

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

沈 丽¹, 石松林^{1,2}, 李景吉¹, 彭培好^{1*}, 陈文德¹

(1 成都理工大学 生态资源与景观研究所, 成都 610059; 2 中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085)

摘 要:根据野外样方调查数据, 采用双向种指示分析(TWINSPAN)和典范对应分析(CCA), 对珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落进行分类和排序, 并分析物种多样性沿海拔梯度的分布格局。结果表明: (1) 该区域 24 个样地中, 记载的维管束植物共有 23 科 45 属 80 种, 出现频度较高的种有小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*)、高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、木根香青(*Anaphalis xylophiza*)、垫状点地梅(*Androsace tapete*)、藏沙蒿(*Artemisia wellbyi*)、垫状雪灵芝(*Arenaria pulvinata*)和柴胡红景天(*Rhodiola bupleuroides*)等。(2) 经 TWINSPAN 等级分类将该区域小叶金露梅灌丛 24 个样地划分为 10 个群落类型。(3) 样地和物种 CCA 二维排序结果表明, 海拔和坡位是影响该区域小叶金露梅灌丛群落和物种分布格局的主要环境因子。(4) 该区域小叶金露梅灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均随海拔升高呈下降的趋势, 而 Pielou 指数呈上升的趋势。(5) 样地中优势种小叶金露梅的盖度和高度沿海拔梯度呈显著下降趋势。

关键词:小叶金露梅; 灌丛; TWINSPAN; CCA; 物种多样性; 珠穆朗玛峰自然保护区

中图分类号: Q948.4

文献标志码: A

Numerical Classification, Ordination and Species Diversity along Elevation Gradients of *Potentilla parvifolia* Community in Qomolangma National Nature Reserve

SHEN Li¹, SHI Songlin^{1,2}, LI Jingji¹, PENG Peihao^{1*}, CHEN Wende¹

(1 Ecological Resources and Landscape Research Institute, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China; 2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China)

Abstract: Based on field survey data, we studied classification and ordination of *Potentilla parvifolia* community by the methods of TWINSPAN and CCA, and analyzed distribution pattern of species diversity along the elevation gradient in Qomolangma National Nature Reserve. The results showed that: (1) 24 plots included 80 species vascular plants in this Nature Reserve, belonging to 23 genera and 45 families, respectively. The most prevalent species were *P. parvifolia*, *Kobresia pygmaea*, *Anaphalis xylophiza*, *Androsace tapete*, *Artemisia wellbyi*, *Arenaria pulvinata* and *Rhodiola bupleuroides*. (2) 24 plots of *P. parvifolia* community were classified into 10 types of plant association. (3) According to two-dimensional CCA ordination diagram, altitude and slope position are the main factors of affecting distribution pattern of *P. parvifolia* community and species in this area. (4) As altitude increased, species richness, Shannon-Wiener in-

收稿日期: 2014-04-14; 修改稿收到日期: 2014-08-21

基金项目: 国家自然科学基金(41161067); 西藏自治区科技支撑计划(2008-378)

作者简介: 沈 丽(1987—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学方面的研究。E-mail: 517989060@qq.com

* 通信作者: 彭培好, 教授, 主要从事生态环境评价及生物多样性方面研究。E-mail: peihaop@163.com

dex and Simpson index of *P. parvifolia* community tended to decrease, but Pielou index showed a trend of rising in this area. (5) Coverage and height of dominant species (*P. parvifolia*) significantly reduce along an altitudinal gradient.

Key words: *Potentilla parvifolia*; shrub; TWINSpan; CCA; species diversity; Qomolangma National Nature Reserve

植物与环境之间的相互关系一直是生态学研究的核心问题^[1]。长期以来,生态学家们一直努力探索控制植被类型多样性和植物分布的决定因子^[2]。环境因子往往是影响植被分布格局的重要因子^[3-7]。植被数量分类与排序能较为简单地揭示植物群落与环境之间的复杂生态关系^[8-12]。目前,双向种指示分析法(TWINSpan)是群落生态学中使用最为广泛的等级分类方法之一^[13-18],而典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)是植被梯度分析与环境解释中最为常用的方法之一^[19-22]。物种多样性的垂直分布格局是生物多样性研究的主要内容之一,有利于揭示生物多样性环境梯度变化规律^[23-25]。

珠穆朗玛峰国家级自然保护区地处青藏高原南面,位于喜马拉雅山脉中段,是世界上海拔最高的自然保护区。小叶金露梅灌丛分布广泛^[26],从海拔 4 000 m 可一直分布到 5 300 m 左右,是该区分布海拔最高的灌丛植被。目前,对该区的研究多集中在遥感、冰川和动植物区系等方面^[27-29],然而,针对该区小叶金露梅灌丛群落分类、排序及物种多样性格局的相关研究还未见报道。本研究运用 TWINSpan 和 CCA 分析方法,对该区小叶金露梅灌丛进行数量分类与排序,并用回归分析方法研究物种多样性沿海拔梯度分布格局,揭示小叶金露梅灌丛分布格局与环境因子之间的相互关系,以期保护区生态环境保护提供理论基础,同时也为该区域高山生态系统和全球变化的研究提供基础资料。

1 研究区概况

珠穆朗玛峰国家级自然保护区位于中国西藏自治区与尼泊尔交界处,地理位置为 84°27'~88°23'E, 27°48'~29°19'N, 面积为 32 681.53 km²。在行政区划上属于日喀则地区的定日、吉隆、聂拉木、定结 4 县。区内含有河流、湖泊、冰川、冰缘、风沙等多种地貌类型。区域气候属于亚热带山地气候类型,年均气温在 2.1℃,极端最高气温 24.8℃,极端最低气温 -46.4℃,年平均日照时数达 3 323 h,年平均降水量 270.5 mm,无霜期 100~120 d;土壤以山

地黄棕壤、山地酸性棕壤、亚高山草甸土和高山寒漠土等土壤类型为主。植被类型丰富,主要有山地亚热带常绿阔叶林、常绿针叶林,山地暖温带常绿针叶林、硬叶常绿阔叶林,亚高山寒温带常绿针叶林、落叶阔叶林,高山寒温带灌丛、草甸等类型^[30]。

2 研究方法

2.1 样方调查

2012 年 8~9 月,在珠穆朗玛峰国家级自然保护区,对小叶金露梅灌丛进行野外调查,获取样方资料。在研究区,小叶金露梅灌丛主要分布在定日县(雅玛、加措乡、普士拉和绒辖乡)、定结县(定结乡、扎西岗乡和琼孜乡)、聂拉木县(扎西岗)和吉隆县(折巴乡)等地,海拔高度在 4 000~5 300 m 之间。在这些地点选择小叶金露梅灌丛分布的代表性山体,从低海拔到高海拔每升高 100 m 设置 1 个样地,共设置样地 24 个。在每处样地设置 1 个 10 m×10 m 的大样方,在大样方的两角及中心部位各设置 1 个 5 m×5 m 和 1 m×1 m 的小样方,分别作为灌木样方和草本样方,记录样方内每一物种的种名、株数、盖度和高度等,对于不认识的植物采集标本,便于室内鉴定;同时记录样方所在地的经度、纬度、海拔、土壤类型、坡向、坡度和人为干扰因子^[31]。

2.2 数据处理

2.2.1 物种重要值计算 重要值是一个重要的群落定量指标,常用于比较不同群落间某一物种在群落的重要性。对每个样地分别计算灌木和草本的重要值^[31],其公式如下:

重要值(%)=(相对多度+相对盖度+相对高度)/3

其中,相对多度(%)=某种的株数/所有种的总株数

相对盖度(%)=某种的盖度/所有种的总盖度

相对高度(%)=某种的高度/所有种的总高度

环境数据包括 6 个环境因子,即经度、纬度、海拔、坡度、坡向、坡位。

2.2.2 α 多样性指数 α 多样性表示群落中所含物种的多少,即物种丰富度,以及群落中各个种的相

对密度,即物种均匀度^[31]。其公式如下:

物种丰富度(S)=出现在样方内的物种数

Shannon-Wiener 指数(多样性指数):

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

Pielou 指数(均匀度指数): $J = H' / \ln S$

Simpson 指数(优势度指数): $P = 1 - \sum P_i^2$

式中, P_i 为种 i 的相对重要值, $P_i = N_i / N$; N_i 为种 i 的重要值; N 为种 i 所在样地各个种的重要值之和。

2.2.3 数据分析 采用 PC-ORD 4.0 软件中 TWINSpan 进行群落分类, CANOCO for Windows 4.5 软件中 CCA 进行群落排序, 用 SPSS 19.0 软件进行相关性分析。

3 结果与分析

3.1 物种组成

在 24 个样地中, 记载的维管束植物共有 23 科 45 属 80 种, 其中裸子植物有 2 科 2 属 3 种, 被子植物有 21 科 43 属 77 种, 没有蕨类植物。出现频度最高的几个种为: 小叶金露梅 (*Potentilla parvifolia*, 24 次)、高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*, 22 次)、木根香青 (*Anaphalis xylorhiza*, 11 次)、垫状点地梅 (*Androsace tapete*, 10 次)、藏沙蒿 (*Artemisia wellbyi*, 7 次)、垫状雪灵芝 (*Arenaria pulvinata*, 7 次) 和柴胡红景天 (*Rhodiola bupleuroides*, 6 次)。

含物种数最多的科为菊科 (Compositae), 共有 17 种; 其次是豆科 (Leguminosae, 7 种)、禾本科 (Gramineae, 6 种)、蔷薇科 (Rosaceae, 6 种) 和莎草科 (Cyperaceae, 6 种); 只含有 1 种的科有大戟科 (Euphorbiaceae)、小檗科 (Berberidaceae)、唇形科 (Labiatae) 和鸢尾科 (Iridaceae)。含物种数较多的属是风毛菊属 (*Saussurea*, 5 种)、黄芪属 (*Astragalus*, 5 种)、委陵菜属 (*Potentilla*, 5 种)、蒿属 (*Artemisia*, 4 种) 和嵩草属 (*Kobresia*, 4 种); 只含有 1 种的属有报春花属 (*Primula*)、贝母属 (*Fritillaria*)、扁芒草属 (*Danthonia*)、扁芒菊属 (*Waldheimia*)、藏玄参属 (*Oreosolen*)、柴胡属 (*Bupleurum*) 和刺头菊属 (*Cousinia*) 等 25 属, 占总属数的 58.1%。

3.2 TWINSpan 分类

TWINSpan 等级分类将珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛 24 个样地划分为 10 个组 (图 1), 依据《中国植被》的群落命名原则, 10 个组分别代表 10 个群丛类型。

I. 小叶金露梅 + 窄叶苔草 (*Carex montis-everestii*) 群丛 该群丛包括样方 1 和 2, 分布于定

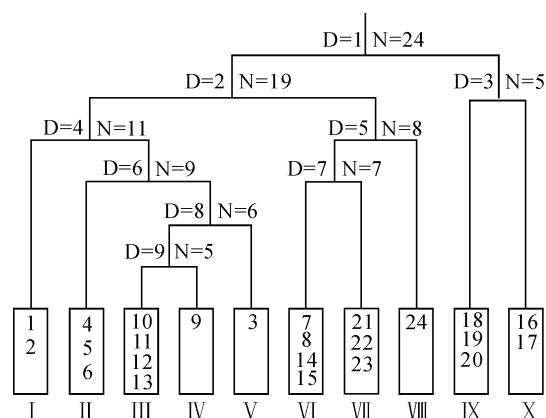


图 1 24 个样方 TWINSpan 分类树状图

D. 分级水平; N. 样地数量; 1~24. 样地号; I~X. 群丛类型

Fig. 1 Dendrogram of the TWINSpan classification of 24 plots

D. Hierarchical level; N. The number of samples;

1~24. Plot number; I~X. Association types

日县(雅玛), 海拔 5 100~5 250 m, 坡度为 5° ~ 20° , 南坡, 土壤为寒漠草甸土, 含有较多的石砾碎屑岩块, 土层较薄, 土质较为贫瘠, 群丛总盖度在 20% 左右。以小叶金露梅为建群种, 窄叶苔草为优势种, 常见种有藏布红景天 (*Rhodiola sangpo-tibetana*)、木根香青、团状雪灵芝 (*Arenaria polytrichoides*)、丝颖针茅 (*Stipa capillacea*) 和黑苞风毛菊 (*Saussurea melanotrica*) 等。

II. 小叶金露梅 + 定日黄芪 (*Astragalus thin-griensis*) + 喜马拉雅嵩草 (*Kobresia royleana*) 群丛

该群丛包括样方 4、5 和 6, 分布于定日县加措乡和吉隆县折巴乡, 海拔 4 600~4 800 m, 坡度 0° ~ 10° , 北坡和西北坡, 土壤为寒漠草甸土或高山灌丛草甸土, 群丛总盖度在 40%~80%。以小叶金露梅为建群种, 定日黄芪和喜马拉雅嵩草为优势种, 常见种有垫状点地梅、楔叶委陵菜 (*Potentilla cuneata*)、柴胡红景天、木根香青、高山嵩草、藏布红景天、锐果鸢尾 (*Iris goniocarpa*) 和禾叶风毛菊 (*Saussurea graminea*) 等。

III. 小叶金露梅 + 藏沙蒿群丛 该群丛包括样方 10、11、12 和 13, 分布于定结县定结乡和扎西岗乡, 海拔 4 500~4 700 m, 坡度为 5° ~ 15° , 南坡, 土壤为沙壤质的高山灌丛草甸土, 群丛总盖度在 30%~50%。以小叶金露梅为建群种, 藏沙蒿为优势种, 常见种有藏玄参 (*Oreosolen wattii*)、高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、柴胡红景天、垫状点地梅、木根香青、扁芒草 (*Danthonia schneideri*)、萎软紫菀 (*Aster flaccidus*) 和绵刺头菊 (*Cousinia thomsonii*) 等。

IV. 小叶金露梅+高山大戟(*Euphorbia stracheyi*) + 劲直黄芪(*Astragalus strictus*) 群丛 该群丛包括样方 9, 分布于定结县琼孜乡, 海拔 4 500 m, 坡度 35°, 北坡, 土壤为沙壤质的高山灌丛草甸土, 群丛总盖度在 50%。以小叶金露梅为建群种, 高山大戟和劲直黄芪为优势种, 常见种有高山嵩草、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、锡金蒲公英(*Taraxacum sikkimense*)、矮棱子芹(*Pleurospermum nanum*)、木根香青、垫状点地梅、西藏微孔草(*Microula tibetica*)和禾叶风毛菊等。

V. 小叶金露梅+滇藏方枝柏(*Sabina wallichiana*) + 高山嵩草群丛 该群丛包括样方 3, 分布于定日县(雅玛), 海拔 4 790 m, 坡度为 40°, 北坡, 土壤为寒漠草甸土, 含有较多的石砾碎屑岩块, 土层较薄, 土质较为贫瘠, 群丛总盖度在 25% 左右。以小叶金露梅为建群种, 滇藏方枝柏和高山嵩草为优势种, 常见种有小丽茅(*Deyeuxia pulchella*)、木根香青、垫状点地梅(*Androsace tapete*)、中亚早熟禾(*Poa litwinowiana*)、高山附地菜(*Trigonotis rockii*)、肉果草(*Lancea tibetica*)、垫状雪灵芝和藏麻黄(*Ephedra saxatilis*)等。

VI. 小叶金露梅+高山嵩草群丛 该群丛包括样方 7、8、14 和 15, 分布于定日县雅玛和加措乡, 海拔 4 500~4 800 m, 坡度为 10°~15°, 西坡或北坡, 土壤为高山灌丛草甸土, 群丛总盖度在 60%~90%。以小叶金露梅为建群种, 高山嵩草为优势种, 常见种有珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、木根香青、蓝白龙胆(*Gentiana leucomelaena*)、华马先蒿(*Pedicularis oedri*)、臭蒿(*Artemisia hedinii*)、扁芒草、冰川棘豆(*Oxytropis glacialis*)、高原毛茛(*Ranunculus brotherusii* var. *tanguticus*)和定日黄芪等。

VII. 小叶金露梅+棘枝忍冬(*Lonicera spinosa*) + 高山嵩草群丛 该群丛包括样方 21、22 和 23, 分布于定日县普士拉, 海拔 4 900~5 000 m, 坡度为 20°, 东坡, 土壤为寒漠草甸土, 含有较多的石砾碎屑岩块, 土层较薄, 土质较为贫瘠, 群丛总盖度在 50% 左右。以小叶金露梅为建群种, 棘枝忍冬和高山嵩草为优势种, 常见种有山岭麻黄(*Ephedra gerardiana*)、山地黄芪(*Astragalus monticolus*)、木根香青、垫状雪灵芝和藏西风毛菊(*Saussurea stoliczkaei*)等。

VIII. 小叶金露梅+拱枝绣线菊(*Spiraea arcuata*) + 高山嵩草群丛 该群丛包括样方 24, 分布于

聂拉木扎西岗, 海拔 4 215 m, 坡度为 65°, 北坡, 土壤为高山灌丛草甸土, 群丛总盖度为 45% 左右。以小叶金露梅为建群种, 拱枝绣线菊和高山嵩草为优势种, 常见种有棘枝忍冬、独一味(*Lamiophlomis rotata*)、灰叶棘豆(*Oxytropis cinerascens*)、匍枝柴胡(*Bupleurum dalhousieanum*)、美花草(*Callianthemum pimpinelloides*)、锡金蒲公英、绵刺头菊和藏沙蒿等。

IX. 小叶金露梅+高山柏(*Sabina squamata*) + 高山嵩草群丛 该群丛包括 18、19 和 20, 分布于定日县绒辖乡, 海拔 4 000~4 100 m, 坡度为 5°, 北坡, 土壤为高山灌丛草甸土, 土质较为肥沃, 群丛总盖度为 80% 左右。以小叶金露梅为建群种, 高山柏和高山嵩草为优势种, 常见种有西藏扁芒菊(*Waldheimia glabra*)、珠芽蓼、黄心球花报春(*Primula erythrocarpa*)、三裂毛茛(*Ranunculus hirtellus*)、平龙胆(*Gentiana depressa*)、穗花韭(*Milula spicata*)、高山委陵菜(*Potentilla polyschista*)、独花黄精(*Polygonatum hookeri*)、高山大戟和川贝母(*Fritillaria cirrhosa*)等。

X. 小叶金露梅+越桔忍冬(*Lonicera myrtillus*) + 高山嵩草群丛 该群丛包括样方 16 和 17, 分布于定日县绒辖乡, 海拔 4 110 m, 坡度为 20°, 北坡, 土壤为高山灌丛草甸土, 土质较为肥沃, 群丛总盖度为 90% 左右。以小叶金露梅为建群种, 越桔忍冬和高山嵩草为优势种, 常见种有圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、独花黄精、疏花早熟禾(*Poa polycolea*)、蓝白龙胆、三裂毛茛、垫状棱子芹和西藏扁芒菊等。

3.3 CCA 排序

采用物种矩阵以及海拔、经度、纬度、坡度、坡向、坡位、土壤类型和植被盖度等 8 个环境因子为变量, 进行 CCA 排序。CCA 排序的特征值、物种-环境相关系数及环境因子与排序轴的相关系数见表 1 和表 2。

由表 1 可知, 第一轴特征值最大(0.593), 第二轴次之(0.514), 故采用第一轴和第二轴数据作 CCA

表 1 CCA 排序轴特征值及物种-环境相关系数

Table 1 Eigenvalues and species-environment correlations coefficient on CCA axis

项目 Item	AX1	AX2	AX3	AX4
特征值 Eigenvalues	0.593	0.514	0.494	0.437
物种-环境相关系数 Species-environment correlations coefficient	0.990	0.968	0.967	0.983

表 2 环境因子与 CCA 排序轴的典范系数和相关系数

Table 2 Canonical coefficients and correlation coefficients between environmental variables and the axes in CCA

环境因子 Environmental factor	典范系数 Canonical coefficient				相关系数 Correlation coefficient			
	AX1	AX2	AX3	AX4	AX1	AX2	AX3	AX4
纬度 Latitude	0.291 5	-0.579 1	-0.381 0	-0.486 6	0.294 6	-0.598 0	-0.393 9	-0.495 0
经度 Longitude	-0.074 2	-0.098 3	-0.424 6	0.273 7	-0.075 0	-0.101 5	-0.439 0	0.278 4
海拔 Altitude	0.838 4	-0.040 8	0.280 3	-0.301 1	0.847 3	-0.042 2	0.289 8	-0.306 3
坡向 Aspect	0.393 4	0.119 8	-0.506 5	0.360 5	0.397 6	0.123 7	-0.523 7	0.366 7
坡度 Slope	0.031 1	0.072 1	0.627 5	0.505 4	0.031 4	0.074 4	0.648 7	0.514 2
坡位 Slope position	-0.166 8	0.653 6	0.134 4	0.008 1	-0.168 6	0.674 9	0.139 0	0.008 2
土壤类型 Agrottype	-0.639 7	-0.016 7	-0.015 1	-0.235 2	-0.646 5	-0.017 2	-0.015 6	-0.239 2
植被盖度 Coverage	-0.564 9	0.404 5	-0.263 9	-0.345 6	-0.570 9	0.417 7	-0.272 9	-0.351 6

二维排序图(图 2 和图 3)。由图 2 可知,小叶金露梅灌丛的 24 个样方被分成 A、B、C、D、E 和 F 等 6 个生态区,其中 A 区包括群丛Ⅸ和Ⅹ,这 2 个群丛分布的生境较为相似,海拔在 4 000~4 100 m 左右,土壤类型为高山灌丛草甸土,生境条件较为优越,植被盖度 80% 以上;B 区包括群丛Ⅶ,海拔为 4 900~5 000 m,土壤类型为寒漠草甸土,含有较多的石砾碎屑,生境条件较差,植被盖度在 50% 左右;C 区包括群丛Ⅰ,海拔为 5 100~5 250 m,土壤中含有较多的石砾碎屑,土层较薄,土质较为贫瘠,生境条件极差,植被盖度在 20% 左右;D 区包括群丛Ⅳ和Ⅵ,海拔为 4 500~4 800 m,土壤类型为高山灌丛草甸土,植被盖度在 50% 以上;E 区包括群丛Ⅱ、Ⅲ和Ⅷ,海拔范围变化较大,在 4 200~4 800 m 之间,土壤类型为高山灌丛草甸土,植被盖度在 30 与 80% 之间;F 区包括群丛Ⅴ,海拔在 4 790 m 左右,土壤为寒漠草甸土,含有较多的石砾碎屑岩块,生境条件较差,植被盖度在 25% 左右。同时,从图 1 和图 2 可以看出,群丛Ⅱ、Ⅲ和Ⅴ的界限不清晰,这主要是由于这 3 个群丛的生境较为相似,均分布在海拔 4 500~4 800 之间。

CCA 第一轴反映了植物群落所处生境的海拔与土壤类型状况(图 2 和表 2),即沿着 CCA 第一轴从左到右,海拔逐渐升高,土壤类型由较为肥沃的高山灌丛草甸土逐渐过渡到较为瘠薄多石砾的寒漠草甸土,群丛类型由小叶金露梅+越桔忍冬+高山嵩草(Ⅹ)和小叶金露梅+高山柏+高山嵩草群丛(Ⅸ)过渡到小叶金露梅+高山大戟+劲直黄芪(Ⅳ)和小叶金露梅+高山嵩草(Ⅵ),再到小叶金露梅+棘枝忍冬+高山嵩草,最后为小叶金露梅+窄叶苔草,其中海拔为主导因子(相关系数为 0.847 3);在研究区内,小叶金露梅灌丛主要分布在海拔 4 000~5 300 m 之间,由于分布区域海拔普遍较高,垂直分布幅

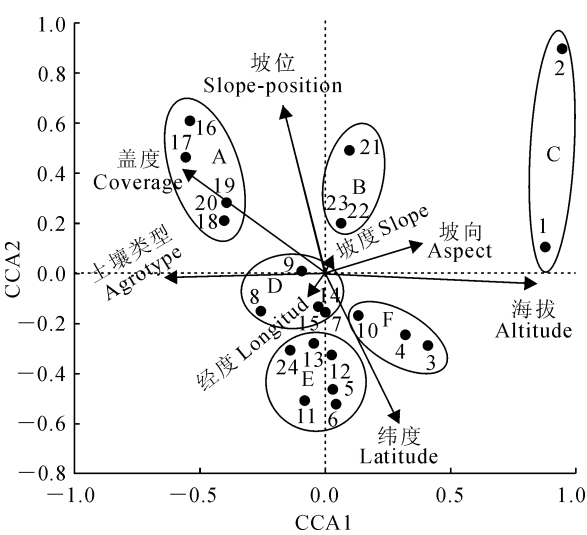


图 2 24 个样方与 8 个环境因子的 CCA 二维排序图

A~F. 生态区;1~24. 样地号

Fig. 2 Two-dimensional CCA ordination diagram of 24 plots and 8 environmental variables

A-D. Ecotope; 1-24. Plot number

度较宽,随着海拔的不断变化,温度、降水和土壤类型等因子也会发生显著变化,从而导致研究区不同海拔范围内分布着不同的小叶金露梅群丛。CCA 第二轴反映了植物群落所处生境的坡位与纬度状况(图 2 和表 2),即沿着 CCA 第二轴从上到下,坡位由山坡逐渐过渡到谷地,纬度逐渐增加,其中坡位为主导因子(相关系数为 0.674 9)。在研究内,小叶金露梅灌丛分布较广,在宽谷、河滩、山麓洪积台地和山坡等地均有分布,坡位变化较大,由于不同坡位生境的温度、土壤水分和养分等不同,致使不同坡位的分布着不同的小叶金露梅群丛;同时研究区降水主要受到印度洋季风的影响,使南坡和北坡降水差异较大,从而导致小叶金露梅群丛发生变化,因而纬度也会对研究区小叶金露梅群丛的分布产生一定影响。因此,海拔和坡位是影响小叶金露梅灌丛群落

分布格局的主要因子。

由图 3 可知,海拔和坡位也是影响小叶金露梅灌丛下物种分布的主要因子。沿着 CCA 第一轴从左到右,由分布海拔相对较低,生长在肥沃的高山灌丛草甸土的髯花杜鹃(*Rhododendron anthopogon*, 51)、越桔忍冬(76)和圆穗蓼(75)等,逐渐过渡到分布海拔较高,生长在瘠薄多石砾的寒漠草甸土的团状雪灵芝(62)、鼠麴雪兔子(*Saussurea gnaphaloides*, 59)和星舌紫菀(*Aster asteroides*, 72)等;沿着 CCA 第二轴从上到下,由分布在该区南坡阴坡,生长在生境较为冷湿的物种,如星舌紫菀(72)、圆穗蓼(75)和簇生柔子草(*Thylacospermum caespitosum*)等,逐渐过渡到分布在该区北坡谷地,生长生境较为寒冷干旱的物种,如垫型蒿(*Artemisia minor*, 18)、喜马拉雅蒿草(67)和有棱小檗(*Berberis angulosa*, 74)等。

3.4 物种丰富度及物种多样性指数沿海拔梯度的变化

由图 4 表明,随着海拔的升高,小叶金露梅灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数呈现出降低的趋势,其中物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数与海拔呈显著的负相关关系,相关

系数分别为 $-0.526 (P < 0.01)$ 和 $-0.420 (P < 0.05)$, Simpson 指数与海拔之间并没有显著的相关关系,相关系数为 $-0.382 (P = 0.065)$;而 Pielou 指数会随着海拔升高呈现出上升的趋势,与海拔之间

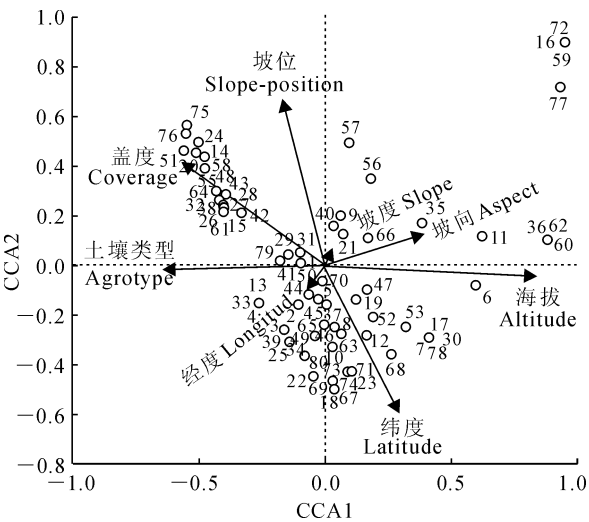


图 3 80 个物种与 8 个环境因子的 CCA 二维排序图
1~80. 物种号
Fig. 3 Two-dimensional CCA ordination diagram of 80 species and 8 environmental variables
1—80. Species number

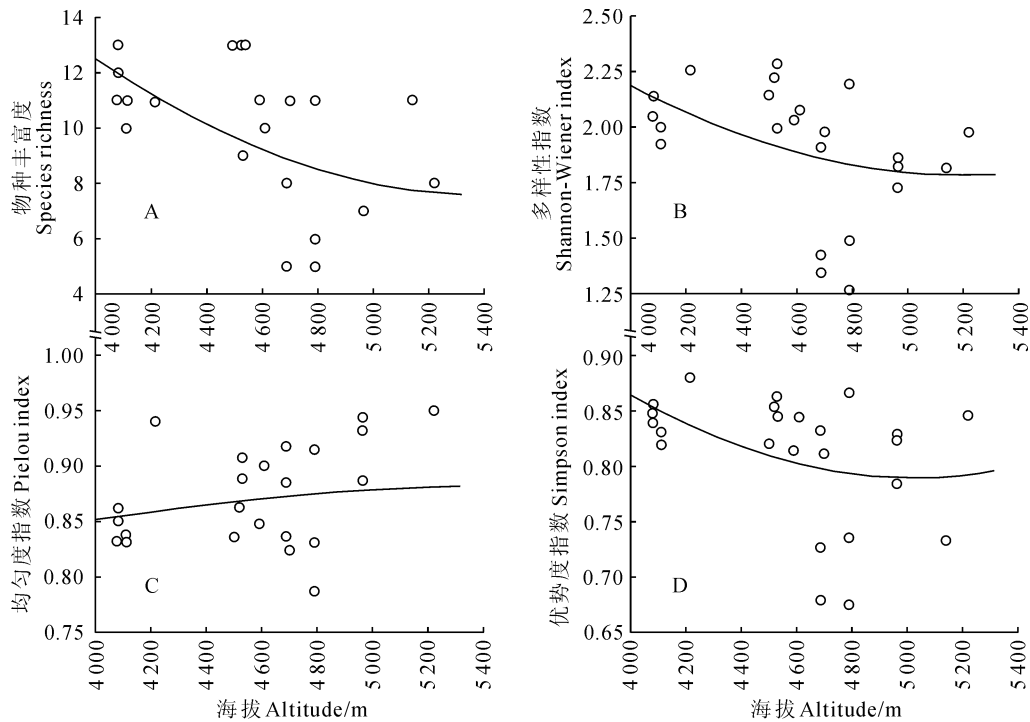


图 4 珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落沿海拔梯度物种丰富度(A)、Shannon-Wiener 指数(B)、Pielou 指数(C)和 Simpson 指数(D)变化趋势

Fig. 4 Changes trend in species richness(A), Shannon-Wiener index(B), Pielou index(C) and Simpson index(D) of *P. parvifolia* community along the altitude gradient in Qomolangma National Nature Reserve

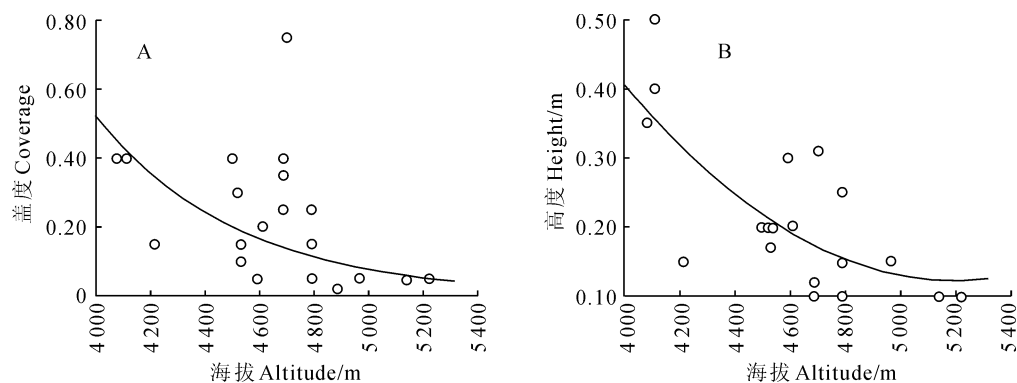


图5 珠穆朗玛峰国家级自然保护区24个样方中小叶金露梅盖度(A)和高度(B)沿海拔梯度变化趋势

Fig. 5 Changes trend in coverage and height of *P. parvifolia* along the altitude gradient in Qomolangma National Nature Reserve

并没有显著的相关关系,相关系数为0.173($P=0.420$)。在研究区内,小叶金露梅灌丛主要分布在海拔4 000~5 300 m之间,垂直分布幅度达到了1 300 m,随着海拔的升高,气温逐渐降低,土层厚度逐渐变薄,石砾碎屑逐渐增多,生境条件会变得越来越恶劣,很多植物已不能适应这样条件,植物种类逐渐减少,因而物种丰富度、Shannon-Wiener指数和Simpson指数会逐渐降低。由图5表明,随着海拔不断升高,样方中的小叶金露梅的盖度和高度均发生显著下降,相关系数分别为 $-0.551(P<0.01)$ 和 $-0.753(P<0.01)$,这表明了随着海拔的升高,优势种小叶金露梅的优势度在迅速减小,从而导致物种均匀度(Pielou指数)会逐渐增加。同时,在图4中可以发现部分海拔较高的区域仍然具有较高的物种丰富度和多样性指数,这主要是由于该区域具有独特而多样的地理环境,造成气候差异较大,在南坡高海拔地区仍有局部生境质量相对较好的区域,由于喜马拉雅山脉阻挡了印度洋季风继续向北运动,在南坡形成了丰富的降水量,而北坡则较为干旱寒冷,相对于北坡,南坡高海拔地区仍然较高的空气湿度和较好的土壤质地,因此,在南坡高海拔局部区域仍具有较高的物种丰富度。

4 讨论

对珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落物种组成分析,在24个样地中,共出现80种植物。出现频度较高的物种为小叶金露梅、高山嵩草、木根香青、垫状点地梅、藏沙蒿、垫状雪灵芝和柴胡红景天。含物种数最多的科为菊科,含物种数较多的属是风毛菊属。

结合 TWINSpan 等级分类结果和 CCA 二维

排序图结果可以看出,制约珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落及物种分布格局的主要地形因素为海拔和坡位。张新时^[6]对西藏阿里地区植物群落研究表明,海拔是影响该区植物群落分布格局的主要因子之一。拉琼等^[32]对珠穆朗玛峰绒布沟西藏沙棘植被进行了研究,结果也表明,海拔是影响该区植物群落分布格局的主要因子之一。席跃翔等^[33]对关帝山灌丛草甸群落进行了研究,结果也表明,海拔是影响该区植物群落分布格局的主要环境因子之一。本研究结果也表明,海拔是影响珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落分布格局的最主要环境因子,从海拔4 000 m到5 300 m范围内,依次分布着小叶金露梅+高山柏+高山嵩草群落、小叶金露梅+越桔忍冬+高山嵩草群落、小叶金露梅+拱枝绣线菊+高山嵩草群落、小叶金露梅+高山大戟+劲直黄芪群落、小叶金露梅+藏沙蒿群落、小叶金露梅+高山嵩草群落、小叶金露梅+定日黄芪+喜马拉雅嵩草群落、小叶金露梅+滇藏方枝柏+高山嵩草群落、小叶金露梅+棘枝忍冬+高山嵩草群落和小叶金露梅+窄叶苔草群落。方精云等^[7]对西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被研究表明植被盖度对排序结果影响最大,海拔对其影响较小,这可能是由于该植被分布的海拔梯度(5 100~5 400 m)变化较少引起的;在本研究中,结果也表明了植被盖度(相关系数为0.570 9)对小叶金露梅灌丛群落排序结果也有重要影响。

在不同区域,植物多样性沿海拔梯度往往会呈现出不同的分布格局。柳小妮等^[34]对东祁连山杜鹃灌丛物种多样性进行了研究,结果表明该区杜鹃灌丛物种多样性随海拔的升高先增加后降低(单峰分布格局)。袁建英等^[35]对山西关帝山亚高山灌丛

草甸物种多样性进行了研究,结果表明物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均随海拔升高呈现下降,Pielou 指数呈现上升的趋势。本研究结果也表明,珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数均随海拔升高呈现下降的趋势,而 Pielou 指数呈现上升的趋势。方精云等^[7]对西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被研究结果表明,物种丰富度和物种多样性指数与植被盖度呈良好的负相关关系。而本研究结果表明,珠穆朗玛峰国家级自然保护区小叶金露梅灌丛群落物种丰富度、物种多样性指数(Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数)与植被盖度并不存在显著的相关关系,物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数与植物盖度的相关系数分别为 $-0.007(P=0.975)$ 、 $-0.209(P=0.327)$ 和 $-0.199(P=0.350)$ 。这可能与植被所处生境条件不同引起的,高山稀疏植被分布海拔较高,局部生境条件相差较大,植被盖度差

异较大,从而导致物种多样性也会随植被盖度发生显著变化;而小叶金露梅灌丛所处海拔相对较低,生境条件相对较好,导致植被盖度差异性相对较小,物种多样性不会随植被盖度发生显著变化。这表明了在生境条件差异性较大的区域,植被盖度能较好地指示植物多样性,而生境条件差异性较小的区域,植被盖度却不能较好地指示植物多样性。

该研究结果揭示了小叶金露梅灌丛群落组成、物种多样性垂直分布格局以及影响群落分布格局的环境因子,有助于服务保护区生物多样性、生态环境保护。珠穆朗玛峰国家级自然保护区是全球变化敏感区域,近年来,该区域气温不断升高^[36],降水持续减少^[37],冰川不断融化退缩^[29],对生态环境产生了不利影响,而小叶金露梅灌丛是该区分布较为广泛、海拔较高的植被类型,容易受到气候变化的影响,因此,建议该地区加强小叶金露梅灌丛对全球变化的响应研究,尤其是在全球气候变暖背景下,小叶金露梅灌丛是否会向高海拔转移进行定点监测。

参考文献:

- [1] GUIAN A,ZIMMERMANN N E. Predictive habitat distribution models in ecology[J]. *Ecological Modelling*, 2000, **135**(2):147—186.
- [2] MOTZKIN G,EBERHARDT R,HALL B,*et al.* Vegetation variation across cape cod, massachusetts; environmental and historical determinants[J]. *Journal of Biogeography*, 2002, **29**(10):1 439—1 454.
- [3] LEGENDRE P,FORTIN M J. Spatial pattern and ecological analysis[J]. *Vegetatio*, 1989, **80**(2):107—138.
- [4] COMSTOCK J P,EHLERINGER J R. Plant adaptation in the Great-Basin and Colorado Plateau[J]. *Great Basin Naturalist*, 1992, **52**(3):195—215.
- [5] PINDER J E,KROH G C,WHITE J D,*et al.* The relationships between vegetation type and topography in Lassen Volcanic National Park [J]. *Plant Ecology*, 1997, **131**(1):17—29.
- [6] ZHANG X SH(张新时). Indirect gradient analysis, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Ngari, Xizang(Tibet)[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*(植物生态学与地植物学学报), 1991, **15**(2):101—113(in Chinese).
- [7] FANG J Y(方精云),KANZAKI M(神崎护). Community structure of alpine sparse vegetation and effects of microtopography in Pushila, Everest-Choyu region, Tibet, China[J]. *Biodiversity Science*(生物多样性), 2004, **12**(1):190—199(in Chinese).
- [8] ORLOCI L. An agglomerative method for classification of plant communities[J]. *Journal of Ecology*, 1967, **55**(1):193—206.
- [9] LEGENDRE P,LEGENDRE L. Numerical Ecology[M]. Amsterdam:Elsevier, 1998.
- [10] 周纪伦,李 博,蒋有绪,等. 植物群落分类[M]. 北京:科学出版社, 1985.
- [11] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海:华东师范大学出版社, 2001.
- [12] 张金屯. 数量生态学(第 2 版)[M]. 北京:科学出版社, 2004.
- [13] GAUCH H G,WHITTAKER R H. Hierarchical classification of community data[J]. *Journal of Ecology*, 1981, **69**(2):537—557.
- [14] ZHANG J T. Succession analysis of plant communities in abandoned croplands in the eastern Loess Plateau of China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2005, **63**(2):458—474.
- [15] ZHANG J T,XIANG C L,LI M. Effects of tourism and topography on vegetation diversity in the subalpine meadows of the Dongling Mountains of Beijing, China[J]. *Environmental Management*, 2012, **49**(2):403—411.
- [16] DE CACERES M,WISER S K. Towards consistency in vegetation classification[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2012, **23**(2):387—393.
- [17] NOROOZI J,WILLNER W,PAULI H,*et al.* Phytosociology and ecology of the high-alpine to subnival scree vegetation of N and NW Iran (Alborz and Azerbaijan Mts.) [J]. *Applied Vegetation Science*, 2014, **17**(1):142—161.

- [18] ZHU Y P(朱彦鹏), LIANG J(梁 军). Numerical classification, ordination and species diversity along elevation gradients of the forest community in Kunyu Mountain[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 2013, **49**(4): 54—61(in Chinese).
- [19] ZHANG J T, RU W M, LI B. Relationships between vegetation and climate on the Loess Plateau in China[J]. *Folia Geobotanica*, 2006, **41**(2): 151—163.
- [20] WANG Z R, YANG G J, YI S H, *et al.* Effects of environmental factors on the distribution of plant communities in a semi-arid region of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Ecological Research*, 2012, **27**(4): 667—675.
- [21] ZUO X A, WANG S K, ZHAO X Y, *et al.* Scale dependence of plant species richness and vegetation-environment relationship along a gradient of dune stabilization in Horqin Sandy Land, Northern China[J]. *Journal of Arid Land*, 2014, **6**(3): 334—342.
- [22] WU H(吴 昊), ZHANG M X(张明霞), WANG D X(王得祥). Diversity characteristics in different layers of *Pinus tabulaeformis-Quercus aliena* var. *accuteserrata* mixed forest and environmental interpretation in the southern slope of Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreo-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(10): 2 086—2 094(in Chinese).
- [23] SHEN Z H(沈泽昊), HU ZH W(胡志伟), ZHAO J(赵 俊), *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] ZHAO C M, CHEN W L, TIAN Z Q, *et al.* Altitudinal pattern of plant species diversity in Shennongjia Mountains, central China[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2005, **47**(12): 1 431—1 449.
- [25] WANG Z H, TANG Z Y, FANG J Y. Altitudinal patterns of seed plant richness in the Gaoligong Mountains, South-East Tibet, China[J]. *Diversity and Distributions*, 2007, **13**(6): 845—854.
- [26] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏植被[M]. 北京: 科学出版社, 1988.
- [27] PAN H J(潘虎君), YANG D D(杨道德). Herpetofauna of Mount Qomolangma National Nature Reserve in Tibet, China[J]. *Biodiversity Science*(生物多样性), 2013, **21**(5): 610—615(in Chinese).
- [28] SHI S L(石松林), PENG P H(彭培好). Study on the Pteridophyte Flora of Qomolangma National Nature Reserve[J]. *Acta Bot. Boreo-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(7): 1 459—1 465(in Chinese).
- [29] NIE Y(聂 勇), ZHANG Y L(张镡锂). Monitoring glacier change based on remote sensing in the Mt. Qomolangma National Nature Preserve, 1976—2006[J]. *Acta Geographica Sinica*(地理学报), 2010, **65**(1): 13—28(in Chinese).
- [30] 中国科学院西藏科学考察队. 珠穆朗玛峰地区科学考察报告——自然地理[M]. 北京: 科学出版社, 1975.
- [31] FANG J Y(方精云), WANG X P(王襄平). Methods and protocols for plant community inventory[J]. *Biodiversity Science*(生物多样性), 2009, **17**(6): 533—548(in Chinese).
- [32] LA Q(拉 琼), ZHANG W J(张文驹). Habitat types and phenotypic variation of *Hippophae tibetana* along an altitudinal gradient in the Rongbu valley of Mt. Everest, Tibet, China[J]. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*(应用与环境生物学报), 2010, **16**(2): 173—178(in Chinese).
- [33] XI Y X(席跃翔), ZHANG J T(张金屯), LI J L(李军玲). Quantitative classification and sorting of subalpine shrub and meadow land communities on Guandi Mountain[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2004, **13**(1): 15—20(in Chinese).
- [34] LIU X N(柳小妮), ZHANG D G(张德罡), SUN J L(孙九林). Plant diversity and disturbance on the Rhododendron shrub grassland of eastern Qilian Mountains[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), 2007, **15**(1): 13—19(in Chinese).
- [35] YUAN J Y(袁建英), ZHANG J T(张金屯), XI Y X(席跃翔). Species diversity of subalpine shrub and meadow communities on Guandi Mountain, Shanxi, China[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2004, **13**(3): 34—39(in Chinese).
- [36] YANG X CH(杨续超), ZHANG Y L(张镡锂), ZHANG W(张 玮). Climate change in Mt. Qomolangma region in China during the last 34 years[J]. *Acta Geographica Sinica*(地理学报), 2006, **61**(7): 687—696(in Chinese).
- [37] LU H Y(路红亚), DU J(杜 军), YUAN L(袁 雷). Variation characteristics of extreme precipitation events over Mt. Qomolangma region in China from 1971 to 2012[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*(冰川冻土), 2014, **36**(3): 663—672(in Chinese).