

李巧玉, 陈娟, 张小晶, 陶建平. 川西亚高山彩叶林群落数量分类、排序与物种多样性[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (3): 519-528

Li QY, Chen J, Zhang XJ, Tao JP. Quantitative classification, ordination, and species diversity of subalpine colored-leaf forest communities in western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (3): 519-528

川西亚高山彩叶林群落数量分类、排序与物种多样性

李巧玉 陈娟 张小晶 陶建平✉

西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室 重庆 400715

摘要 植物群落是森林美学景观形成的物质基础。彩叶林是川西亚高山地区重要的森林景观美学资源, 分析彩叶林群落的分类、排序和物种多样性, 可以为了解彩叶林群落景观形成和维持机制提供基础数据。基于34个彩叶林群落调查数据, 选用双向指示种法分析(two-way indicator species analysis, TWINSpan)和Ward聚类对彩叶林群落进行数量分类, 采用CCA(canonical correspondence analysis)排序分析彩叶林群落类型分布与地形因子的关系, 采用Kruskal-Wallis检验和拟合分析彩叶林群落物种多样性特征及其与地形因子的关系。结果显示: (1) 研究区调查得到木本植物62种, 其中彩叶树种50种, 隶属19科31属; (2) 结合TWINSpan和Ward数量分类将34个样方划分为13个彩叶林群落类型; (3) CCA排序结果表明海拔和坡向是影响该地区彩叶林群落分布的重要环境因子; (4) 不同彩叶林群落间物种多样性差异显著, 分布于中海拔、阴坡区域的彩叶林群落物种多样性高。本研究表明川西亚高山彩叶林群落的分布和物种多样性受海拔和坡向的调控, 结果可为川西亚高山彩叶林的生态保护和合理利用提供基础数据。(图6 表4 参47)

关键词 彩叶林; 数量分类; 物种多样性; 地形因子; 亚高山森林

Quantitative classification, ordination, and species diversity of subalpine colored-leaf forest communities in western Sichuan, China

LI Qiaoyu, CHEN Juan, ZHANG Xiaojing & TAO Jianping✉

Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract The plant community is the material basis for the formation of forest esthetic landscape. The colored-leaf forest is an important forest landscape esthetic resource in the subalpine region of western Sichuan. The analysis of the classification, ordination, and species diversity of the colored-leaf forest community will provide basic data to better understand its formation, maintenance mechanisms, and landscape. Based on field investigation, 34 colored-leaf forest communities were quantitatively classified using Two-way Indicator Species Analysis (TWINSpan) and Ward clustering. Furthermore, canonical correspondence analysis (CCA) was used to analyze the relationships between the communities and topographical factors, a Kruskal-Wallis test was used to analyze the differences in species diversity between community types, and a fitting analysis was used to examine the relationship between species diversity and environmental factors. The results were as follows: (1) 62 wood plant species were recorded within the study area, including 50 colored-leaf tree species, belonging to 31 genera and 19 families; (2) based on TWINSpan and Ward analyses, the 34 colored-leaf forest communities were classified into 13 types; (3) the CCA ordination results indicated that altitude and aspect were the important environmental factors affecting the distribution of colored-leaf forest communities; and (4) there were significant differences in species diversity between the colored-leaf forest communities, and the communities distributed in the medium altitude and shaded aspect areas exhibited higher species diversity. The distribution and species diversity of subalpine colored-leaf forest communities in western Sichuan are regulated by altitude and aspect. These results provide a basis for ecological protection and rational utilization of colored-leaf forests in western Sichuan.

Keywords colored-leaf forest; quantitative classification; species diversity; topographical factor; subalpine forest

收稿日期 Received: 2021-01-13 接受日期 Accepted: 2021-03-22

国家重点研发计划项目(2017YFC0505003)资助 Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFC0505003)

✉通讯作者 Corresponding author (E-mail: taojp@swu.edu.cn)

森林景观是以森林生态系统为主的景观,是森林植被与人类感知相互作用所产生的自然景色^[1]。森林景观不仅是重要的自然物质资源,而且还是重要的自然美学资源,是开展森林生态旅游的重要保障^[2-3]。据国家林草局2019年公布数据显示,我国森林旅游人次达18亿人次,占国内旅游人数约30%,创造社会综合产值 1.75×10^4 亿元^[4]。随着我国社会和经济健康持续发展,森林旅游产业得以快速发展,森林景观作为自然风景的重要美学资源,逐渐得到许多生态学家和森林管理者重视^[5]。

植物群落是森林景观的主体,是森林景观形成和维持的物质基础^[6]。群落物种组成、结构和物种多样性是决定森林景观结构和生态系统服务功能的重要因素^[7-10]。一定地区森林群落物种组成、多样性和分布是该地区一系列因子综合作用的结果^[11-12]。数量分类和排序分析是研究群落特征与环境因子的关系的重要方法^[13-15]。对群落特征与环境因子关系的研究,有助于了解植物群落及其对应森林景观的形成和维持机制,对森林生态系统的服务功能和稳定发展具有重要意义。

彩叶林是指由一定彩叶树种组成并且在特定时间内形成色彩丰富的森林景观的森林总称^[16-17]。亚高山彩叶林不仅具有水源涵养、水土保持、生物多样性维护等重要基础生态服务功能,还具有独特的景观美学服务功能,可以为森林生态旅游的发展提供物质基础,对区域旅游经济发展起着重要作用^[18-20]。因此,亚高山彩叶林对维持川西地区社会-经济-生态平衡具有重要意义。川西亚高山地区独特的地形条件和气候特征为彩叶林提供了重要环境条件,广泛分布着各种各样的彩叶林。目前,许多学者对川西亚高山森林生态系统开展了多方面的研究^[21-25],但多数以常绿针叶树种为主的亚高山暗针叶林为研究对象,对亚高山彩叶林的研究鲜见报道。因此,我们以川西理县亚高山彩叶林为研究对象,结合群落调查、数量分类和排序方法对彩叶林群落进行调查分析,旨在了解川西亚高山彩叶林群落特征及其影响因子,为深入了解彩叶林景观形

成和维持机制的研究提供基础数据,同时也为区域彩叶林景观资源保护和可持续利用提供一定依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省理县境内彩叶林区,主要分布于杂谷脑镇、朴头镇、古尔沟镇、米亚罗镇和夹壁乡,地理位置为 $102^{\circ}41'-103^{\circ}14'E$, $31^{\circ}17'-31^{\circ}50'N$,海拔2 000-3 500 m,地处青藏高原东缘,是典型的高山峡谷区,属于山地季风气候区,年平均气温 $6-9^{\circ}C$,年平均降雨量在700-900 mm区间,集中降雨在5-10月^[26]。该区域分布我国目前已知最大彩叶林风景区米亚罗风景区,面积超过3 000 km²^[27],以彩叶林为基础开展的秋季森林生态旅游对区域经济发展具有重要地位。

1.2 样方设置与群落调查

对研究区进行实地踏查,依据亚高山彩叶林群落分布特性,采用典型样方法,选取34个样地(图1),每一样地设置1个样方,其中乔木林样地的样方大小为 $20 m \times 20 m$,共29个,灌木林样地的样方大小为 $10 m \times 10 m$,共5个。每个乔木林样方划分为4个 $10 m \times 10 m$ 小样方,每个灌木林样方划分为4个 $5 m \times 5 m$ 小样方,详细调查记录每个小样方内出现于冠层上部所有树种的物种名、胸径、树高、株数。其中,乔木林样方测定所有胸径 $\geq 5 cm$ 的树种,灌木林样方测定所有胸径 $\geq 1 cm$ 的树种。同时记录每个样方的经度、纬度、海拔、坡向和坡度环境特征(表1)。

1.3 数据处理

1.3.1 物种数据 计算每个样方中各物种的重要值(important value, IV)、每个群落的物种丰富度(S)、Shannon-Wiener多样性指数(H)、Simpson多样性指数(D)和Pielou均匀度指数(J)^[28]。

重要值计算:

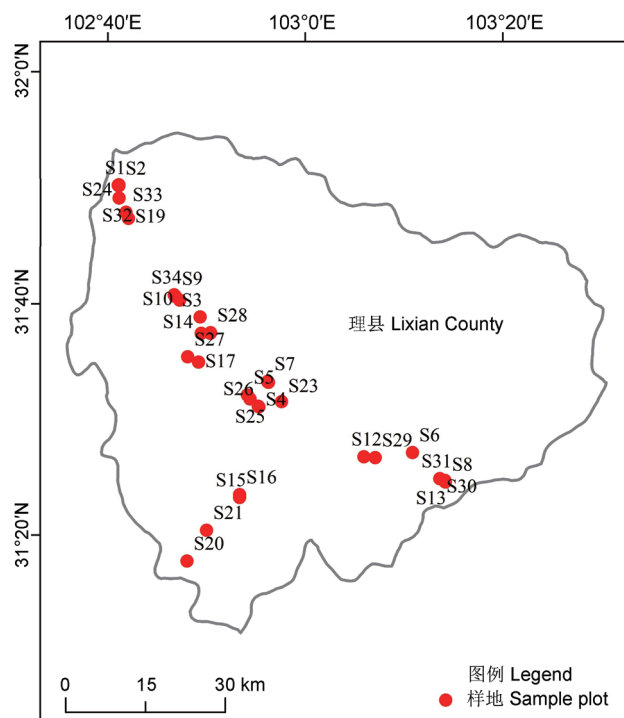


图1 样地分布示意图。

Fig. 1 Distribution map of the sample plots.

表1 样方基本信息
Table 1 Basic information of the plots

样方 Plot	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (h/m)	坡度 Slope	坡向* Aspect*	样方 Plot	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (h/m)	坡度 Slope	坡向* Aspect*
S1	31°50'13.31"	102°41'05.94"	3481	29	2	S18	31°37'26.85"	102°49'29.56"	2664	40	2
S2	31°50'10.24"	102°41'09.56"	3449	30	3	S19	31°47'21.94"	102°42'07.23"	3157	31	3
S3	31°40'38.76"	102°46'50.76"	3066	30	2	S20	31°17'43.08"	102°48'02.20"	3366	10	2
S4	31°31'05.48"	102°55'19.15"	2404	28	1	S21	31°20'23.95"	102°50'00.45"	3113	30	1
S5	31°32'07.60"	102°54'09.03"	2470	26	4	S22	31°33'13.41"	102°56'16.96"	2497	32	1
S6	31°27'08.33"	103°10'53.89"	2087	32	3	S23	31°31'32.66"	102°57'37.08"	2347	30	2
S7	31°33'16.27"	102°56'13.03"	2530	34	2	S24	31°50'15.27"	102°41'08.88"	2397	28	2
S8	31°24'35.51"	103°14'12.06"	2559	30	1	S25	31°31'46.37"	102°54'25.02"	3368	30	4
S9	31°40'39.75"	102°46'51.79"	3034	35	2	S26	31°31'08.47"	102°55'14.84"	2369	30	2
S10	31°40'18.80"	102°47'18.77"	2785	34	2	S27	31°35'23.49"	102°48'06.16"	2630	38	4
S11	31°37'26.75"	102°50'24.20"	2817	31	1	S28	31°37'29.55"	102°50'25.84"	2880	33	1
S12	31°26'47.82"	103°05'57.56"	2540	36	1	S29	31°26'42.50"	103°07'05.82"	2376	37	2
S13	31°24'43.52"	103°14'09.43"	2517	33	3	S30	31°24'53.16"	103°13'38.63"	2450	26	1
S14	31°38'51.13"	102°49'22.08"	2835	31	1	S31	31°24'52.75"	103°13'37.92"	2436	35	1
S15	31°23'15.44"	102°53'22.09"	2609	35	1	S32	31°49'06.71"	102°41'10.42"	3358	25	3
S16	31°23'30.19"	102°53'22.50"	2577	34	4	S33	31°47'53.85"	102°41'51.10"	3208	25	4
S17	31°34'56.53"	102°49'12.59"	2837	34	2	S34	31°40'45.84"	102°46'44.79"	3033	28	2

* 1: 阴坡; 2: 半阴坡; 3: 半阳坡; 4: 阳坡.
* 1: Shady slope; 2: Semi-shady slope; 3: Semi-sunny slope; 4: Sunny slope.

$$IV = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3 \times 100$$

多样性指数计算:
$$S = \text{样方内物种总数}$$
$$H = 1 - \sum P_i \ln P_i$$
$$D = 1 - \sum P_i^2$$
$$J = H / \ln S$$

其中, P_i 为物种个体数占总物种个体数的比例.

1.3.2 环境数据 经度、纬度、海拔和坡度用实际测量值表示,坡向以数字等级表示,以北为0°,顺时针旋转将其划分为4个等级:其中1表示阴坡,取值范围为0-45°、315-360°;2表示半阴坡,取值范围为45-90°、270-315°;3表示半阳坡,取值范围为90-135°、225-270°;4表示阳坡,取值范围为135-225°.

1.3.3 数据分析 彩叶树种的划分:研究中将彩叶树种定义为在秋季时期,叶片呈现色彩艳丽、具有较高观赏价值的树木^[29].

根据所有物种在样方中的重要值,采用双向指示种(two-way indicator species analysis, TWINSpan)和Ward聚类对群落进行数量分类.

采用排序分析方法探讨群落与环境因子之间的关系.物种重要值-样方矩阵进行除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA),选择基于单峰模型的典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA).通过物种重要值-样方矩阵与环境因子-样方矩阵进行CCA排序,分析群落分布特征与环境因子的关系. Kruskal-Wallis检验分析不同类型群落间物种多样性差异,拟合分析确定物种多样性与环境因子的关系.

采用R 3.4.1的cluster进行Ward分析与绘图, PCORD 5.0进行TWINSpan分析与绘图, Canoco 5.0进行DCA和CCA排序分析与绘图, SPSS 24.0进行Kruskal-Wallis检验分析, Origin 2017进行拟合分析与绘图.

2 结果与分析

2.1 彩叶林群落物种组成

调查样方共记录到木本植物62种,隶属21科38属,其

中彩叶树种50种,隶属19科31属(图2). 34个样方中重要值≥ 10的彩叶树种有白桦(*Betula platyphylla*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、亮叶桦(*Betula luminifera*)、青榨槭(*Acer davidii*)、川滇长尾槭(*Acer caudatum*)、槲栎(*Quercus aliena*)、日本落叶松(*Larix kaempferi*)、四川红杉(*Larix mastersiana*)、川陕鹅耳枥(*Carpinus fargesiana*)、川栎(*Fraxinus chinensis*)、川滇柳(*Salix rehderiana*)、黄栌(*Cotinus coggygia*)、陕甘花楸(*Sorbus koehneana*)等27种. 其中,多数彩叶树种为落叶阔叶树种,落叶针叶树种仅为2种,即日本落叶松和四川红杉.

2.2 彩叶林群落数量分类

对34个样方进行TWINSpan和Ward聚类分析,分别将34个样方划分为13个群组(图3A、B). 对比分析两种方法结果得到,分组聚类重合度为23.08%,样方聚类重合度为73.53%. 综合TWINSpan和Ward的分类和交叉验证,步骤是先将两种方法分类结果相一致的样方归类为相应的同一组别,不交叉部分通过人工判读,选取具有相似组成且具有相同彩叶树种的归为一组,然后以彩叶树种为主导并依据植物群落命名原则,将34个样方划分为13个彩叶林群落类型(表1、表2),具体如下:

类型A为糙皮桦林,属于乔木林,包括样方S1、S8和S21,主要彩叶树种为糙皮桦,该群落分布于海拔2 559-3 481 m,坡度29-30°,坡向为阴坡和半阴坡.

类型B为日本落叶松林,属于乔木林,包括样方S2和S19,主要彩叶树种为日本落叶松,该群落分布于海拔3 157-3 449 m,坡度30-31°,坡向为半阳坡.

类型C为川滇长尾槭林,属于乔木林,包括样方S3和S28,主要彩叶树种为川滇长尾槭,该群落分布于海拔2 880-3 066 m,坡度30-33°,坡向为阴坡和半阴坡.

类型D为青榨槭林,属于乔木林,包括样方S4、S17、S18、S22、S23和S26,主要彩叶树种为青榨槭,该群落分布于海拔2 347-2 837,坡度28-40°,坡向为阴坡和半阴坡.

类型E为槲子栎混交林,多数为乔木林,包括样方S5、S24和S29,少数为灌木林,包括样方S6,主要树种为常绿树种槲子栎,彩叶树种与其混交,该群落分布于海拔2 087-

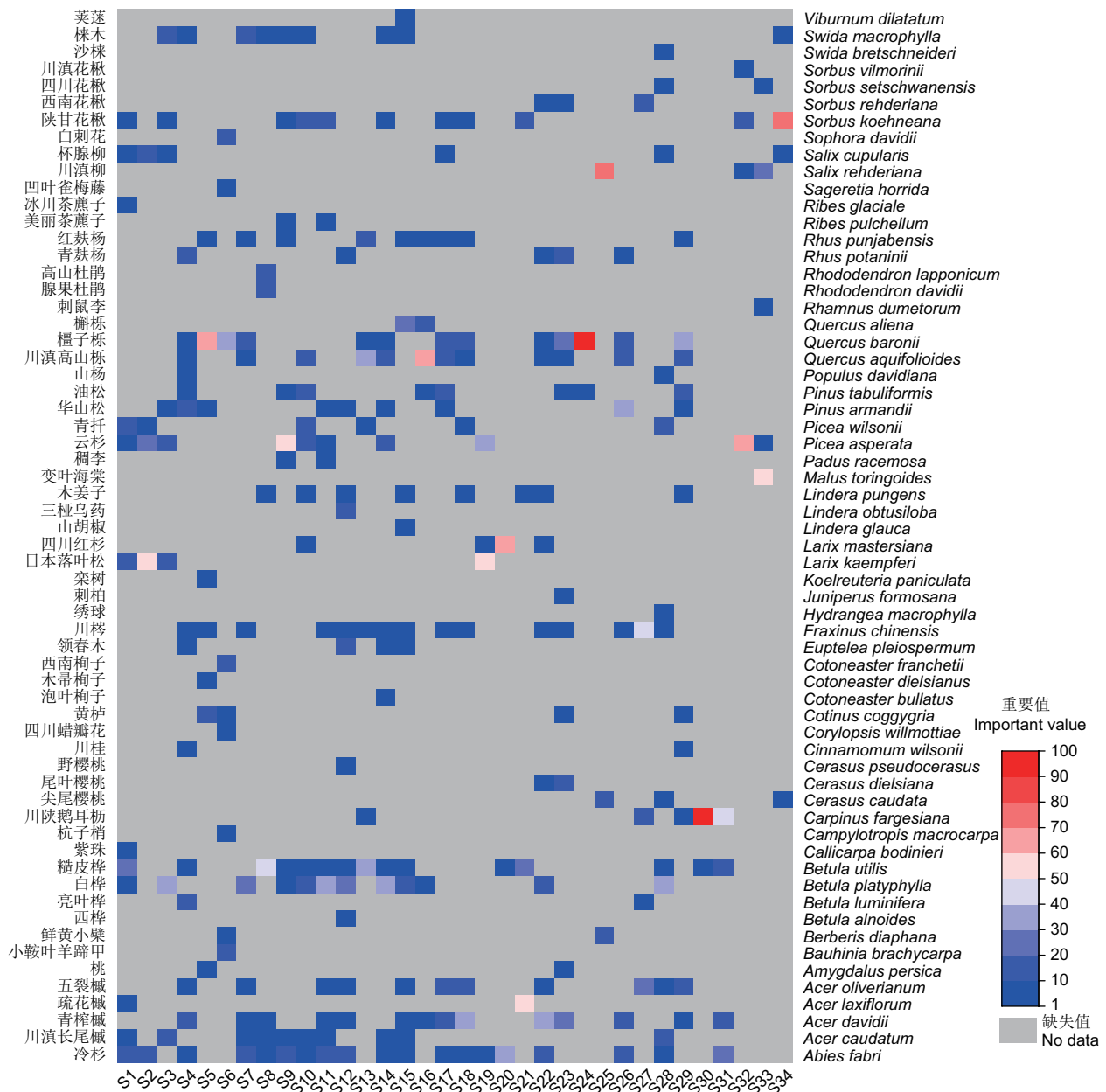


图2 34个彩叶林群落中各物种重要值热图。

Fig. 2 Heat map of important values of each species in 34 colored-leaf forest communities.

2 470 m, 坡度26-37°, 坡向在半阴坡、半阳坡和阳坡。

类型F为白桦林, 属于乔木林, 包括样方S7、S10、S11、S12和S14, 主要彩叶树种为白桦, 该群落分布于海拔2 530-2 835 m, 坡度31-36°, 坡向在阴坡和半阴坡。

类型G为陕甘花楸林, 多数为灌木林, 包括样方S9、S32和S34, 少数为乔木林, 包括样方S32, 主要彩叶树种为陕甘花楸, 该群落分布于海拔3 033-3 358 m, 坡度25-35°, 坡向在半阴坡和半阳坡。

类型H为川滇高山栎混交林, 属于乔木林, 包括样方S13和S16, 主要树种为常绿树种川滇高山栎, 彩叶树种与其混交, 该群落分布于海拔2 517-2 577 m, 坡度33-34°, 坡向在半阳坡和阳坡。

类型I为榭栎林, 属于乔木林, 仅1个样方为S15, 主要彩叶树种为榭栎, 该群落分布于海拔2 609 m, 坡度35°, 坡向为阴坡。

类型J为四川红杉林, 属于乔木林, 仅1个样方为S20, 主要彩叶树种为四川红杉, 该群落分布于海拔3 366 m, 坡度10°, 坡向为半阴坡。

类型K为川滇柳林, 属于灌木林, 包括样方S25和S33, 主要彩叶树种为川滇柳, 该群落分布于海拔3 208-3 368 m, 坡度25-30°, 坡向为阳坡。

类型L为川栲林, 属于乔木林, 仅1个样方为S27, 主要彩叶树种为川栲, 该群落分布于海拔2 630 m, 坡度38°, 坡向为阳坡。

类型M为川陕鹅耳枥林, 属于乔木林, 包括样方S30和S31, 主要彩叶树种为川陕鹅耳枥, 该群落分布于海拔2 436-2 450 m, 坡度26-35°, 坡向为阴坡。

2.3 群落分布与环境因子的排序分析

通过对亚高山彩叶林群落的物种矩阵和环境因子矩阵进行CCA分析得到二维排序图(图4), 箭头代表不同环境因

表2 不同类型彩叶林群落分类结果
Table 2 Classification results of different colored-leaf forest community types

群落类型 Community type	代码 Code	样方 Plot	数量 Number
糙皮桦林 <i>Betula utilis</i> forest	A	S1, S8, S21	3
日本落叶松林 <i>Larix kaempferi</i> forest	B	S2, S19	2
川滇长尾槭林 <i>Acer caudatum</i> forest	C	S3, S28	2
青榨槭林 <i>Acer davidii</i> forest	D	S4, S17, S18, S22, S23, S26	6
槲子栎混交林 <i>Quercus baronii</i> mixed forest	E	S5, S6, S24, S29	4
白桦林 <i>Betula platyphylla</i> forest	F	S7, S10, S11, S12, S14	5
陕甘花楸林 <i>Sorbus koehneana</i> forest	G	S9, S32, S34	3
川滇高山栎混交林 <i>Quercus aquifolioides</i> mixed forest	H	S13, S16	2
榲栌林 <i>Quercus aliena</i> forest	I	S15	1
四川红杉林 <i>Larix mastersiana</i> forest	J	S20	1
川滇柳林 <i>Salix rehderiana</i> forest	K	S25, S33	2
川栲林 <i>Fraxinus chinensis</i> forest	L	S27	1
川陕鹅耳枥林 <i>Carpinus fargesiana</i> forest	M	S30, S31	2

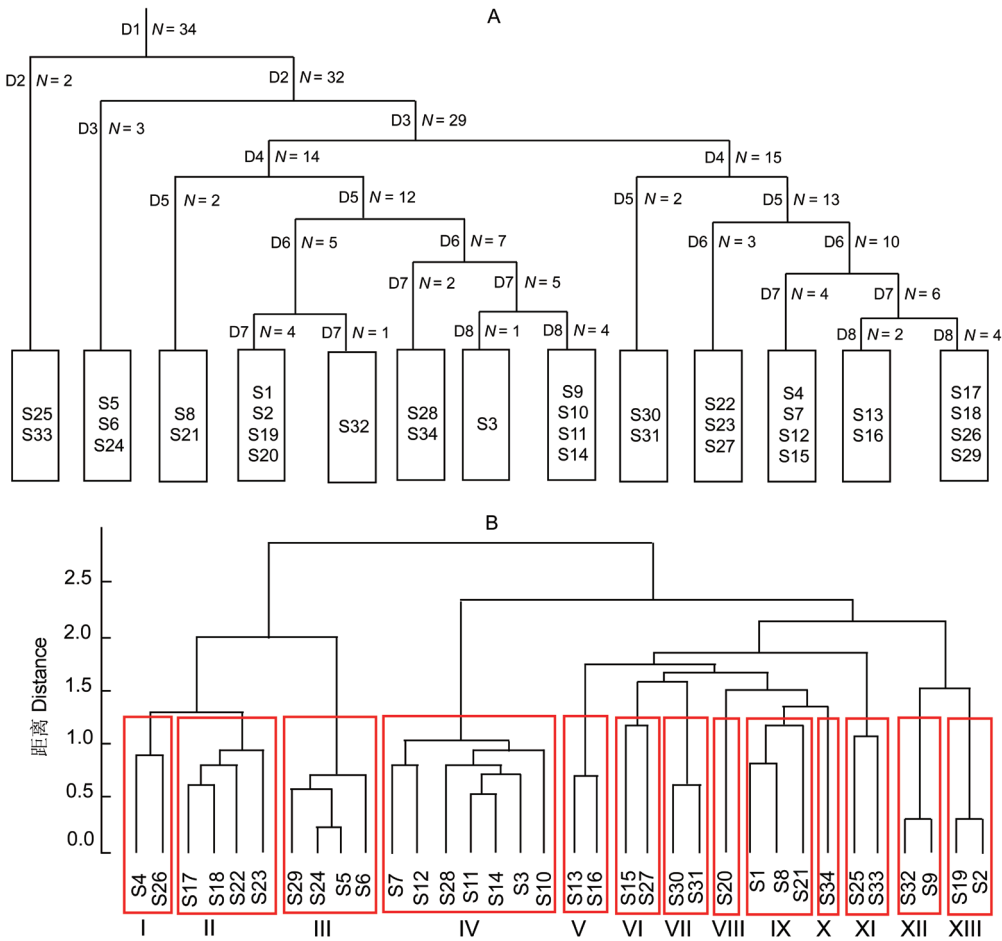


图3 34个彩叶林群落数量分类。(A) TWINSpan树状分类图；(B) Ward聚类。D代表样方分组；N代表样方数；S1-S34代表样方号。
Fig. 3 Quantitative classification of the 34 colored-leaf forest communities. (A) Dendrogram of TWINSpan; (B) Ward clustering. D represents division of plots; N represents number of plots; S1-S34 represent plot codes.

子，箭头长短表示群落分布与环境因子相关性的大小，连线越长，说明相关性越大。前4个排序轴的特征值分别为0.584、0.462、0.248、0.163，物种-环境关系方差累计贡献率为90.2%，其中前两轴累计贡献率为63.8%，结果表明前两轴能较好地反映出研究区群落分布与环境因子的关系（表3）。结合图4和表3得到，与第一轴相关性最大的环境因子是海拔，相关系数为-0.834；与第二轴相关性最大的环境因子是坡向，相关系数为-0.614。

结合图4和表1分析得到，随着海拔梯度变化，彩叶林群落类型分布表现出差异性。其中，群落类型B、G、J和K集中分布

于高海拔区域，其余群落分布于中、低海拔区域。沿排序轴第二轴从上向下，随着坡向由阴坡转向阳坡，彩叶林群落的分布表现出一定差异性。其中，群落类型B、E、G、H、K和L主要分布在阳坡和半阳坡，其余群落类型集中分布于阴坡和半阴坡。

2.4 彩叶林群落物种多样性

对34个样方物种多样性统计得到，物种丰富度平均值为 8.00 ± 1.00 ，最大值为15，最小值为2；Shannon-Wiener多样性指数变化范围为0.13-2.29，平均值为 1.41 ± 0.11 ；Simpson多样性指数变化范围为0.06-0.87；平均值为 0.63 ± 0.04 ，Pielou均匀度指数变化范围为0.19-0.89，平均值为 0.69 ± 0.03

表3 CCA排序轴的特征值及前两轴与环境因子的相关性

Table 3 Eigenvalues of the CCA ordination axes and correlation analysis between the first two axes and environmental factors

排序轴 Axis	轴1 Axis 1	轴2 Axis 2	轴3 Axis 3	轴4 Axis 4
特征值 Eigenvalue	0.584	0.462	0.248	0.163
物种-环境相关性 Species-environment correlation	0.949	0.886	0.845	0.827
物种数据累计百分比方差 Cumulative percentage variance of species data (r%)	8.8	15.8	19.5	22.0
物种-环境因子关系数据累计百分比方差 Cumulative percentage variance of species-environment relation (r%)	36.0	63.8	79.6	90.2
所有典范轴的显著性检验 Test of significance of all canonical axes	$F = 1.681$		$P = 0.002$	
环境因子 Environmental factor	轴1 Axis 1	轴2 Axis 2	解释度 Explains(r%)	贡献率 Contribution (r%)
海拔 Altitude	-0.834***	0.333	7.8	33.3
坡向 Aspect	-0.260	-0.614***	5.1	26.6
坡度 Slope	0.131	-0.457**	3.4	12.0
纬度 Latitude	-0.507**	0.602***	3.2	11.0
经度 Longitude	0.592***	-0.394	3.6	17.0

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

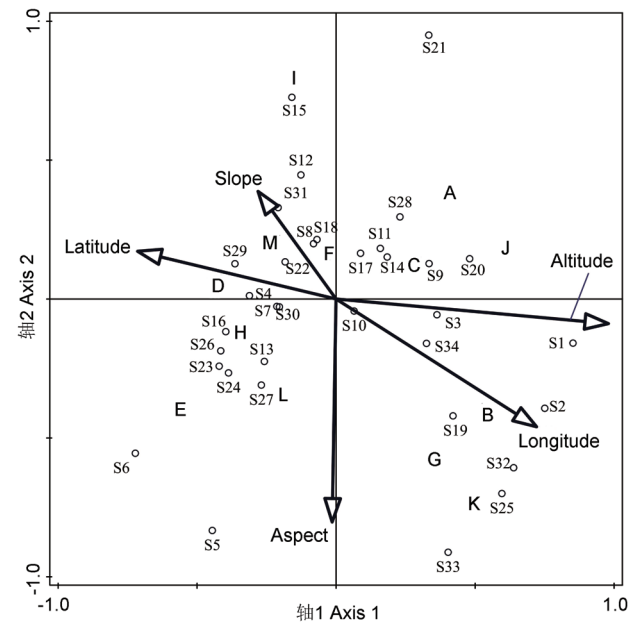


图4 不同类型彩叶林群落样方与环境因子的CCA排序图。

Fig. 4 CCA ordination diagram for the sample plots and environmental factors of different colored-leaf forest communities.

表4 34个彩叶林群落物种多样性指数总体特征

Table 4 The overall characteristics of the species diversity index of the 34 colored-leaf forest communities

物种多样性指数 Species diversity index	平均值 $\pm$ 标准误差 Mean $\pm$ stand error	最大值 Maxium	最小值 Minimum
物种丰富度 Species richness	8.00 $\pm$ 1.00	2.00	15.00
Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index	1.41 $\pm$ 0.11	0.13	2.29
Simpson多样性指数 Simpson diversity index	0.63 $\pm$ 0.04	0.06	0.87
Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	0.69 $\pm$ 0.03	0.19	0.89

(表4). Kruskal-Wallis检验分析比较13个群落类型物种多样性指数得到(图5),不同群落类型间物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数有显著差异($P < 0.05$),与之相反,Pielou均匀度指数无显著差异($P > 0.05$).其中,分布于中海拔、阴坡群落C、D、F和I的物种丰富度指数高于分布于低海拔群落M、高海拔群落J和高海拔、阳坡群落B和K,中海拔、阴坡群落D、F和I的Shannon-Wiener多样性

指数和Simpson多样性指数高于低海拔群落M、高海拔群落J、低海拔、阳坡群落E和H以及高海拔、阳坡群落B和G.

进一步对物种多样性与环境因子的拟合分析得到,随着海拔升高,物种丰富度、Shannon-Wiener多样性指数和Simpson多样性指数均呈先增大后减小变化趋势,中海拔区域群落物种多样性高于低海拔和高海拔区域,Pielou均匀度指数沿海拔梯度增加无明显变化趋势;坡向由阴坡向阳坡过渡,4个物种多样性指数均表现出减小的变化趋势,分布于阴坡彩叶林群落物种多样性高于阳坡群落物种多样性;在一定范围内,随着坡度增加,4个物种多样性指数整体表现为增加趋势,坡度陡峭区域彩叶林群落物种多样性高于平缓区域群落物种多样性(图6).

3 讨论

植物群落数量分类是研究群落组成及其空间分布格局的重要方法^[30-31].聚类分析是通过计算不同样方间物种的距离值,将距离相近的样方划分为同一群落.双向指示种分析法是将种类和样方类型排列成一个矩阵,通过指示种的选取计算各样方指示分,依据样方指示分值的大小对样方进行群落分类^[32].刘润红等通过TWINSpan和Ward聚类对桂林岩溶石山青冈群落数量分类结果表明,两种不同方法的分类结果具有高度吻合性^[33].对比TWINSpan和Ward聚类对川西亚高山彩叶林群落数量分类得到,不同方法分类结果具有较大差异(图3).就物种组成均一旦相似性高的群落而言,两种方法的分类结果具有一致性,而物种组成复杂的群落,不同方法的分类结果有较大差异.群落数量分类方法具有一定的客观性和可重复性^[34].不同数量分类方法由于数据算法不同^[35],对物种组成较为复杂的群落分类具有差异.因而,在数量分类基础上交叉验证结合人为判读有助于提升分类结果的准确性.研究区彩叶林群落物种组成复杂多样.因此,通过结合TWINSpan和Ward聚类并交叉验证,将研究区彩叶林群落划分为13种群落类型.

地形被认为是影响物种组成和分布的重要因子^[36-38].CCA排序结果表明,海拔对研究区彩叶林群落分布有显著影响.许多研究表明海拔是影响山地植物群落分布格局的首要控制因子^[39-41].海拔通过调节局部水热分配,改变群落的物种组成,进而影响群落分布格局.研究区彩叶树种丰富多样,不同彩叶树种在海拔梯度上分布不同.其中,四川红杉、川滇柳

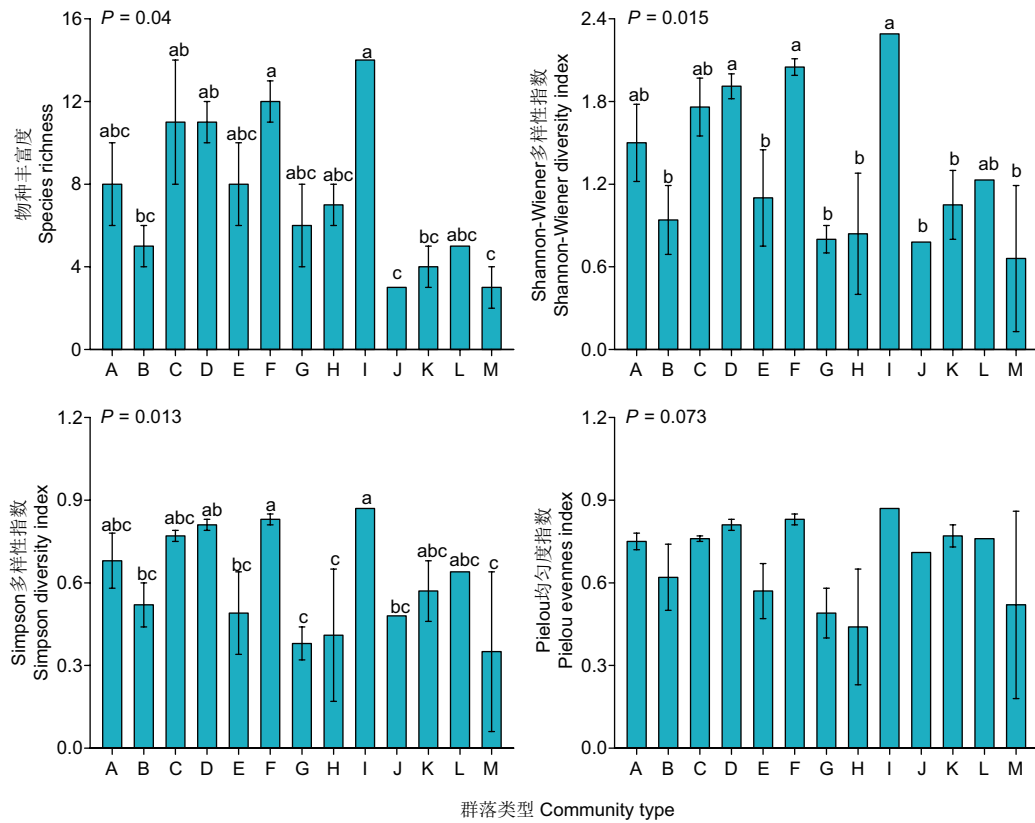


图5 13个彩叶林群落类型间物种多样性差异分析。不同字母表示不同群落类型间物种多样性指数差异显著。

Fig. 5 Difference analysis of species diversity in 13 colored-leaf forest community types. Different letters indicate significant differences at the 0.05 level between different colored-leaf forest community types.

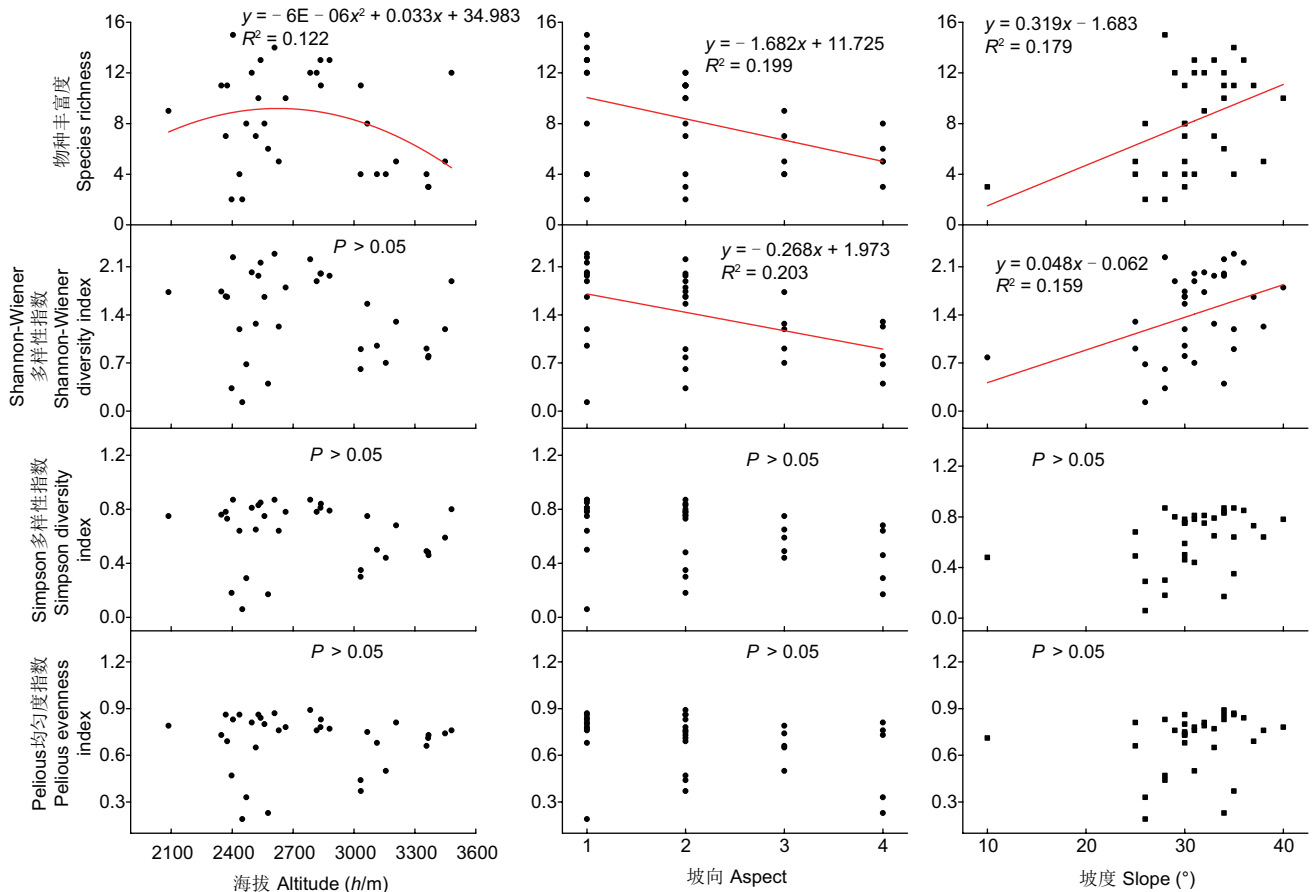


图6 彩叶林群落物种多样性与环境因子的关系。

Fig. 6 Relationship between species diversity and environmental factors in colored-leaf forest communities.

和陕甘花楸等集中分布在高海拔区,白桦、川滇长尾槭和青榨槭等在主要分布中海拔区,黄栌、川栲和川陕鹅耳枥等主要在低海拔地区生长。不同彩叶树种在海拔梯度上分布呈现差异性,进而形成亚高山彩叶林群落沿海拔梯度分布格局。坡向通过对光照、温度及土壤养分等改变^[42-43],进而影响群落物种的组成和分布。不同树种在坡向梯度的分布与其生态学特性相关。研究区川滇高山栎和槲子栎为阳性常绿树种,彩叶树种与其混交形成的彩叶林群落集中分布在阳坡,这与前人研究结果^[44]相一致;桦木属和槭属的彩叶树种多属耐荫植物,以桦木属和槭属为主的彩叶林群落多分布于阴坡和半阴坡。CCA排序结果与实际观测彩叶林群落分布相一致。由此可知,海拔和坡向是影响川西亚高山彩叶林群落分布的重要因素。该结果进一步丰富了对川西亚高山森林群落与环境因子的关系认识。

物种多样性的空间分布格局受许多环境因子的影响。木本植物物种多样性具有多种海拔分布格局,其中多样性随海拔上升而降低是最普遍的一种格局^[45]。与之不同,本文研究结果表明,亚高山彩叶林群落物种多样性随海拔上升呈先升高后降低的单峰分布格局。这与许多前人的研究结果^[40, 46-47]相一致。研究区低海拔区域多为干旱河谷区,气候干热,土壤水分和养分含量低,主要分布的彩叶林群落为槲子栎混交林、川滇高山栎混交林、川栲林和川陕鹅耳枥林,且前两种群落类型占主导优势,仅少数黄栌、红麸杨(*Rhus punjabensis*)等耐旱性强的彩叶树种与槲子栎、川滇高山栎混交形成彩叶林。同时,低海拔地区人为干扰活动较强。因此,低海拔彩叶林群落物种多样性低。高海拔地区,气温较低,生境条件并不利于许多彩叶树种生长,其主要分布的彩叶林群落以耐寒性较强的针叶彩叶树种和和叶面积较小且低矮的彩叶树种占优势。中海拔地区气候较为温和,土壤中的水分含量充足且养分高,资源可用性高,彩叶树种多样性高,从而提升彩叶林群落物种多样性。坡向也会通过水热条件的调节,改变物种分布,从而影响群落物种多样性。研究结果表明,阴坡彩叶林群落物种多样性高于阳坡。阴坡区域为多数彩叶树种提供适宜生长条件,从而提升群落物种多样性。研究区具有典型高山峡谷地貌,天然

彩叶林多分布在坡度大于25°地区。坡度增加会削减土壤的水分和养分,但人类活动也会随之减弱,减少对植物群落自然生长的干扰。同时,坡地平缓区域多以人工恢复的亚高山暗针叶林占主导。这可能是坡地陡峭区彩叶群落物种多样性都较高的原因。

4 结论

本研究采用TWINSpan和Ward聚类对亚高山彩叶林群落进行数量分类,采用CCA进行排序,并对分类得到群落物种多样性进行分析。主要结论如下:

(1) 研究区彩叶林群落划分为13个类型:糙皮桦林,日本落叶松林,川滇长尾槭林,青榨槭林,槲子栎混交林,白桦林,陕甘花楸林,川滇高山栎混交林,榲桲林,四川红杉林,川滇柳林,川栲林和川陕鹅耳枥林。该区域彩叶林群落类型以落叶阔叶树种形成的乔木林为主。研究区内彩叶林群落类型丰富,有利于形成多样化的彩叶林景观,可为区域生态旅游发展提供重要的景观美学资源保障。在森林管理中应加强对彩叶林保护和恢复,从而有利于川西地区生态旅游可持续发展,同时也有利于丰富我国的彩叶景观资源。

(2) CCA排序反映了彩叶林群落分布与环境因子的关系。结果表明,海拔和坡向对研究区彩叶林群落分布有显著影响。彩叶林群落呈现明显的垂直地带性分布格局。研究结果可为彩叶林植被恢复的研究提供一定依据。

(3) 分布于中海拔、阴坡区域的彩叶林群落物种多样性较高,该区域可为多数彩叶树种提供适宜的生存,对研究区彩叶林群落物种多样性保护与生态系统服务功能维持起着重要作用。因此,今后对川西亚高山彩叶林的保护和管理需要特别重视该区域群落。

基于TWINSpan和Ward聚类交叉验证分类结合CCA排序,对亚高山彩叶林群落有较好的分类,研究结果揭示亚高山彩叶林群落分布、物种多样性与环境因子的关系,可为川西亚高山彩叶林保护和管理提供基础数据。本文只分析地形因子对彩叶林群落分布和物种多样性的影响,更多环境因子(土壤、水分等)的作用有待进一步研究。

参考文献 [References]

- 1 韦新良,周国模,余树全.森林景观分类系统初探[J].中南林业调查规划,1997,16(3):41-51 [Wei X, Zhou G, Yu S. Preliminary study on forest landscape classification system [J]. Cent S For Invent Plan, 1997, 16(3): 41-51]
- 2 但新球.森林景观资源美学价值评价指标体系的研究[J].中南林业调查规划,1995,53(3):44-48 [Dan X. Study on the evaluation index system of aesthetic value of forest landscape resources [J]. Cent S For Invent Plan, 1995, 53(3): 44-48]
- 3 欧阳勋志.婺源县森林景观美学评价及其对生态旅游影响的研究[D].南京:南京林业大学,2004 [Ouyang X. A study on aesthetic evaluation and impact on ecological tourism of forest landscape in Wuyuan county [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2004]
- 4 王琪.推进森林旅游发展,助力脱贫攻坚——“十三五”期间我国森林旅游产业成效显著[J].国土绿化,2020,1(10):12-13 [Wang Q. Promote the development of forest tourism to help fight poverty-my country's forest tourism industry has achieved remarkable results during the "13th Five-year Plan" period [J]. Land Gree, 2020, 1(10): 12-13]
- 5 陈勇,孙冰,廖绍波,王海勇,范黎明,胡传伟,庄梅梅.森林景观经营研究现状与展望[J].东北林业大学学报,2010,38(4):110-113 [Chen Y, Sun B, Liao S, Wang H, Fan L, Hu C, Zhuang M. Review on the research of forest landscape management [J]. J NE For Univ, 2010, 38(4): 110-113]
- 6 董建文,翟明普,章志都,刘可人,王艳霞.福建省山地坡面风景游憩林单因素美景度评价研究[J].北京林业大学学报,2009,31(6):154-158 [Dong J, Zhai M, Zhang Z, Liu K, Wang Y. Single-factor analysis on scenic beauty of scenic-recreational forest in mountainous region of Fujian Province, eastern China [J]. J Beijing For Univ, 2009, 31(6): 154-158]
- 7 Brown TC, Daniel TC. Predicting scenic beauty of timber stands [J]. For Sci, 1986, 32(2): 471-487
- 8 Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C,

- Venail P, Narwani A, Mace GM, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace JB, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity [J]. *Nature*, 2012, **486** (7401): 59-67
- 9 Ren Y, Lü Y, Fu B, Zhang K. Biodiversity and ecosystem functional enhancement by forest restoration: a meta-analysis in China [J]. *Land Degrad Dev*, 2017, **28** (7): 2062-2073
- 10 艾婧文, 刘健, 余坤勇, 张今朝, 曾琪, 郑文英. 群落特征和林分空间结构对森林公园景观美学质量贡献率及影响因子[J]. 浙江农林大学学报, 2017, **34** (6): 1087-1094 [Ai J, Liu J, Yu K, Zhang J, Zeng Q, Zheng W. Research on contribution rate of plant community characteristics and stand spatial structure to landscape aesthetics quality of forest parks and its influencing factors [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2017, **34** (6): 1087-1094]
- 11 Irl SDH, Harter DEV, Steinbauer MJ, Gallego PD, Fernández-Palacios JM, Jentsch A, Beierkuhnlein C. Climate vs. topography-spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island [J]. *J Ecol*, 2015, **103** (6): 1621-1633
- 12 Moody A, Meentemeyer RK. Environmental factors influencing spatial patterns of shrub diversity in Chaparral, Santa Ynez mountains [J]. *J Veg Sci*, 2001, **12** (1): 41-52
- 13 Burke A. Classification and ordination of plant communities of the Naukluft Mountains, Namibia [J]. *J Veg Sci*, 2001, **12** (1): 53-60
- 14 Mucina L. Classification of vegetation: past, present and future [J]. *J Veg Sci*, 1997, **8** (6): 751-760
- 15 白晓航, 张金屯, 曹科, 王云泉, Sehrish S, 曹格. 河北小五台山国家级自然保护区森林群落与环境的关系[J]. 生态学报, 2017, **37** (11): 3683-3696 [Bai X, Zhang J, Cao K, Wang Y, Sehrish S, Cao G. Relationship between forest communities and the environment in the Xiaowutai Mountain National Nature Reserve, Hebei [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (11): 3683-3696]
- 16 郭剑英. 四川红叶彩林资源特征分析[J]. 四川林勘设计, 2015, **1** (3): 50-53 [Guo J. Analysis on resource characteristics of red color-leafed forest in Sichuan [J]. *Sichuan For Explor Des*, 2015, **1** (3): 50-53]
- 17 何方永. 光雾山彩叶林旅游生态系统服务功能价值评估[J]. 四川林业科技, 2016, **37** (4): 47-51 [He F. Evaluation of tourism ecosystem service values of the color-leaf forest in the Guangwu Mountain [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2016, **37** (4): 47-51]
- 18 刘一霖, 温娅檬, 李巧玉, 陈娟, 张小晶, 吴福忠, 杨万勤, 谭波. 川西高山峡谷区6种森林枯落物的持水与失水特性[J]. 水土保持学报, 2019, **33** (5): 151-156 [Liu Y, Wen Y, Li Q, Chen J, Zhang X, Wu F, Yang W, Tan B. Water-holding and water-loss characteristics of six types of forest litter in the alpine gorge region of western Sichuan [J]. *J Soil Water Conserv*, 2019, **33** (5): 151-156]
- 19 张小晶, 陈娟, 李巧玉, 刘锦春, 陶建平. 基于视觉特性的川西亚高山秋季景观林色彩量化及景观美学质量评价[J]. 应用生态学报, 2020, **31** (1): 45-54 [Zhang X, Chen J, Li Q, Liu J, Tao J. Color quantification and evaluation of landscape aesthetic quality for autumn landscape forest based on visual characteristics in subalpine region of western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2020, **31** (1): 45-54]
- 20 赵伊博, 方皓月, 江光林, 咎燕, 刘思艺, 刘思凝, 王丽霞, 谭波, 李晗, 游成铭, 徐振锋, 张丽. 川西高山峡谷区不同类型彩叶林枯落物和土壤生态化学计量特征[J]. 四川农业大学学报, 2020, **39** (1): 1-12 [Zhao Y, Fang H, Jiang G, Zan Y, Liu S, Liu S. Stoichiometry characteristics of litter and soil in different types of color-leaf forests in the alpine valley region of western Sichuan [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2020, **39** (1): 1-12]
- 21 何露露, 强薇, 张燕, 刘银, 刘兵, 庞学勇. 川西亚高山针叶林次生演替对土壤持水量的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27** (4): 1-13 [He L, Qiang W, Zhang Y, Liu Y, Liu B, Pang X. Effect of secondary succession on soil water holding capacity of subalpine coniferous forest in western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, **27** (4): 1-13]
- 22 刘彬, 杨万勤, 吴福忠. 亚高山森林生态系统过程研究进展[J]. 生态学报, 2010, **30** (16): 4476-4483 [Liu B, Yang W, Wu F. Advances in the subalpine forest ecosystem processes [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (16): 4476-4483]
- 23 孟兆鑫. 川西亚高山森林群落物种多样性与群落结构研究[J]. 四川农业大学学报, 2007, **25** (4): 441-446 [Meng Z. Study on community structure and species diversity of subalpine forests in western Sichuan [J]. *J Sichuan Agric Univ*, 2007, **25** (4): 441-446]
- 24 吴彦, 刘庆, 何海, 林波. 亚高山针叶林人工恢复过程中物种多样性变化[J]. 应用生态学报, 2004, **15** (8): 1301-1306 [Wu Y, Liu Q, He H, Lin B. Dynamics of species diversity in artificial restoration process of subalpine coniferous forest [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15** (8): 1301-1306]
- 25 杨欢, 尹春英, 郑东辉, 唐波, 赵文强, 李娜, 濮晓珍, 刘庆. 川西亚高山针叶林云杉和冷杉生长季和非生长季叶片碳氮磷化学计量特征[J]. 应用与环境生物学报, 2017, **23** (6): 1089-1095 [Yang H, Yin C, Zheng D, Tang B, Li N, Pu X, Liu Q. Leaf C:N:P stoichiometry in a growing season and nongrowing season of *Picea asperata* and *Abies faxoniana*, dominant tree species in subalpine coniferous forests of western Sichuan [J]. *Chin J App Environ Biol*, 2017, **23** (6): 1089-1095]
- 26 郭珊. 基于IRS-6的理县森林资源调查研究[D]. 成都: 成都理工大学, 2010 [Guo S. The investigation of forest resource base on IRS-6 in Lixian [D]. Chengdu: Chengdu University of Technology, 2010]
- 27 Li ZS, Liu GH, Gong L, Wang M, Wang XC. Tree ring-based temperature reconstruction over the past 186 years for the Miyaluo Natural Reserve, western Sichuan Province of China [J]. *Theor Appl Climatol*, 2015, **120** (3): 495-506
- 28 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, **17** (6): 533-548 [Fang J, Wang X, Shen Z, Tang Z, He J, Yu D, Jiang Y, Wang Z, Zheng C, Zhu J, Guo Z. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiv Sci*, 2009, **17** (6): 533-548]
- 29 Hong L, Zhuo L. The classification of colorful-leaf tree species and the application in landscape architecture [J]. *J Northeast Agric Univ (English Ed)*, 2008, **15** (1): 67-69
- 30 De CM, Wiser SK. Towards consistency in vegetation classification [J]. *J Veg Sci*, 2012, **23** (2): 387-393
- 31 Pan Y, Birdsey RA, Phillips OL, Jackson RB. The Structure, distribution, and biomass of the world's forests [J]. *Annu Rev Ecol, Evol Syst*, 2013, **44** (1): 593-622
- 32 宋永昌. 植被生态学[M]. 上海: 华东师范大学出版社, 2001 [Song

- YC. Vegetation Ecology [M]. Shanghai: East China Normal University Press, 2001]
- 33 刘润红, 涂洪润, 李娇凤, 梁士楚, 姜勇, 荣春艳, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落数量分类与排序[J]. 生态学报, 2019, **39** (22): 8595-8605 [Liu R, Tu H, Li J, Liang S, Jiang Y, Rong C, Li Y. Numerical classification and ordination of *Cyclobalanopsis glauca* communities in karst hills of Guilin, Southwest China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (22): 8595-8605]
 - 34 邢韶华, 于梦凡, 杨立娟, 林大影. 关于植物群丛划分的探讨[J]. 生态学报, 2013, **33** (1): 310-315 [Xing S, Yu M, Yang L, Lin D. Discuss for classification of plant association [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33** (1): 310-315]
 - 35 Sardinero S. Classification and ordination of plant communities along an altitudinal gradient on the Presidential Range, New Hampshire, USA [J]. *Plant Ecol*, 2000, **148** (1): 81-103
 - 36 Lan G, Hu Y, Cao M, Zhu H. Topography related spatial distribution of dominant tree species in a tropical seasonal rain forest in China [J]. *For Ecol Manag*, 2011, **262** (8): 1507-1513
 - 37 Shi H, Xie F, Zhou Q, Shu X, Zhang K, Dang C, Feng S, Zhang Q, Dang H. Effects of topography on tree community structure in a deciduous broad-leaved forest in north-central China [J]. *Forests*, 2019, **10** (1): 53
 - 38 Wang Q, Punchi-Manage R, Lu Z, Franklin SB, Wang Z, Li Y, Chi X, Bao D, Guo Y, Lu J, Xu Y, Qiao X, Jiang M. Effects of topography on structuring species assemblages in a subtropical forest [J]. *J Plant Ecol*, 2016, **47** (1): 1-10
 - 39 Wang G, Zhou G, Yang L, Li Z. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan mountains, Gansu, China [J]. *Plant Ecol*, 2003, **165** (2): 169-181
 - 40 陈云, 王海亮, 韩军旺, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠, 袁志良. 小秦岭森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局[J]. 生态学报, 2014, **34** (8): 2068-2075 [Chen Y, Wang H, Han J, Wei B, Jia H, Ye Y, Yuan Z. Numerical classification, ordination and species diversity along elevation gradients of the forest community in Xiaoqinling [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34** (8): 2068-2075]
 - 41 王敏, 周才平. 山地植物群落数量分类和排序研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2011, **35** (4): 126-130 [Wang M, Zhou C. Research progress on quantitative classification and ordination of mountain plant communities [J]. *J Nanjing For Univ (Nat Sci Ed)*, 2011, **35** (4): 126-130]
 - 42 Qin Y, Feng Q, Holden NM, Cao J. Variation in soil organic carbon by slope aspect in the middle of the Qilian Mountains in the upper Heihe River Basin, China [J]. *Catena*, 2016, **147**: 308-314
 - 43 Siegert CM, Levia DF, Hudson SA, Dowtin AL, Zhang F, Mitchell MJ. Small-scale topographic variability influences tree species distribution and canopy throughfall partitioning in a temperate deciduous forest [J]. *For Ecol Manag*, 2016, **359**: 109-117
 - 44 王国严, 徐阿生. 川滇高山栎研究综述[J]. 四川林业科技, 2008, **29** (2): 23-29 [Wang G, Xu A. A review of researches on *Quercus aquifolioides* [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2008, **29** (2): 23-29]
 - 45 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局[J]. 生物多样性, 2004, **12** (1): 20-28 [Tang Z, Fang J. A review on the elevational patterns of plant species diversity [J]. *Biodiv Sci*, 2004, **12** (1): 20-28]
 - 46 朱源, 康慕谊, 江源, 刘全儒. 贺兰山木本植物群落物种多样性的海拔格局[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (3): 574-581 [Zhu Y, Kang M, Jiang Y, Liu Q. Altitudinal pattern of species diversity in woody plant communities of mountain Helan, northwestern China [J]. *J Plant Ecol*, 2008, **32** (3): 574-581]
 - 47 钟娇娇, 陈杰, 陈倩, 姬柳婷, 康冰. 秦岭山地天然次生林群落MRT数量分类、CCA排序及多样性垂直格局[J]. 生态学报, 2019, **39** (1): 277-285 [Zhong J, Chen J, Chen Q, Ji L, Kang B. Quantitative classification of MRT, CCA ordination and species diversity along elevation gradients of a natural secondary forest in the Qinling mountains [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (1): 277-285]