* inside and outside the soil islands (mean ± SD)

	土岛内部 Inside the soil island			土岛外部 Outside the soil island		
	大土岛 Large island	中土岛 Medium island	小土岛 Small island	中土岛 Medium island	小土岛 small island	
短花针茅 <i>S. breviflora</i>	22.28 ± 11.17 ^{ab}	29.75 ± 10.43 ^a	28.17 ± 14.24 ^a	13.19 ± 6.38 ^{bc}	7.03 ± 5.25 ^{bc}	
猪毛蒿 <i>A. scoparia</i>	4.68 ± 3.65 ^c	29.33 ± 20.56 ^{bc}	38.42 ± 3.47 ^{bc}	69.63 ± 13.99 ^{ab}	73.83 ± 30.46 ^{ab}	

同一行不同小写字母表示不同大小土岛之间差异显著($P < 0.05$)。
Different small letters in the same row indicate significant differences among different soil islands ($P < 0.05$).

表2 不同土岛植物群落多样性及生物量(平均值±标准差)
Table 2 Plant diversity and biomass among different soil islands (mean ± SD)

		物种数 Species richness	Simpson指数 Simpson index	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	均匀度指数 Evenness index	β多样性 β diversity	生物量 Biomass
内部 Inside	大土岛 Large island	10.1 ± 2.26 ^a	0.89 ± 0.2 ^a	2.48 ± 0.39 ^a	0.98 ± 0.19 ^a	2.93 ± 0.67 ^a	44.34 ± 5.45 ^{bc}
	中土岛 Medium island	9.64 ± 2.98 ^a	0.85 ± 0.19 ^a	2.27 ± 0.28 ^a	0.93 ± 0.14 ^a	2.49 ± 0.57 ^{ab}	55.29 ± 2.13 ^{abc}
	小土岛 Small island	9.66 ± 1.23 ^a	0.87 ± 0.17 ^a	2.25 ± 0.20 ^a	0.91 ± 0.12 ^a	2.24 ± 0.6 ^{ab}	34.66 ± 6.41 ^c
外部 Outside	大土岛 Large island	11.15 ± 3.36 ^a	0.83 ± 0.16 ^a	2.11 ± 0.39 ^{ab}	0.82 ± 0.05 ^a	1.89 ± 0.4 ^b	86.46 ± 41.13 ^a
	中土岛 Medium island	8.89 ± 1.86 ^a	0.73 ± 0.15 ^a	1.83 ± 0.46 ^{ab}	0.78 ± 0.20 ^a	2.59 ± 0.3 ^{ab}	89.48 ± 32.24 ^a
	小土岛 Small island	7.5 ± 0.94 ^a	0.61 ± 0.02 ^a	1.48 ± 0.15 ^b	0.74 ± 0.13 ^a	2.6 ± 0.52 ^{ab}	81.54 ± 7.64 ^{ab}

同一列不同小写字母表示不同土岛之间差异显著($P < 0.05$)。
Different small letters in the same column indicate significant differences among different soil islands ($P < 0.05$).

在小土岛仅针茅、牛枝子的频度大于50%。大土岛内部出现了冬青叶兔唇花、蓍状亚菊等极耐旱的成分,群落类型分异明显。与草原成分物种及其频度随着土岛面积减少而减小的情况相反,一、二年生的猪毛蒿、猪毛菜、绵蓬在大、中、小土岛的频度都很高(附录1)。由此反映,土岛内外植物群落相异性主要在于草原成分的保持。

随着土岛面积减小,不同多样性指数整体呈减小趋势,但均未达到显著水平;群落生物量最大值和最小值分别出现在中土岛和小土岛且差异显著($P < 0.05$);土岛外部Shannon-Wiener指数、优势度指数、均匀度指数均低于土岛内部,但仅均匀度指数差异显著($P < 0.05$),物种丰富度分别在大、中土岛外部较高($P > 0.05$)、在小土岛外部显著较低($P < 0.05$),β多样性在大土岛外部较低,但中土岛和小土岛外部高于内部;群落生物量在土岛外部显著高于土岛内部($P < 0.05$) (表2)。

2.2 土岛生境的物种生态位重叠

土岛内外绝大多数物种生态位重叠度较小(附录2)。以大土岛内部为例,植物生态位宽度与生态位重叠度之间存在较大相关性,具有较大生态位宽度的物种间生态位重叠度也较大,例如,禾本科优势种短花针茅、糙隐子草与豆科植物牛枝子、乳白

黄耆(*Astragalus galactites*)、米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)、猫头刺。植物科水平上,大土岛与中土岛的生态位重叠特征无明显差别。但物种水平上,生态位重叠度较大的物种对在中土岛内外均有所增加,而且相同物种对重叠度发生变化。例如,与大土岛相比,中土岛内部优势种短花针茅与糙隐子草重叠度降低,与苦豆子间重叠度增加,与猪毛蒿的重叠度降低(附录2)。小土岛与中土岛表现出相似的特征,即豆科植物与菊科植物间发生较大生态位重叠。生态位宽度较小的物种间发生较大生态位重叠的现象在小土岛尤为明显,例如禾本科植物白草(*P. centrasiticum*)、冰草(*Agropyron cristatum*) (附录2)。相对于大土岛和中土岛外部,小土岛外部生态位重叠物种对数目明显下降。较大的生态位重叠度不再集中发生于不同科或者同一科不同属物种间,而主要体现在不同科不同属之间。综上所述,原生草原群落经过长期演化,群落不同的共存物种生态位高度分化,形成适应环境的共存机制。但由于生境条件的差异,共存物种生态位重叠度在土岛内部呈聚集特征,而在土岛外部或者沙化生境下呈发散特征。

2.3 土岛生境物种共存格局分析

基于土岛所有物种矩阵的零模型分析结果见表3。基于FF算法的C-Score值表明,大、中、小土

岛内外生境的植物群落均表现为竞争性群落结构,但是这种竞争结构仅在中土岛外部达到显著水平($P < 0.05$),其他生境条件下表现为非竞争性群落结构。物种间相互作用分析结果表明:大土岛内、外样地分别发现450和630对相互作用物种对,显著正相互作用物种分别为9和6对,显著负相互作用物种对分别为有11和5对;中土岛内、外样地分别发现351和378对相互作用物种对,显著正相互作用物种对分别为9和8对,显著负相互作用物种对分别为4和8对;小土岛内、外分别发现434和404对相互作用物种对,显著正相互作用物种对均为7对,显著负相互作用物种对分别3和4对(图2)。整体来看,显著相互作用物种对较少,尤其是显著负相互作用物种对数目很少,也未对土岛大小表现出明显的响应规律。

2.4 土岛生境中显著相互作用物种对出现几率及其强度分析

基于土岛内、外部显著物种对数目的正负相互

作用强度meta分析结果表明,本研究的6个生境条件不存在异质性($P > 0.05$),即土岛面积大小、内部外部等生境条件对显著相互作用物种对出现的几率无显著影响。显著物种对出现的效应值置信区间均包含0,说明不同大小土岛生境下,正、负相互作用物种对发生几率无显著差异(图3)。

为更好阐明生境对显著物种对之间相互作用强度的影响,分别对土岛内外整体、土岛外部、土岛内部进行meta分析。结果表明,土岛内外整体、土岛外部生境均未发现生境对显著物种对正负相互作用强度的显著影响作用(图4B, C)。例如,土岛外部无异质性存在,即物种对显著相互作用强度在所有土岛外部均无差异($P = 0.48$),相互作用效应值置信区间包含0,说明物种对显著正、负相互作用强度无明显差异。而在土岛内部,显著物种对相互作用强度存在异质性($P < 0.01$),不同土岛内部生境条件对物种对显著相互作用强度具有极显著影响(图4A)。例如,在大岛内部,物种间相互作用强度效应

表3 基于零模型土岛不同生境植物群落共存格局分析

Table 3 Species co-occurrence analysis for plant community among different soil islands (null model analysis)

土岛	Soil island	实际值C-score	模拟值C-score	实际值小于模拟值的P值	实际值大于模拟值的P值	标准效应量
		Observed C-score	Simulated C-score	P-observed < P-simulated	P-observed > P-simulated	Standardized effect size
内部 Inside	大土岛 Large island	25.11	25.05	0.64	0.36	0.29
	中土岛 Medium island	10.25	10.23	0.6	0.41	0.16
	小土岛 Small island	7.8	7.63	0.95	0.05	1.85
外部 Outside	大土岛 Large island	9.32	9.27	0.72	0.29	0.5
	中土岛 Medium island	9.44	9.15	0.02	0.02	2.22
	小土岛 Small island	11.99	11.8	0.94	0.06	1.62

图2 基于零模型共存物种对标准效应量的频率分布。A: 大土岛内; B: 中土岛内; C: 小土岛内; D: 大土岛外; E: 中土岛外; F: 小土岛外。竖线表示95%置信区间。

Fig. 2 Frequency distribution of standardized effect size (SES) among the pairs of coexisting species. A, B and C indicate inside the large, medium and small islands, respectively. D, E and F indicate outside the large, medium and small islands, respectively. The lines represent the 95% confidence interval.

图3 不同土岛生境群落显著物种对meta分析。A: 大土岛内; B: 中土岛内; C: 小土岛内; D: 大土岛外; E: 中土岛外; F: 小土岛外。

Fig. 3 Meta analysis of species pairs with significant interactions. A, B and C indicate inside the large, medium and small soil islands, respectively. D, E and F indicate outside the large, medium and small soil islands, respectively.

位于无效线右侧, 表明物种间负相互作用强于正相互作用; 在中岛和小岛内部, 位于无效线左侧表明物种间负相互作用强度弱于正相互作用。大、中土岛外部正相互作用强于小岛外部。整体来看, 随着土岛面积的减小, 土岛内部物种间负相互作用呈现先减弱后增强的趋势, 土岛外部呈现减小趋势(图4)。基于上述结果(图4), 对土岛内部显著物种对相互作用强度的异质性来源进行检验发现, 土壤环境因子(PCs)对土岛内异质性具有显著解释作用, 对土岛外异质性无显著解释作用(表4)。就主要土壤变量PC1而言, 从大土岛到小土岛, 土壤PC1所代表的主要环境因子从土壤细砂粒和黏粒转变为土壤粗砂粒(附录3), 说明影响土岛生境群落共存物种对的关键因子随着土岛面积的减小发生变化。

表4 土岛内部显著物种对相互作用强度meta分析异质性来源检验

Table 4 Test for meta heterogeneity of the strength interaction among significant species pairs inside the soil island

参数 Parameter		总异质性 Total heterogeneity	混合效应模型 Mixed-Effects Model			
			PC1	PC2	PC3	Area
土岛内部 Inside the soil islands	模型方差 τ^2 Estimated amount of total heterogeneity	0.97	0.1565	0.1897	2.1863	1.7245
	标准差 SD	1.16	0.4067	0.4516	3.3815	2.8083
	R^2 (amount of heterogeneity accounted for)		85.36%	80.44%	0%	0%
	异质性检验结果 Test for heterogeneity					
	自由度 $Q(df=2)$	12.68	2.1946	5.1145	0.0039	0.2431
	P-val P值	< 0.01	0.017	0.0237	0.9504	0.622
土岛内外 Outside and inside the soil islands	模型方差 τ^2 Estimated amount of total heterogeneity	0.29	—	—	—	—
	自由度 $Q(df=5)$	14.45	1.06	0.3759	0.745	—
	P-val P值	0.01	0.7867	0.5398	0.3881	—

—(PC1、PC2、PC3)表示无解释作用未列出; —(Area)土岛内外异质性探测面积参数不纳入分析。
—(PC1, PC2, PC3) indicates the soil variables without explanations; —(Area) indicates meta analysis without the island area variable.

图4 群落中显著物种对之间正负相互作用强度meta分析。A: 大土岛内; B: 中土岛内; C: 小土岛内; D: 大土岛外; E: 中土岛外; F: 小土岛外。

Fig. 4 Meta analysis of the strength interaction for significant species pairs in soil islands community. A, B and C indicate inside the large, medium and small islands, respectively. D, E and F indicate outside the large, medium and small islands, respectively.

表5 不同土岛内部群落环境因子生态位重叠度指标(O_{ik})

Table 5 Community niche analysis for selected environmental principal components

	环境变量 Environment variables	实测值 Observed value	模拟值 Mean of simulated value	标准效应量 SES	实测值大于模拟值的P值 P-observed > P-simulated	实测值小于模拟值的P值 P-observed < P-simulated
大土岛 Large island	PC1	0.61	0.60	1.01	0.86	0.14
	PC2	0.61	0.54	6.62	0.00	1.00
中土岛 Medium island	PC1	0.54	0.54	0.53	0.24	0.76
	PC2	0.55	0.47	5.61	0.00	1.00
小土岛 Small island	PC1	0.49	0.44	2.39	0.03	0.97

2.5 环境筛选和物种间相互作用在土岛群落物种共存格局中的相对重要性

土岛内外不同环境变量(PCs)的生态位重叠指标 O_{ik} 分析结果表明(表5), PC1资源生态位重叠度实测值在中土岛和小土岛大于模拟值且SES均大于2; PC2资源生态位重叠度实测值在大土岛、中土岛均大于模拟值且SES大于2, 表明土岛内部植物群落表现为非竞争性群落结构是环境过滤主导的结果, 环境因子对群落调控强度在小土岛内部增加。随着土岛面积减小, 群落共存物种生态位重叠度实测值逐渐减小(0.61–0.49)。

3 讨论

3.1 土岛生境对于群落分异的影响

荒漠草原区域特殊的土被结构“土岛”对于沙化草地物种多样性维持具有重要作用。首先, 土岛斑块内部以短花针茅、糙隐子草、牛枝子等草原成分为主, 而土岛外部则以演替初期的猪毛蒿、猪毛菜、绵蓬等一、二年生植物为主(附录1); 其次, 随着土岛面积的减小, 群落内部猪毛蒿数量显著增加, 群落物种多样性整体降低(附录1, 表1)。土岛原始灰钙土生境沙化后, 草原物种逐渐从群落中退出或者消失, 群落类型发生转变。因此, 土岛在生境破碎化的荒漠草原发挥着草原成分物种库作用。

不同土岛生境PCA分析结果表明土壤黏粉粒含量显著影响着群落共存格局, 最大的差异体现在小土岛粗砂粒含量的增加(附录3)。这与干旱地区土壤质地二分法假设一致(李新荣等, 2014)。水分是干旱半干旱区生态格局和过程的驱动力, 决定了植被空间分布格局与生态过程(胡广录等, 2011)。有研究表明, 生境水分资源对短花针茅群落结构和组成具

有重要的调控作用(张庆, 2011)。不同土壤质地往往与土壤水文过程密切相关。土岛内部紧实的沙壤土的黏粉粒含量较高导致降水入渗少, 但是能够保持水分。强旱生丛生禾草如短花针茅、糙隐子草等, 具有细而多的分枝, 它们的根系稠密地分布在一个小范围的土体中, 适宜于容纳充足水分的沙壤土(Walter, 1985)。与土岛内部原始灰钙土生境不同, 土岛外部沙粒含量较高的沙土具有降水入渗快、渗漏快的特点, 发育了能够适应土壤水分冲击式波动且种群或生物量在降雨特别丰富的时期暴发式增长的一、二年生的猪毛蒿、猪毛菜、绵蓬等植物。猪毛蒿是典型的 r 对策物种, 在大降雨事件时集中暴发, 且在土岛外部沙化生境中占据优势种地位。其种群自我抑制能力弱, 不利于物种共存, 导致群落生物多样性低。在干旱半干旱地区, 小尺度环境异质性是物种共存的重要因素(Bergholz et al, 2017)。虽然说生境破碎化造成的环境异质性成为构建物种丰富度的重要因素, 但是从多样性“量”与“质”平衡的关系衡量, 土岛内部的草原成分具有更加重要的意义。这说明保护草原植物成分的关键是保护土岛及其土壤不受侵蚀。

3.2 土岛生境群落物种共存的影响机制

环境因子资源生态位重叠度(O_{ik})分析结果表明, 土岛内部环境过滤为主的生态过程调控群落物种组成和结构。发挥主要作用的环境因子, 在大土岛和中土岛内部为土壤细砂粒和黏粒, 而在小土岛内部为土壤粗砂粒(表4, 图4, 附录3), 反映了荒漠草原原始土岛在生境的破碎化或者退化情况下, 相同多样性的维持或者共存机制中的关键调控因子指向发生转变。同时, 主要环境因子PC1的标准效应量从大土岛到小土岛逐渐增加(1.01–2.39), 反映了

土岛面积的减小使得环境因子对物种的筛选强度逐渐增加。

环境筛选强度的增加使得群落物种相似性增加, 将引起相似性限制作用的发生(Boeye et al, 2014)。相似性限制作用强调共存物种之间的竞争, 最终引起共存物种生态位分化(柴永福和岳明, 2016)。无论是大土岛还是中、小土岛, 土岛内部还是外部, 植物生态位高度分化, 这是适应荒漠草原生境物种共存的基础条件(Briers, 2006)。本研究的零模型分析结果表明, 群落物种显著的竞争性格局仅在小土岛内部出现, 而且共存物种资源生态位重叠度随着土岛面积的减小而降低(0.61–0.49)(表3, 5)。说明荒漠草原原始生境的破碎化或者退化会显著改变群落物种共存格局, 降低了物种对资源利用的相似性。这是导致大土岛内部生物多样性较好的主要原因。但是, 由于植物向土岛入侵, 中土岛的生态位重叠度增加, 小土岛豆科植物与菊科植物的生态位重叠尤为明显。而且在中土岛外部和小土岛内部均出现了显著的竞争性格局。虽然显著相互作用物种对数目在大小土岛及其内外没有显著差异, 但是物种对显著相互作用强度受到土岛生境的影响。

不同面积土岛内部群落显著物种对数目较少, 显著物种对负相互作用大于正相互作用, 但群落整体并未表现出明显的竞争格局(图3, 表5), 因此, 物种间相互作用未能影响群落共存格局。基于稀释效应, 群落内部正负相互作用对群落整体物种共存的影响作用受到限制(Gotelli & Ulrich, 2010; Krasnov et al, 2011), 因此, 本研究群落共存物种普遍表现为随机的非竞争性格局(除小土岛内部群落)(表3), 但这并不等价于竞争作用的缺失或者不存在。本研究发现, 土岛面积大小对于群落物种共存格局的改变不可忽略, 尤其体现在小土岛物种多样性降低, 但群落整体竞争程度(SES)反而增加(表2, 3)。但从优势种短花针茅和猪毛蒿的密度变化特征来看, 随土岛面积减小, 短花针茅密度无明显变化, 而且普遍缺少幼苗。主要是幼嫩的禾草在萌发过程中需要较多的水分资源, 不及老株禾草节省水分(Walter, 1985)。短花针茅种群的这种自我抑制作用恰恰有利于物种共存(May & Mclean, 1976), 这是导致土岛内部生物多样性较高的主要原因。猪毛蒿密度在小

土岛显著增加, 这可能是群落整体竞争程度增加的根本原因(表1)。不同生境物种迁移扩散可能是土岛破碎化生境物种共存的另一个重要决定因素。meta分析结果表明, 土岛内外群落作为整体(类似于meta种群或者群落), 物种间相互作用强度的meta异质性检验未达到显著水平, 这可能是由于不同群落类型的物种置换受随机扩散作用的影响, 因为土壤因子不能成为解释meta异质性的因素(图4)。上述分析说明要保护荒漠草原原生生境及群落, 其根本是保护其中的物种共存机制, 这是生物多样性维持的关键。

生境破碎化引起土岛内外植物群落类型显著分异, 主要表现在土岛内部群落保留了较多的草原成分, 土岛内外群落相似性随着破碎化程度增大而增大; 群落物种共存的竞争性格局在小土岛生境中出现; 环境筛选机制下的关键指示因子由土壤细砂粒和黏粒转变为粗砂粒。

生态位高度分化是荒漠草原物种共存的基础。环境过滤主导物种共存格局, 生境破碎化增加了环境因子对群落物种共存的调控强度。物种间相互作用虽然未能显著影响土岛内外群落共存格局, 但优势种群的自我抑制有助于物种共存。保护面积在200 m²以上的大土岛对于恢复荒漠草原区草原成分和其物种多样性机制都十分必要。

致谢: 感谢二位审稿专家和责任编委给予本文的精辟修改意见!

参考文献

- Albrecht M, Gotelli NJ (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, 126, 134–141.
- Bao SD (2000) Soil Agro-chemical Analysis. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [鲍士旦 (2000) 土壤农化分析. 中国农业出版社, 北京.]
- Bergholz K, May F, Giladi I, Ristow M, Ziv Y, Jeltsch F (2017) Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 24, 138–146.
- Boeye J, Kubisch A, Bonte D (2014) Habitat structure mediates spatial segregation and therefore coexistence. *Landscape Ecology*, 29, 593–604.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (translated by Lai JS) (2014) *Numerical Ecology with R*, pp. 332–334. Higher Education

- Press, Beijing. (in Chinese) [赖江山 (译) (2014) 数量生态学——R语言的应用, 332–334页. 高等教育出版社, 北京.]
- Briers R (2006) Ecology: From individuals to ecosystems. *Freshwater Biology*, 51, 1787–1788.
- Brown CD, Boutin C (2009) Linking past land use, recent disturbance, and dispersal mechanism to forest composition. *Biological Conservation*, 142, 1647–1656.
- Chai YF, Yue M (2017) Research advances in plant community assembly mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4557–4572. (in Chinese with English abstract) [柴永福, 岳明 (2017) 植物群落构建机制研究进展. *生态学报*, 36, 4557–4572.]
- Chen L, Mi XC, Ma KP (2014) Niche differentiation and its consequence on biodiversity maintenance in forest communities. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 26, 112–117. (in Chinese) [陈磊, 米湘成, 马克平 (2014) 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. *生命科学*, 26, 112–117.]
- Chu CJ, Wang YS, Liu Y, Jiang L, He FL (2017) Advances in species coexistence theory. *Biodiversity Science*, 25, 345–354. (in Chinese with English abstract) [储诚进, 王酉石, 刘宇, 蒋林, 何芳良 (2017) 物种共存理论研究进展. *生物多样性*, 25, 345–354.]
- Collins CD, Banks-Leite C, Brudvig LA, Foster BL, Cook WM, Damschen EI, Andrade A, Austin M, Camargo JL, Driscoll DA (2017) Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography*, 40, 119–130.
- Duan HL, Zhao A, Yao Z (2017) Analysis of wetland plant-soil relationships and population niches in Chayegang marshland near Henghu farm in the Poyang Lake region during the dry season. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 3744–3754. (in Chinese with English abstract) [段后浪, 赵安, 姚忠 (2017) 恒湖农场茶叶港草洲枯水期湿地植物与土壤关系及种群生态位分析. *生态学报*, 37, 3744–3754.]
- Gao M, He P, Zhang X (2014) Relative roles of spatial factors, environmental filtering and biotic interactions in fine-scale structuring of a soil mite community. *Soil Biology & Biochemistry*, 79, 68–77.
- Gonzalez M, Ladet S, Deconchat M, Cabanettes A, Alard D, Balent G (2010) Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants. *Forest Ecology and Management*, 259, 266–274.
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002) Species co-occurrence: A meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- Gotelli NJ, Ulrich W (2010) The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 162, 463–477.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, Gonzalez A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton JO, Austin MP, Collins CD (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052.
- Han DY, Yang YF (2014) Species abundance–distribution relationship and its interpretation in plant communities on the Songnen grasslands, China. *Biodiversity Science*, 22, 348–357. (in Chinese with English abstract) [韩大勇, 杨允菲 (2014) 松嫩草地植物群落物种多度–分布关系及其解释. *生物多样性*, 22, 348–357.]
- Hu G, Feeley KJ, Yu M (2016) Habitat fragmentation drives plant community assembly processes across life stages. *PLoS ONE*, 11, e0159572.
- Hu GL, Zhao WZ, Wang G (2011) Reviews on spatial pattern and sand-binding effect of patch vegetation in arid desert area. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 7609–7616. (in Chinese with English abstract) [胡广录, 赵文智, 王岗 (2011) 干旱荒漠区斑块状植被空间格局及其防沙效应研究进展. *生态学报*, 31, 7609–7616.]
- Jiménez JJ, Decaëns T, Rossi JP (2012) Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian “Llanos”. *Oikos*, 121, 915–926.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS (2011) Aggregative-structure is the rule in communities of fleas: Null model analysis. *Ecography*, 34, 751–761.
- Li XR, Zhao Y, Hui R, Su JQ, Gao YH (2014) Progress and trend of development of restoration ecology research in the arid regions of China. *Progress in Geography*, 33, 1435–1443. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 赵洋, 回嵘, 苏洁琼, 高艳红 (2014) 中国干旱区恢复生态学研究进展及趋势评述. *地理科学进展*, 33, 1435–1443.]
- Ma KM, Zhang JY, Guo XD, Fu BJ (2002) Plant diversity distribution of mountains in rural landscapes: The combined influences of topography and land use. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 575–588. (in Chinese with English abstract) [马克明, 张洁瑜, 郭旭东, 傅伯杰 (2002) 农业景观中山体的植物多样性分布: 地形和土地利用的综合影响. *植物生态学报*, 26, 575–588.]
- May R, Mclean A (1976) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, pp. 1147–1152. Oxford University Press, New York.
- Miguel JM, Martín-Forés I, Acosta-Gallo B, del Pozo A, Ovalle C, Sánchez-Jardón L, Castro I, Casado MA (2016) Non-random co-occurrence of native and exotic plant species in Mediterranean grasslands. *Acta Oecologica*, 77, 18–26.
- Patiño J, Whittaker RJ, Borges PAV, Fernández-Palacios JM, Ah-Peng C, Araújo MB, Ávila SP, Cardoso P, Cornuault J, de Boer EJ, de Nascimento L, Gil A, González-Castro A, Gruner DS, Heleno R, Horta J, Illera GJ, Kaiser-Bunbury CN, Matthews TJ, Papadopoulou A, Pettorelli N, Price JP, Santos AMC, Steinbauer MJ, Triantis KA, Valente L, Vargas P, Weigelt P, Emerson BC (2017) A roadmap for island biology: 50 fundamental questions after 50 years of The Theory of Island Biogeography. *Journal of Biogeography*, 44, 963–983.

- Shang KK, Da LJ (2013) Microtopographic spatial differentiation pattern and coexistence mechanism of relict deciduous broadleaved trees: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1912–1919. (in Chinese with English abstract) [商侃侃, 达良俊 (2013) 孑遗落叶阔叶树种微地形空间分异格局及共存机制研究概述. *生态学杂志*, 32, 1912–1919.]
- Walter H (1985) *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*. Springer-Verlag, New York.
- Wu J, Yu XC, Liu ZM, Hou XZ, Qian JQ, Xing BZ (2017) Effects of “habitat island” area on plant species diversity and its distribution pattern in Horqin Sand Land. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 43–53. (in Chinese with English abstract) [武晶, 余新春, 刘志民, 侯宪章, 钱建强, 邢宝振 (2017) 科尔沁沙地“生境岛屿”面积对植物物种多样性及其分布格局的影响. *生态学杂志*, 36, 43–53.]
- Zhang JT (2004) *Numerical Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2004) 数量生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang Q (2011) *Biodiversity Patterns and Environmental Interpretation of *Stipa breviflora* Grassland in Inner Mongolia*. PhD dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [张庆 (2011) 内蒙古短花针茅草原生物多样性格局及环境解释. 博士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Neutral theory in community ecology. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 868–877. (in Chinese with English abstract) [周淑荣, 张大勇 (2006) 群落生态学的中性理论. *植物生态学报*, 30, 868–877.]
- Zou XH (2015) *Ecological Effects and Dynamic Mechanisms of Vegetation Patches in Alkali-Saline Grassland Landscape on the Songnen Plains*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. (in Chinese with English abstract) [邹雪辉 (2015) 松嫩盐碱化草地景观植被斑块的生态效应与动态机制. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 荒漠草原土岛物种名录及其重要值(P_i)

Appendix 1 Species name and the important value (P_i) in soil islands of desert steppe.
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018045-1.pdf>

附录2 不同土岛植物生态位宽度值

Appendix 2 The value of niche width among different soil islands
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018045-2.pdf>

附录3 土岛内部土壤环境因子主成分分析

Appendix 3 Principal component analysis (PCA) of the soil environmental variables inside the soil islands
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2018045-3.pdf>

宋乃平, 王兴, 陈林, 薛毅, 陈娟, 随金明, 王磊, 杨新国. 荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 667–677.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018045>

附录 1 荒漠草原土岛物种名录及其重要值(P_i)

Appendix 1 Species name and the important value (P_i) in soil islands of desert steppe

物种 Species	大岛内 Inside the large island		中岛内 Inside the medium island		小岛内 Inside the small island		大岛外 Outside the large island		中岛外 Outside the medium island		小岛外 Outside the small island	
	编号 Code	P_i	编号 Code	P_i	编号 Code	P_i	编号 Code	P_i	编号 Code	P_i	编号 Code	P_i
短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	sp1	0.33	sp1	0.29	sp1	0.27	sp1	0.06	sp1	0.11	sp1	0.04
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	sp2	0.05	sp2	0.06	sp2	0.06	sp2	0.03	sp2	0.04	sp2	0.01
中亚白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	sp3	0.00	sp4	0.01	sp4	0.00	sp3	0.04	sp3	0.03	sp3	0.08
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	sp4	0.00	*	*	sp5	0.00	sp5	0.01	*	*	*	*
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	sp5	0.00	sp3	0.01	sp3	0.02	sp4	0.00	sp4	0.00	sp4	0.03
牛枝子 <i>Lespedeza potaninii</i>	sp6	0.04	sp6	0.14	sp8	0.14	sp6	0.03	sp6	0.09	sp6	0.05
苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	sp7	0.02	sp5	0.04	sp7	0.01	sp7	0.04	sp5	0.05	sp5	0.05
披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	sp8	0.04	sp10	0.02	sp6	0.00	sp8	0.03	sp9	0.01	sp9	0.02
乳白花黄耆 <i>Astragalus galactites</i>	sp9	0.01	sp11	0.00	sp10	0.00	sp12	0.01	sp11	0.00	sp10	0.00
米口袋 <i>Gueldenstaedtia verna</i>	sp10	0.01	sp8	0.01	sp9	0.01	sp10	0.01	sp7	0.01	sp8	0.01
草木犀状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	sp11	0.00	sp9	0.01	sp11	0.03	sp13	0.00	sp10	0.01	*	*
砂珍珠豆 <i>Oxytropis racemosa</i>	sp12	0.00	sp7	0.02	sp12	0.02	sp9	0.00	sp8	0.02	sp7	0.02
猫头刺 <i>Oxytropis aciphylla</i>	sp13	0.02	*	*	sp13	0.01	sp11	0.02	*	*	sp11	0.01
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	sp14	0.03	sp12	0.19	sp14	0.21	sp14	0.41	sp12	0.41	sp12	0.47
中华小苦荬 <i>Ixeridium chinense</i>	sp15	0.01	sp13	0.01	sp15	0.02	sp15	0.01	sp13	0.01	sp13	0.01
细裂叶莲蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	sp16	0.01	sp22	*	sp29	0.00	sp27	0.01	sp27	0.00	*	*
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	sp17	0.00	sp14	0.02	*	*	sp25	0.01	sp14	0.01	sp27	0.00
顶羽菊 <i>Acroptilon repens</i>	sp18	0.02	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	sp19	0.03	sp15	0.05	sp25	0.02	sp17	0.01	sp17	0.01	sp21	0.01
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	sp20	0.05	sp16	0.05	sp16	0.03	sp16	0.10	sp15	0.06	sp14	0.03
绵蓬 <i>Corispermum hyssopifolium</i>	sp21	0.04	sp17	0.04	sp17	0.03	sp23	0.05	sp16	0.11	sp15	0.07
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	sp22	0.03	*	*	sp18	0.05	sp18	0.02	sp22	0.00	sp17	0.03
拐轴鸦葱 <i>Scorzonera divaricata</i>	sp23	0.01	sp23	0.00	sp24	0.01	sp24	0.02	sp21	0.00	sp20	0.00
冬青叶兔唇花 <i>Lagochilus ilicifolius</i>	sp24	0.09	*	*	*	*	sp31	0.03	sp19	0.01	sp29	0.00
大戟 <i>Euphorbia pekinensis</i>	sp25	0.00	sp21	0.01	sp20	0.01	sp26	0.01	*	*	sp16	0.00
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	sp26	0.00	*	*	*	*	sp21	0.00	*	*	*	*
北芸香 <i>Haplophyllum dauricum</i>	sp27	0.01	*	*	sp26	0.01	sp29	0.00	sp20	0.00	*	*
蓍状亚菊 <i>Ajania achilloides</i>	sp28	0.06	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	sp29	0.03	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
蒺藜 <i>Tribulus terrester</i>	sp30	0.02	*	*	sp22	0.01	sp30	0.00	sp29	0.00	sp23	0.01
地稍瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	sp31	0.00	*	*	sp23	0.00	*	*	*	*	sp18	0.00
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>	*	*	sp18	0.02	sp21	0.02	*	*	sp18	0.01	sp26	0.01
老瓜头 <i>Cynanchum komarovii</i>	*	*	sp19	0.00	*	*	sp22	0.02	*	*	sp28	0.00
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	*	*	sp20	0.01	sp19	0.01	sp19	0.02	sp23	0.00	sp19	0.01
大看麦娘 <i>Alopecurus pratensis</i>	*	*	sp24	0.01	*	*	*	*	*	*	*	*
栉叶蒿 <i>Neopallasia pectinata</i>	*	*	sp25	0.00	*	*	*	*	*	*	*	*
硬阿魏 <i>Ferula bungeana</i>	*	*	sp26	0.00	*	*	*	*	*	*	*	*
风毛菊 <i>Saussurea japonica</i>	*	*	sp27	0.02	*	*	sp35	0.00	sp25	0.01	*	*
鳶蓟 <i>Olgaea leucophylla</i>	*	*	sp28	0.00	*	*	sp36	0.00	*	*	*	*
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	*	*	*	*	sp27	0.00	*	*	*	*	sp24	0.00
蒙古韭 <i>Allium mongolicum</i>	*	*	*	*	sp28	0.00	sp28	0.00	sp26	0.01	*	*

宋乃平, 王兴, 陈林, 薛毅, 陈娟, 随金明, 王磊, 杨新国. 荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 667–677.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018045>

雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i>	*	*	*	*	<i>sp30</i>	*	<i>sp32</i>	0.01	<i>sp24</i>	0.00	<i>sp22</i>	0.02
砂蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	*	*	*	*	*	*	<i>sp33</i>	0.00	*	*	*	*
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	*	*	*	*	*	*	<i>sp34</i>	0.00	*	*	*	*
菟丝子 <i>Cuscuta chinensis</i>	*	*	*	*	*	*	<i>sp20</i>	0.00	*	*	<i>sp25</i>	0.01
二色补血草 <i>Limonium bicolor</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	<i>sp28</i>	0.00	*	*

*表示对相应的物种在土岛内/外部未出现。 * indicate species did not occurred inside or outside the soil island.

宋乃平, 王兴, 陈林, 薛毅, 陈娟, 随金明, 王磊, 杨新国. 荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 667–677.

<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018045>

附录 2 不同土岛植物生态位宽度值

Appendix 2 The value of niche width among different soil islands

物种 Species	大土岛内 Inside the large island	中土岛内 Inside the medium island	小土岛内 Inside the small island	大土岛外 Outside the large island	中土岛外 Outside the medium island	小土岛外 Outside the small island
短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	3.43	3.00	2.91	2.66	2.53	2.11
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	3.05	2.34	2.58	1.95	1.89	1.00
中亚白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	0.00	0.82	0.56	2.16	1.75	1.64
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.56	*	0.00	0.00	*	*
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	0.67	1.59	1.10	0.00	0.00	1.67
牛枝子 <i>Lespedeza potaninii</i>	2.59	2.69	2.65	2.33	2.44	2.07
苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	1.84	2.03	0.55	1.88	2.14	1.99
披针叶黄耆 <i>Thermopsis lanceolata</i>	2.14	1.72	0.00	2.03	0.00	1.09
乳白花黄芪 <i>Astragalus galactites</i>	2.26	0.64	0.35	2.14	1.33	0.64
米口袋 <i>Gueldenstaedtia verna</i>	2.33	2.14	2.10	1.77	1.87	2.14
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	1.21	1.32	1.72	0.00	1.03	*
砂珍棘豆 <i>Oxytropis racemosa</i>	0.00	2.31	2.27	0.90	2.20	1.74
猫头刺 <i>Oxytropis aciphylla</i>	2.33	*	1.07	2.11	*	0.18
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	2.65	2.81	2.82	2.98	2.99	2.99
中华小苦荬 <i>Ixeridium chinense</i>	2.18	2.50	2.35	1.75	1.75	1.56
细裂叶莲蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	1.52	0.00	0.00	1.05	0.00	*
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	1.06	2.26	*	1.52	1.54	0.69
顶羽菊 <i>Acroptilon repens</i>	1.09	*	*	*	*	*
远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	3.19	2.47	1.63	1.70	1.89	1.76
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	2.87	2.17	2.05	2.63	2.64	2.60
绵蓬 <i>Corispermum hyssopifolium</i>	2.59	2.55	2.13	2.36	2.71	2.31
拐轴鸦葱 <i>Scorzonera divaricata</i>	1.18	0.00	0.61	1.45	0.68	0.00
冬青叶兔唇花 <i>Lagochilus ilicifolius</i>	3.05	*	0.42	1.73	*	0.00
大戟 <i>Euphorbia pekinensis</i>	1.08	1.77	1.85	1.06	1.64	0.64
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	0.56	*	0.00	0.00	1.20	0.64
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	2.09	*	1.56	1.74	0.00	1.51
蒺藜 <i>Tribulus terrester</i>	1.90	*	0.83	0.95	0.00	1.32
地稍瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	0.50	*	0.00	*	*	*
大看麦娘 <i>Alopecurus pratensis</i>	1.76	0.00	*	*	*	*
北芸香 <i>Haplophyllum dauricum</i>	2.35	*	0.66	0.00	*	*
蓍状亚菊 <i>Ajania achilloides</i>	2.32	*	*	*	*	*
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>	*	1.33	1.83	*	1.17	1.31
老瓜头 <i>Cynanchum komarovii</i>	*	1.18	*	1.42	*	0.00
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	*	1.34	*	2.27	0.69	1.28
栉叶蒿 <i>Neopallasia pectinata</i>	*	0.00	*	*	*	*
硬阿魏 <i>Ferula bungeana</i>	*	0.00	*	*	*	*
风毛菊 <i>Saussurea japonica</i>	*	0.00	*	0.00	1.48	*
鳍蓟 <i>Olgaea leucophylla</i>	*	0.05	*	0.00	*	*
蒙古韭 <i>Allium mongolicum</i>	*	*	0.00	*	*	*
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	*	*	0.67	0.00	*	*
菟丝子 <i>Cuscuta chinensis</i>	*	*	*	0.68	*	0.64
雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i>	*	*	*	0.68	1.29	1.51

宋乃平, 王兴, 陈林, 薛毅, 陈娟, 随金明, 王磊, 杨新国. 荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制. 生物多样性, 2018, 26 (7): 667–677.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2018045>

砂蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	*	*	*	0.00	*	*
二色补血草 <i>Limonium bicolor</i>	*	*	*	*	0.00	*

*表示对应的物种在土岛内/外部未出现。 * indicate species did not occurred inside or outside the soil island.

附录3 土岛内部土壤环境因子主成分分析。A: 大土岛; B: 中土岛; C: 小土岛。Soil carbon content- SOC: 土壤有机碳; Coarse sand: 土壤粗砂粒(2–0.1 mm); Fine sand: 土壤细砂粒(0.1–0.05 mm); Silt + clay: 土壤黏粉粒(< 0.05mm)。

Appendix 3 Principal component analysis (PCA) of the soil environmental variables inside the soil islands. A, B and C indicate inside the large, medium and small soil islands, respectively.

土岛内部环境因子主成分及其因子构成表明(附录3), PC1 主成分在大土岛内部代表了 0–40 cm 细砂粒、10–20 cm 和 20–40 cm 黏粉粒含量; 中土岛内部代表 0–10 cm 和 10–20 cm 黏粉粒、细砂粒含量; 在小土岛内部代表了 0–40 cm 粗砂粒含量。PC2 主成分在大土岛内部代表 0–40 cm 粗砂粒含量; 在中土岛内部代表了 10–20 cm 粗砂粒含量; 在小土岛内部代表了 10–40 cm 黏粉粒含量以及 0–40 cm 细砂粒含量。总之, 环境变量 PC1 在大、中土岛内部主要反映了土壤细颗粒的作用, 但是在小土岛却反映了粗砂粒的作用; 说明土壤遭受侵蚀而发生的质地粗化对土岛内部显著物种对相互作用强度具有重要影响。