•研究报告•

中国西北荒漠区植物物种丰富度 分布格局及其环境解释

王健铭¹ 王文娟¹ 李景文^{1*} 冯益明² 吴波² 卢琦²¹ (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: 土地荒漠化是中国西北地区的主要生态问题之一, 荒漠生态系统极易受到气候与土地利用类型变化的影响。然而受恶劣的自然环境与交通条件影响, 目前我国西北荒漠区植物多样性格局及其维持机理的系统研究还很缺乏。本文通过对中国西北荒漠区195个植物群落样方进行调查, 并结合气候与空间变量数据, 探讨了西北荒漠区植物物种丰富度的分布格局及其主导因素。研究结果表明: (1)本次调查共记录植物363种, 分属38科153属, 植物物种丰富度存在显著的经纬度分布格局, 随着经度或纬度的升高呈现出先下降后增加的变化趋势; (2)水分、能量及空间变量均对植物物种丰富度有着显著的独立作用; (3)水分、能量与空间变量解释了植物物种丰富度65.36%的变异, 三者的共同解释率高达48.08%, 且水分与能量一起解释的变异更多。以上结果表明, 西北荒漠区的植物物种丰富度格局由生态位分化与中性过程以及其他未知因素共同控制, 其中生态位分化的贡献可能更大。而研究中未考虑的土壤、地形、人为干扰等因素也很可能对西北荒漠区植物物种丰富度存在非常重要的影响。

关键词: 荒漠区; 物种丰富度; 空间变量; 水分; 能量; 生态位; 中性过程

Biogeographic patterns and environmental interpretation of plant species richness in desert regions of Northwest China

Jianming Wang¹, Wenjuan Wang¹, Jingwen Li^{1*}, Yiming Feng², Bo Wu², Qi Lu²¹ College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083² Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091

Abstract: Desertification poses an important ecological problem in Northwest China as desert ecosystems are highly vulnerable to climatic and land-use changes. Due to the harsh environment and poor accessibility, systematic studies of plant diversity in the desert region of Northwest China remain elusive. Here, we explored the geographic patterns of species richness and determinants in the desert regions of Northwest China based on species richness and spatial and climatic factors of 195 field plots. Results showed that a total of 363 species were recorded, belonging to 38 families and 153 genera. Species richness exhibited significant longitudinal and latitudinal gradients, which were quadratically correlated with longitude and latitude. Species richness was strongly influenced by spatial, water, and energy factors. These factors explained 65.36% of the variation in species richness, while 48.08% was simultaneously explained by the three groups of factors. Furthermore, the water and energy factors together explained more variation than that of spatial factors. These results indicate that the patterns of species richness were determined by niche, neutral, and other unknown processes together, and suggest that environmental factors play an important role. We highlight that unmeasured factors including soil, topography, and human disturbances may greatly affect plant species richness in the desert regions of Northwest China.

Key words: desert; species richness; spatial variables; water; energy; niche; neutral processes

收稿日期: 2017-05-18; 接受日期: 2017-11-20

基金项目: 林业行业公益项目(201404304)、国家自然科学基金(31570610)和科技部科技基础性工作专项(2012FY111700)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lijingwen@bjfu.edu.cn

宏观尺度上的植物物种多样性地理分布格局及其形成机制是生态学领域的核心议题之一(Gaston, 2000)。过去几十年里, 关于植物物种丰富度的分布格局先后提出了包括气候(O'Brien, 1993; Hawkins & Porter, 2004)、地质历史过程(Wiens & Donoghue, 2004)、环境异质性(Gilbert & Lechowicz, 2004; Shen et al, 2009)及随机过程(Colwell, 2004)等众多机制。尽管植物物种丰富度的地理格局被认为受到了多重因素的驱动, 但现代气候假说得到了最广泛的支持(Currie & Paquin, 1987; O'Brien, 1993; Francis & Currie, 2003); 气候因素在部分区域可以解释物种丰富度80%以上的空间变异, 以至于被一些学者看作是预测植物物种丰富度的第一指标(Francis & Currie, 2003; Hawkins et al, 2003)。目前, 现代气候假说主要有环境能量假说(Wright, 1983)、水热动态假说(O'Brien, 1998; O'Brien et al, 2000)以及寒冷忍耐假说(Currie & Francis, 2004)等, 然而在不同地区与尺度上对气候与物种丰富度的关系并没有形成一个广泛的共识, 如在中国东北森林中, 环境能量假说对乔木物种多样性格局有着最强的解释力(Wang et al, 2009), 而在西北极端干旱区, 水热动态假说则更受到支持, 水资源可利用性被认为是干旱区植物多样性维持的限制因子(李利平等, 2011; Li et al, 2013; 王健铭等, 2016b)。

传统上, 环境异质性或者是生态位的分化被认为是物种多样性格局形成的主要原因(Wright, 2002), 当环境因素存在空间自相关时, 环境的空间格局将会导致物种多样性的空间依赖(Legendr, 1993)。然而, 最近的一些研究指出物种多样性的空间自相关也可能由扩散限制、竞争等中性过程引起(Hubbell, 2001; Gilbert & Lechowicz, 2004)。近些年来, 空间变量开始被用于探讨植物物种多样性的空间格局, 并有研究表明空间变量对植物物种多样性格局有着非常重要的影响(拉多等, 2016), 是预测植物物种丰富度的一个重要的潜在因子。因此, 空间与环境因素对物种多样性格局的相对作用成为生态学研究的重要议题(Smith & Lundholm, 2010; Svenning & Skov, 2010)。

生境荒漠化是长期以来气候变异与人类活动综合作用的结果。中国西北内陆远离大洋, 境内分布着超过192万km²的荒漠, 约占我国陆地国土面积的1/5, 且荒漠化土地在局部地区仍呈扩展趋势(郭

瑞霞等, 2015)。荒漠化不断加剧将导致我国西北地区物种丰富度降低, 珍稀濒危物种不断灭绝, 最终引起生物多样性丧失, 进而引起严重的生态问题。因此, 尽快对我国荒漠区展开系统的植物多样性研究, 明确荒漠区植物物种多样性维持的限制因子十分迫切。尽管我国在荒漠植物多样性格局与维持机制方面已开展了很多卓有成效的工作, 然而这些研究多偏向于植被地理与植物分布(陈昌笃和张立运, 1987; 吴正, 2009)或者是植物区系(党荣理等, 2002; 夏延国等, 2013), 以及小范围的研究(李新荣等, 2009; Li et al, 2013; 王健铭等, 2016a)。我国西北荒漠区环境恶劣, 交通不便, 专门针对整个西北荒漠区植物物种多样性格局的系统研究还十分缺乏。

在中国戈壁综合科学考察、中国黑戈壁生态本底调查及库姆塔格沙漠科学考察等项目的基础上, 我们在我国西北荒漠主要分布区设置了行程超过20,000 km的调查线路, 调查了195个植物群落样方。以期利用这些样方的物种丰富度及气候、空间变量数据来探讨: (1)不同类型的气候因子对植物物种丰富度的影响; (2)明确水分、能量与空间变量对西北荒漠区植物物种丰富度地理格局影响的相对重要性, 解释其多样性维持的影响因素。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

中国荒漠区大致分布于狼山-贺兰山-布尔汗布达山连线以西和以北, 包括贺兰山以西的内蒙古和宁夏西部、甘肃和新疆的大部分地区(李毅, 2008), 主要包括新疆准噶尔、塔里木与东疆盆地、青海柴达木盆地、甘肃河西走廊与内蒙古西部的阿拉善高原等区域。西北荒漠区处在西伯利亚高压气团等大陆性干燥气团控制下的中纬度地带的内陆盆地与低山生境, 为典型的大陆性气候, 极端干燥, 日照强烈, 绝大多数地区年均降水量低于250 mm, 昼夜温差极大, 气温变化剧烈, 水热分布极端不平衡(吴征镒, 1980)。植被主要是以旱生、超旱生的灌木、半灌木及小乔木为建群种构成的稀疏植被, 群落中植物种类稀少, 区系成分单调; 该区域又因地处中亚、西伯利亚、蒙古、青藏的交会部, 加上境内的自然地理条件在历史上又几经变迁, 为各类植物区系成分的接触、混合和特化提供了有利的条件, 使其区系特征具有十分明显的特殊性(党荣理等,

2002)。

1.2 植被本底调查

本研究依据中国西北荒漠区植物分布特点,设计植被调查线路,调查样地尽量覆盖研究区不同地形地貌特征、植被类型等;于2011–2016年生长季沿着调查线路对新疆阿尔泰山与塔城地区、准噶尔、塔里木与吐鲁番及东疆盆地、甘肃河西走廊、内蒙古阿拉善高原等典型荒漠区进行植物本底调查。在植被分布区内,根据植被组成、水土条件的变化梯度布设样方(10 m × 10 m),共设置临时样方195个(图1)。本次调查包括了小乔木荒漠、灌木荒漠、半灌木及小灌木荒漠等西北荒漠区主要的植被类型,调查了梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白梭梭(*H. persicum*)、霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*)、沙拐枣(*Calligonum zaidamense*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、泡泡刺(*N. sphaerocarpa*)、红砂(*Reaumuria songarica*)、蒿叶猪毛菜(*Salsola abrotanoides*)、合头草(*Sympegma regelii*)、戈壁藜(*Iljinia regelii*)、驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)、无叶假木贼(*Anabasis aphylla*)、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)、绵刺(*Potania mongolica*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、盐穗木(*Halostachys caspica*)、灌木亚菊(*Ajania fruticulosa*)、膜果麻黄(*Ephedra przewalskii*)、白茎绢蒿(*Seriphidium terraealbae*)、博洛塔绢蒿(*S. borotalense*)等主要地带性优势群落类型。

群落调查采用方精云等(2009)的统一技术规范,记录样方的地理坐标、地形特征等,调查10 m × 10 m大样方内灌木植物的种类、多度、盖度与平均高度等指标;在其对角线设置3个1 m × 1 m的小样方,

记录草本种类、盖度、平均高度等指标,最后记录整个10 m × 10 m样方出现的全部草本植物种类。与此同时,为了使数据具有可比性,我们将10 m × 10 m大样方内所有的植物物种数作为群落的物种丰富度(代爽等, 2013)。

1.3 气候数据

选取在植物多样性与气候关系研究中最常见的9个气候指标(表1),包括6个能量因子和3个水分因子。这些指标不仅可以表征主要的气候要素,且可能与植物多样性密切相关(Hawkins & Porter, 2004; Wang et al, 2012; 刘庆福等, 2015)。利用地理坐标,从全球气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>)获取样方近50年的年均温度、年均降水量、最热与最冷月均温、气温年较差及日较差数据(1 km × 1 km分辨率)。年潜在蒸散量与实际蒸散量则根据样方地理坐标,从国际农业研究磋商小组提供的1 km × 1 km分辨率的气候数据库(<http://www.cgiar-csi.org/>)中提取得到,该数据库的年潜在蒸散与实际蒸散数据均是在全球气候数据的基础上通过建模得到的;湿润指数采用Thornthwaite (1948)提出的公式计算: $MI = 100 \times (MAP/PET - 1)$, 其中, MAP为年均降水量, PET为潜在蒸散量。

1.4 数据处理及分析

由于物种丰富度数据及其与部分气候变量回归分析的残差没有通过正态分布检验,因此我们先进行平方根转换;同时将195个样方的地理坐标转换为笛卡尔坐标。

运用一元线性回归分析(或者是多项式回归分析)来探究不同气候变量与地理因子、植物物种丰富度间的关系,以阐明研究区的物种丰富度及气候要素的空间分布特征,并明确不同气候变量与物种丰富度的关系。基于样方笛卡尔坐标,运用基于距离的Moran's特征向量图(MEM)构建空间变量,并利用双终止原则分别对气候变量与空间变量进行前向选择得到显著的气候及空间变量。然后利用前向选择得到的水分与能量变量,使用冗余分析(RDA)与方差分解来评估水分与能量类因子的相对作用。最后将通过前向选择得到的空间变量放入模型中,并通过方差分解来探讨水分、能量和空间三组变量对植物物种丰富度影响的相对重要性。同时,我们也对水分、能量和空间变量的单独作用进行了显著性检验。MEM与方差分解的过程详见Borcard等

图1 中国西北荒漠区植被调查样地分布图

Fig. 1 Distribution of survey plots in desert of Northwest China

(2011)。

以上数据转换、线性回归分析、MEM与冗余分析及方差分解分别使用了R3.4.0中的vegan、SoDA、PCNM及AEM等软件包(Dray et al, 2006; Chambers, 2008; Legendre & Legendre, 2012; Oksanen et al, 2013)。

2 结果

2.1 西北荒漠区植物物种丰富度格局

整体上, 西北荒漠区植物群落类型贫乏, 物种组成简单。植被以温带灌木与半灌木荒漠为主, 并在部分降水较好区域形成温带灌丛与草原化荒漠; 此次植被调查共计鉴定、记录植物 363 种, 分属 38 科 153 属; 灌木 136 种, 草本植物 227 种, 其中藜科(22 属 76 种)、菊科(29 属 70 种)、豆科(14 属 34 种)、禾本科(19 属 27)、藜科(5 属 25 种)、蓼科(4 属 17 种)、柽柳科(3 属 12 种)和紫草科(4 属 11 种)物种数均在 10 种以上, 此 8 大科记录的植物属数与种数分别占本次调查记录属数与种数的 65.3%与 74.9%。灌木主要建群种为红砂、膜果麻黄、梭梭、白刺、霸王、沙拐枣、合头草、柽柳(*Tamarix chinensis*)等; 草本主要有白茎绢蒿、博洛塔绢蒿、内蒙古旱蒿(*Artemisia xerophytica*)、盐生草(*Halogeton glomeratus*)、芦苇(*Phragmites australis*)和戈壁针茅(*Stipa tianschanica* var. *gobica*)等。

样方内植物物种数为1–19种, 平均为7.69种, 反映了西北荒漠区植物贫乏, 群落物种组成简单的特征(表1)。研究区年均降水量15–261 mm, 年均温度2.1–12.1℃, 年潜在蒸散量高达1,034.10 mm; 多数气候因子具有明显的空间异质性, 年均降水量、实际蒸散量、湿润指数等水分因子与经度呈显著的先减后增的二次曲线关系, 年均温度、气温日较差、潜在蒸散量、最热及最冷月均温则与经度呈显著的先增后减的二次曲线关系($P < 0.01$, 表2)。年均温度、气温日较差、最冷月均温、潜在蒸散量随着纬度升高呈显著的单调递减趋势, 年均降水量、实际蒸散量、湿润指数则随着纬度升高呈显著的先减后增的变化趋势($P < 0.001$, 表2)。

受此影响, 中国西北荒漠区植物物种丰富度亦呈现出显著的空间异质分布, 其与经纬度均呈极显著的二次曲线关系, 即随着经度或者纬度的增加植物物种丰富度呈先下降后上升的趋势(图2, $P < 0.001$)。虽然研究区的海拔高差达2,654 m (216–2,870 m), 但植物物种丰富度随着海拔的变化并没有呈现出显著的变化规律($P > 0.05$)。

2.2 西北荒漠区气候因子与植物物种丰富度的关系

一元回归分析结果显示, 西北荒漠区植物群落物种丰富度与年均温度、气温日较差、潜在蒸散量等能量类因子均呈极显著负相关(图3, $P < 0.001$),

表1 中国西北荒漠区植物物种丰富度与环境变量描述性统计

Table 1 Descriptive statistics for plant species richness in desert of Northwest China and environmental variables used in the study

	最大值 Max	平均值 Mean	最小值 Min	标准误差 SD
物种丰富度 Species richness	19	7.69	1	3.56
地理因素 Geographic variables				
海拔 Altitude (m)	2,870	1,268	216	442.76
经度 Longitude (E)	111.45°	97.90°	82.00°	7.92
纬度 Latitude (N)	47.56°	41.80°	36.70°	2.50
气候因素 Climatic factors				
年均降水量 Mean annual precipitation (MAP, mm)	261	107.66	15	65.27
年均温度 Mean annual temperature (MAT, °C)	12.10	6.80	2.10	2.10
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration (PET, mm)	1,349	1,034.10	831	118.42
实际蒸散量 Actual evapotranspiration (AET, mm)	238	103.08	16	57.69
湿润指数 Moisture index (MI)	−69.29	−88.93	−98.89	7.37
最热月均温 Mean temperature of the warmest month (MTWM, °C)	27.80	22.92	14.70	2.27
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month (MTCM, °C)	−6.8	−11.71	−18.7	2.57
气温日较差 Mean diurnal range (MDR, °C)	16.50	13.94	11.00	1.39
气温年较差 Temperature annual range (ART, °C)	53.60	48.10	41.50	2.39

表2 中国西北荒漠区水分、能量因子与地理因子的相关性分析
Table 2 Relationship between geographical factors and water, energy factors in desert of Northwest China

	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude
水分因子 Water factors			
年均降水量 Mean annual precipitation (MAP, mm)	0.392 (US)***	0.167 (US)**	0.022 (HS)*
实际蒸散量 Actual evapotranspiration (AET, mm)	0.383 (US)***	0.260 (US)**	0.038 (HS)*
湿润指数 Moisture index (MI)	0.387 (US)***	0.304 (US)***	0.037 (HS)*
能量因子 Energy factors			
年均温度 Mean annual temperature (MAT, °C)	0.098 (HS)***	0.269 (-)***	0.073 (-)***
气温日较差 Mean diurnal range (MDR, °C)	0.337 (HS)**	0.338 (-)***	0.067 (+)**
气温年较差 Temperature annual range (ART, °C)		0.198 (+)***	0.406 (-)***
潜在蒸散量 Potential evapotranspiration (PET, mm)	0.157 (HS)***	0.363 (-)***	
最冷月均温 Mean temperature of the coldest month (MTCM, °C)	0.226 (HS)***	0.672 (-)***	0.044 (HS)**
最热月均温 Mean temperature of the warmest month (MTWM, °C)	0.081 (HS)**	0.092 (HS)***	0.323(-)***

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$; 空白表示不存在显著的相关性。-表示单调递减; +表示单调递增; HS表示先增后减的二次曲线关系; US表示先减后增的二次曲线关系。
When the significance level is < 0.05 , R^2 was reported. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$. - represent negative; + represent positive; HS represent hump-shaped; US represent U-shaped.

图2 中国西北荒漠区植物物种丰富度随经度(a)与纬度(b)的变化趋势
Fig. 2 Trends of species richness in desert of Northwest China along longitude (a) and latitude (b)

而与年均降水量、实际蒸散量、湿润指数这3个水分因子呈极显著正相关(图3, $P < 0.001$)。

2.3 西北荒漠区空间变量、水分与能量因子对植物物种丰富度格局的相对作用

通过运行MEM, 利用前向选择得到7个显著的特征向量(PCNM2、PCNM3、PCNM5、PCNM6、PCNM9、PCNM12、PCNM13, $P < 0.001$)作为空间变量; 以及年潜在蒸散量、气温年较差、气温日较差($P < 0.001$) 3个显著的环境变量。

冗余分析及方差分解结果显示, 水分与能量共同解释了西北荒漠区植物群落物种丰富度61.78%的变异(图4); 水分与能量类因子均对植物物种丰

度存在显著的单独解释率($P < 0.001$)。

加入空间变量后, 水分、能量与空间变量共同解释了西北荒漠区植物物种丰富度65.36%的变异(图5), 其中水分、能量与空间变量各自的解释率分别为58.66%、54.97%及56.91%。三组变量的共同解释率达到48.08%, 不仅占整个模型解释率的73.56%, 而且占了水分与能量单独进行方差分解时两者共同解释率的绝大部分(92.73%), 水分与能量单独的共同解释率仅有3.77%。虽然水分和能量对植物物种丰富度依然存在极显著的单独解释率(水分2.20%, $P < 0.001$; 能量2.48%, $P < 0.01$), 但两者的单独解释率均减少; 空间变量与水分单独的共同解释率为

图3 中国西北荒漠区群落物种丰富度与气候因子的关系
Fig. 3 Relationship between species richness in desert of Northwest China and climatic factors

图4 能量和水分因子对中国西北荒漠区物种丰富度格局的解释。*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; a为能量因子单独解释率; b为能量因子与水分因子共同解释率; c为水分因子单独解释率; d为未解释部分。
Fig. 4 The explanation of energy and water factors to species richness patterns in desert of Northwest China. a is the independent component attributed to water factors; b is the co-varying component of energy factors and water factors; c is the independent component attributed to energy factors; d is unexplained.

4.61%, 而与能量单独的共同解释率仅为0.64%。此外, 空间变量亦可以显著地单独解释物种丰富度3.58%的变异。

图5 水分、能量与空间变量对中国西北荒漠区植物物种丰富度的解释。*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$ 。
Fig. 5 The explanation of water, energy and spatial factors to species richness patterns in desert of Northwest China. *** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

3 讨论

3.1 植物物种丰富度的地理格局

物种多样性由赤道随着纬度的增加而递减被认为是最显著的多样性格局之一,然而实际上物种多样性的经纬度格局在不同区域及尺度上并不一致。刘庆福等(2015)的研究指出内蒙古草原植物物种丰富度与经纬度呈显著的正相关;而王健铭等(2016a)发现黑戈壁地区植物物种多样性与纬度不存在显著的相关性;Li等(2015)指出新疆旱地的物种丰富度与纬度呈显著负相关。本次调查范围基本囊括了上述几个研究区域,研究结果显示尽管西北荒漠区植物物种丰富度存在显著的空间异质性,但是与经度、纬度均没有明显的线性关系,而是随着经度或纬度的增加呈现出先下降后上升的二次曲线关系,这表明中国西北荒漠区不同区域的植物丰富度地理格局并不一致,且整个西北荒漠区不存在明显的线性变化规律。

大尺度上的水热条件被认为是地带性植被与植物多样性地理格局形成的主导因素,同时水热条件往往又与地理因子存在明显的相关性。西北荒漠区地处西北内陆,热带洋面的水汽很难深入到该区,因此主要由大陆性高压气团控制(吴征镒, 1980),但受境内复杂的地形条件影响,该区的气候条件往往一方面具有较强的空间变异性,另一方面与经纬度不存在明显的线性关系。我们的研究结果显示,尽管气候因子存在显著的空间异质性,但多数气候因子并没有形成显著的线性变化的地理格局,年均降水量等水分因子随着经度或纬度增加呈现先减后增的变化规律,而能量因子则呈现相反的变化规律。从气候因子与植物物种丰富度的回归分析结果可知,植物物种丰富度与水分因子呈显著正相关,与能量因子呈显著负相关;因此受水热条件空间变化的影响,研究区呈现出由西北部的北疆地区向中东部的阿拉善高原及河西走廊地区延伸过程中不断减少,在黑戈壁地区达到最小后,再向东北的内蒙古高原西部地区逐渐增加的物种丰富度格局。

3.2 水分、能量与空间变量对植物物种丰富度的相对作用

环境控制论认为气候、物理等环境因素是多种尺度上植物物种多样性格局形成的主导因素(Couwenberghe et al, 2010; Siefert et al, 2012),当气

候等环境因子具有空间结构性时,植物多样性亦将具有相似的空间结构性(Legendr, 1993; Borcard et al, 2011)。然而近些年来的研究却认为物种多样性的空间自相关也可能是由扩散限制、竞争等中性过程引起的(Hubbell, 2001; Gilbert & Lechowicz, 2004)。Gravel等(2006)认为环境因素与中性过程对物种多样性均存在重要作用,但两者的相对作用在不同生态系统及尺度中并不一致。

在众多的环境因子中,水分与能量被认为是影响植物多样性格局最重要的两类因子(O'Brien, 1998; Hawkins & Porter, 2004),水热动态假说则进一步提出物种多样性的大尺度格局是由水分与能量共同决定的(Hawkins et al, 2003);然而在不同区域,水分与能量对植物多样性的作用并不一致(O'Brien, 1993; Hawkins et al, 2003; Kreft & Jetz, 2007)。Wang等(2009)指出东北湿润森林的物种丰富度主要由能量因子主导,而O'Brien (1998)认为干旱地区的物种丰富度格局由水分与能量共同主导,这个观点得到在内蒙古草原(刘庆福, 2015)、黑戈壁(王健铭等, 2016b)、新疆旱地(Li et al, 2013)等地区研究的支持。本文对水分与能量的方差分解结果显示水分与能量等气候因子解释了物种丰富度61.78%的变异,且均可以显著地解释物种丰富度,但两者共同的解释率高达51.85%,占整个模型解释率的83.92%,说明水分与能量均无法单独解释植物物种丰富度格局,两者共同作用对西北荒漠区物种丰富度有着最强的解释力,这与上述的研究结果一致。

当加入空间变量进行进一步的方差分解后发现,空间变量的总解释率高达56.91%,水分、能量和空间变量的共同解释率高达48.08%,占整个模型解释率的绝大部分;水分与能量单独的共同解释率仅3.77%,两者各自单独的解释率也进一步下降。此外,空间变量亦可以显著地单独解释物种丰富度3.58%的变异。水分与能量等环境因子解释的变异高于空间变量,验证了Gravel等(2006)认为的在环境贫瘠、物种组成简单的地区生态位分化的贡献可能更大一些的观点,表明生态位因素对西北荒漠区植物的物种丰富度起着主导作用。空间变量单独解释的部分可能代表了地质历史(Svenning & Skov, 2010)、扩散限制(Gilbert & Lechowicz, 2004)以及未测量的潜在因素(Smith & Lundholm, 2010)对物种多样性的作用,这说明中性过程以及其他未知过程

对物种丰富度也存在不可忽视的作用。综合以上结果, 中国西北荒漠区植物的物种丰富度格局由生态位分化与中性过程以及其他未知过程共同控制。

研究区域与尺度可能也会对研究结果产生影响(Qian & Kissling, 2010), 但由于之前的黑戈壁、新疆旱地等相关研究并没有量化过水热因子与空间变量的相对作用, 因此环境因素与空间变量对这些区域的物种丰富度是否也存在类似的作用, 还需要进一步的研究来验证。

3.3 其他未知因素对西北荒漠区植物物种丰富度格局维持的影响

本研究选择的水分、能量与空间变量共同解释了西北荒漠区植物物种丰富度65.36%的变异, 但还有34.64%的变异没有得到解释, 且空间变量单独解释的3.58%的变异也可能是未测量因子的作用(Smith & Lundholm, 2010)。例如, 深层土壤含水量、土壤砾石含量与养分、地下水位等环境因子就被认为是影响阿拉善荒漠区植物物种丰富度的重要因素之一(李新荣等, 2009; Zhu et al, 2013; Zhang et al, 2017)。在西北荒漠区, 居民为了生产生活而挖掘的人工沟渠等水利设施往往会改变原有的水文过程及格局; 尽管这不会给大尺度上的植被带来明显的影响, 但到了小样方时, 有可能会影响植物丰富度。此外, 研究区多为牧区, 牧民的放牧活动亦有可能对植物物种丰富度产生影响。因此, 方差分解结果说明其他没有引入的气候、土壤、地形、生物以及人为干扰因素等因子也可能对西北荒漠区植物物种丰富度有重要的作用。未来我们应该在此研究的基础上, 进一步引入地形、土壤、生物以及人为干扰等因素, 深入探究其他未知过程的作用, 全面揭示中国西北荒漠区植物物种多样性的维持机制。

致谢: 感谢中国科学院资源环境科学数据中心(<http://www.resdc.cn/>)提供中国植被 1:100 万数据, 我们据此得到中国西北荒漠区分布范围数据。

参考文献

- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) *Numerical Ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York.
- Chambers JM (2008) *Software for Data Analysis: Programming with R*. Springer, New York.
- Chen CD, Zhang LY (1987) Extremely arid deserts in China.

- Journal of Arid Land Resources and Environment*, z1, 1–12. (in Chinese with English abstract) [陈昌笃, 张立运 (1987) 中国的极旱荒漠. 干旱区资源与环境, z1, 1–12.]
- Colwell RK, Rahbek C, Gotelli NJ (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, 163, E1–E23.
- Couwenberghe RV, Collet C, Lacombe E, Pierrat JC, Gégout J (2010) Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. *Forest Ecology and Management*, 260, 146–154.
- Currie DJ, Francis AP (2004) Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: reply to Qian and Ricklefs. *The American Naturalist*, 163, 780–785.
- Currie DJ, Paquin V (1987) Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329, 326–327.
- Dai S, Wang XP, Liu C, Wu X, Li QY, Wang M (2013) Relationship between shrub species richness and climate across central Inner Mongolia, China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 49, 689–698. (in Chinese with English abstract) [代爽, 王襄平, 刘超, 武娴, 李巧燕, 王敏 (2013) 内蒙古灌木群落物种丰富度与气候的关系. 北京大学学报(自然科学版), 49, 689–698.]
- Dang RL, Pan XL, Gu XF (2002) Floristic analysis of spermatophyte genera in the arid deserts area in North-West China. *Guihaia*, 22, 121–128. (in Chinese with English abstract) [党荣理, 潘晓玲, 顾雪峰 (2002) 西北干旱荒漠区植物属的区系分析. 广西植物, 22, 121–128.]
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto PR (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196, 483–493.
- Fang JY, Wang XP, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D (2009) Methods and protocols for plant community inventory. *Biodiversity Science*, 17, 533–548. (in Chinese with English abstract) [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹 (2009) 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 17, 533–548.]
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, 161, 523–536.
- Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227.
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 101, 7651–7656.
- Guo RX, Guan XD, Zhang YT (2015) Main Advances in Desertification Research in China. *Journal of Arid Meteorology*, 33, 505–514. (in Chinese with English abstract) [郭瑞霞, 管晓丹, 张艳婷 (2015) 我国荒漠化主要研究进展. 干旱气象, 33, 505–514.]
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology*

- Letters, 9, 399–409.
- Hawkins BA, Porter EE (2004) Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, 28, 678–686.
- Hawkins BA, Field R, Cornell HV, Currie DJ, Guégan JF, Kaufman DM, Kerr JT, Mittelbach GG, Oberdorff T, O'Brien EM, Porter EE, Turner JR (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Kreft H, Jetz W (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 5925–5930.
- La D, Zhang YJ, Liu J, Cui LL, Pang YZ (2016) Spatial distribution patterns and environmental interpretation of plant species richness in the Lhasa valley, Tibet. *Acta Pratacul-turae Sinica*, 25, 202–211. (in Chinese with English abstract) [拉多, 张燕杰, 刘杰, 崔玲玲, 庞有志 (2016) 拉萨河谷植物物种丰富度空间分布格局及其环境解释. *草业学报*, 25, 202–211.]
- Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659–1673.
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3rd edn. Elsevier Science, Amsterdam.
- Li LP, Abdusalih N, Wang SP, Wang ZH, Tang ZY (2011) Distribution patterns and climatic explanations of species richness of vascular plants in Xinjiang, China. *Arid Zone Research*, 28, 25–30. (in Chinese with English abstract) [李利平, 努尔巴依·阿布都沙力克, 王少鹏, 王志恒, 唐志尧 (2011) 新疆野生维管束植物物种丰富度分布格局的水热解释. *干旱区研究*, 28, 25–30.]
- Li LP, Liu YN, Wang XP, Fang JY, Wang QC, Zhang BG, Xiao PG, Mohammad A, Terwei A (2015) Different effects of regional species pool on plant diversity between forest and grassland biomes in arid Northwest China. *PLoS ONE*, 10, e0131982.
- Li LP, Wang ZH, Stefan Z, Zerbe S, Abdusalih N, Tang ZY, Ma M, Yin LK, Mohammad A, Han WX, Fang JY (2013) Species richness patterns and water-energy dynamics in the drylands of Northwest China. *PLoS ONE*, 8, e66450.
- Li XR, Tan HJ, He MZ, Wang XP, Li XJ (2009) 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. *Science China: Earth Sciences*, 39, 504–515. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 谭会娟, 何明珠, 王新平, 李小军 (2009) 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. *中国科学: 地球科学*, 39, 504–515.]
- Li Y, Qu JJ, Dong ZB, An LZ (2008) Biodiversity in desert region of China. *Research of Soil & Water Conservation*, 15(4), 79–81. (in Chinese with English abstract) [李毅, 屈建军, 董治宝, 安黎哲 (2008) 中国荒漠区的生物多样性. *水土保持研究*, 15(4), 79–81.]
- Liu QF, Liu Y, Sun XL, Zhang XF, Kang S, Ding Y (2015) The explanation of climatic hypotheses to community species diversity patterns in Inner Mongolia grasslands. *Biodiversity Science*, 23, 463–470. (in Chinese with English abstract) [刘庆福, 刘洋, 孙小丽, 张雪峰, 康萨如拉, 丁勇 (2015) 气候假说对内蒙古草原群落物种多样性格局的解释. *生物多样性*, 23, 463–470.]
- O'Brien EM (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181–198.
- O'Brien EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography*, 25, 379–398.
- O'Brien EM, Field R, Whittaker RJ (2000) Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos*, 89, 588–600.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4–5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan/>. (accessed on 2017-03-15)
- Qian H, Kissling WD (2010) Spatial scale and cross-taxon congruence of terrestrial vertebrate and vascular plant species richness in China. *Ecology*, 91, 1172–1183.
- Shen GC, Yu MJ, Hu XS, Mi XC, Ren HB, Sun IF, Ma KP (2009) Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, 90, 3033–3041.
- Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez-Yépiz JC, Carter BE, Glennon KL, Heberling JM, Jo IS, Pontes A, Sauer A, Willis A, Fridley JD (2012) Scale dependence of vegetation-environment relationships: a meta-analysis of multi-variate data. *Journal of Vegetation Science*, 23, 942–951.
- Smith TW, Lundholm JT (2010) Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- Svenning JC, Skov F (2010) The relative roles of environment and history as controls of tree species composition and richness in Europe. *Journal of Biogeography*, 32, 1019–1033.
- Thornthwaite CW (1948) An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38, 55–94.
- Wang JM, Dong FY, Nasina BH, Li JW, Li JQ, Feng YM, Lu Q (2016a) Plant distribution patterns and the factors influencing plant diversity in the Black Gobi Desert of China. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3488–3498. (in Chinese with English abstract) [王健铭, 董芳宇, 巴海·那斯拉, 李景文, 李俊清, 冯益明, 卢琦 (2016a) 中国黑戈壁植物多样性分布格局及其影响因素. *生态学报*, 36, 3488–3498.]
- Wang JM, Zhong YM, Zhang TH, Li JW, Feng YM, Lu Q

- (2016b) Plant species richness patterns and water-energy dynamics in the Black Gobi Desert, China. *Plant Science Journal*, 34, 530–538. (in Chinese with English abstract) [王健铭, 钟悦鸣, 张天汉, 李景文, 冯益明, 卢琦 (2016b) 中国黑戈壁地区植物物种丰富度格局的水热解释. *植物科学学报*, 34, 530–538.]
- Wang XP, Fang JY, Sanders NJ, White PS, Tang ZY (2009) Relative importance of climate vs local factors in shaping the regional patterns of forest plant richness across northeast China. *Ecography*, 32, 133–142.
- Wang ZH, Fang JY, Tang ZY, Lin X (2012) Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 35, 1124–1133.
- Wiens JJ, Donoghue MJ (2004) Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 639–644.
- Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos*, 41, 496–506.
- Wright SJ (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 130, 1–14.
- Wu Z (2009) *Sandy Deserts and Its Control in China* [吴正 (2009) 中国沙漠及其治理. 科学出版社, 北京.]
- 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.]
- Xia YG, Ning Y, Li JW, Li JQ, Feng YM, Wu B, Lu Q (2013) Plant species diversity and floral characters in the Black Gobi desert of China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 33, 1906–1915. (in Chinese with English abstract) [夏延国, 宁宇, 李景文, 李俊清, 冯益民, 吴波, 卢琦 (2013) 中国黑戈壁地区植物区系及其物种多样性研究. *西北植物学报*, 33, 1906–1915.]
- Zhang PP, Shao MA, Zhang XC (2017) Spatial pattern of plant species diversity and the influencing factors in a Gobi Desert within the Heihe River Basin, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 9, 379–393.
- Zhu JT, Yu JJ, Wang P, Yu Q, Eamus D (2013) Distribution patterns of groundwater-dependent vegetation species diversity and their relationship to groundwater attributes in northwestern China. *Ecohydrology*, 6, 191–200.

(责任编辑: 邓建明 责任编辑: 黄祥忠)