

山地森林样带植被-环境关系的多尺度研究

沈泽昊

(北京大学城市与环境学系, 北京 100871)

摘要:为了评价和比较地形和其它“直接”环境因子对植被变化影响的大小,通过调查一条亚热带山地森林样带及其生境因子,分析不同层次植被的水平格局;并利用多元回归和 DCCA 方法比较了诸生境因子对植被格局变化的影响及其与分析尺度相关的变化。结果表明:(1)影响乔木、灌木和草本层植被格局变化的首要因子都是地形特征;最重要的土壤因子是土壤发生层厚度。在对林下物种构成的影响方面,坡向和坡度的作用大于林冠空隙度。(2)除坡向外,其它地形因子之间存在不同程度的相关性;林冠孔隙度和土壤理化属性分别与不同的地形特征显著相关,显示了地形对林隙干扰和土壤侵蚀过程的控制。乔、灌、草的覆盖度是生境条件的综合反映;它们与非生物因子的相关性显示了成熟林下灌木和草本层物种生态习性的整体差异。(3)各分析尺度上诸生境因子间的相关关系基本稳定。但随尺度增大,生境的小尺度异质性被平滑掉。诸因子之间的相关显著性程度逐渐降低。(4)从 $5 \times 5\text{m}^2$ 到 $5 \times 40\text{m}^2$,立地因子对乔、灌、草 3 层植被变化的解释量随尺度的倍增而接近成倍增长;但其主要原因是样方数量增加;分析尺度变化的影响小得多。(5)地形与土壤、光照等直接生境因子对植被格局解释量之和相当。但在不同尺度上,地形特征都是解释能力最强的一组生境变量。最后讨论了取样数量和分析尺度在不同研究结果比较中的意义。

关键词:尺度;植被格局;环境解释;多元分析;大老岭

A Multi-scale Study on the Vegetation-environment Relationship of a Mountain Forest Transect

SHEN Ze-Hao (Department of Urban and Environmental Sciences, Peking University Beijing 100871, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(4): 461~470.

Abstract: In order to evaluate and constrast the relative effects of topography and other “direct” environmental factors on vegetation, a forest transect of subtropical mountain was sampled along with the habitat factors. The horizontal patterns were analyzed for tree, shrub and herb layers. Multivariate regression and Canonical Correspondence Analysis (CCA) were applied for contrasting the effects of different environmental factors on the variation of vegetation pattern at 4 scales analyzed. The results are as following: (1) The topographic characteristics are critical for the spatial variations of vegetation. Among the soil Characteristics, soil depth is the most important. (2) Correlations of varied degrees exist not only among the topographic factors except exposure, but also between them, canopy gap, and chemical and physical properties of soil. Shown the topographic controls on gap disturbance and soil erosion. As an integrated reflections of habitat conditions, the relationship between the coverage of tree, shrub and herb layers and abiotic factors showed difference of ecological habits between the understory shrub and herb species. (3) The correlations among the habitat factors are stable on all scales analyzed. However, as the scale enlarges, the microscale habitat heterogeneity is smoothed away, and the prominence of correlation between the factors decreases gradually. (4) From the scale of $5 \times 5\text{m}^2$ to $5 \times 40\text{m}^2$, the percentage of interpretation

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30000024);中国科学院植物研究所植被数量生态开放实验室基金资助项目(LP9908)

野外工作得到湖北省宜昌市大老岭国家森林公园的大力支持和协助,谨致谢忱!

收稿日期:2000-11-10; 修订日期:2001-12-30

作者简介:沈泽昊(1968~)男,湖北红安人,博士,副教授。主要从事植物生态学、景观生态学与植物地理学研究。

to vegetation variance in tree, shrub and herb layers by the habitat factors increase doubly as the scale doubled. The chief cause for this increase is the number but not the scale of the sampling plots. (5)The interpreted percent of vegetation variance by topography is close to that of all the “direct” habitat factors such as soil properties and light condition. However, comparing with other aspects of habitat factors, topographic properties is the most effective in interpretation of vegetation variations at all analyzing scales. The significance of sampling size and number was discussed on the base of comparison with previous studies.

Key words:scale; pattern variation; environmental interpretation; multivariate analysis; Mt. Dalaoling
文章编号:1000-0933(2002)04-0461-10 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

在植被生态学和地植物学的经典理论中,地形地貌最早即被看作一种重要的环境因子^[1~3]。与土壤、气候等为植物提供生命物质来源和生存条件的因子不同,地形地貌一直被看作一种“间接”的因素,作为生境条件的综合和空间表现形式,其主要作用是引起生境条件的时空再分配^[1]。关于地形地貌的生态学意义的早期研究局限于定性的描述和分析。随着 20 世纪 80 年代以来景观生态学理论与应用研究的发展,关于区域-景观水平植被-环境关系的定量化研究进展很快^[4~7],地形对植被时空格局的影响也再度成为焦点之一^[8]。众多研究表明,尺度效应、空间因素与环境因子之间、环境因子相互之间的耦合关系是分析生态空间格局必须考虑的因素^[9~11]。在这种意义上,地形的生态学意义仍有待系统的分析:地形与其它生境因子之间有怎样的关系?地形在影响植被景观格局的众多环境因子中有怎样的地位?地形的作用与空间尺度存在怎样的关系?地形特征作为一组多变量,那些组分更重要?可以说对这些问题尚无很明确的认识。本文目的是着重评价地形因子与其它生境因子,特别是“直接”因子的相关关系,并比较它们对植被格局变化的贡献,及其与分析尺度相关的变化。

1 研究区域和对象

本文研究对象是天然次生的亚热带山地常绿落叶阔叶混交林,位于长江三峡大老岭国家森林公园生物多样性保护核心区。大老岭地区的自然环境和植被概况见文献^[12]。该核心保护区位于大老岭主峰——天柱山西侧-NW 向“U”形宽谷内(图 1),海拔范围在 1750~1900m;总面积约 150hm²。由于地势偏僻、人迹罕至,建国以来未遭砍伐。至今保存了以米心水青冈(*Fagus engleriana*)、锥栗(*Castanea henryi*)、板栗(*C. mollissima*)为建群种,含多种常绿阔叶树种的老龄(Old-growth)群落,在植被垂直带谱上属于山地常绿落叶阔叶混交林带的上部亚带。

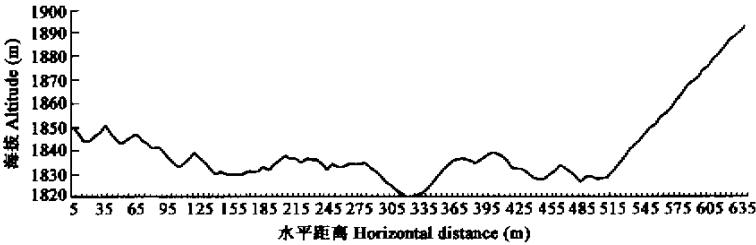


图 1 样带的地形剖面线

Fig. 1 The profile outline of the topography along the transect

2 调查分析方法

2.1 样带设置与调查

本文工作选择核心保护区内一个森林群落发育程度基本一致的 U 形山谷,沿沟谷横截面作一条 5m×640m 的样带,方向 SW-NE。以 5×5m² 为单位作样方调查。群落调查包括:①乔木层分幼苗(高度≤

0.33m)、幼树(高度>0.33m,胸径≤2.5cm)、立木(胸径>2.5cm)和死树,调查每种每一类的株数及立木和死树的胸径、高度;②记录灌木层和草本层每一种的多度和盖度。③立地因子调查包括:光照——使用美国CID公司制林冠分析仪测定冠层空隙度;地形——记录起伏(前后样方的相对高差)、主坡向、坡度、坡形、坡位5方面的小地形特征。具体分级和赋值方法见文献^[13];土壤——在每一样方内挖掘一土壤剖面,测量土壤发育层深度;并取枯枝落叶层以下10cm厚的土样用于理化分析,共分析土样128个。分析指标包括有机质(总C%)、机械组成(分<2mm、2~0.05mm、0.05~0.002mm、>0.002mm共4级)、阳离子代换量(CEC%)。

2.2 数量分析内容

计算样带上128个基本样方乔、灌、草3层各物种的重要值。其中乔木层计算只包括胸径>2.5cm活立木(含到达冠层的木质藤本);灌木层包括胸径<2.5cm的乔木幼树和幼苗。取样方各层中重要值>3.0的物种,构成乔、灌、草3层的[物种×样方]重要值矩阵用于植被-环境关系的多元数量分析。环境因子矩阵包含地形、土壤、光照、群落结构因子4方面共14个生境因子(定义和取值范围见表1)。为了消除各因子取值范围与量纲不同的影响,统一进行标准化转换: $X'_i = (X_i - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$

根据样方内乔、灌、草3层的物种数量构成用二元指示种划分法(TWINSPAN)对群落3层进行优势类型划分。利用CCA排序法分析各指标与环境因子的关系。利用典范对应分析(CCA)解释和分离不同尺度上各环境因子对群落格局的影响。

表1 样方CCA分析采用的生境因子
Table 1 The habitat factors included in CCA of the samples

类别 Type	因子 Factor	缩写 Abbr.	取值范围 Range
地形 Topography	海拔 Elevation(m)	Elev	实测值 Measured value
	坡向 Exposure(°)	Expo	N(0°)~S(180°)
	坡度 Slope(°)	Slop	实测值 Measured values
	坡形 Shape	Shap	1、2、3*
	坡位 Position	Posi	1、2、3、4、5**
土壤 Soil	土壤厚度 Soil depth(cm)	Sodp	实测值 Measured values
	总C Total C(%)	TotC	实测值 Measured values
	阳离子代换总量 Cation exchange capacity(cmol/kg)	CEC	实测值 Measured values
	>2mm 砂粒 Sand(%)	Sand	实测值 Measured values
	<0.002mm 粘粒 Clay(%)	Clay	实测值 Measured values
光照 Light	林冠空隙度 Canopy gap(%)	Gap	实测值 Measured values
群落结构 Community structure	乔木胸面积和 Sum of stems area at breast high(cm ² /m ²)	ABH	实测值 Measured values
	灌木层盖度 Shrub cover(%)	SHCV	实测值 Measured values
	草本层盖度 Herb cover(%)	HBCV	实测值 Measured values

* 坡形值 Shape values: 1 凹 Concave; 2 平 Plain; 3 凸 Convex. ** 坡位值 Position values: 1 谷底 Valley bottom; 2 沟谷侧坡 Side slope near bottom; 3 侧平坡 Side slope; 4 山脊侧坡 Side slope near ridge; 5 顶脊 Peak and ridge

利用CCA分析不同生境因子之间的相关关系及其与排序轴的关系;根据Bocard等设计的思路^[10],利用偏CCA分离不同生境因子对样带植被的物种分异格局的贡献。为了反映上述4类生境因子在不同尺度上对植被格局的贡献,对5m×5m的基本样方两两合并,分别得到尺度为5m×10m、5m×20m、5m×40m的3组样方,样方数量分别为64、32、16个。合并后样方物种的重要值重新计算,生境因子值为原两样方的平均值。在4个取样尺度上对乔、灌、草3层分别进行分析计算和比较。

3 分析结果

3.1 群落各层的水平结构分异

群落乔、灌、草3层的个体大小不同,其对环境异质性的响应尺度也有明显的差异;而群落各层次之间

也存在相互影响。为了反映生境因子对群落结构的影响,分层分析是必要的。

利用二元指示种等级分类法(TWINSPAN)对乔木层、灌木层和草本层进行分类,得到根据不同优势种确定的斑块类型,其在样带上的分布见图 2。

乔木层分 6 个斑块类型:

① 空地 即 $5 \times 5 \text{ m}^2$ 内没有胸径 $> 2.5 \text{ cm}$ 的树木,构成沟谷底部的条形空隙。

② 大叶杨(*Populus lasiocarpa*)、漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)、灯台树(*Cornus controversa*)为第一亚层优势种,第二亚层的伴生种种类复杂,常见有四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)、四蕊槭(*Acer tetramerum*)、华榛(*Corylus chinensis*)、藏刺榛(*C. ferox* var. *thibetica*)、泡花树(*Meliosma cuneifolia*)、蜡瓣花(*Corylopsis sinensis*)等分布在阴坡中下部及沟谷中。

③ 优势种类有锥栗(*Castanea henryi*)、千筋树(*Carpinus fargesiana*)、雷公鹅耳枥(*C. viminea*)、包石柯(*Lithocarpus cleistocarpus*)、米心水青冈(*Fagus engleriana*)等,分布于不同坡位,但共同之处是以坡度较陡的南坡为主。

④ 米心水青冈(*F. engleriana*)为优势种,主要伴生种包括四照花(*D. japonica* var. *Chinensis*)、美丽马醉木(*Pieris formosa*)、金缕梅(*Hamamelis mollis*)、包石柯(*L. cleistocarpus*);分布广泛,能适应不同的坡向但表现了一定的耐阴性;分布以地势较高的中上坡位为主。

⑤ 板栗(*Castanea mollissima*)为优势种,主要有千筋树(*C. fargesiana*)、米心水青冈(*F. engleriana*)、五裂槭(*Acer oliverianum*)等伴生;是另一主要的类型,分布常与类型④相交错。但更倾向于坡度较平缓、土壤深厚的坡位。

⑥ 优势种不太明显,主要有美脉花楸(*Sorbus caloneura*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、雷公鹅耳枥(*C. fargesii*)、亮叶水青冈(*Fagus lucida*)、石灰花楸(*Sorbus folgnieri*)、小枝青冈(*Cyclobalanopsis gracilis*)。常见伴生种有牛姆瓜(*Holboellia grandiflora*)、毛肋杜鹃(*Rhododendron augustinii*)、短柱枹(*Eurya brevistyla*)、藤木(*Celastrus regosus*)。主要分布在较高坡位,生境比较干燥。

灌木层可划分 7 个类型。统计包含乔木幼苗,但均不构成优势种:

① 宜昌木姜子(*Litsea ichangensis*)、榉棠(*Kerria japonica*)、桦叶荚迷(*Viburnum betulifolia*)为优势种,主要分布于阳坡中下坡位;

② 箬竹(*Indocalamus* sp.)为优势种,亦常见桦叶荚迷(*V. betulifolia*)、榉棠(*K. japonica*)、二翅六道木(*Abelia macrotera*);是广泛分布于地势较高的中上坡位和阳坡的优势类型,生境较干燥。

③ 以矮茎紫金牛(*Ardisia brevicaulis*)为优势,有翅枹(*Eurya alata*)、桦叶荚迷(*V. betulifolia*)、合轴荚迷(*V. sympodiale*)相伴;是仅见于北坡中下坡位局部的一小片群落,生境潮湿。

④ 桦叶荚迷(*Viburnum. betulifolia*)是一广布种,但以其为优势种的斑块明显倾向于阴坡和沟谷地段。主要伴生种包括榉棠(*K. japonica*)、毛灰珙子(*Cotoneaster acutifolius* var. *villosulus*)以及木质藤本冠盖绣球(*Hydrangea anomala*)等。

⑤ 二翅六道木(*A. macrotera*)和大枝绣球(*Hydrangea. rosthornii*)占优势的斑块,分布在较高而平缓的坡位,其中还常见桦叶荚迷(*V. betulifolia*)、冠盖绣球(*H. anomala*)、兴山小檗(*Berberis silvicola*)等。本类型具有一定过渡性。

⑥ 兴山小檗(*B. silvicola*)占优势的斑块,一般占据山脊附近的生境,与箬竹(*Indocalamus* sp.)占优势的斑块镶嵌分布,其它常见种有灰毛珙子(*C. acutifolius* var. *villosulus*)、二翅六道木(*A. macrotera*)等。

⑦ 美丽马醉木(*P. formosa*)为灌木优势种的斑块,集中分布在样带右端地势最高的阳坡上,并有二翅六道木(*A. macrotera*)、兴山小檗(*B. silvicola*)、箬竹(*Indocalamus* sp.)等伴生。

草本层根据优势种划分了 9 个类型:

① 大叶金腰(*Chrysosplenium macrophyllum*)、粗齿冷水花(*Pilea fasciata*)占优势的斑块仅有一块,分布在林冠空隙较大的湿润沟谷底部。

② 粗齿冷水花(*P. fasciata*)、绵毛金腰(*Chrysosplenium lanuginosum*)和离舌橐吾(*Ligularia veitchii*)

ana)为优势种的片断。

③ 走茎华西龙头草(*Meehania fargesii* var. *radicans*)、两似蟹甲草(*Cacalia ambigua*)和粗齿冷水花(*P. fasciata*)占优势的片断。类型②、③与①的分布近似,但③所在的地势稍高。

④ 疏毛金钱草(*Antenoron neofiliforme*)、小头蓼(*Polygonum microcephalum*)占优势的片断,常见种还有蹄盖蕨一种(*Athyrium* sp.)、三褶脉紫菀(*Aster ageratoides*)等,集中分布在北向坡的中下坡位。

⑤ 深山蟹甲草(*Cacalia profundorum*)、支柱蓼(*Polygonum suffultum*)、宽叶苔草(*Carex siderosticta*)、三褶脉紫菀等占优势的片断是一种主要的类型,分布的生境类型较多,主要在山脊和中上坡位占优势。

⑥ 黑鳞耳蕨(*Polystichum makinoi*)、一种蹄盖蕨(*Athyrium* sp.)和鳞毛蕨(*Dryopteris* sp.)等蕨类植物占优势的片断是典型的林下耐荫的草本群落类型,也主要分布在中上坡位;图 2 显示它更倾向于阴坡。

⑦ 褐绿苔草(*Carex stipitinx*)、宽叶苔草(*C. siderosticta*)、金银花(*Lonicera japonica*)及三褶脉紫菀(*A. ageratoides*)、野菊花(*Dendranthema indicum*)、丛毛羊胡子草(*Eriophorum comosum*)为优势种的片断分布明显偏向于南坡,但以中、下坡位为主。

⑧ 宽叶苔草(*C. siderosticta*)、疏花野青茅(*Deyeuxia arundinaceae* var. *laxiflora*)、宽叶香青(*Anaphalis* sp.)、野菊花(*D. indicum*)及金银花(*L. japonica*)等占优势的群落片断,明显倾向于阳坡和山脊部位,生境较⑦更干燥。

⑨ 日本金星蕨(*Parathelypteris nipponica*)以绝对优势形成的群落片断,分布在地势较高的平缓地段,主要伴生种有六叶律(*Galium asperuloides* var. *hoffmeisteri*)、双蝴蝶(*Tripterospermum affine*)等少数种类。

上述结果表明,样带群落的不同层次都存在响应地形变化的斑块结构;草本层的空间异质性明显较乔木层和灌木层高,其物种构成对地形变化的响应敏感得多。

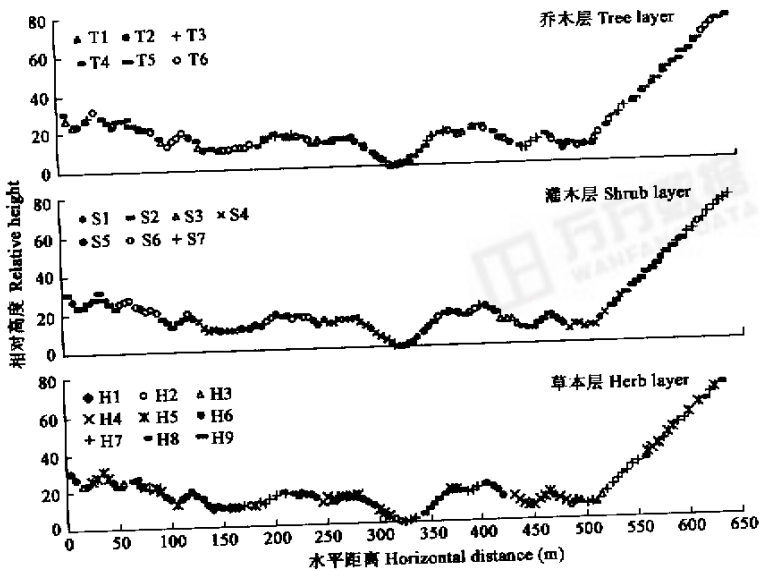


图 2 样带乔、灌、草 3 层不同斑块类型在地形梯度上的镶嵌格局

Fig. 2 The mosaic patterns of different patch types in tree, shrub and herb layers along the topography gradient

3. 2 植被格局的影响因子

在乔、灌、草 3 层次 CCA 分析中,采用 逐步引入(Step forward)多元回归方法分析各生境变量对植被格局变化的影响,表 1 显示 12 个生境因子对各层次植被变化的载荷。可见地形是首要的影响因子,尤其是 Elev(即地形高差)、Expo(坡向)、坡位(Posi)和坡度(Slop)。在土壤因子方面,土壤发生层厚度是最重要

的指标。由 ABH (立木胸面积之和)和林冠孔隙度(Gap)所反映的冠层结构对灌木、草本层的影响并不突出;相反,坡位、坡向、坡度的影响很显著。这表明,尽管通常认为林冠层控制林下光照条件,就植被景观不同部位的比较来看,地形方位和坡度对林下辐射的影响实际上更大。

3.3 群落多尺度格局的环境解释

群落格局的空间变异显然是与尺度相关的特征,那么这些变异的影响因子及其影响大小是否随尺度而改变?各生境因子之间的相互关系是否稳定?

3.3.1 生境因子间相关关系的多尺度特征 表3~表6分别反映了14个生境因子在4个取样尺度上的相关系数矩阵。据此检测生境因子之间及相应生态过程之间的相互作用及其尺度相关特征。

表3 在 $5\times5\text{m}^2$ 的分析尺度上生境因子之间的相关系数矩阵 (样本量 128, *: $P<0.05$; **: $P<0.01$)

Table 3 The correlation matrix of the habitat factors on the analyzing scale of $5\times5\text{m}^2$													
	Elev	Expo	Posi	Shap	Slop	Sodp	Clay	Sand	Totc	CEC	Gap	ABH	SHCV
Expo	0.29**												
Posi	0.32**	-0.09											
Shap	0.33**	0.16	0.52**										
Slop	0.28**	0.05	0.32**	0.22*									
Sodp	-0.40**	0.04	-0.36**	-0.28**	-0.42**								
Clay	-0.16	-0.08	0.09	0.00	-0.25**	0.16							
Sand	0.16	0.04	-0.18*	-0.07	0.17	-0.20*	-0.21*						
Totc	0.25**	0.02	0.10	0.02	0.02	-0.12	0.13	0.16					
CEC	0.27**	-0.06	0.16	0.05	0.02	-0.12	0.21*	-0.10	0.72**				
Gap	-0.33**	-0.23*	-0.05	0.02	-0.25**	0.08	0.31**	-0.17	-0.24**	-0.18*			
ABH	0.07	-0.19*	0.24**	0.08	0.10	-0.14	-0.03	-0.18*	0.02	0.04	0.00		
SHCV	-0.15	-0.28**	-0.04	-0.10	-0.18*	0.27**	0.09	-0.05	-0.02	-0.05	0.19*	-0.09	
HBCV	-0.38**	0.00	-0.47**	-0.11	-0.19*	0.14	-0.04	0.25**	-0.12	-0.19*	0.18*	-0.17	-0.13

(1)几乎在4个尺度上,除坡向外,海拔与其它3个地形变量都存在显著的正相关。地势越高,坡位也越高,坡形愈陡,坡度也愈大。另外,当分析取样尺度小于 $5\times20\text{m}^2$,坡位与坡形、坡度之间也存在显著的正相关,这显示了本地地形单元面的大致尺度。坡向则是一个独立的变量。因此海拔高差、坡向和坡位是小地形特征的3个控制性变量。

(2)土壤因子之间也存在一些显著的相关性。在各尺度上,粗砂和粘粒的百分含量都显著负相关。有机质与阳离子代换量(CEC)之间高度显著地正相关。尺度 $>5\times10\text{m}^2$,土壤厚度与粘粒含量之间存在正相关,反映了土壤发育过程与土壤矿物物理、化学风化过程的相关性。

(3)土壤理化性状与地形特征之间存在密切的相关性。其中,土壤发生层厚度几乎在各个尺度上与海拔高差、坡度显著负相关。即地势愈高、坡度愈陡则土层愈薄,反映了地形对土壤侵蚀过程的控制。另外,在 $5\times5\sim10\text{m}^2$ 的尺度上,坡形、坡位还与土层厚度显著负相关。坡位高、坡形凸则土层薄。而在各个尺度上粘粒含量都与坡度显著负相关。在 $5\times10\text{m}^2$ 尺度以下,粗砂含量与坡位显著负相关,即沟谷底部砂粒含量高,这反映沟谷中土壤的侵蚀搬运过程较强。在各分析尺度上,有机质含量主要与海拔显著的相关关系。由于地势较高处土壤侵蚀过程较弱,故土壤中的有机质含量较高,CEC也有类似的表现。

表2 群落不同层次格局变化的生境因子载荷

Table 2 The interpretative loading of vegetation pattern variation on the environmental factors

乔木层		灌木层		草本层	
Tree layer		Shrub layer		Herb layer	
因子	权重	因子	权重	因子	权重
Factors	Weight	Factors	Weight	Factors	Weight
Elev	0.36	Elev	0.45	Expo	0.32
Expo	0.24	Posi	0.14	Posi	0.26
Slop	0.21	Sodp	0.10	Slop	0.19
Sodp	0.21	Slop	0.09	CEC	0.14
Shap	0.21	Expo	0.09	Sodp	0.14
CEC	0.20	Gap	0.08	Shap	0.13
ABH	0.20	TotC	0.07	Sand	0.13
Posi	0.15	Sand	0.07	Elev	0.13
Gap	0.15	Clay	0.07	Gap	0.11
Clay	0.15	CEC	0.06	Clay	0.09
TotC	0.15	Shap	0.05	TotC	0.09
Sand	0.11	ABH	0.04	ABH	0.06

表 4 在 5×10m² 的分析尺度上生境因子之间的相关系数矩阵 (样本量 64, *: P<0.05; **: P<0.01)

Table 4 The correlation matrix of the habitat factors on the analyzing scale of 5×10m ²													
	Elev	Expo	Posi	Shap	Slop	Sodp	Clay	Sand	Totc	Cec	Gap	ABH	SHCV
Expo	0.33**												
Posi	0.38**	-0.07											
Shap	0.42**	0.21	0.54**										
Slop	0.26*	0.07	0.39**	0.21									
Sodp	-0.44**	0.01	-0.34**	-0.30*	-0.41**								
Clay	-0.17	-0.09	0.16	-0.01	-0.30**	0.19							
Sand	0.20	0.10	-0.25*	-0.02	0.23	-0.06	-0.37**						
Totc	0.30*	0.05	0.09	0.06	0.03	-0.09	-0.06	0.19					
Cec	0.22	-0.06	0.12	0.11	-0.04	-0.11	0.04	-0.10	0.71**				
Gap	-0.27*	-0.20	-0.04	0.00	-0.25*	0.02	0.32**	-0.17	-0.23	-0.20			
ABH	0.12	-0.19	0.33**	0.07	0.08	-0.14	0.08	-0.26*	0.02	0.14	0.02		
SHCV	-0.23	-0.37**	-0.10	-0.21	-0.14	0.35**	0.22	-0.09	-0.01	-0.07	0.19	-0.22	
HBCV	-0.44**	0.00	-0.50**	-0.18	-0.20	-0.25*	-0.09	0.36**	-0.07	-0.09	0.12	-0.21	-0.09

表 5 在 5×20m² 的分析尺度上生境因子之间的相关系数矩阵 (样本量 32, *: P<0.05; **: P<0.01)

Table 5 The correlation matrix of the habitat factors on the analyzing scale of 5×20m ²													
	Elev	Expo	Posi	Shap	Slop	Sodp	Clay	Sand	Totc	Cec	Gap	ABH	SHCV
Expo	0.38*												
Posi	0.41*	-0.08											
Shap	0.49**	0.30	0.46**										
Slop	0.33	0.02	0.49**	0.31									
Sodp	-0.48**	-0.02	-0.26	-0.29	-0.52**								
Clay	-0.26	-0.06	0.08	-0.04	-0.36*	0.35*							
Sand	0.25	0.18	-0.21	0.07	0.30	-0.17	-0.39*						
Totc	0.35*	0.16	0.12	0.19	0.13	-0.08	-0.20	0.13					
Cec	0.26	0.04	0.09	0.12	-0.09	-0.07	-0.11	-0.16	0.75**				
Gap	-0.35*	-0.22	-0.09	-0.12	-0.27	0.10	0.53**	0.37*	-0.40*	-0.43*			
ABH	0.14	-0.12	0.44**	0.06	-0.02	-0.16	0.09	-0.38*	0.00	0.24	0.05		
SHCV	-0.27	-0.49**	-0.04	-0.23	-0.14	0.39*	0.16	-0.07	-0.03	-0.17	0.39*	-0.23	
HBCV	-0.48**	-0.03	-0.58**	-0.17	-0.29	0.29	0.00	0.36*	-0.19	-0.16	0.14	-0.31	0.01

表 6 在 5×40m² 的分析尺度上生境因子之间的相关系数矩阵 (样本量 16, *: P<0.05; **: P<0.01)

Table 6 The correlation matrix of the habitat factors on the analyzing scale of 5×40m ²													
	Elev	Expo	Posi	Shap	Slop	Sodp	Clay	Sand	Totc	Cec	Gap	ABH	SHCV
Expo	0.43												
Posi	0.46	-0.21											
Shap	0.71**	0.28	0.36										
Slop	0.47	0.07	0.43	0.27									
Sodp	-0.60**	-0.18	-0.07	-0.29	-0.50*								
Clay	-0.29	-0.14	0.05	-0.33	-0.53*	0.59**							
Sand	0.32	0.29	-0.26	0.26	0.35	-0.32	-0.33						
Totc	0.44	0.25	0.32	0.40	0.50*	-0.13	-0.20	0.33					
Cec	0.51*	0.06	0.42	0.38	0.56*	-0.22	-0.25	0.11	0.75**				
Gap	-0.46	-0.32	-0.20	-0.50*	-0.62**	0.21	0.52*	-0.36	-0.43	-0.48			
ABH	0.14	-0.03	0.56*	0.01	0.19	0.00	0.08	-0.43	-0.23	-0.03	0.19		
SHCV	-0.33	-0.61**	0.12	-0.23	-0.07	0.36	0.26	-0.23	0.09	-0.08	0.26	-0.21	
HBCV	-0.56*	0.01	-0.74**	-0.25	-0.45	0.27	0.15	0.33	-0.24	-0.29	0.32	-0.38	-0.21

(4)林冠孔隙度(Gap)指林下光斑总和的面积比。它的格局除受干扰形成的林隙影响外,还与乔木层的植株密度和林冠发育有关。其分布显然受到地形控制:总体上低洼沟谷地 Gap 较大。在小尺度上(5×5m²)还以北坡为主。在 5×40m² 尺度上的林隙比例大。另外,Gap 与土壤粘粒含量在各尺度上都显著地正相关,

实际上反映了坡度的控制作用。

(5)乔、灌、草的盖度既是生境因子作用的结果也是生境条件的综合反映。乔木胸面积之和(*ABH*)主要受坡位的控制。坡位越高,*ABH* 越大。它又与土壤中砂粒含量显著负相关。因为高坡位乔木层的生物量高,故林冠孔隙度低,地表侵蚀弱,这与土壤中粘粒含量高而砂粒含量低、有机质和 CEC 含量较高的现象同理。灌木层盖度(*SHCV*)最重要的控制因子是坡向和土壤层厚度。在多个观测尺度上北坡的 *SHCV* 较大;同时土壤层越厚,*SHCV* 越大。另外在 5×5 和 $5\times 20\text{m}^2$ 尺度上,*SHCV* 还与 *Gap* 成正比。草本层的分布格局明显不同。它在各个尺度上都与 Elev 和坡位高度显著地负相关,与含砂量正相关。在 $5\times 10\text{m}$ 尺度上还与土壤厚度显著负相关。表明草本层在沟谷底部冲刷较强的砂质或粉砂质土壤上盖度最大。这类生境上群落冠层的孔隙度较大。所以成熟林下灌木和草本层物种在生态习性上表现了显著的差异。前者较耐光照胁迫而据有较优越的土壤条件,以 *K*-对策的物种为主;而草本层主要占据地表干扰较频繁而光线、水分充足的生境,表现以 *r*-对策的种为主。

(6)比较表 3 到 6,在各分析尺度上诸生境因子间的相关性比较稳定。同时随尺度增大、分辨率降低,生境的小尺度异质性被平滑掉;诸因子之间的相关显著性程度逐渐降低。

3.3.2 植被分异解释的尺度效应 表 7 显示了 4 个观测尺度上所考虑的环境因子对植被格局变化的解释量。

- (1)从 $5\times 5\text{m}^2$ 到 $5\times 40\text{m}^2$,乔、灌、草 3 层的植被变化解释量分别从 14.93%、23.71%、18.63%都增加到 90%以上。其解释量随尺度的倍增而接近成倍增长。
- (2)如果扣除群落乔、灌、草的覆盖度这种群落结构因素。地形与其它直接生境因子(土壤、光照)对植被格局解释的比例也十分接近。在小尺度上地形的解释能力稍强,但随着取样尺度倍增,分辨率降低,地形解释量的比例也逐渐降低。

表 7 植被变化环境解释的尺度效应

Table 7 The scales effect of the environmental interpretation to the variation of vegetation

特征值 Eigenvalues		尺度 Scale											
		5×5m ²			5×10m ²			5×20m ²			5×40m ²		
		Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb
总和 Sum		18.71	6.43	11.14	11.39	5.02	8.16	6.52	4.34	5.82	8.32	3.24	4.04
全部因子 S. C. E		2.78	1.51	2.06	2.92	1.80	2.61	3.12	2.41	2.95	8.12	3.06	3.87
All factors	(%)	14.93	23.71	18.63	25.70	35.97	31.88	47.75	55.89	50.68	97.62	93.93	96.21
群落结构 Weight		0.67	0.33	0.50	0.69	0.41	0.64	0.70	0.63	0.52	1.93	0.86	0.81
Comm. stru.	(%)	24.10	21.85	24.27	23.63	22.78	24.52	22.44	26.14	17.63	23.77	28.10	20.93
光照 Light	Weight	0.16	0.07	0.11	0.14	0.07	0.11	0.15	0.09	0.42	0.56	0.18	0.35
	(%)	5.76	4.64	5.34	4.79	3.89	4.21	4.81	3.73	14.24	6.90	5.88	9.04
土壤 Soil	Weight	0.80	0.36	0.58	0.89	0.43	0.80	1.00	0.65	1.08	2.47	0.75	1.52
	(%)	28.78	23.84	28.16	30.48	23.89	30.65	32.05	26.97	36.61	30.42	24.51	39.28
地形 Topography	Weight	1.15	0.75	0.87	1.20	0.89	1.06	1.27	1.04	0.93	3.16	1.27	1.19
	(%)	41.37	49.67	42.23	41.10	49.44	40.61	40.71	43.15	31.53	38.92	41.50	30.75

S. C. E.: Sum of constrained eigenvalues; Weight: Sum of the canonical/regressive coefficients of the habitat factor groups

(3)由于表 8 中 4 次排序的结果得自样方反复的两两合并。如果在每一分析尺度上间隔选取一半数量的样方进行排序。然后比较数量相等、尺度差倍和数量差倍、尺度相等两种情况下的排序结果(表 8)。发现导致解释量大幅度增加的主要原因是样方数量。如果样方数量不变,仅尺度倍增,采取两样方生境因子的平均值来解释 2 倍尺度上植被格局的变化,其解释量没有明显的变化,或解释能力相对稳定。

(4)在 4 方面生境因子中,群落结构因子的解释量对乔木层是 22.44%~24.10%,灌木层 21.85%~28.10%,草本层 17.63%~24.52%。随分析尺度增大,仅对灌木层的解释量略有增加趋势。光照对乔、灌、

草各层植被变化的贡献分别在 4.79%~6.90%、3.73%~5.88%、4.21%~14.24%,只对草本层的解释量在 5×20m² 尺度上有明显增加。土壤属性对各层的解释能力分别是 28.78%~32.05%、23.84%~26.97%、28.16%~39.28%,对草本层的解释有单调增加倾向。地形的解释能力分别为乔木层 38.92%~41.37%、灌木层 41.50%~49.567%、草本层 30.75%~42.23%,随分析尺度增大都有降低趋势,但比较而言仍是解释能力最强的一组变量。

表 8 样方数量和尺度对植被变化的环境解释的影响

Table 8 The effects of scale and number of samples to the environmental interpretation of vegetation variation												
样方数 No. of samples	尺度 Scale											
	5×5m ²			5×10m ²			5×20m ²			5×40m ²		
	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb	Tree	Shrub	Herb
128	14.93	23.71	18.63									
64	28.35	34.64	29.85	25.70	35.97	31.88						
32				49.08	55.96	51.37	47.75	55.89	50.68			
16							94.92	93.82	91.85	97.62	93.93	96.21

空间变量被认为是植被格局变化的另一组控制因子,并与环境因子之间存在交互作用^[10-18,19]。但在此没有专门分析。由于样带上的空间变量包括垂直高差和水平距离,而海拔高差在地形因子中已得到分析。可以推论,空间因素在本文分析的关系中非常重要,并与环境因子有密切的交互作用。

4 讨论

典范对应分析(CCA)是一种先进的多元分析方法,由 Bocard 等开发的利用偏典范对应分析(Partial CCA)来分离环境、空间诸因素对生物空间格局变异贡献的方法是一个很有趣的发展,已在不少研究中应用^[10, 18~20]。研究表明,森林植被空间格局的可解释性远远低于草原、荒漠或其它简单的生态系统^[10]。但由于不同研究之间的比较没有一个共同的标准,故上述结论具有很大的不确定性,其解释也还没有足够的说服力。

本文分析表明,对于相同群落的乔、灌、草 3 层的空间异质性,用相同的一组生境变量来解释,样方的数量在解释的效果上起决定性作用,即样方量越大,包含的变化和随机因素的影响越大,植物格局的可解释性就越低。而分析尺度的影响相对小得多,但总体上若以单一值反映样方某一属性的水平,则样方尺度越大,代表性越差。上述结果意味着,要比较不同研究对象的可解释性,不仅要考虑对象的数量特征和环境因素的代表性,还要比较取样的数量和尺度。如辛晓平等^[18]对东北碱化草地异质格局的分析使用了 28~35 个 50cm×50cm 的样方,解释变量包括样方内的 10 个土壤理化属性值和 2 个空间变量,对草地格局变异的总解释量在 71.8%~83.2%。而沈泽昊等^[19]对我国亚热带山地常绿落叶阔叶混交林异质格局的分析使用了 153 个 20m×20m 的样方,解释变量包括 7 个地形变量和 3 个空间变量,对森林植被的总解释量仅 22.25%。另外,Borcard 等^[10]对加拿大魁北克的北方针叶林进行分析时,使用了 200 个 20m×10m 的样方和地形地貌与土壤方面 6 组定性至定量的环境变量和地理变量,而其环境因子的解释量与沈泽昊等的研究结果分别为 10.8%和 9.5%。考虑到上述 3 个实例的分析尺度和取样数量,并不容易判断哪一个分析更成功,哪一种植被的分异格局受环境因素的影响更大。同时也表明,这种分析方法的应用和结果的解释与比较必须谨慎。

上述分析与解释表明,地形特征指标与许多所谓“直接”的生境因子,如土壤理化属性指标,和林冠空隙等植物群落的结构因子有着密切的相关性。这为解释生态过程的强度与速率的空间格局提供了重要的依据。同时,地形指标在反映生境异质性上有着突出的表现力,明显体现了地形对生境条件的“综合性指示”能力。从已有的研究来看,地形特征对生态过程的影响是一个非常重要并有待深入的课题。

参考文献

万方数据

[1] Ярошенко ПД, translated by Fu Z Z(傅子祯). *Geobotany-basic concept, directions and methods*(in Chinese). Bei-

- jing: Science Press, 1966.
- [2] Oosting H J(吴中伦译). The research of vegetation community(in Chinese). Beijing: Science Press, 1956.
- [3] Whittaker R H. Translated by Yao B J(姚碧君), Wang R F(王瑞芳), Jin H Z(金鸿志). Community and Ecosystem(in Chinese). Beijing: Science Press, 1977.
- [4] Jongman R H G, Braak C J F ter, Tongeren O F R van. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc. Wageningen, 1987.
- [5] Turner M G and Gardner R H. Quantitative methods in landscape ecology. New York: Springer-Verlag, 1991.
- [6] Li H B(李哈滨), Wu Y G(伍业钢). Quantitative methods in landscape ecology. In: Jiu J G(刘建国) ed. *Advances in Modern Ecology*(in Chinese). Beijing: China Science & Technology Press, 1992. 209~233.
- [7] Mladenoff D and Baker W L. Spatial Modeling of Forest Landscape Change. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- [8] Swanson F J, Kratz T K, Caine N, *et al.* Landform effects on ecosystem patterns and processes. *Bioscience*, 1988, **38**(2): 92~98.
- [9] Legendre P, Fortin M J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**: 107~138.
- [10] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, **73**: 1045~1055.
- [11] Krummel J R, Gardner R H, Sugihara G, *et al.* Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 1987, **48**: 321~324.
- [12] Shen Z H(沈泽昊), Jin Y X(金义兴), Wu J Q(吴金清), *et al.* A study on the classification of forest communities of Dalaoling region at the Three Gorges. *Journal of Wuhan Botanical Research*(in Chinese)(武汉植物学研究), 2000, **18** (2): 99~107.
- [13] Shen Z H(沈泽昊), Jin Y X(金义兴), Zhao Z E(赵子恩), *et al.* Spatial pattern and relation with topographical factors of the rare plant species at Dalaoling in the Three Gorges region. *Acta Phytocologica Sinica*(in Chinese)(植物生态学报), 1999, **23**(Suppl.): 171~180.
- [14] Kikuchi T and Miura O. Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 1993, **106**: 147~154.
- [15] Hara M, Hirata K, Oono K. Relationship between micro-landform and vegetation structure in a evergreen broad-leaved forest on Okinawa island, S-W. Japan. *Nat. Hist. Res.*, 1996, **4**: 27~35.
- [16] Warrillow M and Mou P. Ice storm damage to forest tree species in the ridge and valley region of southwestern Virginia. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 1999, **126**(2): 147~158.
- [17] Xin X P(辛晓平), Gao Q(高琼), Li Z Q(李镇清), *et al.* Partitioning the spatial and environmental variations of plant community structure of alkaline grassland on Songnen Plain. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 1999, **41**: 775~781.
- [18] Shen Z H(沈泽昊), Zhaong X S(张新时). The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 2000, **24**: 1089~1095.
- [19] Myklestad A and Birks H J B. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix L.* species in Europe. *Journal of Biogeography*, 1993, **20**: 1~32.