

岷江上游干旱河谷植物群落分布的环境与空间因素分析

张文辉¹, 卢 涛¹, 马克明², 周建云¹, 刘世梁²

(1. 西北农林科技大学, 陕西杨凌 712100; 2. 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要:为了探讨土壤环境因子对植物群落物种数量、结构格局的影响,通过对岷江上游干旱河谷灌丛植被的大量群落学调查,采用了群落中 9 个土壤特征指标,利用去势典范对应分析(DCCA)排序方法,分析了不同群落类型中不同层次的物种数量结构的空间格局;定量分离了土壤、空间及其交互作用等因素对不同层次群落格局总体变异的影响。结果表明:以水分为主导的多种环境因子耦合梯度决定着植物群落结构格局。环境因子对群落的影响程度在不同层次有差异,在灌木层中,单纯环境因子对植被格局的解释占 28.02%,环境-空间耦合因子占 8.90%,空间因子独立占 10.69%,其他因子占 52.39%;而在草本层中,单纯环境因子对植被格局的解释占 20.64%,而环境-空间耦合因子仅占 0.83%,空间因子独立占 5.10%,其他因子占 73.43%,草本的可解释性远远低于灌木。但无论是灌木层还是草本层,在诸多因子中,土壤水分始终在影响群落物种数量结构的格局分布中起着主导作用。

关键词:干旱河谷;空间格局;环境解释;DCCA 排序

Analysis on the environmental and spatial factors for plant community distribution in the arid valley in the upper reach of Minjiang River

ZHANG Wen-Hui¹, LU Tao¹, MA Ke-Ming², ZHOU Jian-Yun¹, Liu Shi-Liang², (1. Northwest Sci-tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100; 2. Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 552~559.

Abstract: Minjiang river is an important branch of upper reach of the Yangtze River. The upper reach of Mingjiang river lies in the east margin of Qing-zang altiplate, a typical arid valley because of the special alpine canyon physiognomy, where the ecological security and the environment conservation is important for all of the Yangtze River valley. In this arid valley the mean annual precipitation is 493mm, the mean evaporation is 1332mm and the altitude 1300~2200m. The main plant communities are composed of xerophil plants. As the altitude increases, the special plant community's spatial pattern, with corresponding soil environmental factors, is formed. The paper aims to explain the influence of soil factors on the species quantitative pattern in communities and give the reference for vegetation recovery, after the analysis on the relation between the environmental factors and the plant community spatial pattern along with the spatial variation in the arid valley.

Based on the investigation of 53 plots in the arid valley, the parameters of soil (soil water, pH, soil organic matter, total N, available N, total K, available K, Total P, and available P), the parameters of plant communities (the coverage, number,

基金项目:国家重点基础研究资助项目(G2000046807);中国科学院知识创新资助项目(KZCX1-06-2)

收稿日期:2003-06-08; **修订日期:**2003-12-25

作者简介:张文辉(1954~),男,陕西岐山人,博士,教授,主要从事植物生态学,生物多样性,植物保护生物学教学与研究。E-mail: zwhckh@eyou.com

* **通讯作者** Author for correspondence

Foundation item: State key basic research and development plan of China (No. G2000046807) and the knowledge innovation of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-06-2)

Received date: 2003-06-08; **Accepted date:** 2003-12-25

Biography: ZHANG Wen-Hui, Ph. D., Professor, mainly engaged in teaching and science research of plant ecology, biodiversity, plant conservation biology. E-mail: zwhckh@eyou.com

height for different plant species, etc.) and the spatial parameters (longitude, latitude, etc.) were analyzed. The ordination based on the community plots and the quantitative classification is performed with the TWINSpan (Two Way Indicator Species Analysis) method. The species quantitative pattern of shrub and herb layers of communities were analyzed with detrended canonical correspondence analysis (DCCA) ordination, and the influence of soil factors, spatial factors and their interaction with the total variance of plant species abundance pattern were quantitatively partitioned. The results showed, that the shrub layer of communities could be divided into 5 types and the herb layer could be divided into 7 types. The soil water as the most principal factor with other environmental factors plays important role in forming the distribution pattern of communities. However, the environmental factors in different layers of communities were different. In shrub layer, the contribution rate of the soil environmental factors was 28.02% solely; the contribution rate of the soil environment factors with spatial factors coupling function was 8.90%; the spatial factors was 10.69% solely and other undetermined factors constituted 52.39% for explaining the community distribution pattern forming. Whereas in herb layer, the contribution rates of the four aspects above-mentioned were 20.64%, 0.83%, 5.10% and 73.43% respectively. The other undetermined factors might be the biological factors and random factors. It is clear that the undetermined factor in the herb layer is much higher than in the shrub layer. Therefore, that the herb layer was influenced by environmental factors should be less than that in the shrub layer. Whether in the shrub layer or in the herb layer, among the many environmental factors, the soil water always plays the most important role in the forming of community distribution pattern or species abundance variation in the communities.

Key words: arid valley; spatial pattern; environmental interpretation; DCCA

文章编号:1000-0933(2004)03-0552-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

自然界的植物群落是植物与环境相互作用的产物。群落结构的空间格局分布受环境因素、空间因素的梯度规律影响^[1~3]。在有关景观和群落植被格局的研究中,有些学者将上述因素进行定量分离,以探讨环境因素对植物群落整体分异格局的贡献^[2~6]。而实际上,植物群落是由不同层次、不同生态适应型的植物构成,正是这些不同层次、不同生态适应型的植物对环境因子响应程度的差异,导致了群落整体随环境梯度所表现出的分异格局。以前植物群落与环境关系的研究主要集中在环境对群落整体的影响^[2~6],对群落中不同层次、不同生态适应型的植物对环境异质性响应程度的差异,以及环境在植物群落分布格局形成过程中贡献大小的差异则没有涉及,而这正是深入研究群落生态学规律,解读群落与环境间复杂性关系的重要途径之一。

岷江上游干旱河谷地区的灌丛植被在长江上游生态安全格局中占有重要地位。当地的高山峡谷地貌和以焚风为主因形成的季节性干旱气候,具有明显的区域性和空间梯度特征。研究该区干旱灌丛与环境因素的关系对于促进整个岷江上游乃至我国西南高山峡谷地区的生态恢复与重建具有重要的现实意义。以前对于岷江上游干旱河谷的研究主要围绕植物区系、植物资源等几个方面^[7,8],而针对干旱河谷灌丛运用定量的数学分析手段,深入地探讨植物群落与环境之间耦合关系方面的研究尚不多见。本文通过对岷江上游干旱灌丛群落的系统调查,对不同层次植物多度分布格局与环境变量之间的关系,以及土壤、空间、生物因素对不同层次植物格局的贡献率进行量化分析,目的是阐明不同层次植物多度分布格局特性及其与环境因素的关系,为植被恢复和生态建设提供依据。

1 研究区自然概况

岷江上游干旱河谷位于四川省西北部,青藏高原与四川盆地的过渡地带,属横断山区东北缘 31°15′~32°32′N,103°10′~103°54′E。区内新构造运动强烈,地貌类型为高山峡谷,岭谷相对高度 1500~3000m。在这种特殊地貌以及大气环流的共同作用下,焚风效应显著,干湿季分明。本研究区域选择在岷江干流主河道上游,以茂县飞虹乡为核心区。该河谷整体上呈 V 形,基本为南北走向,由南向北海拔逐步升高(1300~2200m)。区域内年均温 11.2℃,1 月均温 0.4℃,7 月均温 20.8℃,≥10℃的积温 2300~3200℃;年均降水量 493mm,其中 5~10 月份降水占总降水的 80%以上;年均蒸发量 1332mm,干燥度 1.74^[7]。土壤以燥褐土和石灰性褐土为主。植被类型以耐旱灌丛为主,南部逐步向温性森林过渡,北部逐步向亚高山森林过渡。本区的干旱灌丛多为带刺的灌木、小灌木、半灌木或小半灌木构成,草本亦多为耐旱种类。近年来,随着当地旅游事业的发展,人为破坏加剧,整个岷江上游干旱河谷的干旱化程度正在加剧,生态系统的退化日趋明显^[7]。

2 研究方法

2.1 调查线路的设置与样地调查

经充分踏查后,分别在干旱河谷的核心区飞虹,北部的石大关(干旱河谷灌丛与亚高山森林的过渡区)、南部的威洲(干旱河谷灌丛与温性森林的过渡区),各选择植被保护较好的地段,在河谷横截面的两侧山体设置 3 条调查线路,其方向均与岷江主河道垂直。从河谷底部到山顶,单线步设样地,海拔每上升 100 m,最少设置 10m×10m 样地 4 个。由于样地单线步设,再加上该区

山体陡峭,样地密度较大,形成间断式的样地线,故每个样地内设置 5m×5m 灌木样方和 1m×1m 草本样方各 2 个。共调查样地 53 个,其中石大关 27 个,飞虹、威洲均 13 个。各样地的具体位置如图 1。样地调查内容包括:灌、草层各物种的高度、盖度、密度、频度;样地的海拔、坡度、坡向和坡位;人为干扰的形式和强度。土壤因子调查:在群落调查结束后(2001 年 8 月 23 日,雨后第 8 个无雨日),分 3 组在一天内同时沿 3 条调查线路取样。在已调查的样地内,分别沿样地对角线设 3 个点,取土层 0~20cm 样点,带回室内分析。土壤分析指标包括:土壤水分、pH、有机质、土壤全氮、水解氮、速效磷、全磷、速效钾、全钾。具体分析方法见参考文献^[9]。

2.2 数量分析方法

灌木、草本由于个体大小不同,其对环境异质性的响应程度也是有差异的,且灌、草层之间也存在相互影响。为了反映环境异质性对群落不同层次植物种类、数量和分布格局的影响以及不同层次植物对环境的适应特性,本研究对群落的灌、草层进行了分层分析。

分别计算各样地灌、草层不同物种的重要值(两个样方的平均值),并以此作为该样地的植被多度基本数据,建立灌、草层的[物种×样地]多度值矩阵。其中灌木层的多度矩阵包含 38 种植物,草本层由于物种构成较为复杂,只取重要值>1%的物种,共计 41 种。以各样地中 3 个土壤取样的平均值建立土壤(环境)因子矩阵。在 1:50 000 地形图的 km 网格坐标系上查得各样地的经、纬坐标(m),结合野外实测的海拔数据,建立空间因子矩阵。

DCCA 方法是对去势对应分析(DCA)的改进^[10],其实质是一种约束性直接梯度分析^[11,12],现已成为植被梯度分析与环境解释的趋势性方法。为了估计土壤环境变量对不同层次植物的相对影响,分别用灌、草层的植物多度矩阵,结合土壤因子矩阵进行 DCCA 排序分析。在此基础上,根据 Borcard 等的思路^[3],分离环境(土壤)因素、空间因素、环境与空间的交互作用和其他因素对植物空间格局的影响。因子分解分析以灌木层、草本层为基本单元进行:分别对灌、草层的[物种×样地]多度矩阵,结合土壤因子矩阵、空间因子矩阵进行 4 次不同处理的排序,将每次排序得到的主要排序轴的特征值之和除以物种重要值的总变化量,得到不同处理的排序所能解释的群落灌、草层的结构变化。具体方法见文献^[4,5]。

本文数量分类采用 VESPAN 软件包中 Hill 设计的 TWINSpan;排序采用 Ter Braak 编制的 CANOCO 软件包实现,具体数学计算过程见文献^[13]。

3 结果与分析

3.1 群落各层的水平结构分异

环境对植被的影响是多方面的,不同生活型的植物对环境的适应也各有特色,为了较为客观地分析干旱河谷地区植物与环境的关系,并验证排序的效果,本文根据各样地灌木层、草本层各物种的重要值,采用二元指示种划分法(TWINSpan)对群落灌、草层的主要优势种进行了类型划分。TWINSpan 最终将 53 个灌木样地划分为 12 组(图 2),53 个草本样地划分为 14 个组(图 3),结合实际生态意义,本文对灌木层、草本层均采取了第 3 级水平的划分,得到灌、草层根据不同优势种确定的生态类型。

灌木层划分为 5 个类型:

①白刺花 *Sophora vrcifolia*、铁扫帚 *Indigofera bungeana* 为优势种,主要分布于干旱河谷核心区飞虹的阳坡上部。土壤多为石灰性褐土,石块多,生境十分干燥。包含样地 20、29、30、36、41、42、43、45、47。

②小马鞍羊蹄甲 *Bauhinia faberi* var. *microphylla*、对节刺 *Sageretia pycnophylla* 为优势种,主要分布在干旱河谷的北部过渡区石大关、南部过渡区威洲的正阳坡及飞虹的半阳坡。包含样地 22、23、24、25、26、27、28、31、32、33、34、35、37、38、39、40。

③多花胡枝子 *Lespedeza floribunda* 为优势种,黄刺玫 *Rosa xanthina* 为主要伴生种。主要分布在各地的半阳、半阴坡的中下坡位出现。包含样地 4、8、10、13、17、18、19、21、44、46。

④西南野丁香 *Leptodermis purdomii* 为优势种,仅仅分布在干旱河谷南部过渡区威洲的阴坡下部,为一小片群落,生境较为潮湿。包含样地 48、49、50、51、53。

⑤三花蕨 *Caryopteris terniflora* 为优势种,一般在土壤条件较好的上部出现。包含样地 1、2、3、5、6、7、9、11、12、14、15、16、52。

草本层划分为 4 个类型:

①中华凤尾蕨 *Pteris inaequalis* 为优势种,仅在石大关阴坡的上坡位出现。包含样地 1、2、3、4。

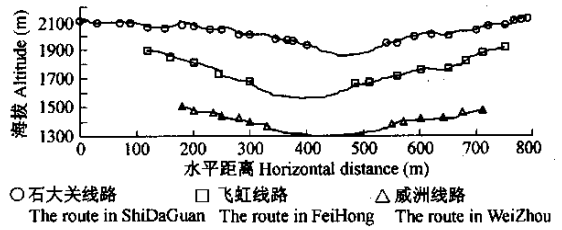


图 1 岷江上游干旱河谷群落调查样地布设线路示意图

Fig. 1 The research routes at arid valley in the upper Minjiang River

②汶川景天 *Sedum wenchuanense*、虱子草 *Tragus berteroni-*
anus 为优势种,常伴生有 菜 *Rorippa montana*, 主要分布在飞
虹的阳坡,生境十分干燥。包含样地 40、41、42、44、46、47。

③歧茎蒿 *Artemisia igniaria*、阴地蒿 *Artemisia sylvatica* 占
优势,主要分布阴坡及半阴坡中部,土壤条件较好。包含样地 8、
10、14、16、48、53。

④黄茅 *Heteropogon contortus*、黄花亚菊 *Ajania breviloba* 为
优势种,披针苔草 *Carex lanceolata* 为主要伴生种。主要分布在
石大关、威洲两地的阳坡半阳坡中上坡位。包含样地 20、22、23、
24、27、29、30、31、33。

⑤小花滇紫草 *Onosma farrerii* 占优势,主要分布在阴坡及
半阴、半阳坡的中、下坡位。包含样地 5、6、7、9、11、12、13、15、34、
35、36、38、39、49、50、51、52。

⑥金色狗尾草 *Setaria glauca* 为优势种,主要分布在阳坡及
半阳坡的上坡位。生境比较干燥。包含样地 32、37、43、45。

⑦优势种不明显,主要有细柄草 *Capillipedium*
parviflorum、密生苔草 *Carex crebra*、东亚唐松草 *Thalictrum*
thunbergii。主要分布在阳坡及半阳坡上坡位。包含样地 17、18、
19、21、25、26、28。

3.2 群落各层的 DCCA 排序分析

3.2.1 排序轴与环境因子的相关性 表 1 列出的是灌木层、草
本层排序中各排序轴的特征值以及排序轴与土壤环境变量的相
关系数。其中排序轴特征值反映的是相应的排序轴所集中的物
种多度矩阵中的信息量的大小,而相关系数则表示的是各排序
轴与真实环境梯度之间的相关性。由于无论是灌木层还是草本
层,DCCA 排序第一、二轴的特征值之和均占全部排序轴特征值
总和的 85%以上,反映了排序的绝大部分信息,因此,本文只对
第一、二轴进行分析。表 1 显示,在灌木层和草本层,土壤水分均
是与 DCCA 第一轴相关性最强的环境因子。这说明在干旱河谷
地区,土壤水分在决定群落结构的诸多环境因子中起着主导作
用。此外,对灌木层来说,有机质、水解氮、速效钾的作用也很明
显;对草本层来说,pH、全钾则发挥着重要作用。

表 1 DCCA 排序各环境因子与前 4 个排序轴的相关系数及各排序轴的特征值

Table 1 Correlations of environmental variables with the first four axes of DCCA as well as their eigenvalues								
环境因子 Environmental factor	灌木层 Shrub layer				草本层 Herb layer			
	AX1	AX2	AX3	AX4	AX1	AX2	AX3	AX4
土壤水分 Soil water	0.657 **	0.130	0.056	-0.374 *	0.833 **	0.001	0.034	-0.036
酸碱度 pH	-0.373 *	-0.115	-0.107	0.488 *	-0.823 **	0.093	-0.083	0.025
有机质 Soil organic matter	0.582 **	-0.703 **	-0.135	-0.052	0.338 *	0.235	0.118	-0.044
土壤全氮 Total nitrogen	0.377 *	-0.503 **	-0.042	-0.177	0.304 *	0.414 *	-0.052	-0.123
水解氮 Available nitrogen	0.571 **	-0.678 **	-0.032	-0.149	0.378 *	0.117	0.055	-0.092
全钾 Total potassium	0.339 *	-0.066	0.285	-0.238	0.610 **	0.041	0.103	0.082
速效钾 Available potassium	0.521 **	-0.230	0.479 *	0.096	0.497 *	-0.297	0.006	-0.117
全磷 Total phosphor	0.540 **	-0.559 **	-0.310 *	0.188	0.067	0.025	0.381 *	0.079
速效磷 Available phosphor	0.061	-0.184	0.090	-0.537 **	0.497 *	-0.297	0.006	-0.117
特征值 Eigenvalues	0.792	0.399	0.230	0.131	0.780	0.233	0.110	0.094

** : $p < 0.001$; * : $p < 0.01$

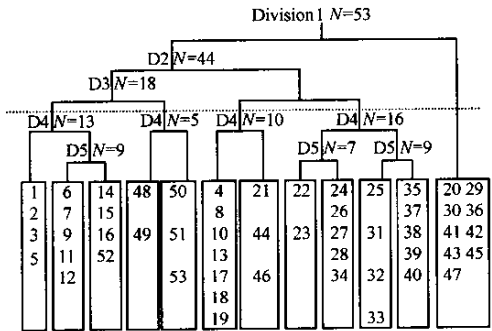


图 2 灌木层 53 个样地的 TWINSpan 分类树状图

Fig. 2 Dendrogram of the TWINSpan classification of 53 plots in Shrub layer

Note: Dx indicates the number of division; Nx indicates the number of plots

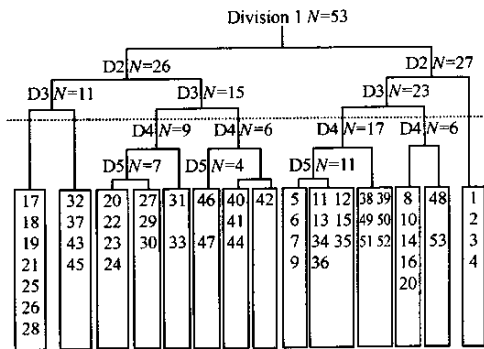


图 3 草本层 53 个样地的 TWINSpan 分类树状图

Fig. 3 Dendrogram of the TWINSpan classification of 53 plots in Herb layer

Note: Dx indicates the number of division; Nx indicates the number of plots

的得分情况,各样地在坐标轴上的平面位置反映了样地所在群落的生态学特性。虽然排序轴是在较低维空间反映综合生态梯度的抽象轴,但从图 4、图 5 可以看出,无论灌木层还是草本层,样地 DCCA 第 1 排序轴的生态意义都是比较清楚的:与第 1 排序轴相关最大的环境变量是土壤水分(Sowt),其次有效钾(EfcK)、水解氮(SlbN)、有机质(Ogac)等。这一结果与表 1 所反映的规律基本一致。这就是说,尽管植物群落中物种的分布格局是多种环境因素共同作用的结果,但在干旱河谷地区,土壤水分在植物群落不同层次物种分布格局的形成中明显起着主导作用。灌木层中各生态类型沿土壤水分梯度的分布状况为:随土壤水分的增大(沿 AX1 从左向右),依次分布着白刺花、铁扫帚为主的类型(Group I);岷江瑞香、三花菰、多花木蓝等为主的类型(Group II);西南野丁香占优的类型(Group III)。草本层则依次分布着:汶川景天、虱子草等为主的类型(Group 1);黄茅、黄花亚菊等为主的类型(Group 2);小花滇紫草、金色狗尾草等占优势的类型(Group 3);歧茎蒿、阴地蒿为主的类型(Group 4);中华凤尾蕨为主的类型(Group 5)。此外,在各类型之间还存在着一些过渡类型,这些样地的生态条件应介于相邻类型之间。

从图 2~图 5 中可以看出,无论是灌木层还是草本层,样地 DCCA 排序的结果与 TWINSpan 分类的结果基本相符。尽管前者将灌木层、草本层划分成 3 和 5 个类型,后者分为 5 和 7 个类型,但两者的趋势基本相似:以土壤水分为主导,相应的土壤养分、有机质和土壤 pH 均在排序和分类中发挥了重要作用。从表 1 和图 4、图 5 中还能看出,草本层植物的多度分布格局与土壤水分和 pH 的相关性关系较灌木层更为密切,这反映出草本分布格局更依赖于土壤水分,对 pH 也比较敏感。

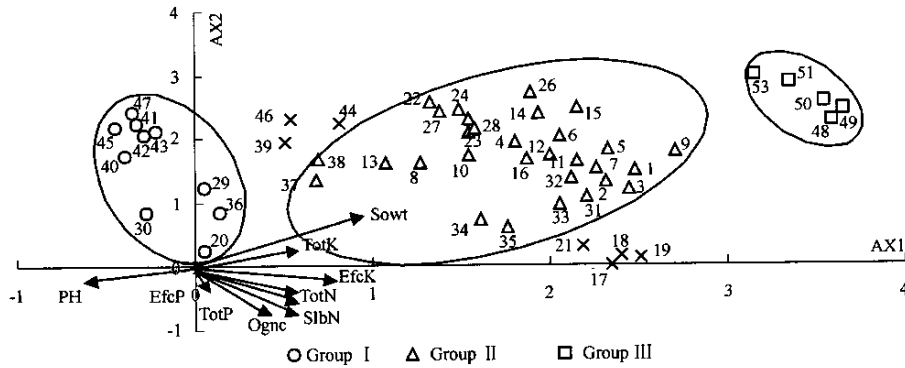


图 4 灌木层样地的 DCCA 排序

Fig. 4 The plots scores of DCCA in shrub layer

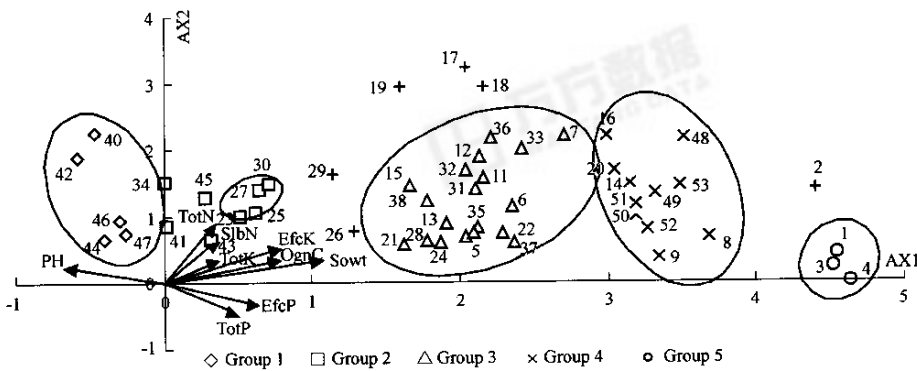


图 5 草本层样地的 DCCA 排序

Fig. 5 The plots scores of DCCA in herb layer

3.2.3 群落各层的物种-环境关系 图 6、图 7 显示的是灌木层 38 个物种、草本层 41 个物种排序的得分情况,各物种在 1、2 排序轴平面内的位置大体反映了该物种的综合环境生态位。从图中可以看出,与物种 DCCA 第 1 排序轴相关性最大的环境变量仍然是土壤水分,其次是有有效钾、有机质等。水分无疑在物种分布格局中起着主导作用。沿 DCCA 第 1 轴自左向右,土壤水分增加的方向,灌木层依次分布着白刺花、铁扫帚(Group A);对节刺、黄蔷薇、小马鞍羊蹄甲、杭子梢等(Group B);长芽绣线菊、瘦叶莢花、粉背黄栌、圆茎叶山蚂蝗等(Group C);翠蓝绣线菊、白叶菰、水子等(Group D)。草本层依次分布着汶川景天、虱子草

这些物种的耐旱性目前还没有系统的对比研究,但可以看出,物种的 DCCA 排序所反映的各植物种沿土壤水分、养分、pH 梯度的分布趋势均与以它们为优势种的样地的分布趋势基本相符合,这说明物种排序的效果也比较理想。



1. *Caryopteris odorata*; 2. *Bauhinia faberi*; 3. *Rosa hugonis*; 4. *Daphne tangutica*; 5. *Sageretia pycnophylla*; 6. *Bauhinia faberi* var. *microphylla*; 7. *Spiraea longigemmis*; 8. *Prunus davidiana*; 9. *Lespedeza virgata*; 10. *Campylotropis macrocarpa*; 11. *Jasminum humile*; 12. *Lespedeza floribunda*; 13. *Cynoglossum amabile*; 14. *Sophora viciifolia*; 15. *Caryopteris terniflora*; 16. *Lespedeza formosa*; 17. *Spiraea henryi*; 18. *Caryopteris forrestii*; 19. *Cotinus szechuanensis*; 20. *Cotoneaster multiflorus*; 21. *Daphne penicillata*; 22. *Wikstroemia modesta*; 23. *Leptodermis purdomii*; 24. *Quercus cocciferoides*; 25. *Rosa bella*; 26. *Rhamnus rosthornii*; 27. *Indigofera amblyantha*; 28. *Caryopteris incana*; 29. *Zanthoxylum simulans*; 30. *Rosa xanthina*; 31. *Berberis wilsonae*; 32. *Berberis diaphana*; 33. *Desmodium podocarpum*; 34. *Lonicera hispida*; 35. *Ostryopsis davidi*; 36. *Indigofera bungeana*; 37. *Desmodium esquirolii*; 38. *Cotinus coggygia* var. *glaucophylla*



1. *Saussurea licentiana*; 2. *Thalictrum robustum*; 3. *Artemisia sieversiana*; 4. *Pteris inaequalis*; 5. *Thalictrum thunbergii*; 6. *Tragus berteronianus*; 7. *Potentilla leuconota*; 8. *Polygala japonica*; 9. *Rorippa montana*; 10. *Chloris virgata*; 11. *Themeda triandra*; 12. *Antemisia annua*; 13. *Heteropogon contortus*; 14. *Xanthopappus subacaulis*; 15. *Aster poliothamnus*; 16. *Leontopodium leontopodioides*; 17. *Cremanthodium potaninii*; 18. *Ajania breviloba*; 19. *Ceratoides arborescens*; 20. *Rubia ovatifolia*; 21. *Arthroxon prionodes*; 22. *Carex crebra*; 23. *Rubia membranacea*; 24. *Pedicularis davidii*; 25. *Carex lanceolata*; 26. *Setaria glauca*; 27. *Poa chalarantha*; 28. *Gnaphalium affine*; 29. *Senecio setchuensis*; 30. *Eulalia quadrinervis*; 31. *Galium sungpanense*; 32. *Sedum wenchuanense*; 33. *Capillipedium parviflorum*; 34. *Bupleurum tenue*; 35. *Onosma farrerii*; 36. *Chenopodium acuminatum*; 37. *Aster albescens*; 38. *Achnatherum inaequiglume*; 39. *Artemisia sylvatica*; 40. *Artemisia capillaris*; 41. *Cardamine tangutorum*.

DCCA 第一排序轴实际上反映的是以水分为主导的养分、pH 等多种因素耦合的环境梯度,灌木种在坐标系中分布比较分散,说明各物种之间对生境的要求差异较大;草本植物分布比较聚集,说明其对生境要求相似,也说明土壤水分等环境因素对草本植物的影响大于灌木。

3.3 群落各层影响因子的分离

表 2 是灌、草层 4 种不同排序方案中前 4 个轴的特征值之和占植物多度距阵总信息量的百分比。从表中可以看出,环境变量(本文指纳入计算的 9 个环境因子)对群落中物种数量结构分布格局的解释能力灌木层为 36.93%、草本层为 21.47%,其中灌木层有 28.02%、草本层有 20.64%属于单纯由土壤因子引起的,其余则是与空间因子相耦合起作用的结果。环境因素对植被的可解释程度是植被本身的复杂性决定的,植被越复杂,环境的可解释程度则越低^[5]。辛晓平等关于温带草原植被的同类研究中,环境变量对植被格局的解释能力可达 70%^[4],而沈泽昊等人对亚热带森林的研究中环境变量的解释能力只有 9.5%^[5]。比较而言,本区环境因子的解释能力居于中间,这可能反映出岷江上游干旱河谷植物的丰富程度大于草原,而又低于亚热带森林。本研究中看似低的环境解释能力并没有削弱环境因子与群落物种结构格局间的联系。本区干旱,地形变化剧烈,使得土壤水分、养分、pH 等环境因素的分布具有明显的空间结构梯度变化,植物群落中的物种数量结构分布格局与自然环境梯度密切相关。此外,土壤因子对群落物种结构格局的影响,既有土壤因子单独的作用,也有与空间结构的耦合作用,说明植物的空间分布格局是植物和环境相互作用、共同发展的结果。

表 2 约束排序和各层次物种多度距阵变化的因子分解结果
Table 2 Result of DCCA and partitioning of the variation of species matrix

	灌木层 Shrub layer	草本层 Herb layer
群落格局的总体变异 Sum of unconstrained eigenvalues	6.369	9.508
群落格局的环境解释部分 Sum of canonical eigenvalues of environmental constrain	2.352	2.041
群落格局的空间解释部分 Sum of canonical eigenvalues of spatial constrain	1.248	0.565
群落格局的单纯环境解释部分 Sum of canonical eigenvalues of environmental constrain	1.785	1.962
群落格局的单纯空间解释部分 Sum of canonical eigenvalues of spatial constrain	0.681	0.485
环境因子对群落格局的解释能力 Fraction of species abundance variation explained by environmental variables(%)	36.93	21.47
空间因子对群落格局的解释能力 Fraction of species abundance variation explained by spatial factors(%)	19.60	5.94
单纯环境因子对群落格局的解释能力 Fraction of species abundance variation explained by pure environmental factors(%)	28.02	20.64
单纯空间因子对群落格局的解释能力 Fraction of species abundance variation explained by pure spatial factors(%)	10.69	5.10
环境因子、空间因子对群落格局的交互解释能力 Species abundance variation explained by the interactions between spatial and environmental factors(%)	8.90	0.83
未能解释的部分 Unexplained vegetation variation(%)	52.39	73.43

空间因素引起的群落中物种多度格局的变化在灌、草层分别占总变化的 19.60%、5.94%。其中灌木层有近一半的空间变化是与环境条件相关的,而草本层绝大部分的空间变化独立于环境的变化。这表明岷江上游干旱河谷植物群落的空间格局与环境变量的耦合效应在群落不同层次作用程度是不同的。

群落物种数量结构格局的变化中,不可解释的部分灌木层为 52.39%,草本层为 73.43%。这部分变化主要包含生物的相互作用,也有随机因素。在岷江上游干旱河谷地区的植物群落中,除了本文计测的环境因子之外,生物之间的相互作用,如竞争引起的异域分布、互惠引起的种间联结以及人为干扰的影响都占据着相当重要的地位。但是,灌、草层所受的生物因素影响是有区别的,灌木层除了受草本层作用之外,直接受阳光照射,温度、湿度变化剧烈,受环境因素的影响较大;而草本层由于灌木层的庇护,温度、湿度波动小,受环境因素影响较少,但生物之间的相互作用比较强烈。灌木层不仅对草本层发挥庇护作用,而且营造了更为复杂生境条件。例如,本区灌木层平均盖度为 51%,这就是说,有相当一部分草本植物处于灌木的林荫下,还有部分则处于林窗中,林内外不同空间光照的差异,必然导致温度、湿度差异,为不同生态特性的草本植物创造了发展的空间。因此,草本层物种多样性比灌木层高。根据本文统计,调查区有灌木 38 种,而草本层仅重要值>1%的物种数,就达到 41 种。无疑,草本层生境条件比灌木层更复杂,生物之间的作用更强烈。

4 结论与讨论

4.1 在岷江上游干旱河谷地区,尽管群落中物种数量结构的格局受到土壤水分、养分和 pH 等因素的综合影响,但土壤水分是主导因素。土壤水分与其他因素的梯度变化共同决定着植物群落的分布格局,也决定着群落内不同层次物种的数量和结构

格局。不同的排序结果都显示群落中不同层次植物对水分为主导的环境因素依赖程度不同,草本植物依赖性大于灌木植物。

4.2 群落灌木层、草本层对环境因素的响应程度是有差异的。对影响群落中物种数量结构空间格局的环境变量的分离分析表明,环境因素和空间因素对灌、草层的解释性均有差异,草本层植物的可解释性远远低于灌木层,这很大程度反映了不同层次植物之间的相互作用。岷江上游干旱河谷环境变量对群落物种结构格局的解释能力界于草原与森林植被之间^[4,5],说明该区植被的丰富程度也界于两者之间。这也印证了沈泽昊等人的观点,即植物群落本身的复杂性决定了其可解释的程度^[5]。

4.3 本文的排序分析表明,群落中灌木植物对土壤水分等环境因素的依赖程度明显低于草本植物,这在植被恢复与重建中具有重要意义。在岷江上游干旱河谷这样水分养分极度缺乏的地区,在植被生态恢复建设中,应优先种植土著的耐旱、耐瘠薄的灌木,为其它植物的自然恢复创造条件。需要注意的是,不同植物对土壤水分等环境因素都有其适合的范围,因此,在种类选择时,应根据适地适树的原则,筛选出真正适合当地生境条件的物种。

References:

[1] Quinn J F, Dunham A E. On hypothesis testing in ecology and evolution. *Amer. Nat.*, 1983, **122**:602~617.

[2] Legendre P, Fortin M J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**:107~138.

[3] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, **73**: 1045~1055.

[4] Xin X P, Gao Q, Li Z Q, *et al.* Partitioning the spatial and environmental variations of plant community structure of alkaline grassland on Songnen Plain. *Acta Bot. Sin.*, 1999, **41**: 775~781 .

[5] Shen Z H, Zhang X S. The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges. *Acta Bot. Sin.*, 2000, **42**(10): 1089~1095.

[6] Li J D, Zheng H Y. A study of hierarchical classification for the steppe vegetation on the Songnen plain. *Acta Bot. Sin.*, 1988,**30**: 420 ~429.

[7] Liu W B. Main types of the semi-arid valley scrubs in the upper reaches of the MinJiang river. *Mountain Research*, 1994, **12**(1): 27~31.

[8] Liu W B. Flora of semi-arid valley shrubs at the upper reaches of the MinJiang river. *Mountain Research*, 1992, **10**(2): 83~88.

[9] Liu G S. *Soil physical and chemical analysis and description of soil profiles*. Beijing: Standards Press of China, 1996. 50~112.

[10] Pinder III J E, Kroh G C, White J D, Basham M A M. The relationships between vegetation types and topography in Lassen Volcanic National Park. *Plant Ecol.*, 1997, **131**:17~29.

[11] Braak C J F Ter. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 1986, **67**: 1167~1179.

[12] Braak C J F Ter. Weighted averaging of species indicator values: efficiency in environmental calibration. *Mathematical Biosciences*, 1986, **78**: 57~72.

[13] Zhang J-T. *The Methods in Plant Quantitative Ecology*. Beijing: Chinese Science and Technology Press, 1995. 121~131.

参考文献:

[4] 辛晓平,高琼,李镇清,等. 松嫩平原碱化草地植物群落分布的空间和环境因素分析. *植物学报*,1999,**41**(7):775~781.

[5] 沈泽昊,张新时. 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释. *植物学报*,2000,**42**(10):1089~1095.

[6] 李建东,郑慧莹. 松嫩平原南部植被与环境相关性的探讨. *植物学报*,1988,**30**:420~429.

[7] 刘文彬. 岷江上游干旱河谷灌丛的主要类型. *山地研究*,1994,**12**(1):27~31.

[8] 刘文彬. 岷江上游干旱河谷灌丛植物区系. *山地研究*,1992,**10**(2):83~88.

[9] 刘光崧. 土壤理化分析与剖面描述. 北京:中国标准出版社,1996. 50~112.

[13] 张金屯. 植被数量生态学方法. 北京:中国科学技术出版社,1995. 121~131.