

珠穆朗玛峰国家级自然保护区 高山杜鹃群落多样性研究

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(DCCA), 对珠穆朗玛峰国家级自然保护区高山杜鹃灌丛群落进行分类和排序, 并分析物种多样性沿海拔梯度分布格局。结果表明: (1) 该研究区域 38 个高山杜鹃样地中, 共记载的维管束植物有 35 科 68 属 135 种, 出现频度较高的种有高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、高山大戟(*Euphorbia stracheyi*)、髯花杜鹃(*Rhododendron anthopogon*)、雪层杜鹃(*R. nivale*)、扫帚岩须(*Cassiope fastigiata*)、鳞腺杜鹃(*R. lepidotum*)、木根香青(*Anaphalis xylorhiza*)、刚毛杜鹃(*R. setosum*)等。(2) TWINSPAN 等级分类将该区域高山杜鹃灌丛 38 个样地划分为 14 个群丛类型。(3) 样地 DCCA 二维排序图结果表明, 土壤类型和海拔是影响该区域高山杜鹃灌丛群落分布格局的主要因子。(4) 该区域高山杜鹃灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数与海拔呈显著负相关关系, 随着海拔的升高而不断降低; 而 Pielou 指数与海拔之间并无显著相关关系。

关键词: 群落多样性; TWINSPAN; DCCA; 物种多样性; 珠穆朗玛峰自然保护区

中图分类号: Q948.11

文献标志码: A

Community Diversity of Alpine Rhododendron in Qomolangma National Nature Reserve

SHEN Li¹, SHI Songlin^{1,2}, LI Jingji¹, PENG Peihao¹, CHEN Wende^{1*}

(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 Alpine rhododendron community by the methods of TWINSPAN and DCCA, and analyzed distribution pattern of species diversity along the elevation gradient in Qomolangma National Nature Reserve. The results showed that: (1) 38 plots included 135 species vascular plants in this Nature Reserve, belonging to 68 genera and 35 families, respectively. The most prevalent species were *Kobresia pygmaea*, *Polygonum viviparum*, *Euphorbia stracheyi*, *Rhododendron anthopogon*, *R. nivale*, *Cassiope fastigiata*, *R. lepidotum*, *Anaphalis xylorhiza* and *R. setosum*. (2) 38 plots of alpine rhododendron community were classified into 14 types of plant association. (3) According to two-dimensional DCCA ordination diagram, the soil type and altitude are the main factors of affecting distribution pattern of Alpine rhododendron community in this area. (4) Species richness *S*, Shannon Wiener index and Simpson index of Alpine rhododendron community declined significantly along the altitude gradient, but there is no significant correlation between Pielou index and altitude in this area.

收稿日期: 2014-04-03; 修改稿收到日期: 2014-11-20

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: 陈文德, 副教授, 主要从事森林培育、森林生态、恢复生态方面研究。E-mail: chenwende@edut.cn

Key words: community diversity; TWINSpan; DCCA; species diversity; Qomolangma National Nature Reserve

中国杜鹃种类极其丰富,共有 571 种,其中 409 种为中国特有种^[1],集中分布在藏东南、滇西北、川西南^[2],是杜鹃花属的现代分布中心与多度中心^[3-5]。西藏杜鹃种类十分丰富,大约有 170 种^[2],是在青藏高原隆升过程中不断活化、特化而发生和发展起来的^[6],主要分布在藏东南和藏南湿润的喜马拉雅山地,形成了以杜鹃为建群种的常绿革叶灌丛,是西藏高山灌丛植被类型的重要组成部分^[7]。

植物群落分类与排序是群落生态学研究的重要内容之一,有利于揭示植物群落与环境之间的相互关系^[8-10]。近年来,随着数量生态学的发展,双向指示种分析(TWINSpan)、除趋势对应分析(DCA)、典范对应分析(CCA)和除趋势典范对应分析(DC-CA)等数量分类与排序方法被广泛运用到植物群落生态学研究^[11-18]。

珠穆朗玛峰国家级自然保护区位于喜马拉雅山脉中段,是杜鹃在喜马拉雅地区分布的最西位置。通过查阅相关文献资料^[2],发现该区杜鹃种类较为丰富,共有 32 种,分布广泛,从海拔 2 000 m 可一直分布到 4 700 m 左右,并在林线以上形成杜鹃灌丛,是该区高山灌丛草甸带植被的主要组成部分。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^[19-22],然而,针对该区杜鹃群落多样性的研究还未见报道。本研究运用数量生态学的相关分析方法,对该区高山杜鹃灌丛进行数量分类和排序及物种多样性沿海拔梯度分布格局研究,揭示杜鹃群落分布格局与环境因子之间的相互关系,旨在对该区域高山生态系统、生态环境保护 and 全球变化的研究提供重要参考。

1 研究区概况

珠穆朗玛峰国家级自然保护区(以下简称珠峰自然保护区)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、定结四县。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,高山寒温带灌丛和草甸等类型^[23]。

2 研究方法

2.1 样方调查

在 2012 年 8~9 月,前往珠峰自然保护区,对杜鹃灌丛进行野外调查,获取样方资料。在研究区,杜鹃灌丛主要分布在定日县(绒辖乡和曲当乡)、定结县(日屋镇)、聂拉木县(扎西岗和塔热错)和吉隆县(吉隆镇)等地,海拔高度在 3 700~4 700 m 之间,在这些地点选择不同类型的杜鹃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 38 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分别设置 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、多度、盖度和高度以及样方的总盖度等,其中盖度是指植物地上部分垂直投影面积占样方面积的百分比^[24],在样方调查时由人为估算所得;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、坡向、坡度、土壤类型和人为干扰因子^[24],其中土壤类型的判断依据《珠穆朗玛峰地区科学考察报告——自然地理》,记载该地区土壤类型多样,主要有高山寒漠土、高山草甸土、高山灌丛草甸土、山地漂灰土、山地酸性棕壤和山地黄棕壤等^[23],由于其颜色、发生层深度和石砾含量均不同,在野外样地调查时,通过挖取土壤剖面,观察土壤颜色、发生层深度和石砾含量来判断土壤的类型。

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^[24],其公式如下:

灌木及草本重要值(%)=(相对多度+相对盖度+相对高度)/3

其中,相对多度(%)=某个种的株数/所有种的总株数;相对盖度(%)=某个种的盖度/所有种的总盖度;相对高度(%)=某个种的高度/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、坡向和坡位。

2.2.2 α 多样性指数^[24] 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^[24]。其公式如下:

物种丰富度=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 DCCA 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 38 个样地中,记载的维管束植物共有 35 科 68 属 135 种,其中蕨类植物有 3 科 3 属 3 种,裸子植物有 2 科 2 属 4 种,被子植物有 30 科 63 属 128 种。出现频度最高的几个种为:高山嵩草(*Kobresia pygmaea*, 33 次)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*, 27 次)、高山大戟(*Euphorbia stracheyi*, 23 次)、髯花杜鹃(*Rhododendron anthopogon*, 22 次)、雪层杜鹃(*R. nivale*, 18 次)、扫帚岩须(*Cassiope fastigiata*, 17 次)、鳞腺杜鹃(*R. lepidotum*, 16 次)、木根香青(*Anaphalis xylorhiza*, 14 次)、刚毛杜鹃(*R. setosum*, 13 次)等。

含物种数最多的科为菊科(Compositae),共有 16 种;其次是蔷薇科(Rosaceae, 15 种)、杜鹃花科

(Ericaceae, 9 种)、莎草科(Cyperaceae, 8 种)、毛茛科(Ranunculaceae, 8 种)和报春花科(Primulaceae, 8 种);只含有 1 种的科有紫葳科(Bignoniaceae)、紫草科(Boraginaceae)、罂粟科(Papaveraceae)、水龙骨科(Polypodiaceae)和骨碎补科(Davalliaceae)等 15 科,占总科数的 42.9%。含物种数最多的属是委陵菜属(*Potentilla*),共有 10 种;其次是杜鹃花属(*Rhododendron*, 7 种)、报春花属(*Primula*, 7 种)、嵩草属(*Kobresia*, 7 种)和忍冬属(*Lonicera*, 6 种);只含有 1 种的属有白珠树属(*Gaultheria*)、百蕊草属(*Thesium*)、藏玄参属(*Oreosolen*)、独一味属(*Lamiophlomis*)、点地梅属(*Androsace*)和兜被兰属(*Neottianthe*)等 41 种,占总属数的 60.3%。

3.2 TWINSpan 分类

TWINSpan 等级分类将珠峰自然保护区高山杜鹃灌丛 38 个样方划分为 14 个组(图 1),依据《中国植被》的群落命名原则,14 个组分别代表 14 个植物群丛。

I. 钟花杜鹃(*Rhododendron campanulatum*) + 红毛花楸(*Sorbus rufopilosa*) + 髯花杜鹃 + 长鞭红景天(*Rhodiola fastigiata*) 群丛:该群丛包括样方 16,分布于定日县绒辖乡,海拔 4 110 m,坡度为 35°,生境凉爽湿润,土壤为淀积腐殖质漂灰土,含有丰富的腐殖质,土质较为肥沃,群丛总盖度为 85% 左右。以钟花杜鹃、红毛花楸和髯花杜鹃为优势种,常见种有长鞭红景天、微叶忍冬(*Lonicera minutifolia*)、匍枝蓼(*Polygonum emodi*)、白毛小叶金露梅(*Potentilla parvifolia* var. *hypoleuca*)、滇西绿绒蒿(*Meconopsis impedita*)、珠芽蓼和疏花早熟禾(*Poa polycolea*)等。

II. 髯花杜鹃 + 刚毛杜鹃 + 白毛小叶金露梅 + 高山嵩草群丛:该群丛包括样方 17 和 18,分布于定

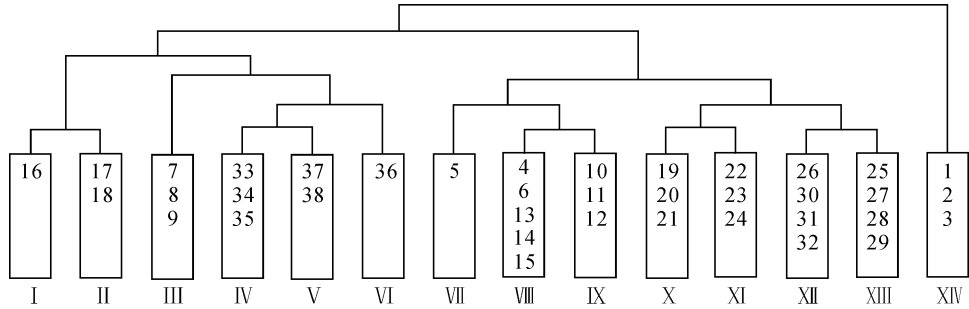


图 1 38 个样方 TWINSpan 分类树状图

1~38. 样地号; I~XIV. 高山杜鹃灌丛群丛类型编号

Fig. 1 Dendrogram of the TWINSpan classification of 38 plots
1~38. Plot code; I~XIV. Alpine rhododendron community code

日县绒辖乡,海拔 4 000~4 100 m,坡度为 35°,生境冷凉湿润,土壤为为淀积腐殖质漂灰土,含有丰富的腐殖质,土质较为肥沃,群丛总盖度为 95% 左右。以髯花杜鹃、刚毛杜鹃、白毛小叶金露梅和高山嵩草为优势种,常见种有微叶忍冬、白毛小叶金露梅、扫帚岩须(*Cassiope fastigiata*)、珠芽蓼、刺参(*Morina nepalensis*)、单头尼泊尔香青(*Anaphalis nepalensis* var. *monocephala*)、山蓼(*Oxyria digyna*)、滇西绿绒蒿、高山大戟(*Euphorbia stracheyi*)、长鞭红景天、金黄脆蒴报春(*Primula strumosa*)、矮棱子芹(*Pleurospermum nanum*)等。

Ⅲ. 髯花杜鹃+有棱小檗(*Berberis angulosa*) +高山嵩草群丛:该群丛包括样方 7、8 和 9,分布于定日县绒辖乡,海拔 3 700~4 000 m,坡度为 30°~70°,土壤为高山灌丛草甸土,土层较厚,较为肥沃,群丛总盖度 85%~90%。以髯花杜鹃和有棱小檗为优势种,常见种有高山嵩草、刺毛白珠(*Gaultheria trichophylla*)、匍匐栒子(*Cotoneaster adpressus*)、黄心球花报春(*Primula erythrocarpa*)、西藏扁芒菊(*Waldheimia glabra*)、匍枝柴胡(*Bupleurum dalhousieanum*)、附地菜(*Trigonotis peduncularis*)、蓝白龙胆(*Gentiana leucomelaena*)、单头尼泊尔香青、轮叶黄精(*Polygonatum verticillatum*)、珠芽蓼、小舌紫菀(*Aster albescens*)、紫花雀儿豆(*Chesneya purpurea*)等。

Ⅳ. 髯花杜鹃+刚毛杜鹃+扫帚岩须+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 33、34、和 35,分布于吉隆县吉隆镇,海拔 4 000~4 100 m,坡度为 30°,土壤为高山灌丛草甸土,含有一定的石砾,群丛总盖度 70%~80%。以髯花杜鹃、刚毛杜鹃和扫帚岩须为优势种,常见种有高山嵩草、银叶委陵菜(*Potentilla leuconota*)、珠芽蓼、聂拉木风毛菊(*Saussurea nyalamuensis*)、单头尼泊尔香青、管花马先蒿(*Pedicularis siphonantha*)、角苞蒲公英(*Taraxacum stenoceras*)、紫花鸭跖柴胡(*Bupleurum commelynoideum*)、高原毛茛(*Ranunculus brotherusii* var. *tanguticus*)、高山大戟等。

Ⅴ. 髯花杜鹃+扫帚岩须+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 37 和 38,分布于吉隆县吉隆镇,海拔 4 000~4 100 m,坡度为 20°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 75%~85%。以髯花杜鹃和扫帚岩须为优势种,常见种有高山嵩草、珠芽蓼、球毛小报春(*Primula primulina*)、楔叶委陵菜(*Potentilla cuneata*)、紫花雀儿豆、高原毛茛、细

茎驴蹄草(*Caltha sinogracilis*)、绢毛委陵菜(*Potentilla sericea*)、聂拉木风毛菊、扇叶龙胆(*Gentiana emodii*)和粗根韭(*Allium fasciculatum*)等。

Ⅵ. 鳞腺杜鹃+有棱小檗+滇藏方枝柏(*Sabina wallichiana*) +珠芽蓼群丛:该群丛包括样方 36,分布于吉隆县吉隆镇,海拔 4 053 m,坡度为 40°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 80%。以鳞腺杜鹃、有棱小檗和滇藏方枝柏为优势种,常见种有珠芽蓼、楔叶委陵菜、尖叶香青(*Anaphalis acutifolia*)、纤维鳞毛蕨(*Dryopteris sinofibrillosa*)、少花粉条儿菜(*Aletris pauciflora*)、高原毛茛、轮叶黄精、甘川灯心草(*Juncus leucanthus*)、高山嵩草、球毛小报春、单头尼泊尔香青等。

Ⅶ. 鳞腺杜鹃+刚毛杜鹃+棘枝忍冬+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 5,分布于定结县日屋镇,海拔 4 526 m,坡度 15°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 75%。以鳞腺杜鹃、刚毛杜鹃和棘枝忍冬为优势种,常见种有高山嵩草、小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*)、岩生忍冬(*Lonicera rupicola*)、丛生钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana* var. *caespitosa*)、广布马先蒿(*Pedicularis oederi*)、木根香青、楔叶委陵菜、肉果草(*Lancea tibetica*)、白心球花报春(*Primula atrodentata*)和矮棱子芹等。

Ⅷ. 髯花杜鹃+近硬叶柳(*Salix sclerophylloides*) +香柏(*Sabina pingii*) +高山嵩草群丛:该群丛包括样方 4、6、13、14 和 15,分布于定结县日屋镇和定日县曲当乡,海拔 4 000~4 300 m,坡度 30°~45°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 70%~90%。以髯花杜鹃、近硬叶柳和香柏为优势种,常见种有高山嵩草、棘枝忍冬(*Lonicera spinosa*)、木根香青、珠芽蓼、穗花粉条儿菜(*Aletris pauciflora* var. *khasiana*)、楔叶委陵菜、冰川棘豆(*Oxytropis glacialis*)等。

Ⅸ. 宏钟杜鹃(*Rhododendron wightii*) +近硬叶柳+扫帚岩须+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 10、11 和 12,分布于定日县曲当乡,海拔 4 200~4 300 m,坡度 45°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 80%~90%。以宏钟杜鹃和近硬叶柳为优势种,常见种有扫帚岩须、高山嵩草、广布马先蒿、珠芽蓼、藏波罗花(*Incarvillea younghusbandii*)、拉萨厚棱芹(*Pachypleurum lhasanum*)、楔叶委陵菜、多花老鹳草(*Geranium polyanthes*)、独花黄精(*Polygonatum hookeri*)、高山大戟等。

X. 刚毛杜鹃+雪层杜鹃+髯花杜鹃+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 19、20 和 21,分布于聂拉木扎西岗,海拔 4 650~4 700 m,坡度 50°~60°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 90%。以刚毛杜鹃、雪层杜鹃和髯花杜鹃为优势种,常见种有高山嵩草、青藏垫柳(*Salix lindleyana*)、高山嵩草、木根香青、紫花雀儿豆、扁芒草(*Danthonia schneideri*)、藏波罗花、珠芽蓼、钉柱委陵菜、高山大戟、平滑果风毛菊(*Saussurea leiocarpa*)和美花草(*Callianthemum pimpinelloides*)等。

XI. 鳞腺杜鹃+雪层杜鹃+青藏垫柳+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 22、23 和 24,分布于聂拉木扎西岗,海拔 4 600 m 左右,坡度 70°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 80%~90%。以鳞腺杜鹃、雪层杜鹃和青藏垫柳为优势种,常见种有高山嵩草、扁芒草、紫花雀儿豆、洼瓣花(*Lloydia serotina*)、平滑果风毛菊、珠芽蓼、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)等。

XII. 鳞腺杜鹃+雪层杜鹃+近硬叶柳+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 26、30、31 和 32,分布于聂拉木扎西岗,海拔 4 400~4 600 m,坡度 45°~70°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,地表常有较大的岩块裸露,群丛总盖度 40%~70%。以鳞腺杜鹃、雪层杜鹃和近硬叶柳为优势种,常见种有高山嵩草、钉柱委陵菜、珠芽蓼、木根香青、老鹳草(*Geranium sibiricum*)、高山大戟、藏沙蒿(*Artemisia wellbyi*)、独花黄精、美花草、垫状点地梅(*Androsace tapete*)和独一味等。

XIII. 雪层杜鹃+理塘忍冬+高山绣线菊+高山嵩草群丛:该群丛包括样方 25、27、28 和 29,分布于聂拉木扎西岗,海拔 4 450~4 600 m,坡度 70°,土壤为高山灌丛草甸土,石砾含量较多,群丛总盖度 50%~70%。以雪层杜鹃、理塘忍冬和高山绣线菊为优势种,常见种有高山嵩草、珠芽蓼、钉柱委陵菜、木根香青、垫状点地梅、高山大戟、独花黄精、冰川棘豆、藓状雪灵芝(*Arenaria bryophylla*)、美花草、楔叶委陵菜和扫帚岩须等。

XIV. 雪层杜鹃+小叶金露梅+棘枝忍冬+小丽茅(*Deyeuxia pulchella*)群丛:该群丛包括样方 1、2 和 3,分布于聂拉木县塔热错周围,海拔 4 500~4 550 m,坡度 10°~40°,土壤为高山寒漠土,基质为古冰碛物,发育不完全,含砾石较多,地表常有巨大岩块裸露,较为贫瘠,群丛总盖度 60%~75%。以雪层杜鹃、小叶金露梅和棘枝忍冬为优势种,常见种

有小丽茅、藏沙蒿、喜马拉雅虎耳草、楔叶委陵菜、毛果扁芒菊、弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*)、尼泊尔香青、楔叶委陵菜、脊唇斑叶兰(*Goodyera fusca*)、柔弱喉毛花(*Comastoma tenellum*)等。

3.3 DCCA 排序

植被盖度是各种环境因子与植物综合作用的结果,能够较好地反映局部生境质量^[24],因此,我们将植被盖度也作为环境因子,采用物种矩阵以及海拔、经度、纬度、坡度、坡向、土壤类型、植被盖度等 7 个环境因子为变量,进行 DCCA 排序。DCCA 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(0.641),第二轴次之(0.400),故采用第一轴和第二轴数据作 DCCA 二维排序图(图 2)。由 DCCA 排序结果(图 2)可以看出,高山杜鹃灌丛的 38 个样方可以划分成 A、B、C、D、E、F、G 和 H 等 8 个生境类型,较好地反映了高山杜鹃群落与各环境因子之间的相互关系。A 区包括群落 XIV,海拔为 4 500~4 550 m 左右,土壤类型为高山寒漠土,含有较多砾石碎屑,生境较差,植被盖度在 60%~75%之间;B 区包括群落 X、XI、XII 和 XIII,这 4 个群落分布的生境较为相似,海拔为 4 400~4 600 m,土壤类型为高山灌丛草甸土,植被盖度变化较大,在 40%~90%之间;C 区包括群落 V 和 VI,这 2 个群落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,植被盖度在 80%左右;D 区包括群落 VIII 和 IX,海拔在 4 000~4 300 m 左右,土壤类型为高山灌丛草甸土,植被盖度在 70%~90%之间;E 区包括群落 VII,海拔在 4 526 m 左右,土壤类型为高山灌丛草甸土,植被盖度在 75%左右;F 区包括群落 III,海拔相对较低,在 3 700~4 000 m 之间,土壤为高山灌丛草甸土,土层厚而肥沃,生境条件较为优越,植被盖度在 85%~90%之间;G 区包括群落 IV,海拔在 4 000~4 100 m 之间,土壤为高山灌丛草甸土,植被盖度在 70%~80%之间;H 区包括群落 I 和 II,这 2 个群落生境较为相似,海拔在 4 000~4 100 m 之

表 1 DCCA 排序轴特征值及物种-环境相关系数

Table 1 Eigenvalues and species-environment correlations on DCCA axis

项目 Item	AX1	AX2	AX3	AX4
特征值 Eigenvalues	0.641	0.400	0.176	0.052
物种-环境相关系数 Species-environment correlations	0.966	0.920	0.827	0.631

表 2 环境因子与 DCCA 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 DCCA

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	-0.010 9	0.394 4	-0.091 1	-0.128 3	-0.011 3	0.428 7	-0.110 1	-0.203 3
经度 Longitude	0.135 5	-0.103 8	0.423 7	-0.051 1	0.140 2	-0.112 8	0.512 1	-0.081
海拔 Altitude	-0.734	-0.396 9	0.287 9	-0.307 8	-0.759 4	-0.431 4	0.348	-0.487 6
坡向 Aspect	-0.407 8	0.394 7	-0.368 3	0.180 3	-0.422	0.429	-0.445 1	0.285 7
坡度 Slope	-0.155 7	0.128 6	0.096 8	-0.084 8	-0.161 1	0.139 8	0.116 9	-0.134 3
土壤类型 Agrotype	-0.938 1	-0.018	0.228 8	-0.246 4	-0.970 7	-0.019 5	0.276 6	-0.390 5
植被盖度 Coverage	0.446 7	-0.087 9	-0.123 6	-0.186 1	0.462 2	-0.095 5	-0.149 4	-0.294 8

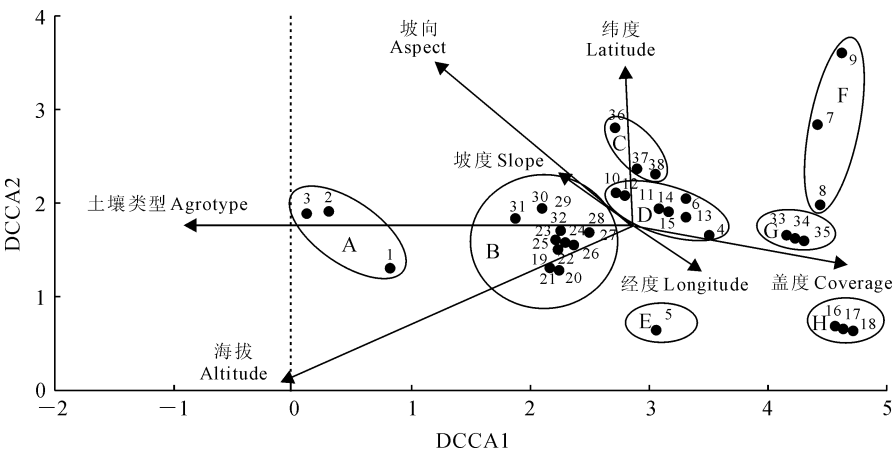


图 2 38 个样方与 7 个环境因子的 DCCA 二维排序图
A~H. 生态区

Fig. 2 Two-dimensional DCCA ordination diagram of 38 plots and 7 environmental variables
A~H. Ecotope

间,土壤为淀积腐殖质漂灰土,含有丰富的腐殖质,土质较为肥沃,生境条件较好,植被盖度在 85%~95%之间。同时可以发现,DCCA 划分的 8 个生境类型与 TWINSpan 分类第 5 级分类结果能够较好地吻合,是 TWINSpan 第 6 级划分的 14 个群丛类型在第 5 级上的空间体现。

由表 2 和图 2 可以看出,7 个因子对该区域高山杜鹃灌丛群落分布都具有一定的影响,土壤类型是与第一排序轴相关性最强的因子(相关系数为 0.970 7),所有因子与第二排序轴相关性均较低(相关系数均小于 0.5),说明了高山杜鹃灌丛群落分布主要受到第一排序轴的影响。沿着 DCCA 第一轴从左到右,土壤类型依次发生变化,从多砾石发育不完全的土壤到高山灌丛草甸土再到淀积腐殖质漂灰土,土层逐渐变厚,土壤肥力逐渐增加;样方 1、2 和 3 由于土壤基质为古冰碛物,发育不完全,含石砾较多,地表常有巨大岩块裸露,较为贫瘠,排在 DCCA 第一轴的最左端;样方 16、17 和 18 由于土壤为淀积

腐殖质漂灰土,含有丰富的腐殖质,土质较为肥沃,排在 DCCA 第一轴的最右端;其他样方的土壤为高山灌丛草甸土,含有不同程度的石砾,排在 DCCA 第一轴的中间位置。同时,从图 2 和表 2 还可以看出,海拔对排序结果影响也较大,与第一排序轴的相关系数为 0.759 4。从排序图的左下方到右上方对角线方向,海拔逐渐变低,生境逐渐变好;样方 1、2 和 3 所处生境海拔相对较高,排在 DCCA 排序图的左下角;而样方 7、8 和 9 所处生境海拔相对较低,排在 DCCA 排序图的右上角;其他样方的所处生境海拔处于中间,因而排在排序图的中间位置。坡向、坡度、经度和纬度等环境因子对排序结果影响相对较小。因此,土壤类型和海拔是影响该区域高山杜鹃灌丛群落分布格局的主要因子。

3.4 物种丰富度及物种多样性指数沿海拔的变化

由图 3 表明,该区域高山杜鹃灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数与海拔呈显著负相关关系,相关系数分别为-0.545($P<$

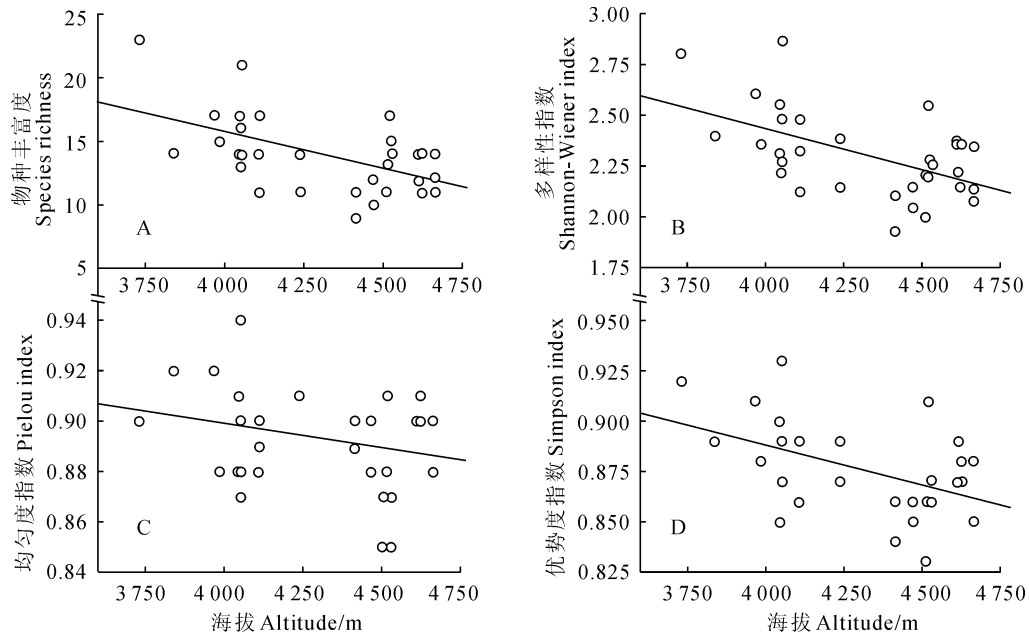


图 3 珠穆朗玛峰国家级自然保护区高山杜鹃灌丛群落沿海拔梯度物种丰富度(A)、Shannon-Wiener 指数(B)、Pielou 指数(C)和 Simpson 指数(D)变化趋势

Fig. 3 Change trend in species richness index(A), Shannon-Wiener index(B), Pielou index(C) and Simpson index(D)

of Alpine rhododendron thickets community along the altitude gradient in Qomolangma National Nature Reserve

0.01)、 $-0.536(P<0.01)$ 和 $-0.476(P<0.01)$,即随着海拔的升高而降低;而 Pielou 指数与海拔之间并没有显著的相关关系($r=-0.275, P=0.122$)。在研究区内,高山杜鹃灌丛主要分布在海拔 3 700~4 700 m 之间,垂直分布范围达到了 1 000 m,生境类型多样,在海拔较低区域的杜鹃灌丛,由于处于喜马拉雅冷杉林或糙皮桦林的上缘,气候较为温冷阴湿,土壤较为发育,富含较高的腐殖质,生境条件较为优越,适宜生存的物种较多;然而,随着海拔的升高,气候逐渐变得寒冷干燥,土壤发育程度越来越低,石砾含量较多,生境条件变得越来越差,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。但是, Pielou 指数与海拔之间并不存在明显的相关关系,说明了均匀度(Pielou 指数)主要受到局部生境的影响。在生境较好的区域,优势种的优势度很大, Pielou 指数较低;而生境较差的区域,优势种的优势度不明显, Pielou 指数却很高,表明了优势种对均匀度(Pielou 指数)的强烈影响。同时,从图 3 还可以发现,在同一海拔的物种多样性指数差异性较大,这可能是由于局部生境差异造成的,在同一海拔由于小地形(坡度、坡向和坡位等)的不同,引起局部气候和土壤类型发生变化,进而引起群落类型、组成和结构等方面发生变化,从而导致了物

种多样性指数的不同。

4 讨 论

对珠峰自然保护区高山杜鹃灌丛群落物种组成分析,在 38 个样地中,共出现 135 种植物,其中杜鹃种类有刚毛杜鹃、鳞腺杜鹃、髯花杜鹃、雪层杜鹃、钟花杜鹃和宏钟杜鹃等 7 种。出现频度最高的几个种为:高山嵩草、珠芽蓼、高山大戟、髯花杜鹃、雪层杜鹃、扫帚岩须、鳞腺杜鹃、木根香青、刚毛杜鹃等。据方精云等^[25]记载,在西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被 25 m² 的样方内物种数最多 29 种;而在本研究的样方调查中,25 m² 的样方内物种数最多 23 种,最少的有 9 种;这可能是由于该区域生境类型多样引起的,在海拔 5 000 m 以上仍有生境相对较好的地方,物种数目较多,而在海拔 4 000 m 的地方,生境较好,杜鹃灌丛植被盖度较高,枯落物层较厚,苔藓层较为发达,草本层不发达,导致总的物种数目相对较少。在样地调查中还发现了国家重点保护野生植物二叶兜被兰(*Neottianthe cucullata*, II 级)、脊唇斑叶兰(*Goodyera fusca*, II 级)、裂叶红景天(*Rhodiola sinuata*, II 级)、四裂红景天(*R. quadrifida*, II 级)和长鞭红景天(*R. fastigiata*, II 级),由于这些物种分布的海拔较高,分布的区域非常有限,对生境的要求较高,而高山杜鹃灌丛能够为

这些物种提供天然的庇护场所。近年来,由于全球气候变化的影响,该区域气温不断升高^[26],降水持续减少^[27],冰川不断融化退缩^[28],可能会对高山生态系统产生影响,因此,应加强全球气候变化对该区域高山杜鹃灌丛的影响研究。

TWINSPAN 等级分类将珠峰自然保护区高山杜鹃灌丛 38 个样地划分为 14 个植物群落类型。DCCA 二维排序图结果表明,土壤类型和海拔是影响该区域高山杜鹃灌丛群落分布格局的主要因子。在该地区方精云等^[25]对西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被进行了研究,结果表明植被盖度对排序结果影响最大,土壤厚度和海拔对其影响较小;拉琼等^[29]对珠穆朗玛峰绒布沟西藏沙棘植被进行了研究,结果表明海拔和土壤湿度对排序结果影响较大;而本研究结果表明,土壤类型和海拔对该区域高山杜鹃灌丛植被排序结果影响较大,植被盖度对其影响较小。这可能是由于这几个区域所处的生境不同引起的,西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被分布海拔为 5 100~5 400 m,生境条件极差;珠穆朗玛峰绒布沟西藏沙棘植被分布海拔为 4 300~5 100 m,生境条件较差;珠穆朗玛峰国家级自然保护区高山杜鹃灌丛分布海拔为 3 700~4 700 m,生境条件相对较好;这说明了在高海拔生境极差条件下,植被盖度是影响群落分布的主要因子,而在低海拔生境相对较好条件下,土壤类型和海拔是影响群落分布的主要因子。同时,在研究中还发现土壤类型与海拔之间呈显著的相关关系($r=0.769$, $P<0.01$),说明了海拔会对土壤产生强烈影响。该地区土壤垂直分带非常显著^[23],不同海拔往往发育着不同的土壤类型,在海拔较低的区域,土壤较为发育,腐殖质含量高,较为肥沃,因而生境较好,物种分布较多;而海拔较高的区域,土壤发育不完全,砾石含量较高,较为贫瘠,因而生境较差,物种分布较少,土壤在海拔上呈现出的这种格局会对群落的分布格局产生重要影响,不同的土壤上往往分布着不同的植物群落类型。近年来,该地区气温不断升高^[26],温度是影响土壤最重要的环境因子^[30],进而可能会对植物群落的分布产生重要影响。因此,在全球气

候变化背景下,应该加强对该区域土壤动态变化研究。

珠峰自然保护区高山杜鹃灌丛群落物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数与海拔呈显著负相关关系,会随着海拔的升高而不断降低;而 Pielou 指数与海拔之间并没有显著的相关关系。据方精云等^[25]研究结果表明,西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被物种丰富度和物种多样性指数与海拔之间不存在明显的相关关系,与植被盖度呈良好的负相关关系;而本研究结果表明,该区域高山杜鹃灌丛群落物种丰富度和物种多样性指数(除 Pielou 指数外)与海拔呈显著负相关关系,与植被盖度不存在明显的相关关系;结果正好相反,这可能是由于西藏珠峰-卓奥友峰普士拉地区高山稀疏植被分布海拔较高,生境条件恶劣,植被盖度(5%~95%)变化较大,海拔(5 100~5 400 m)梯度较小;而本研究区域海拔相对较低,生境条件相对较好,植被盖度(50%~90%)变化较小,海拔(3 700~4 700 m)梯度较大。同时,在本研究中还发现部分海拔较高的区域仍然具有较高的物种丰富度,主要是因为受到小地形和微气候的影响,在高海拔局部地区的生境条件仍然较好,主要位于喜马拉雅山脉南翼,大多为高山峡谷区,由于高山的屏障作用,这些区域有着较为丰富的降水量,气候较为湿润,为生物提供了天然的庇护场所。

本研究结果表明,该区域分布着多种类型的杜鹃群落,是喜马拉雅山区高山杜鹃的重要组成部分,同时也是中国西南地区作为杜鹃花属现代分布中心与多度中心不可缺少的一部分,具有极其特殊的保护意义和科研价值。本研究揭示了高山杜鹃群落类型、组成、物种多样性垂直分布格局以及影响群落分布格局的主要因子,有助于服务保护区生物多样性、生态环境保护。已有研究表明,高海拔和高纬度地区的植被比其它区域对全球气候变暖反应更为敏感^[31-32],珠峰自然保护区是全球海拔最高的保护区,气候变化敏感,高山杜鹃灌丛在该区分布较为广泛,分布海拔较高,容易受到全球气候变化的影响,关于高山杜鹃灌丛对全球变化的响应有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Flora of China Editorial Committee. Flora of China(14)[M]. Beijing: Science Press, 2005.
- [2] 吴征镒. 西藏植物志(第 3 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [3] 吴征镒, 孙航, 周浙昆, 等. 中国种子植物区系地理[M]. 北京: 科学出版社, 2011.

- [4] FANG R ZH(方瑞征), MIN T L(闵天禄). The influence of uplift of Himalayas on the floristic formation of genus *Rhododendron*[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1981, (3): 147—158(in Chinese).
- [5] FANG R ZH(方瑞征), MIN T L(闵天禄). The floristic study on the genus *Rhododendron*[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1995, (17): 359—379(in Chinese).
- [6] 吴征镒. 西藏植物志(第 5 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1983.
- [7] 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.
- [8] 周纪伦, 李 博, 蒋有绪, 等. 植物群落分类[M]. 北京: 科学出版社, 1985.
- [9] 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [10] 张金屯. 数量生态学(第 2 版)[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [11] 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).
- [12] LI SH F(李帅锋), SU J R(苏建荣). Quantitative classification of *Pinus kesiya* var. *langbianensis* communities and their species richness in relation to the environmental factors in Yunnan Province of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2013, **32**(12): 3 152—3 159(in Chinese).
- [13] LI G L(李广良), CONG J(丛 静). Numerical classification and ordination of forest communities in habitat of Sichuan Snub-nosed Monkey in Hubei Shennongjia National Nature Reserve[J]. *Acta Ecological Sinica* (生态学报), 2012, **32**(23): 7 501—7 511(in Chinese).
- [14] ZHANG Q(张 庆), NIU J M(牛建明). Ecological analysis and classification of *Stipa breviflora* communities in the Inner Mongolia region; the role of environmental factors[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2012, **21**(1): 82—93(in Chinese).
- [15] WU H(吴 昊), WANG D X(王得祥). Numerical classification and ordination of pine and oak mixed forest communities in the Middle Part of Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(8): 1 671—1 679(in Chinese).
- [16] SU R G G(苏日古嘎), ZHANG J T(张金屯). Numerical classification and ordination of forest communities in the Songsshan National Nature Reserve[J]. *Acta Ecological Sinica* (生态学报), 2010, **30**(10): 2 621—2 629(in Chinese).
- [17] LI S Q(李素清), ZHANG J T(张金屯). Quantitative classification and ordination of the subalpine meadows in Luyashan Mountain[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2005, **25**(10): 2 062—2 067(in Chinese).
- [18] JIANG H(江 洪), HUANG J H(黄建辉). DCA ordination, quantitative classification and environmental interpretation of plant communities in Dongling Mountain[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1994, **36**(7): 539—551(in Chinese).
- [19] 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).
- [20] 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).
- [21] 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. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(7): 1 459—1 465(in Chinese).
- [22] SHI S L(石松林), WANG J(王 娟). Biodiversity of orchidaceae of Qomolangma National Nature Reserve[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(9): 1 897—1 902(in Chinese).
- [23] 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.
- [24] 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).
- [25] 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).
- [26] 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).
- [27] 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).
- [28] 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—572(in Chinese).
- [29] 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).
- [30] ZIMMERMANN M, MEIR P, SILMAN M R, FEDDERS A. No differences in soil carbon stocks across the tree line in the Peruvian Andes[J]. *Ecosystems*, 2010, **13**: 62—74.
- [31] COLWELL R K, BREHM G, CARDELUS C L, et al. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics[J]. *Science*, 2008, **322**: 258—261.
- [32] POST E, FORCHHAMMER C, BRET-HARTE M S, et al. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change[J]. *Science*, 2009, **325**: 1 355—1 358.