

DOI: 10.5846/stxb201303110392

任学敏, 杨改河, 朱雅, 王小立, 王得祥. 环境因子对太白山高山植被物种组成和丰富度的影响. 生态学报, 2014, 34(23): 6993-7003.

Ren X M, Yang G H, Zhu Y, Wang X L, Wang D X. Effect of environmental variables on species composition and richness of alpine vegetation in Taibai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(23): 6993-7003.

环境因子对太白山高山植被物种组成和丰富度的影响

任学敏^{1,*}, 杨改河², 朱 雅¹, 王小立¹, 王得祥³

(1. 南阳师范学院生命科学与技术学院, 南阳 473061; 2. 西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100;
3. 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100)

摘要:高山植被是一类具有重要生态和经济价值的植被类型,了解其物种组成和丰富度与环境因子的关系对于该类型植被保护、管理以及植物资源合理开发利用策略的制订具有重要指导意义。基于太白山高山植被和环境因子野外调查及室内实验数据,采用 CCA 排序法探索了环境因子对物种组成的影响,偏 CCA 计算了各环境因子对物种组成的总效应和净效应,GLM 回归模型拟合了物种丰富度对环境因子的响应。结果表明,13 个环境因子共解释了物种组成变异的 31.7%,其中海拔、坡度、土壤碱解氮含量、全磷含量、坡向、岩石盖度、pH 值、土壤厚度、有机质含量、有效磷含量和全氮含量对物种组成的净效应达显著水平 ($P < 0.05$),但其作用强度依次减小。GLM 拟合结果显示,物种丰富度与环境因子存在 4 种显著 ($P < 0.05$) 关系,即物种丰富度沿海拔和土壤厚度梯度单调递增,沿坡度和土壤全氮含量梯度单调递减,沿坡向、土壤 pH 值、碱解氮含量和全磷含量梯度呈单峰分布,与土壤有机质含量和全钾含量呈倒单峰关系。在这些显著的环境因子中,海拔、土壤碱解氮含量、pH 值、有机质含量和坡向解释的物种丰富度变异量最大。

关键词:高山植被; 环境因子; 物种组成; 物种丰富度; 太白山

Effect of environmental variables on species composition and richness of alpine vegetation in Taibai Mountain

REN Xuemin^{1,*}, YANG Gaihe², ZHU Ya¹, WANG Xiaoli¹, WANG Dexiang³

1 School of Life Science & Technology, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, China

2 College of Agronomy, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling 712100, China

3 College of Forest, Northwest Agriculture & Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: Environmental variables play important roles in species composition and richness of alpine vegetation. In this study, the characteristics and environmental variables of the alpine vegetation situated at an elevation of about 3350 — 3750 m on the south slope and an elevation of about 3350 — 3650 m on north slope of Taibai Mountain of Qinling Mountain ranges in China were investigated in August and September 2009, and August 2010. On each slope, we constructed one transect along elevational gradient. In the transect, 15 typical plots of 2 m × 2 m (for shrubs) at approximately 100 m (fluctuating up and/or down by 20 m at a given elevation) elevation intervals were determined. In the corner of each plot, a 1 m × 1 m subplot was chosen for herbs. Thus, 5 and 4 elevational gradients were set up on the south and north slope, respectively, and totally 135 plots of 2 m × 2 m and subplots of 1 m × 1 m were surveyed. We recorded the community characteristics (including species name, cover, number and height) and the environmental variables (containing altitude, aspect, slope, stone cover, soil depth, soil pH, soil organic matter content, total nitrogen content, alkali-hydrolyzable nitrogen content, total phosphorus content, available phosphorus content, total potassium content and available potassium

基金项目:国家科技基础性工作专项重点项目(2007FY110800)

收稿日期:2013-03-11; 网络出版日期:2014-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: renxuemin2520@126.com

content). Canonical correspondence analysis (CCA) was used to elucidate the relationship between species composition and environmental variables, partial CCA to calculate the gross and net effects on species composition for each environmental variable, and generalized linear model (GLM) to fit the response of species richness to each environmental variable. Thirteen environmental variables totally explained 31.7% of total variation in species composition, of which, the net effects of altitude, slope, soil alkali-hydrolyzable nitrogen content, total phosphorus content, aspect, stone cover, pH value, soil depth, organic matter content, available phosphorus content and total nitrogen content on species composition were significant ($P < 0.05$), but their effect intensities decreased successively. Some species, such as *Rhododendron deterile*, *Potentilla glabra*, *Trollius farreri* and *Rhodiola kirilowii*, were associated with steep slope, hot-dry aspect, organic matter and alkali-hydrolyzable nitrogen rich-soil; otherwise, *Primula knuthiana*, *Saussurea taipaiensis*, and *Saxifraga gemmiger* were more dominant in cold-moist aspect, low acidic and total phosphorus rich- but total potassium poor-soil; Besides, *Aconitum tanguticum*, *Kobresia vidua*, *Papaver nudicaule*, etc. occurred in a high altitude, gentle slope, thicker and available potassium rich-soil. However, *Salix cupularis*, *Carex capilliformis* var. *major*, *Ajania variifolia*, *Ligusticum sinense* var. *alpinum*, etc. were found in most plots since all environmental variables had little effects on their distribution. There were four significant ($P < 0.05$) relationships detected by GLM between species richness and environmental variables: (i) a monotonic increase with increasing altitude and soil depth; (ii) a monotonic decrease along aspect and soil total nitrogen content; (iii) an unimodal relationship with aspect, pH value, alkali-hydrolyzable nitrogen content and total phosphorus content and (iv) a reverse hump-shaped relationship with soil organic matter content and total potassium content. Among these significant environmental variables, altitude, soil alkali-hydrolyzable nitrogen content, pH value, organic matter content and aspect explained the most variation in species richness.

Key Words: alpine vegetation; environmental variables; species composition; species richness; Taibai Mountain

高山植被是指位于林线以上的植被,通常呈斑块状分布^[1]。该类型植被在环境变化监测和高山区水土保持等方面起到了重要作用^[2-3]。同时,由于分布的特殊环境条件,高山植被中包含了丰富的有重要价值的植物,尤其是众多的特有植物^[4],成为了植物资源的宝库。兼具生态和经济的重要性,高山植被具有重要保护和利用价值。

了解物种组成和丰富度与环境因子的关系对于高山植被的科学保护及资源合理开发利用策略的制订具有重要指导意义。以往的研究表明,气候、地形和土壤因子对高山植被物种组成和丰富度具有重要影响^[5-6]。Vonlanthen 等^[6]发现,温度和土壤 pH 值是高山植被物种组成和丰富度的主要决定因素,二者解释的物种丰富度方差高达 82%。通过模型模拟研究发现,到 21 世纪后期,气温、降雨等气候的改变将导致众多高山植物丧失适宜的生境,植物多样性大幅减少^[7-8]。Lorenzo 等^[9]发现物种组成主要由海拔和坡度决定,而物种丰富度在短期内由土壤氮含量控制,在长期内由土壤磷含量控制;土壤磷含量对物种丰富度的显著影响也在 Arnesen 等^[10]和 Anic

等^[11]的研究中得到了证实,后者同时还发现了土壤氮和有机质含量对物种组成和丰富度的强烈影响。研究区域的不同以及引入分析的环境因子的不同往往使得研究结果出现很大差异,甚至完全相反^[12]。例如,一些研究发现,物种丰富度与土壤养分含量之间存在显著负相关^[9],而另一些研究表明,物种丰富度随着土壤养分含量的增加而增加^[13]。因此,对于不同研究区域,确定决定物种组成和丰富度的主要环境因子以及各种环境因子的相对重要性十分必要。

太白山是我国大陆东部最高的山(3767.2 m),高山灌丛、灌草丛和草甸构成了其海拔 3300 m 以上高山区植被的主体。对于该区植被,较早期的研究主要涉及到群落的数量分类以及对群落物种组成和结构特征的描述^[14-15];近来的研究虽然也涉及到了植被与环境的关系^[16-17],但影响该区域植被物种组成和丰富度的主要环境因子以及各环境因子的相对重要性依然不清楚。本研究基于对该区域野外植被和环境因子详细调查以及室内实验数据,深入分析了物种组成和丰富度与环境因子的关系,并确定了

各个环境因子的相对重要性,其目的是为该区植被保护和管理提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西太白山国家级自然保护区(107°41'23"—107°51'40"E, 33°49'31"—34°08'11"N),海拔约 3350—3750 m 之间区域。该区属于大陆性季风气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥。由于高大山体的影响,南坡和北坡气温差异较大,海拔 3250 m,年均温分别为 2.5 °C 和 1.1 °C,最热月 7 月均温分别为 11.2 °C 和 9.8 °C,最冷月 1 月均温分别为 -6.1 °C 和 -8.3 °C^[18]。该区域的降水状况缺乏文献记载,据附近太白县气象站(107°19'E, 34°02'N, 海拔 1543.1 m) 23a 的观测记录,年均降水量 751.8 mm,主要集中在 7—9 月,约占全年降水量的 50%。该区域为第四纪冰川遗迹,地貌类型包括冰川地貌和冰缘地貌,冰川槽谷、终碛垄、侧碛堤、石海、石河等随处可见^[19]。土层发育浅薄,土壤类型为高山草甸土^[20]。植被类型主要有:高山灌丛,包括头花杜鹃灌丛(Form. *Rhododendron capitatum*)、杯腺柳灌丛(Form. *Salix cupularis*)和高山绣线菊灌丛(Form. *Spiraea alpina*);高山草甸,包括禾叶嵩草草甸(Form. *Kobresia graminifolia*)、发草草甸(Form. *Deschampsia caespitosa*)和圆穗蓼草甸(Form. *Polygonum sphaerostachyum*);各类型的灌草丛^[14,21]。

1.2 取样及数据收集方法

野外调查于 2009 年 8—9 月和 2010 年 8 月进行。在太白山南坡海拔约 3350 m 到约 3750 m 范围内和北坡海拔约 3350 m 到约 3650 m 范围内各设置 1 条样带,在每条样带上,海拔每升高约 100 m,分别选择 15 个典型样方(每个样方的海拔允许在一既定海拔上下 20 m 间波动)进行调查,灌木样方面积 2 m × 2 m,在中心设置 1 个 1 m × 1 m 的小样方用于草本植物调查。这样,南坡和北坡分别设置了 5 和 4 个海拔梯度,共调查 2 m × 2 m 和 1 m × 1 m 的样方各 135 个。对于每个样方中出现的所有植物,记录种名、测量高度、计数多度、估计盖度。

用手持式 GPS500 测定了每个样方的海拔。用地质罗盘测量了坡向和坡度,数据分析前,应用公式^[22] $TRASP = (1 - \cos((\pi/180)(\text{坡向} - 30))) / 2$

将坡向转换为 0—1 之间的数据,转换后数值越大说明生境条件越热干,反之越冷湿。估计了岩石盖度。采用剖面法收集每个样方 0—30 cm 的土壤样品(土壤厚度不足 30 cm 时以遇到岩石为止,在此过程中测量了土壤厚度),带回实验室进行 pH 值、有机质、全氮、碱解氮、全磷、有效磷、全钾和有效钾含量测定。pH 值(土:水为 1:5)用 pH 计测定(pHS-3CT 型,上海),有机质用重铬酸钾容量法-外加热法,全氮用凯氏定氮法,碱解氮用碱解扩散法,全磷用酸溶($\text{H}_2\text{SO}_4\text{-HClO}_4$)-钼锑抗比色法,有效磷用 0.03 mol/L NH_4F -0.025 mol/L HCl 浸提法,全钾用 NaOH 熔融-火焰光度法,有效钾用 1 mol/L NH_4OAc 浸提法。

1.3 数据分析

1.3.1 排序

排序用于分析物种组成与环境因子的关系。预先的除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)显示,最长的梯度长度为 4.323,表明物种组成数据存在较大异质性,因此,采用直接梯度分析中的单峰模型是适宜的方法^[23]。本文选用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)探索环境因子对物种组成的影响。环境因子的多元共线性可能导致排序结果的不可靠,因此,在进行 CCA 排序前,计算了环境因子的膨胀因子(inflation factors, IFs),结果显示,所有环境因子的 IFs 均小于 10,说明环境因子间共线性十分微弱,可不予考虑^[24]。排序的物种数据矩阵由物种的重要值组成,其矩阵(样方 × 物种)为 135 × 82;环境数据矩阵由 13 个环境因子组成,为 135 × 13。物种重要值计算公式^[25]为:

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 3$$

为了评估各个环境因子对物种组成影响的相对重要性,按照 Lososová 等^[26]的方法计算了每一环境因子对物种组成的总效应和净效应。一个环境因子的总效应是指仅以 1 个环境因子为解释变量进行 CCA 排序时物种组成变异的解释量(即典范特征值与所有特征值之和的比值),而净效应是指以 1 个环境因子为解释变量,其它 12 个环境因子为协变量进行偏 CCA 排序时物种组成变异的解释量。所有排序的显著性均由 Monte Carlo 随机置换(9999 次)检验进行检验。为了最小化稀有物种对排序结果的影响^[27],对所有排序都执行了稀有物种的降权处理。

1.3.2 回归分析

广义线性模型 (Generalized linear model, GLM) 用于探索物种丰富度与环境因子间的关系。物种丰富度的公式^[28]为: $R=S$, 式中, S 为每个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 样方中灌木种数和嵌套其内的 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 小样方内草本植物种数之和。物种丰富度是计数数据, 因此假设其符合泊松分布, 它与环境因子之间可用对数函数连接^[29]。对于每一环境因子, 都分别用 GLM 的一阶和二阶多项式进行拟合。 χ^2 测验用于检验 GLM 一阶、二阶多项式以及零模型相互间偏差解释量差异的显著性, 以确定对物种丰富度拟合最好的模型^[30]。

排序由 Canoco for Windows 4.5 完成, 排序图由 CanoDraw for Windows 4.1 完成, 物种丰富度与各环境因子关系拟合图由 Origin 7.5 完成, 其它统计分析均由 S-PLUS 8.0 完成。

2 结果与分析

2.1 环境因子与 CCA 排序轴的相关

用于 CCA 排序的 13 个环境因子共解释了太白

山高山植被物种组成变异的 31.7%, 基于所有典范特征值之和的 Monte Carlo 随机置换检验的高的显著性(表 1)说明了物种与所测环境因子之间存在强烈关系。CCA 前 2 轴有比第 3 和 4 轴更高的特征值, 说明前 2 轴在对物种组成变异的解释中起主导作用, 它们分别解释了物种组成总变异的 11.0% 和 8.7% (表 1)。CCA1 轴和 2 轴代表了不同的环境梯度, 这从环境因子与它们的相关中得到了清晰体现。海拔、土壤厚度和有效钾含量与 CCA1 轴显著负相关, 而坡度、土壤有机质含量和全氮含量与之显著正相关, 说明 CCA1 轴综合反映了地形和土壤养分梯度, 但最主要的是地形梯度(高的相关系数)。土壤 pH 值和全磷含量与 CCA2 轴显著的负相关以及坡向、土壤碱解氮含量、全钾含量和有效钾含量与之显著的正相关说明了该轴也是一个综合轴, 它主要反映了土壤酸度梯度, 同时也反映了土壤养分和地形梯度(表 1)。

表 1 环境因子与 CCA 前 4 排序轴的相关系数及排序概要

Table 1 Correlation coefficients between environmental variables and the first four CCA ordination axes and ordination summary

环境因子及排序概要 Environmental variables and summary of ordination	第 1 轴 Axis 1	第 2 轴 Axis 2	第 3 轴 Axis 3	第 4 轴 Axis 4
环境因子 Environmental variables				
海拔 Altitude	-0.80 ***	-0.27 **	-0.34 ***	-0.15
坡向 Aspect	0.02	0.67 ***	0.02	0.37 ***
坡度 Slope	0.66 ***	-0.24 **	-0.23 **	-0.01
岩石盖度 Stone cover	0.10	0.00	0.19	-0.45 ***
土壤厚度 Soil depth	-0.55 ***	0.50 ***	0.12	0.00
pH	0.01	-0.75 ***	-0.12	0.03
有机质 Organic matter	0.49 ***	-0.01	0.40 ***	-0.13
全氮 Total nitrogen	0.34 ***	-0.09	0.04	0.10
碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen	0.29 ***	0.41 ***	-0.26 **	-0.15
全磷 Total phosphorus	0.05	-0.52 ***	-0.29 ***	0.26 **
有效磷 Available phosphorus	-0.11	-0.10	-0.11	0.31 ***
全钾 Total potassium	-0.29 ***	0.65 ***	-0.11	0.33 ***
有效钾 Available potassium	-0.41 ***	0.51 ***	-0.02	0.28 **
CCA 排序概要 Summary of CCA ordination				
特征值 Eigenvalues	0.35	0.27	0.10	0.08
物种-环境相关 Species-environment correlations	0.89	0.91	0.69	0.68
解释的物种组成变异的累积百分比 Cumulative percentage variance of species data	11.00	19.70	22.80	25.40
物种-环境关系方差的累积百分比 Cumulative percentage variance of species-environment relation	34.80	62.30	71.80	80.00
所有典范轴的显著性测验 Test of significance of all canonical axes	$F = 4.322$		$P = 0.0001$	

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2.2 环境因子对物种组成的影响

在该研究区内总共记录到 82 种植物,包括 5 种灌木和 77 种草本植物。这些物种分属于 22 科 52 属,其中种数最多的前 5 科分别是:菊科(14 种)、莎草科(6 种)、虎耳草科(6 种)、百合科(5 种)和毛茛科(5 种)。头花杜鹃是最优势的物种,它在其发生

的 72.6% 的取样样方中盖度达到 30.4%,其次为大毛状薹草(*Carex capilliformis* var. *major*)和杯腺柳,发生的样方数分别占总样方数的 88.9% 和 59.3%,盖度分别为其相应发生样方面积的 22.6% 和 13.8%。

物种-环境 CCA 双序图(图 1)清晰地展示了环境条件对物种组成的影响,干净杜鹃(*Rhododendron*

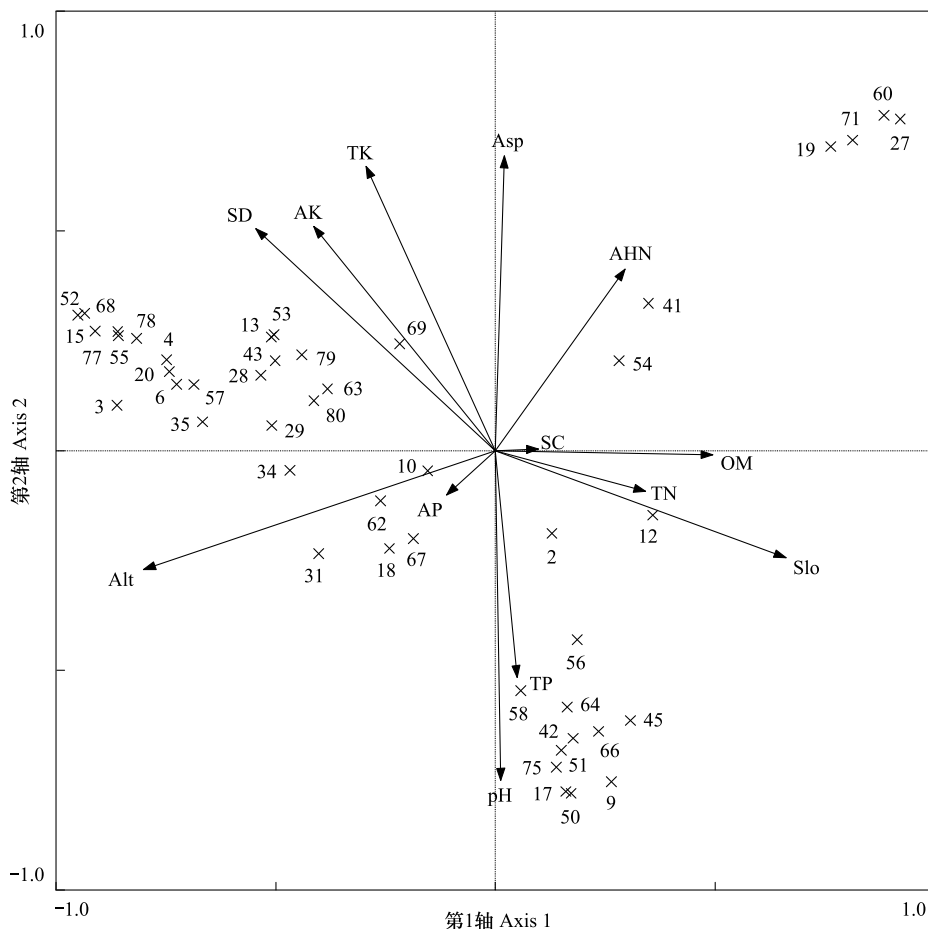


图 1 物种与环境因子的 CCA 双序图

Fig.1 CCA biplot of species and environmental variables

图中仅显示了物种适合度 5%—100% 的物种,共 46 种;Alt:海拔 Altitude; Asp:坡向 Aspect; Slo:坡度 Slope; SC:岩石盖度 Stone cover; SD:土壤厚度 Soil depth; OM:有机质 Organic matter; TN:全氮 Total nitrogen; AHN:碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; AP:有效磷 Available phosphorus; TK:全钾 Total potassium; AK:有效钾 Available potassium; 2. 杯腺柳 *Salix cupularis*; 3. 滨发草 *Deschampsia littoralis*; 4. 糙喙薹草 *Carex scabrostris*; 6. 长柱灯心草 *Juncus przewalskii*; 9. 大花韭 *Allium macranthum*; 10. 大毛状薹草 *Carex capilliformis* var. *major*; 12. 大叶碎米荠 *Cardamine macrophylla*; 13. 淡黄香青 *Anaphalis flavescens*; 15. 短轴嵩草 *Kobresia vidua*; 17. 阔萼粉报春 *Primula knuthiana*; 18. 小丛红景天 *Rhodiola dumulosa*; 19. 干净杜鹃 *Rhododendron deterile*; 20. 甘青乌头 *Aconitum tanguticum*; 27. 矮金莲花 *Trollius farreri*; 28. 肋柱花 *Lomatogonium carinthiacum*; 29. 绿花梅花草 *Parnassia viridiflora*; 31. 奇氏马先蒿 *Pedicularis giraldiana*; 34. 秦岭火绒草 *Leontopodium giraldii*; 35. 秦岭棘豆 *Oxytropis chinglingensis*; 41. 丝叶薹草 *Carex capilliformis*; 42. 四齿无心菜 *Arenaria quadridentata*; 43. 繸瓣无心菜 *Arenaria fimbriata*; 45. 太白柴胡 *Bupleurum dielsianum*; 50. 太白山风毛菊 *Saussurea taipaiensis*; 51. 太白乌头 *Aconitum taipaiicum*; 52. 太白细柄茅 *Ptilagrostis concinna*; 53. 太白银莲花 *Anemone taipaiensis*; 54. 头花杜鹃 *Rhododendron capitatum*; 55. 弯齿风毛菊 *Saussurea przewalskii*; 56. 五脉绿绒蒿 *Meconopsis quintuplinervia*; 57. 西藏洼瓣花 *Lloydia tibetica*; 58. 细叶珠芽蓼 *Polygonum viviparum* var. *angustum*; 60. 狭叶红景天 *Rhodiola kirilowii*; 62. 香青 *Anaphalis sinica*; 63. 山地虎耳草 *Saxifraga montana*; 64. 小灯心草 *Juncus bufonius*; 66. 芽虎耳草 *Saxifraga gemmiger*; 67. 野藜本 *Ligusticum sinense* var. *alpinum*; 68. 野罂粟 *Papaver nudicaule*; 69. 异叶亚菊 *Ajania variifolia*; 71. 银露梅 *Potentilla glabra*; 75. 中国喜山葶苈 *Draba oreades* var. *chinensis*; 77. 皱褶马先蒿 *Pedicularis plicata*; 78. 珠芽蓼 *Polygonum viviparum*; 79. 二叶獐牙菜 *Swertia bifolia*; 80. 紫苞风毛菊 *Saussurea purpurascens*

deterile)、银露梅 (*Potentilla glabra*)、矮金莲花 (*Trollius farreri*) 和狭叶红景天 (*Rhodiola kirilowii*) 位于排序图的右上角,其相应的环境条件为坡度较陡、热干坡向且土壤具有高的有机质和碱解氮含量;位于 CCA2 轴下端的物种,如阔萼粉报春 (*Primula knuthiana*)、太白山风毛菊 (*Saussurea taipaiensis*)、芽虎耳草 (*Saxifraga gemmigera*),它们在冷湿坡向、全磷含量高而全钾含量低且土壤酸性较弱的环境中有最多的分布;甘青乌头 (*Aconitum tanguticum*)、短轴嵩草 (*Kobresia vidua*) 和野罂粟 (*Papaver nudicaule*) 等分布于 CCA1 轴左端,即它们在较高海拔、坡度较缓、土壤较厚且有效钾含量较高的生境上有较多分

布;杯腺柳、大毛状藁草、异叶亚菊 (*Ajania variifolia*)、头花杜鹃、野藁本 (*Ligusticum sinense* var. *alpinum*) 等物种出现于排序图中间,它们的分布受环境条件影响相对较小,发生于大多数样方。

Monte Carlo 随机置换检验表明,13 个环境因子对物种组成的总效应均达到显著水平;11 个环境因子对物种组成的净效应达到显著水平,其中净效应解释物种组成变异量最多的是海拔,其次为坡度和碱解氮含量,全磷含量、坡向、岩石盖度、pH 值、土壤厚度、有机质含量、有效磷含量和全氮含量的解释量依次降低,而全钾含量和有效钾含量其净效应未能显著地解释物种组成(表 2)。

表 2 环境因子对物种组成的总效应和净效应

Table 2 Gross and net effects of environmental variables on species composition

环境因子 Environmental variables	总效应 Gross effect	<i>F</i>	净效应 Net effect	<i>F</i>
海拔 Altitude	0.082	11.92 ***	0.026	4.64 ***
坡向 Aspect	0.046	6.44 ***	0.013	2.24 **
坡度 Slope	0.058	8.28 ***	0.019	3.35 ***
岩石盖度 Stone cover	0.018	2.52 **	0.012	1.96 *
土壤厚度 Soil depth	0.062	8.82 ***	0.010	1.81 *
pH	0.055	7.71 ***	0.011	1.91 *
有机质 Organic matter	0.042	5.78 ***	0.010	1.74 *
全氮 Total nitrogen	0.020	2.68 ***	0.009	1.63 *
碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen	0.030	4.12 ***	0.018	3.21 ***
全磷 Total phosphorus	0.034	4.65 ***	0.015	2.73 ***
有效磷 Available phosphorus	0.013	1.73 *	0.010	1.75 *
全钾 Total potassium	0.051	7.16 ***	0.007	1.17
有效钾 Available potassium	0.048	6.64 ***	0.006	1.01
所有因子 All variables	0.317	4.32 ***	0.317	4.32 ***

总效应和净效应的显著性分别由 CCA 和偏 CCA 排序时 9999 次 Monte Carlo 置换检验决定; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2.3 环境因子对物种丰富度的影响

以各环境因子为自变量,物种丰富度为因变量进行 GLM 拟合, χ^2 测验表明,13 个环境因子中的 10 个显著地解释了物种丰富度,偏差解释量最多的是海拔,其次是土壤碱解氮含量,pH 值、有机质含量、坡向、坡度、全氮含量、全钾含量、全磷含量和土壤厚度的解释量依次减小,有效钾含量、岩石盖度和有效磷含量未能显著地解释物种丰富度(表 3)。

GLM 侦测到物种丰富度沿不同环境梯度存在 4 种分布格局(图 2)。(1)物种丰富度沿海拔和土壤厚度梯度单调递增;(2)物种丰富度沿坡度和土壤全氮含量梯度单调递减;(3)物种丰富度沿坡向、土壤

pH 值、碱解氮含量和全磷含量梯度呈单峰分布,即在中等或近中等梯度水平上有最大值;(4)物种丰富度与土壤有机质含量和全钾含量呈倒单峰关系,即在这些环境梯度的中等或近中等水平上有最小值(图 2)。

3 讨论

3.1 物种组成与环境因子关系

本研究确定了参与分析的影响物种组成的主要环境梯度,尽管这些梯度有清晰的生态诠释,但排序轴解释的物种组成变异并不高(4 个轴共解释了 25.4%)。为了验证本研究中是否遗漏了一些重要

表 3 物种丰富度与环境因子关系的 GLM 回归分析结果

环境因子 Environmental variables	剩余偏差 Residual deviance	偏差解释量/% Explained deviance	测验 Test	Pr(Chi)
海拔 Altitude	98.13	49.16	p1 vs. p2	<0.01
坡向 Aspect	164.04	15.02	p1 vs. p2	<0.001
坡度 Slope	173.23	10.26	Null vs. p1	<0.001
岩石盖度 Stone cover	190.90	1.10	Null vs. p2	NS
土壤厚度 Soil depth	187.81	2.71	Null vs. p1	<0.05
pH	156.22	19.07	p1 vs. p2	<0.01
有机质 Organic matter	162.04	16.05	p1 vs. p2	<0.001
全氮 Total nitrogen	174.13	9.79	Null vs. p1	<0.001
碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen	147.21	23.74	p1 vs. p2	<0.01
全磷 Total phosphorus	185.06	4.13	p1 vs. p2	<0.01
有效磷 Available phosphorus	191.08	1.01	Null vs. p2	NS
全钾 Total potassium	183.67	4.85	p1 vs. p2	<0.01
有效钾 Available potassium	188.51	2.34	Null vs. p2	NS

Null, p1 和 p2 分别涉及到零模型, GLM 一阶和二阶多项式; NS, 不显著 ($P > 0.05$)

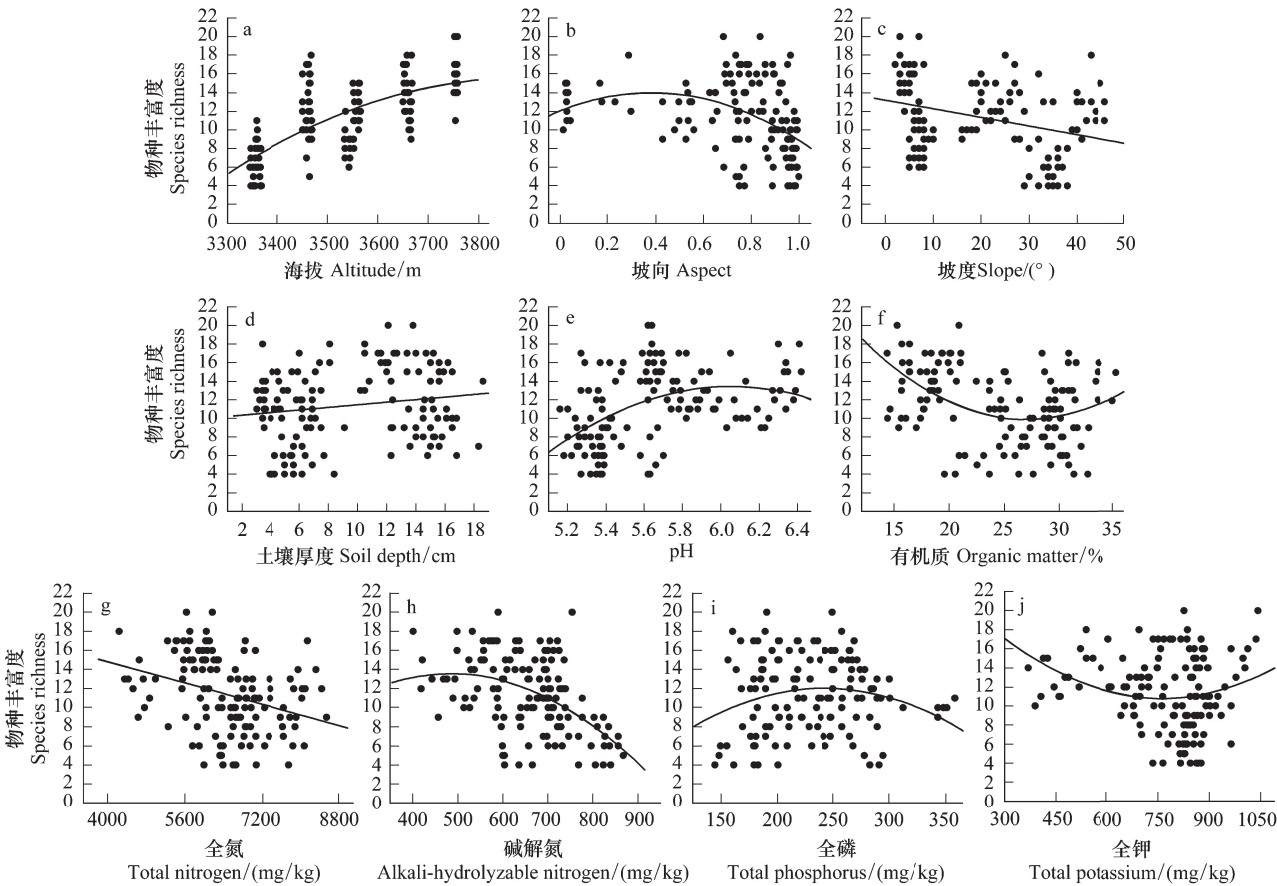


图 2 物种丰富度与环境因子的关系

Fig.2 Relationships between species richness and environmental variables
图中仅包括显著解释物种丰富度的环境因子; 回归分析详见表 3

的环境因子,采用间接梯度分析 DCA 排序进一步探索了物种组成数据。结果显示,DCA4 个轴对物种组

成变异的解释量(32.7%)明显高于 CCA 排序轴,这说明本研究中确实遗漏了一些对物种组成变异有潜

在重要影响的环境因子^[26],如降水、温度、光照、土壤物理性质等。当然,本研究中物种组成数据矩阵中较多的零值也可能是导致物种组成变异解释量偏低的原因。另外,排序轴的多项式失真也可导致环境因子的解释能力被低估,这已在 Øland^[31]的研究中得到了证实。虽然本研究中环境因子对物种组成变异的解释量不高,但这并未影响其解释的高的显著性,说明这些环境因子对该区的物种组成确实存在重要影响。

一般认为,海拔对物种组成的作用是间接的,它主要通过影响温度、降雨、湿度等环境条件来实现,但由于其相对于其它环境因子更易于获得,因此常用来解释物种组成变异^[32]。本研究发现,海拔是影响物种组成的最重要的环境因子,沿海拔梯度物种出现明显变异(图 1),基于偏 CCA 排序的 Monte Carlo 置换检验清晰地证明了影响的显著性(表 2),相似结论也为众多学者在对其它地区的研究中所报道^[9,33]。这些一致的结论充分说明了海拔这一环境因子在解释物种组成变异中的重要作用。一些研究发现,坡向和坡度通过影响生境的温度和湿度进而影响物种组成^[22,33],有研究甚至把二者结合为一个指标去分析其对物种组成的影响^[34]。本研究没有涉及温度、湿度等环境因子,无法判断坡向和坡度是否通过影响这些因子从而影响物种组成,但本研究发现,坡向和坡度均强烈地影响了物种组成,尤其是后者,其影响强度仅次于海拔(图 1,表 2),这些结果与 Sherman 等^[33]和 Körner^[35]对其它地区的研究结果相一致。

大量研究证明,土壤理化性质的空间异质性强烈影响了高山植被的物种组成^[5,10,36],这种结论在本研究中得到了充分体现。本研究发现,土壤碱解氮含量、全磷含量、岩石盖度、pH 值、土壤厚度、有机质含量、有效磷含量和全氮含量均显著地解释了物种组成变异,但解释能力依次减小(表 2)。本研究中,土壤钾含量对物种组成的净效应不显著(表 2),这种结果与许多学者对其它一些地区研究结果相一致^[9,11,36-37]。尽管土壤全钾和有效钾含量对物种组成的净效应并不显著,但其总效应却达显著水平(表 2)。出现这种情况的可能原因是环境因子之间存在复杂的相互作用,一些因子的作用常常通过另一些来实现。

3.2 物种丰富度与环境因子关系

在高山植被物种丰富度的海拔格局研究中,报道最多的有两种,一种是物种丰富度在中等海拔有最大值的单峰格局^[38-39],另一种是物种丰富度沿海拔梯度减小^[4,40-41]。然而本研究发现,物种丰富度沿海拔梯度呈单调递增格局(图 2),出现这种格局的原因是研究区的较低海拔多为灌丛,其较高的盖度(69.8±8.4)%使得下层少有植物生长(一些样方中仅有 4 种物种出现),而较高海拔多是高山灌草丛和草甸,相对于灌丛群落有更高的物种丰富度。坡向和坡度常被用来解释物种的丰富度格局,但不同研究者得出的结论不尽相同, Lorenzo 等^[9]和张昌顺等^[42]发现物种丰富度强烈关联到坡度,而 Tambe 和 Rawat^[43]的研究得出了相反结论,他们同时还发现物种丰富度与坡向没有显著关系。本研究中,物种丰富度沿坡向梯度(由冷湿向暖干)呈单峰格局(图 2),而沿坡度梯度递减(图 2)。坡向、坡度对物种丰富度的不同影响可能是由于它们密切关联到其它环境因子(湿度、光照、土壤养分含量等)造成的^[22,44]。

物种丰富度分布格局经常涉及到土壤理化性质。本研究发现,物种丰富度沿土壤厚度梯度递增(图 2)。这种格局比较容易理解,该区域属于冰川和冰缘地貌,土层十分浅薄,较厚的土壤能为更多物种提供生长的环境条件。物种丰富度对土壤养分梯度的经典响应是单峰曲线^[45-46],即低土壤养分水平时有低的物种丰富度,中等养分水平时物种丰富度增加到峰值,然后随养分的增加又逐渐下降。本研究中,物种丰富度沿土壤碱解氮和全磷含量梯度即存在这种近似分布格局(图 2)。对于这种格局, Grime^[45]的解释是,很少有物种能够忍受极端的养分缺乏,但随着养分的增加,更多物种能够存活,而在更高的养分水平,少数高竞争力的物种占据主导地位,抑制了其它物种,从而导致了物种丰富度的降低。这种解释也适用于本研究中物种丰富度对土壤 pH 值和全氮含量梯度的响应,前者呈现单峰格局,而后者呈单调递减趋势(图 2)。但可能由于土壤全磷含量梯度较短,物种丰富度对其的响应只相应于 Grime^[45]理论的后半部分。然而,对于本研究中物种丰富度沿土壤有机质和全钾含量梯度的倒单峰分布格局(图 2),则与上述理论完全相反,以往的研究中罕有相似报道。这种格局的出现可能与环境因子之

间的拮抗和协同作用有关。本研究中,有机质含量与海拔和 pH 值、全钾含量与 pH 值和坡度显著的负相关(Pearson 相关系数分别为: $r=-0.606, P<0.001$; $r=-0.255, P<0.01$; $r=-0.594, P<0.001$; $r=-0.233, P<0.01$)就是它们之间较强拮抗作用的证明,而有机质含量与全氮含量和碱解氮含量、全钾含量与坡向和土壤厚度显著的正相关(Pearson 相关系数分别为: $r=0.575, P<0.001$; $r=0.290, P<0.01$; $r=0.527, P<0.001$; $r=0.487, P<0.001$)则是其较强协同作用的体现。当然,一些本研究中未涉及到的环境因子也可能与有机质含量和全钾含量存在拮抗或协同作用,从而最终导致了物种丰富度沿这两个环境梯度的倒单峰分布格局。

用于解释物种组成和丰富度的环境因子之间经常存在复杂的相互作用,这使得不同环境因子对物种组成和丰富度的解释存在重叠效应^[47]。本研究中一些环境因子的总效应能够显著地解释物种组成但其净效应的解释并不显著(表 2)就是很好的证明。当然,从本研究的结果中也能看出植被与环境因子关系的极端复杂性。有关物种组成环境解释方差分离的研究已有大量报道^[26,48]。

本研究所应用的评估各个环境因子相对重要性方法是较粗略的,因为正如 Øland^[31] 指出的那样,排序轴的多项式失真可能导致所有特征值之和的增加,从而使环境因子的解释能力被低估。因此,本研究中环境因子对物种组成的方差解释量是相对值,用以比较各个环境因子的相对重要性,而并非对物种组成方差解释量的真实的、绝对的值。精确、定量地确定植被与每一环境因子关系依然是生态学中的一个重大挑战。

References:

- [1] Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas Mit den Alpen in Ökologischer, Dynamischer Und Historischer Sicht: 170 Tabellen. 5th ed. Ulmer: Stuttgart, Germany, 1996.
- [2] Ricketts T H, Birnie R W, Bryant E S, Kimball K D. Landsat TM mapping of alpine vegetation to monitor global climate change//Proceedings, ASPRS/ACSM/Resource Technology 92 Technical Papers. Washington DC, 1993: 86-97.
- [3] Salick J, Fang Z D, Byg A. Eastern Himalayan alpine plant ecology, Tibetan ethnobotany, and climate change. Global Environmental Change, 2009, 19(2): 147-155.
- [4] Kazakis G, Ghosn D, Vogiatzakis I N, Papanastasis V P. Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of the Lefka Ori, Crete. Biodiversity and Conservation, 2007, 16(6): 1603-1615.
- [5] Vonlanthen C M, Bühler A, Veit H, Kammer P, Eugster W. Alpine plant communities: A statistical assessment of their relation to microclimatological, pedological, geomorphological, and other factors. Physical Geography, 2006, 27(2): 137-154.
- [6] Vonlanthen C M, Kammer P M, Eugster W, Bühler A, Veit H. Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH. Plant Ecology, 2006, 184(1): 13-25.
- [7] Engler R, Randin C F, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann N E, Araújo M B, Pearman P B, Le Lay G, Piedallu C, Albert C, Choler P, Coldea G, de Lamo X, Dirnböck T, Gégout J C, Gómez-García D, Grytnes J A, Heegaard E, Høistad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Puşcaş M, Sebastià M T, Stanisci A, Theurillat J P, Trivedi M R, Vittoz P, Guisan A. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. Global Change Biology, 2011, 17(7): 2330-2341.
- [8] Dirnböck T, Essl F, Rabitsch W. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. Global Change Biology, 2011, 17(2): 990-996.
- [9] Lorenzo M, Michele S, Sebastian K, Johannes I, Angelo P. Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2007, 119(3/4): 281-288.
- [10] Arnesen G, Beck P S A, Engelskjøn T. Soil acidity, content of carbonates, and available phosphorus are the soil factors best correlated with alpine vegetation: evidence from Troms, north Norway. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2007, 39(2): 189-199.
- [11] Anic V, Hinojosa L F, Díaz-Forester J, Bustamante E, de la Fuente L M, Casale J F, de la Harpe J P, Montenegro G, Ginocchio R. Influence of soil chemical variables and altitude on the distribution of high-alpine plants: the case of the Andes of Central Chile. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2010, 42(2): 152-163.
- [12] Pausas J G, Austin M P. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. Journal of Vegetation Science, 2001, 12(2): 153-166.
- [13] Bowman W D, Theodose T A, Schardt J C, Conant R T. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. Ecology, 1993, 74(7): 2085-2097.
- [14] Wang J R, Zhang S X, Chen H B, Yan S G. Study on communities of alpine scrub on Taibai Mountain. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1990, 14(2): 172-178.
- [15] Ying J S, Li Y F, Guo Q F, Cui H. Observations on the flora and vegetation of Taibai Shan, Qinling Mountain Range, southern Shaanxi, China. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1990, 28(4):

- 261-293.
- [16] Zhang S H. Spatial-Temporal Changes of Vegetation and Responses to Temperature in Taibai Mountain [D]. Xi'an: Northwest University, 2011.
- [17] Ren X M. Quantitative Analysis and Environmental Explanation of Vegetation, Species Composition and Richness in Taibai Mountain, China [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2012.
- [18] Tang Z Y, Fang J Y. Temperature variation along the northern and southern slopes of Mt. Taibai, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 139(3/4): 200-207.
- [19] Xia Z K. The ancient glacial relief and the faulting tectonics in the Taibaishan, Qinling Mts. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 1990, 12(2): 155-160.
- [20] Lei M, Chen T B, Feng L X, Chang Q R, Yan X. Soil formation factors and comparison among different altitudinal zonations of the soils on northern slope of the Taibai Mountains. *Geographical Research*, 2001, 20(5): 583-592.
- [21] Fu Z J, Guo J L. The characters of community on the vegetation of the Taibai Mountain in the Qinling. *Journal of Baoji Teacher College: Natural Science*, 1992, (1): 70-75.
- [22] Roberts D W, Cooper S V. Concepts and techniques of vegetation mapping // Ferguson D, Morgan P, Johnson F D, eds. *Land Classifications Based on Vegetation: Applications for Resource Management*. Washington DC: US Department of Agriculture, 1989, 257: 90-96.
- [23] Lepš J, Šmilauer P. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- [24] Ter Braak C J F, Šmilauer P. *CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: Software for canonical community ordination (version 4)*. Ithaca, New York: Microcomputer Power, 1998.
- [25] Yue M, Zhou H X. Diversity of higher plants in deciduous broadleaved forests on the northern slope of Taibai Mountain. *Acta Botanica Yunnanica*, 1997, 19(2): 171-176.
- [26] Lososová Z, Chytrý M, Cimalová S, Kropáč Z, Otypková Z, Pyšek P, Tichý L. Weed vegetation of arable land in central Europe: gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 415-422.
- [27] McCune B, Grace J B. *Analysis of Ecological Communities*. Oregon, Glenden Beach, USA: MjM Software Design, 2002.
- [28] Ma K P, Huang J H, Yu S L, Chen L Z. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China II. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 268-277.
- [29] McCullagh P, Nelder J A. *Generalized Linear Models*. 2nd ed. London: Chapman and Hall, 1989.
- [30] Grytnes J A. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography*, 2003, 26(3): 291-300.
- [31] Økland R H. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(1): 131-136.
- [32] Lomolino M V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(1): 3-13.
- [33] Sherman R, Mullen R, Li H M, Fang Z D, Wang Y. Spatial patterns of plant diversity and communities in Alpine ecosystems of the Hengduan Mountains, northwest Yunnan, China. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 1(2): 117-136.
- [34] Baniya C B, Solhøy T, Vetaas O R. Temporal changes in species diversity and composition in abandoned fields in a *trans*-Himalayan landscape, Nepal. *Plant Ecology*, 2009, 201(2): 383-399.
- [35] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag, 2003.
- [36] Wu Y, Onipchenko V G. The impact of snow-cover on alpine vegetation type of different aspects in the west of Sichuan Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5120-5129.
- [37] Pickering C M, Green K. Vascular plant distribution in relation to topography, soils and micro-climate at five GLORIA sites in the Snowy Mountains, Australia. *Australian Journal of Botany*, 2009, 57(3): 189-199.
- [38] Bruun H H, Moen J, Virtanen R, Grytnes J A, Oksanen L, Angerbjörn A. Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(1): 37-46.
- [39] Namgail T, Rawat G S, Mishra C, van Wieren S E, Prins H H T. Biomass and diversity of dry alpine plant communities along altitudinal gradients in the Himalayas. *Journal of Plant Research*, 2012, 125(1): 93-101.
- [40] Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson D B A. Alpine biodiversity in space and time: a synthesis // Nagy L, Grabherr G, Körner C, Thompson D B A, eds. *Alpine Biodiversity in Europe*. Berlin: Springer-Verlag, 2003, 167: 453-464.
- [41] Yang Y H, Rao S, Hu H F, Chen A D, Ji C J, Zhu B, Zou W Y, Li X R, Shen H H, Wang Z H, Tang Y H, Fang J Y. Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Biodiversity Science*, 2004, 12(1): 200-205.
- [42] Zhang C S, Xie G D, Bao W K, Chen L, Pei X, Fan N. Effects of topographic factors on the plant species richness and distribution pattern of alpine meadow in source region of Lancang River, Southwest China. *Chinese Journal of Ecology* 2012, 31(11): 2767-2774.
- [43] Tambe S, Rawat G S. The alpine vegetation of the Khangchendzonga Landscape, Sikkim Himalaya: Community characteristics, eiversity, and aspects of ecology. *Mountain*

Research and Development, 2010, 30(3): 266-274.

- [44] Bennie J, Hill M O, Baxter R, Huntley B. Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology*, 2006, 94(2): 355-368.
- [45] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Chichester: Wiley John & Sons, 1979.
- [46] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [47] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, 73(3): 1045-1055.
- [48] Jones M M, Szyska B, Kessler M. Microhabitat partitioning promotes plant diversity in a tropical montane forest. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(4): 558-569.

参考文献:

- [14] 王建让, 张硕新, 陈海滨, 阎顺国. 秦岭太白山高山灌丛群落研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1990, 14(2): 172-178.
- [15] 应俊生, 李云峰, 郭勤峰, 崔禾. 秦岭太白山地区的植物区系和植被. *植物分类学报*, 1990, 28(4): 261-293.
- [16] 张善红. 太白山植被时空变化及其对区域气温的响应 [D]. 西安: 西北大学, 2011.
- [17] 任学敏. 太白山主要植物群落数量分类及其物种组成和丰富度的环境解释 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [19] 夏正楷. 太白山古冰川地貌与地质构造. *冰川冻土*, 1990, 12(2): 155-160.
- [20] 雷梅, 陈同斌, 冯立孝, 常庆瑞, 阎湘. 太白山北坡成土因素及不同土壤垂直带谱的比较. *地理研究*, 2001, 20(5): 583-592.
- [21] 傅志军, 郭俊理. 秦岭太白山植被的群落特征. *宝鸡师范学院学报: 自然科学版*, 1992, (1): 70-75.
- [25] 岳明, 周虹霞. 太白山北坡落叶阔叶林物种多样性特征. *云南植物研究*, 1997, 19(2): 171-176.
- [28] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数. *生态学报*, 1995, 15(3): 268-277.
- [36] 吴彦, Onipchenko V G. 雪被对川西高山植被坡向性分异的影响. *生态学报*, 2007, 27(12): 5120-5129.
- [41] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. *生物多样性*, 2004, 12(1): 200-205.
- [42] 张昌顺, 谢高地, 包维楷, 陈龙, 裴厦, 范娜. 地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(11): 2767-2774.