陕西子午岭生态因素对植物群落的影响

李国庆,王孝安*,郭 华,朱志红
(陕西师范大学 生命科学学院,陕西西安 710062)

摘要:为探讨生境对植被格局分布的影响,对黄土高原马栏林区 60 块样地进行植被学调查的基础上,采用 17 个环境指标刻画植物群落的空间位置、地形和土壤特征;利用双向指示种分析(TWINSPAN)划分了该区不同演替阶段的植物群落类型;利用前向选择法(forward selection)及 Monte Carlo 检验对不同演替阶段植物群落物种组成影响显著($p < 0.05$)的环境因子进行筛选;利用去势典范对应分析(DCCA)排序方法分析不同演替阶段植物群落分布格局与环境的关系;利用偏典范对应分析(partial CCA)定量分离环境、空间及其交互作用对植被格局总体变异的影响。结果表明:(1)马栏林区的植物群落可划分为 13 个类型,分别属于 4 个不同的演替阶段;(2)对演替初期阶段群落影响显著的环境因子是土壤含盐量和碱解氮,对演替过渡阶段群落影响显著的环境因子是海拔和腐殖质厚度,对演替亚顶级阶段群落影响显著的因子是海拔、坡向、枯落物厚度、腐殖质厚度和 pH 值,而对演替顶级阶段群落分异影响显著的因子是海拔、坡向、pH 值和速效磷;(3)不同演替阶段群落的生态学特性和分布规律与环境空间的生态梯度格局吻合较好;(4)随着演替的进行,环境因子单独对植物群落的影响越来越大,而样地位置单独作用和样地位置与环境因子的交互作用之和越来越小。

关键词:黄土高原;植物群落;解释变量;代理变量;DCCA
文章编号:1000-0933(2008)06-2463-09 **中图分类号**:Q143,Q145,Q948 **文献标识码**:A

Effects of ecological factors on plant communities of Ziwuling Mountain, Shaanxi Province

LI Guo-Qing, WANG Xiao-An*, GUO Hua, ZHU Zhi-Hong
College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, *China*

***Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2463 ~ 2471.**

Abstract: This paper explores the relationships between environmental factors and vegetation patterns. In 60 plots in the Malan Forest Region of Loess Plateau, 17 variables were used as indicators of spatial position, soil characteristics and topography. Plant community types in different successional stages in this region were analyzed by TWINSPAN. Environmental factors which have significant influence on the composition of plant communities in different successional stages were selected by forward selection and Monte Carlo tests. The relationship between the distribution pattern of plant communities in different succession stages and environmental factors was identified by DCCA. The influence of environmental and spatial variables and their interaction on the variation of community distribution patterns was

基金项目:国家重点基础研究与发展规划(973)资助项目(2002CB111505);陕西师范大学研究生培养创新基金资助项目(2007CXS033)
收稿日期:2007-04-09; **修订日期**:2007-10-20

作者简介:李国庆(1983 ~),男,江苏东海人,硕士生,主要从事植被生态学研究. E-mail:arlgq@126.com
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail:wangxa@snnu.edu.cn

致谢:方坚、汪超、田丽、李峰、李刚、雷利平、安丽娟等同志参加了野外工作,加拿大圣玛利亚大学 Jeremy Lundholm 教授润色英文摘要,在此一并致谢。
Foundation item: The project was financially supported by State Key Basic Research and Development Plan of China (No. 2002CB111505) and Innovative Foundation for Graduate Research of Shaanxi Normal University (No. 2007CXS033)
Received date: 2007-04-09; **Accepted date**: 2007-10-20

Biography: LI Guo-Qing, Master candidate, mainly engaged in vegetation ecology. E-mail: arlgq@126.com

quantitatively separated by Partial CCA. The results showed that: (1) The plant communities in this region can be divided into 13 types, and include four different successional stages. (2) Salt content and alkali-hydrolyzable nitrogen are the significant factors related to plant community distribution at early stages of succession. Elevation and humus are the significant factors in the transitional stage; elevation, slope aspect, forest floor, humus and pH are the significant factors for the sub-climax stage, while elevation, slope aspect, pH and available phosphorus are the significant factors for the climax stage. (3) The ecological characters and the distribution patterns of plant communities in different successional stages are consistent with environmental gradients. (4) As succession proceeds, the impact of environmental conditions on plant communities increases, while the total influence of spatial location, and the interaction between spatial and environmental factors decreases.

Key Words: Loess Plateau; plant community; explained variable; proxy variable; DCCA

20 世纪 80 年代以来,关于区域-景观水平植被-环境关系的定量化研究进展很快,植被格局的研究再度成为植被生态学研究的焦点之一[1~3]。从更广泛的意义上讲,植被的分布格局是各种环境因子如气候、土壤、地形等综合作用的结果[4~6]。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及不同层次分异格局的贡献[7~10]。而实际上,自然界的植物群落分布是连续的,由不同演替阶段群落构成;这些不同演替阶段的群落对环境因子响应程度有差异,而且环境因子对植物群落分异的过程中,并不是所有的环境因子都是同等的重要。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以及群落不同层次的影响,而不同演替阶段的植物群落对环境异质性响应程度的差异以及环境因子在对植物群落分布格局形成过程中是否具有同等重要作用的研究涉及较少,而这正是深入研究群落生态学规律,解读不同演替阶段群落与环境间复杂性关系的重要途径之一。

多元分析技术在植物群落分布格局及其与环境关系的研究中始终占据着主导地位,纵观国内外以 TWINSPAN、DCA、CCA 和 DCCA 为代表的多元分析技术应用极为广泛[1~3]。近年来,以 pCCA(Partial CCA)、前向选择法和 Monte Carlo 检验为代表的多元分析技术又有了新的进展,其中 pCCA 是在 CCA 的基础上引入了一个环境协变量矩阵,能够分离出两类环境变量单独及交互作用对植物群落相对贡献的大小;前向选择法和 Monte Carlo 检验能筛选出冗余环境变量,在众多环境因素中找出对植物群落组成及结构影响显著的因素[11~14]。本文试图以黄土高原子午岭马栏林区的植被为研究对象,重点讨论以下几个问题:①研究植物群落分布格局与环境关系中是不是环境因子越多越好? ②不同演替阶段群落中,有没有对植物群落分布格局起决定性作用的因子存在? ③决定性因子能包含的信息量有多大? ④各个因子对不同演替阶段植物群落格局分异的影响程度有多大? 解决上述问题不仅从理论上可以丰富植被分布格局的定量化研究内容,深化对不同演替阶段植物群落的性质及其格局与生境关系的理解,而且从实践上可以对森林植被的保护、抚育、更新和恢复具有重要的理论意义。

1 研究区域概况

陕西省旬邑县东部的马栏林区地处黄土高原子午岭南端,是黄土高原森林植被覆盖率最大的林区之一。本区位于 108°27′~108°52′E,35°9′~35°33′N,海拔高度 1200~1700 m,相对高差 200~400 m,通常小于 250 m,东西宽约 40 km,南北长约 43 km,坡度一般在 25°左右,其地势特点是东北高西南低,属泾河水系。本区的土壤特点是成土母质为风积黄土,土层深 50 cm 左右,结构疏松,机械组成多为中壤,富含钙质,pH 值 7~9;荒山灌丛地为石灰性褐土,厚度不一;林下土壤为棕壤,枯枝落叶多,但腐化不好,土层较薄。本区的气候特点是属暖温带半湿润地区,年均气温 27℃,极端最低气温 -28℃,1 月份平均气温 -7℃,≥0℃年积温 3 134℃。无霜期 140~160 d,晚霜在 5 月上旬,年均降雨量 580 mm,多集中在 7、8 月和 9 月份,干旱季节为 12 月份、1 月份和 2 月份,光照充足,湿热同期,利于林木生长,但降水季节分布不均,旱涝相间,易出现春旱和伏旱,影响林木种子的发芽和造林成活率,对森林更新有所影响。

由于地形、地貌、土壤等环境因素多变,加之长期人类活动的影响,本区森林群落类型复杂多样,有次生辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林、油松(*Pinus tabulaeformis*)林、油松+辽东栎混交林,还有少量次生山杨(*Populus davidiana*)林、白桦(*Betula platyphylla*)林及二者与辽东栎的混交林、人工油松林等。主要伴生树种有青榨槭(*Acer davidii*)、茶条槭(*A. ginnala*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、甘肃山楂(*Crataegus kansuensis*)和漆树(*Toxicodendron vernicifluum*)等。

2　群落调查与数据分析

2.1　群落调查

在对马栏林区植被类型进行全面考查的基础上,选择具有代表性的不同群落类型地段,设置45个森林样地,5个灌木样地和10个草本样地共60个样地进行调查。每个森林样地中设置1个20 m×20 m的样方调查乔木植物,在样方中设置5个4 m×4 m和5个1 m×1 m的小样方调查灌木和草本植物;每个灌木样地中设置5个4m×4m和5个1m×1m样方调查灌木和草本植物;每个草本样地中设置5个1m×1m样方调查草本;记录种名,测定种的盖度、数量、高度、乔木的胸径、冠幅、枝下高、坐标等数量指标。同时记录样地的经纬度、海拔高度、坡度、坡向、坡位、枯枝落叶层厚度、腐殖质厚度等环境特征。在每个20 m×20 m样方的四个角和中间各挖30 cm的土坑,而在每个灌木和草本样方中各挖1个30 cm的土坑,用Hydra土壤水分/盐分测试仪分别测土壤表层和10 cm处水分、盐分及土壤温度;取0~30 cm的土壤,并把每个样地的土壤混匀,带回实验室风干,测定pH值、有机质、全氮、碱解氮、速效磷、速效钾。

2.2　数据处理方法

计算群落中各物种的重要值,其计算公式如下:

$$IV_{乔木}=\frac{(相对密度+相对优势度+相对频度)}{3}\times 100$$

$$IV_{灌木/草本}=\frac{(相对密度+相对优势度+相对频度)}{3}\times 100$$

考虑到样地优势种和常见种对群落的作用,在计算重要值之前,将频度小于5%的物种剔除,保留频度不小于5%的物种,构成植物群落的$[物种\times样地]_{177\times 60}$重要值矩阵;环境因子包含海拔、坡度、坡向、坡位、土壤温度、含水量、含盐量、枯枝落叶层厚度、腐殖质层厚度、pH值、有机质、全氮、碱解氮、速效磷及速效钾,构成$[环境\times样地]_{15\times 60}$矩阵;空间位置包括经度与纬度,构成$[环境\times样地]_{2\times 60}$空间位置矩阵,用于植被-环境关系的多元数量分析。在坡向定值时,参考王孝安[15]的转换方法,其数值越大,表示越向阳、越干热。在坡位赋值时,分下坡、中坡、上坡3级,赋值1~3。

2.3　数量的分析方法

应用双向指示种分析方法(TWINSPAN)对群落进行分类,划分出该地区的植物群落类型。采用广泛应用的DCCA方法对群落进行排序,以研究群落分布格局与环境因子的关系,DCCA排序着重于对研究区域生态梯度(环境梯度)的探讨。同时比较DCCA和DCA排序特征值,用于分析重要的环境因子是否被遗漏[11]。

冗余变量是对植物群落或植物种分化特征影响不明显的环境变量,是产生"弓形效应"的根本原因[3,16],因此在研究生境因子对植物群落格局分异时,为了避免冗余变量的影响,使用前向选择来选定一组代理变量(proxy variable)进行分析,同时应用Monte Carlo检验来检测代理变量和植物群落组成是否存在统计意义上显著的相关关系[11~14]。

使用典范对应分析(CCA)和局部典范对应分析(partial CCA,pCCA)来分离所选的解释变量引起植物群落格局的变异[7,17],由于相对的变异解释优于解释比率[11,18],对于每一次分析,总的典范特征值代表可解释的变异部分。为了确信使用在模型中的变量是否确实合适解释植物群落的变异,比较DCA和DCCA的特征值,再用Monte Carlo检验DCCA排序的第一轴和所有轴的显著性。

上述分析方法中,双向指示种分析使用TWINSPAN 2.3软件包实现;前向选择法、DCCA、pCCA排序和Monte Carlo检验采用Ter Braak编制的CANOCO 4.5软件包实现。

3 结果与分析

3.1 植物群落类型的划分

利用双向指示种分析方法(TWINSPAN)划分植物群落的类型,所得到的结果见图 1。经过 6 次划分,该区域的植物群落被划分成 13 个类型,参照以前对该区演替系列的研究[19,20],将这 13 个类型分成 4 类,代表不同的演替阶段。演替初期阶段的群落有艾蒿(*Aremisia argyi*)群落(Ⅰ)、披碱草(*Elymus dahuricus*)群落(Ⅱ)和黄蔷薇(*Rosa hugonis*)群落(XIII);演替过渡阶段的群落有刺槐(*Robinia pseudocacia*)林(Ⅲ、Ⅳ)、山杨林(Ⅴ)、白桦林(Ⅵ);演替亚顶级阶段的群落有油松林(Ⅷ)、油辽混交林(Ⅶ),其中Ⅷ和Ⅶ中包括了人工种植的油松林;演替顶级阶段的为辽东栎林(Ⅸ、Ⅹ、XI、XII)。划分的结果与野外观察的结果比较吻合。

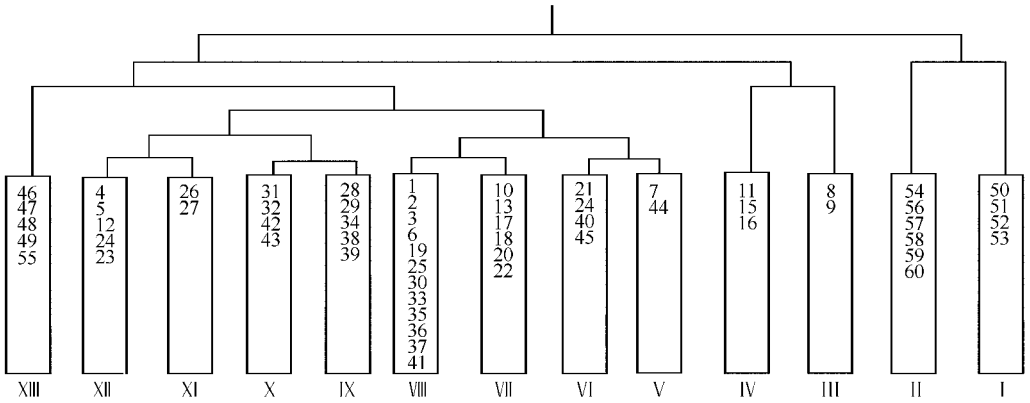

图 1 60 个样地的 TWINSPAN 分类图

Fig 1 The diagram of 60 spans with TWINSPAN classification

表 1 环境因子对不同演替阶段植物群落影响的前向选择分析和 Monte Carlo 检验

Table 1 Forward selection analysis and Monte Carlo test of environment factors which impact on community types in different successions

环境因子 Environment factor	演替阶段 Uccession stage							
	初期阶段 Preliminary stage		过渡阶段 Transitional stage		亚顶级阶段 Sub-climax stage		顶级阶段 Climax stage	
	p-value	*R*-value	*p*-value	*R*-value	*p*-value	*R*-value	*p*-value	*R*-value
海拔 Elevation (Elev)	—		0.002 **	0.45	0.016 *	0.07	0.028 *	0.06
坡度 Slop (slop)	—		0.154		0.248		0.318	
坡向 Slop aspect (Expo)	—		—		0.016 *	0.07	0.010 **	0.08
坡位 Slop position (Posi)	—		0.286		0.214		0.190	
土温 Soil temperature (T)	—		0.372		0.312		1.000	
含水量 Water content (SW)	0.060		0.312		0.506		0.238	
含盐量 Salt content (salt)	0.002 **	0.23	1.000		1.000		0.092	
枯落物厚度 Forest floor (D)	—		0.254		0.032 *	0.11	0.386	
腐殖质厚度 Humus (H)	—		0.002 **	0.22	0.002 **	0.13	0.400	
pH 值 pH value (pH)	—		—		0.002 **	0.27	0.034 *	0.09
有机质 Organic matter (SOM)	—		—		0.224		0.312	
全氮 Total nitrogen (Nt)	—		—		0.290		0.440	
速效氮 Available nitrogen (Ne)	0.002 **	0.59	—		0.276		0.290	
速效磷 Available phosphorus(Pe)	—		—		0.118		0.002 **	0.41
速效钾 Available potassium (Ke)	—		—		0.496		0.424	
合计 R-value total R-value		0.82		0.67		0.65		0.64

** 表示环境因子对群落物种组成的影响是极显著($p < 0.01$); * 表示环境因子对群落物种组成的影响是显著($p < 0.05$);— 表示环境因子与其它环境因子之间存在共线性关系;*P*-value 表示 *P* 值;*R*-value 表示相对贡献率 ** The impact of environment factors on community types is significant at the 0.01 level; * The impact of environment factors on community types is significant at the 0.05 level; — collinearity relationship exists between environment factors and other environment factors. *P*-value represents *P* value; *R*-value represents relative percentage

3.2　筛选出影响不同植物群落的显著性环境因子

为避免冗余变量的影响,使用前向选择来选定一组代理变量进行分析,同时应用 Monte Carlo 检验来检测代理变量和植物群落组成是否存在统计意义上显著的相关关系[11~14]。分别在演替的初期阶段、过渡阶段、亚顶级阶段和顶级阶段群落中用上述的分析方法进行代理变量的选择,排除冗余变量对分析结果造成的影响,分析结果见表 1。对演替初期群落影响显著的环境因子是土壤含盐量和碱解氮,提取 82% 的环境信息量;对演替过渡阶段群落分布影响显著的环境因子有海拔和腐殖质厚度,提取环境信息量的 67%;对演替亚顶级阶段群落分布影响显著的因子是海拔、坡向、枯落物厚度、腐殖质厚度和 pH 值,提取环境信息量的 65%;对演替顶级阶段群落分异影响显著的因子是海拔、坡向、pH 值和速效磷,提取 64% 的环境信息量。从提取信息量的大小和所选代理变量个数来看,使用向前选择法和 Monte Carlo 检验能够很好的选择出包含信息大的环境变量,剔除对植被组成与格局影响小的冗余变量,这对下面的分析至关重要。

3.3　环境因子对不同演替阶段植被格局分异的影响

基于 TWINSPAN 方法对群落的分类和 Monte Carlo 对环境因子的显著性检验,把该区植被划分成了 4 个属于不同时期的演替阶段,并从 15 个环境变量中筛选出影响该演替阶段显著性的环境因子,再使用 DCCA 排序方法研究植被格局与环境的关系。

演替早期阶段植物群落 DCCA 的排序见图 2,灌草群落在环境梯度上显著分异,但有很多群落在排序图上聚集在一起,说明这些群落无论在物种组成上,还是在环境梯度上都是非常相似的。其中 DCCA 排序的第一轴与碱解氮含量有关;第二轴与土壤含盐量有关。左面的部分都是黄蔷薇群落(XIII),而右面的部分都是艾蒿群落(I)和披碱草群落(Ⅱ),因此在决定灌草群落演替中碱解氮含量是主要的影响因子,而土壤的含盐量对灌草群落分异有重要的影响。

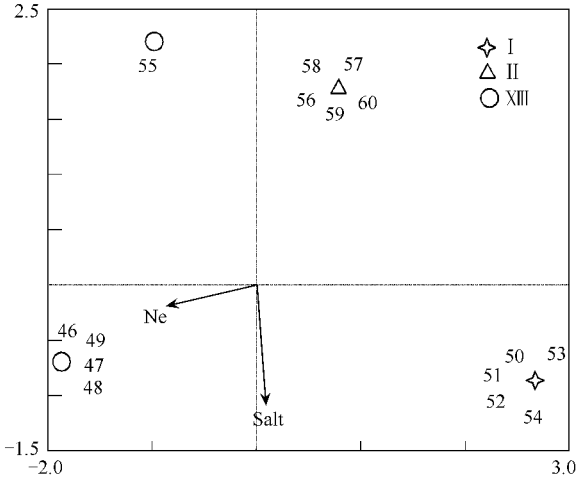

图 2　演替初期阶段群落 DCCA 二维排序

Fig. 2　Two-dimensional of DCCA ordination in preliminary stage

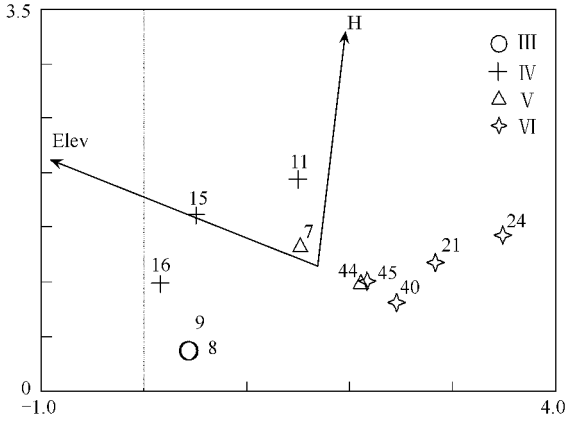

图 3　演替过渡阶段群落 DCCA 二维排序

Fig. 3　Two-dimensional of DCCA ordination in transitional stage

演替过渡阶段植物群落被 TWINSPAN 划分成四类,分别是幼年刺槐林(Ⅲ)、成年刺槐林(Ⅳ)、山杨林(Ⅴ)和白桦林(Ⅵ),结合显著性环境因子的 DCCA 排序结果见图 3。其中 DCCA 排序的第一轴与海拔有关,第二轴与腐殖质厚度有关。沿着第一轴从左到右分布的植物群落依次是刺槐林(Ⅲ和Ⅳ)、山杨林(Ⅴ)和白桦林(Ⅵ),随着刺槐林年龄的增加刺槐林群落在物种组成以及环境因素上发生了分离,幼年刺槐林(Ⅲ)中土壤腐殖质厚度很薄,而成年刺槐林(Ⅳ)中腐殖质相对较厚,说明刺槐林对土壤有一定的改造作用,且各种刺槐林群落在排序图上的点分散,说明随着该群落的发育物种组成跟着发生了改变;白桦林(Ⅵ)在第二轴的梯度上变化不大,说明该群落在该梯度上分异很小;山杨林(Ⅴ)虽然只有两个样地,但在一定程度上可以说明该群落受海拔梯度的影响,分布于白桦林海拔梯度之上。

演替亚顶级阶段植物群落被 TWINSPAN 划分成两类,分别是油松林(Ⅷ)和油辽混交林(Ⅶ),其中包括人工种植的油松纯林(1,2,3,6,13,19,37 号样地),把它单独分成一类表示在 DCCA 排序图中,结果见图 4。油松林(Ⅷ)除去人工油松林(1,2,3,6,37 号样地)剩下全是天然油松纯林,油辽混交林(Ⅶ)除去人工油松林(13,19 号样地)剩下的全是天然油辽混交林。3 种群落在综合的环境梯度上分异非常明显(图 4),天然油辽混交林分布于腐殖质层较厚、pH 值较高等生境;天然油松纯林则分布于中等腐殖质厚度、pH 值较低等生境中;而人工油松林则分布在高海拔的阳坡半阳坡等生境中(可能与人为干扰有关)。3 种植物群落的在排序图上有一个共同的特点是样地分布比较集中,更进一步说明了无论在物种组成上,还是在生境上 3 种群落类型的样地内部都非常的相似,并且人工油松林有向天然油松林和油辽混交林演变的趋势。

演替顶级阶段的辽东栎林(Ⅸ、Ⅹ、Ⅺ、Ⅻ)的 DCCA 排序结果见图 5,其中 DCCA 排序的第一轴与速效磷含量、海拔和 pH 值有关;第二轴与坡向有关。TWINSPAN 把辽东栎林划分成四类:分别是Ⅸ型和Ⅹ型辽东栎纯林,但两者在草本层上有差别,Ⅸ类型以披针苔草(*Carex lanceolata*)等为优势种,Ⅹ类型以细叶苔草(*Carex rigescens*)等为优势种;辽阔混交林(Ⅺ)和辽油混交林(Ⅻ)。这 4 种群落类型在 DCCA 排序图上分化明显,占据着不同的生态位。辽油混交林(Ⅻ)分布于第一轴的左侧(速效磷含量较高,pH 值较高),坡向对该群落分布影响不大;辽东栎纯林(Ⅸ、Ⅹ)和辽阔混交林(Ⅺ)分布于第一轴的右侧(速效磷含量较低,pH 值较低)且 3 个林型在第二轴上发生了分化,即坡向对该群落类型有很大的影响。

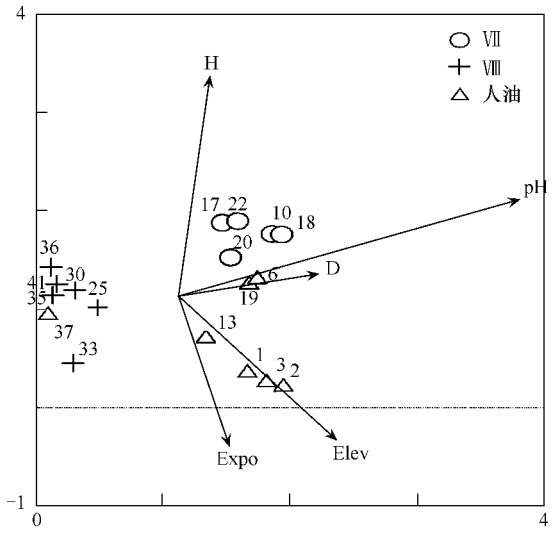

图 4 演替亚顶级阶段群落 DCCA 二维排序

Fig. 4 Two-dimensional of DCCA ordination in sub-climax stage

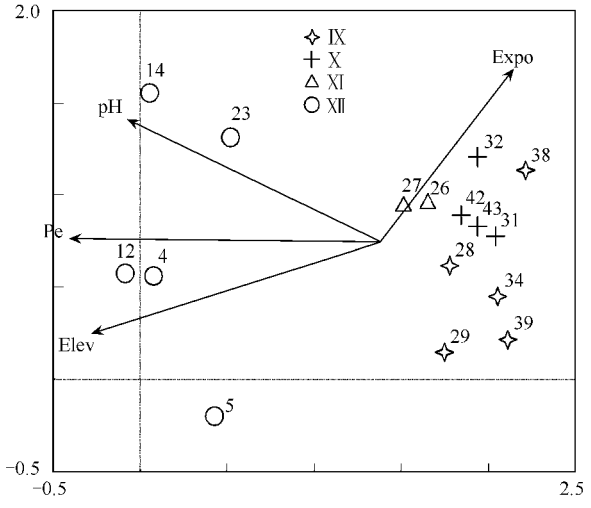

图 5 演替顶级阶段群落 DCCA 二维排序

Fig. 5 Two-dimensional of DCCA ordination in climax stage

3.4 解释变量对不同演替阶段群落格局变异的定量分离

环境变量对植被格局影响的定量分离:(1)环境约束下典范对应分析;(2)空间约束下典范对应分析;(3)剔除空间影响后环境约束下群落的典范对应分析;(4)剔除环境影响后空间约束下群落的典范对应分析。将影响植被的因子分离成 3 部分:(a)环境因子独立作用部分;(b)空间因子和环境因子交互作用部分;(c)空间因子独立作用部分[7~9]。相对的变异解释优于解释比率[11,18],分析结果见图 6。

结果表明,在演替不同阶段中,环境因子和空间因子及其交互作用对植被格局变异的贡献是不同的。在演替的初期阶段中有 46.4% 的可解释变异是由环境因子与样地空间位置交互作用的结果,环境因子和样地空间位置单独作用比较相似(26.2%,27.4%);而在演替的过渡阶段中,环境因子和样地空间位置单独作用比较相似(37.9%,41.6%),它们的交互作用对植被格局分异的相对贡献较小(20.5%)。在演替的亚顶级和顶级阶段,大部分植被格局的可解释变异是由环境因子来解释(63.4%,66.5%),而样地空间位置单独作用

和两者的交互作用的相对解释率较低(14.0% ~ 22.6%)。

在解释植物群落分布格局的变异中,为了讨论模型中使用的解释变量是否真的合适? 比较了 DCA 和 DCCA 的特征值,再用 Monte Carlo 检验 DCCA 排序的第一轴和所有轴的显著性(表 2)。从 DCA 和 DCCA 排序的第一轴和第二轴特征根对比可以看出,两者的差异不大,说明在筛选代理变量时重要的环境梯度没有被遗漏,而且也代表着大部分的环境信息。而 Monte Carlo 显著性检验表明,使用代理变量的 DCCA 排序的前两轴都极显著,而使用所有变量用于 DCCA 排序前两轴都不显著,说明使用代理变量进行 DCCA 排序能够很好的揭示黄土高原马栏林区的环境梯度。

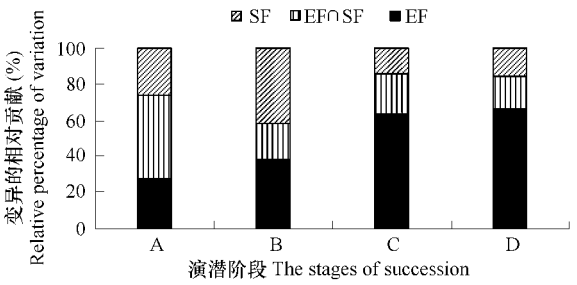

图 6　样地位置、环境因子与交互作用分别对不同演替阶段群落组成变异解释的相对贡献

Fig. 6　Relative percentage of variation that can be explained by sample position alone, environment factors alone and covariation between the two factors in different stapes of succession communities

图中 A、B、C 和 D 分别表示演替初级阶段、过渡阶段、亚顶级阶段和顶级阶段。EF、SF 和 EF∩SF 分别表示环境单独的作用、空间位置的单独作用和两者的交互作用引起的变异

The sign of A, B, C and D in the legend indicates preliminary stage, transitional stage, sub-climax stage and climax stage. The sign of EF, SF and EF∩SF in the legend indicates variation that can be explained by environment alone, sample position alone and covariation between the two factors

4　讨论与结论

(1)在 TWINSPAN 的 6 级分类水平上,60 个样方被划分为 13 个群落类型,分别属于 4 个不同的演替阶段,划分的结果较好。

(2)在植被与环境关系的研究中,并不是环境因子越多越好,因为环境因子之间存在着复杂的相互关系甚至是共线性关系[22],并且存在很多的冗余部分,会对分析结果会造成误差,因此要选择具有对群落格局有决定意义的环境变量用于群落与环境关系得研究。有人使用相关系数法来去除冗余的环境变量[22],也有人使用主分量分析(PCA)的方法避免共线性问题[23,24]。而使用前向选择法和 Monte Carlo 显著性检验能准确高效的确定对群落影响显著的环境因子且存在共线性的环境因子被排除。本文对黄土高原马栏林区影响不同演替阶段植物群落分布格局的 15 个环境因子使用前向选择法,认为对演替初期阶段群落影响显著的环境因子是土壤含盐量和碱解氮,提取 82% 的环境信息量;对演替过渡阶段群落影响显著的环境因子是海拔和腐殖质厚度,提取 67% 的环境信息量;对演替亚顶级阶段群落影响显著的因子是海拔、坡向、枯落物厚度、腐殖质厚度和 pH 值,提取 65% 的环境信息量;对演替顶级阶段群落分异影响显著的因子是海拔、坡向、pH 值和速效磷,提取 64% 的环境信息量,该研究结果与孙晓霞[25]等研究该区植物群落与环境关系的结果类似。

表 2　DCCA 排序轴 Monte Carlo 显著性检验和 DCCA 与 DCA 特征根比较

Table 2　Monte Carlo test of DCCA ordination axises and comparison of DCCA and DCA eigenvalues

演替阶段 The stages of succession	样方数 Sum of samples	Monte Carlo 显著性检验(p 值) Significance of Monte Carlo test (p value)				DCCA 特征根 DCCA eigenvalues		DCA 特征根 DCA eigenvalues	
		代理变量 Proxy variable		所有变量 All variables		代理变量 Proxy variable			
		AX1	AXn	AX1	AXn	AX1	AX2	AX1	AX2
初期阶段 Preliminary stage	15	0.002**	0.002**	1.000	0.700	0.765	0.224	0.780	0.254
过渡阶段 Transitional stage	11	0.008**	0.002**	1.000	1.000	0.564	0.188	0.657	0.226
亚顶级阶段 Sub-climax stage	18	0.002**	0.002**	1.000	1.000	0.375	0.208	0.408	0.186
顶级阶段 Climax stage	16	0.002**	0.002**	1.000	1.000	0.418	0.156	0.434	0.262

** 表示 DCCA 排序轴 Monte Carlo 检验 $p < 0.01$; * 表示 DCCA 排序轴 Monte Carlo 检验 $p < 0.05$;AX1 表示排序的第一轴;AX2 表示排序的第二轴;AXn 表示排序的所有轴　** DCCA ordination's axis is significant at 0.01 level of Monte Carlo test; * DCCA ordination's axis is significant at 0.05 level of Monte Carlo test; AX1: the first axis of ordination; AX2: the second axis of ordination; AXn: all the axises of ordination

(3)在区域至全球尺度上,地带性气候条件是决定植物种、生活型或植被类型分布的主导因素;而在景观

及群落尺度上,非地带性的环境因子(微生境、土壤养分等)主导着植被的格局[20,26]。本文对黄土高原马栏林区不同演替阶段群落的 DCCA 排序研究结果表明,群落的散布式样与环境空间的生态梯度格局吻合较好,说明在不同演替阶段的群落内部无论在物种组成上,还是在生境上都非常的相似,同时也印证上述的观点;而且随着演替的进行,该区群落空间分布的环境梯度从简单到复杂的变化,说明了该区演替顶级群落结构与环境的复杂性。

(4)在影响不同演替阶段植物群落分布因子的定量分离中,可以看出随着演替的进行,环境因子单独对植物群落的影响越来越大,最终形成适合于当地气候、地形和土壤条件的顶级群落(环境因子单独引起可解释变异的 66.5%);样地位置单独对植物群落的影响在演替的初期和过渡期最大(27.4%,41.6%),其它时期相对较小;而两者的交互作用对植物群落的影响在演替初期最大(46.4%),对其它 3 个时期的作用相对恒定(14.0% ~22.6%)。在一定程度上可以说明在演替的前期比后期阶段植物群落中物种具有更宽的生态位。在演替初期和过渡阶段为什么有那么多的可解释变异是由样地位置单独作用和样地位置与环境因子的交互作用引起的(73.8%,58.4%)? 在演替早期和过渡阶段的群落中是由广泛分布的物种组成,由于它们强的散布能力和生活史特征(如种子具有长期的生存能力),决定了演替前期植物群落的分布状况[27]。

(5)从提取信息量的大小和所选代理变量的个数来看,使用前向选择法和 Monte Carlo 检验能够很好的选择出包含信息大的环境变量,剔除对植被组成与格局影响小的冗余变量,同时 DCA 与 DCCA 排序第一轴和第二轴的特征值差异不大,说明在筛选代理变量时重要的环境梯度没有被遗漏,说明该种方法是研究植被格局的一种较为可靠、实用性强的方法。

References:

[1] Jiang H. DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of spruce and fir communities in northwest Sichuan and south Gansu . Acta Phytoecologica Sinica, 1994, 18(3): 209 −218.

[2] Li B, Zhang J T. Ecological interaction of vegetation community in Loess Plateau. Journal of Agro-Environment Science, 2003, 22 (4): 471 −473.

[3] Ter Braak C J F, Prentice I C. A theory of gradient analysis. Adv. Ecol. Res, 1988, 18: 271 −317.

[4] Gentry A H. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Ann. M o. Bot. Gard, 1988, 75: 1 −34.

[5] Pyke C R, Condit R, Aguilar S, *et al.* Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest . Journal of Vegetation Science ,2001 ,12 :553 −556 .

[6] Liu S L, Ma K M, Fu B J, *et al.* The relationship between landform, soil characteristics and plant community structure in the Donglingshan Mountain Region, Beijing. Acta Phytoecologica Sinica, 2003, 27(4): 496 −502.

[7] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial components of eological variation. Ecology, 1992, 73: 1045 −1055.

[8] Xin X P, Gao Q, Li Z Q, Yang Z Y. Partitioning the spatial and environmental variations of plant community structure of alkalinge grassland on Songnen Plain. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(7): 775 −781.

[9] 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.

[10] Zhang W H, Lu T, Ma K M, *et al.* Analysis on the environmental and spatial factors for plant community distribution in the arid valley in the upper reach of Minjiang River. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(3): 532 −559.

[11] Franklin J, Wiser S K, Drake D R, *et al.* Environment, disturbance history and rain forest composition across the islands of Tonga, Western Polynesia. Journal of Vegetation Science, 2006, 17: 233 −244.

[12] Crowley P H. Resampling methods for computation intensive data analysis in ecology and evolution. Annual Review of Ecology and Systematics, 1992, 23: 405 −447.

[13] Ter Braak C J F, Smilauer P. CANOCO Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca, NY, US, 1998.

[14] Joshua M B. Comparing explanatory variables in the analysis of species composition of a Tallgrass Prairie. Proceedings of Oklahoma Academy Science, 2004, 84: 33 −40.

[15] WANG X A. Multivariate analysis and environmental interpretation of plant communities in Maqu, south Gansu. Acta Ecologica Sinica, 1997, 17(1):61－65.

[16] Zhu Y, Kang M Y. Application of ordination and GLM/GAM in the research of the relationship between plant species and environment. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(7): 807－811.

[17] kland R H. Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. Journal of Vegetation Science, 2003, 14: 693－700.

[18] kland R H. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. Journal of Vegetation Science, 1999, 10: 131－136.

[19] Fan W Y, Wang X A, Guo H. Analysis of plant community successional series in the Ziwuling area on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(3): 706－714.

[20] Zhu T C, Zhong Z C, Li J D. Plant ecology. Chongqing: Higher Education Press, 1988. 257－264.

[21] Chen G S, Zhong Z C. Relationship between species diversity and soil factors of evergreen broad leaved forest in Jinyun Mountain, Chongqing. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2004, 10(1): 12－17.

[22] Li T, Yin L K, Yan C. Quantitative Classification and Ordination Analysis on Vegetation in the middle Reaches of Tarim River. Arid Land Geography, 2003, 26(2): 173－179.

[23] Qian Y B, Wu Z N, Zhang L Y, *et al.* Impact of Ecoenvironment on Vegetation Community Patternin Gurbantunggut Desert. Acta Geographica Sinica, 2004, 59(6): 895－902.

[24] Ma M D, Luo C D, Zhang J, *et al.* Quantitative classification of site condition in natural forest of Picea asperata. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2006, 14(2): 159－163.

[25] Sun X X, Wang X A, Guo H, Tian L. Multivariate analysis and environmental interpretation of the florae in Malan Forest Region of the Loess Plateau. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(1): 150－156.

[26] Woodward F I, Mckoo I F. Vegetation and climate. Environment International, 1991, 17: 535－546.

[27] Gitay H, Noble I R, Connell J H. Deriving functional types for rain-forest trees. Journal of Vegetation Science, 1999, 10: 641－650.

参考文献:

[1] 江洪. 川西北甘南云杉林的 DCA 排序、环境解释和地理分布的模型的研究. 植物生态学报,1994,18(3):209～218.

[2] 李斌,张金屯. 黄土高原植物群落生态关系研究. 农业环境科学学报,2003,22(4):471～473.

[6] 刘世梁,马克明,傅伯杰,等. 北京东灵山地区地形土壤因子与植物群落关系研究. 植物生态学报,2003,27(4):496～502.

[8] 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.

[9] 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.

[10] 张文辉,卢涛等. 岷江上游干旱河谷植物群落分布的环境与空间因素分析. 生态学报,2004,24(3):532～559.

[15] 王孝安. 甘南玛曲植物群落的多元分析与环境解释. 生态学报, 1997, 17(1): 61～65.

[16] 朱源,康慕谊. 排序和广义线性模型与广义可加模型在植物种与环境关系研究中应用. 生态学杂志,2005,24(7):807～811.

[19] 范玮熠,王孝安,郭华. 黄土高原子午岭植物群落演替系列分析. 生态学报,2006,26(3):706～714.

[20] 祝廷成,钟章成,李建东. 植物生态学. 重庆:高等教育出版社,1988,257～264.

[21] 陈光升,钟章成. 重庆缙云山常绿阔叶林群落物种多样性与土壤因子的关系. 应用与环境生物学报,2004,10(1):012～017.

[22] 李涛,尹林克,严成. 塔里木河中游天然植被的数量分类与排序研究. 干旱区地理,2003,26(2):173～179.

[23] 钱亦兵,吴兆宁,张立运,等. 古尔班通古特沙漠生境对植物群落格局的影响. 地理学报,2004,59(6):895～902.

[24] 马明东,罗承德,张健,等. 云杉天然林分生境条件数量分类研究. 中国生态农业学报,2006,14(2):159～163.

[25] 孙晓霞,王孝安,郭华,等. 黄土高原马栏林区植物群落的多元分析与环境解释. 西北植物学报,2006,26(1):150～156.