

拉萨河谷上段江孜沙棘 *Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian 种群的海拔梯度性变异

拉琼¹, 张文驹², 欧珠朗杰¹, 吴千红², 索朗白珍¹

(1. 西藏大学生命科学系生物多样性研究所, 西藏拉萨 850000; 2. 复旦大学生命科学院进化与生态学系, 上海 200433)

摘要: 江孜沙棘 [*Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian] 是青藏高原特有的一种广生态幅的小乔木, 在拉萨河谷地区的海拔 3500 ~ 4200 m 范围内均有分布。前人工作多集中在江孜沙棘果实的开发利用方面, 对其基础生态学研究较少。本研究旨在探讨江孜沙棘沿海拔梯度的群落组成和表型变异的规律。为此, 在拉萨河谷上段沿海拔梯度由东向西设置了 4 个样带: 3850 m, 3950 m, 4050 m 和 4200 m, 每个样带设置 2 至 3 个 10 m × 10 m 的样方进行研究。首先, 详细记录了每个样方内林下维管植物的物种组成、样方内的沙棘盖度、海拔、样方与河岸的实际距离, 并用 DCA [detrended correspondence analysis (去势对应分析)] 排序方法对群落及其组成物种进行排序分析。随机抽取了每个样方内的 20 个江孜沙棘植株个体, 测定其胸径、基径、株高和叶片长度, 用回归分析法分析这些变量和海拔之间的关系。研究结果表明, 江孜沙棘在拉萨河谷内的主要生境分为 4 种类型, 即: 河边砾石滩地、河阶草滩、河边草甸和河边林缘, 样方排序结果主要受海拔的影响; 同时, 江孜沙棘植株的基径、胸径和高度都随着海拔的升高而显著减小, 而叶片长度与海拔之间无显著相关。本文研究结果表明, 对江孜沙棘而言, 海拔所代表的综合环境因子对其分布和表型有显著的影响, 而局部光照可能也是影响其表型特征的重要生态因子。

关键词: 江孜沙棘; 海拔梯度; 群落排序; 表型变异; 青藏高原

中图分类号: Q948.15

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2008)02-0129-05

The Pattern of Variations of *Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian along an Elevation Gradient in Lhasa Valley, Tibet, China

LA Qiong¹, ZHANG Wen-Ju², OU Zhu Lang Jie¹, WU Qian-Hong², SUO Lang Bai Zhen¹

(1. Institute of Biodiversity, Department of Biology, Tibet University, Lhasa, Tibet 850000, China;

2. Institute of Evolution & Ecology, Department of Fudan University, Shanghai 200433, China)

Abstract: *Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian is an endemic plant species of Qinghai-Tibet plateau, which distribute widely in the Lhasa valley with a distribution range of altitude about 3500 – 4200 m. Former research mainly focused on its utilization and exploitation, only a few studies on its ecological research. In this paper, based on the survey of *H. gyantsensis* (Rousi) Lian community along four altitudinal bands in Lhasa valley, three or two 10 m × 10 m of plots was sampled in each altitudinal bands. In each plot all vascular plant species was recorded as percentage coverage, and height, base diameter, diameter of breast height, blade length of 20 individuals of *H. gyantsensis* was randomly measured. Environmental variables such as plot altitude and the distance of plot from river was also measured. DCA (detrended correspondence analysis) was performed to find major distribution pattern of *H. gyantsensis*. In order to detect how the height, base diameter, diameter of breast height, blade length of *H. gyantsensis* relate to the elevation the regression analysis was performed. The results showed that the habitat of *H. gyantsensis* was classified into four major types, which are forest side, meadow, river-side grasslands and sandy river side. Altitude is the most important environmental factor for influencing distribution and variation of *H. gyantsensis*. Height, base diameter, diameter of breast height *H. gyantsensis* decreases with increasing altitude, however, there is no significant relationship between the blade length and altitude, which may be more influenced by the microhabitats (light).

Key words: *Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian; Elevation gradient; Community ordination; Variation; Qinghai-Tibet plateau

收稿日期: 2007-09-11, 修回日期: 2007-11-01。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30560027)。

作者简介: 拉琼 (1969 -), 男, 藏族, 硕士, 主要从事植物多样性和植物生态学研究 (E-mail: lhagchong@hotmail.com)。

沙棘属(*Hippophae* Linn.)是胡颓子科植物,广泛分布在亚洲和欧洲的温带地区,在植物区系地理上归属于欧亚分布类型。中国有4个种和5个亚种^[1],其中西藏有3个种和3个亚种^[2],主要分布在西藏东部林区的林缘和中部的广大河谷流域。沙棘属植物大多是广生态幅植物^[3],能够适应各种不同的生态环境,从藏东南的较温湿的林缘到藏中,西部的较高旱、寒的河谷沙砾滩地和草滩上都有其不同种的分布。其中,江孜沙棘[*Hippophae gyantsensis* (Rousi) Lian]是沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的一个亚种,常为小乔木,一般高为5~8 m,其典型特征是叶互生,叶缘为轻度反卷,叶片上有星状毛和鳞毛,下面密被鳞片或散生少量鳞毛。果实黄色,纵棱发达^[4],主要分布在拉萨河和江孜年楚河的广大河谷流域,海拔分布范围为3500~4200 m左右。

江孜沙棘具有较高的经济价值,其果实可药食两用,同时,沙棘是一种速生树种,特别适于防风固沙^[5]。因此长期以来,对于沙棘的研究更多地集中在果实的开发利用和造林治沙方面^[6,7]。相比之下,相关的基础生态学研究还相当薄弱,而后者是更好地开发和利用江孜沙棘的基础。同时,江孜沙棘本身是研究某些进化生物学基础问题的良好材料。例如,沙棘属是古地中海植物区系的典型成分,其是如何在青藏高原不断隆起过程中被保留下来,并且占据了不同海拔梯度的异质生境,在此过程中又发生哪些适应性变异?本文对分布在拉萨河谷上段的江孜沙棘沿海拔梯度进行样方分析,采用植物群落排序方法对其进行排序,以揭示影响江孜沙棘分布和生长的环境主导因子,进而探讨其形态性状(如植株高度、基径、胸径和叶片长度)随海拔梯度的变异规律。

1 研究地点概况

研究地点位于拉萨河谷上段,行政划分上属于拉萨市墨竹工卡县(29°50'N, 91°45'E)。样方的设置东起江孜沙棘的最高海拔分布上限4200 m(这里距米拉山大约20 km),西至墨竹工卡县城附近,即海拔3850 m。整个河谷呈东西走向且东窄西宽。该地区属于半干旱气候,年平均气温5.8℃,年平均降水量为447 mm,年降水量主要集中在每年的7至8月份。该区域植被类型是以谷底半干旱的亚高山灌丛草原为主,两侧高山则分别以高山灌丛草甸、高山草甸和高山砾石稀疏植被为主,该地区属于半干旱气候。

2 研究方法

2006年7月至9月,沿拉萨河谷上段,从江孜沙棘的最高海拔分布上限起,从东向西设置4个海拔样带,分别为4200、4050、3950、3850 m。在每个样带又分别随机取3个10 m×10 m样方(在海拔4200 m处只有2个样方,总计11个样方)。样方尽可能地考虑设置在相对保持较自然的环境中,而避开人为因素影响较大的生境或者外界其它干扰较大的极端生境(由于拉萨河谷下段的江孜沙棘种群受较大的人为因素影响,故未考虑在本研究范围内)。在每个样方内,详细记录江孜沙棘的分盖度、林下维管束植物的物种组成,同时随机抽取样方内的20个江孜沙棘植株个体(每个10 m×10 m样方中大概有30~40个大小不等的植株),分别测定它们的植株高度、基径、胸径,测定每个植株的一年生枝向上数第6片叶子的长度(总共测定了20个叶片)。对于每个样方,选择海拔高度和样方与河岸的实际距离作为主要的环境因子参数。

3 数据处理

通常,某一样方内植物的物种组成比某一具体环境因子能更好地反映或指示该样方所处环境的综合性信息^[8]。为了考察江孜沙棘的群落组成随海拔梯度的变异规律及其环境主导因子,采用去势对应分析方法(detrended correspondence analysis, DCA)对其样方及其组成物种进行排序,因为趋势对应分析比对应分析(correspondence analysis, CA)具有的优越是可避免分析出现拱形效应或马蹄效应的缺陷。其具体方法可简述如下:首先把11个样方×34个植物种组成的原始数据记录制作成矩阵,然后把环境因子和11个样方也同样制作成矩阵,供排序分析。同时,对江孜沙棘的植株高度、胸径、基径和叶片长度与海拔高度之间的关系进行回归分析,考察这些变量如何随海拔高度的变化而变化。群落排序和回归分析的结果分别采用计算机软件CANOCO version 4.5 for Windows和统计软件S-PLUS 6.2 (2003) for Windows来完成。

4 结果

4.1 样方和样方内物种的DCA排序

样方群落的DCA排序分析结果见表1。从特征值、梯度长度、物种与环境的相关系数等各项指标看,第一排序轴均远大于其他排序轴,表明影响样方

排序结果的主要环境因子反映在 DCA 的第一排序轴上。

表 1 江孜沙棘 11 个样方的群落排序分析结果
(对图 1 和图 2 的总结)
Table 1 DCA results of community ordination for 11 plots of *H. gyantsensis* (Summary for figure 1 and figure 2)

DCA 排序轴	DCA Axes	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
特征值	Eigenvalues	0.38	0.14	0.03	0.01
梯度长度(标准差)	Length of gradient (SD)	1.95	1.19	0.95	0.76
物种与环境的相关系数	Species-environment correlations	0.87	0.27	0.32	0.42
物种累计变异被解释的百分数(%)	Cumulative variance of species	30.20	40.80	43.20	43.70
物种变异与环境的关系(%)	Variance of species-environment	50.6	52.1	0.0	0.0

通过对江孜沙棘的样方和样方内的维管束植物物种分别进行 DCA 排序,其结果表明 DCA 的第一轴主要由海拔梯度组成,从左到右海拔逐渐降低。由图 1 可见,海拔较低的样方 9、10、11 排在 DCA 第一排序轴的右侧;而海拔相对较高的样方 1、2、3 被

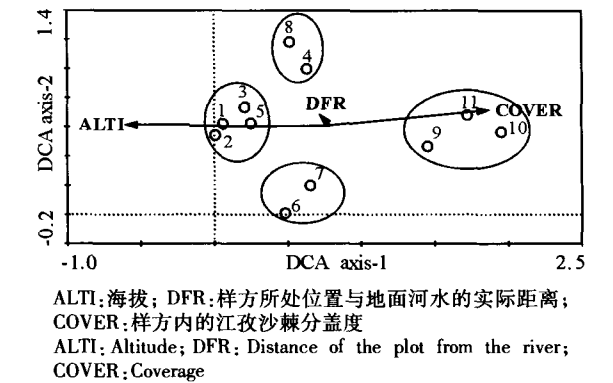


图 1 江孜沙棘样方群落排序图
Fig. 1 DCA ordination of plots of *Hippophea gyantsensis* in Lhasa valley area

排在第一排序轴的左侧。同样,从物种排序图(图 2)可看出,生长在相对较高海拔生境的物种香柏(*Sabina pingii*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、棘豆(*Oxytropis* sp.)等都出现在 DCA 第一轴的左侧,而生长在相对较低海拔生境的蕒属(*Cirsium* sp.)、青蒿(*Artemisia carvifolia*)、另一种蒿类(*Artemisia* sp.2)等物种出现在第一轴的右侧。样方和植物物种的排序都反映了 DCA 第一轴是与海拔的梯度相关的轴。另外,图 1 中还可看出江孜沙棘样方内的分盖度也与 DCA 第一轴相关,分盖度随着海拔的降低而增大。但地面样方与河岸的实际距离对排序的影响非常小。相比之下,DCA 第二轴的环境梯度的组成不如第一轴明显,但大致地反映出土壤湿度的梯

度,例如,样方 8 和 4 的生境为河边地石草滩,较为干旱;而样方 6 和 7 的生境为河边草甸,较为湿润。

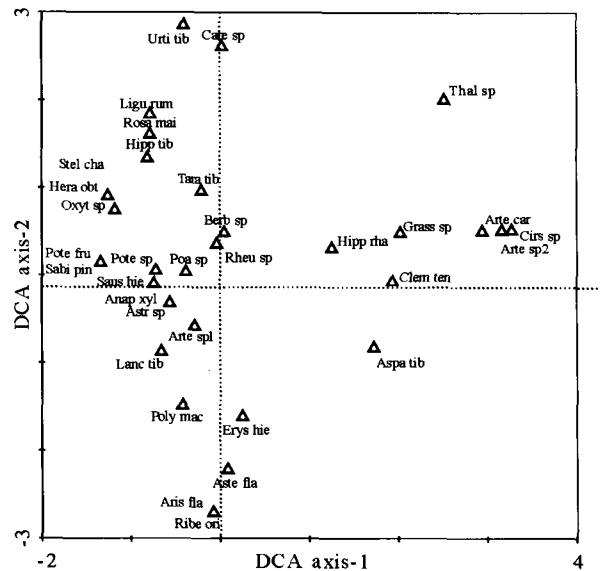


图 2 江孜沙棘样方的组成物种排序图
(图中拉丁文缩写的全名见附表)
Fig. 2 DCA of species of plots of *H. gyantsensis* in Lhasa valley area (The full names of the species are given in Appendix)

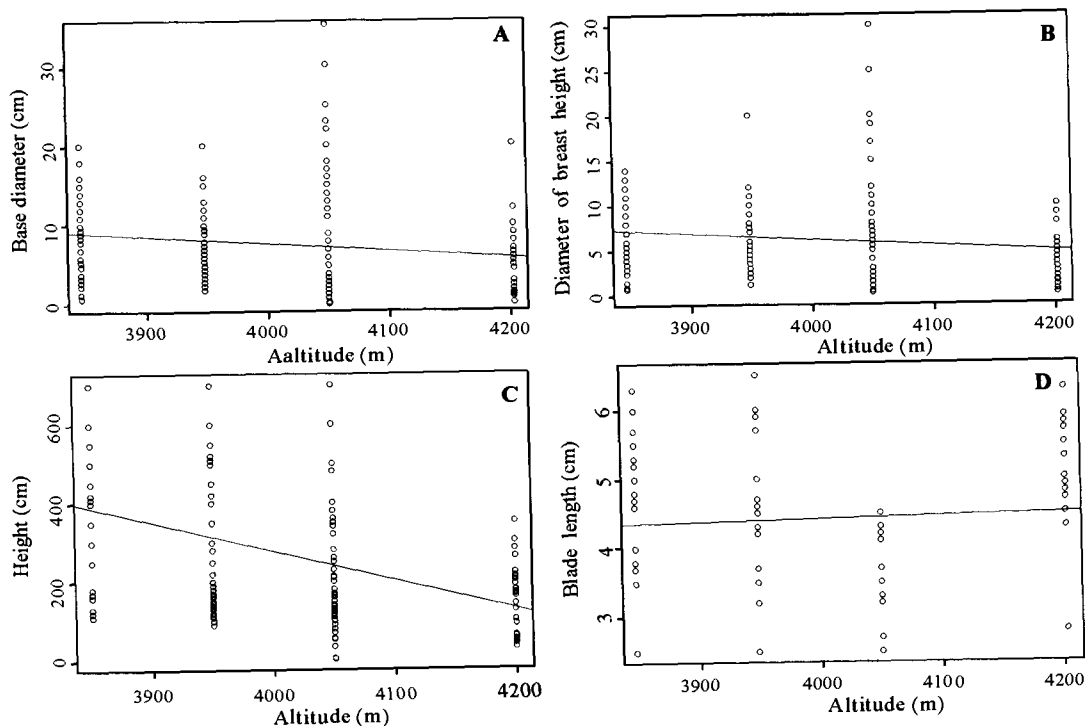
4.2 江孜沙棘植株高度、胸径、基径、叶片长度与海拔之间的关系

回归分析的结果总结于表 2。江孜沙棘植株胸径、基径、植株高度与海拔之间存在显著相关性,而叶片长度与海拔之间的相关性不显著相关。植株基径、胸径、植株高度都随着海拔的升高而减小(图 3:A、B、C)。但叶片长度与海拔之间没有显著相关性,从图 3:D 可看出,叶片长度从海拔 3850~4050 m 有个明显的下降趋势,只是海拔上升到 4200 m 时叶片长度反而有急剧的上升,这很可能是由于局部小生境的影响而引起的。

表 2 江孜沙棘植株高度、胸径、基径、叶片长度与海拔之间的回归分析结果

模型	残差自由度	F 值	P 值	R ² 值
Model	Residual df	F value	P value	R ²
Lm (BL - Alti)	76	0.16	NS	0.002
Lm (BD - Alti)	237	8.85	<0.01	0.036
Lm (DBH - Alti)	237	7.47	<0.01	0.031
Lm (Height - Alti)	237	~8.93	<0.001	0.254

Lm: 线性模型; Residual df: 残差自由度; BD: 基径; DBH: 胸径; BL: 叶片长度; NS: 不显著相关。
Lm: Linear model; Residual df: Residual degree freedom; BD: Base diameter; DBH: Diameter of breast height; BL: Blade length; NS: Not significant.



A. 基径与海拔的关系 ($p < 0.01$, $R^2 = 0.036$); B. 胸径与海拔的关系 ($p < 0.01$, $R^2 = 0.031$); C. 株高与海拔的关系 ($p < 0.001$, $R^2 = 0.254$); D. 叶片长度与海拔的关系 (不显著相关)
 A. Relationship between base diameter and altitude ($p < 0.01$, $R^2 = 0.036$); B. Relationship between base diameter of breast height and altitude ($p < 0.01$, $R^2 = 0.031$); C. Relationship between height and altitude ($p < 0.001$, $R^2 = 0.254$); D. Relationship between blade length and altitude (Not significant)

图3 拉萨河谷江孜沙棘的植株基径、胸径、株高和叶片长度与海拔的关系

Fig. 3 Relationship between altitude and base diameter, diameter of breast height, height and blade length of *H. gyantsensis* in Lhasa valley

5 分析与讨论

从DCA排序结果可以明显看出,海拔对江孜沙棘样方排序的影响最大。相对较低海拔的样方被排在DCA第一轴的右边(图1);而较高海拔的样方被排在第一轴的左边。由此可见,DCA的第一轴主要由海拔梯度所代表的综合环境因子决定,对江孜沙棘的群落组成影响最大。同样,物种排序的结果也表明(图2),海拔梯度是影响群落结构和物种分布的主导环境因子。样方8和样方4都属于河阶地石草滩,生境内的光照较强且相对干燥;样方6和样方7属于河边草甸,其生境土壤湿度相对较大。因此,DCA的第二轴大致反映出土壤湿度的一个梯度变化:土壤湿度相对较低的样方8和4被排在第二轴的上方,而土壤湿度较大的样方6和7被排在第二轴的下方。但地面样方与河岸的实际距离对排序的影响很小,说明土壤湿度并非是直接由地面样方与河水的实际距离决定的,可能更多的是受河谷地下水位的影响。

总体来看,江孜沙棘的生境具有相当高的多样

性,可适应不同的环境条件。具体而言,江孜沙棘的生境在本研究区域内基本可分为4个类型(图1),即河边砾石滩地(如样方1、2、3和5)、河阶草滩(如样方8和4)、河边草甸(如样方6和7)和河边林缘(如样方9、10和11)。在相对较低海拔和土壤湿度较大生境里的江孜沙棘长势明显好于海拔较高、土壤偏干的生境;从图1还可以看出,江孜沙棘的分盖度也与DCA的第一轴相关,分盖度随着海拔的降低而明显增高。这一结论在回归分析里得到了进一步证实。江孜沙棘的胸径、基径、植株高度都随海拔的降低而显著增大,其生物量呈现明显增长趋势。这是因为在海拔相对较高地区,低温使植物体内细胞生长和分裂缓慢^[9],是限制植物生长的重要限制因子之一。另外,我们知道,植物的生产量随海拔梯度发生的变化直接去测量是较为困难的,但通常我们可通过温度和湿度的综合作用来估计其生产量的变化^[10-12]。一般来讲,在半干旱山地河谷地区,中海拔区的水热条件对植物生长最为适宜,因此,其生产量也会相对高一些。其它研究结果也表明在中海拔区的植物枝和叶的生物量达到最高^[13],

这是因为在中海拔区内水热条件对于植物来讲最为适合,植物向两端(即向更高或低的海拔方向)的发展都可能遇到更严重的环境胁迫。江孜沙棘在拉萨河谷海拔 3800 ~ 3900 m 范围内的墨竹工卡段内分布最广,其长势也最优。

在本研究中,从图 3:D 可显示,在海拔 3850 ~ 4050 m 之间叶片长度随海拔的上升而呈现明显减小的趋势,但海拔上升到 4200 m 时叶片长度反而急剧增大。因此,整体来看,回归分析结果是叶片长度跟海拔不存在显著相关性。其原因可能是因为本调查区内相对较高海拔区的样方 1 和样方 2 都处在相对较狭窄的河谷沟内,该生境内的光照强度相对较弱,光照时间较短,而沙棘作为喜光的阳性树种^[14],这种局部特殊的小生境可能对其生长发育有影响,其结果造成这些相对高海拔生境内的沙棘植株通过加长叶片长度来弥补环境上光照不足的缺陷。因此,光照也是影响江孜沙棘营养生长的一个重要因素之一。

综上所述,在拉萨河广大河谷流域里,江孜沙棘的生境大致可分为 4 个类型,即河边砾石滩地、河阶草滩、河边草甸和河边林缘。对于江孜沙棘来讲,海拔所代表的综合环境因子对其分布和表型有显著的影响,而局部光照可能也是影响其表性特征的重要生态因子。

参考文献:

[1] 吴征镒. 中国植物志(第3卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1983. 60.

[2] 吴征镒. 西藏植物志(第3卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1986. 330.

[3] 徐凤翔. 西藏的沙棘生物-生态学特性及效益初探[A]. 见: 西藏高原森林生态研究[C]. 沈阳: 辽宁大学出版社, 1995. 126 ~ 138.

[4] 康永山, 陈学林. 沙棘属植物的系统分类[J]. 沙棘, 1996, 9(1): 15 ~ 24.

[5] 中科院青藏高原综合科考队. 西藏植被[M]. 北京: 科学出版

社, 1980. 72.

[6] 钟正昌, 方江平, 普琼. 西藏沙棘资源及其开发[J]. 西藏科技, 2003(8): 23 ~ 25.

[7] 索朗白珍, 央珍. 西藏沙棘属植物的多样性及其利用[J]. 西藏科技, 2005(12): 47 ~ 51.

[8] ter Braak C J F. Data Analysis in Community and Landscape Ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.

[9] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎(*Quercus liaotungensis*)叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释[J]. 生态学报, 2007, 27(3): 930 ~ 937.

[10] Currie D J. Energy and large scale patterns of animals-and-plant-species richness[J]. *American Naturalist*, 1991, 137: 27 ~ 49.

[11] Rahbek C. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds[J]. *American Naturalist*, 1997, 149: 875 ~ 902.

[12] Grytnes J A, Birks H J B, Peglar S M. Plant species richness in Fennoscandia; evaluating the relative importance of climate and the history[J]. *Nordic Journal of Botany*, 1999, 19: 489 ~ 503.

[13] 贾开心, 郑征, 张一平. 西双版纳橡胶林生物量随海拔梯度的变化[J]. 生态学杂志, 2006, 25(9): 1028 ~ 1032.

[14] 齐虹凌, 于泽源, 李兴国. 沙棘研究概述[J]. 沙棘, 2005, 18(2): 37 ~ 41.

附表: 样方中的植物物种拉丁文缩写名的全名

Appendix: List of the species with full names			
缩写名	全名	缩写名	全名
Abbreviation	Species	Abbreviation	Species
Anap xyl	<i>Anaphalis xylorhiza</i>	Kobr pyg	<i>Kobresia pygmaea</i>
Aris fla	<i>Arisaema flavum</i>	Lanc tib	<i>Lancea tibetica</i>
Arte car	<i>Artemisia carvifolia</i>	Ligu rum	<i>Ligularia rumicifolia</i>
Arte sp1	<i>Artemisia</i> sp. 1	Oxyt sp	<i>Oxytropis</i> sp.
Arte sp2	<i>Artemisia</i> sp. 2	Poa sp	<i>Poa</i> sp.
Aspa tib	<i>Asparagus tibeticus</i>	Poly mac	<i>Polygonum macrophyllum</i>
Aste fla	<i>Aster flaccidus</i>	Pote fru	<i>Potentilla fruticosa</i>
Astr sp	<i>Astragalus</i> sp.	Pote sp	<i>Potentilla</i> sp.
Berb sp	<i>Berbris</i> sp.	Rheu sp	<i>Rheum</i> sp.
Care sp	<i>Carex</i> sp.	Ribe ori	<i>Ribes orientale</i>
Clem ten	<i>Clematis tenuifolia</i>	Rosa mai	<i>Rosa mairei</i>
Cirs sp	<i>Cirsium</i> sp.	Sabi pin	<i>Sabina pingü</i>
Erys hie	<i>Erysimum hieracifolium</i>	Saus hie	<i>Saussurea hieracioides</i>
Grass sp	<i>Grass</i> sp.	Stel cha	<i>Stellera chamaejasme</i>
Hera obt	<i>Heracleum obtusifolium</i>	Tara tib	<i>Taraxacum tibetanum</i>
Hipp rha	<i>Hippophea rhamnoides</i>	Thal sp	<i>Thalictrum</i> sp.
Hipp tib	<i>Hippophea tibetana</i>	Urti tib	<i>Urtica tibetica</i>