

# 祁连山北坡自然恢复杨桦林地植物功能型组成及其影响因素\*

石福习 赵成章\*\* 任珩 周伟 高福元 盛亚萍 李丽丽

(西北师范大学地理与环境科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心 兰州 730070)

**摘要** 依据生活型(乔木、藤本、灌木、半灌木、多年生禾草、多年生杂类草和一二年生草本)和水分生态型(旱生、旱中生、中生和湿生)将祁连山北坡次生杨桦林28个调查样地中的81个物种划分为18种植物功能型(Plant function types, PFTs), 并通过典范对应分析(CCA)方法研究植物功能型与环境因子间的关系。结果表明: 自然恢复杨桦林地植物功能型主要集中在中生多年生杂类草(PFTs16)、湿生多年生杂类草(PFTs23)、旱中生多年生杂类草(PFTs9)和中生灌木(PFTs18)4个植物功能型上; 乔、灌、草三层冠层特征和中生植物的大量出现, 反映了群落植物生活型趋于复杂化和结构化, 生态型逐渐向中生化方向演替的特点; 土壤容重、有机碳和全氮含量主要影响植物的生活型分异特征, 土壤含水量和林冠郁闭度是植物的水分生态型分异的主要环境因子, 而坡位、坡度控制着群落植物总体分布格局的形成。图1 表3 参31

**关键词** 植物功能型; 生活型; 生态型; CCA; 环境因子; 山杨; 白桦; 祁连山地

CLC Q948.1 (242)

## Plant Functional Types and Their Impact Environmental Factors in a Naturally Recovered Poplar - birch Woodland on the North Slope of Qilian Mountains, China\*

SHI Fuxi, ZHAO Chengzhang\*\*, REN Heng, ZHOU Wei, GAO Fuyuan, SHENG Yaping & LI Lili

(Engineering Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development in Gansu Province, College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou, 730070, China)

**Abstract** Plant functional types (PFTs) are important in understanding the dynamics and the functions of an ecosystems, which provide also useful information for ecosystem management. In 28 observation plots of a naturally recovered poplar-birch woodland on the north slope of Qilian Mountains, China, 81 plant species were classified into 18 plant functional types (PFTs), according to their life forms (including arbors, lianas, subshrub, shrub, perennial grasses, perennial forbs and annual or biennial grass) and ecotypes (including xerophyte, xerophytic and mesophytic, mesophyte and hygrophyte). The relationships between PFTs and environmental factors were studied using Canonical Correspondence Analysis (CCA). The results showed that the dominant PFTs were PFTs16 (mesophytic perennial forbs), PFTs23 (hygrophytic perennial forbs), PFTs9 (xerophytic and mesophytic perennial forbs) and PFTs18 (mesophytic shrub) on the poplar-birch restoration woodland. The stratified structure with wood, shrub and herb layers indicated the plant life forms had a tendency of complication and structurization, and the emerging mesophyte plants reflected changes of the micro-environments. The distribution patterns of PFTs were controlled by the soil physical and chemical properties in that soil bulk density, soil organic carbon and content of nitrogen determined the characteristics of the plant life forms, while the soil water moisture and canopy cover were the main ecological factors that affected the distribution of ecotypes. The slope position and slope aspect controlled the plant distribution pattern and formation of the community. Fig 1, Tab 3, Ref 31

**Keywords** plant functional types (PFTs); life form; ecotype; CCA; environmental factor; poplar; birch; Qilian Mountains

CLC Q948.1 (242)

收稿日期: 2011-05-31 接受日期: 2011-06-23

\*国家自然科学基金项目 (Nos. 91125014, 40971039)、甘肃省科技支撑计划项目 (No. 1011FKCA157) 和甘肃省高校基本科研业务费项目资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (Nos. 91125014, 40971039), the Scientific and Technical Project of Gansu, China (No. 1011FKCA157) and the Basic Scientific Research Professional Charge of Gansu for Universities

\*\*通讯作者 Corresponding author (E-mail: zhaocz@nwnu.edu.cn)

植物功能型 (Plant function types, PFTs) 是指对环境条件表现出相似反应、对主要生态过程有相似影响的植物群落<sup>[1-3]</sup>。用植物功能型代替具体的植物种, 不仅简化了对具有众多物种生态系统研究的复杂程度, 还可以准确获得对环境变化响应的生态系统的本质反应信息<sup>[4]</sup>。因此, 植物功能型随着全球变化与植被的关系研究的深入而受到普遍重视<sup>[5]</sup>。目前, 在国外植物功能型已被广泛用于生物地理模型<sup>[6]</sup>、生物地球化学模型<sup>[7]</sup>和全球动态植被模型<sup>[8]</sup>等生态系统模型系统的建立方面。国内学者也围绕植物功能型的概念内涵<sup>[9]</sup>、功能群划分标准和研究方法<sup>[10]</sup>展开了大量的讨论, 并开始进行了一些应用性的研究<sup>[11-13]</sup>。但以往的研究大多是在区域或全球尺度上对物种的功能型划分和预测, 对受干扰林地经自然恢复后形成的群落进行植物功能型及其与环境因子作用关系定量研究还鲜有报道。实际上, 植物群落是由不同层次、不同生态适应型的植物构成, 正是这些不同层次、不同生态适应型的植物对环境因子响应程度的差异, 导致了群落整体随环境梯度所表现出的分异格局<sup>[14]</sup>。而且, 处于不同演替地位的物种在生活史策略上存在明显差异, 进而决定群落的演替动态<sup>[15]</sup>。因此, 准确揭示群落内植物功能型组成及其在主要环境因子下的适应特征, 是深入研究植物群落演替规律, 预测植物群落演替趋势的有效途径。

祁连山地是西北干旱区主要的森林分布区和水源涵养区, 在不合理人类活动的长期干扰下, 该区森林植被出现了严重退化<sup>[16]</sup>。上世纪80年代末, 在经历大规模采伐、人工更新及实施封育后, 祁连山森林开始大规模的恢复<sup>[17]</sup>, 对祁连山区受干扰林地的研究主要集中在种群格局动态<sup>[18]</sup>、多样性<sup>[19]</sup>和植被恢复过程<sup>[20]</sup>等方面, 但还没有从植物功能型的角度, 深入剖析植物功能型组成和分布的差异以及环境因子对植物分布的影响。鉴于此, 本文采用生活型和水分生态型两个结构和功能组合指标将祁连山自然恢复的山杨白桦混交林地群落内的植物进行植物功能型划分, 在此基础上对植物功能型与环境因子进行了CCA 排序分析, 得出了影响群落植物功能型组成和分布的主要环境因子, 探讨了植物功能型对环境因子的适应性和生态对策的差异性, 以期对退化森林生态系统的恢复和管理提供理论指导。

## 1 研究区概况

研究区位于甘肃省天祝藏族自治县中部朵什乡旱泉沟流域, 地理位置102°58'04"~103°01'04"E, 37°14'40"~37°20'13"N, 流域总面积22.32 km<sup>2</sup>。地势呈南北走向, 南高北低, 地域狭长, 以中山地貌为主, 海拔2 420~3 306 m, 年均气温1.2 °C, 生长季120~150 d, 年均降水量400 mm, 年均蒸发量1 600 mm, 属大陆性寒温带半湿润半干旱气候, 地带性土壤主要为山地灰褐土和山地栗钙土<sup>[21]</sup>。该

区物种丰富, 受气候、海拔和坡向的多重影响, 研究区植被分布有明显的垂直分异规律。主要乔木树种有白桦 (*Betula platyphylla*)、山杨 (*Populus davidiana*) 和青海云杉 (*Picea crassifolia*), 灌木树种有金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、银露梅 (*Potentilla glabra*)、小叶蔷薇 (*Rosa willmottiae*)、高山绣线菊 (*Spiraea alpina*) 等, 草本植物主要有圆穗蓼 (*Polygonum macrophyllum*)、披针苔草 (*Carex lanceolata*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、赖草 (*Leymus secalinus*) 和粗根老鹳草 (*Geranium dahuricum*) 等。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置与观测

2001年天祝县林业局在祁连山旱泉沟采取以围栏禁牧为主的抚育措施, 封育退化林地1 000 hm<sup>2</sup>。封育前该区域植被总盖度仅有40%~60%, 植被类型已退化为灌丛、草地和零星分布的次生杨桦林。在实施封育禁牧措施后, 赵成章等对该区植被恢复状况进行了长期的定位观测, 发现在8年的恢复时间里祁连山退化林地实现了由草本群落—灌木群落—乔木群落方向的快速演替过程, 植被群落已恢复到了山杨白桦混交林群落阶段<sup>[20]</sup>。在此基础上, 于2010年8~9月, 在海拔2 468~2 736 m的范围内, 对整个杨桦乔木群落进行全面踏查, 按照不同的坡向、坡位选取了28块20 m × 20 m的调查样地。由于祁连山地形相对比较破碎, 参考前人设置样方的大小<sup>[18]</sup>, 在每个样地中设置2个10 m × 10 m乔木样方, 在每个乔木样方内沿对角线设置4个4 m × 4 m灌木样方, 在每个灌木样方内沿对角线设置了6个1 m × 1 m的草本样方。对每个样方中出现的植物名称、株(丛)数、盖度、高度和频度, DBH > 1 cm的乔灌木树种数量、胸径、树高和冠幅等进行了详查。同时记录每块样地的地理坐标、海拔、坡度、坡向和林冠郁闭度等环境特征, 并采样观测土壤含水量、土壤容重和土壤碳氮等指标。用烘干法测定土壤含水量, 用环刀法测定土壤容重, 土壤有机碳测定采用重铬酸钾氧化-外加加热法, 土壤全氮测定采用凯氏定氮法。

### 2.2 植物功能型划分

调查的28块样地内共记录到85种高等植物, 把频度 < 5%、盖度 < 5%的偶见种剔除后剩余81种。为了尽可能地反映物种在结构和功能上的差异, 按照生活型(乔木、藤本、灌木、半灌木、多年生禾草、多年生杂类草和一二年生草本)和水分生态型(旱生、旱中生、中生和湿生)及两者的组合单元划分成28个植物功能型作为研究区理论上的植物功能型指标体系(表1)。对样地内出现的所有植物, 首先通过查阅《中国植物志》并参考文献[13]掌握植物的具体生活习性; 然后进行水分生态型和生活型的具体判定; 最后对应已建立的理论上的28个植物功能型指标体系表, 统计发现本次调查到

表1 祁连山次生林植物功能群及其分类代码  
Table 1 Plant functional types (PFTs) and their codes in the Qilian Mountains

| 植物功能群     | Plant functional types (PFTs)                      | 代码 Code |
|-----------|----------------------------------------------------|---------|
| 旱生一二年生草本  | Xerophytic annual or biennial grass                | PFTs1   |
| 旱生多年生杂类草  | Xerophytic perennial forbs                         | PFTs2   |
| 旱生多年生禾草   | Xerophytic perennial grasses                       | PFTs3   |
| 旱生灌木      | Xerophytic shrub                                   | PFTs4   |
| 旱生半灌木     | Xerophytic subshrub                                | PFTs5   |
| 旱生藤本      | Xerophytic lianas                                  | PFTs6   |
| 旱生乔木      | Xerophytic arbors                                  | PFTs7   |
| 旱中生一二年生草本 | Xerophytic and mesophytic annual or biennial grass | PFTs8   |
| 旱中生多年生杂类草 | Xerophytic and mesophytic perennial forbs          | PFTs9   |
| 旱中生多年生禾草  | Xerophytic and mesophytic perennial grasses        | PFTs10  |
| 旱中生灌木     | Xerophytic and mesophytic shrubs                   | PFTs11  |
| 旱中生半灌木    | Xerophytic and mesophytic subshrub                 | PFTs12  |
| 旱中生藤本     | Xerophytic and mesophytic lianas                   | PFTs13  |
| 旱中生乔木     | Xerophytic and mesophytic arbors                   | PFTs14  |
| 中生一二年生草本  | Mesophytic annual or biennial grass                | PFTs15  |
| 中生多年生杂类草  | Mesophytic perennial forbs                         | PFTs16  |
| 中生多年生禾草   | Mesophytic perennial grasses                       | PFTs17  |
| 中生灌木      | Mesophytic shrub                                   | PFTs18  |
| 中生半灌木     | Mesophytic subshrub                                | PFTs19  |
| 中生藤本      | Mesophytic lianas                                  | PFTs20  |
| 中生乔木      | Mesophytic arbors                                  | PFTs21  |
| 湿生一二年生草本  | Hygrophytic annual or biennial grass               | PFTs22  |
| 湿生多年生杂类草  | Hygrophytic perennial forbs                        | PFTs23  |
| 湿生多年生禾草   | Hygrophytic perennial grasses                      | PFTs24  |
| 湿生灌木      | Hygrophytic shrub                                  | PFTs25  |
| 湿生半灌木     | Hygrophytic subshrub                               | PFTs26  |
| 湿生藤本      | Hygrophytic lianas                                 | PFTs27  |
| 湿生乔木      | Hygrophytic arbors                                 | PFTs28  |

的物种实际仅包括理论上的18种植物功能类群(表2)。

2.3 数据处理

在坡向定值时,参考王孝安的转换方法<sup>[22]</sup>,其数值越大,表示越向阳、越干热。坡位分下坡、中坡、上坡3级,依次赋值1~3。调查区相对高差<300 m,因此海拔高度对植被的影响可以忽略。样地的坡向、坡位、土壤容重、土壤水分、土壤有机碳、全氮、碳氮比及林冠郁闭度构成环境因子矩阵,土壤理化性质的数据均采用0~50 cm土层的平均值计算。运用典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)方法对植物功能型与环境因子之间的关系进行了分析。排序中采用不同植物功能型的多度值计算,同一植物功能型的多度值为该植物功能型所包含的植物种数。由于植物功能型划分标准与样方取样面积无关,仅与植物的生理生态特性有关。因此,在28个样地中共调查分类出植物功能型18种,可组成18×28植物功能型物种矩阵。另外,由于每一个调查样地群落环境具有一定差异,因此可组成8×28环境因子数据矩阵。CCA排序采用国际通用软件CANOCO4.5完成。

3 结果与分析

3.1 植物功能型组成特征

本次调查到81个物种,分属31个科67个属。速生树种白桦和山杨的重要值占整个群落的50%以上,成为整个群落的优势种群;小叶蔷薇和银露梅为灌木层的优势物种;多年

生喜湿植物珠芽蓼和苔草成为草本层优势物种。群落高度呈现出乔木层>灌木层>草本层的成层结构现象,乔木层密度达到了(1.40±0.05)株/m<sup>2</sup>。而植物功能型组成相对较为集中(表2),其中,组成中生多年生杂类草(PFTs16)的植物有17种,所占比例最大为21.25%;湿生多年生杂类草(PFTs23)的植物有12种,所占比例次之为15%;旱中生多年生杂类草(PFTs9)植物有9种,占11.25%;中生灌木(PFTs18)植物有7种,占8.75%。

3.2 植物功能型与环境因子的CCA分析

28个样地18种植物功能型组成与8个环境因子的CCA排序结果见图1,不同植物功能型在CCA排序图上分异显著,占据着不同的生态位空间。排序图前3个排序轴的特征值分别为0.091、0.039和0.027,达到总典范分析特征值(0.170)的92.4%,而且环境因子轴与种类排序轴之间的相关系数分别为0.932和0.846,两个种类排序轴近似垂直(相关系数为0.021),两个环境排序轴的相关系数为0,表明排序结果可靠,能够较好地反映样地植物功能型组成变化与环境因子的对应关系。

环境因子与植物功能型组成第一、第二和第三排序轴的相关系数见表3。不同植物功能型的界限明显,沿第一排序轴从左向右表示生活型从灌乔木到草本。第一轴与土壤容重



表2 祁连山退化林地观测样地植物种类及其功能型变化  
Table 2 Plant species and plant functional types (PFTs) of the observation plots in the Qilian Mountains

| 物种 Plant species                     | 植物功能型 PFTs |
|--------------------------------------|------------|
| 金腰子 <i>Chrysosplenium sinicum</i>    | PFTs23     |
| 密花香薷 <i>Elsholtzia densa</i>         | PFTs15     |
| 香茶藨子 <i>Ribes odoratum</i>           | PFTs18     |
| 粗根老鹳草 <i>Geranium dahuricum</i>      | PFTs9      |
| 菟丝子 <i>Cuscuta chinensis</i>         | PFTs15     |
| 星叶草 <i>Circaeaster agrestis</i>      | PFTs22     |
| 灯芯草 <i>Juncus effusus</i>            | PFTs23     |
| 沙参 <i>Adenophora stricta</i>         | PFTs16     |
| 独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>         | PFTs1      |
| 狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>       | PFTs9      |
| 车前草 <i>Plantago asiatica</i>         | PFTs2      |
| 草麻黄 <i>Ephedra sinica</i>            | PFTs5      |
| 忍冬 <i>Lonicera kansuensis</i>        | PFTs18     |
| 红北极果 <i>Arctous ruber</i>            | PFTs19     |
| 沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>       | PFTs4      |
| 短柄小檗 <i>Berberis brachypoda</i>      | PFTs18     |
| 青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>        | PFTs28     |
| 白桦 <i>Betula platyphylla</i>         | PFTs14     |
| 山杨 <i>Populus davidiana</i>          | PFTs14     |
| 高山柳 <i>Salix cupularis</i>           | PFTs26     |
| 披针苔草 <i>Carex lanceolata</i>         | PFTs23     |
| 甘肃蒿草 <i>Kobresia kansuensis</i>      | PFTs23     |
| 碱韭 <i>Allium polyrhizum</i>          | PFTs9      |
| 野葱 <i>Allium chrysanthum</i>         | PFTs16     |
| 山韭 <i>Allium ramosum</i>             | PFTs16     |
| 鸢尾 <i>Iris tectorum</i>              | PFTs16     |
| 马莲 <i>Iris ensata</i>                | PFTs16     |
| 独活 <i>Heracleum hemsleyanum</i>      | PFTs16     |
| 防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>   | PFTs9      |
| 羌活 <i>Notopterygium incisum</i>      | PFTs16     |
| 甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>  | PFTs8      |
| 肉果草 <i>Lancea tibetica</i>           | PFTs23     |
| 小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>       | PFTs1      |
| 藏茵陈 <i>Halenia elliptica</i>         | PFTs15     |
| 龙胆 <i>Gentiana scabra</i>            | PFTs16     |
| 花锚 <i>Halenia corniculata</i>        | PFTs22     |
| 扁蕾 <i>Gentianopsis barbata</i>       | PFTs15     |
| 珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>       | PFTs23     |
| 蓼芽菜 <i>Polygonum hydropiper</i>      | PFTs22     |
| 巴天酸模 <i>Rumex patientia</i>          | PFTs16     |
| 西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>     | PFTs16     |
| 圆穗蓼 <i>Polygonum macrophyllum</i>    | PFTs16     |
| 毛茛 <i>Ranunculus japonicus</i>       | PFTs9      |
| 草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>         | PFTs23     |
| 唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i> | PFTs16     |
| 乌头 <i>Aconitum carmichaelii</i>      | PFTs23     |
| 金莲花 <i>Trollius chinensis</i>        | PFTs22     |
| 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>   | PFTs9      |
| 阴山扁蓿豆 <i>Medicago ruthenica</i>      | PFTs2      |
| 小花棘豆 <i>Oxytropis glabra</i>         | PFTs2      |
| 阿尔泰黄芪 <i>Astragalus propinquus</i>   | PFTs16     |
| 披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>   | PFTs9      |
| 甘肃锦鸡儿 <i>Caragana kansuensis</i>     | PFTs11     |
| 草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>           | PFTs24     |
| 落草 <i>Koeleria cristata</i>          | PFTs3      |
| 大针茅 <i>Stipa capillata</i>           | PFTs3      |
| 披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>          | PFTs10     |
| 燕麦 <i>Avena sativa</i>               | PFTs22     |
| 赖草 <i>Leymus secalinus</i>           | PFTs10     |
| 扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>      | PFTs3      |
| 多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>    | PFTs9      |

|                                      |        |
|--------------------------------------|--------|
| 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>     | PFTs23 |
| 野草莓 <i>Fragaria vesca</i>            | PFTs23 |
| 金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>      | PFTs18 |
| 银露梅 <i>Potentilla glabra</i>         | PFTs18 |
| 天山花楸 <i>Sorbus tianschanica</i>      | PFTs4  |
| 高山绣线菊 <i>Spiraea alpina</i>          | PFTs18 |
| 小叶蔷薇 <i>Rosa willmottiae</i>         | PFTs18 |
| 乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>         | PFTs16 |
| 箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>        | PFTs23 |
| 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>         | PFTs1  |
| 冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>          | PFTs2  |
| 黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>         | PFTs16 |
| 白沙蒿 <i>Artemisia sphaerocephala</i>  | PFTs5  |
| 紫苑 <i>Aster tataricus</i>            | PFTs23 |
| 大刺儿菜 <i>Cirsium setosum</i>          | PFTs2  |
| 柳叶菜风毛菊 <i>Saussurea epilobioides</i> | PFTs16 |
| 莴苣 <i>Lactuca sativa</i>             | PFTs22 |
| 火绒草 <i>Filago leontopodioides</i>    | PFTs16 |
| 灰苞蒿 <i>Artemisia roxburghiana</i>    | PFTs16 |
| 大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>     | PFTs15 |

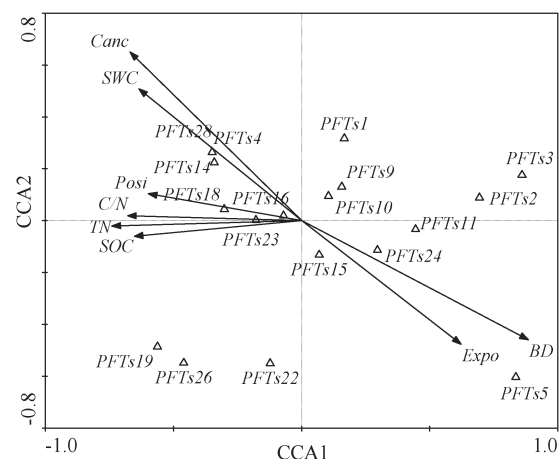


图1 植物功能型与环境因子的CCA排序

Fig. 1 CCA ordination of PFTs

(BD) 呈正相关 (0.884 7), 与有机碳 (SOC)、全氮 (TN) 和碳氮比 (C/N) 呈负相关, 相关系数分别是 -0.653 3、-0.740 9 和 -0.679 6, 反映了土壤理化性质通过改善土壤结构和土壤养分状况而影响植物生活型的, 说明土壤理化性质是造成植物发生乔、灌、草不同生活型分异的主要原因. 第二轴反映了水分梯度, 沿第二轴从下至上表示水分生态型从旱生到湿生, 第二轴与林冠郁闭度 (Canc) 和土壤含水量 (SWC) 呈正相关, 相关系数分别为 0.650 6 和 0.508 3, 林冠郁闭度逐渐增大将导致土壤蒸发减弱、林下光照减少, 土壤水分条件得到一定改善, 进而使植物微生境条件发生改变, 利于湿生植物的生长和分布, 这些因子的变化成为植物发生水分生态型分异的主要原因. 第三轴反映了坡位梯度, 第三轴与坡位 (Posi) 呈负相关 (-0.684 9), 与坡向 (Expo) 呈正相关 (0.494 2), 白桦等乔木物种集中分布在左上角, 处于半阴坡的中、上坡位, 而灌木和草本植物主要分布在中、下坡位地阳坡地段.

表3 CCA排序前三轴与环境变量的相关系数

Table 3 Correlation coefficient of the first three CCA axes and environmental factors

| 环境变量 Environment factor                                 | SPEC AX1 | SPEC AX2 | SPEC AX3 |
|---------------------------------------------------------|----------|----------|----------|
| 林冠郁闭度 Canopy cover (Canc)                               | -0.3701  | 0.6506*  | -0.3561  |
| 土壤容重 Soil bulk density (BD) ( $\rho/\text{g cm}^{-3}$ ) | 0.8847** | -0.4590  | 0.0322   |
| 土壤含水量 Soil water content (SWC) ( $w/\%$ )               | -0.3350  | 0.5083*  | -0.2687  |
| 有机碳 Soil organic carbon (SOC) ( $w/\text{g kg}^{-1}$ )  | -0.6533* | -0.0596  | -0.3292  |
| 全氮 Total nitrogen (TN) ( $w/\text{g kg}^{-1}$ )         | -0.7409* | -0.0200  | -0.166   |
| 碳氮比 C/N ratio (C/N)                                     | -0.6796* | 0.0194   | -0.2574  |
| 坡位 Slope position (Posi)                                | -0.1991  | 0.1039   | -0.6849* |
| 坡向 Slope aspect (Expo)                                  | 0.2226   | -0.4767  | 0.5942*  |

\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ 

## 4 结论与讨论

### 4.1 关于植物功能型的划分

植物功能分类与其他植被分类的一个重要区别,就是植物功能型代表着一个结构-功能单元,也就是说植物功能型主要表现在结构和功能两个方面,但首先表现在生理和生态学功能上,如光合作用类型、水分利用程度和生长发育的差异等,然后才表现在相同外貌和结构上的差异<sup>[23]</sup>。对于区域或较长时间的尺度,采用一些结构功能指标较为合适,而在较小尺度(空间、时间)应采用功能指标进行相应研究<sup>[13]</sup>。Gramer等指出植物功能型的划分还要依赖于研究的背景、尺度和要解决的问题进行合理定义<sup>[24]</sup>。通常认为,可以从演绎和归纳两种途径建立植物功能型系统<sup>[25]</sup>。本文运用功能反应型(Response types)指标划分的方法来研究受干扰林地经自然恢复形成的演替系列群落内植物分异的差异。首先,根据植物生活型(多年生还是一年生)差异将植物划分为乔木、灌木和草本,其实质反映了植物的冠层特征。然后,根据水分条件将植物区分为旱生、旱中生、中生和湿生4种水分生态型。最后,根据植物的生活型和水分生态型组合单元划分出适用于研究区理论上的28种“反应型”植物功能型系统。但对样地调查到的81中植物统计发现共包括18种植物功能类群,并且植物功能型主要集中在中生多年生杂类草(PFTs16)、湿生多年生杂类草(PFTs23)、旱中生多年生杂类草(PFTs9)和中生灌木(PFTs18)4个植物功能型上。可以看出,植被群落的生活型以多年生杂类草和灌木为主,乔木比例较少,说明乔木种数相对单一,物种丰富度与多样性远低于灌木、草本;水分生态型以中生、旱中生为主,而湿生植物所占的比例相对较小,反映了水分是影响该区植物生长和群落恢复的主要限制因子。

### 4.2 植物功能型组成与群落演替的关系

植物功能型被诸多学者认为是植物生理与群落和系统过程之间的一个强有力链接,其可将植物的生理生态过程、生物物理特征和物候变化引入动态植被模型中,从而有助于从机理上描述植被的动态<sup>[26]</sup>。赵成章等认为祁连山东段北坡地区的植被恢复过程是典型的区域物种库影响下的群落演

替过程<sup>[20]</sup>。当群落建立后,群落与环境相互作用将使群落总体环境得到改善,从而可以为更多物种的生存和繁衍提供可能,同时种间竞争加剧,在光照、土壤水分和养分条件的影响下一些物种得以留存而另一些物种被淘汰<sup>[27]</sup>。群落物种的这种成员更替结果,将外在的表现在群落内植物功能型组成和结构比例的变化上,因此,植物功能型组成差异可以直接反映植物群落生态演替过程及影响群落植物形成和分布的外在环境因素。研究区群落内植物生活型和水分生态型的差异,即植物功能型组成差异,反映了经封山育林后祁连山退化林地的植被恢复造成群落内物种组成成分发生的分异现象,乔、灌、草三层冠层特征说明植物群落生活型趋于复杂化和结构化的特点,中生植物所占的比例反映了群落生态型逐渐向中生化方向演替的特征。

### 4.3 环境因素对植物功能型组成的影响

植物的空间分布格局是植物与环境相互作用、共同发展的结果<sup>[28]</sup>。运用CCA直接排序对影响祁连山地次生杨桦乔木林地植物功能型组成分布的土壤、地形等环境因子进行定量分析,发现不同环境因素影响植物功能类群组成成分的差异。土壤容重、有机碳和全氮含量等理化性质主要影响着植物的生活型分异特征,因为土壤因子可以通过影响生态系统的养分水分循环,将对不同功能型的组成产生非常显著的影响<sup>[29]</sup>。随着土壤容重的减少、土壤有机质增多,土壤结构优化,通气性良好,土壤养分条件也得到改善,从而利于灌木、乔木的定居、繁殖和生长;土壤含水量和林冠郁闭度决定着植物的水分生态型分异,这是因为土壤水分直接影响着植物生长的生境条件,土壤含水量增多时湿生性的物种将可能代替喜阳的植物成为群落的优势物种,土壤含水量缺乏时群落则以阳生性的物种为主体,同时由林冠郁闭度引起群落垂直结构上光照分配条件的改变将促进或者限制着植物群落内植物对水分的利用程度,从而影响着植物的生态适应特征。另外,由于在一定海拔范围内,坡位是影响植物生长的关键因子,它代表着光照、水分、养分等环境因素的生态梯度变化,直接影响着水肥的再分配<sup>[14]</sup>,并控制着各群落分布格局的形成<sup>[30]</sup>。白桦等乔木物种集中分布半阴坡的中、上坡位,而灌木和草本植物则主要分布在中、下坡位地阳坡地段,这说

明坡度、坡位在某种程度上决定了群落植物的分布和组成差异,从而外在的反映在植物功能型的差异上。总之,不同植物功能型植物的分布特征都不同程度的体现了对环境因子的响应方式,CCA排序轴能够反映一定的生态梯度,从而能够解释植被或植物种的分布与环境因子间的关系<sup>[31]</sup>。

## References

- Milchunas DG, Lauenroth WK. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol Monogr*, 1993, **63**: 327~366
- Diaz S, Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change: A multiscale approach. *J Veg Sci*, 1997, **8**: 63~474
- Smith TM, Shugart HH, Woodward FI. Plant functional types: Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge: Cambridge University Press, 1997
- Aguiar MR, Paruelo JM, Sala OE, Lauenroth WK. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe. *J Veg Sci*, 1996, **7**: 381~390
- Weng ES (翁恩生), Zhou GS (周广胜). Defining plant functional types in China for global change studies. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, **29** (1): 81~97
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr*, 1992, **19**: 117~134
- Haxeltine A, Prentice IC, Creswell ID. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *J Veg Sci*, 1996, **7**: 651~666
- Sitch S, Smith B, Prentice IC, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan JO, Levis S, Lucht W, Sykes MT, Thonicke K, Venevsky. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamics global vegetation model. *Global Change Biol*, 2003, **9**: 161~185
- Tang HP (唐海萍), Jiang GM (蒋高明). Plant functional type and its significance in ecological research. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2000, **11** (3): 461~464
- Li RP (李荣平), Liu ZM (刘志民), Jiang DM (蒋德明), Li XH (李雪华). Plant functional types and research methods. *Chin J Ecol* (生态学杂志), 2004, **23** (1): 102~106
- Ni J (倪健). Plant functional types and biomes of China at a regional scale. *Acta Bot Sin* (植物学报), 2001, **43** (4): 419~425
- Zhang ZD (张志东), Zang RG (臧润国). Influence of ecological factors on distribution of woody plant functional types in a natural tropical forest landscape, Bawangling, Hainan island, south China. *Chin J Plant Ecol* (植物生态学报), 2007, **31** (6): 1092~1102
- He MZ (何明珠). Environmental effects on distribution and composition of desert vegetations in Alxa Plateau: Correlation between plant functional type's diversity and environmental factors. *J Desert Res* (中国沙漠), 2010, **30** (2): 278~286
- Wang SX (王世雄), Wang XA (王孝安), Li GQ (李国庆), Guo H (郭华), Zhu ZH (朱志红). Species diversity and environmental interpretation in the process of community succession in the Ziwu Mountain of Shaanxi province. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2010, **30** (6): 1638~1647
- Zhang ZD (张志东), Zang RG (臧润国), DY (丁易). Classification of woody plant functional groups in a tropical natural forest landscape of Bawangling, Hainan island and their potential distribution. *Sci Silv Sin* (林业科学), 2009, **45** (10): 1~8
- Ma JB (马金宝), Zhang PD (张培栋), Li XR (李新荣). The cause and protection strategy to natural shrub degradation in Han Quanguo valley. *Pratacult Sci* (草业科学), 2007, **24** (4): 23~26
- Zhao CZ (赵成章), Yao Q (姚强), Hao Q (郝青), Dong XG (董小刚). Pattern dynamics study on succession process of the secondary forest in the eastern Qilian Mountains. *J Mount Sci* (山地学报), 2010, **28** (2): 234~239
- Da GW (达光文). Study on dynamics succession pattern of secondary forest in Hanquanguo valley of Gansu province. *Pratacult Sci* (草业科学), 2009, **26** (6): 41~46
- Zhao CZ (赵成章), Shi FX (石福习), Sheng YP (盛亚萍). Species composition and dynamics of diversity in the process of vegetation restoration of degraded forest on the northern slope of Qilian Mountains, China. Conference on Environmental Pollution and Public Health, Wuhan (环境污染与公众健康研讨会, 武汉). USA:Scientific Research Publishing, 2010, VI: 653~657
- Zhao CZ (赵成章), Shi FX (石福习), Dong XG (董小刚), Ren H (任珩), Sheng YP (盛亚萍), Gao FY (高福元), Yang WB (杨文斌). Dynamics of vegetation structure and soil properties in the natural restoration process of degraded woodland on the northern slope of Qilian Mountains, northwestern China. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2011, **31** (1): 115~122
- Dang HZ (党宏忠), Zhao YS (赵雨森), Chen XW (陈祥伟), Li JJ (李进军), Da GW (达光文), Zhu YW (朱有文). Soil water characteristics in *Picea crassifolia* forestry lands in Qilian Mountains. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2004, **15** (7): 1148~1152
- Wang XA (王孝安). Multivariate analysis and environmental interpretation of plant communities in Maqu, south Gansu. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1997, **17** (1): 61~65
- Box EO. Plant functional types and climate at the global scale. *J Veg Sci*, 1996, **7**: 309~320
- Gramer W, Shugart HH, Noble IR, Lauenroth WK, Pitelka LF, Sutherst



- RW. Ecosystem composition and structure. In: Walker B, Steffen W, Canadell J, Ingram J eds. *The Terrestrial Biosphere and Global Change: Implications for Natural and Managed Ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. 190~228
- 25 Woodward F, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *J Veg Sci*, 1996, **7**: 306~308
- 26 Smith TM. Examining the consequences of classifying species into functional types: A simulation model analysis. In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI eds. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 271~288
- 27 Zhang JY (张继义), Zhao HL (赵哈林), Zhang TH (张铜会), Zhao XY (赵学勇). Dynamics of species diversity of communities in restoration processes in Horqin sandy land. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2004, **28** (1): 86~92
- 28 Zhang WH (张文辉), Lu T (卢涛), Ma KM (马克明), Liu JY (周建云), Liu SL (刘世梁). Analysis on the environmental and spatial factors for plant community distribution in the arid valley in the upper reach of Minjiang river. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2004, **24** (3): 552~559
- 29 Breshears DD, Barns FJ. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/ forest continuum: A unified conceptual model. *Landscape Ecol*, 1999, **14**: 465~478
- 30 Tian ZP (田中平), Zhuang Li (庄丽), Li JG (李建贵), Xu ZQ (徐智全), Zhang L (张莉). Relationship between community structure of wild fruit forests and their environment on north-facing slopes of the Iri valley. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2011, **17** (1): 039~045
- 31 Wu DL (吴东丽), Zhang JT (张金屯), Wang CY (王春乙), Xue HX (薛红喜). Ecological relationships among species in communities of a protected plant *Glycine soja* in Beijing, China. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2009, **15** (5): 638~644



## 进化论的产生与发展

书号: 978-7-03-034756-5/Q•2945 作者: 周长发 定价: 75

### 内容简介

进化论的产生和发展是科学史上的重要事件,对生物学和社会学都产生了极大影响,更引起过各种社会思潮的斗争和争论。然而,历史上,对进化论的最初理论及其后来的提高和完善却充斥着种种不实传闻和恶意攻击,甚至是造谣中伤、谩骂污蔑。因而,对达尔文进化论的主要理论和主旨思想进行澄清和辨析十分必要。本书作者在阅读大量原始文献的基础上,结合多年对进化论和生物系统学的研究心得和教学体会,精心编成此书。本书用简洁的语言对达尔文进化论产生和发展的历史及其相关内容进行深入浅出、条理清楚的介绍,对进化论原理和主要经典研究也有所交代。

### 读者对象

本书适合作为生物学本科生、各专业研究生的教材,更是所有生物学从业人员,尤其是进化论、科学史研究人员必不可少的参考书

专家推荐:综览全书,作者大量引用原文、翻译准确合意、文字流畅明白、见解独特全面,表现出作者对生物进化的经典文献有深入阅读、对进化理论有全面理解、对进化论产生的历史过程有深入思考。以我目力所及,该书是我国研究人员对生物进化论及其历史研究的又一进展,相信它的出版会对我国生物学和生物学史的研究有诸多裨益。——洪德元

联系人: 科学出版社科学销售中心 周文宇 电话: 010-64022646, 010-64017321

E-mail: zhouwenyu@mail.sciencep.com; lifescience@mail.sciencep.com

网址: <http://www.lifescience.com.cn/>

网上订购: [http://shop.sciencepress.cn](http://shop.sciencepress.cn;); 当当网; 学士书店; 亚马逊; 京东图书