

DOI: 10.5846/stxb201712282338

钟娇娇, 陈杰, 陈倩, 姬柳婷, 康冰. 秦岭山地天然次生林群落 MRT 数量分类、CCA 排序及多样性垂直格局. 生态学报, 2019, 39(1): - .

Zhong Jiaojiao, Chen Jie, Chen Qian, Ji L T, Kang B. Quantitative classification of MRT, CCA ordination, and species diversity along elevation gradients of a natural secondary forest in the Qinling mountains. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): - .

秦岭山地天然次生林群落 MRT 数量分类、CCA 排序及多样性垂直格局

钟娇娇, 陈 杰, 陈 倩, 姬柳婷, 康 冰*

西北农林科技大学生命科学院, 杨凌 712100

摘要: 采用多元回归树 (MRT) 对秦岭山地天然次生林群落进行数量分类, 采用典范对应分析 (CCA) 进行排序, 分析了秦岭山地天然次生林群落物种多样性沿海拔梯度的变化规律。结果表明: (1) 275 个样方共有种子植物 195 种, 隶属 61 科 128 属。乔、灌、草 3 个层次物种多样性变化沿海拔梯度的变化趋势基本一致, 呈单峰模型; (2) 经交叉验证认为秦岭山地天然次生林群落可分为 2 类, I 冬瓜杨 (*Populus purdomii*) + 陇东海棠 (*Malus kansuensis*) + 蛇莓 (*Duchesnea indica*) 群落, II 锐齿槲栎 (*Quercus aliena* var. *acuteserrata*) + 黄栌 (*Cotinus coggygria*) + 茜草 (*Rubia cordifolia*) 群落; (3) CCA 排序结果揭示了群落生境的分布范围, 反映出生态轴的排序意义, 较好地反映秦岭山地天然次生林群落与环境因子的关系, 其结果表明, 海拔、坡向、凋落层厚度和干扰情况 4 个变量对该地区次生林群落的分布有较大的影响。

关键词: 物种多样性; 多元回归树; 典范对应分析; 秦岭山地; 天然次生林

Quantitative classification of MRT, CCA ordination, and species diversity along elevation gradients of a natural secondary forest in the Qinling mountains

ZHONG Jiaojiao, CHEN Jie, CHEN Qian, JI Liuting, KANG Bing*

College of Life Science, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The quantitative analysis of species diversity, forest community classification, and ordination are the basis for secondary forest vegetation protection and restoration, and therefore, has fundamental theoretical significance. Forest community classification, ordination, and species diversity along elevation gradients can reveal the relationships between species distribution and environmental factors, and can provide an important basis for understanding the function of mountain ecosystems. Zhouzhi Nature Reserve is located in the middle of the North slope of the Qinling mountains. It is rich in species diversity, and the vegetation is representative and typical of the area. In this study, we collected data from five sites along the elevation gradient, and aimed to determine the relationships of different forest communities and the environment, and the variation of species diversity along the elevation gradient. The diversity was analyzed using the richness, Shannon-Wiener, and Pielou indexes to represent the diversity of forest vegetation communities at all levels; the forest community was classified using multiple regression trees (MRT), and ordination using canonical correspondence analysis (CCA). Results were as follows: (1) There were 195 plant species belonging to 61 families and 128 genera in 25 plots; Gramineae and Compositae were the dominant families. The species diversity variation along the elevation gradient was similar, showing a significant unimodal distribution pattern, and as the elevation increased, it reached a maximum value of 1600—1800 m, then decreased. The forest community structure and vertical pattern of species diversity varied with

基金项目: 2017 年中医药公共卫生服务补助专项“全国中药资源普查项目” (财社[2017]66 号)

收稿日期: 2017-12-28; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kangbing@nwsuaf.edu.cn

the elevation gradient, revealing a significant biodiversity environment gradient variation relationship; (2) Through the MRT analysis, we found the forest community was divided into two categories by cross validation: 1. *Populus purdomii* + *Malus kansuensis* + *Duchesnea indica*, 2. *Quercus aliena* var. *acuteserrata* + *Cotinus coggygia* + *Rubia cordifolia*; (3) The results of CCA clearly reflected the distribution range of various community types and better reflected relationships between species distribution and environmental factors. In addition, elevation, aspect, litter layer thickness, and disturbance were important factors that affected the distribution patterns of secondary forests in the region. The first axis of CCA was mainly related to elevation and litter layer thickness, and the second axis was mainly related to aspect. Classification focused on revealing the intermittent communities, but ordination focused on revealing community continuity. Therefore, their combination effectively described the community. The results of vertical variation patterns of species diversity along elevation gradients were helpful to reveal the characteristics of spatial distribution patterns and ecological adaptability of different species. However, the results of the MRT and CCA showed that the environmental factors investigated in this study contributed little to the quantitative classification and sequencing of communities. Therefore, in future studies, more environmental factors should be measured and more data should be extracted to provide a more comprehensive explanation of the relationship between community distribution and environmental factors.

Key Words: species diversity; multiple regression trees (MRT); canonical correspondence analysis (CCA); Qinling Mountains; natural secondary forest

物种多样性是表征群落学的重要指标,在反映植物群落生境差异、群落结构组成和稳定性等方面具有重要的意义。因此,进行植物物种多样性研究可以更好地评价群落组成、结构及其发展变化,同时测度群落及其环境的保护状态,对控制和减少濒危物种的丧失具有重要意义,是群落生态学乃至整个生态学研究的核心之一^[1-2]。生物多样性沿环境梯度的变化格局一直是生物多样性研究的一个重要议题,海拔梯度的变化综合了温度、湿度和光照等多种环境因子,在一定程度上能够显著地影响植物种群的空间分布格局^[3]。坡位、坡度和坡向也是影响植物生长的重要地形因子^[4-5]。大量研究表明,植物物种多样性随着海拔梯度的变化呈现出比较复杂的规律^[6-11],结论不尽相同。

植被格局的数量分析是植被生态学的主要方法和核心内容之一,包括分类、排序、格局分析、植被与环境因子关系分析等主要方面^[12-14],成为近几十年来植被生态研究中较为活跃的领域之一。植被分类可采用人为分类方法,也可采用自然分类方法。自然分类的重要原则是尽量减少分类过程中的人为性,数量分类方法比较客观,是自然分类的重要手段^[15],可以深刻地揭示植物种、群落与生境之间的关系,是研究群落分类与排序的重要途径。数量分析方法的目的是揭示植被空间分布格局,并提出相应的生态学解释。目前,常用的植被群落数量分类方法有聚类分析(cluster analysis)、双向指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSpan)和多元回归树(multiple regression trees, MRT)^[16]。其中多元回归树是一种较新的群落数量分类方法,比其他的分析方法更加客观^[15]。排序是分析群落之间的连续分布关系,将样方或植物种排列在一定的空间,使得排序轴反映一定的生态梯度,从而解释植物物种、植物群落的分布与环境因子之间的生态联系^[16]。目前生态学上常用的排序分析方法有除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)、典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)和除趋势典范对应分析(detrended canonical correspondence analysis, DCCA)等。CCA在研究过程中将植物物种数据结合多个环境因子数据,包含大量信息,每一步的计算结果都与环境因子进行回归,揭示环境因子对物种组成和群落分布格局的影响,从而对群落和环境因子间的关系的做出更加直观和容易的生态解释^[17]。实际上,分类和排序都是以不同的方式、从不同的角度来研究植被和物种与环境的关系,每一类方法主要反映问题的某一方面。因此,只有不同类型的方法结合起来才能对植被格局及其成因获得较为完整的认识。

秦岭作为长江和黄河两大水系的分水岭,为我国南北方的地理分界线,也是我国暖温带和亚热带气候的

分界线^[18],属于我国气候变化敏感区域,地貌复杂,物种多样性丰富,其山地气候变化与植被覆盖变化等研究较为丰富。由于受到人类活动的影响,秦岭植被景观类型发生着结构性的改变^[19]。因此,本文以秦岭北坡中段的周至国家级自然保护区天然次生林群落为研究对象,探讨其群落数量分类、排序以及物种多样性沿海拔梯度的垂直格局,以期为该地区的生物多样性保护和天然次生林的可持续发展提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

调查区域处于周至国家级自然保护区,该保护区位于秦岭北坡中段的周至县境内,地理位置在 107°39′—108°19′E,33°41′—33°57′N,海拔 1000—2900 m。该区属暖温带大陆性季风气候区,气候特征是夏短热,冬长冷,秋多雨。年平均气温 6.4—8.4℃,极端最高温 29.7℃,极端最低温-10℃,无霜期 150 d 左右,年均降水量约 1000 mm。土壤自下而上依次为山地棕壤、山地暗棕壤、山地草甸土。区内植被垂直分布明显,自下而上依次分布有暖温带落叶阔叶林、温性针阔混交林、温性针叶林、寒温性针叶林、亚高山灌丛和草甸,森林覆盖率高 达 98.3%^[20]。多样的地貌类型和气候孕育了保护区内丰富的植物种类和多样的植被类型,该区域植被在秦岭区域有一定的典型性和代表性。

1.2 样方设置与调查

2016 年 7 月在周至国家级自然保护区内通过全面踏查,选择相对成熟的天然次生林作为调查样地。从海拔 1000 m 到 2000 m 沿海拔梯度取样,海拔每升高 200 m 设一条样带,共计 5 条样带,编号分别为 E1、E2、E3、E4、E5,样带基本信息如表 1 所示。在每条样带上沿山脊两侧选择具有代表性的群落分别设置 5 个面积为 20 m×25 m 的样地^[21],同一坡面样方按照坡位分别分布在上、中、下坡位,共获得 25 个样地,同一样地内保证坡形、坡向、土壤母质等因子一致。在每个样地的中心及四角分别设立 2 m×2 m 的灌木样方和 1 m×1 m 的草本样方,共设置乔、灌、草样方 275 个。分别记录每个样地内高度高于 150 cm、胸径大于 5 cm 的乔木层的树种名、胸径、树高、冠幅及生长状况等;记录灌木层和草本层的物种名称、高度、冠径、盖度和株数等^[22]。用手持 GPS 和地质罗盘测量各个样地的经纬度、海拔、坡度、坡向,用土钎和钢卷尺测定土壤厚度和枯枝落叶层厚度,同时记录样地的生境条件。

表 1 样带基本信息
Table 1 Information of sample sites

样带编号 No. of site	海拔/m Altitude	坡向 Aspect	坡度/(°) Slope	凋落层厚度/cm Litter layer thickness	土壤厚度/cm Soil thickness
E1	1000—1200	西北坡、西坡	30—38	1.2—2.4	34.9—46.8
E2	1200—1400	东北坡、北坡	0—34	1.3—3.7	22.1—39.1
E3	1400—1600	西北坡、西坡、东坡、西南坡	0—35	1.6—3.8	17.0—35.0
E4	1600—1800	北坡	0—33	2.4—4.5	18.9—60.0
E5	1800—2000	北坡、西北坡、东坡	3—35	2.3—8.0	15.0—80.0

1.3 数据处理

1.3.1 物种多样性数据

分别计算每个样地中各物种的重要值,以及群落各层次的物种丰富度(S)、Shannon-Wiener 多样性指数(H')和 Pielou 均匀度指数(J)。

重要值计算公式^[12]如下:

乔木重要值=(相对多度+相对优势度+相对高度)/3

灌木层及草本层物种重要值=(相对盖度+相对高度)/2

物种多样性的相关指标计算公式^[11]如下:

S = 样方内物种总数;

$$H' = - \sum P_i \ln P_i;$$

$$J = H' / \ln S;$$

式中, P_i 为物种 i 的相对重要值。

1.3.2 环境数据

环境数据中海拔高度、坡度、凋落层厚度、土壤厚度以实际观测记录值表示,坡向、干扰程度采用数字等级表示。坡向以数字等级表示,以北为 0° ,将坡向按照 45° 的夹角,顺时针方向旋转分为 8 个坡向等级,以数字表示各等级:1 表示北坡 (0° — 22.5° , 337.5° — 360°), 2 表示东北坡 (22.5° — 67.5°), 3 表示西北坡 (292.5° — 337.5°), 4 表示东坡 (67.5° — 112.5°), 5 表示西坡 (247.5° — 292.5°), 6 表示东南坡 (112.5° — 157.5°), 7 表示西南坡 (202.5° — 247.5°), 8 表示南坡 (157.5° — 202.5°), 数字越大,表示坡向越向阳,得到的光照越多^[23]。干扰包括人类活动和动物活动,干扰情况分为 4 个等级:无干扰为 1 级,轻微干扰为 2 级,中度干扰为 3 级,强度干扰为 4 级^[24]。共计 6 种环境因子。

1.4 数据分析

天然次生林群落的物种多样性指数均采用 Excel 2007 进行统计计算;采用 SPSS 21.0 软件,对次生林群落各指标进行单因素方差分析 (one-way ANOVA)。

多元回归树 (MRT) 是一种较新的研究物种分布与环境因子之间关系的数量分类方法。它将环境因子梯度作为分类节点,利用递归划分法,将样地划分为尽可能同质的类别,减少样地中群落的非相似性,基于预测误差的测度 (CVRE) 值最小代表预测能力最佳的原则对回归树进行裁剪,获得预测能力最好的回归树。同时采用交叉验证来确定分类结果,能很好地反映异质环境下群落的结构特征^[25]。本研究选用 25 个天然次生林群落样地中 6 个生境因子为自变量,195 种植物在样地内的重要值为因变量进行群落分类。使用 R 语言中的 mvpart 和 MVPART-wrap 程序包运行 MRT 并结合 IndVal 函数来寻找每个群落的指示植物种。

典范对应分析 (CCA) 是一种非线性多元直接梯度分析方法,它把分析与多元回归结合起来。将 25×195 的物种重要值矩阵与 25×6 的环境因子矩阵结合,用 CCA 排序分析群落分布格局与环境因子的关系;使用前向选择法和蒙特卡罗显著性检验,研究影响群落生境分布格局的主要环境因子,同时根据环境变量的方差膨胀因子 (VIF) 检验变量的多重共线性程度。CCA 排序使用生物统计学软件 R 软件中的 Vegan 软件包进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 天然次生林群落物种组成及多样性

根据 275 个样方的调查结果统计,调查区域共有种子植物 195 种,隶属 61 科 128 属。蔷薇科 (Rosaceae)、菊科 (Compositae) 是该地区最具优势的两个科。其中蔷薇科 21 种,占总种数的 10.71%;菊科 12 种,占总种数的 6.12%。单种属有 91 个,占总属数的 75.83%。研究表明,调查区域天然次生林群落的物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数沿海拔梯度的变化趋势基本一致,除灌木层的 Shannon-Wiener 物种多样性指数和 Pielou 均匀度指数外其余均为先上升后下降的趋势,呈单峰模型,在 1600—1800 m 海拔范围内达到最大值,而灌木层的 Shannon-Wiener 物种多样性指数随着海拔的升高而升高,在 1800—2000 m 范围内达到峰值;Pielou 均匀度指数沿海拔梯度变化趋势较平缓。图 1 表明,物种丰富度表现为乔木层 > 草本层 > 灌木层,乔、灌、草 3 个层次的物种丰富度在 5 个海拔梯度间差异显著。由图 2 可以看出,多样性指数表现为乔木层最大,灌木层和草本层没有明显差别。其中乔木层中各样带间没有明显差异;灌木层样带 E1 分别与 E4、E5 差异显著;草本层中,样带 E2 分别与其他 4 个样带差异显著,样带 E1 和 E4 差异显著。由图 3 可以看出,均匀度指数表现为灌木层 > 草本层 > 乔木层,并且群落 3 个层次物种均匀度指数沿海拔梯度的变化波动较小,趋势平稳且无显著差异。

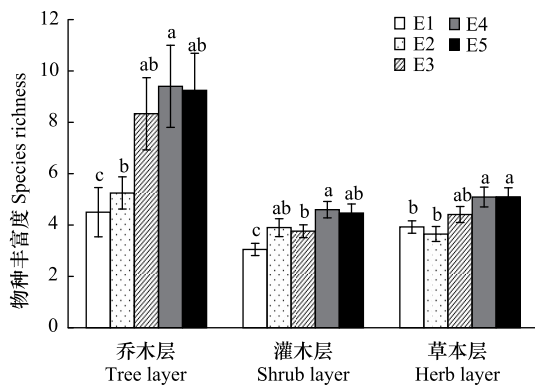


图1 秦岭山地天然次生林群落的物种丰富度随海拔梯度的变化

Fig.1 Variation of species richness along an elevation gradients of natural secondary forest community in Qinling Mountains

E1:海拔 1000—1200 m, E2:海拔 1200—1400 m, E3:海拔 1400—1600 m, E4:海拔 1600—1800 m, E5:海拔 1800—2000 m;群落同一层次比较,相同字母表示不同海拔梯度间在 0.05 水平上不具有显著差异性;不同字母表示不同海拔梯度间在 0.05 水平上具有显著差异性

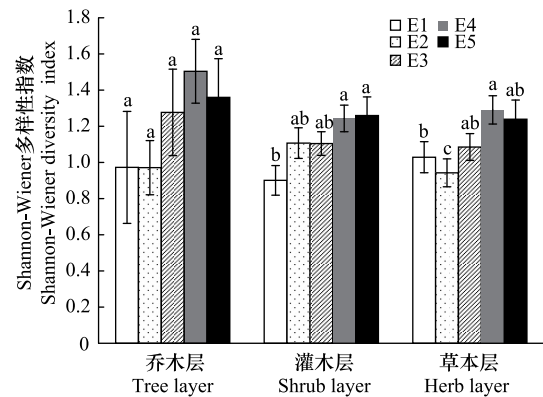


图2 秦岭山地天然次生林群落的多样性指数随海拔梯度的变化

Fig.2 Variation of diversity index along an elevation gradients of natural secondary forest community in Qinling Mountains

2.2 多元回归树群落数量分类

基于 CVRE 值最小代表预测能力最佳的原则, MRT 以坡度 24 为节点(图 4), 经交叉验证并依据植物群落分类和命名原则, 将 25 个样地划分为 2 个群落。

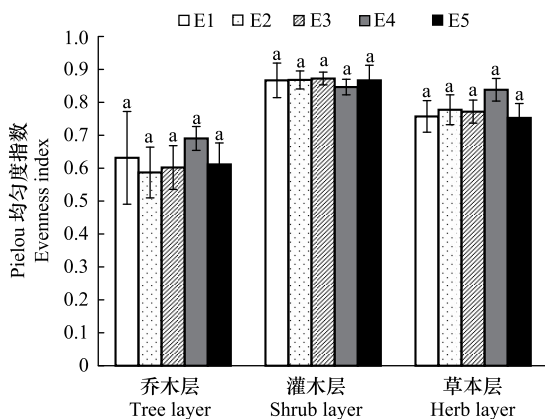


图3 秦岭山地天然次生林群落的均匀度指数随海拔梯度的变化

Fig.3 Variation of evenness index along an elevation gradients of natural secondary forest community in Qinling Mountains

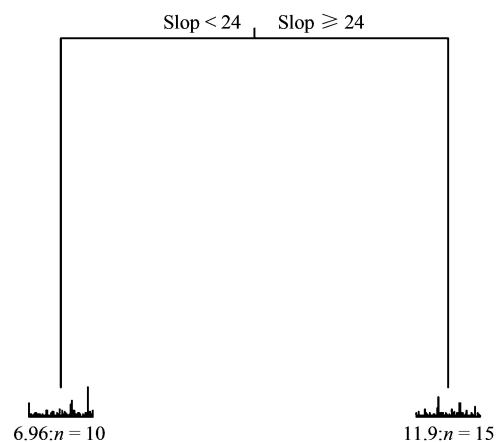


图4 秦岭山地次生林群落分类多元回归树

Fig.4 Multivariate regression tree for secondary forest association classification in Qinling Mountains

n = 每个群落包含的样地数; slope, 坡度

群落 I 冬瓜杨(*Populus purdomii*) + 陇东海棠(*Malus kansuensis*) + 蛇莓(*Duchesnea indica*)群落。该群落包括 6、7、9、12、14、15、17、20、23、24 共 10 个样地, 乔木层优势种为冬瓜杨, 伴生种为鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、毛樱桃(*Cerasus tomentosa*)等; 灌木层优势种为陇东海棠, 主要伴生种为胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、绿叶胡枝子(*Lespedeza buergeri*)等; 草本层优势种为蛇莓, 伴生种为荩草(*Arthraxon hispidus*)、华蟹甲(*Sinocalia tangutica*)、野棉花(*Anemone vitifolia*)、日本羊茅(*Festuca japonica*)等。此类型群落大部分分布在山谷、平地或背阴的缓坡, 生境地势较平坦, 水分比较充足而

热量较低,土壤为棕壤和棕壤性石渣土。

群落Ⅱ 锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)+黄栌(*Cotinus coggygia*)+茜草(*Rubia cordifolia*)群落。该群落包括 1、2、3、4、5、8、10、11、13、16、18、19、21、22、25 共计 15 个样地,乔木层优势种为锐齿槲栎,主要伴生种为山杨(*Populus davidiana*)、华山松(*Pinus armandii*)、刺榛(*Corylus ferox*)、红桦(*Betula albosinensis*)等;灌木层优势种为黄栌,伴生种为胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、华北绣线菊(*Spiraea fritschiana*)、荚蒾(*Viburnum dilatatum*)等;草本层优势种为茜草,主要伴生种为鹅观草(*Elymus kamoji*)、牛尾蒿(*Artemisia dubia*)、求米草(*Oplismenus undulatifolius*)、日本羊茅(*Festuca japonica*)等。该类型群落分布较广,占据山体地势陡峭的半阳坡或阴坡,土壤水分中等偏湿润,土壤为褐土和棕壤性石渣土。

2.3 群落分布与环境因子的关系

通过使用前向选择法和蒙特卡罗显著性检验,从 6 个环境因子中筛选出包括海拔(Altitude)、坡向(Aspect)、凋落层厚度(Litter layer thickness)和干扰情况(Disturbance)4 个环境代理变量,同时计算环境变量的方差膨胀因子(VIF),其 VIF 值均小于 10,说明无明显的共线性问题。

通过对调查区域的 25 个样地进行典范排序(CCA)得到二维排序图。结果如图 5 所示,箭头表示环境因子,箭头和排序轴的夹角代表该环境因子与排序轴的相关性大小,箭头的长短表示该环境因子与群落分布的相关程度的大小。4 个环境因子的解释量为 20.73%,前 4 个排序轴的特征值分别为 0.5494、0.4796、0.3999、0.3078,表明 CCA 分析在一定程度上能解释植物群落的分布格局与环境因子的关系。结合图 5 和表 2 可以看出,与第一排序轴正相关最高的是凋落层厚度,呈极显著相关,相关系数为 0.99491,其次是海拔,也呈极显著相关,相关系数为 0.94465;与第一排序轴负相关的是干扰情况和坡向,相关系数为 0.80342 和 0.03173,说明第一轴排序主要反映了植物群落分布格局在凋落层厚度、海拔和干扰情况梯度上的变化,即沿排序轴第一轴从左到右凋落层厚度呈逐渐增加趋势、海拔越来越高,人类或动物活动逐渐减弱。与第二排序轴呈现正相关的是坡向和凋落层厚度,相关系数分别为 0.99950 和 0.10080;与第二排序轴呈现负相关的是干扰情况和海拔,相关系数为 0.59541 和 0.32808,说明第二轴排序主要反映的是坡向、干扰情况和海拔梯度上的变化,具体情况为沿排序第二轴从下往上,坡向由阴坡转为阳坡、人类或动物活动逐渐减弱,海拔越来越低。综合前两轴,海拔、坡向、凋落层厚度和干扰情况对研究区域次生林群落的分布有显著的影响。从箭头长短来看,箭头最长的是海拔,说明海拔高低可能是影响该地区植物群落分布最重要的因素。

结合群落分类和排序结果可以看出两个群落的分布规律,群落物种组成是沿着环境因子梯度连续渐变的,两个群落有个别样方在排序轴中重叠。群落Ⅰ分布在生地地势较为平坦的背阴缓坡,位于排序图的下方中部。群落Ⅱ位于排序图的上方偏左,该群落位于凋落层较厚、受人类或动物活动干扰较小的阳坡或半阳坡。

表 2 环境因子的显著性检验

Table 2 The result of significance test of environmental factors

环境因子 Environmental factors	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between environmental factors and sorting axis		决定系数(R^2) Coefficient of determination	显著性检验($Pr(>r)$) Significance test
	轴 1 Axis1	轴 2 Axis2		
海拔 Altitude	0.94465	-0.32808	0.8912	0.001 ***
坡向 Aspect	-0.03173	0.99950	0.4931	0.002 **
凋落层厚度 Litter layer thickness	0.99491	0.10080	0.7277	0.001 ***
干扰情况 Disturbance	-0.80342	-0.59541	0.7474	0.001 ***

R^2 越小,表示该环境因子对分布影响越小;*** 表示在 0.001 水平上显著,** 表示在 0.01 水平上显著

3 讨论

在研究区域调查的 275 个样方中,种子植物包括 61 科 128 属 195 种,以蔷薇科、菊科为主。植物区系中单种科、单种属所占比例较大,可能是因为研究区域海拔较低,人为干扰情况严重造成了该地区植物总体上呈

现出少数科属多样性突出、植物群落组成比较分散的特点。有些研究者认为低海拔地区受人为干扰较为严重,所以其物种多样性较低。人为干扰所造成的生境破碎对物种多样性会造成很大的影响,导致生长力较弱的物种种群生长受阻、发育过慢,逐渐衰落甚至消亡^[26]。

结果表明,调查区域天然次生林群落不同层次的调查区域天然次生林群落的物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数沿海拔梯度的变化趋势基本一致,除灌木层的 Shannon-Wiener 物种多样性指数和 Pielou 均匀度指数外其余均为先上升后下降的趋势,呈单峰模型,在 1600—1800 m 范围内达到峰值,这可能是因为中海拔地区温、湿状况、水热条件较高海拔地区适宜,并且相对于低海拔地区干扰较少。分布在海拔范围为 1600—1800 m 的群落光照相对充足,土壤和气候都较为湿润,水热组合最佳,资源的可利用性可能是最高的,因此形成了最高的物种丰富度。这与 Liu

^[27]等的研究结果基本一致。灌木层的 Pielou 均匀度指数波动较小,趋势平稳且无显著差异,可能是因为海拔变化后,群落内小生境依然呈现均质性,群落各层次物种分布聚集度变化较小。群落不同层次的物种多样性对垂直海拔梯度的响应也不一样。乔木层的物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数明显大于灌木层和草本层,可能是因为乔木层物种丰富,林间郁闭度大,林下植被光照不足,限制了林下植物物种的发育。Pielou 均匀度指数呈现为灌木层>草本层>乔木层,说明乔木层植物分布不均匀,且优势种现象明显,这与相关研究结果一致^[28]。

采用 MRT 分类方法将研究区域 25 个样地分成两个群落类型,与样方在 CCA 二维排序图上的分布格局基本相同,25 个样地仅包含两个群落的原因可能是本研究所选取的样方分布在一个连续的局部区域,生境因子较为接近。群落分类不仅要求物种组成和结构相对一致,占据的生境也是很重要的特征,并且有研究表明不同植物具有不同的生境偏好^[29]。群落 II 分布在地势陡峭的山坡,光照相对充足,出现了黑水亚麻(*Linum amurense*)、阴行草(*Siphonostegia chinensis*)等喜干燥气候及土壤的植物种。而群落 I 分布在山谷,平地或缓坡地带,水分条件较好,多生长蛇莓等喜湿的物种。有研究表明^[30],坡度较缓地带,土壤湿度较大,多生长喜湿植物;而坡度较大的地带,在重力作用和地表径流的作用下水分不断向下渗透,导致该区域的土壤含水量低于坡度小的生境,生长对水分响应较小的植物,这与本研究的结果也一致。

CCA 二维排序图表明海拔梯度、坡向、凋落层厚度和干扰情况 4 个环境因子对该区域天然次生林群落的分布有显著的作用,主要反应了海拔的垂直变异和坡向、凋落层厚度等方面的水平变异,影响其分布格局,形成不同的植被类型。CCA 第一轴排序主要与海拔和凋落层厚度有关,植物对海拔梯度变化的响应,本质上反映了其对水热条件需求的差异,而凋落层越厚,表明土壤养分越丰富。第二排序轴主要与坡向有关,坡向对物种组成也有较显著的影响,坡向其实反映的是光照条件的变化,直接影响了太阳辐射和水肥的空间再分配,代表着光照、水分、养分等环境因素的常年、综合生态梯度变化^[31-32]。同时,CCA 排序结果表明,所调查的环境因子只能解释部分次生林群落的群落分布,而未能解释部分超过 50%,暗示了还存在很多未调查的因子可能也是显著影响该地区次生林群落分布格局的重要因子。

数量分类和排序方法在群落学分析中结合使用,往往效果更好。这是因为植物群落既有间断性又有连续性,分类侧重于揭示群落的间断性,增加排序的有效性;而排序侧重于揭示群落的连续性,能够更好地理解分类的结果^[33]。分类和排序后的环境解释可以深刻地揭示环境和植物群落间的数量关系。MRT 和 CCA 的结

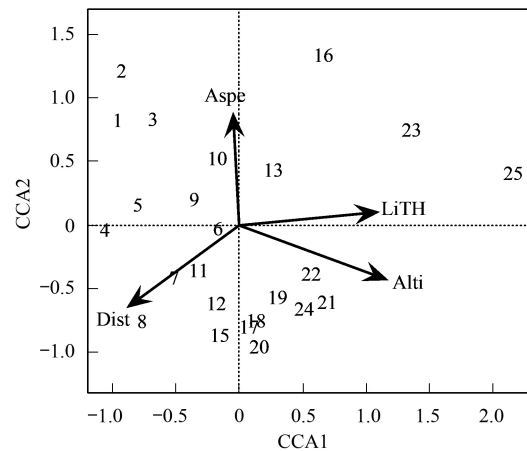


图 5 秦岭山地次生林群落 25 个样方的 CCA 二维排序图

Fig.5 Two-dimensional CCA ordination diagram of 25 plots of secondary forest community in the Qinling Mountains

Alti:海拔, Altitude; Aspe:坡向, Aspect; LiTh:凋落层厚度, Litter layer thickness; Dist:干扰情况, Disturbance; 1—25 代表样方编号

果均表明本研究所调查的环境因子对群落的数量分类和排序的贡献都不大,所以,在今后的研究中,需测量更多的环境因子,挖掘更多的数据,从而给出更深入全面关于群落分布与环境因子的关系的解释。

物种多样性与海拔梯度的关系错综复杂,研究天然次生林群落组成和物种多样性随海拔梯度垂直变化格局对揭示生物多样性环境梯度的变化规律具有重要意义,该结果有助于更好地揭示研究区域次生林群落空间分布格局特征及各物种的生态适应性,可为深入了解海拔梯度的垂直格局与生物多样性之间的关系累积数据;MRT 数量分类和 CCA 的排序研究能够反映群落分布与环境因子之间的关系,为该地区植被恢复以及保护工作提供相应的理论依据。

参考文献 (References):

- [1] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [2] Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole W S, Reich P B, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey B J, Zavaleta E S, Loreau M. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 2011, 477(7363): 199-202.
- [3] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [4] 陈晨, 刘丹辉, 吴键军, 康慕谊, 张金屯, 刘全儒, 梁钰. 东灵山地区辽东栎叶性状与地形因子关系. *生态学杂志*, 2015, 34(8): 2131-2139.
- [5] 沈丽, 石松林, 李景吉, 彭培好, 陈文德. 珠穆朗玛峰自然保护区小叶金露梅灌丛群落数量分类和排序及其多样性垂直格局. *西北植物学报*, 2014, 34(10): 2092-2100.
- [6] 陈云, 王海亮, 韩军旺, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠, 袁志良. 小秦岭森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局. *生态学报*, 2014, 34(8): 2068-2075.
- [7] 朱彦鹏, 梁军, 孙志强, 姜明媛, 吴晓明, 张星耀. 昆崙山森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局. *林业科学*, 2013, 49(4): 54-61.
- [8] 何艳华, 闫明, 张钦弟, 张直峰, 苗艳明, 毕润成. 五鹿山国家级自然保护区物种多样性海拔格局. *生态学报*, 2013, 33(8): 2452-2462.
- [9] 刘金虎, 王得祥, 王宇超, 胡有宁. 秦岭西水河天然针叶林物种多样性的垂直格局. *西北林学院学报*, 2011, 26(3): 6-11.
- [10] Marini L, Bona E, Kunin W E, Gaston K J. Exploring anthropogenic and natural processes shaping fern species richness along elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 2011, 38(1): 78-88.
- [11] Ohlemuller R, Wilson J B. Vascular plant species richness along latitudinal and altitudinal gradients: a contribution from New Zealand temperate rainforests. *Ecology Letters*, 2000, 3(4): 262-266.
- [12] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [13] 蔺雨阳. 秦岭山地油松群落特征及数量分类研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- [14] 张巧明. 秦岭南坡中段主要植物群落及物种多样性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [15] 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平. 基于多元回归树的常绿阔叶林群落数量分类——以古田山 24 公顷森林样地为例. *植物生态学报*, 2010, 34(7): 761-769.
- [16] Virtanen R, Luoto M, Rämä T, Mikkola K, Hjort J, Grytnes J A, Birks H J B. Recent vegetation changes at the high - latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(6): 810-821.
- [17] Vittoz P, Bayfield N, Brooker R, Elston D A, Duff E I, Theurillat J P, Guisan A. Reproducibility of species lists, visual cover estimates and frequency methods for recording high - mountain vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21(6): 1035-1047.
- [18] 刘华, 雷瑞德, 侯琳, 王富群. 秦岭火地塘林区主要森林类型的碳储量和碳密度. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2009, 37(3): 133-140.
- [19] 张清雨, 白红英, 孙华, 高翔, 雒新萍. 近 30 年秦岭山地商洛段林地类型时空变化及其驱动力. *环境科学学报*, 2010, 30(2): 424-430.
- [20] 袁秉和, 李登武, 李文华. 陕西周至老县城自然保护区种子植物区系研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2007, 35(1): 211-216, 222-222.
- [21] 高妍夏, 康冰, 迪玮玮, 杜焰玲, 李万春, 张莹. 秦岭中段红桦次生林更新特征研究. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2013, 41(1): 163-169.
- [22] Brudvig L A, Asbjornsen H. Stand structure, composition, and regeneration dynamics following removal of encroaching woody vegetation from Midwestern oak savannas. *Forest Ecology and Management*, 2007, 244(1/3): 112-121.
- [23] Zhang J T, Xu B, Li M. Vegetation patterns and species diversity along elevational and disturbance gradients in the Baihua Mountain reserve, Beijing, China. *Mountain Research and Development*, 2013, 33(2): 170-178.

- [24] 白晓航, 张金屯, 曹科, 王云泉, Sadia S, 曹格. 河北小五台山国家级自然保护区森林群落与环境的关系. 生态学报, 2017, 37(11): 3683-3696.
- [25] De'ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. Ecology, 2002, 83(4): 1105-1117.
- [26] 郭华, 张桂萍, 铁军, 李燕芬. 太行山南段油松群落物种多样性研究. 植物科学学报, 2015, 33(2): 151-157.
- [27] Liu Y, Zhang Y P, He D M, Cao M, Zhu H. Climatic control of plant species richness along elevation gradients in the Longitudinal Range-Gorge Region. Chinese Science Bulletin, 2007, 52(S2): 50-58.
- [28] 项小燕, 吴甘霖, 王志高, 张中信, 段仁燕, 王广艳, 张小平. 大别山五针松群落物种多样性及区系分析. 植物科学学报, 2017, 35(2): 243-251.
- [29] Lai J S, Mi X C, Ren H B, Ma K P. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(3): 415-423.
- [30] 闫东锋, 杨喜田. 宝天曼木本植物群落数量排序与环境解释. 生态环境学报, 2010, 19(12): 2826-2831.
- [31] 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.
- [32] 刘宏文, 程小琴, 康峰峰. 油松人工林林下植物群落变化及其环境解释. 生态学杂志, 2014, 33(2): 290-295.
- [33] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬. 基础生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2007.