

• 研究报告 •

雅砻江和大渡河干旱河谷植被物种多样性比较: 气候、地形与空间的影响

韩 杰¹ 沈泽昊^{1*} 石松林^{2,3} 彭培好²¹ (北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871)² (成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610058)³ (中国科学院生态环境研究中心区域与城市生态国家重点实验室, 北京 100875)

摘要: 干旱河谷植被是我国西南横断山区的一类特殊的隐域性生态系统, 影响不同河谷之间植物群落差异的因素与作用大小尚不清楚。本研究调查了四川省雅砻江和大渡河流域干旱河谷段植被组成, 并比较了两个地区在植物多样性上的差别。结果表明: (1)影响两个地区植被类型的主要因素不同, 雅砻江干旱河谷植被主要受海拔和地形(坡度和坡向)影响, 大渡河干旱河谷植被主要受年平均降水量影响。(2)雅砻江和大渡河干旱河谷植物物种丰富度均随着年均温升高而降低。(3)坡向由北至南, 雅砻江干旱河谷灌木、草本物种丰富度减小, 而大渡河干旱河谷灌木、草本丰富度增加。(4)坡度越大, 雅砻江和大渡河干旱河谷灌木的丰富度越高。(5)雅砻江、大渡河干旱河谷植物 β 多样性受环境距离影响大, 受地理距离影响小。两条江植被间地理隔离效应约为地理距离产生差异的5倍。本研究弥补了干旱河谷研究中对于雅砻江和大渡河干旱河谷植物多样性研究的空白, 为相关区域植被保护提供了参考信息, 同时还为定量估计地理隔离效应对区域间生物多样性差异的影响提供了可行方法。

关键词: 干旱河谷; 植物多样性; 植被类型; 地理隔离

Comparison of plant species diversity and composition in the dry valleys of Yalong River and Dadu River: evaluating the effects of climate, topography and space

Jie Han¹, Zehao Shen^{1*}, Songlin Shi^{2,3}, Peihao Peng²¹ Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871² College of Tourism and Urban-rural Planning, Chengdu University of Technology, Chengdu 610058³ State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100875

Abstract: The vegetation of dry valleys is a suit of unique azonal ecosystems embedded in the Hengduan Mountains region of Southwest China, with the difference of plant communities between the valleys and the causal factors still elusive. In this study, we investigated the dry valleys of the Yalong River and the Dadu River and compared plant diversity. Different factors were found to impact the vegetation types between the two rivers. Elevation and topography (slope and aspect) impacted vegetation types of the Yalong River and mean annual precipitation impacted the Dadu River. Plant richness in the valleys of the two rivers decreased with greater mean annual temperature. From a north to south aspect, plant richness of the dry valley communities decreased in the Yalong River, while increased in the Dadu River. Richness of shrubs in both the Yalong River and the Dadu River were greater at increased slopes. The β diversity of plant community in the dry valleys of the Yalong River and the Dadu River was affected more by environmental than geographical distance. The effect of geographical isolation on the two rivers was approximately 5 times greater than the effect of geographical distance. This research fills the knowledge gap about plant diversity of dry valleys

收稿日期: 2015-11-01; 接受日期: 2016-02-02

基金项目: 国家自然科学基金(41371190)和交通运输部西部计划项目(2008 318 799 17)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: shzh@urban.pku.edu.cn

vegetation in the Yalong River and the Dadu River, and reference information for vegetation conservation in the dry valleys of the two rivers. In addition, it provides a practical method for the quantitative assessment of geographical isolation effect on regional biodiversity difference.

Key words: dry valley; plant diversity; vegetation types; geographical isolation

生物多样性的分布、区域间的差异与联系及其成因是生物地理学和生态学的重要问题之一(Brown et al, 1996; Lomolino, 2000)。关于特定地点生物群落的物种多样性与组成,一般归因于群落构建过程的3种相互作用:来自区域种库的物种扩散过程、非生物环境的物种筛选过程和生物种间相互作用过程(Keddy, 1992; 牛克昌等, 2009)。区域尺度上植物群落组成之间的比较,可为验证不同过程的贡献及其作用尺度提供合适的条件(如Shen et al, 2012)。已有的干旱河谷多样性研究成果重点在于解析不同环境因子(特别是气候)对物种及其多样性分布的影响(Jacquemyn et al, 2001; Hawkins et al, 2003);与此同时,尽管空间独立于环境本身对种群隔离和群落构建的贡献已被普遍揭示(Tang et al, 2012; Wang, 2012; Siefert et al, 2013),但对于空间效应的内在机理及其关联尺度的认识仍存在争议。

中国亚热带地区的干旱河谷是西南横断山区一类独特的自然景观,是东南或西南季风与平行排列的纵向岭谷地貌相互作用的结果(张荣祖, 1992)。此类干旱河谷主要分布于西自藏东南的雅鲁藏布江,东到嘉陵江上游的甘南白水江等河谷区域,具有亚热带半干旱-干旱的局域气候特征。由于干旱少雨、土壤贫瘠,植被大多呈现低矮、多刺的稀树灌草丛外貌(刘伦辉, 1989; 金振洲和欧晓昆, 2000)。根据气温的差异,我国西南干旱河谷可被分为干热河谷、干暖河谷和干温河谷3类(张荣祖, 1992)。由于地形和气候的综合作用,西南干旱河谷植被分散镶嵌在横断山区诸山脉之间的下陷河谷底部,形成了彼此隔离的孤岛型分布。然而,从外貌和植物区系构成上却存在显著的相似性和联系(金振洲和欧晓昆, 2000)。

20世纪80年代以来,在全国及各省区植被专著编研工作基础上,关于西南干旱河谷植被、植物区系和植物多样性的研究逐渐增加(欧晓昆, 1988; 金振洲, 1998; 王勇军等, 2010),影响干旱河谷植被和景观的自然机制、人为因素及其环境效应得到进一步探讨(欧晓昆, 1988; 关文彬等, 2004; 冶民生等, 2006)。此前对于干旱河谷植被和植物多样性的研究

主要集中于单一流域,特别是金沙江(曹敏和金振洲, 1989; 欧晓昆和金振洲, 1996)、元江(金振洲, 1999b; 沈蕊等, 2010)、岷江(张文辉等, 2003; 冶民生等, 2004; 杨钦周, 2007)。尽管金振洲和欧晓昆(2000)对云南三江并流区域的干旱河谷植被进行了全面分析描述,金振洲(2002)对滇、川干暖河谷、干热河谷种子植物区系地理进行了系统总结,但是对不同流域干旱河谷植物多样性的比较研究却鲜见报道。

雅砻江和大渡河均位于横断山脉的四川部分。其中,雅砻江位于横断山脉腹地,在地貌上属于青藏高原东部向四川盆地过渡的川西高原;大渡河处于青藏高原东缘,紧邻川西高原区向川西南高山区的过渡带(张荣祖, 1992)。此前对于雅砻江和大渡河的生态和环境研究主要集中在对水利资源的利用及水电站修建后植被恢复方面(摆万奇等, 2003; 俞烜等, 2008; 万东辉, 2008),但对雅砻江及大渡河干旱河谷植物研究较少(何飞等, 2008; 刘中正等, 2013),对于植物多样性的研究则尚属空白。

本文通过对雅砻江和大渡河干旱河谷段的野外植被样方调查,探讨:(1)雅砻江和大渡河干旱河谷植物区系的科属组成特征;(2)雅砻江和大渡河干旱河谷植被的群落物种多样性及其影响因子的差异;(3)估计和比较环境差异和地理隔离对两条河流之间植物群落物种构成的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

雅砻江为长江上游金沙江的支流,发源于青海省巴颜喀拉山南麓,向东南流入四川西北部,在甘孜以下称雅砻江,沿大雪山西侧经新龙、雅江等县至四川边界攀枝花市注入金沙江(张荣祖, 1992)。本研究在雅砻江涉及的区域集中在四川西部的雅砻江中游,地理位置约27°43'41"–30°15'56" N, 100°44'28"–101°55'35" E。该区属高原半湿润气候,降水主要集中在5–10月(其中6–9月最多),冬半年(11月至翌年4月)降水量不到全年总量的6%,形成明显的干湿季节(张荣祖, 1992)。雅砻江干旱河谷平

均海拔2,600 m, 主要植被类型包括槲子栎(*Quercus baronii*)–锈鳞木犀榄(*Olea ferruginea*)林、云南松(*Pinus yunnanensis*)林, 及多种干旱小叶灌丛类型, 如余甘子(*Phyllanthus emblica*)群落等。山地植被垂直带谱包括云南松林或河谷硬叶常绿林(1,200–2,100 m), 云南松林与半湿性常绿阔叶林(1,800–2,600 m), 云南松林与铁杉(*Tsuga* spp.)针阔叶混交林(2,300–3,100 m), 云杉(*Picea* sp.)、冷杉(*Abies* sp.)林(3,500–4,100 m), 高山灌丛、草甸(3,900 m以上)(张荣祖, 1992)。

大渡河为长江上游的主要支流, 发源于青海境内巴颜喀拉山南麓, 向南流入四川, 经阿坝、甘孜、雅安、凉山、乐山等州市汇入岷江(张荣祖, 1992)。本研究在大渡河涉及的区域集中在川西大渡河中游, 地理位置29°38'33"–29°59'45" N, 102°12'14"–102°17'48" E。该区域具北亚热带季风气候, 干湿季明显。年均气温15.4℃, 年均相对湿度6%, 年蒸发量1,480.9 mm, 11月至次年4月为旱季(张荣祖, 1992)。大渡河流域干旱河谷主要分布于泸定县境内, 平均海拔1,300 m。河谷植被以云南松+马尾松(*Pinus massoniana*)林为代表, 同时也有仙人掌(*Opuntia* sp.)肉质灌丛和金合欢(*Acacia farnesiana*)–清香木(*Pistacia weinmannifolia*)群落分布。山地植被垂直带结构为: 云南松林(800–1,800 m), 常绿落叶

阔叶混交林(1,800–2,400 m), 铁杉针阔叶混交林(2,400–2,600 m), 云冷杉林(2,600–4,000m), 高山灌丛、草甸(4,000–4,500 m), 高山流石滩植被(4,500 m以上)(张荣祖, 1992; 沈泽昊等, 2001)。

1.2 数据收集

1.2.1 样地设置和植物群落调查

在雅砻江干旱河谷区域, 以雅江县为中心, 顺雅砻江沿江道路每隔10 km设置一条40 m × 10 m的植被调查样带, 共设置14条。样带地点远离公路50 m以外, 回避显著的植被干扰生境; 在盐源县四坪镇江边河谷设置1条100 m × 10 m的植被调查样带。

在大渡河干旱河谷区域, 沿泸定至康定间的沿江公路每隔10–20 km设置1条100 m × 10 m的植被调查样带, 共设置5条; 在泸定县下游到磨西河口北侧岸边设置1条250 m × 10 m的植被调查样带(图1)。

群落调查时, 均以10 m × 10 m样方为单位进行。调查每个样方中的乔木种类, 测量每一株DBH ≥ 2 cm个体的高度和胸径; 调查灌木和草本的种类, 目测种群多度级和百分比盖度。对于乔木幼苗, 以高度0.5 m为界分两类记录数量。同时, 用GPS记录仪测量每个样方的海拔; 用罗盘仪测定其坡向, 并转换为0°–180°的值域, 正北为0°, 正南为180°; 用坡度计测量坡度(范围0°–90°)。从谷底到坡顶脊将坡位分成5级: 1, 谷底; 2, 中下坡位; 3, 中坡位;

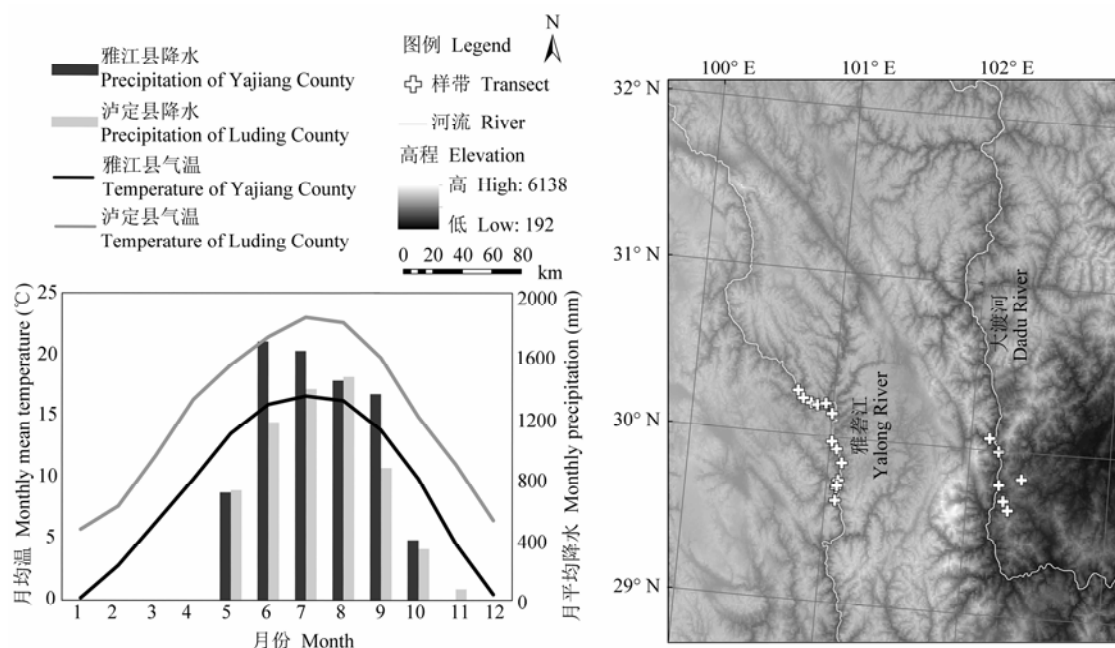


图1 雅砻江和大渡河干旱河谷的气候条件和调查样带分布

Fig. 1 Climate condition and the distribution of transect sites in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River

4, 中上坡位; 5, 坡顶脊。水平方向的坡形可分3级: 1, 凹坡; 2, 平直坡; 3, 凸坡。

1.2.2 气候数据

本研究采用WorldClim全球气候数据集(空间分辨率1 km)的月均温和月降水数据(<http://www.worldclim.com/>), 以及中国国家气象信息中心提供的中国西南地区206个气象台站54年(1960年10月至2014年2月)观测数据(<http://www.nmic.gov.cn/>), 结合3'空间分辨率(插值成100 m)的数字高程模型(SRTM, <http://datamirror.csdb.cn/>)进行海拔校正和插值, 生成各个调查样点的多年平均气候数据(刘晔, 2015)。

利用校正后的气候数据, 提取各样带相应经纬度坐标上的气温、降水数据。由于干旱河谷特殊的水热条件, 从中选出最具有代表性的7个气候数据指标(方精云等, 2002; Hawkins et al, 2003): 年均温(MAT); 最热月均温(WT); 最冷月均温(CT), 采用一月的均温值; 气温年较差(RANGE), 为最热月最高温与最冷月最低温的差值; 湿季降水量(WP); 干季降水量(DP)和降水季节性(PS), 即年内各月降水量的变异系数。

1.3 数据处理

1.3.1 植物群落数量分类分析及对环境的响应

考虑到双向指示种分析(TWINSPAN, Hill, 1979)方法仍是目前最常用的植物群落数量分类方法之一(沈泽昊等, 2000; Zhang et al, 2010)。本研究采用TWINSPAN对雅砻江和大渡河干旱河谷样带的物种构成进行植物群落分类, 依据群落冠层和地被层优势种组合命名。

采用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)探究雅砻江和大渡河干旱河谷植物群落对环境响应的差异。典范对应分析可以基于环境约束进行植物群落和物种分布的排序, 且结果可与TWINSPAN分类相互补充。分析在PC-ORD软件(McCune & Mefford, 1999)中完成。

1.3.2 样带植物 α 多样性分析

采用稀疏法(rarefaction)估计雅砻江和大渡河干旱河谷的植物物种丰富度。稀疏法是根据物种在样方中的分布信息来估算物种丰富度的一种统计方法, 反映了物种构成的整体信息, 可估算从样方总体中随意抽取数个样方组成的样方亚组的物种数(Thomas et al, 2004), 适用于对具有不同取样强度的群落之间进行物种多样性比较。

采用在处理非平衡实验数据方面具有优势的多元统计的混合效应模型(Little et al, 1996)来分析雅砻江和大渡河干旱河谷植物物种丰富度在去除河流影响后对环境因子的响应。本文中, 河流作为随机效应变量; 而地形(海拔、坡向、坡度、坡位、坡形)及气候指标(年均温、最热月均温、最冷月均温、气温年较差、湿季降水量、干季降水量、降水季节性)作为固定效应变量。分析在统计软件R3.2.1(Bates et al, 2015)的lme4程序包中完成。

1.3.3 样带植物 β 多样性分析

样方间的 β 多样性是计算任意两个样方之间的物种构成差异, 用Jaccard相似性系数(C_j) (Jaccard, 1912)来评价。其计算公式是:

$$C_j = \frac{c}{a+b-c} \quad (1)$$

其中, c 表示两个样本共有物种数, a 和 b 分别表示样本A和B的物种总数。Jaccard相似性系数(C_j)的取值范围在[0, 1], 值越大, 说明相似性越高。计算所有样带间, 包括同一河谷样带间以及两条河谷样带间的Jaccard相似性系数, 构成相似性矩阵。在计算Jaccard相似性系数时, 不采用多度加权。分析用统计软件R3.2.1的vegan程序包完成。

为反映地理空间和环境差异两个因素对雅砻江和大渡河干旱河谷植物群落构建影响的相对大小, 采用Mantel检验分析物种构成相似性矩阵分别与空间距离矩阵和环境距离矩阵之间的相关程度。为剔除地理距离矩阵和环境距离矩阵的相互作用, 采用偏Mantel检验分析物种构成相似性矩阵与另一距离矩阵的相关关系(Legendre & Legendre, 1998)。

生物分布的地理隔离效应首先是由空间距离引起的, 即IBD (isolation by distance)效应(Jenkins et al, 2010)。但研究表明地形等景观因素对生物分布与扩散的阻隔效应往往超出单纯的距离隔离效应(Ohsawa et al, 2008; Antillensis et al, 2012), 并存在与空间尺度相关联的效应变化(Rahbek et al, 2007)。为了探讨地理隔离效应影响群落物种构成变化的实质和作用尺度, 本文采取如下步骤计算成对样点之间的地理距离: (1)依据地理坐标计算点对之间的欧氏距离作为空间距离; (2)以雅砻江与大渡河干旱河谷之间最短直线距离(113 km)的不同倍数 i ($i = 1, 2, 3, \dots$)作为两江之间的地理隔离 K ; (3)在所得的地理距离矩阵中, 保持雅砻江和大渡河内部样点之

间距离不变; 对于雅砻江与大渡河之间样点对, 其地理距离为样点对的几何距离加 K 值; (4)改变 K 值为113 km的不同倍数, 得到不同的距离矩阵, 分别做Mantel检验(Mantel, 1967)。分析在统计软件R3.2.1的vegan程序包实现。

2 结果

2.1 雅砻江与大渡河干旱河谷物种组成特点

雅砻江干旱河谷共记录到种子植物244种, 隶属于74科169属, 大渡河干旱河谷种子植物共241种, 隶属于80科176属。

雅砻江干旱河谷中植物属丰富度最高的前10科分别为: 菊科26属(38种)、豆科9属(15种)、禾本科9属(9种)、唇形科7属(12种)、蔷薇科6属(12种)、毛茛科4属(10种)、伞形科4属(5种)、荨麻科4属(4种)、茜草科3属(7种)和迎春花科3属(5种)。

大渡河干旱河谷中植物属丰富度最高的前10科为: 菊科18属(25种)、禾本科18属(21种)、豆科17属(24种)、大戟科6属(6种)、藜科6属(8种)、百合科5属(7种)、唇形科4属(6种)、茜草科4属(6种)、旋花科4属(4种)和漆树科3属(5种)。

雅砻江干旱河谷中的菊科和蔷薇科植物种数要多于大渡河干旱河谷, 而大渡河干旱河谷的禾本科和豆科植物种数要多于雅砻江。

2.2 雅砻江与大渡河干旱河谷物种丰富度特征

结果表明, 雅砻江和大渡河的物种丰富度随着调查面积增加而增加的速率接近。在相同的样方面积下, 雅砻江的干旱河谷物种丰富度略高于大渡河(图2)。

以河流作为随机效应变量, 其他环境因子作为固定效应变量的混合效应模型结果显示(表1), 无论是灌木层还是草本层, 河流差异本身就解释了样方物种丰富度的绝大部分变化量(灌木层92.1%, 草本层92.2%); 去除河流影响后, 影响雅砻江和大渡河干旱河谷灌木层和草本层丰富度的主要因素有年均温、坡向和坡度。在气候因素中, 两条河流干旱河谷灌木层和草本层的丰富度与年均温均呈显著负相关关系。地形因子中, 从北坡到南坡, 雅砻江干旱河谷灌木层和草本层的丰富度减小, 而大渡河干旱河谷灌木层和草本层的丰富度增大。雅砻江和大渡河干旱河谷灌木层丰富度与坡度显著正相关, 而草本层丰富度与坡度无显著关系。

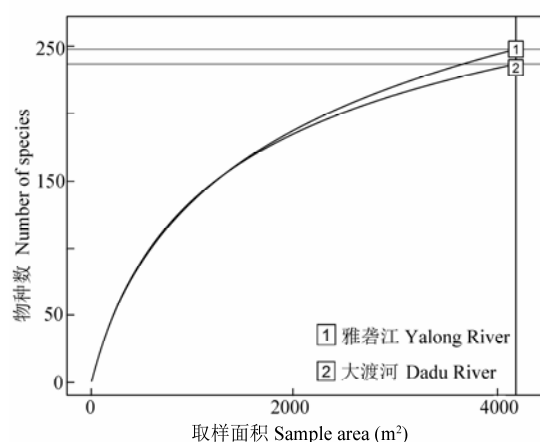


图2 雅砻江和大渡河干旱河谷植物种-面积曲线

Fig. 2 The species-area curve for plant species in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River

2.3 植物群落分类与排序

雅砻江和大渡河干旱河谷的植物群落可划分为5个类型(图3)。这5种群落类型在生境和物种构成上存在区别, 其中位于大渡河的群落类型A不同于其他植物群落(表2), 属于亚热带针阔叶混交林。无论是灌木密度还是草本密度, 群落类型A都是最大的。与大渡河相比, 雅砻江的植物群落中的灌木密度和草本密度要低。

CCA排序结果表明: 7个环境因子可以解释河谷群落物种构成变化的60.7%, 其中第一、二轴分别承担了19.5%和15.8%的信息量。第一轴主要反映了降水(包括年平均降水量和最干季降水量)和海拔的影响, 第二轴主要反映了坡向的影响(图4)。其中, 大渡河干旱河谷的样带主要分布于第二轴的右侧, 较为分散; 而雅砻江干旱河谷的样带主要分布在第二轴的左侧, 较为集中。除位于第二轴右侧海拔较低(1,400 m)的雅砻江样带外, 左侧的雅砻江样带主要受海拔和坡度共同影响。相比于雅砻江干旱河谷段, 大渡河干旱河谷段海拔更低, 降水更少, 植物群落类型主要受降水影响。

2.4 群落 β 多样性的Mantel检验

雅砻江和大渡河干旱河谷植物群落间物种构成差异的关联因素见表3。雅砻江和大渡河干旱河谷样带间的Jaccard相似性系数与地理距离均为显著负相关关系($R = -0.576$)。考虑到地理距离的表达可能存在不确定性, 对其进行定量分析, 结果显示, 随着距离矩阵中雅砻江与大渡河干旱河谷之间样点对的距离倍增, Jaccard相似性系数与地理距离矩

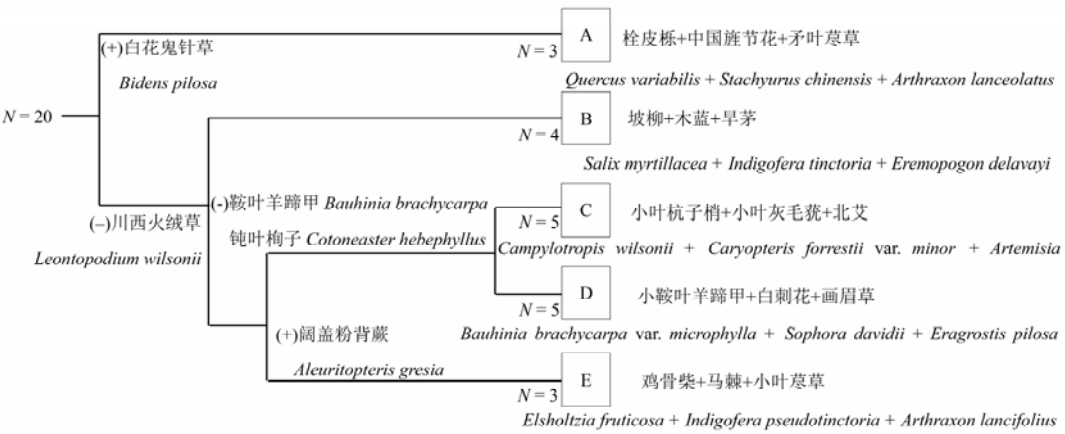


图3 雅砻江和大渡河干旱河谷植物TWINSpan群落分类图。(+)表示与分类聚组正相关, (-)表示与分类聚组负相关。
Fig. 3 Diagram of TWINSpan for community classification in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River. (+) means it is positive relation with classification, (-) means it is negative relation with classification.

表1 雅砻江和大渡河干旱河谷植物丰富度的混合效应模型模拟结果
Table 1 The mixed-effect model estimated for plant richness in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River

			年均温 Mean annual temperature	坡向 Aspect	坡度 Slope	河流解释 River explanation	限制性最大似然估计 REML criterion
灌木层 Shrub layer	雅砻江 The Yalong River		-0.202**	-0.747**	0.020*	92.10%	76.1
	大渡河 The Dadu River		-0.432**	1.005**	0.016*		
草本层 Herb layer	雅砻江 The Yalong River		-0.537**	-0.687**	—	92.20%	104.9
	大渡河 The Dadu River		-0.969**	1.451**	—		

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. REML means restricted estimation maximum likelihood.

表2 雅砻江和大渡河干旱河谷植物群落类型特征(平均值±标准差)
Table 2 The features of community types in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River (mean ± SD)

群落类型 Community type	河流 River	海拔 Elevation (m)	灌木密度 Shrub density (/100 m ²)	草本密度 Herb density (/100 m ²)	植被型 Vegetation type
类型A Type A	大渡河 The Dadu River	1,200	9 ± 4	41 ± 10	亚热带针阔叶混交林 Coniferous and broadleaved mixed forest in subtropical
类型B Type B	大渡河-雅砻江 The Dadu River-the Yalong River	1,400	3 ± 1	19 ± 3	暖性落叶阔叶灌丛 Warm deciduous broadleaved shrub
类型C Type C	雅砻江 The Yalong River	2,600	4 ± 2	21 ± 4	暖性落叶阔叶灌丛 Warm deciduous broadleaved shrub
类型D Type D	雅砻江 The Yalong River	2,700	6 ± 3	26 ± 6	暖性落叶阔叶灌丛 Warm deciduous broadleaved shrub
类型E Type E	雅砻江 The Yalong River	2,500	4 ± 1	25 ± 7	暖性落叶阔叶灌丛 Warm deciduous broadleaved shrub

群落类型A、B、C、D、E含义同图3。

The meaning of Type A, B, C, D and E are the same as in Fig. 3.

阵的相关系数先增加, 后趋于平稳。当倍数增加到5倍时, 相关系数接近平稳($R = -0.74$), 表明雅砻江和大渡河干旱河谷间的地理隔离效应约为空间几何距离的5倍(图5)。雅砻江和大渡河干旱河谷样带间的Jaccard相似性系数与环境距离也呈显著负相关关系($R = -0.727$), 且大于地理距离。

偏Mantel检验结果表明, 在剔除环境距离影响

后, 样带间的Jaccard相似性系数与地理距离没有显著的相关性($R = -0.013$, $P = 0.513$); 而在剔除了地理距离影响后, 雅砻江和大渡河样带间的Jaccard相似性系数与环境距离仍然为显著负相关($R = -0.543$, $P = 0.001$), 说明环境差异是群落物种构成差异的主导因素。在5倍距离基础上, 经偏Mantel检验发现, 在剔除环境距离影响后, Jaccard相似性系数

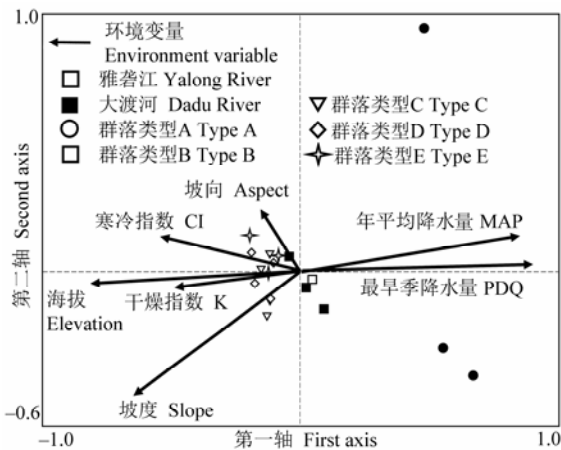


图4 雅砻江和大渡河干旱河谷植物群落的CCA排序。群落类型A、B、C、D、E含义同图3。
Fig. 4 The CCA ordination for plant communities in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River. MAP, Mean annual precipitation; PDQ, Precipitation in driest quarter. The meaning of Type A, B, C, D and E are the same as in Fig. 3.

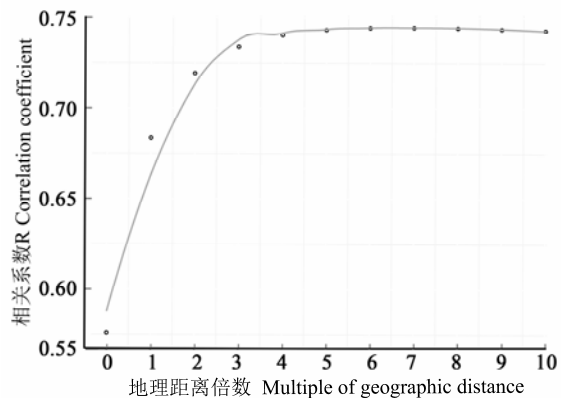


图5 雅砻江和大渡河干旱河谷地理隔离效应曲线。相关系数指的是Jaccard相似性系数矩阵与地理距离矩阵的相关系数。
Fig. 5 The geographical isolation curve in dry valleys of the Yalong River and the Dadu River. R means the correlation coefficient between Jaccard similarity index matrix and geography distance matrix.

与地理距离为显著负相关, 地理距离相比之前未加隔离处理的相关性大幅增加($R = -0.451$, $P = 0.001$), 与环境距离的影响近似。

3 讨论

群落数量分类和CCA排序结果表明, 尽管雅砻江和大渡河的干旱河谷段在地理位置上接近, 但两个地区的植物群落却不相似。影响雅砻江干旱河谷植被构成的主要因素为海拔和地形因子(坡度-坡

表3 雅砻江和大渡河干旱河谷植物物种构成相似性Mantel检验及偏Mantel检验

Table 3 The results of Mantel test and partial Mantel test for similarities of plant species composition between dry valleys of the Yalong River and the Dadu River

距离矩阵 Distance matrices	R	P
环境 Environmental	-0.727	0.001
环境 地理距离 Environmental Geographical distance	-0.543	0.001
环境 5倍地理距离 Environments 5 × Geographical distance	-0.401	0.002
地理距离 Geographical distance	-0.576	0.001
地理距离 环境 Geographical distance Environments	-0.013	0.513
5 × 地理距离 环境 5 × Geographical distance Environments	-0.451	0.001

向), 而影响大渡河植被构成的主要因素为降水。
相较于植被构成, 海拔对于雅砻江-大渡河干旱河谷区域的灌木层-草本层的丰富度没有显著影响。从数字高程模型中可以看出, 雅砻江与大渡河干旱河谷段两个地区的海拔高程有很大区别。大渡河干旱河谷段平均海拔为1,338 m, 而雅砻江干旱河谷段平均海拔为2,632 m, 相差约1,300 m。海拔上的差别导致雅砻江干旱河谷段比大渡河干旱河谷段温度要低约8℃。雅砻江-大渡河干旱河谷区域气温较高, 年蒸发量大; 气温高, 使得土壤水分大量蒸发而干燥化。温度为物种多样性的限制因子, 温度越高, 多样性越低(刘兴良等, 2001)。海拔的作用很大程度上体现在温度的差异上, 可能因此导致大渡河干旱河谷段的多样性要低于雅砻江。

生物地理学的经典理论强调了距离对生物扩散和生物多样性维持的影响(Wright, 1943; Slatkin, 1993)。地理环境的不同能够影响物种丰富度及其构成(Preston, 1962), 而景观尺度的时空格局对于物种遗传变异有很大的影响(Sork et al, 1999; Kudoh, 2001)。研究表明, 随着地理距离的增加, 基因流减少, 物种间的遗传分化增加, 物种构成越不相似, 这是由于地理距离而产生的地理隔离(Slatkin & Maddison, 1990; Manel et al, 2003; Manel & Segelbacher, 2009)。同时, 空间两点之间的生物隔离效应并非简单地取决于几何距离, 地形起伏和景观异质性所造成的阻隔效应同样显著(Sork et al, 1999; Storfer et al, 2007; Manel & Segelbacher, 2009)。当存在高山阻隔时, 花粉和种子的散播困难, 物种间不

能进行有效地交流。由地形阻隔产生的生物隔离分化效应远远强于仅由空间距离所导致的隔离效应,这也是山地被认为是全球物种分化热点区域的关键原因(Fjelds  et al, 2012)。然而,恰当地定量评估景观隔离效应一直是生物地理-景观生态以及种群遗传研究中的一个挑战(沈泽昊和吉成均, 2010)。

雅砻江和大渡河之间隔着大雪山脉(最高海拔7,556 m)(沈泽昊, 2001),这对于山脉两边低海拔干旱河谷植物的扩散交流显然具有强烈的地理隔离作用。群落 β 多样性的Jaccard指标定量反映了群落物种构成的变化程度,可受群落间地理距离和环境差异的共同影响。对雅砻江和大渡河干旱河谷 β 多样性的偏Mantel检验结果表明,当位于两江之间的样方对的地理距离用两江河谷之间最小几何距离的倍数表示时,随着反映地理隔离的地理距离倍增,雅砻江与大渡河干旱河谷物种构成相似性系数与地理距离矩阵相关性先迅速增加,直至地理距离相当于几何距离的5倍才趋于平稳。可见,在本研究的调查区域,采用约5倍的几何距离来表达雅砻江与大渡河干旱河谷之间样方对的地理距离或是一个比较合理的估计,能够较好地反映地理隔离对两地植物群落物种构成差异的影响。

本研究对雅砻江和大渡河干旱河谷的植物群落进行了调查,对群落组成上的地形隔离效应首次提出了定量估计。由于样本量有限,文中所得结果的普遍性还有待进一步检验。另一方面,样方生境条件的气候变量值是用较粗空间分辨率-较大误差的区域气候数据降尺度生成的。尽管该方法可以解决区域尺度气象观测站点稀疏、气候变量空间分布数据不足的限制,是当前用气候条件解释区域植物群落结构与组成变化的常规做法,但气候变量数据与群落物种构成数据在空间尺度上的不匹配是这类数据应用中不可回避的缺陷,也是本研究结果解释率较低的主要原因。因此对研究结果的应用还需谨慎,不宜做过于精细的推断。

参考文献

- Antillensis E, Barker BS, Rodríguez-Robles JA, Aran VS, Waide RB, Cook JA (2012) Sea level, topography and island diversity: phylogeography of the Puerto Rican Red-eyed Coquí. *Molecular Ecology*, 21, 6033–6052.
- Bai WQ, Zhang YL, Bao WK (2003) Landscape patterns and dynamics in the upper reaches of Dadu River. *Journal of Natural Resources*, 18(1), 75–80. (in Chinese with English abstract) [摆万奇, 张镔铨, 包维楷 (2003) 大渡河上游地区景观格局与动态. *自然资源学报*, 18(1), 75–80.]
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Brown JH, Stevens GC, Kaufman DM (1996) The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 597–623.
- Cao M, Jin ZZ (1989) Classification of vegetation in Qiao Jia dry-hot river valley of Jinsha River, Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 11, 324–336. (in Chinese with English abstract) [曹敏, 金振洲 (1989) 云南巧家金沙江干热河谷的植被分类. *云南植物研究*, 11, 324–336.]
- Fang JY, Song YC, Liu HY, Piao SL (2002) Vegetation-climate relationship and its application in the division of vegetation zone in China. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1105–1122.
- Fjelds  J, Bowie RCK, Rahbek C (2012) The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 249–265.
- Guan WB, Yan MS, Ma KM, Liu GH, Wang XL, Tang H (2004) The relationships between plant community species turnover rates and environmental factors in the arid valley of Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 2367–2373. (in Chinese with English abstract) [关文彬, 冶民生, 马克明, 刘国华, 汪西林, 谭辉 (2004) 岷江干旱河谷植物群落物种周转率与环境因子的关系. *生态学报*, 24, 2367–2373.]
- He F, Xie W, Liu XL, Ma QY, He YP, Chen JH, Cai XH, Long TL (2008) Pteridophytic flora of the upper reaches of the Yalong River in western Sichuan Province. *Journal of Chengdu University (Natural Science Edition)*, 27, 276–280. (in Chinese with English abstract) [何飞, 谢伟, 刘兴良, 马钦彦, 何亚平, 陈俊华, 蔡小虎, 隆廷伦 (2008) 川西雅砻江上游地区蕨类植物区系研究. *成都大学学报(自然科学版)*, 27, 276–280.]
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guegan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JRG (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hill MO (1979) TWINSPLAN—A Fortran Program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two-way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Cornell University Press, Ithaca.
- Jaccard P (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jacquemyn H, Butaye J, Hermy M (2001) Forest plant species richness in small, fragmented mixed deciduous forest patches: the role of area, time and dispersal limitation. *Journal of Biogeography*, 28, 801–812.
- Jenkins DG, Carey M, Czerniewska J, Fletcher J, Hether T, Jones A, Knight S, Knox J, Long T, Mannino M, McGuire M, Riffle A, Segelsky S, Shappell L, Sterner A, Strickler T, Tursi R (2010) A meta-analysis of isolation by distance: relic or reference standard for landscape genetics? *Ecogra-*

- phy, 33, 315–320.
- Jin ZZ (1998) Study on the floristic elements of seed plant in the dry-warm valleys of Yunnan and Sichuan. *Guihaia*, 18, 313–321. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1998) 滇川干暖河谷种子植物区系成分研究. *广西植物*, 18, 313–321.]
- Jin ZZ (1999a) The floristic study on seed plants in the dry-hot valleys, Yunnan and Sichuan. *Guihaia*, 19, 1–14. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1999a) 滇川干热河谷种子植物区系成分研究. *广西植物*, 19, 1–14.]
- Jin ZZ (1999b) A phytosociological study on the semi-savanna vegetation in the dry-hot valleys of Yuanjiang River, Yunnan. *Guihaia*, 19, 289–302. (in Chinese with English abstract) [金振洲 (1999b) 云南元江干热河谷半萨王纳植被的植物群落学研究. *广西植物*, 19, 289–302.]
- Jin ZZ (2002) Floristic Features of Dry-hot and Dry-warm Valleys in Yunnan and Sichuan Provinces. Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲 (2002) 滇川干热河谷与干暖河谷植物区系特征. 云南科技出版社, 昆明.]
- Jin ZZ, Ou XK (2000) Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, Lancangjiang Vegetation of Dry-Hot Valley. Yunnan University Press, Yunnan Science & Technology Press, Kunming. (in Chinese) [金振洲, 欧晓昆 (2000) 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被. 云南大学出版社, 云南科技出版社, 昆明.]
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Kudoh H (2001) Gene flow among plant populations in ecological landscape. *Japanese Journal of Ecology*, 84, 1285–1293.
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, pp. 139–141, 247–258, 279. Elsevier, Amsterdam.
- Lomolino MV (2000) Ecology's most general, yet protean pattern: the species–area relationship. *Journal of Biogeography*, 27, 17–26.
- Liu LH (1989) Vegetational types of the valleys in the Hengduan Mountains region. *Mountain Research*, 7, 175–182. (in Chinese with English abstract) [刘伦辉 (1989) 横断山区干旱河谷植被类型. *山地研究*, 7, 175–182.]
- Liu XL, Mu CL, Xiang CH, Su YM (2001) Natural features of arid river valleys in western Sichuan and their vegetation restoring and reestablishing ways. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 22(2), 10–17. (in Chinese with English abstract) [刘兴良, 慕长龙, 向成华, 宿以明 (2001) 四川西部干旱河谷自然特征及植被恢复与重建途径. *四川林业科技*, 22(2), 10–17.]
- Liu Y (2015) Plant Diversity and Biogeography of the Arid Valleys in Southwest China. PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [刘晔 (2015) 中国西南干旱河谷植物多样性与生物地理. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Liu ZZ, Peng PH, Zhou ZK (2013) Application of 3S techniques in vegetation type investigation in Yajiang. *Geospatial Information*, 11(2), 78–79. (in Chinese with English abstract) [刘中正, 彭培好, 周正坤 (2013) 基于3S技术的雅江县植被类型调查与分析. *地理空间信息*, 11(2), 78–79.]
- Little RC, Milliken GA, Stroup WW (1996) *SAS System for Mixed Models*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Manel S, Schwartz MK, Luikart G, Taberlet P (2003) Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 189–197.
- Manel S, Segelbacher G (2009) Perspectives and challenges in landscape genetics. *Molecular Ecology*, 18, 1821–1822.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27, 209–220.
- McCune B, Mefford M (1999) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, version 4.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, USA.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009) Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009) 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Ohsawa T, Saito Y, Sawada H, Ide Y (2008) Impact of altitude and topography on the genetic diversity of *Quercus serrata* populations in the Chichibu Mountains, central Japan. *Flora*, 203, 187–196.
- Ou XK (1988) The study of flora in Yuanmou dry-hot river valley. *Acta Botanica Yunnanica*, 10, 11–18. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆 (1988) 元谋干热河谷植物区系研究. *云南植物研究*, 10, 11–18.]
- Ou XK, Jin ZZ (1996) A preliminary study on the flora and ecological diversity in Jinsha River dry-hot valley. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 14, 318–322. (in Chinese with English abstract) [欧晓昆, 金振洲 (1996) 金沙江干热河谷植物区系和生态多样性的初步研究. *武汉植物学研究*, 14, 318–322.]
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43, 185–215.
- Rahbek C, Gotelli NJ, Colwell RK, Entsminger GL, Rangel TFL, Graves GR (2007) Predicting continental-scale patterns of bird species richness with spatially explicit models. *Proceedings of the Royal Society of London B. Biological Sciences*, 274, 165–174.
- Siefert A, Razvenscroft C, Weiser MD, Swenson NG (2013) Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 682–691.
- Shen R, Zhang JL, He B, Li F, Zhang ZM, Zhou R, Ou XK (2010) The structure characteristic and analysis on similarity of grassland community in dry-hot valley of Yuanjiang River. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 2821–2825. (in Chinese with English abstract) [沈蕊, 张建利, 何彪, 李峰, 张志明, 周睿, 欧晓昆 (2010) 元江流域干热河谷草地植物群落结构特征与相似性分析. *生态环境学报*, 19, 2821–2821.]
- Shen ZH, Fang JY, Liu ZL, Wu J (2001) Patterns of biodiversity

- sity along the vertical vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountains. *Acta Phytocologica Sinica* 25, 721–732. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 方精云, 刘增力, 伍杰 (2001) 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析. *植物生态学报*, 25, 721–732.]
- Shen ZH, Fei SL, Feng JM, Liu YN, Liu ZL, Tang ZY, Wang XP, Wu XP, Zheng CY, Zhu B, Fang JY (2012) Geographical patterns of community-based tree species richness in Chinese mountain forests: the effects of contemporary climate and regional history. *Ecography*, 35, 1134–1146.
- Shen ZH, Ji CJ (2010) Landscape genetics: principles and its applications for the genetic effects of habitat fragmentation. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5066–5076. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 吉成均 (2010) 景观遗传学原理及其在生境片段化遗传效应研究中的应用. *生态学报*, 30, 5066–5076.]
- Shen ZH, Jin YX, Zhao ZE, Wu JQ, Huang HD (2000) A study on the quantitative classification of forest communities of Dalaoling region at the Three Gorges. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 18, 99–107. (in Chinese with English abstract) [沈泽昊, 金义兴, 赵子恩, 吴金清, 黄汉东 (2000) 三峡大老岭地区森林群落的数量分类研究. *武汉植物学研究*, 18, 99–107.]
- Slatkin M, Maddison W (1990) Detecting isolation by distance using phylogenies of genes. *Genetics*, 126, 249–260.
- Slatkin M (1993) Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution*, 47, 264–279.
- Sork VL, Nason J, Campbell DR, Fernandez JF (1999) Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 219–224.
- Storfer A, Murphy MA, Evans JS, Goldberg CS, Robinson S, Spear SF (2007) Putting the “landscape” in landscape genetics. *Heredity*, 98, 128–142.
- Tang ZY, Fang JY, Chi XL, Feng JM, Liu YN, Shen ZH, Wang XP, Wang ZH, Wu XP, Zheng CY, Gaston KJ (2012) Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. *Ecography*, 35, 1083–1091.
- Thomas K, Anna MH, Thomas W (2004) Rarefaction method for assessing plant species diversity on a regional scale. *Ecography*, 27, 532–544.
- Wan DH, Xia J, Song XF, Liu SX (2008) Evaluation of ecological water requirement based on hydrological cycle analysis. *Journal of Hydraulic Engineering*, 39, 994–1000. (in Chinese with English abstract) [万东辉, 夏军, 宋献方, 刘苏峡 (2008) 基于水文循环分析的雅砻江流域生态需水量计算. *水利学报*, 39, 994–1000.]
- Wang IJ (2012) Environmental and topographic variables shape genetic structure and effective population sizes in the endangered Yosemite toad. *Diversity and Distributions*, 18, 1033–1041.
- Wang YJ, Huang CD, Zhang J, Yang WQ, Wang XS (2010) Species diversity, biomass and their relationship of shrub-beries in an arid valley of the Minjiang River. *Arid Zone Research*, 27, 567–572. (in Chinese with English abstract) [王勇军, 黄从德, 张健, 杨万勤, 王宪帅 (2010) 岷江干旱河谷灌丛物种多样性. 生物量及其关系. *干旱区研究*, 27, 567–572.]
- Wright S (1943) Isolation by distance. *Genetics*, 28, 114–138.
- Ye MS, Guan WB, Tan H, Ma KM, Liu GH, Wang XL (2004) The α diversity of shrubs community in the arid valley of the Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1123–1130. (in Chinese with English abstract) [冶民生, 关文彬, 谭辉, 马克明, 刘国华, 汪西林 (2004) 岷江干旱河谷灌丛 α 多样性分析. *生态学报*, 6, 1123–1130.]
- Ye MS, Guan WB, Wu B, Ma KM, Liu GH, Wang XL, Chen JY (2006) Plant community complexity in the arid valley of Minjiang River. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3159–3165. (in Chinese with English abstract) [冶民生, 关文彬, 吴斌, 马克明, 刘国华, 汪西林, 陈箐妍 (2006) 岷江干旱河谷植物群落的复杂性. *生态学报*, 26, 3159–3165.]
- Yang QZ (2007) Study on the arid-valley scrubs in the upper reaches of Minjing River. *Journal of Mountain Research*, 25(1), 1–32. (in Chinese with English abstract) [杨钦周 (2007) 岷江上游干旱河谷灌丛研究. *山地学报*, 25(1), 1–32.]
- Yu X, Feng L, Yan DH, Jia YW, Yang SH, Hu DL, Zhang MZ (2008) Development of distributed hydrological model for Yalongjiang River Basin. *Journal of China Hydrology*, 28(3), 49–53. (in Chinese with English abstract) [俞烜, 冯琳, 严登华, 贾仰文, 杨舒媛, 胡东来, 张明珠 (2008) 雅砻江流域分布式水文模型开发研究. *水文*, 28(3), 49–53.]
- Zhang JT, Li S, Li M (2010) A comparison of self-organizing feature map clustering with twinspace and fuzzy C-means clustering in the analysis of woodland communities in the Guancen Mts, China. *Community Ecology*, 11, 120–126.
- Zhang RZ (1992) The Dry Valleys of the Hengduan Mountains Region. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张荣祖 (1992) 横断山区干旱河谷. 科学出版社, 北京.]
- Zhang WH, Lu T, Zhou JY, Kang YX, Ma KM, Liu GH (2003) A floristic study on seed plants in the upper reaches of Minjiang River. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 23, 888–894. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 卢涛, 周建云, 康永祥, 马克明, 刘国华 (2003) 岷江上游流域种子植物区系研究. *西北植物学报*, 23, 888–894.]

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)

附录 Supplementary Material

附录1 样带信息

Appendix 1 Information of belt transects

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2015300-1.pdf>

韩杰, 沈泽昊, 石松林, 彭培好. 雅砻江和大渡河干旱河谷植被物种多样性比较: 气候、地形与空间的影响. 生物多样性, 2016, **24** (4): 421–430.
<http://www.biodiversity-science.net/CN/10.17520/biods.2015300>

附录1 样带信息

Appendix 1 Information of belt transects

样带	海拔 Elevation (m)	坡向 Aspect (°)	坡度 Slope (°)	坡位 Position	坡形 Shape
大渡河样带1	1,236	60	30	4	2
大渡河样带2	1,432	140	38	4	2
大渡河样带3	1,424	65	32	4	2
大渡河样带4	1,540	45	36	4	2
大渡河样带5	1,250	65	18	4	2
大渡河样带6	1,200	150	30	4	2
雅砻江样带1	2,588	135	30	4	2
雅砻江样带2	2,563	105	36	4	2
雅砻江样带3	2,590	100	32	4	2
雅砻江样带4	2,725	180	35	4	2
雅砻江样带5	2,736	148	38	4	2
雅砻江样带6	2,735	135	35	4	2
雅砻江样带7	2,656	85	35	4	2
雅砻江样带8	2,693	135	25	4	2
雅砻江样带9	2,693	150	30	4	2
雅砻江样带10	2,520	135	38	4	2
雅砻江样带11	2,554	180	30	4	2
雅砻江样带12	2,612	90	38	4	2
雅砻江样带13	2,552	110	36	4	2
雅砻江样带14	1,236	60	30	4	2

坡位分成5级: 1, 谷底; 2, 中下坡位; 3, 中坡位; 4, 中上坡位; 5, 坡顶脊。坡形分成3级, 1, 凹坡; 2, 平直坡; 3, 凸坡。
Position was classified into five levels: 1, valley bottom; 2, lower side slope; 3, mid-slope; 4, upper side slope; 5, hilltop. Slope shape was classified into three levels: 1, concave; 2, straight; 3, convex.