

神农架米心水青冈-曼青冈群落的地形异质性及其生态影响

张 谡^{1,2}, 熊高明¹, 陈志刚¹, 樊大勇¹, 谢宗强^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:地貌单元和地形的局部变化严重制约着光照、温度、水分甚至土壤资源的再分配, 从而对植被的分布产生影响。以永久性监测样地为基础, 利用数字高程模型模拟 0.96 hm² 样地的地形表面, 在地理信息系统的支持下分析了米心水青冈-曼青冈群落的地形异质性状况, 并结合群落调查的结果探讨了地形因素对群落组成的影响。结果表明研究范围内样方的平均坡度在 18.2°~74.6°之间。坡向可以分为南坡、西南坡及东南坡 3 部分, 坡度及坡向差异显著。对坡度、坡向等地形因素及群落的物种组成进行半方差分析, 发现三者的空间异质性尺度分别为 285.8 m, 280.5 m 及 6.1 m。地形因素的变化尺度远大于植被组成的变化, 说明小尺度下地形因素不是影响群落内种群分布格局的唯一因素。坡度和坡向因子的块金值分别为 21.8 及 498.0, 说明两者在小尺度下的某些过程不能忽视。植物与地形因素的相关分析表明不同的种对地形的适应性不同, 群落中的 24 种主要植物可以分为 4 个生态种组。因此, 群落的物种组成变化受到多种因素的影响, 这种影响可以在地形变化中得到反映。

关键词:地形因素; 神农架; 米心水青冈; 异质性

The topography heterogeneity of *Fagus engleriana*-*Cyclobalanopsis oxyodon* community in Shennongjia region

ZHANG Mi^{1,2}, XIONG Gao-Ming¹, CHEN Zhi-Gang¹, FAN Da-Yong¹, XIE Zong-Qiang^{1*} (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2686~2692.

Abstract: Micro-site heterogeneity was one of the important mechanisms of maintaining species diversity in plant community. Topography as a source of heterogeneity did not receive enough attention. In this paper, a terrain surface of 0.96 hm² was simulated using Data Elevation Model (DEM) to analysis how landform influences community structure in small scale.

The research site was located in Shennongjia area of Hubei Province (31°19'4"N, 110°29'44"E). This area is at transitional zone from middle to northern subtropics, and was one of biodiversity hotspots of China. A permanent forest plot was established in 2001, which was dominated by *Fagus engleriana* and *Cyclobalanopsis oxyodon*. Based on plot marks, topographic data were collected from 425 sample points.

A DEM was built using interpolation method, and its precision was 0.4m in elevation. The slope and aspect driven from DEM showed strong heterogeneity. The slope varied from 18.2° to 74.6°, with aspects varied from south, to southwest and southeast.

Semivariance analysis was used to measure the heterogeneity scale. The range and nugget variance of semivariograms of slope and aspect were 285.8, 280.5, 21.8, and 498, respectively. The high value of nugget variance indicated that the

基金项目:中国科学院知识创新课题资助项目(KSCX2-SW-109); 国务院三峡建设委员会课题资助项目(SX2001-025; SX2001-003)

收稿日期:2003-05-20; **修订日期:**2003-08-11

作者简介:张谡(1976~), 女, 北京市人, 博士生, 主要从事植物生态学研究. E-mail: Zhangmi@ibcas.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Xie@ns.ibcas.ac.cn

致谢:本文得到了陈伟烈研究员的悉心指正, 在此表示衷心感谢

Foundation item: CAS' Knowledge Innovative Project (No. KSCX2-SW-109) and the State Council Three Gorges Construction Committee Project (No. SX2001-025; SX2001-003)

Received date:2003-05-20; **Accepted date:**2003-08-11

Biography: ZHANG Mi, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology.

influence of topographic in the small scale could not be ignorant. The heterogeneity scale of the species composition was 6. 10.

Twenty four species were chosen to calculate correlation coefficient between slope, aspect and position. The topographic adaptation of these species was different, for example *Fagus engleriana* was positively associated with slope, and *Sorbus alnifolia* was positively associated with aspect and so on. According to their respect to topography, these species were classified into six groups using hierarchical cluster analysis.

The variance scale of species was different strongly from that of topographic factors. This indicated that the topography was not the only factor influencing species distribution in the community. Seed distributions, inter-species and intra-species competition, the disturbance of tree-fall gap and other heterogeneity factors might all give the contribution to the community patterns. On the other hand, the high value of nugget variance of slope and aspect, and different adaptation of the species to the topography indicated that topography does influence on the patterns of plant community.

Key words:topographic factors; Shennongjia; *Fagus engleriana*; heterogeneity

文章编号:1000-0933(2004)12-2686-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

群落内的生物多样性维持机制一直是生态研究的热点问题之一,异质的环境因子是大量物种得以在群落中稳定共存的重要因素^[1],而地形作为一种异质性因素正逐步受到重视。地貌单元和局部的地形变化限制及影响着其它环境因子的分布与组合,景观尺度上它造成环境的时空异质性,影响植被分布及群落的组成^[2~4]。群落尺度上,地形因素的影响主要集中在坡向及坡度两个方面。坡度不仅造成倾斜度上的不同,而且影响土壤的水、热及养分的再分配^[5]。引人注意的是群落尺度下地形因素的异质性状况如何?在这一尺度下它是否对群落的组成产生影响?对于这些问题的研究要求研究方法能够反映地形的细微变化,并能确定连续变化的地形因素的值。数字高程模型(DEM, Digital Elevation Model)作为一种地学工具为地形的分析与模拟提供了极大的便利,近年来在生物学领域得到了广泛的应用^[6, 7]。本文将引入小尺度的生物多样性研究,建立 0. 96hm² 永久性监测样地的 DEM 模型,并应用半方差函数分析米心水青冈-曼青冈群落的地形异质性,结合群落调查资料探讨群落组成及主要乔木树种与地形因素的关系。

1 研究地点概况

研究地点位于湖北省西部的神农架地区(31°19'4"N, 110°29'44"E,海拔 1750 m),该地区处于我国中亚热带与北亚热带过渡地带。根据中国科学院神农架生物多样性定位研究站气象资料(海拔 1290 m),年平均气温为 10. 6℃,年降水量为 1306. 2~1722. 0 mm (1996~2001 年)。同时它也是我国中部山地与东部丘陵低山区的过渡地带,在地质构造上属大巴山山脉褶皱带,南坡较为平缓,北坡较为陡峭,地貌上具有山高、坡陡、谷深等特点。独特的地理位置加之受第四纪冰川的影响较小,造就了这里植物物种的丰富性与古老性,是我国生物多样性保护关键区域之一^[8~10]。该地区山地植被垂直带谱完整,由低海拔到高海拔依次分布有常绿阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针阔混交林、针叶林及杜鹃箭竹灌丛^[11, 12]。本文涉及的米心水青冈-曼青冈常绿落叶阔叶混交群落是神农架地区一种重要的山地植被类型。

2 研究方法

2. 1 数据采集

研究样地以 0. 96 hm² 固定样地为基础,该样地建立于 2001 年 8 月,胸径 1 cm 以上的乔木每木测量、挂牌并定位,记录其胸径、树高及冠幅。群落中共有乔木 46 种,分属 22 科 27 属,优势树种为米心水青冈(*Fagus engleriana*)及曼青冈(*Cyclobalanopsis oxyodon*)。其它树种还有粉白杜鹃(*Rhododendron hypoglaucom*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、四照花(*Cornus kusa* var. *chinensis*)、香椿(*Toona sinensis*)、小叶青皮槭(*Acer cappadocicum*)、鄂椴(*Tilia oliveri*)及血皮槭(*Acer griseum*)等。依据重要值选择其中 24 种乔木树种进行分析。地形数据结合样地的建立采集,用 GPS 测定样地四角点的经纬度坐标及海拔高度作为控制点,以 384 个 5m×5m 样方的四角作为采样点,用 DQL-1 型森林罗盘仪测得各样点的相对位置及高程(*x*, *y*, *z*),共采样 425 个。

2. 2 数据处理

2. 2. 1 数字高程模型的建立 数字高程模型是通过地表点集的空间坐标(*x*, *y*, *z*)及其属性数据表示地形表面特征的地学模型,它是构建地理信息系统的核心部分^[13]。通过表面建模(插值)的方法,DEM 可以利用地面采集的离散样点模拟实际的地形表面,并可以提取坡度及坡向等地形因素的值。本文 DEM 的建立 Arcview 地理信息系统软件上完成,其插值方法为反距离加权法(Inverse Distance Weighted, IDW)。该算法认为与未采样点距离最近的若干个点对未采样点值的贡献最大,其贡献与距离成反比^[14]。计算公式为:

$$Z = (\sum_{i=1}^n \frac{1}{(D_i)^p} Z_i) / (\sum_{i=1}^n \frac{1}{(D_i)^p})$$

式中, Z 为估计值, Z_i 为第 i 个样本 ($i=1, \dots, n$), D_i 为距离, p 为距离的幂。

DEM 中, $Slope_{we}$ 和 $Slope_{sn}$ 有多种算法^[15], 其定义式为^[16]:

$$Slope = \tan \sqrt{Slope_{we}^2 + Slope_{sn}^2}$$

$$Aspect = Slope_{sn} / Slope_{we}$$

常用的计算式为 Horn^[17] 的公式:

$$Slope_{we} = \frac{(e_8 + 2e_1 + e_5) - (e_7 + 2e_3 + e_6)}{8 \times cellsize}$$

$$Slope_{sn} = \frac{(e_7 + 2e_4 + e_8) - (e_6 + 2e_2 + e_5)}{8 \times cellsize}$$

式中, e 为样点的高程值。

DEM 精度评价常用的方法为检查点法, 即事先将检查点按网格或任意形式进行分布, 对生成的 DEM 在这些点处进行检查^[13]。将这些点的内插高程和实际高程逐一比较得到各个点的误差, 然后算出中误差。公式为:

$$\sigma_{DEM} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n (R_k - Z_k)^2$$

式中, Z_k ($k=1, 2, \dots, n$) 为检查点的高程, R_k 为内插点的高程。

2.2.2 半方差分析 半方差函数是以区域化变量理论为基础, 分析自然现象空间变异和空间相关的地统计学方法, 它的相关参数具有明确的生态学意义, 可以用于分析生物特征的空间异质性尺度^[18~21]。大量生态学研究证明半方差函数是描述空间数据的有效方法^[22~27]。本文分别对坡度、坡向及群落的物种组成进行半方差分析。坡度及坡向值由 DEM 导出, 群落物种组成变化的半方差分析则以样方为基础, 统计 384 个样方中出现的全部乔木的种数, 以样方的中点为坐标值。半方差函数的计算公式为:

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^n [Z(x_i) - Z(x_i + h)]^2$$

式中, $\gamma(h)$ 是半方差函数, h 为两样本间的分离距离, $Z(x_i)$ 和 $Z(x_i + h)$ 分别为随机变量 Z 在空间位置 x_i 和 $x_i + h$ 上的取值, $N(h)$ 为在分离距离为 h 时的样本对总数。常用的半方差函数模型有球形模型 (Spherical model)、指数模型 (Exponential model)、高斯模型 (Gaussian model)、线性模型 (Linear model) 及非对称模型 (Anisotropy model) 等。

通过半方差函数及半方差函数曲线图可以得到变程 (a)、基台值 ($C_0 + C$)、块金值 C_0 等重要的参数。块金值 C_0 表示随机部分的空间异质性, 其值较大表明较小尺度上的某种过程不可忽视。与基台值相似, 块金值也不能用于比较不同变量间的随机性方面的差异。块金值与基台值之比 $C_0 / C_0 + C$ 反映块金值占总空间异质性变异的大小, 如果该比值较高, 说明随机作用占主导地位^[28]。半方差分析的计算过程在 GS+ 软件上完成。

2.2.3 相关及聚类分析 根据地形分析结果, 按不同的坡度、坡向及坡位将 0.96 hm² 的研究样地划分为不同的区域, 统计各种树种在这些区域的密度, 并分别与坡度、坡向及坡位因子进行相关分析, 以检验群落中不同的种对地形的适应性。以各种与坡度、坡向及坡位的相关系数为基础进行聚类分析, 将对地形因素适应性相同的种归并在一起。计算过程在 SPSS 软件上完成。

相关分析采用 Pearson 相关系数, 公式为:

$$r_p(i, j) = (\sum_{k=1}^p (X_{ik} - \bar{X}_i)(X_{jk} - \bar{X}_j)) / \sqrt{\sum_{k=1}^p (X_{ik} - \bar{X}_i)^2 \sum_{k=1}^p (X_{jk} - \bar{X}_j)^2}$$

相关系数用 t 检验, 公式为: $t = r \sqrt{n-2} / \sqrt{1-r^2}$ 。聚类方法采用分层聚类法, 算法为欧式距离平方法 (Squared Euclidean Distance), 计算公式为:

$$SEUCLID(x, y) = \sum_i (x_i - y_i)^2$$

3 结果与分析

3.1 群落的地形特征

以样地总高差及投影边长计算样地总坡度为 40.01°, 利用 DEM 计算样地的平均坡为 48.7° ($V=87.57, t=6.265, t_{0.01}=2.358, n=123$), 样地中最大坡度为 74.6°, 最小坡度为 18.2°。将坡度的变化范围分成 5 等份, 其中坡度为 44~54° 的样地面积最大, 占 51.2% (图 1)。以左边界为基线, 样地总坡向为西偏北 30°。整个样地的坡向为磁方向角 M209~349°, 坡向变化范围为 140°, 将其分成 3 等分, 样地的坡向可以划分为 3 个部分。第 1 部分为 M302~349°, 占总面积的 34.4%。第 2 部分为 M255~302°, 占总面积 53.5%。第 3 部分为 M209~255°, 占总面积的 12.1% (图 2)。研究范围以半阴半阳坡为主, 样地随山势起伏, 上部近山顶处平缓, 下部陡峭, 部分样地处于山坳中。

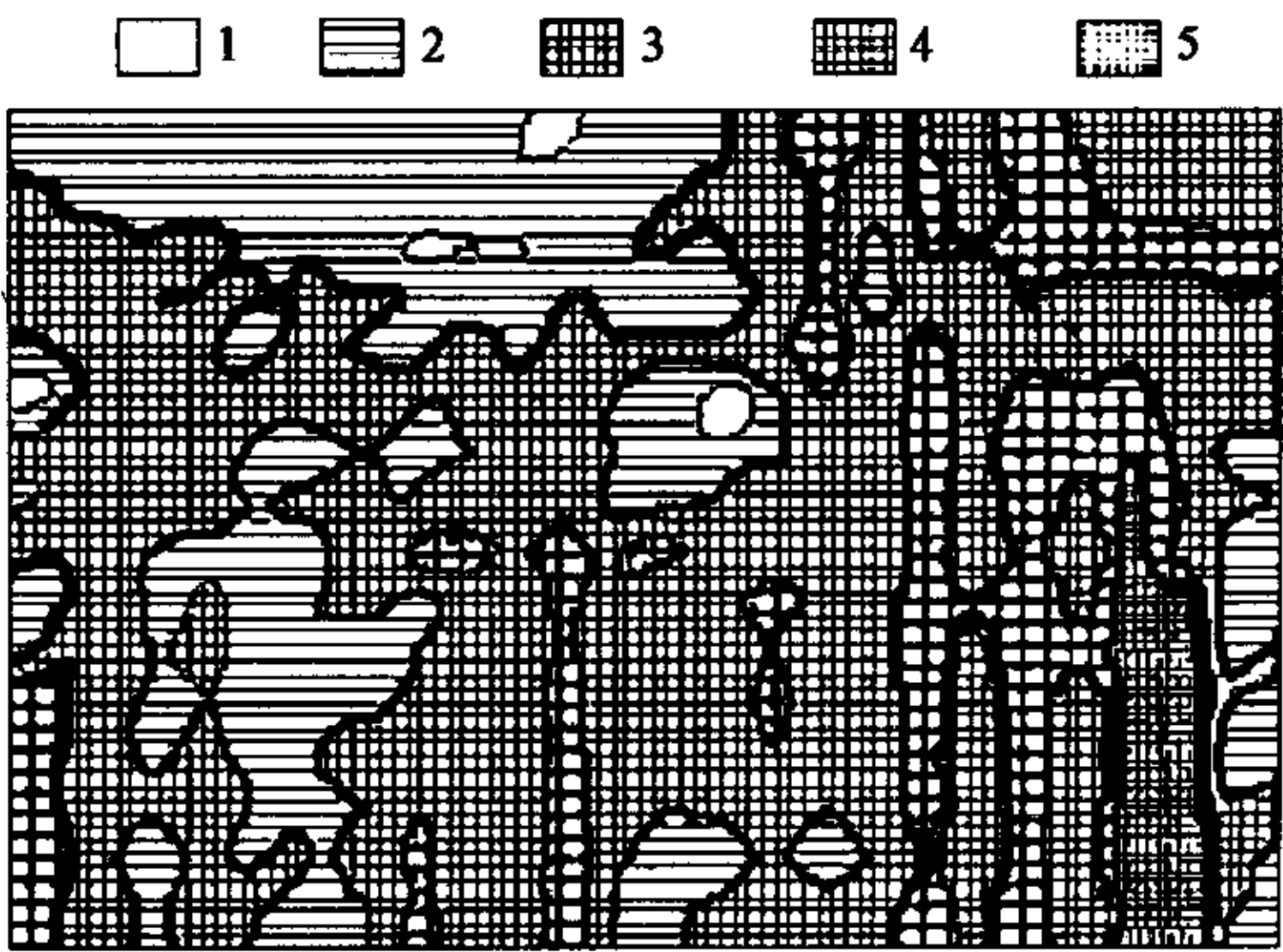


图 1 0.96 hm² 固定样地的坡度分布图

Fig. 1 Slop distribution of 0.96 hm² permanent plot

图例中 1 的坡度为 24~34°, 2 的坡度为 34~44°, 3 的坡度为 44~54°, 4 的坡度为 54~64°, 5 的坡度为 64~74° The slope of sample 1 was from 24 to 34 degree; sample 2 was from 34 to 44 degree; sample 3 was from 44 to 54 degree; sample 4 was from 54 to 64 degree; sample 5 was from 64 to 74 degree

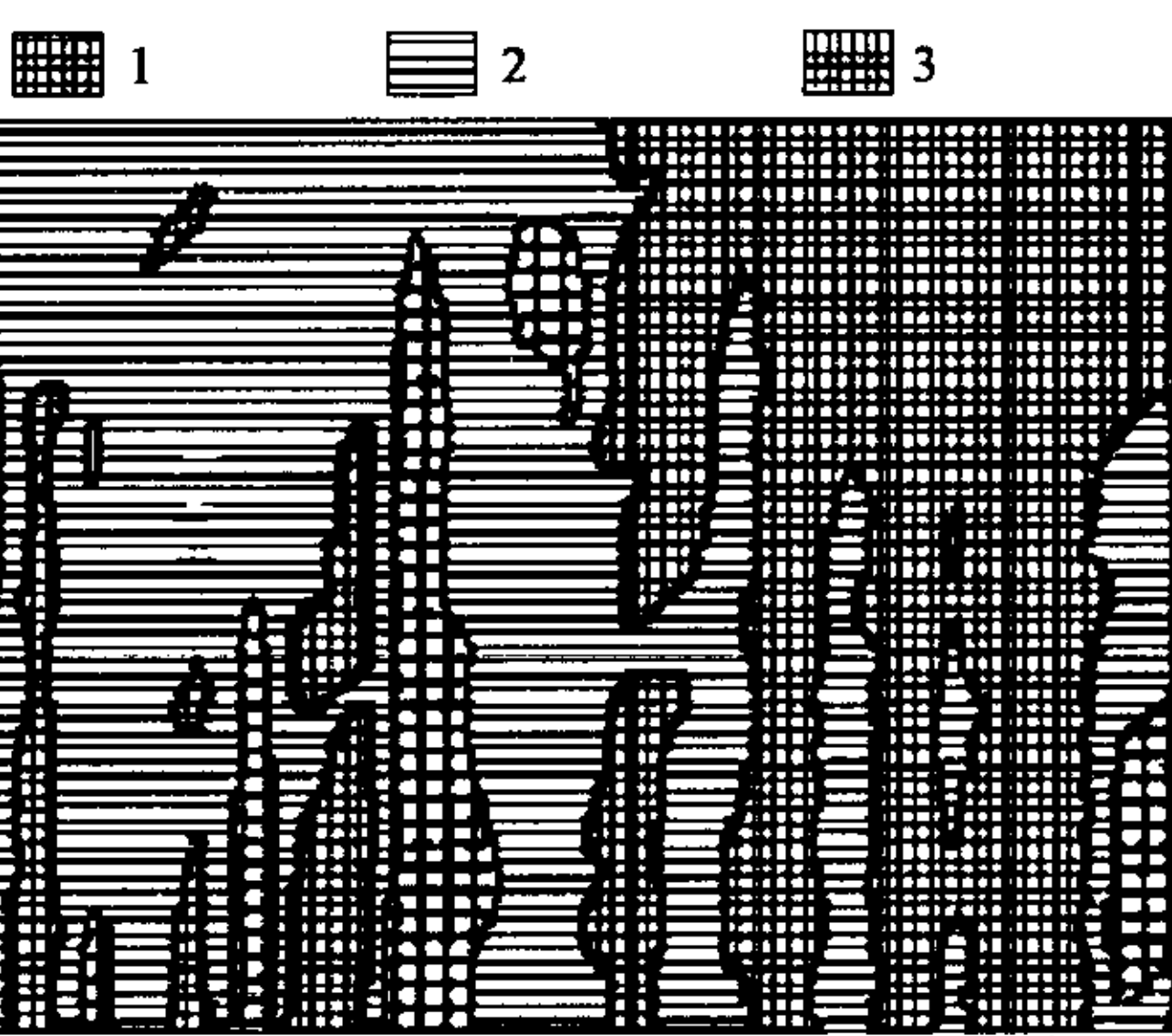


图 2 0.96 hm² 固定样地的坡向分布图

Fig. 2 aspect distribution map of 0.96 hm². permanent plot

图例中 1 的坡向为 M302~349°, 2 的坡向 M255~302°, 3 的坡向为 M209~255°。The slope of rank 1 was from M302 to M349 degree; rank 2 was from M255 to M302 degree; rank 3 was from M209 to M255 degree

3.2 地形异质性分析

坡度及坡向因子的半方差值用球形模型拟合最好($R^2_{\text{坡度}}=0.967, R^2_{\text{坡向}}=0.947$), 物种组成用指数模型拟合($R^2=0.281$)。坡度、坡向及物种组成的块金值分别为 21.8, 498 及 0.39; 基台值分别为 174.9, 2047.0 及 4.3。坡度和坡向的块金值较高, 表明小尺度上的某些过程不能忽视^[29]。基台值反映在抽样尺度上各因子的空间异质性的 高低, 0.96 hm² 范围内, 坡向的异质性最高, 坡度次之, 物种的异质性最低。块金值与基台值之比 (C_0/C_0+C), 表示随机部分的空间异质性占总空间异质性的程度, 物种组成的块金值与基台值比值最高为 0.910, 坡度次之为 0.883, 坡向最低为 0.757, 三者的块金值与基台值比的值均较高, 表明随机作用起主导作用。半方差函数中的变程(a)用于指示空间异质性的尺度, 坡度、坡向及物种组成的异质性尺度分别为 285.8 m, 280.5 m 及 6.10 m。

以上结果表明地形因素及群落物种组成均有较高的异质性。地形因素的异质性尺度明显大于群落组成的异质性尺度, 说明群落组成的格局还受到其它因素的影响。同时注意到异质性格局中随机因素占了较大成分, 但地形因素在小尺度下的作用却不能忽视。

3.3 群落中的主要乔木树种对地形因素的响应

根据地形分析的结果, 利用地理信息系统软件的可视化功能, 分别以图 1 及图 2 为底图, 按坡度及坡向等级分别划分样地区域(划分时尽可能保持样地面积最大), 坡度分为: 34~44°、44~54°、54~64°及 64~74°等 4 个等级; 坡向分为 M302~349°、M255~302°及 M209~255°等 3 个等级; 上坡位取样地顶部 10 m×120 m 范围, 中坡位取距样地顶部 40~50 m 位置, 面积同样为 10 m×120 m, 下坡位取样地底部 10 m×120 m 范围, 即距样地顶部 70~80 m 位置, 计算米心水青冈、曼青冈等 24 种乔木在这些区域的密度, 并分别与坡度、坡向及坡位因子进行相关分析。

表 1 地形及群落组成半方差函数的主要参数表

Table 1 Parameters of semivariance to topographic factors and the species numbers

项目 Items	模型 Model	C_0	C_0+C	C_0/C_0+C	a	R^2
坡度 Slope	S	21.80	174.90	0.883	285.80	0.967
坡向 Aspect	S	498.00	2047.00	0.757	280.50	0.947
种数 Numbers of species	E	0.39	4.319	0.910	6.10	0.281

S:球形模型 Spherical model; E: 指数模型 Exponential model; C_0 : 块金值 Nugget variance; C_0+C : 基台值 Still; C_0/C_0+C : 块金值/基台值 Ratio of nugget variance to still; a : 变程 Range

与坡度正相关的种有米心水青冈($r=0.994$)、扇叶槭($r=0.981$)、香椿($r=0.797$)、小叶青皮槭($r=0.871$)、鄂椴($r=0.846$)、巴东栎($r=0.841$)及鸡爪槭($r=0.757$)。与坡度呈负相关的种有三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)($r=-0.954$)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)($r=-0.970$)、山白树(*Sinowilsonia henryi*)($r=-0.909$)、锥栗($r=-0.943$)、石灰花楸(*Sorbus folgneri*)($r=-0.901$)、粉白杜鹃($r=-0.887$)及灯台($r=-0.815$)。与坡向呈正相关的有香椿($r=0.975$)、栎木($r=0.961$)、化香($r=0.993$)、曼青冈($r=0.913$)、石栎($r=0.895$)及巴东栎($r=0.814$)。与坡向呈负相关的有粉白杜鹃($r=-0.977$)、紫径($r=$

-0.969)及锥栗($r=-0.813$)。与坡位呈正相关的是鄂椴($r=0.993$)、领春木($r=0.952$)、香椿($r=0.721$)、华榛($r=0.866$)、巴东栎($r=0.866$)、化香($r=0.866$)、灯台($r=0.866$)及扇叶槭($r=0.866$)。与坡位呈现负相关的有四照花($r=-0.993$)、粉白杜鹃($r=-0.870$)、三桠乌药($r=-0.866$)、水榆花楸($r=-0.866$)及石灰花楸($r=-0.933$)等。

地形对于群落中植物分布的影响集中在两个方面：一方面是地形的直接影响，这里主要指坡度，它直接影响着植被的立地条件；另一方面，地形因素影响其它非生物资源的分配。如前所述地形影响着光照、温度、水分及土壤资源的再分配，一般认为上坡位(近山顶处)光照较强、水分较差、湿度偏高、昼夜温差较大，土层薄肥效低；中坡位次之；下坡位则相反。当然，这些条件都是相对的，并且受到研究尺度及坡位划分的影响。为了反映乔木树种对坡度、坡向及坡位 3 种因素的综合反应，以各种与各地形因素的相关系数为数值进行组间聚类，聚类值等于 10 时群落中的主要乔木树种可以分成 4 个类群(图 4)。第 1 类群包括：粉白杜鹃、锥栗、三桠乌药、山白树、石灰花楸、血皮槭及紫茎等。这一类群中除血皮槭和紫茎外，其它种均倾向于出现在坡度较小的区域，且多近山顶(样地的上部)。由于样地上部的地势较缓，使得这些种在坡度和坡位的选择趋于一致。除山白树和石灰花楸外，其它种多集中于西北坡。但由于这一类群分布于近山顶处，增加了采光的机会，而样地上部的的水分条件相对较差，因此这一类群具有喜光、喜干燥等特点。血皮槭和紫茎对坡度不敏

感，多出现在样地的中部、西北坡向，说明与同组的其它种相比它们具有较强的耐阴性。山白树及石灰花楸倾向于西坡，它们比同组的其它种喜光。第 2 类群包括 曼青冈、四照花及水榆花楸，它们均倾向于出现在样地的上部。曼青冈及四照花对坡度均不敏感，水榆花楸倾向于出现在坡度较小的地区。这说明曼青冈及四照花出现在样地的上部主要受到其它生态因素的影响，如水分和光线等，而水榆花楸则更多的受到地形因素的直接影响。曼青冈为常绿树种，在群落中处于乔木层的第 2 层，它对坡向比较敏感，喜出现在西南坡。说明它虽然具有一定的耐阴性，但适度的光照对其生长有利。四照花是小乔木，在群落中处于乔木层的最下层，且倾向于出现在西北坡，说明它的耐阴性较强。第 3 类群包括 石栎、灯台、稠李、华榛、领春木、香椿、小叶青皮槭、巴东栎、栎木及化香。这一类群对于坡度的适应性不同，说明它们受地形的直接影响不大。它们均出现在样地的下部，坡度多为西南坡，具有喜光耐湿的特性。第 4 类群包括：鄂椴、扇叶槭、小叶青皮槭及米心水冈。这些种在较大坡度下乃能正常生长，坡向多为西北坡，大多分布在样地的中下部。它们对坡度的适应性强，具有一定的耐阴及耐湿性。

总之，第 2 类群和第 3 类群受地形的直接影响不大，它们的分布规律更多的受到其它生物及非生物条件的限制，第 1 和第 4 类群则受到地形因素的直接影响。这些类群的划分是群落中各种对于地形因素适应性的综合体现，反映了各个种的生态习性。因此，地形因素对于判断种的生态习性也具有一定的指示作用。

4 讨论

地形因素对于植被空间格局的影响引起了众多学者的关注^[3]，但受技术条件的限制以往的研究中地形因子只能作为不连续的因子介入，研究尺度一般也较大。本文将数字高程模型引入到群落水平的生物多样性研究，在它的基础上实现坡度、坡向因子的提取。对神农架米心水青冈-曼青冈群落地形的研究结果表明，0.96 hm² 的范围内地形因子存在明显的异质性，因此探讨地形因子与群落内植被分布间的关系具有十分重要的意义。DEM 在地形分析中的优势十分明显，将其应用于群落水平研究的最大障碍是原数据的采集问题。原则上，尺度越小对精度要求就越高，现有的地形数据自动采集设备，如 GPS、全站仪等，在林下很难达到测量所需的精度。这使得部分数据不得不人工采集，因此工作量较大，研究规模受到一定限制。用加测点($n=153$)作为检验数据，将内插高程和实测高程逐一比较，计算中误差。各样点的平均高差为 4.43m，DEM 插值误差为 0.4m。比较中国国家测绘局 1:10000 山地 DEM 精度标准为 3 级(地形图基本等高距 5m，地面坡度 6~25°，允许误差 5m)，认为这一精度可以应用于坡度和坡向的分析。DEM 的建立采用插值的方法，但实际地形表面并无一定的数学规律可以遵循，插值的方法无疑会导致部分地形信息的损失，影响 DEM 精度^[30]。尽管如此，DEM 仍旧为在小尺度下研究地形因素对群落内的生物多样性的影响提供

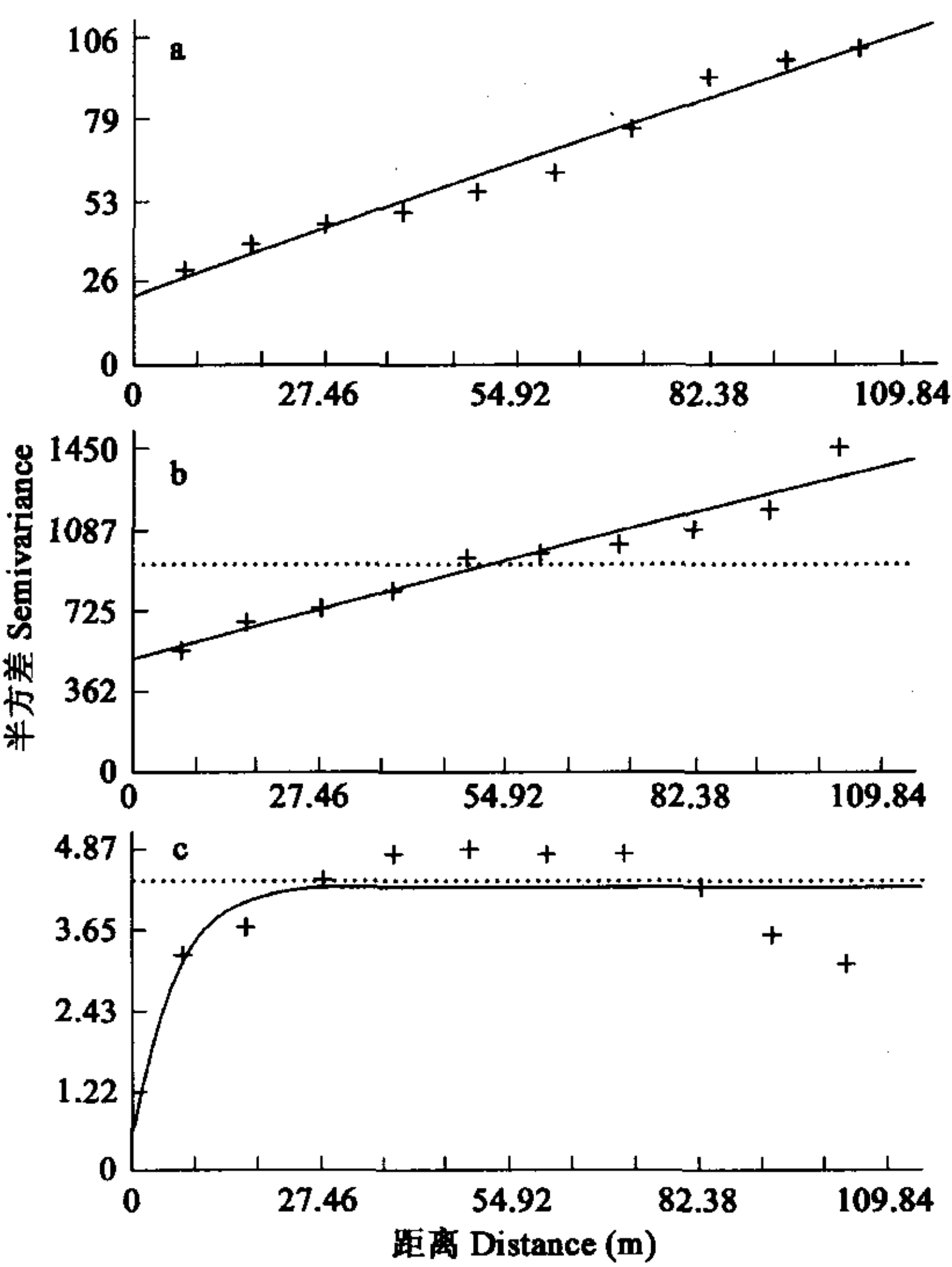


图 3 坡度、坡向及群落组成种数的半方差图

Fig. 3 Semivariograms for slope, aspect and species numbers

a 坡度 Slope; b 坡向 Aspect; c 物种组成 The composition of species

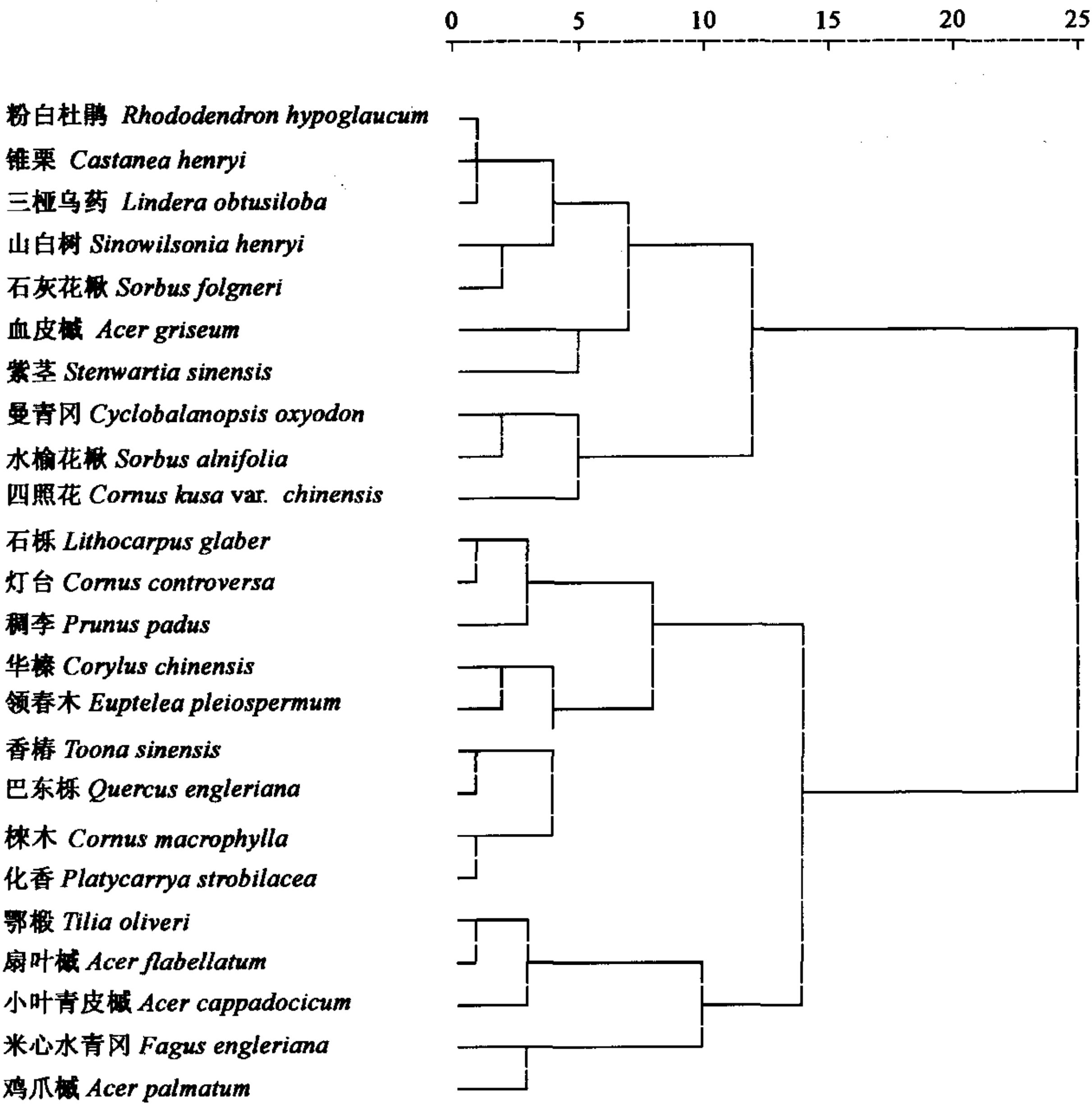


图 4 群落主要乔木树种对地形适应性的分层聚类图

Fig. 4 The hierarchical cluster map for the adaptation of the main tree species to the topographic factors in the community

了切实可行的方案。

大量研究证明,环境因子在空间分布上普遍具有异质性^[31],同样的,本次研究中 0.96 hm² 范围内地形因素也存在着明显的差异,半方差分析结果显示坡度和坡向等地形因子的空间变化尺度远大于物种组成的变化,说明地形因素不是导致群落组成异质性的唯一因素。有关研究表明种源状况、种子的传播^[32, 33],种间竞争^[34],干扰因素^[35],以及土壤养分的异质性^[36]等等都会影响到群落内部物种组成的变化,这些因子有时比地形因素的影响还要重要。但是坡度、坡向因子的块金值较大,说明这些因子在小尺度下的作用不能忽视。从种与地形因子的相关性分析也可以看出,尽管坡度和坡向因子的异质性斑块出现在更大的尺度上,但不同的种对地形的适应性仍然表现出明显的不同。

群落中的主要乔木树种可以分成 4 个类群,种的分布与地形因素有着密切的关系。但是相关分析中大部分乔木树种与坡度及坡向的相关系数检验不显著,说明在小尺度下地形对植物分布的影响不是绝对的。相关系数的差异则反映不同种对地形的适应性不同,坡度主要影响了植被的立地条件,大部分种在坡度较缓的区域都可以生长,而有些种即使是在坡度较大的区域也有很强的生长能力,这样不同地形条件下种的竞争能力就产生了差异,从而部分的导致了群落组成的异质性。坡向及坡位的影响则是多方面的,不同坡向及坡位的组合反应了不同的光照和水分条件,这些都会影响到种在群落中的分布。

另外,环境因素影响物种的适应性,进而改变和塑造着物种的生态位。种群个体的生长情况说明着它们的适应程度,对于演替过程中的群落类型,当前的分布只能说明时空条件下某一阶段的情况,有的个体的适应性随个体年龄而变化,有些种则在演替过程中逐步被淘汰。因此,群落组成的异质性受到多种因素的影响,地形因素不是唯一的影响因素但却扮演着重要的角色。

References:

[1] Tilman D and Pacala S. *The Maintenance of species richness in plant communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993. 13~25.
[2] Fang J Y, Guo Q H, Liu G H. Distribution patterns of Chinese Beech (*Fagus* L.) species in relation to topography. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(7): 766~774.
[3] Shen Z H, Zhang X S. The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the three Gorges. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(10):1089~1095.

- [4] Shen Z H, Fang J Y. Niche comparison of two *Fagus* species based on the topographic patterns of their populations. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(4): 392~398.
- [5] Song Y C. *Vegetation Ecology*. Shanghai: East China Normal University Press, 2001. 173~176.
- [6] Bayliss J H, Lee J T, Thompson S. A multi-criteria targeting approach to neutral grassland conservation. *Journal of Environmental Management*, 2003, **67**:145~160.
- [7] Salem B. Application of GIS to biodiversity monitoring. *Journal of Arid Environments*, 2003, **54**: 91~114.
- [8] Editorial Group for Country Studies on Biodiversity in China. *The nation report of China biodiversity status*. Beijing: China Environment Science Press, 1998.
- [9] Ying J S, Ma C G, Zhang Z S. Observation of the flora and vegetaion of Mt. Shennongjia in western Hubei, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1979, **17**(3): 41~59.
- [10] Ying J S. Species diversity and distribution pattern of seed plants in China. *Biodiversity Science*, 2001, **9**(4): 393~398.
- [11] Cheng L Z and Wang Z W. *The impact of human alternation on ecosystem diversity*. Zhejiang: Science and Technology Press, 1999.
- [12] Edite by Wuhan institute of Botany China Academy of Science. *The Vegetation of Shennongjia Area*. Wuhan: Hubei People's Publishing House, 1980. 8~15.
- [13] Li Z L. *Digital Elevation Model*. Wuhan: Science and Technology Topography University Press, 2000. 125~158.
- [14] Li X, Cheng G D, Lu L. Comparison of spatial interpolation methods. *Advance in Earth Sciences*, 2000, **15**(3): 260~265.
- [15] Skidmore A K. A comparison of techniques for calculating gradient and aspect from a girded elevation model. *International Journal of Geographical Information Systems*, 1989, **3**(4): 323~334.
- [16] Dozier J and Strahler A H. *Ground investigations in support of remote sensing*. Virginia: American Society of photogrammetry, 1983.
- [17] Horn B P. Hill shading and the reflectance map. *Proceedings of the IEEE*, 1981, **69**: 14~23.
- [18] Cressie N C. *Statistics for spatial data*. New York: John Wiley & Sons, 1991.
- [19] Journel A and Huijbregis Ch. *Mining geostatistics*. London: Academic Press, 1978.
- [20] Matheron G. Principles of geostatistics. *Economic Geology*, 1963, **58**:1246~1266.
- [21] Webster R. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Advance in Soil Science*, 1985, **3**:1~70.
- [22] Fortin M-J, Drapeau P, Legendre P. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio*, 1989, **83**: 209~222.
- [23] Legendre P and Fortin M-J. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 1989, **80**: 107~138.
- [24] Levin S A, Moloney K, Buttel L, *et al.* Dynamical models of ecosystems and epidemics. *Future Generation Computer Systems*, 1989, **5**: 265~274.
- [25] Palmer M W. Fractal geometry: a toll for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 1988, **75**: 91~102.
- [26] Robertson G P. Geostatistics in ecology: interpolating with known variance. *Ecology*, 1987, **68**: 744~748.
- [27] Rossi R D, Mulla J, Journel A G, *et al.* Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, 1992, **62**: 277~314.
- [28] Wang Z Q. *Geostatistics and its application to ecology*. Beijing: Science Press, 1999. 150~156.
- [29] Trangmar B B, Yost R S, Uehara G. Application of geostatistics to spatial studies of soil properties. *Advanced Agronomy*, 1985, **38**: 127~150.
- [30] Zhang C. *Geographic information system exercise tutorial book*. Beijing: Higher Education Press, 2000. 183~224.
- [31] Qian H, Klika K. Spatial variability of humus forms in some coastal forest ecosystems of British Columbia. *Annales Des Sciences Forestieres*, 1995, **52**: 653~666.
- [32] Nathan R H and Muller-Landau C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 2000, **15**: 278~285.
- [33] Schupp E W. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*, 1988, **76**: 525~530.
- [34] Weiner J. Neighborhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology*, 1984, **72**: 183~195.
- [35] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 1970, **104**: 501~527.
- [36] Peterjohn W T, Foster C J, Christ M J, *et al.* Patterns of nitrogen availability within a forested watershed exhibiting symptoms of nitrogen saturation. *Forest Ecology and Management*, 1999, **119**: 247~257.

参考文献:

- [2] 方精云, 郭庆华, 刘国华. 我国水青冈属植物的地理分布格局及其与地形的关系. *植物学报*, 1999, **41**(7): 766~774.
- [3] 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.
- [4] 沈泽昊, 方精云. 基于种群分布地形格局的两种水青冈生态位比较研究. *植物生态学报*, 2001, **25**(4): 392~398.
- [5] 宋永昌. *植被生态学*. 上海: 华东师范大学出版社, 2001. 173~176.
- [8] 中国生物多样性国情研究报告编写组. *中国生物多样性国情研究报告*. 北京: 中国环境科学出版社, 1998.
- [9] 应俊生, 马成功, 张志松. 鄂西神农架地区植物区系和植被. *植物分类学报*, 1979, **17**(3): 41~59.
- [10] 应俊生. 中国种子植物物种多样性及其分布格局. *生物多样性*, 2001, **9**: 393~398.
- [11] 陈灵芝, 王祖望. *人类活动对生态系统多样性的影响*. 杭州: 科学技术出版社, 1999.
- [12] 中国科学院武汉植物研究所. *神农架植物*. 武汉: 湖北人民出版社, 1980. 8~15.
- [13] 李志林. *数字高程模型*. 武汉: 测绘科技大学出版社, 2000. 125~158.
- [14] 李新, 程国栋, 卢玲. 空间内插方法比较. *地球科学进展*, 2000, **15**(3): 260~265.
- [28] 王政权. *地统计学及在生态学中的应用*. 北京: 科学出版社, 1999. 150~156.
- [30] 张超. *地理信息系统实习教程*. 北京: 高等教育出版社, 2000. 183~224.