

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.40530

王健铭, 钟悦鸣, 张天汉, 李景文, 冯益明, 卢琦. 中国黑戈壁地区植物物种丰富度格局的水热解释[J]. 植物科学学报, 2016, 34(4): 530-538
Wang JM, Zhong YM, Zhang TH, Li JW, Feng YM, Lu Q. Plant species richness patterns and water-energy dynamics in the Black Gobi Desert, China[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(4): 530-538

中国黑戈壁地区植物物种丰富度格局的水热解释

王健铭¹, 钟悦鸣¹, 张天汉¹, 李景文^{1*}, 冯益明², 卢琦²

(1. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091)

摘要: 我国黑戈壁地区自然环境恶劣, 植物多样性格局受到极端干旱气候的影响而形成了特殊的分布格局。为了揭示黑戈壁地区极端气候对物种丰富度格局的影响, 通过对 5000 km 样线内 174 个样方中的植物进行调查, 结合气候数据, 研究影响中国黑戈壁地区植物物种丰富度格局的气候因素以及不同生活型植物物种丰富度格局与气候关系的差异。结果表明, 水热动态假说对物种丰富度格局的解释率为 62.3%, 未解释部分为 37.7%, 说明其能够很好的解释黑戈壁地区的植物群落物种丰富度格局; 能量对物种丰富度格局的单独解释率仅为 3.5%, 水分的单独解释率为 16.4%, 两者共同解释率为 42.4%, 水分和能量共同决定的水资源可利用性主导着物种丰富度格局; 不同生活型植物对气候因子的响应存在显著差异, 水热综合作用对草本植物丰富度格局的解释率为 65.4%, 但对灌木仅有 37.9%, 表明水热动态假说不适用于解释灌木植物的物种丰富度格局, 植物对气候的适应特性及种间相互作用对物种丰富度格局有着重要的影响。

关键词: 黑戈壁; 物种丰富度; 水分因子; 能量因子

中图分类号: Q948.3

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)04-0530-09

Plant Species Richness Patterns and Water-energy Dynamics in the Black Gobi Desert, China

WANG Jian-Ming¹, ZHONG Yue-Ming¹, ZHANG Tian-Han¹, LI Jing-Wen^{1*}, FENG Yi-Ming², LU Qi²

(1. College of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: The Black Gobi Desert is widely distributed in northwest China, with a total area of about 2×10^5 km². The general climate can be characterized as having a high evaporative demand, with variable but low precipitation, making it the most arid of China's dryland areas. Because of this special climate, there are a wealth of natural resources and an ideal place for exploring the relationship of plant species diversity and environmental factors in extreme arid environment. In this study, we sampled 174 plots across the research area to examine the influence of the climate on plant species richness patterns. Different growth forms (shrub and herb) were also analyzed to demonstrate how the richness-climate relationship differed among functional groups. Results showed that climate accounted for 62.3% of variation in total species richness, with 37.7% explained by other undetermined factors. Furthermore, 3.5% and 16.4% of total species variance was explained by energy and moisture factors, respectively, while 42.4% was simultaneously explained by the two factor groups. These results indicated that energy and moisture played key roles in shaping species richness patterns in the study area.

收稿日期: 2016-01-25, 退修日期: 2016-04-27。

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201404304); 国家自然科学基金资助项目(31570610)。

This work was supported by grants from the National Forestry Industry Research Special Funds for Public Welfare Projects (201404304) and National Natural Science Foundation of China (31570610)。

作者简介: 王健铭(1990-), 男, 硕士研究生, 研究方向为生物多样性保护(E-mail: 651821939@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence): 李景文, 博士生导师, 主要研究方向为生物多样性保护(E-mail: lijingwen@bjfu.edu.cn)。

However, only 37.9% of variation in shrub species richness was explained by energy and moisture factors, and the water-energy dynamic hypothesis could not explain shrub species richness in arid regions. These results suggest that the response of species richness to climate showed obvious differences among functional groups as well as interspecific interactions, and the ecophysiological characteristics of species had significant influence on community richness patterns.

Key words: Black Gobi-desert; Species richness, Moisture factors, Energy factors

植物对限制因子的适应是生态研究的热点问题^[1-3], 而群落及其植物物种丰富度格局的限制因子研究则是其核心内容之一^[4]。植物物种丰富度是表征生物多样性最基本的指标^[5], 大尺度上的植物物种丰富度格局的研究为预测生物多样性对环境变化的响应提供了重要依据。关于物种丰富度格局的研究先后有学者提出了气候、地质历史过程、空间异质性及随机过程等观点^[6-12]; 尽管物种丰富度格局受到多种环境因子共同制约, 但气候对物种丰富度格局的影响被认为是最主要的决定因子^[13, 14], 其中水热动态假说与能量假说最受关注^[15], 其认为水分与能量共同决定了植物物种丰富度格局^[8, 16]; 也有学者提出在寒冷地区因温度引起的物种丰富度变异的比例更高, 在干旱半干旱地区水的可利用性对物种丰富度的影响更为显著^[17-19], 这在很多研究中已得到验证^[11, 15, 16-19], 并且不同生活型植物对气候的影响也存在显著差异^[19-21]。

我国西北内陆地区分布着约 $2 \times 10^5 \text{ km}^2$ 的黑戈壁, 其境内分布着典型的戈壁生态系统和植被类型, 为戈壁地区物种丰富度的分布格局及其成因的研究提供了理想场所。黑戈壁地区位于甘肃、内蒙西部与新疆东北部, 多数区域年降水量低于 100 mm, 蒸发量极高, 为极端干旱区。王襄平^[17]、李利平^[19]、李新荣等^[20]对新疆、阿拉善境内荒漠区的物种多样性格局进行了研究, 但针对黑戈壁地区进行系统的物种丰富度格局的研究还未见报道。

目前多数大尺度上物种丰富度格局的研究主要基于地理格网进行, 对样地尺度上的研究较少。本研究在对中国戈壁综合科学考察的基础上, 在约 5000 km 的样线内进行植物群落调查, 在样地尺度上探讨气候与植物物种丰富度格局的关系, 研究水分和能量对该地区植物丰富度格局影响的重要

性, 分析不同生活型植物(灌木、草本)物种丰富度对水热因子响应存在的差异, 以期了解这种差异对植物多样性分布格局形成的作用。

1 研究地区自然概况

黑戈壁地区是指位于甘肃与新疆之间, 东起额济纳河、北抵中蒙界山、南临河西走廊西段、西依天山东段, 由黑色砾石覆盖的约 $2 \times 10^5 \text{ km}^2$ 的荒漠区域^[21], 该地区年均温度 7.1°C , 年均最高气温 30.1°C , 年均最低气温 -18°C , 年降水量 64.9 mm, 年日照时数 3000 h 以上, 年蒸发量高达 2936 mm^[21]。黑戈壁特殊的地理位置和恶劣的气候条件造就了独特的植被和群落组成, 分布有温带戈壁荒漠、温带戈壁草原及温带灌丛等 5 种植被类型, 35 个群系。依据区域内黑戈壁特征以及水土条件又可分为 3 类: (1) 分布范围较广的典型戈壁植被类型, 如梭梭群落 (Comm. *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)、红砂群落 (Comm. *Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim)、泡泡刺群落 (Comm. *Nitraria sphaerocarpa* Maxim)、戈壁藜群落 (Comm. *Iljinia regelii* (Bunge) Korov)、霸王群落 (Comm. *Sarcosygium xanthoxylon* Bunge) 等; (2) 隐域性植被, 如怪柳灌丛 (Comm. *Tamarix chinensis* Lour)、芦苇草甸 (Comm. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) 等, 局限分布于一些季节性积水河道、湖盆或有地质断裂带的泉水生境; (3) 过渡性草原化戈壁植被, 如戈壁针茅群落 (Comm. *Stipa tianschanica* Roshev. var. *gobica* (Roshev.) P. C. Kuo et Y. H. Sun) 等, 多分布于砾石盖度小、水土条件较好的区域^[21]。

2 研究方法

2.1 植被本底调查

依据黑戈壁分布特点, 本研究设计植被调查的

线路和调查样点尽量覆盖本研究区不同的地形、地貌特征以及不同的植被类型。于 2011 – 2015 年植物生长季沿设计线路对甘肃敦煌、肃北，新疆哈密、伊吾、巴里坤，内蒙额济纳旗等区域进行植物本底调查，在 5000 km 样线内，根据植被分布及组成、水土条件的梯度变化布设样点，在每个样点内根据植被分布面积大小和组成复杂程度设置 3~5 个 10 m × 10 m 的临时样方，共设置样点 56 个 (图 1)，临时样方 174 个。

群落调查采用方精云等^[22]的方法，记录样方的地理坐标、地形特征、戈壁类型^[21]等，调查 10 m × 10 m 样方内所有植物种类、多度、盖度、平均高度等指标^[9,23]；将样方内所有灌木和草本植物物种数分别作为灌木层和草本层的物种丰富度，并将两者的总物种数作为该群落的物种丰富度^[10,17]。

2.2 气候数据

本研究的水热因子数据来源于世界气候数据网站 (<http://www.worldclim.org/>)，该库提供了全球 1 km × 1 km 分辨率近 50 年的月平均气温和降水数据。基于月平均降水及温度数据，按文献^[24-26]的方法分别计算以下 6 个指标：(1) 最冷

月均温 (°C)，反映冬季低温；(2) 最热月均温 (°C)，反映夏季高温；(3) 年平均温度 (°C)；(4) 潜在蒸散量 (mm)，反映能量有效性 (Energy availability)；(5) 年均降水量 (mm)；(6) 水分亏缺 (mm)。此 6 个气候指标不仅可以反映主要的气候要素，而且与群落物种组成密切相关^[10]，因此，本文选择这 6 个气候指标作为黑戈壁地区植物物种丰富度格局的主要水热因子。

2.3 数据分析

对地理因子与气候因子进行 Pearson 相关性分析，以明确黑戈壁地区的水热分布特点，同时对该地区主要优势群落物种丰富度及其所在生境水热特征进行单因素方差分析，研究群落间的差异性。运用一元线性回归方程以 6 个气候因子对物种丰富度格局进行分析。

由于多数气候因子间均具有显著相关性，为了避免各变量间强烈的线性关系对回归方程的影响，本文对水分和能量两类气候因子进行了主成分分析 (PCA)，并利用主成分作为各气候因子的替代因子，进一步采用方差分解法对所得主成分进行分析，以明确能量因子和水分因子的独立作用以及共同作用^[23]。

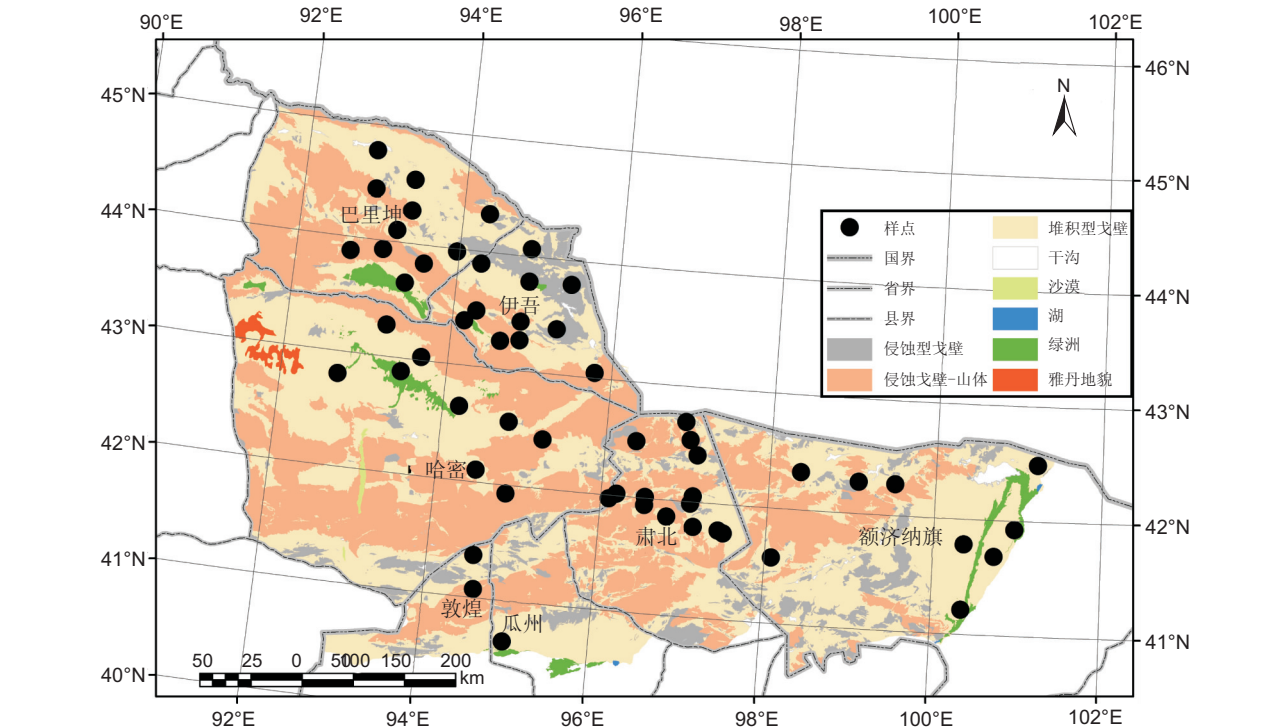


图 1 调查样点分布图
Fig. 1 Distribution of survey sampling sites

3 结果与分析

3.1 黑戈壁地区水热因子分布特点

黑戈壁地处我国西北腹地，由于远离海洋、同时受到青藏高原及周边山脉的阻挡，热带洋面上的水汽很难深入到该区内部，使该地区降水量极少，风速大，蒸发量极高，为我国极端干旱地区，黑戈壁地区年日照时数达 3300 h，太阳总辐射值高达 6400 MJ·m⁻²·a⁻¹，属热能量高值区^[21]。

在该研究区内，温度与海拔呈负相关、与经度呈正相关(表 1)，平均气温在 2 ~ 10℃间，自西北向东南、沿东天山北麓至北山地区年平均气温偏低(年均气温在 2 ~ 6℃)；而位于天山南麓的哈密以及河西走廊西南地区的敦煌地区气温达到 8 ~ 10℃，阿拉善高原西侧一带年平均气温接近 9℃；巴里坤-伊吾-马鬃山一带温度偏低，而敦煌、哈密、额济纳东部地区气温偏高；地形对气温有明显影响，形成了自西北向东南的温度递增趋势。降水与经度呈负相关、与纬度及海拔呈正相关(表 1)，西北部海拔较高，该区降水量的分布特点是：东天山的迎风坡年降水量最大，在 100 mm 以上；马鬃山等迎风坡处于第二梯度，在 70 mm 以上，并在向东和向南延伸的过程中不断减少；阿拉善高原西部和天山南麓及河西走廊西南部年降水量最少，低于 50 mm。潜在蒸散量与经度呈正相关、与纬度负相关(表 1)，这与降水量的空间分布格局相反；温度、潜在蒸散量与降水的空间组合决定了该研究区的干湿状况，是水热空间格局形成的基础。

3.2 黑戈壁地区主要群落类型及其生境水热特征

该研究区内植物物种贫乏，174 个样方共记录到植物 153 种，分属于 28 科 85 属，其中灌木植物 65 种，草本植物 88 种。藜科(36 种)、菊科(25 种)、豆科(19 种)、蒺藜科(17 种)、

怪柳科(8 种)及蓼科(8 种)为主要优势科，占物种总数的 73.9%。植被以温带灌木和半灌木为主，并在部分区域形成温带灌丛和戈壁草原，灌木主要有：梭梭(*Haloxyylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)、红砂(*Reaumuria songarica* (Pall.) Maxim)、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)、霸王(*Sarcozygium xanthoxylon* Bunge)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii* Stapf)等，草本主要有盐生草(*Halogeton glomeratus* (Bieb.) C.A. Mey)、戈壁针茅(*Stipa tianschanica* Roshev. var. *gobica* (Roshev.) P.C. Kuo et Y.H. Sun)等^[21]。

研究区内的群落类型具有贫乏化和单一化的特点，主要有红砂、梭梭、膜果麻黄、沙拐枣(*Calligonum mongolicum* Turcz.)等 14 个优势群落(表 2)。单因素方差分析显示，不同的群落间物种丰富度存在显著差异($P < 0.05$)，且群落不同层次(灌木层和草本层)植物物种丰富度均存在显著差异($P < 0.05$)，矮锦鸡儿(*Caragana pygnaea* (Linn.) DC.)群落的物种丰富度最高，而戈壁藜群落物种组成最贫乏；不同群落所处的生境有着明显的海拔梯度，差异明显($P < 0.05$)，导致水热因子存在显著的差异($P < 0.05$)，戈壁针茅等植物多分布在海拔较高、温度较低、降水较多的山前洪积扇区域，而沙拐枣多分布在高温干旱的生境，且从沙拐枣群落到戈壁针茅群落、矮锦鸡儿群落的生境具有明显的水热梯度，空间异质性明显。

3.3 黑戈壁地区群落物种丰富度与水热因子的关系

通过回归分析，黑戈壁群落总的物种丰富度及草本层物种丰富度均与年平均降水量呈显著正相关，与年均温、最冷月均温、最热月均温、潜在蒸散量、水分亏缺呈显著负相关(图 2、图 3)；灌木层物种丰富度与年降水量呈显著正相关，与年均温、潜在蒸散量、水分亏缺呈显著负相关，与最热

表 1 地理因子对气候的影响
Table 1 Pearson correlation analysis between climate and geographical factors

地理因子 Geographical factors	最热月均温 MTCM (℃)	最冷月均温 MTWM (℃)	年平均温度 MAT (℃)	年均降水量 MAP (mm)	潜在蒸散量 PET (mm)
经度 Longitude	0.271 **	0.371 **	0.311 **	-0.684 **	0.614 **
纬度 Latitude	-0.024	0.091	-0.053	0.405 **	-0.617 **
海拔 Altitude	-0.428 **	-0.539 **	-0.551 **	0.132 *	-0.059

注：* 表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关，** 表示在 $P < 0.01$ 水平上极显著相关。
Notes: * significant correlation ($P < 0.05$), ** very significant correlation ($P < 0.01$). MTWM, Mean temperature of the warmest month; MTCM, Mean temperature of the coldest month; MAT, Mean annual temperature; MAP, Mean annual precipitation; PET, Potential evapotranspiration, same below.

表 2 研究区内主要群落类型及其生境水热特征
Table 2 Main community types and its habitat water-energy characteristics in the study area

群落类型 Community type	群落丰富度 Total species richness	灌木层丰富度 Shrub species richness	草本层丰富度 Herb species richness	海拔 Elevation (m)	年均温度 Mean annual temperature (mm)	年均降水量 Mean annual precipitation (mm)
红砂群落 <i>Reaumuria songarica</i> (Pall.) Maxim	4.06 ± 2.16	2.53 ± 1.37	1.35 ± 1.37	1466.29 ± 553.76	6.34 ± 1.22	86.57 ± 24.55
膜果麻黄群落 <i>Ephedra przewalskii</i> Stapf	6.00 ± 4.81	4.40 ± 3.03	1.60 ± 1.9	1362.60 ± 403.43	6.38 ± 0.54	88.49 ± 19.58
沙拐枣群落 <i>Calligonum mongolicum</i> Turcz	6.02 ± 1.71	3.50 ± 0.71	2.52 ± 0.22	1270.49 ± 486.97	9.67 ± 2.95	41.44 ± 16.52
梭梭群落 <i>Haloxylon ammodendron</i> (C.A. Mey.) Bunge	6.83 ± 4.71	3.83 ± 2.08	3.00 ± 1.45	1286.08 ± 225.09	6.58 ± 1.09	94.88 ± 35.67
合头藜群落 <i>Sympegma regelii</i> Bunge	7.50 ± 2.93	4.25 ± 1.28	3.25 ± 2.60	1649.25 ± 229.31	5.72 ± 1.19	109.48 ± 17.74
白刺群落群落 <i>Nitraria tangutorum</i> Bobr	6.83 ± 4.67	3.00 ± 1.55	3.83 ± 3.37	1440.00 ± 425.78	6.96 ± 1.29	92.77 ± 33.26
霸王群落群落 <i>Sarcozygium xanthoxylon</i> Bunge	10.00 ± 5.66	6.50 ± 3.54	3.50 ± 2.12	1702.00 ± 438.82	5.59 ± 0.47	117.54 ± 22.37
泡泡刺群落 <i>Nitraria sphaerocarpa</i> Maxim	6.40 ± 3.36	4.00 ± 1.22	2.40 ± 2.62	1028.40 ± 74.57	7.85 ± 0.78	71.65 ± 22.18
戈壁藜群落 <i>Iljinia regelii</i> (Bunge) Korov	2.90 ± 1.91	1.90 ± 0.74	1.90 ± 1.1	813.20 ± 221.92	8.08 ± 2.45	89.57 ± 44.58
盐生草群落 <i>Halogeton glomeratus</i> (Bieb.) C. A. Mey	4.60 ± 3.36	1.40 ± 1.34	3.20 ± 2.28	1409.80 ± 528.51	6.372 ± 0.82	87.68 ± 19.62
裸果木群落 <i>Gymnocarpus przewalskii</i> Bunge ex Maxim	3.40 ± 1.95	1.80 ± 0.84	1.60 ± 2.07	1318.96 ± 323.76	6.68 ± 0.93	119.5 ± 22.39
驼绒藜群落 <i>Ceratoide latens</i> (J.F. Gmel.) Reveal et Holmgren	7.50 ± 2.12	4.00 ± 1.41	3.50 ± 0.85	2102.50 ± 117.38	5.09 ± 0.48	92.68 ± 24.33
矮锦鸡儿群落 <i>Caragana pygnaea</i> (L.) DC	13.0 ± 03.61	4.00 ± 3.11	9.00 ± 1.22	1936.50 ± 146.37	5.17 ± 0.49	186.57 ± 20.57
戈壁针茅群落 <i>Stipa tianschanica</i> Roshev. var. <i>gobica</i> (Roshev.) P.C.Kuo et Y.H.Sun	12.25 ± 7.23	3.50 ± 2.65	8.75 ± 2.63	1965.00 ± 208.29	5.54 ± 0.84	177.65 ± 33.54

月及最冷月均温则没有显著的相关性(图 2、图 3)。

本研究将年均温、最冷月均温、最热月均温、潜在蒸散量作为能量类型因子，年降水、水分亏缺作为水分类型因子进行主成分分析。在能量类气候因子的主成分分析中，第一主成分包含了所有能量因子变异的 82%(表 3)，而在水分因子的主成分分析时，第一主成分则包含了所有水分因子变异的 88.7%(表 3)(一般认为当累计贡献率在 70%以上时，便能反映事物的基本面貌^[23])，因此本文中均采用第一主成分替代水分及能量类气候因子进行方差分解，确定其各自的作用。

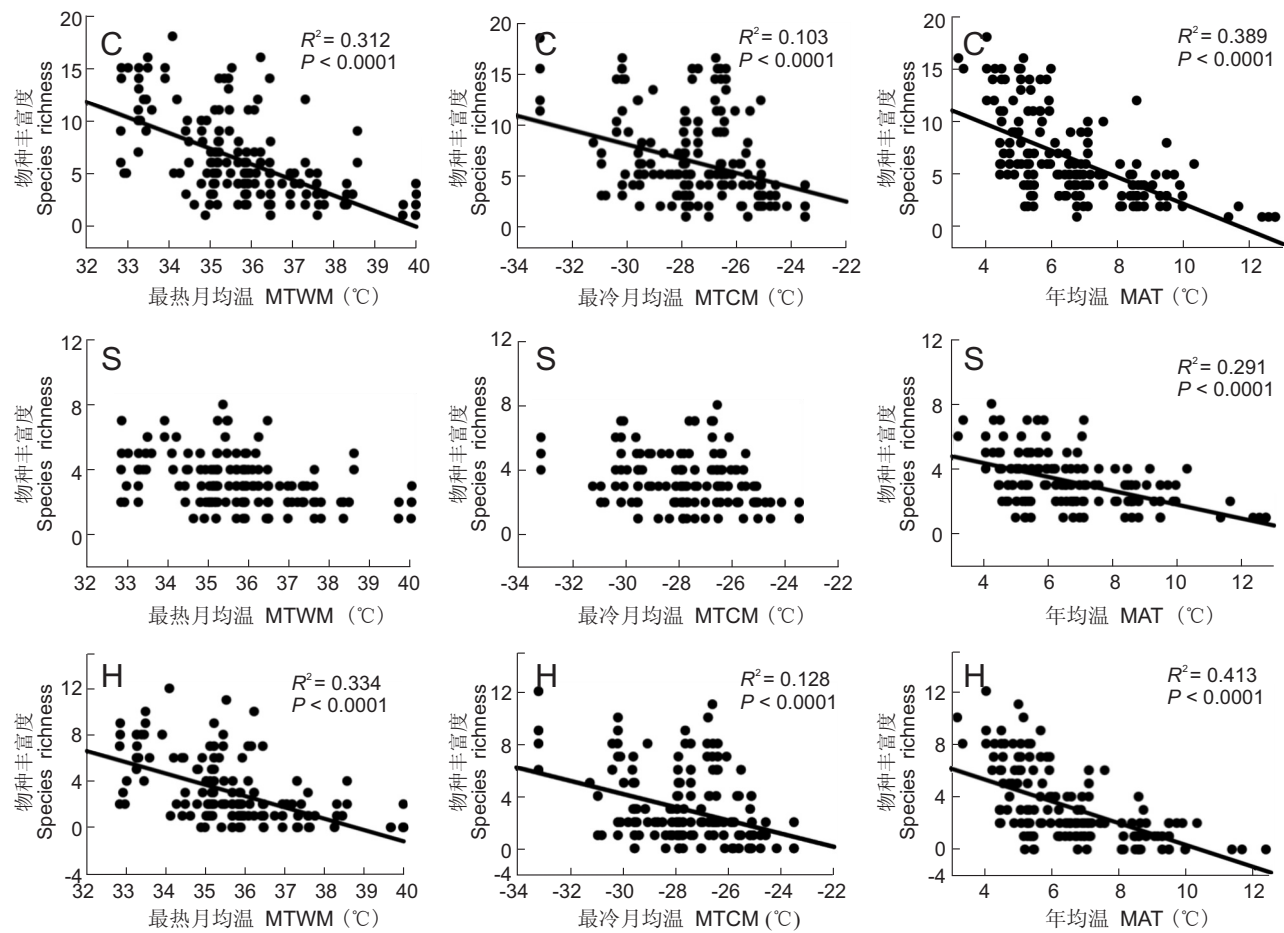
方差分解显示(图 4)，水分与能量共同解释了群落物种丰富度 62.3%的变异，对群落物种丰富度单独解释率分别为 16.4%和 3.5%，共同解释率为 42.4%；水分-能量对不同生活型植物物种丰富度解释力差异极大，对灌木及草本物种丰富度的解释率分别为 37.9%和 65.4%；水分对两者的解释率

分别为 6.7%和 19.8%，差异极大，而能量对两者的解释率分别为 4.1%和 2.7%，水分-能量对灌木及草本的物种丰富度共同解释率分别为 27.1%和 42.9%。整体来看，水分-能量假说对灌木物种丰富度的解释力最差，有效水分的空间变化对草本层物种丰富度影响更为明显。

4 讨论

4.1 植物物种丰富度格局与气候的关系

水热假说认为在大尺度上水分和能量共同决定物种丰富度格局^[10-16, 24]，水分不仅是植物生物化学过程必不可少的溶剂，更是光合作用的关键反应物，水分和能量共同控制着植物的生长，进而影响植物多样性格局^[23]。水分与能量间存在密切的联系，但在不同区域，水分和能量对植物物种丰富度影响的相对重要性存在显著差异^[7-18]，Er 等^[2]、Hawkins 等^[9]、王襄平等^[17]提出在中国北方的寒温带湿润森林中，能量主导着物种多样性格局，水



C: 群落; S: 灌木层; H: 草本层。下同。图中没有给出回归线的均在 $P > 0.05$ 水平。
C: Plant community; S: Shrub; H: Herb. Same below. No regression line in the figure is $P > 0.05$.

图2 群落、灌木、草本物种丰富度与温度因子的关系

Fig. 2 Relationship between species richness and temperature factors for overall, shrub and herb species richness

分并不是其维持的限制因子；还有研究认为，在水分缺乏的区域，能量增加引起水分不断蒸散，导致水分亏缺加剧，植物能利用的有效水分减少导致物种丰富度降低，水分成为物种丰富度的限制因子^[15-17]。

本研究中能量类因子单独对物种丰富度格局的解释率仅为 3.5%，说明能量假说并不适合解释黑戈壁地区植物物种丰富度格局；水分因子解释了植物物种丰富度 58.8% 的变异，但单独解释率仅为 16.4%，水分-能量因子共同解释率达到 42.4%，说明尽管水分对黑戈壁地区物种丰富度分布格局有着重要作用，但水分和能量共同决定的水资源可利用性才是物种丰富度格局维持的限制因子。

4.2 气候对不同生活型植物物种丰富度格局的影响

本研究中水分-能量因子对灌木植物丰富度格局的解释率仅为 37.9%，而对草本的解释率高达 66.4%，说明水热动态假说对草本植物的物种丰富

度格局有着很强的解释力，但并不适用于解释灌木植物的物种丰富度格局，再次证明了气候对不同生活型植物多样性格局的影响存在显著差异^[17,25-27]，植物生理生态特性及种间相互作用对物种丰富度格局有着非常重要的作用。

夏延国^[28]、王健铭等^[29]研究认为黑戈壁植物区系表现出明显的旱生特点，群落中灌木多以旱生、强旱生植物为主，主要以形态结构与繁殖对策及特殊的生理特征来适应干旱，而多数草本植物和短命植物分布范围较小，往往需要偶然的水土机会才能繁殖生长。Turner 等研究认为，多年生植物的耐旱性能取决于其根系系统对缺水环境的忍耐力及对土壤资源的提取能力^[30]，本研究中发现黑戈壁灌木的根系系统非常发达，发达程度明显强于多年生草本，灌木植物对于干旱有着更强的抵抗能力。干旱胁迫加剧时，群落中草本植物逐渐退出群落，而当灌木中生植物退出群落时，更多的旱生、强旱

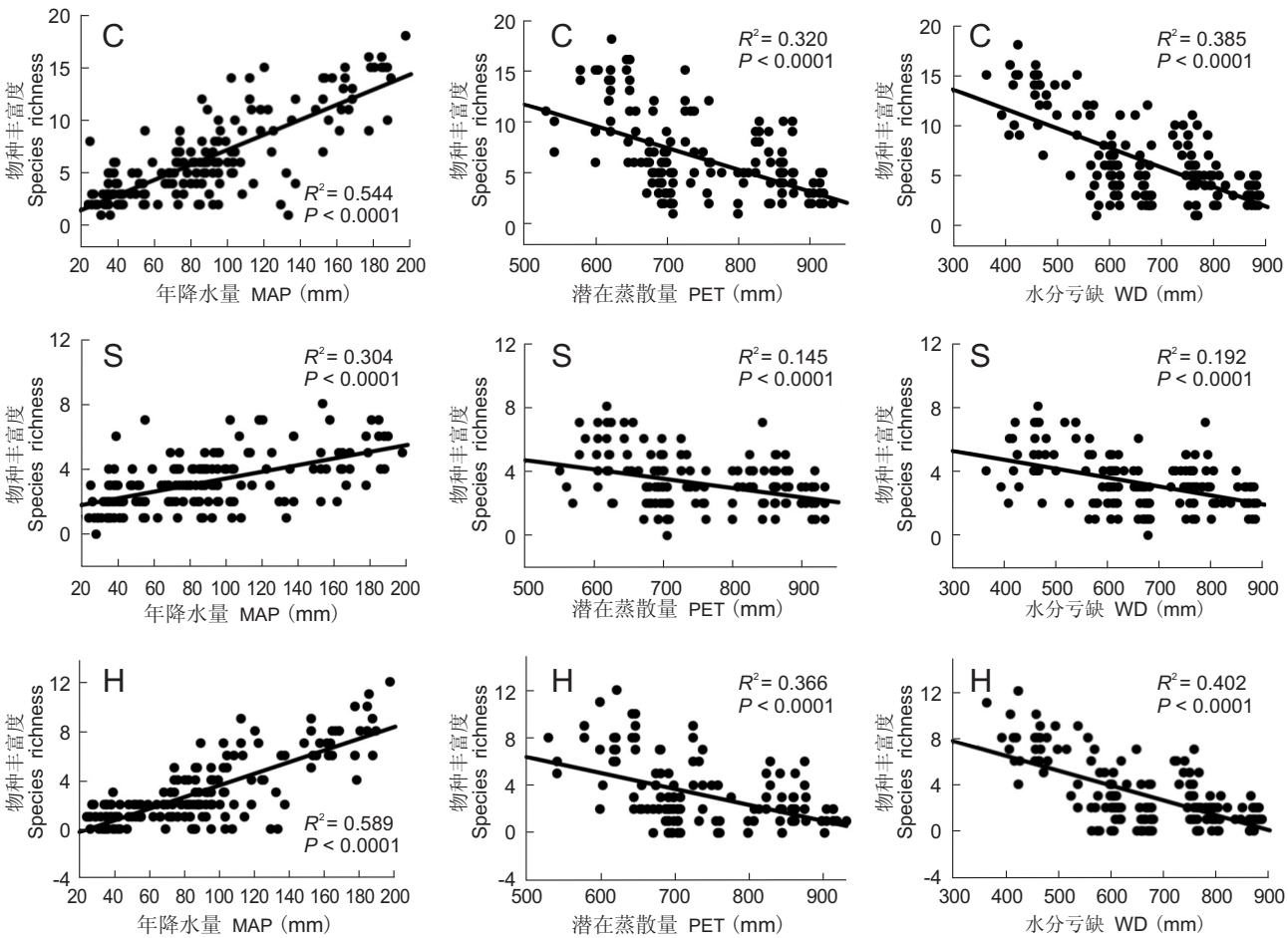


图 3 群落、灌木、草本物种丰富度与降水量、水分亏缺等气候因子的关系
Fig. 3 Relationship between species richness and moisture factors for overall, shrub and herb species

表 3 能量与水分气候因子主成分的

特征值和贡献率

Table 3 Eigenvalues and contribution rates of energy and moisture climate factors

类型 Class	成分 Component	特征值 Eigenvalue	方差贡献率 Contribution rate of variance (%)	累计方差贡献率 Cumulative contribution rate of variance (%)
能量 Energy	1	3.279	81.954	81.954
	2	0.617	15.421	97.375
	3	0.103	2.574	99.948
	4	0.001	0.027	100
水分 Moisture	1	1.775	88.726	88.726
	2	0.225	11.274	100

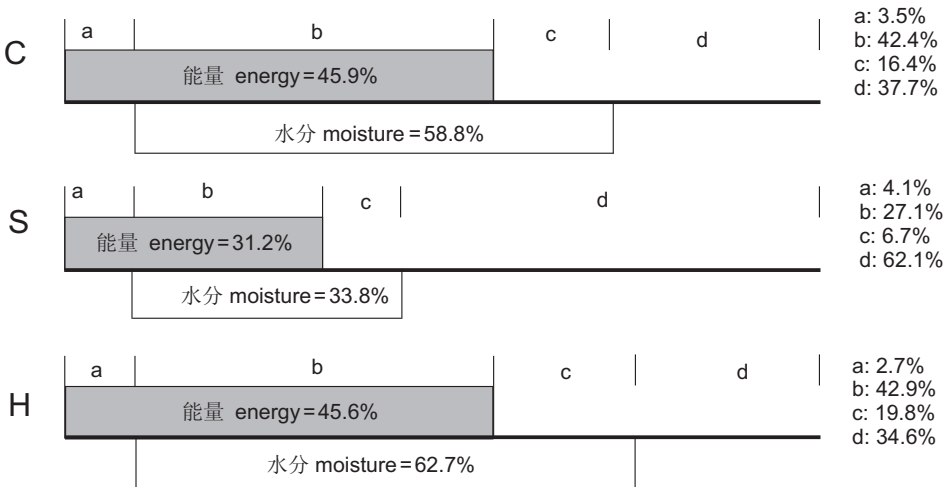
生灌木植物开始进入群落，气候变化导致的灌木物种丰富度的变异要显著低于草本，因此水分-能量对灌木物种丰富度的变异解释力远小于对草本植物物种丰富度变异的解释力。

4.3 物种丰富度格局的其他影响因素

在本研究中，水热动态假说对植物群落物种丰富度格局解释率为 62.3%，还有 37.7%没有得到解释，这表明尽管水热动态假说对解释黑戈壁地区植物物种丰富度格局具有最强的解释能力，但在研究群落的物种丰富度格局时还应该考虑地形、土壤，以及植物功能型差异等植物生长特性及种间作用等生物因素对其的影响。今后要在此基础上进一步展开地形、土壤肥力以及植物自身生长繁殖特性等对群落丰富度格局影响方面的研究，全面揭示黑戈壁地区植物多样性维持机制。

5 结论

通过对中国黑戈壁地区近 5000 km 样线内 174 个样方的植物多样性进行调查，对黑戈壁地区水热因子对植物物种丰富度格局的影响进行了研究，并得出以下结论：



C：群落；S：灌木层；H：草本层。a：能量因子单独解释率；b：能量因子与水分因子共同解释率；c：水分因子单独解释率；d：未解释部分。
C：Plant community；S：Shrub；H：Herb。a：Independent component attributed to energy factors；b：Co-varying component of energy factors and moisture factors；c：Independent component attributed to moisture factors；d：Residual deviance。

图 4 能量类和水分气候因子对物种丰富度格局的解释
Fig. 4 Explanation of energy and water climate factors to species richness patterns

(1) 水热动态假说能够很好地解释黑戈壁地区的植物丰富度格局，能量与降水共同决定的有效水分才是决定植物多样性格局的主控因子；(2) 不同生活型植物对水热因子的响应存在显著差异，如果简单地分析总的物种丰富度与气候的关系有可能会 导致物种自身的生态特性、种间相互作用的重要影响被忽略；在深入分析一个地区的植物丰富度空间格局时，应该考虑不同生活型植物间的差异。

参考文献：

[1] Riklefs RE. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity[J]. *Ecol Lett*, 2004, 7(1) : 1–15.

[2] Er K, Waltar J. Global patterns and determinants of vascular plant diversity [J]. *PNAS*, 2007, 104 (14) : 5925 – 5930.

[3] 张天汉, 王健铭, 夏延国, 郑昌龙, 李景文, 贾晓红, 吴波. 库姆塔格沙漠不同区域种子植物物种组成与区系特征研究[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 78–88.

Zhang TH, Wang JM, Xia YG, Zheng CL, Li JW, Jia XH, Wu B. Composition of seed plant species and flora features in different areas of the Kumtag Desert of China[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1) : 78–88.

[4] Gaston KJ. Global Patterns in biodiversity [J]. *Nature*, 2000, 405(6783) : 220–227.

[5] Rahbek C, Graves GR. Multiscale assessment of patterns of avian species richness [J]. *PNAS*, 2001, 98 (8) : 4534–4539.

[6] Palmer MW, White PS. Scale dependence and the

species-area relationship [J]. *Am Nat*, 1994, 144 (5) : 717–740.

[7] Vetaas OR. Biological relativity to water-energy dynamics: a potential unifying theory? [J]. *J Biogeogr*, 2006, 33 (11) : 1866–1867.

[8] O'Brien EM. Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora [J]. *J Biogeogr*, 1993, 20 (2) : 181–198.

[9] Hawkins BA, Porter EE. Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western palearctic butterflies [J]. *Ecol Entomol*, 2004, 28(6) : 678–686.

[10] 代爽, 王襄平, 刘超, 武嫻, 李巧燕, 王敏. 内蒙古灌木群落物种丰富度与气候的关系 [J]. *北京大学学报: 自然科学版*, 2013, 49(4) : 689–698.

Dai S, Wang XP, Liu C, Wu X, Li QY, Wang M. Relationship between shrub species richness and climate across central Inner Mongolia, China [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis: Natural Science Edition*, 2013, 49(4) : 689–698.

[11] 李秀芹, 赵建成, 赵荣山. 河北省侧蒴藓类植物的地理成分及其与邻近地区的比较 [J]. *武汉植物学研究*, 2004, 22 (1) : 72–77.

Li XQ, Zhao JC, Zhao RS. Comparison between the pleurocarpous mosses-flora of hebei and its nearby regions [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2004, 22(1) : 72–77.

[12] Currie DJ, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees [J]. *Nature*, 1987, 329 (6137) : 326–327

- [13] Francis AP, Currie DJ. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms[J]. *Am Nat*, 2003, 161(4): 523–536.
- [14] Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB. Toward a metabolic theory of ecology[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1771–1789.
- [15] 李利平, 努尔巴依·阿布都沙力克, 王少鹏, 王志恒, 唐志尧. 新疆野生维管束植物物种丰富度分布格局的水热解释[J]. 干旱区研究, 2011, 28(1): 25–30.
Li LP, Nuerbayi A, Wang SP, Wang ZH, Tang ZY. Distribution patterns and climatic explanations of species of vascular plants in Xinjiang, China [J]. *Arid Zone Research*, 2011, 28(1): 25–30.
- [16] Wright DH. Species-energy theory: An extension of species-area theory[J]. *Oikos*, 1983, 41(3): 496–506.
- [17] Wang XP, Fang JY, Sanders NJ, White PS, Tang ZY. Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across north-east China[J]. *Ecography*, 2009, 32(1): 133–142.
- [18] Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Kaufman DM, Kerr JT. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness[J]. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105–3117.
- [19] Liping L, Zhiheng W, Stefan Z, Stefan Z, Nurbay A, Zhiyao T, Ming M. Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of northwest China[J]. *PloS One*, 2013, 8(6): e66450.
- [20] 李新荣, 谭会娟, 何明珠, 王新平, 李小军. 阿拉善高原灌木种的丰富度和多度格局对环境因子变化的响应: 极端干旱戈壁地区灌木多样性保育的前提[J]. 中国科学, 2009, 39(4): 504–515
Li XR, Tan HJ, He MZ, Wang XP, Li XJ. The response of shrub species richness and abundance patterns to environmental change in Alxa Plateau: the premise of shrubs diversity conservation in extremely arid Gobi regions[J]. *Science China: Earth Sciences*, 2009, 39(4): 504–515.
- [21] 中国黑戈壁地区生态本底科学考察队. 中国黑戈壁研究[M]. 北京: 科学出版社, 2014.
The Members of Eco-environmental Background Conditions Scientific Expedition for Black Gobi in China. The Research of Black Gobi in China [M]. Beijing: Science Press, 2014.
- [22] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹. 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 JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D. Methods and protocols for plant community inventory[J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 533–548.
- [23] 刘庆福, 刘洋, 孙小丽, 张雪峰, 康萨如拉, 丁勇. 气候假说对内蒙古草原群落物种多样性格局的解释[J]. 生物多样性, 2015, 23(4): 463–470.
Liu QF, Liu Y, Sun XL, Zhang XF, Sarula K, Ding Y. The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands[J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(4): 463–470.
- [24] Fang JY, Yoda K. Climate and vegetation in China III water balance and distribution of vegetation[J]. *Ecol Res*, 1990, 5(1): 9–23.
- [25] Munson SM, Webb RH, Jayne B, Andrew HJ, Swann DE, Sue R. Forecasting climate change impacts to plant community composition in the Sonoran Desert region[J]. *Global Change Biol*, 2012, 18: 1083–1095.
- [26] Thornthwaite CW, Hare FK. Climatic classification in forest [J]. *Unasylva*, 1995, 9: 51–59.
- [27] Munson SM, Muldavin EH, Jayne B. Regional signatures of plant response to drought and elevated temperature across a desert ecosystem [J]. *Ecology*, 2013, 94(9): 2030–2041.
- [28] 夏延国, 宁宇, 李景文, 李俊清, 冯益民, 吴波. 中国黑戈壁地区植物区系及其物种多样性研究[J]. 西北植物学报, 2013, 33(9): 1906–1915.
Xia YG, Ning Y, Li JW, Li JQ, Feng YM, Wu B. Plants species diversity and floral characters in the Black Gobi Desert of China [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(9): 1906–1915.
- [29] 王健铭, 董芳宇, 巴海·那斯拉, 李景文, 李俊清, 冯益明, 卢琦. 中国黑戈壁植物多样性分布格局及其影响因素[J]. 生态学报, 2016, 36(12): 3488–3498.
Wang JM, Dong FY, Bahai N, Li JW, Li JQ, Feng YM, Lu Q. Plant distribution patterns and the factors influencing plant diversity in the Black Gobi Desert of China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(12): 3488–3498.
- [30] Turner RM, Bowers JE, Burgess TL. Sonoran Desert Plants: An Ecological Atlas[M]. Tucson: University of Arizona Press, 2005.

(责任编辑: 张平)