•研究报告•

北疆一年生早春短命植物物种丰富度分布格局及其影响因素

王爱霞^{1,2}, 马婧婧^{1,2}, 龚会蝶^{1,2}, 范国安^{1,2}, 王茂¹, 赵红梅^{1,2}, 程军回^{1,2*}

1. 新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052; 2. 新疆土壤与植物生态过程重点实验室, 乌鲁木齐 830052

摘要: 理解植物多样性变化的影响因素一直是群落生态学和生物地理学研究的重要内容。大量研究显示, 植物多样性受到海拔、古气候、现代气候、土壤养分和地上生物量等一系列因素的影响。然而, 很少有研究综合考虑这些因素对植物多样性的影响和相对重要性。本研究以北疆一年生早春短命植物为研究对象, 以2017年和2018年对32个样地调查的物种丰富度为基础, 通过一般线性模型和偏最小二乘途径模型分析了海拔、气候因素(年平均温度、冬季降水、2–5月降水以及末次冰期以来2–5月降水变化距平)、土壤养分(pH、土壤有机碳、全氮、全磷、碳氮比、碳磷比和氮磷比)和地上生物量与该类植物物种丰富度平均值的关系及其相对重要性。结果显示: (1)一年生早春短命植物物种丰富度与海拔、年均温度、2–5月降水、末次冰期以来2–5月降水变化距平、土壤pH、土壤碳氮比和地上生物量均呈现显著的单峰型关系, 而与冬季降水之间表现为先降低后增加的变化趋势, 表明该类植物多样性同时受到多种因素的影响; (2)海拔、气候因素和土壤养分不仅对该类植物物种丰富度存在显著的直接影响, 也可通过改变地上生物量进而对其物种丰富度产生间接影响; (3)这些因素中, 气候因素是影响一年生早春短命植物物种丰富度的最主要影响因素, 其次分别为地上生物量、海拔和土壤养分。海拔、土壤养分、气候因素及地上生物量共同驱动了北疆地区一年生早春短命植物丰富度的变化。

关键词: 海拔; 气候因素; 土壤养分; 地上生物量; 物种丰富度; 一年生早春短命植物

王爱霞, 马婧婧, 龚会蝶, 范国安, 王茂, 赵红梅, 程军回 (2021) 北疆一年生早春短命植物物种丰富度分布格局及其影响因素. 生物多样性, 29, 735–745. doi: 10.17520/biods.2020331.

Wang AX, Ma JJ, Gong HD, Fan GA, Wang M, Zhao HM, Cheng JH (2021) Patterns and drivers of species richness of early spring annual ephemeral plants in northern Xinjiang. Biodiversity Science, 29, 735–745. doi: 10.17520/biods.2020331.

Patterns and drivers of species richness of early spring annual ephemeral plants in northern Xinjiang

Aixia Wang^{1,2}, Jingjing Ma^{1,2}, Huidie Gong^{1,2}, Guoan Fan^{1,2}, Mao Wang¹, Hongmei Zhao^{1,2}, Junhui Cheng^{1,2*}

1 College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052

2 Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052

ABSTRACT

Aims: Identifying factors that determine plant diversity remains an important issue in community ecology and biogeography. Many studies have demonstrated that plant diversity is tightly associated with a suite of environmental factors, such as elevation, contemporary climate, paleoclimate, soil nutrient availability, and aboveground biomass (AGB). However, their effects and relative importance on plant diversity is still unknown due to lack of comprehensive study.

Methods: To assess relative importance of elevation, contemporary climate, paleoclimate, soil nutrient availability and AGB on early spring annual ephemeral plant(s) (ESAE), we surveyed species richness of ESAE across 32 sites in 2017 and 2018 in northern Xinjiang. We used general linear models to explore relationships of mean species richness (SR) of ESAE with elevation, climate (including annual mean temperature, precipitation in winter, precipitation from February to May, and anomaly of precipitation from February to May since the Last Glacial Maximum), soil nutrient availability

收稿日期: 2020-08-16; 接受日期: 2020-12-16

基金项目: 国家自然科学基金(31660127; 31700423; 31960260; U1603235)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: cjhgraymice@126.com

(pH, soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), the ratio of SOC to TN (C : N); the ratio of SOC to TP (C : P), the ratio of TN to TP (N : P), and AGB. We then adapted partial least squares path modeling (PLS-PM) to measure the relative importance of each of these variables in regulating SR of ESAE.

Results: We found that SR of ESAE exhibited a significant unimodal pattern with increasing elevation, annual mean temperature, precipitation from February to May, anomaly of precipitation from February to May since the Last Glacial Maximum, soil pH, C : N, and AGB, but a U-shaped pattern with increasing precipitation in winter. Elevation, climate, and soil nutrients availability could influence SR of ESAE by altering AGB either directly or indirectly. Among these factors, climate was the most important factor in regulating SR of ESAE, followed by AGB, elevation, and soil nutrient availability, respectively.

Conclusion: Elevation, soil nutrients availability, climate and aboveground biomass had significant effects on species richness of EASA via their direct and indirect effects, but climate was the most important factor in regulating diversity of EASA.

Key words: elevation; climate; soil nutrients availability; aboveground biomass; species richness; early spring annual ephemeral plants.

作为群落生态学和生物地理学研究的核心问题之一, 植物多样性变化特征及其影响因素一直是生态学家和保护生物学家关注的领域(Pennisi, 2005; Agrawal et al, 2007; Grierson et al, 2011)。目前, 对于植物多样性变化特征的研究几乎涉及了所有的陆地生态系统, 从热带雨林到温性草原和森林再到荒漠和苔原(Gough et al, 2000; Adler & Levine, 2007; Wang et al, 2012)。现有研究表明, 植物多样性变化受到古气候、现代气候、海拔、土壤养分和群落生物量等一系列非生物因子和生物因子的影响(唐志尧等, 2009; Ceulemans et al, 2014; Fraser et al, 2015)。然而, 由于各生态系统所处环境条件的差异和研究尺度的不同, 目前关于植物多样性变化特征及其影响因素的研究并未获得一致性结论。例如: 地史成因假说认为末次冰期以来的古气候变化是影响现有植物多样性分布格局的重要因素之一(唐志尧等, 2009)。但现有研究发现, 因研究对象不同和古气候变化幅度的差异, 植物多样性与末次冰期以来的降水和温度变化呈显著正相关、负相关和无显著关系等多种情形(Rakotoarinivo et al, 2013; Feng et al, 2016; 吕丽莎等, 2018)。除古气候因子外, 水分-能量假说认为植物多样性也受到现代气候因子(如年平均降水和年平均温度)的影响(Hawkins et al, 2003; Wang et al, 2012)。同时, 海拔可通过引起水分和温度的变化, 进而对植物多样性产生显著影响(Körner, 2007), 但海拔与植物多样性之间的具体关系受到海拔梯度范围和所处位置的影响(Guo et al, 2013)。此外, 近期一些研究表明, 土壤中养分情况(如土壤氮含量、磷含量和pH等)也对植物多样性

有显著影响(Ceulemans et al, 2014; Wang et al, 2015; Palpurina et al, 2017)。除上述这些非生物因子外, 群落生物量被认为是影响植物多样性变化的主要生物因子之一(Guo & Berry, 1998), 但有关二者之间的关系(如单峰型关系或正相关关系)仍存在争议(Adler et al, 2011; Fraser et al, 2015)。这些研究虽然促进了我们对植物多样性成因的理解, 但也存在一个问题, 即上述这些研究侧重于分析单个环境因子对植物多样性的影响, 而在自然界中, 古气候变化、现代气候、海拔、土壤养分和群落生物量这些影响植物多样性的因素, 存在着紧密的内在联系(Bai et al, 2008; Feng et al, 2016; Palpurina et al, 2017)。当综合考虑这些因素时, 其各自对植物多样性的影响形式和相对重要性, 我们仍所知甚少。因此, 同时分析这些因素对植物多样性分布格局的影响, 有助于增加我们对植物多样性成因的理解。

新疆准噶尔荒漠及其周围地区是我国一年生早春短命植物的主要分布区, 也是欧亚大陆干旱区植物地理分区的重要标志(毛祖美和张佃民, 1994)。该类植物是在第三纪末至第四纪初古地中海退缩后衍生形成的年轻植物类群(毛祖美和张佃民, 1994)。为适应干旱的荒漠环境, 该类植物呈现出明显的避旱型特征。它们可利用早春融雪水进行萌发和生长, 具有较高的光合速率和生长速度, 可在5月中旬或5月底夏季来临之前完成整个生活史(毛祖美和张佃民, 1994; 邱娟等, 2007)。前期研究表明, 该类植物多样性受到生长季水热条件变化的显著影响(袁素芬等, 2015)。具体而言, 一年生早春短命植物的多样性随年均降水量增加而增加(Zeng et al,

2016), 而与风蚀强度呈显著负相关关系(Song et al, 2011)。虽然这些研究促进了我们对一年生早春短命植物多样性变化的理解, 但仍存在如下问题: (1) 这些研究在空间上仅限于准噶尔荒漠中一年生早春短命植物多样性的变化, 并未将周围地区纳入研究范畴, 研究空间尺度和环境梯度相对较小; (2) 前期的研究多侧重于现代气候对一年生早春短命植物的影响, 仍缺乏古气候、海拔、土壤养分和群落地上生物量对其多样性影响的相关报道。

一年生早春短命植物主要形成于第三纪末至第四纪初(毛祖美和张佃民, 1994), 由于该区域在第四纪后气候发生了显著变化(史正涛等, 2006), 因此, 一年生早春短命植物多样性很可能也受到了第四纪冰川退缩后气候变化的影响。此外, 该类植物从最北部的阿尔泰山到最南部的伊犁河谷均有分布, 表现出明显的垂直地带性特征(毛祖美和张佃民, 1994), 其多样性可能也受到海拔的调节。最后, 由于该类植物的分布范围包括了荒漠、草地和石质低山等多种生境类型(毛祖美和张佃民, 1994), 土壤养分可能也对其多样性变化有不可忽视的影响。一年生早春短命植物的这些环境特征, 为研究第四纪后古气候变化、海拔、现代气候、土壤养分和地上生物量对植物多样性的影响提供了理想的研究素材。基于此, 本研究以2017年和2018年北疆一年生早春短命植物多样性的调查为基础, 通过收集各调查样地非生物因子(古气候、现代气候、海拔和土壤养分)

和生物因子(群落生物量), 拟重点探讨以下两个科学问题: (1) 一年生早春短命植物多样性与这些生物和非生物因子之间呈何种变化关系? (2) 这些因素影响北疆一年生早春短命植物多样性变化的相对强度分别是多少?

1 材料与方法

1.1 研究区域和样地设置

前期研究显示, 一年生早春短命植物主要分布于新疆北部。该类植物以准噶尔荒漠为分布中心, 向东延伸至奇台县, 向南扩展至伊犁河谷, 向西可达塔城盆地, 向北界于阿尔泰山山麓地区(毛祖美和张佃民, 1994)。基于文献中对该类植物的分布报道和项目组实地考察资料, 按照典型性和代表性原则, 在该类植物的典型群落和群落过渡地带共设置了32个100 m × 100 m样地(图1)。样地地理范围为43.40°–47.67° N, 80.84°–90.07° E, 海拔范围为211–1,488 m。该区域属于温带大陆性气候, 这些样地年平均降水范围为70–313 mm, 年平均温度为2.9–9.6°C。

1.2 植物多样性调查和群落生物量测定

于2017年和2018年5月中旬至5月末进行植物多样性调查和群落生物量测定, 这个时段一年生早春短命植物多样性和生物量达到最大(毛祖美和张佃民, 1994; 王雪芹等, 2003)。具体方法如下: 首先, 在每个样地内随机设置5个1 m × 1 m的样方, 按照

图1 北疆一年生早春短命植物调查样地分布

Fig. 1 Sampling sites of early spring annual ephemeral plants in northern Xinjiang

《新疆植物志》(新疆植物志编辑委员会, 1996)和《新疆高等植物检索表》(米吉提·胡达拜尔地和徐建国, 2000)中的描述记录样方内所有植物的名称。之后, 按照毛祖美和张佃民(1994)的分类对样方内的一年生早春短命植物进行归类和统计, 并用物种丰富度来反映每个样方中一年生早春短命植物的多样性。

在多样性调查基础上, 称取每个样方内各物种地上生物量: 将每个样方内分物种剪下地上部分, 在野外自然晾干后带回实验室用烘箱在70°C下烘干48 h, 得到每个物种的地上生物量, 通过加和每个物种的地上生物量计算每个样方的地上总生物量。

1.3 土壤样品采集和测定

由于一年生早春短命植物多为浅根型植物, 根系主要分布在0–20 cm内(李向义, 2000), 因此, 在对每个样方完成多样性和群落生物量调查后, 在样方中央挖掘土壤剖面获取各样方0–20 cm的土壤。土壤样品经自然阴干并过2 mm筛去除砾石和根系, 分别测定pH值(Gough et al, 2000; Palpurina et al, 2017)、有机碳(SOC) (Wang et al, 2015)、全磷(TP) (Wang et al, 2015)和全氮(TN) (Ceulemans et al, 2014)这些对植物多样性有显著影响的指标。其中, pH、SOC、TP和TN分别采用1:5 (土壤/水分)悬浮液法、重铬酸钾外加热法、NaOH熔融-钼锑抗比色法和凯氏定氮法来测定(中国科学院南京土壤研究所, 1978)。在完成上述指标测定后, 计算各样方的碳氮比(C : N, SOC/TN)、碳磷比(C : P, SOC/TP)和氮磷比(N : P, TN/TP), 分析其与一年生早春短命植物多样性的关系。

1.4 环境因素获取

除群落生物量和土壤养分外, 针对每个样地同时获取以下几类环境因素信息: (1)通过手持GPS (eTrex H)直接测定每个样地的海拔和经纬度信息。(2)现代气候数据。之前研究显示, 影响该区域短命植物多样性的关键因素为冬季和春季降水, 尤其是5月降水(李巧梅等, 2014), 因此, 本研究基于GPS记录的每个样地的经纬度, 在世界气候数据库(<http://www.worldclim.org/>)中获得了各样地冬季(12–2月)和2–5月的降水量以及年平均温度。世界气候数据库因其较高的分辨率(1 km × 1 km)而被广泛用于多样性分布格局的研究(Feng et al, 2016; 吕

莎等, 2018)。(3)古气候数据, 即各样地自末次冰期以来2–5月的降水变化距平(anomaly)。具体方法为: 首先利用各样地经纬度在CCSM3 (Community Climate System Model version 3)中获得末次冰期时各样地2–5月的降水(<http://www.worldclim.com/paleo-climate1>) (Otto-Bliesner et al, 2006), 然后通过各样地现代气候中2–5月的降水量减去末次冰期时2–5月的降水量即得到其对应的变化距平(Feng et al, 2016; 吕丽莎等, 2018)。

1.5 数据分析

鉴于物种丰富度、地上生物量和土壤养分因调查年份不同和取样的异质性而存在年际效应, 我们首先根据2017年和2018年各样方的调查结果计算平均值, 以消除年际效应的影响, 利用一般线性模型拟合和分析一年生早春短命植物多样性与各环境因子的关系。为选择最优的拟合模型, 对多样性与各环境因子分别进行线性和非线性拟合, 其后利用赤池信息标准(Akaike information criterion, AIC)来选择最优的拟合模型(Burnham & Anderson, 2002; Wang et al, 2016)。用一般线性模型进行拟合时, 对部分不符合正态分布的环境因素(如C : N等)分别进行lg数据转换。最后, 采用偏最小二乘途径模型(PLS-PM, Partial Least Squares Path Modeling)来分析各环境因子对一年生早春短命植物多样性的直接和间接影响及各自相对重要性。PLS-PM是一类特殊的结构方程模型, 因适用小样本的数据分析且对数据分布特征没有严格限制, 从而被广泛用于分析环境因素对植物多样性的影响(Sanchez, 2013; Wang et al, 2016)。在PLS-PM分析时, 模型运行1,000次用以校正途径系数的估算和显著性检验, 并采用各因素的总影响效应(total effects)来反映各因素对多样性的影响强度(Sanchez, 2013; Wang et al, 2016)。以上所有数据分析均在R软件(R Development Core Team, 2012)中完成。

2 结果

2.1 一年生早春短命植物物种组成特征

本研究的32个样地中, 物种丰富度最小值为1, 最大值为 6.6 ± 1.17 (平均值 ± 标准差)(表1)。两年中共调查到一年生早春短命植物43种, 隶属12科32属。主要以十字花科、藜科、菊科和豆科植物为主, 分别有16、7、5和5种, 四者合计占总调查植物的

50%以上。此外, 这些植物也广泛分布于所调查的样地中。例如, 十字花科的涩荠(*Malcolmia africana*)和卷果涩荠(*M. scorpioides*)分别出现在8个和5个样地(附录1), 占总调查样地的25%和16%。藜科植物的角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)出现在23个样地

表1 各样地基本信息(经纬度和海拔)、物种丰富度特征
Table 1 Basic information (latitude, longitude and elevation) and species richness

样地号 Sites	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)	海拔 Elevation (m)	物种丰富度 Species richness (Mean $\pm$ SD)
1	44.12°	80.84°	696	6.6 $\pm$ 1.17
2	43.46°	81.92°	1,130	1.5 $\pm$ 0.53
3	43.67°	81.16°	914	5.0 $\pm$ 0.94
4	43.66°	81.99°	739	4.6 $\pm$ 1.65
5	43.61°	82.75°	826	2.5 $\pm$ 0.58
6	43.40°	83.15°	934	3.6 $\pm$ 1.07
7	43.64°	81.69°	678	3.0 $\pm$ 1.85
8	44.37°	87.88°	448	5.6 $\pm$ 1.26
9	44.09°	88.68°	748	2.7 $\pm$ 0.67
10	43.69°	89.51°	1,488	1.2 $\pm$ 0.42
11	44.21°	90.07°	742	3.3 $\pm$ 1.49
12	44.96°	88.94°	556	2.8 $\pm$ 1.14
13	44.95°	88.58°	632	3.5 $\pm$ 1.72
14	45.22°	87.78°	589	3.3 $\pm$ 1.42
15	45.41°	86.91°	395	3.5 $\pm$ 1.51
16	45.47°	85.75°	286	1.3 $\pm$ 0.50
17	46.23°	85.84°	502	1.5 $\pm$ 0.71
18	47.28°	86.73°	665	1.25 $\pm$ 0.50
19	47.67°	86.88°	497	1.6 $\pm$ 0.70
20	47.04°	88.92°	802	1.6 $\pm$ 0.70
21	47.50°	87.31°	494	1.7 $\pm$ 0.67
22	47.04°	88.92°	802	1.0 [#]
23	46.79°	89.58°	954	1.6 $\pm$ 0.97
24	45.82°	89.52°	1,021	2.6 $\pm$ 1.78
25	45.16°	89.36°	1,073	1.2 $\pm$ 0.42
26	44.63°	88.82°	538	4.8 $\pm$ 1.32
27	44.16°	88.71°	603	3.0 $\pm$ 1.25
28	44.91°	84.81°	287	4.2 $\pm$ 1.23
29	46.04°	83.60°	864	4.0 $\pm$ 2.49
30	44.93°	82.62°	211	2.1 $\pm$ 1.29
31	44.52°	82.91°	411	3.5 $\pm$ 1.31
32	44.35°	85.09°	532	6.1 $\pm$ 2.60

[#]表示该样地在两年调查中只有1个样方出现一年生短命植物, 故没有标准差。

[#] indicates that only one plot has annual ephemeral plants in investigation, so there is no standard deviation.

(附录1), 占总样地数的72%。菊科植物琉苞菊(*Hyalea pulchella*)共出现在10个样地, 占总样地数的31%。这些结果表明, 虽然一年生早春短命植物物种数量较多, 但群落组成相对简单, 主要由这4个科的广布种所组成。

2.2 一年生早春短命植物多样性空间分布格局

一般线性模型分析结果表明, 北疆一年生早春短命植物物种丰富度与海拔、年平均温度、生长季(2–5月)降水、末次冰期以来2–5月降水变化距平、土壤pH、土壤碳氮比和群落地上生物量之间, 均表现为显著的单峰型变化趋势(图2a, b, d–h), 但与冬季降水之间则表现为先降低后增加的“U”趋势(图2c)。这些结果表明, 北疆一年生早春短命植物多样性的地理空间分布格局同时受到海拔、现代气候、古气候、土壤养分和地上生物量的影响。

2.3 一年生早春短命植物物种多样性分布格局的影响因素

对上述这些影响一年生早春短命植物多样性的因素, 按照PLS-PM分析要求, 对同类变量进行归类后(如将冬季降水、2–5月降水、末次冰期以来2–5月降水变化距平、年均温度归为气候因素, 将土壤pH和碳氮比归为土壤养分)分析发现, 海拔和土壤养分对一年生早春短命植物物种丰富度表现为负的直接作用, 而气候因素和地上生物量则表现为正的直接作用(图3)。除这些直接影响外, 一年生早春短命植物物种丰富度也受到这些因素的间接影响。例如, 海拔可以通过改变气候、土壤养分和地上生物量, 进而对物种丰富度产生显著影响(图3); 气候因素和土壤养分也可通过改变地上生物量, 进一步对物种丰富度产生影响(图3)。

进一步计算各因素总的影响效应(直接和间接影响的途径系数之和)发现, 气候因素是影响一年生早春短命植物物种丰富度的最主要环境因素, 其次分别为地上生物量、海拔和土壤养分(图4)。前二者的总影响为正, 而后二者的总影响为负(图4)。

3 讨论

3.1 一年生早春短命植物物种组成特征

本研究2017年和2018年的调查显示, 北疆一年生早春短命植物主要以十字花科、藜科、菊科和豆科植物为主, 这与20世纪90年代的调查结果相吻合(毛祖美和张佃民, 1994)。同时, 我们发现这些科中

图2 一年生早春短命植物物种丰富度随海拔梯度(a)、年均温度(b)、冬季降水量(c)、2–5月降水量(d)、末次冰期以来降水变化距平(e)、土壤养分(f, g)和群落地上生物量变化特征(h)。图中实线和虚线分别代表在显著性0.05水平下的拟合关系及95%置信区间。SOC: 土壤有机碳; TN: 土壤全氮; 冬季指前一年12月至翌年2月。

Fig. 2 Relationships of species richness of early spring annual ephemeral plants with elevation (a), annual mean temperature (b), precipitation in winter (c), precipitation from February to May since the Last Glacial Maximum (e), soil nutrients conditions (f, g) and aboveground biomass (h). The solid and dotted lines represented fitted relationship and its confidence interval at the significant level of 0.05. SOC and TN were abbreviations of soil organic carbon and total nitrogen, respectively. Here winter was defined from December to February.

图3 海拔(Ele)、气候(Clim, 包括冬季降水、2-5月降水、末次冰期以来2-5月降水变化距平和年平均温度)、土壤养分(Soil, 土壤pH和碳氮比)和地上生物量对一年生早春短命植物物种丰富度的影响途径和强度。图中蓝色和红色线条分别代表通径系数为正值和负值。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$ 。

Fig. 3 Direct and indirect effects of elevation (Ele), climate (Clim, including precipitation in winter, precipitation from February to May since the Last Glacial Maximum and annual mean temperature), soil nutrient availability (Soil, including soil pH, and ratio of soil organic carbon to total nitrogen) and aboveground biomass (AGB) on species richness (SR) of early spring ephemeral plants. The blue and red line indicated the positive and negative path coefficients, respectively. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.0001$.

图4 海拔、气候、土壤养分和地上生物量对一年生早春短命植物物种丰富度的总影响效应

Fig. 4 Total effects of elevation, climate, soil nutrient availability and aboveground biomass on species richness of early spring annual ephemeral plants

部分植物(如涩荠、角果藜和琉苞菊等)分布范围较广,与10多年前的调查结果(王雪芹等, 2003)也一致。综合这些结果可知,虽然经过了几十年,北疆一年生早春短命植物的群落组成并未发生明显变化,表明该类植物群落组成较为稳定。

3.2 一年生早春短命物种多样性地理空间分布格局的影响因素

本研究发现,北疆一年生早春短命植物多样性地理空间分布格局同时受到海拔、现代气候、古气候变化、土壤养分和地上生物量的影响。其中,该类植物多样性空间地理分布格局与海拔之间表现为单峰型的变化趋势。这种单峰型的变化趋势由以下因素影响所致: (1)与所处的纬度相关。Guo等(2013)对全球植物多样性沿海拔变化的研究发现,在北半球 20° – 40° N范围内由于山脉海拔较高二者多呈现单峰型的趋势。(2)受到海拔梯度的影响。Guo等(2013)的研究显示,全球范围内海拔大于1,000 m的山脉中单峰型关系出现的比例明显增加。本研究样地位于 43.40° – 47.67° N且海拔范围为211–1,488 m,这种单峰型变化趋势与全球尺度上的研究结果相吻合。生态学家普遍认为:在高海拔地区由于低温和高辐射等因素的影响,仅少数能忍受这种严酷环境的植物才能生存,致使植物多样性较低;而在低海拔地区,少数物种由于在养分和光的竞争中占据优势,可通过竞争排斥降低其他物种数量,进而也降低了多样性(Lomolino, 2001; Guo et al, 2013)。但对于一年生早春短命植物而言,由于其分布的低海拔地区生境多为砾质戈壁,环境筛选使得其多样性较低;其分布的高海拔地区生境多为草地,草本植物形成的凋落物限制了短命植物种子进入土壤,加之草本植物在光竞争中的优势,降低了短命植物的多样性;其分布的中海拔地区生境以沙漠为主,疏松的表层有利于短命植物种子进入土壤并萌发,因而有较高的多样性。

本研究发现,北疆一年生早春短命植物多样性地理空间分布格局与年平均温度和生长季降水量之间均呈显著的单峰型关系。而Zeng等(2016)的研究显示,一年生早春短命植物多样性与降水量呈显著正相关,而与年平均温度之间无显著关系。导致这种不一致性的主要原因为,之前的研究集中在准噶尔荒漠,并未将其周围地区纳入研究范围,致使研究的空间尺度和环境梯度较为狭窄。而多样性的

变化存在明显的尺度依赖性(Jarzyna & Jetz, 2018), 本研究较为广阔的空间尺度更有利于探索二者之间的关系。一年生早春短命植物作为一类特殊的植物类群, 由于其萌发和生长主要依赖于春季融雪水, 长期以来人们普遍认为该类植物多样性也受到冬季累积降水的影响(王雪芹等, 2003; 兰海燕和张富春, 2008; 袁素芬和唐海萍, 2010)。本研究发现, 随着冬季降水的增加, 一年生早春短命植物物种丰富度呈现先降低后增加的“U”型变化趋势。前期控制实验结果表明, 冬季降水变化对短命植物多样性并无显著影响(范连连等, 2012; Fan et al, 2013)。我们推测这种空间尺度上的“U”型变化趋势可能和样地间土壤种子库和物种组成的差异相关, 具体原因有待进一步研究。

古气候方面, 本研究发现一年生早春短命植物多样性与末次冰期以来2–5月降水变化距平存在显著的单峰型关系。这表明末次冰期以来生长季降水减少或增加的样地其早春短命植物多样性均较低, 而在降水变化中等的样地其多样性则较高。一个可能的原因是该类植物出现于第三纪末第四纪初古地中海退却后(距今约164万年), 其时为干热环境(毛祖美和张佃民, 1994), 这些植物在长期进化中已经形成了适应该环境的策略, 而末次冰期的出现晚于该类植物的形成(7–1.15万年前), 冰期退却后降水增加或减少剧烈的地方, 可能对这些适应策略产生影响, 进而降低了其多样性。

大量研究显示, 土壤养分是影响植物多样性的重要因素之一(Gough et al, 2000; Ceulemans et al, 2014; Wang et al, 2015)。本研究中, 一年生早春短命植物多样性与土壤pH和碳氮比呈显著的单峰型关系。根据群落构建假说, 高纬度地区群落多样性的维持同时受到环境筛选和种间关系的影响(HilleRisLambers et al, 2012)。由于较低的pH值意味着土壤中 H^+ 和 Al^{3+} 的含量相对较高, 较高的pH值表明 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 K^+ 含量较高(Abedi et al, 2013), 加之仅有少数植物可忍受pH梯度两端这些养分的变化(Palpurina et al, 2017), 从而使得在pH值较低或较高的土壤中, 植物多样性均相对较低。除土壤pH外, 一年生早春短命植物多样性与土壤碳氮比之间也存在显著的单峰型关系。这是由于新疆北部较低的土壤碳氮比出现在高海拔地区, 而较高的碳氮比出现在低海拔的伊犁河谷(陶冶等, 2016)。高海拔地区

中严酷的环境筛选和伊犁河谷中大量其他非短命植物的竞争, 可能是致使这些地区一年生早春短命植物多样性较低的主要原因。

大量研究表明, 植物多样性受到群落地上生物量的显著影响, 但二者关系因植被类型和研究尺度的不同而异(Chase & Leibold, 2002; Adler et al, 2011; Fraser et al, 2015)。本研究发现, 一年生早春短命植物多样性与群落地上生物量也呈现单峰型关系, 这与Fraser等(2015)对全球草地的研究结果相一致。植物多样性与地上生物量之间的单峰型关系目前存在多种解释(Fraser et al, 2015), 其中普遍被认可的是: 地上生物量较低的地区往往存在着水分和养分缺乏的限制, 从而导致较低的多样性(Guo & Berry, 1998)。而在地上生物量较高的地区, 虽然养分条件较为充足, 少数对养分竞争能力较高的物种仍可通过竞争排斥来降低群落的多样性(Guo & Berry, 1998)。

3.3 一年生早春短命植物多样性分布格局影响因素的相对重要性

本研究发现, 虽然海拔、气候因素、土壤养分和地上生物量对一年生早春短命植物多样性均有显著影响, 但气候因素是最主要的, 这与之前的观察和研究结果(毛祖美和张佃民, 1994; 李巧梅等, 2014; 袁素芬等, 2015)相吻合。然而, 气候因素对该类植物多样性的影响不仅存在显著的直接效应, 也可通过改变地上生物量进而对多样性产生间接影响。研究表明, 一年生早春短命植物中的一些优势种, 如尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhinchum*)、琉苞菊、弯果胡卢巴(*Trigonella arcuata*)和条叶庭荠(*Alyssum linifolium*)等, 其生物量和密度对降水变化较为敏感, 随着降水增加, 这些植物的生物量可增加3–7倍(孙羽等, 2009)。密度和生物量增加不仅使它们占据了有限的空间位置, 也加剧了对土壤养分的消耗(孙羽等, 2009), 进而影响其他植物的生长和对养分的利用, 最终对该类植物多样性产生影响。

4 结论

理解特殊植物类群多样性变化特征和影响因素对于植物多样性保护有重要意义。本研究通过对北疆一年生早春短命植物多样性空间分布特征的分析发现, 该类植物多样性同时受到多种因素影响。此外, 气候因素对该类植物多样性的影响, 同

时存在直接和间接影响途径。这些结果表明, 综合考虑和分析所有潜在的因素对植物多样性的影响途径和强度, 将有助于我们深入理解多样性变化特征和影响因素。

ORCID

王爱霞 <https://orcid.org/0000-0001-5095-5823>

参考文献

- Abedi M, Bartelheimer M, Poschlo P (2013) Aluminium toxic effects on seedling root survival affect plant composition along soil reaction gradients—A case study in dry sandy grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 24, 1074–1085.
- Adler PB, Levine JM (2007) Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time. *Oikos*, 116, 221–232.
- Adler PB, Seabloom EW, Borer ET, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole WS, O'Halloran LR, Grace JB, Anderson TM, Bakker JD, Biederman LA, Brown CS, Buckley YM, Calabrese LB, Chu CJ, Cleland EE, Collins SL, Cottingham KL, Crawley MJ, Damschen EI, Davies KF, DeCraeppeo NM, Fay PA, Firn J, Frater P, Gasarch EI, Gruner DS, Hagenah N, Hille Ris Lambers J, Humphries H, Jin VL, Kay AD, Kirkman KP, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Lambrinos JG, Li W, MacDougall AS, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan JW, Mortensen B, Orrock JL, Prober SM, Pyke DA, Risch AC, Schuetz M, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan LL, Wang G, Wragg PD, Wright JP, Yang LH (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science*, 333, 1750–1753.
- Agrawal AA, Ackerly DD, Adler F, Arnold AE, Cáceres C, Doak DF, Post E, Hudson PJ, Maron J, Mooney KA, Power M, Schemske D, Stachowicz J, Strauss S, Turner MG, Werner E (2007) Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 145–152.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008) Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Ceulemans T, Stevens CJ, Duchateau L, Jacquemyn H, Gowing DJG, Merckx R, Wallace H, van Rooijen N, Goethem T, Bobbink R, Dorland E, Gaudnik C, Alard D, Corcket E, Muller S, Dise NB, Dupré C, Diekmann M, Honnay O (2014) Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. *Global Change Biology*, 20, 3814–3822.
- Chase JM, Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430.
- Editorial Committee of Flora of Xinjiang (1996) Flora of Xinjiang. Xinjiang Science and Technology and Hygiene Press, Urumqi. (in Chinese) [新疆植物志编辑委员会 (1996) 新疆植物志. 新疆科技卫生出版社, 乌鲁木齐.]
- Fan LL, Li Y, Tang LS, Ma J (2013) Combined effects of snow depth and nitrogen addition on ephemeral growth at the southern edge of the Gurbantunggut Desert, China. *Journal of Arid Land*, 5, 500–510.
- Fan LL, Ma J, Wu LF, Xu GQ, Li Y, Tang LS (2012) Response of the herbaceous layer to snow variability at the south margin of the Gurbantunggut Desert of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 126–135. (in Chinese with English abstract) [范连连, 马健, 吴林峰, 徐贵青, 李彦, 唐立松 (2012) 古尔班通古特沙漠南缘草本层对积雪变化的响应. 植物生态学报, 36, 126–135.]
- Feng G, Mao LF, Sandel B, Swenson NG, Svenning JC (2016) High plant endemism in China is partially linked to reduced glacial-interglacial climate change. *Journal of Biogeography*, 43, 145–154.
- Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett JA, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini II, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle CN, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo AM, Díaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley JD, Foster B, Garriss H, Goheen JR, Henry HAL, Hohn M, Jouri MH, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long RJ, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller SC, Nabinger C, Naseri K, Overbeck GE, Palmer TM, Parsons S, Pesek M, Pillar VD, Pringle RM, Roccaforte K, Schmidt A, Shang ZH, Stahlmann R, Stotz GC, Sugiyama SI, Szentes S, Thompson D, Tunglag R, Undrakhbold S, van Rooyen M, Wellstein C, Wilson JB, Zupo T (2015) Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302–305.
- Gough L, Shaver GR, Carroll J, Royer DL, Laundre JA (2000) Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: The importance of soil pH. *Journal of Ecology*, 88, 54–66.
- Grierson CS, Barnes SR, Chase MW, Clarke M, Grierson D, Edwards KJ, Jellis GJ, Jones JD, Knapp S, Oldroyd G, Poppy G, Temple P, Williams R, Bastow R (2011) One hundred important questions facing plant science research. *New Phytologist*, 192, 6–12.
- Guo QF, Berry WL (1998) Species richness and biomass: Dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, 79, 2555–2559.
- Guo QF, Kelt DA, Sun ZY, Liu HX, Hu LJ, Ren H, Wen J (2013) Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 3, 3007.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T,

O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.

HilleRisLambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 227–248.

Hudabaiardi MJT, Xu JG (2000) List of the Higher Plants in Xinjiang. Xinjiang University Press, Urumqi. (in Chinese) [米吉提·胡达拜尔地, 徐建国 (2000) 新疆高等植物检索表. 新疆大学出版社, 乌鲁木齐.]

Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (1978) Analysis of Soil Physicochemical Properties. Shanghai Scientific & Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese) [中国科学院南京土壤研究所 (1978) 土壤理化分析. 上海科学技术出版社, 上海.]

Jarzyna MA, Jetz W (2018) Taxonomic and functional diversity change is scale dependent. *Nature Communications*, 9, 2565.

Körner C (2007) The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569–574.

Lan HY, Zhang FC (2008) Reviews on special mechanisms of adaptability of early-spring ephemeral plants to desert habitats in Xinjiang. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 28, 1478–1485. (in Chinese with English abstract) [兰海燕, 张富春 (2008) 新疆早春短命植物适应荒漠环境的机理研究进展. 西北植物学报, 28, 1478–1485.]

Li QM, Zeng Y, Sun QM, Liu T, Han ZQ, Li YG, Liu HF (2014) Precipitation in May is a key factor to determinate the distribution of ephemeral plants in Gurbantünggüt Desert. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 2038–2045. (in Chinese with English abstract) [李巧梅, 曾勇, 孙钦明, 刘彤, 韩志全, 李勇冠, 刘华峰 (2014) 决定古尔班通古特沙漠短命植物分布的关键因子是5月降水. 生态学杂志, 33, 2038–2045.]

Li XY (2000) Preliminary studying the characteristic of roots and relations between roots and environment of ephemerals in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 17(3), 28–34. (in Chinese with English abstract) [李向义 (2000) 新疆短命植物根系特征与立地条件的关系. 干旱区研究, 17(3), 28–34.]

Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3–13.

Lü LS, Cai HY, Yang Y, Wang ZH, Zeng H (2018) Geographic patterns and environmental determinants of gymnosperm species diversity in China. *Biodiversity Science*, 26, 1133–1146. (in Chinese with English abstract) [吕丽莎, 蔡宏宇, 杨永, 王志恒, 曾辉 (2018) 中国裸子植物的物种多样性格局及其影响因子. 生物多样性, 26, 1133–1146.]

Mao ZM, Zhang DM (1994) The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. *Arid Zone Research*, 11(3), 1–26. (in Chinese with English abstract) [毛祖美, 张佃民 (1994) 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究, 11(3),

1–26.]

Otto-Bliesner BL, Brady EC, Clauzet G, Tomas R, Levis S, Kothavala Z (2006) Last Glacial Maximum And Holocene Climate in CCSM3. *Journal of Climate*, 19, 2526–2544.

Palpurina S, Wagner V, von Wehrden H, Hájek M, Horsák M, Brinkert A, Hölzel N, Wesche K, Kamp J, Hájková P, Danihelka J, Lustyk P, Merunková K, Preislerová Z, Kočí M, Kubešová S, Cherosov M, Ermakov N, German D, Gogoleva P, Lashchinsky N, Martynenko V, Chytrý M (2017) The relationship between plant species richness and soil pH vanishes with increasing aridity across Eurasian dry grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 425–434.

Pennisi E (2005) What determines species diversity? *Science*, 309, 90.

Qiu J, Tan DY, Fan DY (2007) Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the Junggar Desert. *Acta Phytocologica Sinica*, 31, 883–891. (in Chinese with English abstract) [邱娟, 谭敦炎, 樊大勇 (2007) 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点. 植物生态学报, 31, 883–891.]

R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rakotoarinivo M, Blach-Overgaard A, Baker WJ, Dransfield J, Moat J, Svenning JC (2013) Palaeo-precipitation is a major determinant of palm species richness patterns across Madagascar: A tropical biodiversity hotspot. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20123048.

Sanchez G (2013) PLS Path Modeling with R. Trowchez Editions, Berkeley, California.

Shi ZT, Song YG, An ZS (2006) Evolution of Gurbantünggüt Desert recorded by Tianshan Loess. *Journal of Desert Research*, 26, 675–679. (in Chinese with English abstract) [史正涛, 宋友桂, 安芷生 (2006) 天山黄土记录的古尔班通古特沙漠形成演化. 中国沙漠, 26, 675–679.]

Song YY, Zhou CB, Zhang WH (2011) Vegetation coverage, species richness, and dune stability in the southern part of Gurbantünggüt Desert. *Ecological Research*, 26, 79–86.

Sun Y, Zhang T, Tian CY, Li XL, Feng G (2009) Response of grass growth and productivity to enhanced water input in ephemeral desert grassland in Gurbantünggüt Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 1859–1868. (in Chinese with English abstract) [孙羽, 张涛, 田长彦, 李晓林, 冯固 (2009) 增加降水对荒漠短命植物当年牧草生长及群落结构的影响. 生态学报, 29, 1859–1868.]

Tang ZY, Wang ZH, Fang JY (2009) Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness. *Biodiversity Science*, 17, 635–643. (in Chinese with English abstract) [唐志尧, 王志恒, 方精云 (2009) 生物多样性分布格局的地史成因假说. 生物多样性, 17, 635–643.]

Tao Y, Liu YB, Wu GL, Zhang YM (2016) Regional-scale ecological stoichiometric characteristics and spatial distribution patterns of key elements in surface soils in the

- Junggar Desert, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 25(7), 13–23. (in Chinese with English abstract) [陶冶, 刘耀斌, 吴甘霖, 张元明 (2016) 准噶尔荒漠区域尺度浅层土壤化学计量特征及其空间分布格局. *草业学报*, 25(7), 13–23.]
- Wang JJ, Pan FY, Soininen J, Heino J, Shen J (2016) Nutrient enrichment modifies temperature-biodiversity relationships in large-scale field experiments. *Nature Communications*, 7, 13960.
- Wang L, Liu C, Alves DG, Frank DA, Wang DL (2015) Plant diversity is associated with the amount and spatial structure of soil heterogeneity in meadow steppe of China. *Landscape Ecology*, 30, 1713–1721.
- Wang XQ, Jiang J, Lei JQ, Zhang WM, Qian YB (2003) The distribution of ephemeral vegetation on the longitudinal dune surface and its stabilization significance in the Gurbantunggut Desert. *Acta Geographica Sinica*, 58, 598–605. (in Chinese with English abstract) [王雪芹, 蒋进, 雷加强, 张伟民, 钱亦兵 (2003) 古尔班通古特沙漠短命植物分布及其沙面稳定意义. *地理学报*, 58, 598–605.]
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 35, 1124–1133.
- Yuan SF, Tang HP (2010) Patterns of ephemeral plant communities and their adaptations to temperature and precipitation regimes in Dzungaria Desert, Xinjiang. *Biodiversity Science*, 18, 346–354. (in Chinese with English abstract) [袁素芬, 唐海萍 (2010) 新疆准噶尔荒漠短命植物群落特征及其水热适应性. *生物多样性*, 18, 346–354.]
- Yuan SF, Tang HP, Zhang HF (2015) On the relationships between intra-annual variation of ephemeral synusia and hydrothermal conditions. *Arid Zone Research*, 32, 941–946. (in Chinese with English abstract) [袁素芬, 唐海萍, 张宏锋 (2015) 短命植物层群落年内变化与水热条件的关系. *干旱区研究*, 32, 941–946.]
- Zeng Y, Liu T, Zhou XB, Sun QM, Han ZQ, Liu K (2016) Effects of climate change on plant composition and diversity in the Gurbantunggut Desert of northwestern China. *Ecological Research*, 31, 427–439.

(责任编辑: 王志恒 责任编辑: 周玉荣)

附录 Supplementary Material

附录 1 北疆一年生早春短命植物典型群落样地优势种名录

Appendix 1 The dominant species of early spring annual ephemeral plants in each plot of northern Xinjiang
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020331-1.pdf>

附录 1 北疆一年生早春短命植物典型群落样地优势种名录

2 Appendix 1 The dominant species of early spring annual ephemeral plants in each plot of northern Xinjiang

样地号 Sites	纬度 Latitude (N°)	经度 Longitude (E°)	主要一年生早春短命植物名录 Dominant species of early spring annual ephemeral plants
1	44.12	80.84	弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i> , 异喙菊 <i>Heteracia szovitsii</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 黑环罂粟 <i>Papaver pavoninum</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i> , 婆婆纳 <i>Veronica didyma</i> , 假狼紫草 <i>Nonea caspica</i> , 李果鹤虱 <i>Rochelia bungei</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i>
2	43.46	81.92	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 旱雀麦 <i>Bromus tectorum</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 条叶庭荠 <i>Alyssum linifolium</i>
3	43.67	81.16	弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 李果鹤虱 <i>Rochelia bungei</i> , 旱雀麦 <i>Bromus tectorum</i> , 蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i>
4	43.66	81.99	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 假狼紫草 <i>Nonea caspica</i> , 东方旱雀麦 <i>Eremopyrum orientale</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i> , 小疮菊 <i>Garhadiolus papposus</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i>
5	43.61	82.75	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i>
6	43.40	83.15	角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>
7	43.64	81.69	小疮菊 <i>Garhadiolus papposus</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i> , 东方旱雀麦 <i>Eremopyrum orientale</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i>
8	44.37	87.88	棱果芥 <i>Syrenia siliculosa</i> , 琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 虫实 <i>Corispermum hyssopifolicem</i> , 旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i> , 蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i> , 异果芥 <i>Diptychocarpus strictus</i>
9	44.09	88.68	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i>
10	43.69	89.51	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>
11	44.21	90.07	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i>
12	44.96	88.94	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i> , 宽翅菥蓂 <i>Isatis violascens</i> , 千里光 <i>Senecio scandens</i> , 卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i> , 小果菥蓂 <i>Isatis minima</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i>
13	44.95	88.58	千里光 <i>Senecio scandens</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 弯果四齿芥 <i>Tetracme recurvata</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i>
14	45.22	87.78	尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 宽翅菥蓂 <i>Isatis violascens</i> , 旱雀麦 <i>Bromus tectorum</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 虫实 <i>Corispermum hyssopifolicem</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i> , 疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i>
15	45.41	86.91	小花荆芥 <i>Nepeta micrantha</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i> , 疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i> , 假狼紫草 <i>Nonea caspica</i>
16	45.47	85.75	鞑靼滨藜 <i>Atriplex tatarica</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 土大戟 <i>Euphorbia turczaninowii</i>
17	46.23	85.84	土大戟 <i>Euphorbia turczaninowii</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 草霸王 <i>Zygophyllum mucronatum</i> , 鞑靼滨藜 <i>Atriplex tatarica</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxyrrhynchum</i>
18	47.28	86.73	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 草霸王 <i>Zygophyllum mucronatum</i>
19	47.67	86.88	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 四棱芥 <i>Goldbachia laevigata</i> , 沙生蝇子草 <i>Silene olgiana</i>
20	47.04	88.92	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i> , 四棱芥 <i>Goldbachia laevigata</i>

样地号 Sites	纬度 Latitude (N°)	经度 Longitude (E°)	主要一年生早春短命植物名录 Dominant species of early spring annual ephemeral plants
21	47.50	87.31	四棱芥 <i>Goldbachia laevigata</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 沙生蝇子草 <i>Silene olgiana</i> , 疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>
22	47.04	88.92	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i>
23	46.79	89.58	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 棒果芥 <i>Sterigmostemum tomentosum</i>
24	45.82	89.52	西伯利亚离子芥 <i>Chorispora sibirica</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 小车前 <i>Plantago minuta</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 千里光 <i>Senecio scandens</i> , 棒果芥 <i>Sterigmostemum tomentosum</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 草霸王 <i>Zygophyllum mucronatum</i>
25	45.16	89.36	西伯利亚离子芥 <i>Chorispora sibirica</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i>
26	44.63	88.82	琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 虫实 <i>Corispermum hyssopifolicem</i> , 疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i> , 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxycorynchum</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 小花荆芥 <i>Nepeta micrantha</i> , 蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i>
27	44.16	88.71	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 抱茎独行菜 <i>Lepidium perfoliatum</i> , 卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i>
28	44.91	84.81	旱雀麦 <i>Bromus tectorum</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 虫实 <i>Corispermum hyssopifolicem</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i> , 东方旱雀麦 <i>Eremopyrum orientale</i> , 疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i> , 蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i>
29	46.04	83.60	胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 婆婆纳 <i>Veronica didyma</i> , 虫实 <i>Corispermum hyssopifolicem</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 鸟头芥 <i>Euclidium syricum</i>
30	44.93	82.62	黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i> , 涩芥 <i>Malcolmia africana</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 滨藜 <i>Atriplex patens</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>
31	44.52	82.91	疏齿千里光 <i>Senecio subdentatus</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 弯果四齿芥 <i>Tetracme recurvata</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 矮大戟 <i>Euphorbia humilis</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i> , 卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i>
32	44.35	85.09	滨藜 <i>Atriplex patens</i> , 鹤虱 <i>Lappula myosotis</i> , 丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i> , 四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i> , 镰荚黄芪 <i>Astragalus arpilobus</i> , 胡卢巴 <i>Trigonella foenum-graecum</i> , 小疮菊 <i>Garhadiolus papposus</i> , 条叶车前 <i>Plantago lessingii</i> , 角果毛茛 <i>Ceratocephalus orthoceras</i> , 角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i> , 东方旱雀麦 <i>Eremopyrum orientale</i> , 庭荠 <i>Alyssum desertorum</i>