

网络出版时间:2014-07-09 11:51 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.08.002
网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/doi/10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.08.002.html

环境因子对秦岭 3 种典型次生林群落物种组成的影响

张子良,于 飞,王得祥

(西北农林科技大学 林学院,陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 【目的】阐明秦岭南坡油松林、锐齿栎林及其混交林 3 种典型次生林群落各层物种组成与环境因子之间的关系,探讨不同植被层对同一环境因子的响应差异,并确定影响群落各层物种组成的主要环境因子。【方法】在秦岭南坡火地塘林区和黄柏塬自然保护区等 5 个松栎林典型分布区共设置 45 块样地,分草、灌、乔 3 层进行群落学调查,并运用 CCA 排序法分析 3 种群落各层物种组成与海拔、坡度、坡向、坡位、林分郁闭度和枯枝落叶层厚度等 6 种环境因子之间的关系。【结果】(1)所调查的 45 块样地中共记录维管植物 321 种,隶属于 73 科 183 属,其中乔木 78 种,灌木(含木质藤本)105 种,草本植物 138 种。(2)海拔和坡度与草、灌、乔 3 层的物种组成均显著相关,坡向和枯枝落叶层厚度对草本层物种组成有显著影响,坡向与乔木层物种组成也有较显著的相关性。【结论】草、灌、乔 3 个层次的物种组成对环境因子的响应有差异,海拔是影响群落草本层和灌木层物种组成最主要的环境因子,其次是坡度;影响乔木层物种组成最主要的环境因子为坡度。

【关键词】 次生林群落;物种组成;环境因子;秦岭

【中图分类号】 S718.51

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2014)08-0069-10

Effects of environmental factors on the species composition of three typical secondary forests in Qinling Mountains

ZHANG Zi-liang, YU Fei, WANG De-xiang

(College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 This study clarified the relationship between environmental factors and species composition of three typical secondary forests, i. e., *Pinus tabulaeformis* forest, *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest, and their mixed forest in Qinling Mountains, to test whether different vegetation layers response differently to the same environmental variables and determine the dominating factors. 【Method】 A total of 45 vegetation plots were set up in 5 typical pine-oak-forest areas including Huoditang Forest District on the south slope of Qinling Mountains and Huangbaiyuan Nature Reserve to conduct coenological investigation in the herb, shrub and tree layers separately. Canonical correspondence analysis (CCA) was used to rank and determine the 6 main environmental factors (elevation, slope, aspect, slope-position, canopy density, and thickness of litter layer) relating to species composition of different vegetation layers. 【Result】 (1) A total of 321 vascular plants species belonging to 183 genera and 73 families were recorded in the plots investigated, among which there were 138 herbs, 105 shrubs (including woody climbers), and 78 trees. (2) Species composition in all vegetation layers of 3 communities showed a statistically significant correlation with elevation and slope. In contrast, species composition in herb layer showed a correlation

【收稿日期】 2013-06-04

【基金项目】 林业公益性行业科研专项(20100400206);国家自然科学基金项目(31070570)

【作者简介】 张子良(1990—),男,湖北武汉人,在读本科,即将从事森林生态研究。E-mail:673834683@qq.com

【通信作者】 王得祥(1966—),男,青海乐都人,教授,博士生导师,主要从事森林生态和森林可持续经营研究。

E-mail:wangdx66@126.com

with slope aspect and the litter layer thickness, and slope aspect also presented a correlation with species composition in tree layer. 【Conclusion】 Species composition in each layer responded distinctly to different environmental factors. Elevation was the main factor affecting species composition both in herb and shrub layers among the six factors, followed by the slope. Slope was the dominating factor of species composition in tree layers of typical secondary forests in Qinling Mountains.

Key words: secondary forest community; species composition; environmental factors; Qinling Mountains

自然界中植物群落分布和物种组成的差异,是植物与环境长期相互作用和适应的结果^[1]。在大区域尺度上,气候对植物群落分布和物种组成的影响已经得到众多学者的认可^[2-4]。近年来,在景观或更小尺度上的植被格局成为植被生态学研究的重点^[5-6]。其中,海拔、坡度、坡向等环境因子作为生境异质性的重要因素之一,对于植物群落的分布和物种组成具有重要的指示意义^[7]。

随着间接梯度分析技术的出现,国内外已有大量关于运用多元分析方法对森林植被格局进行环境解释的研究,在前人关于植被的研究中,许多学者为了避免复杂性而过度强调单个植被层,特别是只重视乔木层^[8-10],而关于影响群落不同植被层物种组成的环境因子的研究资料却非常有限^[11-12]。

在秦岭南坡海拔 1 200~1 800 m 的山地森林生态系统中,油松林(*Pinus tabulaeformis* forest)、锐齿栎林(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest)及其混交林(*P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest)是该区 3 种典型的次生林群落。近年来,部分学者将这 3 种群落割裂开来单独对某一群落进行森林更新、土壤呼吸等方面的研究^[13-14],吴昊等^[7]也运用聚类法对松栎混交林群落划分了不同的群丛并进行了环境解释,但对这 3 种群落之间植物与环境复杂的生态关系还没有得到充分的关注。因此,本研究以位于秦岭南坡典型的油松林、松栎混交林和锐齿栎林为研究对象,在大量样地调查的基础上,确定了 3 种群落各层的物种组成,并采用典型对应分析(CCA)方法对影响群落物种组成的环境因子进行了排序,探讨影响秦岭 3 种典型次生林群落不同层次物种组成的主要环境因子,并验证不同植被层对同一环境因子的响应差异,以期为秦岭地区次生松栎林更新特征和演替机制等方面的研究以及制定合理的森林经营管理措施提供理论依据。

1 研究区自然概况

研究地包括火地塘、黄柏塬自然保护区等 5 个松栎林分布的典型区域。秦岭火地塘林区位于秦岭

南坡中山地带中部(33°25′~33°29′N, 108°25′~108°30′E),海拔 800~2 500 m;年均气温 8~10℃,年均降水量 900~1 200 mm,属北亚热带和暖温带的过渡地带;植被带从低海拔到高海拔依次为松栎林亚带、松桦林亚带和云杉-冷杉针阔叶混交林亚带;土壤主要为山地棕色森林土(又名棕壤),土层厚 30~50 cm;主要成林树种有锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、山杨(*Pobulus davidiana*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、华山松(*Pinus armandii*)等^[15]。黄柏塬自然保护区位于秦岭南麓(107°31′16″~107°42′30″E, 33°42′02″~33°54′05″N),海拔 940~3 070.7 m;该区属暖温带山地气候类型,气候温和,雨量充沛,年均气温 8.2℃,年均降水量 725~1 029 mm,雨量自北向南递减,年均相对湿度 78%;林区土壤主要为棕色森林土;该区有种子植物 127 科、523 属、1 375 余种,主要成林树种有锐齿栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*)、油松(*P. tabulaeformis*)、铁杉(*Tsuga chinensis*)、华山松(*P. armandii*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、巴山冷杉(*Abies fargesii*)、山杨(*P. davidiana*)等^[16]。

2 研究方法

2.1 样地调查

在对火地塘、黄柏塬自然保护区等油松林、松栎混交林和锐齿栎林分布较集中的地段进行综合野外考察的基础上,尽可能地选择人为干扰较小的 3 个次生林群落,采用样方调查法共设置样地 45 块(油松林、松栎混交林和锐齿栎林 3 个植物群落各 15 块)。每块样地面积为 20 m×20 m,调查其中的全部乔木,记录各物种的种类、个体数、年龄、株高、胸径、盖度、冠幅等数量指标;在样地内均匀布设 5 个 2 m×2 m 的次样方,调查灌木层物种的种类、个体数、株高、基径、盖度等数量指标;在每个次样方中设置 1 个 1 m×1 m 的小样方,调查草本的数量指标(数量指标同灌木层),丛生性草本按其丛数统计。45 块样地的基本概况详见表 1。

表 1 秦岭南坡 3 种典型次生林群落中 45 块样地的基本概况

样地号 Site No.	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔/m Elevation	坡度/(°) Slope	坡向/(°) Aspect	坡位 Slope- position	枯落物层厚度/cm Thickness of litter layer	林冠郁闭度 Canopy density
1	108°27′38″	33°25′58″	1 658	15	W	中 Middle	3.3	0.86
2	108°28′15″	33°27′10″	1 562	30	E	中 Middle	3.2	0.70
3	108°27′10″	33°26′35″	1 532	36	E	下 Lower	3.0	0.85
4	108°26′45″	33°26′20″	1 547	26	SW	下 Lower	1.7	0.65
5	107°56′10″	33°42′02″	1 437	15	SW70	中 Middle	6.0	0.85
6	107°47′13″	33°50′14″	1 449	0	N	下 Lower	2.4	0.75
7	107°49′54″	33°50′53″	1 396	0	N	上 Upper	3.7	0.60
8	107°41′03″	33°48′40″	1 618	33	NW60	下 Lower	2.6	0.65
9	107°40′42″	33°48′45″	1 617	20	NE10	下 Lower	2.4	0.80
10	107°47′52″	33°50′49″	1 504	15	SW37	中 Middle	1.8	0.82
11	107°48′58″	33°50′39″	1 340	20	NE65	中 Middle	1.3	0.76
12	107°31′12″	33°49′56″	1 350	30	WS35	上 Upper	2.0	0.70
13	107°30′57″	33°47′42″	1 306	18	NW45	下 Lower	2.0	0.76
14	107°31′56″	33°48′30″	1 341	35	NW50	中 Middle	2.0	0.72
15	107°31′45″	33°50′53″	1 345	35	NW50	下 Lower	2.0	0.74
16	108°27′15″	33°25′55″	1 665	33	S	中 Middle	3.0	0.85
17	108°26′31″	33°25′59″	1 516	31	S	下 Lower	5.0	0.81
18	108°27′06″	33°25′48″	1 658	29.5	S	中 Middle	2.7	0.65
19	108°27′19″	33°25′57″	1 643	32.5	SW25	下 Lower	3.0	0.75
20	108°27′11″	33°26′01″	1 590	30	SW42	下 Lower	3.1	0.68
21	108°32′25″	33°31′32″	1 587	35	SW37	上 Upper	2.0	0.85
22	108°32′24″	33°31′32″	1 604	32	SW55	中 Middle	2.7	0.75
23	108°26′06″	33°26′16″	1 533	28	SE40	下 Lower	2.3	0.87
24	108°25′46″	33°26′09″	1 582	38	SW20	中 Middle	3.0	0.83
25	108°26′05″	33°26′15″	1 521	42	SE45	下 Lower	3.7	0.72
26	108°27′11″	33°26′06″	1 680	30	SW75	上 Upper	3.7	0.75
27	108°25′42″	33°25′48″	1 498	38	S	中 Middle	3.3	0.60
28	108°27′27″	33°26′06″	1 635	25	SE20	下 Lower	3.0	0.72
29	108°26′51″	33°26′21″	1 608	35	NW10	中 Middle	1.0	0.70
30	108°27′37″	33°26′07″	1 602	25	SE5	中 Middle	2.3	0.60
31	108°25′45″	33°26′45″	1 665	31	S	中 Middle	3.0	0.85
32	108°26′04″	33°25′52″	1 635	37	E	中 Middle	2.0	0.79
33	108°25′26″	33°26′41″	1 658	29.5	S	中 Middle	2.7	0.79
34	108°25′46″	33°26′33″	1 690	41	SW	中 Middle	2.3	0.78
35	108°27′35″	33°25′42″	1 635	38	SW	中 Middle	2.7	0.93
36	108°25′48″	33°26′24″	1 673	48	W	上 Upper	2.3	0.91
37	108°27′19″	33°25′50″	1 620	43	SW8	上 Upper	3.3	0.83
38	108°27′22″	33°25′50″	1 631	35	SW12	中 Middle	3.6	0.85
39	108°26′27″	33°26′04″	1 662	45	SW27	上 Upper	3.3	0.80
40	108°26′10″	33°26′01″	1 662	43	SW20	上 Upper	4.0	0.50
41	108°25′50″	33°26′45″	1 669	41	SW80	下 Lower	3.3	0.80
42	108°25′51″	33°26′45″	1 660	39	SW35	中 Middle	3.5	0.75
43	108°25′47″	33°26′47″	1 665	32	SW32	中 Middle	3.7	0.68
44	108°26′15″	33°26′54″	1 701	39	SW28	中 Middle	3.7	0.33
45	108°26′01″	33°26′39″	1 684	45	SW30	中 Middle	3.5	0.53

注:1~15 号为油松林样地,16~30 号为松栎混交林样地,31~45 号为锐齿栎林样地;SE. 东南坡,E. 东坡,SW. 西南坡,S. 南坡,NW. 西北坡,NE. 东北坡,W. 西坡。

Note:Plots 1—15,16—30 and 31—45 are *Pinus tabuli formis* forest,*P. tabuli formis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest,respectively. SE. South east aspect,E. East aspect,SW. South west aspect,S. South aspect,NW. North west aspect,NE. North east aspect,W. West aspect.

2.2 数据处理

野外测量时,使用手持罗盘仪测量样地的坡度

和坡向,坡度以度为单位记录(0°~90°),坡向数据用地理方向(E、W、S、N)或方位角(0°~360°)表示,

坡位数据以上、中、下表示。为了便于分析,将坡度、坡向和坡位进行标准化处理。坡度的处理方法为:

$$S_p = S / 90 \times 200\%。$$

式中: S_p 为百分比坡度, S 为坡度, S_p 的取值区间为 $[0, 200]$ ^[17]。

坡向的处理方法为:以朝东为起点,顺时针旋转,按 45°为一个区间进行等级划分,1 表示北坡 (247. 5°~ 292. 5°), 2 表示东北坡 (292. 5°~ 317. 5°), 3 表示西北坡 (202. 5°~ 247. 5°), 4 表示东坡 (317. 5°~ 22. 5°), 5 表示西坡 (157. 5°~ 202. 5°), 6 表示东南坡 (22. 5°~ 67. 5°), 7 表示西南坡 (112. 5°~ 157. 5°), 8 表示南坡 (67. 5°~ 112. 5°), 各等级数字越大,表示坡向越向阳^[6, 18]。

坡位记录采取赋值法,具体为:1 代表上坡位,2 代表中坡位,3 代表下坡位^[18]。

每块样地内草、灌、乔 3 层物种(取重要值>0. 2 的物种)的重要值分别构成 3 个物种重要值矩阵 ($X_{38 \times 45}, Y_{43 \times 45}, Z_{15 \times 45}$), 每块样地的海拔、坡度、坡向、坡位、林冠郁闭度和枯枝落叶层厚度构成样地环境矩阵 ($X_{6 \times 45}, Y_{6 \times 45}, Z_{6 \times 45}$)。乔木、灌木和草本植

物的重要值计算公式分别为:

$$IV_{\text{草本/灌木}} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对显著度}) / 3。$$

$$IV_{\text{乔木}} = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对显著度}) / 3。$$

“冗余变量”是指对植物群落或植物种分化特征影响不明显的环境变量,被认为是产生“弓形效应”的根源^[19-20]。为了避免“弓形效应”,用前向选择法及 Monte Carlo 显著性检验对植物群落物种组成影响显著 ($P < 0. 05$) 的因子进行筛选后,以群落草、灌、乔 3 层物种重要值矩阵和样地环境矩阵为基础分层进行典型对应分析 (CCA)。前向选择法、Monte Carlo 显著性检验及 CCA 分析运用 CANOCO4. 5 软件包实现。

3 结果与分析

3. 1 秦岭南坡 3 种典型次生林群落的物种组成特征

对 45 块乔木样地中的植物进行统计分析,可知共有维管植物 321 种,隶属于 73 科 183 属。其中乔木 78 种,灌木(含木质藤本)105 种,草本植物 138 种。

表 2 秦岭南坡不同演替阶段 3 种森林群落的物种组成及重要值

Table 2 Importance values and species composition of 3 forest communities at different succession stages on the south slopes of Qinling Mountains

群落 Community	乔木层 Tree layer		灌木层 Shrub layer		草本层 Herb layer	
	物种 Species	重要值 IV	物种 Species	重要值 IV	物种 Species	重要值 IV
油松林 <i>Pinus tabuli formis</i>	油松 <i>Pinus tabuli formis</i>	10. 529 5	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	1. 633 9	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	1. 630 3
	华山松 <i>Pinus armandi</i>	1. 009 6	绿叶胡枝子 <i>Lespedeza buergeri</i>	1. 352 0	苔草 <i>Carex tristachya</i>	1. 461 9
	锐齿栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	0. 592 4	悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	1. 177 7	青茅 <i>Deyeuxia arundinacea</i>	1. 284 3
	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0. 470 4	菝葜 <i>Smilax china</i>	0. 908 5	大披针苔草 <i>Carex lanceolata</i>	1. 070 7
	青杨 <i>Populus cathayana</i>	0. 344 0	黄素馨 <i>Jasminum mesnyi</i>	0. 836 2	鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>	0. 994 7
	锐齿栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	5. 533 1	悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	2. 011 7	苔草 <i>Carex tristachya</i>	3. 024 2
松栎混交林 <i>P. tabuli formis-Q. aliena var. acuteserrata</i> mixed forest	油松 <i>Pinus tabuli formis</i>	5. 131 1	鞘柄菝葜 <i>Smilax stans</i>	1. 683 4	崖棕 <i>Carex siderosticta</i>	2. 994 4
	华山松 <i>Pinus armandi</i>	1. 615 7	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	1. 470 4	细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	2. 597 9
	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0. 500 5	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	1. 314 2	茜草 <i>Rubia cordi folia</i>	1. 048 2
	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	0. 334 4	菝葜 <i>Smilax china</i>	0. 897 4	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0. 690 3
	锐齿栎 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i>	10. 200 5	托柄菝葜 <i>Smilax discotis</i>	2. 398 9	细叶苔草 <i>Carex rigescens</i>	6. 291 0
	油松 <i>Pinus tabuli formis</i>	1. 359 8	白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	2. 163 4	苔草 <i>Carex tristachya</i>	1. 405 9
锐齿栎林 <i>Quercus aliena var. acuteserrata</i> forest	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0. 577 8	喜阴悬钩子 <i>Rubus mesogaeus</i>	1. 088 2	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0. 719 5
	栎木 <i>Cornus macrophylla</i>	0. 356 5	悬钩子 <i>Rubus corchorifolius</i>	0. 893 6	崖棕 <i>Carex siderosticta</i>	0. 545 2
	华山松 <i>Pinus armandi</i>	0. 226 0	苦糖果 <i>Lonicera fragrantissima</i>	0. 633 0	鹅观草 <i>Roegneria kamoji</i>	0. 530 6

表 2 列出了 3 种群落物种重要值排序在前 5 位的植物种名与重要值。由表 2 可以看出,油松林群落乔木层主要由油松(*Pinus tabulaeformis*)和华山松(*Pinus armandi*)组成,灌木层和草本层的优势种分别为胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、羊茅(*Festuca ovina*);松栎混交林群落乔木层的优势种为锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)和油松(*P. tabulaeformis*),灌木层和草本层的优势种分别为悬钩子(*Rubus corchorifolius*)、苔草(*Carex tristachya*);锐齿栎林群落乔木层的优势种为锐齿栎(*Q. aliena* var. *acuteserrata*),灌木层和草本层的优势种分别为托柄菝葜(*Smilax discotis*)、细叶苔草(*Carex rigescens*)。

3.2 秦岭南坡 3 种典型次生林群落中影响各层物种组成的环境因子的 CCA 排序

植被的 CCA 排序方法是一种很好的环境解释技术,可以直观地表达样方、物种的空间分布与环境因子之间的关系,并可得到排序轴与环境因子之间

的回归系数^[17]。

3.2.1 前向选择和 Monte Carlo 检验 由于 CCA 排序方法属于限制性排序,如果包含不显著的参量,将会削弱排序图的预测强度,而剔除相关性小的环境变量后,则可以提高环境矩阵的预测能力^[21]。利用前向选择法和 Monte Carlo 检验可以筛选出对物种组成影响显著的环境因子,剔除影响不显著的因子。前向选择和 Monte Carlo 检验的结果(表 3)表明,影响草本层物种组成的主要环境因子为海拔,可以解释物种分布变化的 49%,其次是坡向、坡度和枯枝落叶层厚度;影响灌木层物种组成的主要环境因子仍为海拔,可以解释物种分布变化的 31%,其次是坡度;影响乔木层物种组成的主要环境因子是坡度,可以解释物种分布变化的 19%,海拔和坡向对乔木层物种的影响也较为显著($P<0.05$)。

3.2.2 环境因子与排序轴的相关性及特征值 前向选择后的 CCA 排序结果指示了环境变量与群落各层物种分布变化之间的相关关系(表 4)。

表 3 环境因子对秦岭南坡 3 种森林群落不同层的前向选择分析和 Monte Carlo 检验结果

Table 3 Forward selection analysis and Monte Carlo test of environment factors affecting different layers of 3 forest communities on the south slopes of Qinling Mountains

环境因子 Environment factors	草本层 Herb layer			灌木层 Shrub layer			乔木层 Tree layer		
	ME	CE	P	ME	CE	P	ME	CE	P
海拔 Elevation (El)	0.49	0.49	0.002**	0.31	0.31	0.002**	0.13	0.05	0.010*
坡度 Slope (Sl)	0.42	0.35	0.002**	0.26	0.24	0.002**	0.19	0.19	0.002**
坡向 Aspect (As)	0.44	0.19	0.006**	0.23	0.13	0.076	0.14	0.05	0.020*
坡位 Slo-position (Sp)	0.09	0.06	0.874	0.08	0.07	0.576	0.04	0.01	0.438
林冠郁闭度 Canopy density (Cd)	0.06	0.05	0.832	0.09	0.08	0.514	0.01	0.01	0.688
枯枝落叶层厚度 Thickness(Th)	0.34	0.27	0.004**	0.12	0.09	0.340	0.03	0.01	0.936

注: * 表示环境因子对群落物种组成的影响在 $P=0.05$ 水平上显著, ** 表示环境因子对群落物种组成的影响在 $P=0.01$ 水平上显著; ME(Marginal effects). 每个变量的单独作用, CE(Conditional effects). 引入其他变量之后每个变量的作用。

Note: * and ** indicate the effects are significant ($P=0.05$) and extremely significant ($P=0.01$), respectively; ME (Marginal Effects) indicates the single action of every variable, while CE (Conditional Effects) means the action of multiple variables.

表 4 秦岭南坡 3 种典型次生林群落中影响各层物种组成的环境因子与 CCA 前 2 个排序轴之间的相关系数、特征值和累积贡献率

Table 4 Correlation coefficients, eigenvalues, and cumulative percentages of environmental variables affecting species composition of different vegetation layers in 3 typical secondary forests on the south slopes of Qinling Mountains and the first two axes from CCA ordinations

环境因子 Environment factors	草本层 Herb layer		灌木层 Shrub layer		乔木层 Tree layer	
	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis2	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis2	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis2
海拔 Elevation (El)	-0.798	0.545	-0.988	0.157	-0.698	-0.603
坡度 Slope (Sl)	-0.722	-0.468	-0.573	-0.820	-0.883	0.419
坡向 Aspect (As)	-0.807	-0.211	—	—	-0.734	-0.116
枯枝落叶层厚度 Thickness (Th)	-0.522	-0.197	—	—	—	—
特征值 Eigenvalue	0.599	0.341	0.316	0.238	0.241	0.026
累积贡献率/% Cumulative percentage	46.1	72.3	57.1	100.0	84.0	93.6
排序轴显著性检验 Test of significance of all canonical axes	$P=0.002$		$P=0.002$		$P=0.002$	

从表 4 可以看出,海拔、坡度在 3 个层的排序中均表现为与排序轴有高度的相关性,坡向和枯枝落叶层厚度与草本层排序轴存在高度的相关性,坡向与乔木层排序轴有较高的相关性,其余环境变量与排序轴之间的相关性较小。

草、灌、乔 3 层前 2 个排序轴的累积贡献率(累计值占特征值总和的比例)分别为 72.3%,100.0%和 93.6%,表明前 2 个排序轴可以在很大程度上反映物种分异与环境之间的关系。

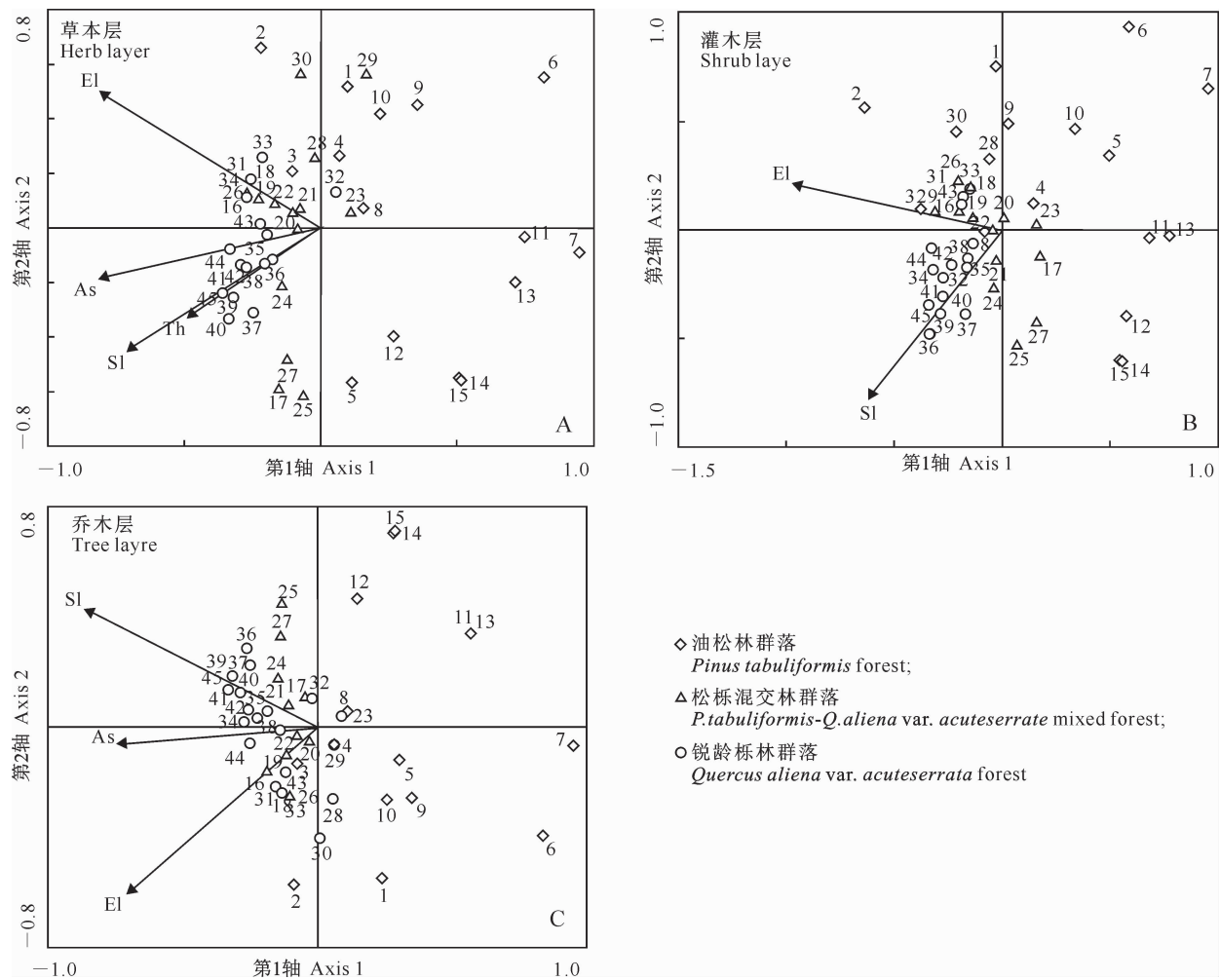


图 1 秦岭南坡 3 种典型次生林群落 45 块样地与环境因子的 CCA 排序
1~45 为样地编号,与表 1 中对应;El. 海拔,SI. 坡度,As. 坡向,Th. 枯枝落叶层厚度,图 2 同
Fig. 1 CCA ordination of 45 quarts and environmental factors in 3 typical secondary forests on the south slopes of Qinling Mountains

1—45 are the quadrat number in correspondence to Table 1;
El. Elevation, SI. Slope, As. Aspect, Th. Thickness of litter layer, the same for Fig. 2

从图 1 可以看出:3 个群落各层物种样地在 CCA 排序图上的分异较为显著,总体上占据着不同的生态位,其中油松林群落的分布与其他 2 种群落类型在排序图中的分布相距较远,说明油松林与其他 2 种群落在结构组成和生境等方面差异较大;同

样,锐齿栎林群落和松栎混交林群落的分布在排序图中相连紧密,说明这 2 个群落在生境、物种组成等方面差异不显著。各层中群落间的界限基本一致,都沿第 1 排序轴从右至左,依次为油松林、松栎混交林和锐齿栎林。由图 2 可见,各群落中物种分布所

显示的环境梯度与样地群落分布梯度之间存在很大的相似性。

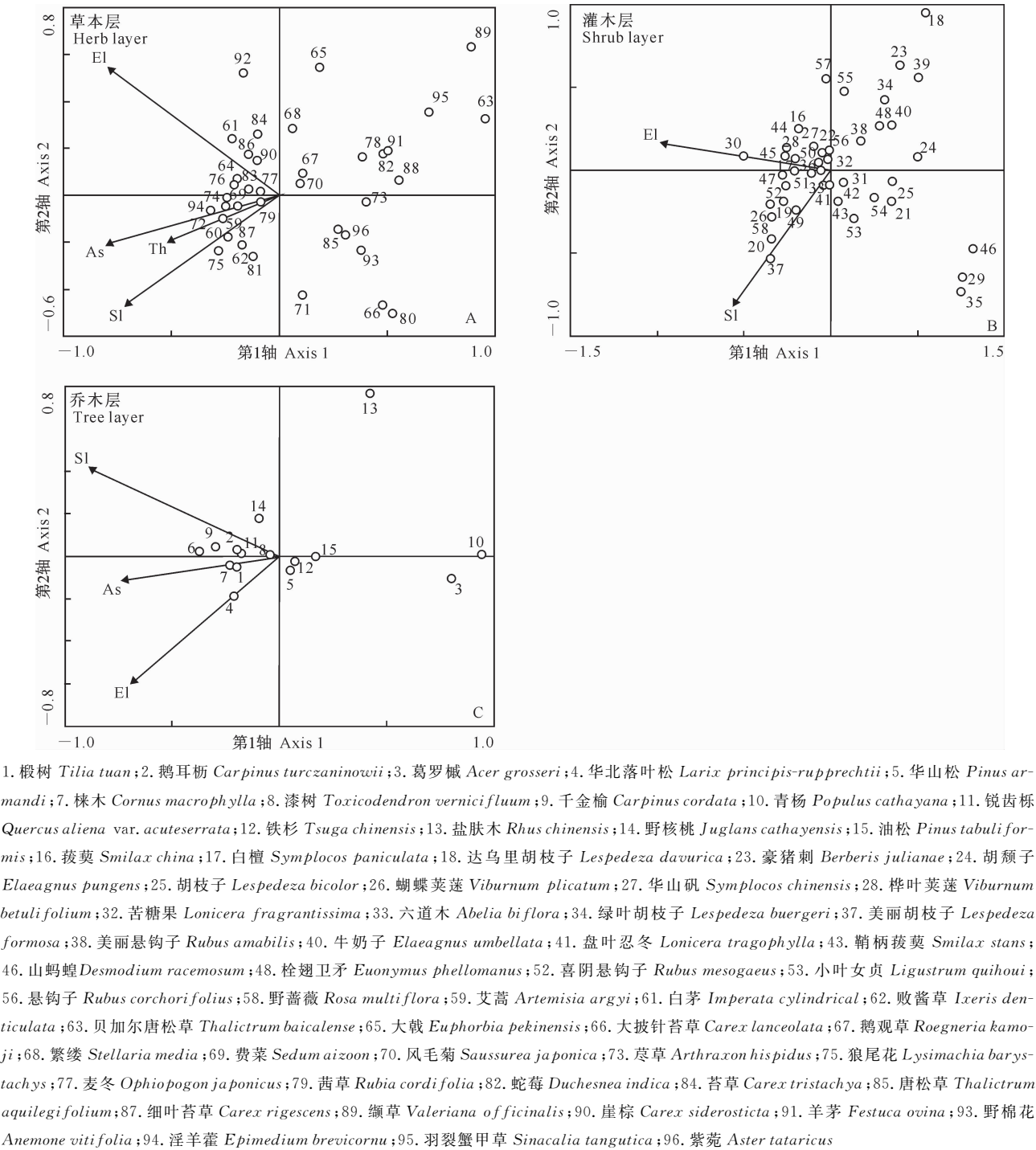


图 2 秦岭南坡 3 种典型次生林群落中物种与环境因子的 CCA 排序

图中显示了重要值>0.2 的 96 个物种

Fig. 2 CCA ordination of species and environmental factors in 3 typical secondary forests on the south slopes of Qinling Mountains

96 species with importance value of >0.2 are shown

(1)草本层 CCA 排序图。从图 1A 和图 2A 排序轴可以看出,第 1 轴与坡向负相关,沿第 1 轴从右到左,生境由阴坡向阳坡过渡,主要反映了光照条件,喜阴植物包括缬草(*Valeriana officinalis*)、荇

草(*Arthraxon hispidus*)、紫菀(*Aster tataricus*)等,分布于第 1 轴的右端,而喜阳植物麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、淫羊藿(*Epimedium brevicornu*)、狼尾花(*Lysimachia barystachys*)等分布在左

端;第 1 轴也与海拔和坡度负相关,即沿第 1 轴从右至左,海拔和坡度逐渐升高。适合生长于相对较低海拔且喜寒冷湿润环境的贝加尔唐松草(*Thalictrum baicalense*)、缬草(*Valeriana officinalis*)、大戟(*Euphorbia pekinensis*)等分布于第 1 轴的右端,而耐荫、耐干旱或喜温暖环境的细叶苔草(*Carex rigescens*)、大披针苔草(*Carex lanceolata*)、败酱草(*Ixeris denticulata*)等的分布则与之相反。

(2)灌木层 CCA 排序图。灌木层的排序轴结果(图 1B、图 2B)表明,第 1 轴与海拔负相关,沿第 1 轴从右至左,海拔逐渐升高;第 2 轴与坡度负相关,沿第 2 轴从上至下,坡度逐渐增大,生境由缓坡向陡坡过渡。生长在较低海拔的达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)、绿叶胡枝子(*Lespedeza buergeri*)等分布于第 1 轴的右端,而生长在较高海拔的蝴蝶菜蓼(*Viburnum plicatum*)、喜阴悬钩子(*Rubus mesogaeus*)等则分布在左端;喜温暖环境或耐荫、耐寒的山蚂蝗(*Desmodium racemosum*)、小叶女贞(*Ligustrum quihoui*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)等位于第 2 轴下端,喜湿润环境的美丽悬钩子(*Rubus amabilis*)、菝葜(*Smilax china*)等分布于上端。

(3)乔木层 CCA 排序图。从排序轴(图 1C、图 2C)可以看出,第 1 轴与海拔、坡度和坡向均负相关,沿第 1 轴从右至左,生境由较低海拔平缓的阴坡向较高海拔陡峭的阳坡过渡。喜温暖湿润环境的青杨(*Populus cathayana*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)和阴性树种铁杉(*Tsuga chinensis*)分布于第 1 轴的右端,而强阳性且耐旱的植物华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)、千金榆(*Carpinus cordata*)分布于左端,锐齿栎(*Quercus aliena* var. *Acuteserrata*)、华山松(*Pinus armandi*)位于排序轴中间,其分布受环境因子影响较小,在大部分样方中都有分布。

从草、灌、乔 3 层各群落在排序图上的分布规律(图 1)来看,油松林群落远离其他 2 个群落,零散地位于排序图的右侧,占据着平缓的阴坡,并分布于相对较低的海拔;松栎混交林群落和锐齿栎林群落彼此之间联系紧密,且密集于排序图中部,占据着较陡峭的阳坡,分布于相对较高的海拔。从各层物种组成在排序图上的分布规律(图 2)来看,CCA 第 1 轴由右向左,植物种基本由喜阴物种逐渐向喜光物种过渡,第 2 轴由上到下,植物种由喜寒冷湿润环境的物种向喜温暖干燥环境的物种过渡。

4 结论与讨论

结合群落样地和各层物种与环境因子的 CCA 二维排序图的排序结果可以看出,秦岭 3 种典型次生松栎林群落,即油松林、锐齿栎林及其混交林群落在排序图上都有自己的分布范围,也可看出草、灌、乔 3 层物种组成对环境因子的响应有差异,这与 Zhang 等^[12]对历山自然保护区森林各植被层物种组成的研究结论相似,这可能是由于不同的植被层会有不同的资源利用策略、生理机制和竞争能力所致^[22]。本研究分析了不同层物种组成对环境因子的响应差异,突破了前人仅重视乔木层研究的现状。本研究中影响 3 种群落草本层和灌木层物种组成的最主要环境因子为海拔(边际效应分别为 0.49 和 0.31),而影响乔木层物种组成最主要的环境因子为坡度(边际效应为 0.19)。另外,坡度对草本层和灌木层物种组成的影响较为显著,坡向对草本层和乔木层物种组成也有显著影响。

4.1 影响草、灌层物种组成的环境因子

海拔包含了一系列多变的气候和土壤变量,是影响山地生境差异性的主导因子,也是限制植物物种及群落分布的重要地形因子之一^[23-24]。一般认为,低海拔区的热量较为充沛,但随着海拔的升高,环境温度逐渐下降。吴昊等^[7]认为,植物对海拔变化的响应,本质上反映了其对水热条件需求的差异,随着海拔的增加,物种由喜温暖生境的物种逐渐向耐寒物种过渡,这与本研究 3 个群落草、灌层物种组成随海拔梯度变化的结果相一致。曹云生等^[25]采用 CCA 排序方法研究了冀北山区森林群落草本植物分布与地形的关系,结果表明,地形因子对样点草本植物的影响程度大小依次为:坡向>海拔>坡度>坡位>坡形,海拔对草本层物种组成和分布影响显著。Zhang 等^[12]利用 CCA 排序方法也得出海拔是影响草、灌层物种组成的一个重要环境因子。这说明海拔的变化很可能是影响秦岭 3 种典型次生松栎林群落草、灌层物种组成的重要因素。

4.2 影响乔木层物种组成的环境因子

坡度是地形的重要属性之一,有学者认为,坡度平缓地区要比坡度陡峭地区的土壤持水、保肥能力优越。坡度的变化实质上改变了土壤持水量的大小,从而影响植物生长发育过程中对水分的需求^[26]。不难推测,随着坡度由缓坡向陡坡过渡,植物种也将逐渐由喜湿润环境的物种向喜干燥环境的物种转化。Lan 等^[27]运用 CCA 排序方法对影响中

国热带季雨林树种分布的环境因子进行了研究,结果表明,坡度和海拔是影响该地区群落树种分布的最主要因素。吴昊等^[7]从植物物种组成、植物群落与地形因子之间的关系等方面,对秦岭中段松栎混交林群落进行 TWINSpan 分类和 DCCA 排序,结果也表明,坡度对植物群落的分布、物种组成等有显著影响,这与本研究中乔木层物种组成沿坡度变化的结果一致。因此,本研究中坡度的差异可能在很大程度上影响了 3 种次生松栎林群落乔木层的物种组成。

除海拔和坡度外,本研究中坡向对草本层和乔木层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^[26],但坡向在研究区域内的变化不如海拔和坡度的变化幅度大,对物种组成的影响居于海拔和坡度之下。

尽管影响群落各层物种组成的主要环境因子不尽相同,但水分和温度的变化可能是不同层物种多样性变化的直接原因。水分和温度可能通过限制物种更新、改变种间关系等方式来决定群落的物种组成^[28]。由于本研究中所选的海拔、坡度、坡向等地形因素属于较大尺度环境因子,如海拔梯度本身就包含了温度、湿度、光照和土壤属性等直接生境因子的变化^[23],因此,影响不同植物群落物种组成的更深层次的环境因素如土壤肥力(土壤有机质、P、N 含量等)以及人为干扰、动物与微生物活动等生物因素值得进一步研究。

[参考文献]

- [1] Wang X P, Tang Z Y, Fang J Y. Climatic control on forests and tree species distribution in the forest region of Northeast China [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48 (7): 778-789.
- [2] Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, et al. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate [J]. Journal of Biogeography, 1992, 19: 117-134.
- [3] 任学敏, 杨改河, 王得祥, 等. 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响 [J]. 生态学报, 2012, 32(2): 605-613.
Ren X M, Yang G H, Wang D X, et al. Effects of environmental factors on species distribution and diversity in an *Abies fargesii*-*Betula utilis* mixed forest [J]. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(2): 605-613. (in Chinese)
- [4] 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 [J]. 植物学报, 2000, 42(10): 1089-1095.
Shen Z H, Zhang X S. The spatial pattern and topographic interpretation of the forest vegetation at Dalaoling region in the Three Gorges [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42 (10): 1089-1095. (in Chinese)
- [5] 陈宝瑞, 李海山, 朱玉霞, 等. 呼伦贝尔草原植物群落空间格局及其环境解释 [J]. 生态学报, 2010, 30(5): 1265-1271.
Chen B R, Li H S, Zhu Y X, et al. The spatial pattern and environmental interpretation of the plant community of Hulunbergrassland [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30 (5): 1265-1271. (in Chinese)
- [6] 张 峰, 张金屯, 张 峰. 历山自然保护区猪尾沟森林群落植被格局及环境解释 [J]. 生态学报, 2003, 23(3): 421-427.
Zhang F, Zhang J T, Zhang F. Pattern of forest vegetation and its environmental interpretation in Zhuweigou, Lishan Mountain Nature Reserve [J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23 (3): 421-427. (in Chinese)
- [7] 吴 昊, 王得祥, 胡有宁, 等. 秦岭中段松栎混交林群落数量分类与排序 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(8): 1671-1679.
Wu H, Wang D X, Hu Y N, et al. Numerical classification and ordination of pine and oak mixed forest communities in the middle part of Qinling Mountains [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(8): 1671-1679. (in Chinese)
- [8] O'Neill R V, DeAngelis D L, Waide J B, et al. A hierarchical concept of ecosystems [M]. New York: Princeton University Press, 1986.
- [9] Budke J C, Jarenkow J A, Oliveira-Filho A T. Relationships between tree component structure, topography and soils of a riverside forest, Rio Botucaraí, Southern Brazil [J]. Plant Ecology, 2007, 189: 187-200.
- [10] 刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 383-391.
Liu Q F, Kang M Y, Liu Q R. Quantitative classification and environmental interpretation of forest tree species in Hungou, Zhongtiao Mountain [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2006, 30 (3): 383-391. (in Chinese)
- [11] 冯 云, 马克明, 张育新, 等. 辽东栎林不同层植物沿海拔梯度分布的 DCCA 分析 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(3): 568-573.
Feng Y, Ma K M, Zhang Y X, et al. DCCA analysis of plant species distributions in different strata of Oak (*Quercus liaotungensis*) forest along an altitudinal gradient in Dongling Mountain, China [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2008, 32 (3): 568-573. (in Chinese)
- [12] Zhang J T, Zhang F. Diversity and composition of plant functional groups in mountain forests of the Lishan Nature Reserve, North China [J]. Botanical Studies, 2007, 48: 339-348.
- [13] 康 冰, 王得祥, 崔宏安, 等. 秦岭山地油松群落更新特征及影响因子 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(7): 1659-1667.
Kang B, Wang D X, Cui H A, et al. Regeneration characteristics and related affecting factors of *Pinus tabulaeformis* secondary forests in Qinling Mountains [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(7): 1659-1667. (in Chinese)
- [14] 邱 瑞, 侯 琳, 袁 杰, 等. 秦岭火地塘林区油松生长季土壤呼吸研究 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39 (10): 87-92.
Qiu R, Hou L, Yuan J, et al. Soil respiration of *Pinus tabulae-*

- formis* forest during the growing season at Huoditang Forest Region in the Qinling Mountains [J]. Journal of Northwest A&F University, Nat Sci Ed, 2011, 39(10): 87-92. (in Chinese)
- [15] 张巧明. 秦岭南坡中段主要植物群落及物种多样性研究 [D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- Zhang Q M. Patterns of plant community and biodiversity on south slope in the middle of Qinling Mountains [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2012. (in Chinese)
- [16] 葛文官. 陕西黄柏源自然保护区可持续发展战略研究 [D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- Ge W G. Research on sustainable development strategy of Huangbaiyuan Nature Reserve in Shaanxi [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2008. (in Chinese)
- [17] 代力民, 唐立娜, 曹玉明, 等. 辽东山区生态土地分类中的植物群落数量分析 [J]. 林业科学, 2008, 44(3): 6-12.
- Dai L M, Tang L N, Cao Y M, et al. Quantitative classification and ordination aiming to realize ecological land classification for the mountainous region in Eastern Liaoning Province [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2008, 44(3): 6-12. (in Chinese)
- [18] 张 斌, 张金屯, 苏日古嘎, 等. 协方差分析与典范对应分析在植物群落排序中的应用比较 [J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 842-851.
- Zhang B, Zhang J T, Su R G G, et al. A comparison of co-inertia analysis and canonical correspondence analysis in plant community ordination [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2009, 33(5): 842-851. (in Chinese)
- [19] 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的应用 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(7): 807-811.
- Zhu Y, Kang M Y. Application of ordination and GLM/GAM in the research of the relationship between plant species and environment [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(7): 807-811. (in Chinese)
- [20] Ter Braak C J F, Prentice I C. A theory of gradient analysis [J]. Advance in Ecology Research, 1988, 18: 271-317.
- [21] Oliveira-Filho A T, Fontes M A L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate [J]. Biotropica, 2000, 32: 793-810.
- [22] Lyon J, Sagers C L. Correspondence analysis of functional groups in a riparian landscape [J]. Plant Ecology, 2002, 164: 171-183.
- [23] 沈泽昊, 胡志伟, 赵 俊, 等. 安徽牯牛降的植物多样性垂直分布特征: 兼论山顶效应的影响 [J]. 山地学报, 2007, 25(2): 160-168.
- Shen Z H, Hu Z W, Zhao J, et al. Altitudinal patterns of plant diversity on Mt. Guniujiang, Anhui, China: With a discussion on the ecological impacts of hilltop condition [J]. Journal of Mountain Science, 2007, 25(2): 160-168. (in Chinese)
- [24] Cimalova S, Lososova Z. Arable weed vegetation of the north-eastern part of the Czech Republic: Effects of environmental factors on species composition [J]. Plant Ecology, 2009, 203: 45-57.
- [25] 曹云生, 杨新兵, 张 伟, 等. 冀北山区森林群落草本多样性及其与地形关系研究 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(12): 2840-2844.
- Cao Y S, Yang X B, Zhang W, et al. Herbaceous diversity and the relationship with terrain in forest communities in northern Hebei mountain [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(12): 2840-2844. (in Chinese)
- [26] 陈 瑶, 胥 晓, 张德然, 等. 四川龙门山西北部植被分布与地形因子的相关性 [J]. 生态学杂志, 2006, 25(9): 1052-1055.
- Chen Y, Xu X, Zhang D R, et al. Correlations between vegetation distribution and topographical factors in the northwest of Longmen Mountain, Sichuan Province [J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(9): 1052-1055. (in Chinese)
- [27] Lan G Y, Hua Y H, Cao M. Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China [J]. Forest Ecology and Management, 2011, 262: 1507-1513.
- [28] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释 [J]. 生态学报, 2010, 30(6): 1638-1647.
- Wang S X, Wang X A, Li G Q, et al. Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi Province [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(6): 1638-1647. (in Chinese)