

中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性

李家湘^{1,2} 熊高明¹ 徐文婷¹ 李跃林³ 卢志军⁴ 赵常明¹ 谢宗强^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中南林业科技大学林学院, 长沙 410004; ³中国科学院华南植物园, 广州 510650; ⁴中国科学院武汉植物园水生植物与流域生态国家重点实验室, 武汉 430074

摘要 灌丛是亚热带一种重要的自然植被类型, 有关其植物生活型方面的研究资料较少。该文采用分层随机抽样方法布设688个样点, 系统调查了亚热带常绿阔叶林区域内灌丛维管植物生活型组成, 分析其生活型谱特征、地理格局及其与水热因子间的关系。研究发现: (1)亚热带灌丛中, 木本植物种数占总种数的56.37%, 其中落叶和常绿木本植物种数各占33.88%和22.49%; 草本植物占43.63%, 以多年生草本为主, 占35.15%; 生活型组成以高位芽植物为主, 其次为地面芽植物, 生活型谱表现为高位芽植物>地面芽植物>一年生草本>隐芽植物>地上芽植物。(2)植物生活型主要表现为经度和海拔格局; 高位芽植物随经度增加逐渐增多, 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物随经度增加而减少; 地面芽植物和隐芽植物随海拔升高而逐渐增加, 高位芽植物、地上芽植物和一年生植物随海拔升高而逐渐减少。(3)气候因子中, 最热月平均气温和最冷月降水量与高位芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物的相关性最大; 随着最热月平均气温的升高和最冷月降水量增多, 高位芽植物比例增加, 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物减少; 最热月平均气温和最冷月降水量可解释亚热带灌丛生活型谱地理格局变异的41.97%, 其中28.35%由两者共同贡献。研究结果表明: 高位芽植物和地面芽植物受温度和降水共同影响, 隐芽植物对温度梯度的反应更加灵敏, 一年生植物对降水的响应更加强烈, 地上芽植物不随水热梯度发生大的波动; 最热月平均气温和最冷月降水量是影响灌丛植物生活型谱地理格局最重要的水热因子。

关键词 植物生活型谱; 地理格局; 敏感性; 环境梯度; RDA排序

引用格式: 李家湘, 熊高明, 徐文婷, 李跃林, 卢志军, 赵常明, 谢宗强 (2017). 中国亚热带灌丛植物生活型组成及其与水热因子的相关性. 植物生态学报, 41, 147–156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0212

Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation

LI Jia-Xiang^{1,2}, XIONG Gao-Ming¹, XU Wen-Ting¹, LI Yue-Lin³, LU Zhi-Jun⁴, ZHAO Chang-Ming¹, and XIE Zong-Qiang^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²College of Forest, Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, China; ³South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; and ⁴Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China

Abstract

Aims Shrubland is one of the most important vegetation types in subtropical region, but studies on its life-form composition and geographic patterns are scarce. In this paper, we addressed the following questions: what are the characteristics of the composition of plant life forms of subtropical shrublands in China? And what are the relationships between the life form compositions, geographic patterns of subtropical shrublands and hydrothermal factors?

Methods A total of 688 plots, designed with the stratified random sampling method, were systematically set and investigated in subtropical shrublands in China. Life forms were identified based on Raunkiaer's (1934) life form systems. Life form spectrums were compiled at each sampling site and within the whole shrubland, respectively. Partial correlation analysis was applied to reveal the latitudinal, longitudinal and altitudinal patterns of each life form. Pearson's correlation analysis was adopted to evaluate the relationships between each life form and hydrothermal factors. Further, redundancy analysis (RDA) was used to distinguish the effect of temperature and precipitation on geographical variations of life forms.

Important findings (1) In subtropical shrublands in China, 56.37% of the total species were woody species,

收稿日期Received: 2016-06-28 接受日期Accepted: 2016-11-11

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xie@ibcas.ac.cn)

among which 33.88% were deciduous species and 22.49% were evergreen species. The remaining 43.63% of the total species were herbaceous species, dominated by 35.15% perennials. Generally, phaenerophytes (Ph) was the most dominant component, while the second dominant one was hemicryptophytes (H). The life form spectrum showed a pattern of Ph (55.74%) > H (31.03%) > T (therophytes 8.80%) > Cr (cryptophytes 4.08%) > Ch (chamaephytes 1.34%). (2) Plant life forms mainly exhibited longitudinal and altitudinal patterns. With the increase of longitude, the percentage of Ph tended to increase while H, Cr and T tended to decrease. Furthermore, an increase in altitude would lead to an increase in H and Cr but a decrease in Ph, Ch and T. (3) Among all the investigated climatic factors, the mean temperature of the warmest month (MWT) and the mean precipitation of the coldest month (MCP) had the greatest impact on Ph, H, Cr and T. With an increase of MWT and MCP, Ph would increase while H, Cr and T would decrease. Taken together, MWT and MCP could explain 41.97% of the variation of life form spectrum, among which 28.35% was attributed to their joint-effect. The results suggested that Ph and H were mainly influenced by both temperature and precipitation, and that Cr was more sensitive to temperature gradients. Besides, T was more sensitive to precipitation, and Ch showed little fluctuation along hydrothermal gradients. In conclusion, MWT and MCP are the most important hydrothermic factors that determine the geographic patterns of life forms in subtropical shrublands in China.

Key words plant life-form spectra; geographic patterns; sensitivity; environmental gradients; RDA ordination

Citation: Li JX, Xiong GM, Xu WT, Li YL, Lu ZJ, Zhao CM, Xie ZQ (2017). Composition of plant life forms of subtropical shrubland in China and its correlation with temperature and precipitation. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 147–156. doi: 10.17521/cjpe.2016.0212

生活型是植物通过对环境条件长期适应, 在其生理、结构, 尤其是外部形态上的一种具体表现(生态适应性), 其组成是群落层片结构划分的主要依据, 群落中优势植物生活型决定了群落的外貌形态(高贤明和陈灵芝, 1998; 宋永昌, 2004; Raju *et al.*, 2014)。常用的植物生活型系统是Raunkiaer分类系统(Raunkiaer, 1934)。该系统认为植物在不良季节休眠芽所在的位置是表达其适应不利季节的最好方式(Pavón *et al.*, 2000; Odland, 2009)。由于植物长期对区域综合自然环境条件的趋同适应, 植物生活型谱可以较清楚地反映出当地的气候特征, 并与植被类型有着密切的联系。不同地区相同群落类型由于环境条件的差异形成不同的植物生活型谱(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; Vashistha *et al.*, 2011; Amjad *et al.*, 2016); 同一地区处于不同演替阶段的植物群落, 生活型谱也有差异(张光富和宋永昌, 2001; 雷泞菲等, 2002; Hedwall *et al.*, 2015)。因此, 分析植被生活型组成特点及其地理格局有助于我们认识区域气候环境特点及其地域分异规律, 理解植物对环境的适应策略(郭柯等, 1998; Chen *et al.*, 2005; Raju *et al.*, 2014)。

植物生活型的地理格局(即地带性规律), 反映了植物群落物种组成在经度、纬度或海拔梯度上的变化规律, 是水分、热量及水热综合作用的结果(刘守江等, 2003)。目前, 大部分关于植物生活型的研

究多在热带、亚热带、温带以及干旱半干旱地区地带性植被中开展(王梅峒, 1987; 高贤明和陈灵芝, 1998; Wang *et al.*, 2003; 胡正华等, 2004; Raju *et al.*, 2014; Hedwall *et al.*, 2015)。众多研究发现, 随着纬度和海拔的增加, 高位芽植物和一年生植物比例逐渐减小, 地面芽植物、地下芽植物相应地增多(Raunkiaer, 1934; 郭泉水等, 1999; Wang *et al.*, 2003; Mahdavi *et al.*, 2012); 亦有一年生植物随海拔梯度逐渐增加的报道(Pavón *et al.*, 2000)。在同一植被区域内, 由于植被类型和环境因子差异不大, 生活型谱在纬度和海拔梯度上没有显著差异, 但随着植被演替阶段的正向更替, 高位芽植物的比例呈递增趋势, 地面芽植物、地下芽和一年生植物有所减少(雷泞菲等, 2002)。造成这种差异的主要原因与各生活型植物对水热梯度的响应方式(郭柯等, 1998; Swaine & Becker, 1999; Chen *et al.*, 2005; Raju *et al.*, 2014), 以及与各研究区域内受限制的环境梯度(郭泉水等, 1999; Mahdavi *et al.*, 2012)有关。以往基于局域群落或较大范围的全部维管植物生活型的研究不仅反映了区域环境特点, 而且得到生活型谱随环境梯度变化的定性结果(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; Wang *et al.*, 2003; Batalha & Martins, 2004), 但特定生态系统在较大地理范围内的定量研究结果较为少见, 尤其是湿润地区非地带性优势植被类型(如灌丛)的资料极为缺乏。

中国亚热带常绿阔叶林区域为中低纬度上一狭长的自然植被带, 东部临海, 西部毗连喜马拉雅山脉, 自西向东地势抬升, 气候受大陆影响的程度逐渐增大, 造就了区域内显著的降水(经度)梯度和温度(海拔)梯度。优越的水热条件孕育了丰富的物种和多样性的植被类型, 其中灌丛是目前区域内分布最广、面积最大的植被类型(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007), 但关于灌丛植物生活型方面的研究资料较少(张光富和宋永昌, 2001)。本文对亚热带灌丛进行了系统的抽样调查, 旨在揭示灌丛植物生活型谱特征、地理格局及其与水热因子之间的相关关系, 拟回答以下问题: 亚热带灌丛植物生活型谱特征是什么? 灌丛植物生活型的地理格局及其与水热因子间有何关系?

1 研究区域概况

中国亚热带常绿阔叶林区域位于全球面积最大的湿润型亚热带季风气候区, 地理范围在 21.80° – 34.00° N、 92.00° – 123.00° E之间(图1)。该区域年平均气温在 16° C以上; 最冷月平均气温为 0 – 15° C;

$\geq 10^{\circ}$ C年积温 $4\,500$ – $7\,500^{\circ}$ C; 无霜期 250 – 350 天; 年降水量在 $1\,000$ mm以上, 最高可达 $3\,000$ mm, 降水主要集中在夏、秋两季。土壤主要有黄褐土、黄棕壤、黄壤、红壤、砖红壤性红壤、铁质砖红壤性红壤、石灰土和山地草甸土, 在海拔梯度上表现为: 700 m以下为红黄壤, 700 – $1\,400$ m为黄壤和灰化黄壤, $1\,300$ – $1\,700$ m或 $1\,400$ – $1\,900$ m为山地黄棕壤, $1\,900$ – $2\,300$ m为灰棕壤, $2\,300$ m以上的山顶或山脊为山地灌丛草甸土(赵济, 1995)。地带性植被是亚热带常绿阔叶林, 现存植被以次生天然林、人工林和灌丛为主。目前灌丛总面积约 0.58×10^6 km², 相当于该区域总面积(2.46×10^6 km²)的 $1/4$ (中国科学院中国植被图编辑委员会, 2007)。根据聚类 and 指示种分析, 亚热带灌丛从可划分为低山丘陵灌丛、石灰岩灌丛和亚高山中山灌丛3个植被亚型(李家湘, 2016)。

2 研究方法

2.1 数据采集

亚热带灌丛的群落学调查在2011–2013年采用分层随机抽样方法进行, 范围涉及浙江、福建、江

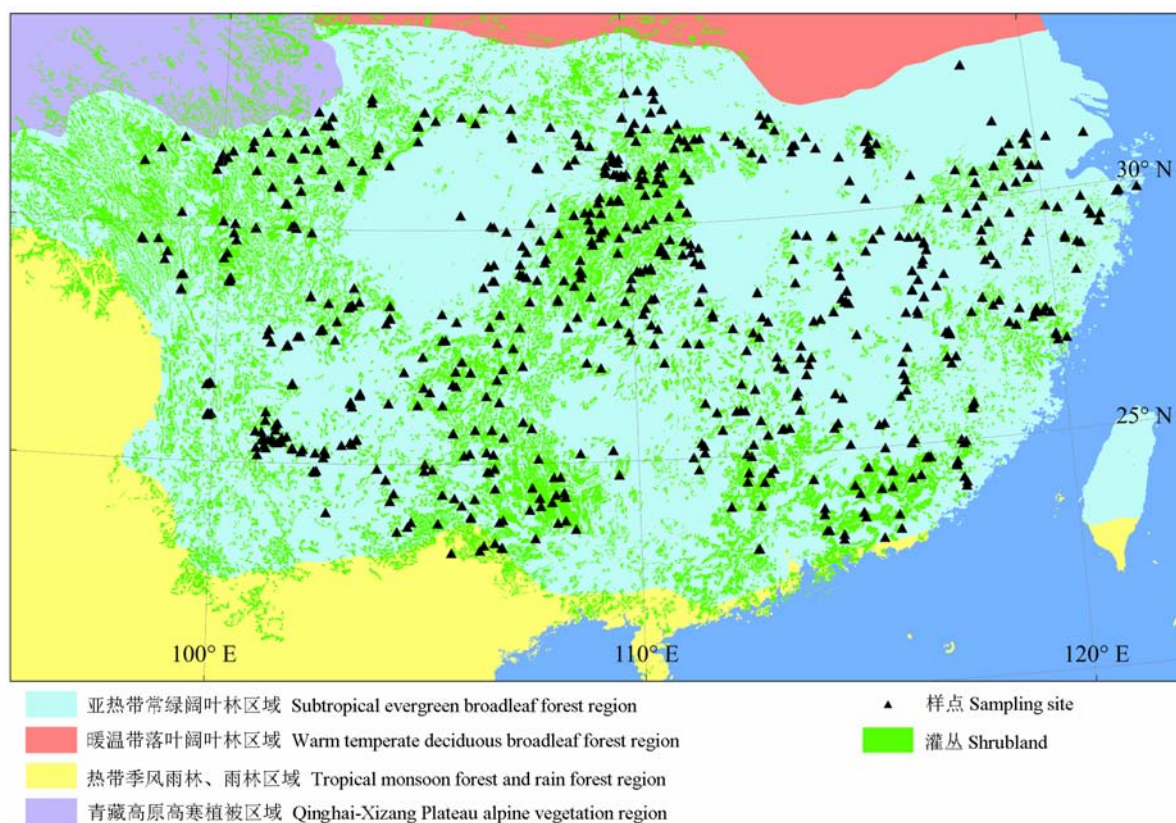


图1 亚热带常绿阔叶林区域灌丛样点分布。

Fig. 1 Distribution of sampling sites for shrubland investigation in subtropical broadleaf evergreen forest region.

苏、上海、江西、湖南、湖北、重庆、四川、贵州、云南等省市,共布设了688个样点(图1)。每个样点上选择结构一致的群落,设置1块25 m × 25 m的样地,沿样地对角线选择3个5 m × 5 m的样方调查灌木种类,在每个样方的四角和中心共设置5个1 m × 1 m的小样方调查草本种类(谢宗强和唐志尧, 2015)。样方内所有维管植物均鉴定到种,对未鉴定到种的植物在科或属等级计数,同时确定每种植物的生活型。经统计,688个样点共记录维管植物1 863种(包括未鉴定到属的28种),隶属于182科741属(李家湘, 2016)。

样点的气候数据来源于世界气象网站上的0.5°×0.5°的气象栅格数据(Hijmans *et al.*, 2005),基于每个样点的经纬度信息,在Arc GIS 9.2 (ESRI, Redlands, California, USA)中提取月平均气温(MMT)和月降水量(MMP),并以此来计算年平均气温(MAT)、最热月平均气温(MWT)、最冷月平均气温(MCT)、年降水量(MAP)、最热月降水量(MWP)、最冷月降水量(MCP)以及生长季降水量(MGP)。

2.2 生活型划分

植物生活型根据Raunkiaer (1934)的植物生活型系统划分为高位芽植物、地上芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物五大类。由于亚热带灌丛多为森林砍伐后所形成的次生植被,其种类组成与其前身各种森林存在密切联系(吴征镒, 1980; 张光富和宋永昌, 2001),以灌木占优势,但某些乔木树种零星生长而盖度小,或因樵采或火烧,在相当长时期内保持灌木状(祁承经和肖育檀, 1990)。因此,在进行生活型划分时,我们首先将维管植物划分为常绿乔木、落叶乔木、常绿灌木、落叶灌木、常绿木质藤本、落叶木质藤本、亚灌木、多年生草本、一年生草本、多年生草质藤本和一年生草质藤本等生长型(Whittaker, 1970);然后根据植物生长的实际高度、习性、冬芽的位置等特征将所有生长型进一步归类到生活型系统中。根据公式“某群落某生活型的百分数(%) = 该群落内某生活型种数/该群落内植物总种数×100”计算生活型比例,并绘制生活型谱。

2.3 数据分析

为了揭示各生活型的地理格局,对样点上的生活型组成与纬度、经度和海拔间进行偏相关分析。偏相关分析能在控制其他变量的线性影响条件下分

析两变量间的线性相关性,可用来评估格局的独立性和显著性(国志兴等, 2007)。对生活型比例与经度进行偏相关分析时,将纬度和海拔选择为控制变量;反之,将其他变量选择为控制变量,即得到经度、纬度或海拔与物种丰富度的偏相关系数。

为了分析温度和降水对各生活型组成的影响,采用Pearson相关系数评估单个水热因子与各生活型的关系,运用双尾 t 检验检验相关系数的显著性,所有 p 值用Holm法(Holm, 1979)进行校正。同时采用RDA排序分析来分析亚热带灌丛生活型组成在水热梯度上的变化规律和主要水热因子,排序分析以及水热因子与排序轴之间的关系均用Monte-Carlo置换999次进行显著性检验($p < 0.001$)(Legendre *et al.*, 2011)。用基于偏RDA分析的变差分解来衡量温度和降水用对亚热带灌丛生活型组成变异的相对贡献量(Borcard *et al.*, 2011)。因同类水热因子间存在较强的共线性,在RDA排序和偏RDA分析时,仅选择了影响最大的温度和降水因子参与分析。

所有统计分析在Excel 2013和R 3.2.1软件中进行。

3 结果

3.1 亚热带灌丛植物生活型谱

亚热带灌丛中,木本(乔木、灌木、亚灌木和木质藤本)和草本植物(草质藤本和草本)分别占总种数的56.37%和43.63% (表1)。其中落叶木本和常绿木本植物分别占33.88%和22.49%。乔木习性的树种占总种数的15.14%;灌木树种占37.15%;藤本植物占4.08%,其中不乏大型木质藤本,如崖豆藤属(*Millettia*)、瓜馥木属(*Fissistigma*)、羊蹄甲属(*Bauhinia*)等。草本物种以多年生草本最丰富,占总种数的35.15% (包括草质藤本2.09%)。植物生活型以高位芽植物为主,占总种数的54.75%;其次为地面芽植物,占31.03%;一年生植物、隐芽植物和地上芽植物分别占8.80%、4.08%和1.34% (图2)。

3.2 生活型与地理因子的相关性

灌丛中生活型与纬度、经度和海拔之间不同程度地相关,总体上各生活型与经度和海拔的相关性均显著大于纬度(表2)。其中,高位芽植物与经度显著正相关($r = 0.42, p < 0.001$),与纬度($r = -0.13, p < 0.001$)和海拔($r = -0.18, p < 0.001$)显著负相关;地上芽植物和一年生植物与经度和海拔均呈显著负相

表1 亚热带灌丛维管植物生长型

Table 1 Growth forms of vascular plants in subtropical shrublands

生长型 Growth form	常绿 Evergreen	落叶 Deciduous	多年生 Perennial	一年生 Annual	合计 Total
乔木 Tree	128 (6.87)	154 (8.27)			282 (15.14)
灌木 Shrub	268 (14.39)	411 (22.06)			679 (36.45)
亚灌木 Sub-shrub		13 (0.70)			13 (0.70)
木质藤本 Woody vine	23 (1.23)	53 (2.84)			76 (4.08)
草质藤本 Herbaceous vine			31 (1.66)	8 (0.43)	39 (2.09)
草本植物 Herb			624 (33.49)	150 (8.05)	774 (41.54)
合计 Total	419 (22.49)	631 (33.87)	655 (35.15)	158 (8.48)	1 863 (100.00)

括号内数字为各生长型所占总种数的比例(%)。

The numbers in parentheses indicate the proportion (%) of each growth form in total species.

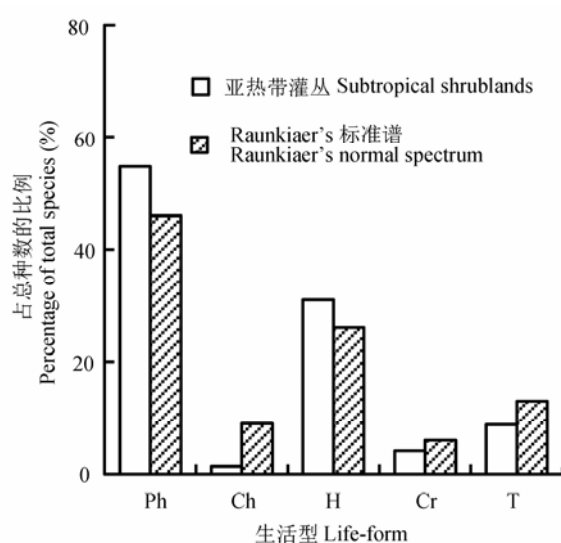


图2 亚热带灌丛植物生活型谱。Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。

Fig. 2 The spectrum of life-forms of shrublands across subtropical region. Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively.

表2 各生活型比例与经纬度和海拔的偏相关系数

Table 2 Partial correlation coefficients between each life-form and latitude, longitude and altitude

生活型 Life-form	纬度 Latitude (°)	经度 Longitude (°)	海拔 Altitude (m)
高位芽植物 Phanerophyte	-0.13***	0.42***	-0.18***
地上芽植物 Chamaephyte	-0.05	-0.26***	-0.25***
地面芽植物 Hemicryptophyte	0.08*	-0.27***	0.25***
隐芽植物 Cryptophyte	0.00	0.02	0.39***
一年生植物 Therophyte	0.15***	-0.33***	-0.17***

***、**和*分别表示回归显著性水平 $p < 0.001$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ 。

***, ** and * represent significant level $p < 0.001$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively.

关系($p < 0.001$), 但前者未表现出显著的纬度相关性($p > 0.05$), 后者则与纬度显著正相关($p <$

0.001); 地面芽植物与经度显著负相关($p < 0.001$), 而与纬度($p < 0.05$)和海拔($p < 0.001$)显著正相关; 然而, 隐芽植物仅与海拔显著正相关($r = 0.39$, $p < 0.001$), 而与纬度和经度没有显著相关关系($p < 0.05$)。尽管高位芽植物、地面芽植物和一年生植物也都表现出一定的纬度相关性, 但其相关系数(依次为-0.13、0.08和0.15)却显著低于经度(0.42、-0.27和-0.33)和海拔(-0.18、0.25和-0.17)。

RDA排序(图3A)也显示出经度和海拔是影响灌丛生活型组成变异的主要地理因子, 排序图从左到右主要反映随经度减少和海拔升高, 高位芽植物比例逐渐减少, 地面芽植物、隐芽植物、一年生植物逐渐增加的地理格局; 地上芽植物位于排序图的中心点附近, 说明其不随地理梯度发生较大变异。

3.3 水热因子对灌丛生活型组成的影响

各生活型比例均不同程度地受水热因子的显著影响(表3)。从相关系数大小来看, 高位芽植物对温度和降水变化的响应最为强烈, 其次是地面芽植物和隐芽植物, 而地上芽植物受温度和降水的影响最小。7个气候因子中, MWT和MCP为影响最大的温度和降水指标, 与高位芽植物、地面芽植物、隐芽植物和一年生植物的相关系数在同类因子中均最大。高位芽植物与MWT和MCP显著正相关(相关系数均为0.65), 地面芽植物、隐芽植物和一年生植物与MWT和MCP显著负相关, 地面芽植物与MWT的相关性(-0.60)略大于MCP (-0.54), 隐芽植物与MWT更为相关(-0.55), 而一年生植物与MCP相关性更大(-0.36)。然而, 温度(MAT和MCT)和降水(MCP)对地上芽植物的影响趋势相反, 前者与其正相关, 后者与其负相关。

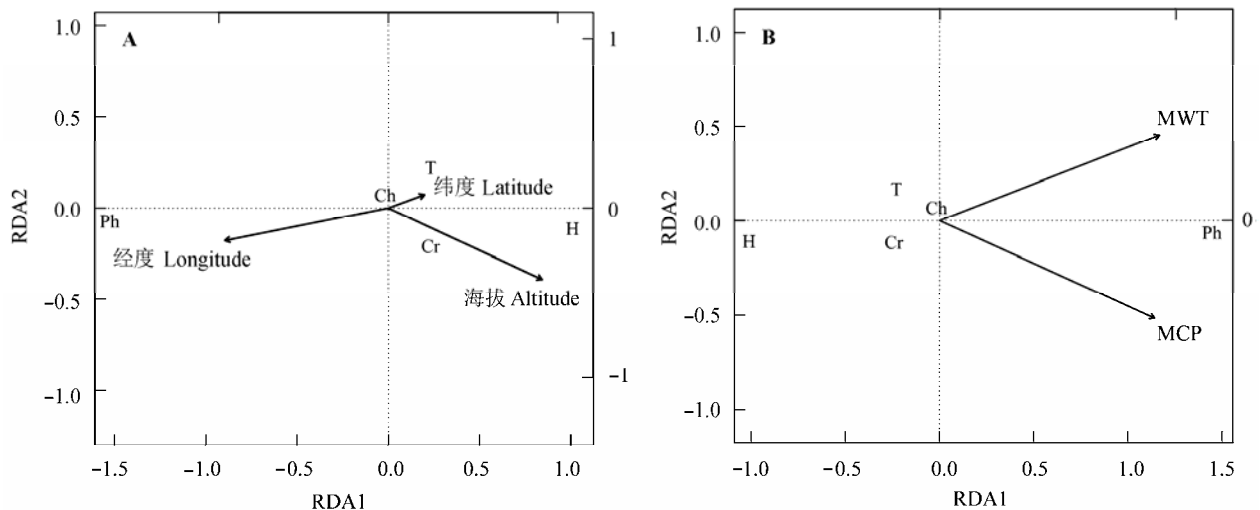


图3 生活型谱与地理变量(A)和主要水热因子(B)的冗余分析(RDA)排序图。Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。MCP和MWT为平均最冷月降水量和最热月平均气温。
Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) ordination biplots between life-form spectrum and geographical factors (A) and the main hydrothermal factors (B). Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively. MCP and MWT are mean precipitation of the coldest month and mean temperature of the warmest month, respectively.

表3 各水热因子与生活型的Pearson相关系数
Table 3 Pearson's coefficients between hydrothermic factors and each life-form

气候指标 Climate factor	Ph	Ch	H	Cr	T
年平均气温 Mean annual temperature (MAT, °C)	0.56***	0.14***	-0.54***	-0.50***	-0.13***
最冷月平均气温 Mean temperature of the coldest month (MCT, °C)	0.42***	0.17***	-0.43***	-0.40***	-0.08*
最热月平均气温 Mean temperature of the warmest month (MWT, °C)	0.65***	0.07	-0.60***	-0.55***	-0.19***
年降水量 Mean annual precipitation (MAP, mm)	0.60***	-0.03	-0.51***	-0.37***	-0.31***
最冷月降水量 Mean precipitation of the coldest month (MCP, mm)	0.65***	-0.10**	-0.54***	-0.37***	-0.36***
最热月降水量 Mean precipitation of the warmest month (MWP, mm)	-0.25***	0.05	0.18***	0.25***	0.13***
生长季降水量 Mean precipitation of growing season (MGP, mm)	0.59***	0.02	-0.53***	-0.37***	-0.28***

Ch、Cr、H、Ph和T分别代表地上芽植物、隐芽植物、地面芽植物、高位芽植物和一年生植物。***、**和*分别表示回归显著性水平 $p < 0.001$ 、 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ 。
Ch, Cr, H, Ph and T represents chamaephytes, cryptophytes, hemicryptophytes, phanerophytes, and therophytes, respectively. ***, ** and * represent significant level $p < 0.001$, $p < 0.01$ and $p < 0.05$, respectively.

RDA排序(图3B)轴1从左到右反映温度和降水逐渐增加的水热趋势,占排序总解释量的98.21%,可代表排序的主要环境梯度,可解释生活型组成变异的41.38%。MWT和MCP间的夹角小于45°,说明温度和降水共同决定了灌丛生活型的组成变异。从左到右随着MWT和MCP增加,高位芽植物逐渐增多,地面芽植物逐渐减少;一年生植物和隐芽植物分别位于MCP和MWT的反向延长线上,与MCP和MWT负相关;地上芽植物位于排序图的中心位置,受温度和降水的影响微弱。同时,排序共解释了亚热带灌丛生活型组成变异的41.97%,主要来源于MCP和MWT的共同贡献(28.35%),各自独立贡献仅为7.60%和6.03% (图4)。

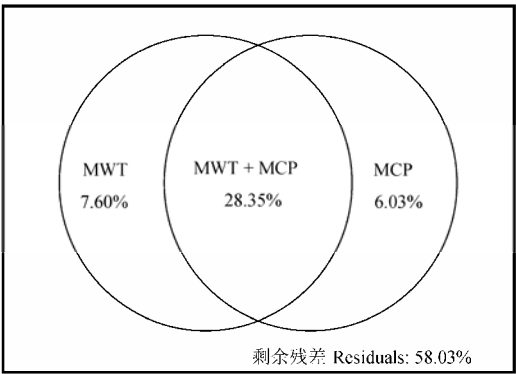


图4 最热月平均气温(MWT)和最冷月降水量(MCP)对灌丛生活型组成贡献的变差分解。
Fig. 4 Variation partitioning results of the contribution of mean temperature of the warmest month (MWT) and mean precipitation of the coldest month (MCP) to the life-form composition in shrublands.

4 讨论

4.1 高位芽植物和地面芽植物是中国亚热带灌丛生活型的优势组成

生活型体现了植物生态习性, 群落生活型组成可反映群落的外貌和结构特点(宋永昌, 2004)。亚热带灌丛植物由11类生长型组成(未记录腐生和寄生植物)(表1), 足见其群落物种的多样性; 其中以木本植物为主(1 055种, 占总种数的56.63%), 常绿木本和落叶木本分别占22.49%和33.87%, 反映了亚热带灌丛常绿、落叶和常绿落叶混交的外貌特点; 草本种类占43.37%, 说明亚热带灌丛草本层极为发达; 同时, 丰富的藤本植物(占7.17%)比例与亚热带常绿阔叶林(7.18%)(陈卫娟, 2006)相似, 亦是亚热带温暖湿润气候下植被外貌的良好反映。而乔木生活型的植物种类众多(15.14%), 特别是一些本可为乔木的树种如栎属(*Quercus*)因频繁樵采亦呈灌木状, 说明亚热带众多灌丛是森林受到频繁干扰而具有不同程度的次生特性, 与森林群落之间关系密切。

亚热带灌丛植被生活型谱以高位芽植物为主, 地面芽植物次之, 生活型规律表现为: 高位芽植物>地面芽植物>一年生植物>隐芽植物>地上芽植物, 与Raunkiaer标准型谱相似(图2)。比较而言, 亚热带灌丛中高位芽植物和地面芽植物比例较Raunkiaer标准型谱高, 其他生活型比例较低, 尤其是地上芽植物。这种生活型谱与森林群落间差异显著, 其高位芽植物(54.75%)较华北地区大尺度森林群落的结果(46.04%)(王艳红等, 2016)高, 显著低于亚热带常绿阔叶林以及常绿落叶阔叶林(80.0%–89.6%); 而地面芽植物(31.03%)却与暖温带落叶阔叶林(38.00%, 秦岭北坡)(郭泉水等, 1999)和华北地区(32.86%)(王艳红等, 2016)相当, 一年生植物比例(8.80%)显著高于常绿阔叶林和其他森林群落(0.00%–1.81%)(雷泞菲等, 2002; 王旭等, 2011)。由此构成的亚热带灌丛植物生活型谱正是亚热带东西气候分异以及干扰频繁的区域环境特点的综合反映, 即植物生活型受气候和干扰的双重影响。一方面亚热带东部为低山丘陵地貌, 毗连太平洋, 降水量与气温均较高, 极利于各类高位芽植物生长, 高比例的高位芽植物正是区域内温暖湿润气候的结果; 西部主要为中山和亚高山地貌, 气候温凉, 生长期较短, 多年生草本要籍冰雪覆盖或地温越冬, 导致分布于亚高山中山的灌丛以地面芽植物较多,

高位芽植物较东部区域有所减少。另一方面, 群落生活型谱在同一地区顺着植被的正向演替, 高位芽植物将增多, 而地面芽植物、隐芽植物和一年生植物减少(王梅峒, 1987; 雷泞菲等, 2002); 亚热带人口密集, 对自然植被的过度利用持续时间长, 植被退化严重, 灌丛多系次生群落, 其高位芽植物和地面芽植物为优势生活型特征正是其所处演替阶段的真实反映。

4.2 亚热带灌丛生活型主要表现为经度和海拔格局

本研究发现, 经度和海拔格局是亚热带灌丛植物生活型谱所表现出的主要地理格局, 而纬度格局相对较弱(表2; 图3A)。以往的研究主要针对植物生活型的纬度和海拔格局, 较多的结果表明高位芽植物随纬度和海拔的增加而减少, 地面芽植物和一年生植物随纬度和海拔的增加而增加(Raunkiaer, 1934; 曲仲湘, 1983; 郭泉水等, 1999); 但在不同区域内亦有不同的纬度和海拔地带性, 如东北地区蒙古栎(*Quercus mongolica*)群落地下芽植物比例与纬度和海拔有关, 并且与纬度的关系比海拔更为密切(于顺利等, 2000), 半干旱的陡峭植被区一年生植物随海拔升高而降低, 地面芽植物和地上芽植物随海拔升高而降低(Mahdavi *et al.*, 2012), 喀喇昆仑山区高位芽植物、一年生植物和隐芽植物在生活型谱中所占的比例随海拔升高而下降, 地面芽植物和地上芽植物所占的比例随海拔升高而增加(郭柯等, 1998)。然而本研究涉及亚热带常绿阔叶林区域跨越12个纬度、25个经度, 相对高差近5 000 m, 由纬度、经度和海拔引起的热量、水分和水热综合变化势必引起植物群落组成在水平和垂直方向上的分异, 从而表现出显著的纬度、经度和海拔格局, 但各生活型与经度和海拔的相关系数均高于纬度, 表明经度和海拔地带性是亚热带灌丛植物生活型的主要地理格局。究其成因, 该格局与亚热带区域的地形地貌特征关系紧密。其一, 亚热带为狭长的内陆地区, 西有喜马拉雅山脉、南有南岭山地、北有秦巴山地, 仅东部临海, 受太平洋季风和西南季风湿润气候的影响, 降水格局与经度存在显著的相关关系, 自东向西逐渐减少, 形成明显的降水梯度; 且由于地形地貌的影响, 随纬度的增加温度和降水的差异却较小; 其二, 亚热带东部为低山、丘陵地貌, 西部为云贵高原, 毗连青藏高原的东缘, 自东向西海拔逐渐升高, 因此也带动温度的降低, 形成连续的温

度梯度。因此, 亚热带灌丛中高位芽植物比例随经度而增加, 随海拔而减少; 地上芽植物、地面芽植物和一年生植物比例随经度而减少; 地面芽植物和隐芽植物比例随海拔而增加(表2)。

4.3 MWT和MCP是驱动亚热带灌丛生活型地理格局的关键水热因子

植物生活型是对环境因子趋同适应的结果, 与以往研究结果(Raunkiaer, 1934; 郭泉水等, 1999; 雷泞菲等, 2002; Vashistha *et al.*, 2011; Mahdavi *et al.*, 2012)一致, 不同生活型植物对水热因子具有强烈的依赖性。本研究结果发现亚热带灌丛中高位芽植物和地面芽植物受温度和降水的共同影响, 隐芽植物受温度的影响更大, 一年生植物则主要与降水相关。然而, 雷泞菲等(2002)的研究认为亚热带地区高位芽植物与温度和降水之间关系不显著, 且降水对各生活型没有显著影响。这可能是两者研究的对象和范围不同, 雷泞菲等(2002)所涉及的亚热带东部少数几个森林群落高位芽植物比例在67.2%–87.86%之间, 研究地点的环境梯度较小, 其组成变化可能与样点布设和统计上的随机性有关。本研究以灌丛为对象, 在亚热带全区范围内分层布设样点, 构建了较为完整的水热梯度, 结果更能真实地反映植物生活型与水热因子之间的关系。

相对于生活型谱特征反映区域气候特点的定性描述(王梅峒, 1987; 郭泉水等, 1999; 胡正华等, 2004), 在亚热带地区探讨决定植物生活型地理格局的关键水热因子的研究较为少见(雷泞菲等, 2002)。本文的研究结果(表2; 图3, 图4)表明MWT和MCP是影响亚热带灌丛植物生活型地理格局的主要水热因子。高位芽植物和地面芽植物与MWT和MCP的相关系数持平或相当, 前者随MWT和MCP的增加而显著增加, 后者随MWT和MCP的增加而显著减少, 说明高位芽植物与较高的生长季节温度和冬季降水关系紧密, 而地面芽植物是低温和干旱共同作用的结果。隐芽植物更多地受温度的影响, 对温度梯度的反应较水分梯度更加灵敏, 说明该生活型是生长季低温的反映; 一年生植物与MCP的相关系数较大, 说明该生活型与冬季干旱环境的关系更加紧密。然而, 地上芽植物与水热因子的关系较为微弱, 说明该生活型不随植物群落和水热梯度发生大的波动, 显示出强大的地带约束力(江洪, 1994; 王艳红等, 2016)。然而, RDA排序结果有

58.03%的变异不能被MWT和MCP所解释, 这可能是因为植物群落组成受干扰和局域生境的强烈影响所致, 今后的研究应加强干扰与环境因子对灌丛植物生活型组成影响的实证研究。

基金项目 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050302)。

参考文献

- Amjad MS, Arshad M, Sadaf HM, Durr-E-Shahwar, Akrim F, Arshad A (2016). Floristic composition, biological spectrum and conservation status of the vegetation in Nikyal valley, Azad Jammu and Kashmir. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 6, 63–69.
- Batalha MA, Martins FR (2004). Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a Cerrado site. *Brazilian Journal of Biology*, 64, 201–209.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Chen S, Bai Y, Lin G, Han X (2005). Variations in life-form composition and foliar carbon isotope discrimination among eight plant communities under different soil moisture conditions in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Ecological Research*, 20, 167–176.
- Chen WJ (2006). *Floristic Phytogeography of Evergreen Broad-leaved Forest (EBLF) in Mid-Subtropical China*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [陈卫娟 (2006). 中亚热带常绿阔叶林植物区系地理研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Gao XM, Chen LZ (1998). The revision of plant life-form system and an analysis of the life-form spectrum of forest plants in the warm temperate zone of China. *Acta Botanica Sinica*, 40, 553–559. (in Chinese with English abstract) [高贤明, 陈灵芝 (1998). 植物生活型分类系统的修订及中国暖温带森林植物生活型谱分析. 植物学报, 40, 553–559.]
- Guo K, Zheng D, Li BS (1998). The characteristics of plant life form spectra in the Karakorum-Kunlun Mountains. *Acta Phytocologica Sinica*, 22, 51–59. (in Chinese with English abstract) [郭柯, 郑度, 李渤生 (1998). 喀喇昆仑山-昆仑山地区植物的生活型组成. 植物生态学报, 22, 51–59.]
- Guo QS, Jiang H, Wang B, Yan H (1999). The quantitative classification and spatial distribution pattern of life form spectra of the plants in major Chinese forest communities. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 573–577. (in Chinese with English abstract) [郭泉水, 江洪, 王兵, 阎洪 (1999). 中国主要森林群落植物生活型谱的数量分类及空间分布格局的研究. 生态学报, 19, 573–577.]

- Guo ZX, Wang ZM, Song KS, Zhang B, Li F, Liu DW (2007). Correlations between forest vegetation *NDVI* and water/thermal condition in Northeast China forest regions in 1982–2003. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1930–1936. (in Chinese with English abstract) [国志兴, 王宗明, 宋开山, 张柏, 李方, 刘殿伟 (2007). 1982–2003年东北林区森林植被*NDVI*与水热条件的相关分析. 生态学杂志, 26, 1930–1936.]
- Hedwall PO, Skoglund J, Linder S (2015). Interactions with successional stage and nutrient status determines the life-form-specific effects of increased soil temperature on boreal forest floor vegetation. *Ecology & Evolution*, 5, 948–960.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965–1978.
- Holm S (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65–70.
- Hu ZH, Yu MJ, Xu XH, Fu HL (2004). *Castanopsis eyrei* community characteristics in Gutianshan Natural Reserve, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 15–18. (in Chinese with English abstract) [胡正华, 于明坚, 徐学红, 付海龙 (2004). 浙江古田山自然保护区甜槠群落特征研究. 生态学杂志, 23, 15–18.]
- Jiang H (1994). Study on life-form spectrum of plant community in Dongling mountain. *Acta Botanica Sinica*, 36, 884–894. (in Chinese with English abstract) [江洪 (1994). 东灵山植物生活型谱的比较研究. 植物学报, 36, 884–894.]
- Legendre P, Oksanen J, ter Braak CJF (2011). Testing the significance of canonical axes in redundancy analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 269–277.
- Lei NF, Su ZX, Song HX, Zhang Y (2002). A comparative study on life-form spectra of evergreen broad-leaved forest in different successions in Jinyun mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 267–270. (in Chinese with English abstract) [雷泞菲, 苏智先, 宋会兴, 张焱 (2002). 缙云山常绿阔叶林不同演替阶段植物生活型谱比较研究. 应用生态学报, 13, 267–270.]
- Li JX (2016). *Biodiversity Pattern and Ecosystem Productivity in Shrublands Across the Subtropical Region in China*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [李家湘 (2016). 亚热带灌丛生物多样性及其与生产力关系. 博士学位论文, 中国科学院大学, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- Liu SJ, Su ZX, Zhang JX, Hu JY (2003). Perspectives of the research on life form in land plant communities. *Journal of Sichuan Teachers College (Natural Science)*, 24, 155–159. (in Chinese with English abstract) [刘守江, 苏智先, 张璟霞, 胡进耀 (2003). 陆地植物群落生活型研究进展. 四川师范大学学报(自然科学版), 24, 155–159.]
- Mahdavi P, Akhiani H, van der Maarel E (2012). Species diversity and life-form patterns in steppe vegetation along a 3000 m altitudinal gradient in the Alborz Mountains, Iran. *Folia Geobotanica*, 48, 7–22.
- Odland A (2009). Interpretation of altitudinal gradients in south central Norway based on vascular plants as environmental indicators. *Ecological Indicators*, 9, 409–421.
- Pavón NP, Humberto H, Víctor R (2000). Distribution of plant life forms along altitudinal gradient in the semi-arid valley of zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science*, 11, 39–42.
- Qi CJ, Xiao YT (1990). *Vegetation of Hunan*. Hunan Science and Technology Press, Changsha. (in Chinese) [祁承经, 肖育檀 (1990). 湖南植被. 湖南科学技术出版社, 长沙.]
- Qu ZX, Wu YS, Wang HJ, Jiang HQ, Tang TG (1983). *Plant Ecology*. High Education Press, Beijing. (in Chinese) [曲仲湘, 吴玉树, 王焕校, 姜汉桥, 唐廷贵 (1983). 植物生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Raju VS, Gopal P, Suthari S (2014). Environmental assessment of climate of a habitat through floristic life-form spectra, a case study of Warangal north forest division, Telangana, India. *Journal of Natural Sciences*, 2, 77–93.
- Raunkiaer C (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Song YC (2004). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌 (2004). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Swaine MD, Becker P (1999). Woody life-form composition and association on rainfall and soil fertility gradients in Ghana. *Plant Ecology*, 145, 167–173.
- The Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences (2007). *Vegetation Map of the People's Republic of China 1:1 000 000*. Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2007). 中华人民共和国植被图 1:1 000 000. 地质出版社, 北京.]
- Vashistha RK, Rawat N, Chaturvedi AK, Nautiyal BP, Prasad P, Nautiyal MC (2011). Characteristics of life-form and growth-form of plant species in an alpine ecosystem of Northwest Himalaya. *Journal of Forestry Research*, 22, 501–506.
- Wang G, Zhou G, Yang L, Li Z (2003). Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slope of Qilianshan Mountains, Gansu, China. *Plant Ecology*, 165, 169–181.
- Wang MT (1987). Study on life-forms of evergreen broad-leaved forest in subtropics of China. *Journal of Ecology*, 6,

- 21–23. (in Chinese with English abstract) [王梅岷 (1987). 中国亚热带常绿阔叶林生活型的研究. 生态学杂志, 6, 21–23.]
- Wang X, Hu WQ, Li JX, Huang SN (2011). Preliminary studies on montane elfin forest community characteristics in mountain Shikengkong of Nanling in Guangdong Province. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology*, 31, 12–17. (in Chinese with English abstract) [王旭, 胡文强, 李家湘, 黄世能 (2011). 广东南岭石坑崆山顶矮林群落结构特征. 浙江林业科技, 31, 12–17.]
- Wang YH, Xu X, Zhang DJ, Zhang HY (2016). Effects of climate and habitat heterogeneity on the distribution pattern of plant life form in North China. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 44(16), 9–13. (in Chinese with English abstract) [王艳红, 徐翔, 张东杰, 张化勇 (2016). 气候和生境异质性对华北地区植物生活型分布格局的影响. 安徽农业科学, 44(16), 9–13.]
- Whittaker RH (1970). *Communities and Ecosystems*. Macmillan Company, New York.
- Wu ZY (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Xie ZQ, Tang ZY (2015). Technical specification of field investigation and laboratory analysis for carbon sequestration in shrubland ecosystems. In: Compilation Group of Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems ed. *Observation and Investigation for Carbon Sequestration in Terrestrial Ecosystems*. Science and Technology Press, Beijing. 145–191. (in Chinese) [谢宗强, 唐志尧 (2015). 灌丛生态系统固碳研究的野外调查与室内分析技术规范. 见: 生态系统固碳观测与调查技术规范编写组编. 生态系统固碳观测与调查技术规范. 科学技术出版社, 北京. 145–191.]
- Yu SL, Chen LZ, Ma KP (2000). Life-form spectrum of vascular plants of *Quercus mongolica* communities in Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae*, 36(3), 118–121. (in Chinese with English abstract) [于顺利, 陈灵芝, 马克平 (2000). 东北地区蒙古栎群落生活型谱比较. 林业科学, 36(3), 118–121.]
- Zhang GF, Song YC (2001). Studies on species composition, structure and physiognomy of shrub communities in Tiantong Region, Zhejiang Province. *Guihaia*, 21, 201–207. (in Chinese with English abstract) [张光富, 宋永昌 (2001). 浙江天童灌丛群落的种类组成、结构及外貌特征. 广西植物, 21, 201–207.]
- Zhao J (1995). *Natural Geography of China*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [赵济 (1995). 中国自然地理. 高等教育出版社, 北京.]

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 王 薇



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览