

天山—阿尔泰山拟南芥种群分布与环境的关系*

陶冶^{1,2,3}, 刘彤¹

(1. 石河子大学生命科学学院, 石河子 832000; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;
3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:中国的天山及其附近山脉是世界拟南芥及其近缘种的主要分布区之一。在对天山—阿尔泰山的浅山地带拟南芥生存分布多年调查的基础上,选取13个代表性样地及18个相关环境因子,研究了拟南芥种群生存分布与环境因子的关系。结果表明:双向指示种分析(TWINSPAN)将13个拟南芥样地分为4个群落类型:新疆绢蒿、新疆绢蒿—猪毛菜、新疆绢蒿—刺叶锦鸡儿—草原苔草、勿忘草—密穗雀麦—草原苔草4类,各类型对应的环境因子异质性明显。不同群落类型在去势对应分析(DCA)、主成分分析(PCA)和典范对应分析(CCA)各排序图中区分明显,与物种对应较好,与TWINSPAN分类结果基本一致。环境因子的PCA分析发现,坡向、有机质、电导率、pH、土壤含水量和有效钾(均为2个土层)是导致样地间环境异质的主要因素,且这些因子间多呈显著关联。CCA分析发现坡向、有机质、pH、电导率和土壤含水量(均为2个土层)与排序轴相关性最大,分析认为上述环境因子是决定物种分布及多样性格局的主导因子,与环境因子的PCA分析结果基本一致。研究还发现,坡向、土壤含水量(第2层)、有机质(第1层)和pH(两层)是影响各样地十字花科种数变化的主要因素,电导率(第1层)是影响拟南芥数量分布的主要因素。

关键词:植被—环境关系;地形因子;土壤因子;分类与排序;相关分析;环境异质性;新疆

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*),又称鼠耳芥,属十字花科鼠耳芥属(又名拟南芥属)植物,它是生物学研究领域中的重要模式植物。有关拟南芥模式种的进化遗传学、生态与进化生物学等方面的研究已取得相当的成果^[1-6]。中国的天山及其附近山脉是世界拟南芥及其近缘种的主要分布区之一^[7],尤其是天山北部由东到西,经塔尔巴哈台山,甚至延续到阿尔泰山的多种生境下塑造了不同的拟南芥及其近缘种种质资源,是研究拟南芥进化生态学的珍贵材料。同时,十字花科植物在天山山脉和准噶尔盆地植物区系中占有重要地位^[8-9]。但现在对我国天山—阿尔泰山地区拟南芥资源,尤其是自然状态下拟南芥种群变化、分布、分化等与环境因子间的关系方面研究较为匮乏^[10-11]。因此,分析拟南芥分布及所在群落基本特征对于我们了解拟南芥种群分布的环境变化特征、与相邻物种的关系,探讨地理起源分布及扩散变化特征等方面具有重要意义。

为此,本研究采用双向指示种分类(Two-way Indicator Species Analysis, TWINSPAN),以及去势对应分析(Detrended Correspondence Analysis, DCA)、主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)和

典范对应分析法(Canonical Correspondence Analysis, CCA)对拟南芥种群分布及其生存群落物种组成分布与环境因子关系进行定量研究,试图分析拟南芥生存群落的分布格局及其生态学机制,揭示拟南芥种群分布的环境选择特点,为开发利用新疆拟南芥珍贵种质资源奠定基础。

1 研究区概况

研究地点分别位于天山北麓中段、天山西支婆罗科努山、天山北支塔尔巴哈台山、阿尔泰山等地的浅山地带,在新疆北部的“两山一盆”范围内,范围约40°30'N~48°10'N,81°10'E~89°30'E,属典型的大陆性、干旱半干旱气候,平均积雪深度为10~40cm,年均气温5.2~8.6℃,>10℃的积温为3000~3600℃,全年日照2500~3400h,年蒸发量>2000mm,春夏季为风季。

研究区各地干湿差异明显。天山北麓中段低山地区降水一般在150~200mm,且呈现西少东多的现象^[12]。土壤以沙壤土为主^[10],土壤含水量较低,有机质相对贫乏,土壤呈碱性。婆罗科努山果子沟地区

收稿日期:2009-01; 修订日期:2009-04.

基金项目:国家自然科学基金项目(30760047);中国大学生环境教育基地科研资助项目。

作者简介:陶冶(1983-),男,安徽宿州人,硕士研究生,研究方向:植物生态。E-mail: xishanyeren@163.com

通讯作者:刘彤(1968-),男,博士,教授,E-mail: liutong1968@yahoo.com.cn

* 本文获得了第四届京区地理学研究生学术论坛优秀论文二等奖。

常受大西洋和北冰洋等湿润大气环流影响形成降水(>500mm),是欧亚干旱区中较湿润的地带^[13]。土壤类型主要是山地淋溶灰褐色森林土和山地灰褐色森林土,土壤有机质丰富,碳酸钙淋溶强,盐基饱和度,微偏酸,土壤肥力较高^[14]。塔尔巴哈台山受地形、北冰洋冷湿气流的影响较大,其浅山地带年降水量 250~350mm 左右,土壤主要由栗钙土和山地黑钙土组成^[15-16]。阿尔泰山位于准噶尔盆地西北缘,西风环流带来的大西洋水汽可形成一定降水,低山年降水量多在 200~300mm。土壤多为黑钙土、栗钙土、棕钙土等^[17-18]。总体上除伊犁果子沟河谷地区降水相对较多外,其他地区均较少,其中天山中部最少。

2 研究方法

2.1 样地设置与数据采集

在多年对天山—阿尔泰山拟南芥生存分布全面调查的基础上,2007 年春季在有拟南芥生存分布的天山北麓中段(石河子、143 团、沙湾、独山子)、婆罗科努山(伊犁果子沟)、塔尔巴哈台山(额敏)和阿尔泰山(阿勒泰)等地的浅山地带,结合地形选取有代表性样地(为减少偶然因素影响,除阿勒泰外,其他各点分别相隔 3~5 km 左右设置 2 个样地,共 13 个,用 P1-P13 顺序表示,下同),并用 GPS 定点。因为区域内地形较一致,植被较均匀,基本以草本植物为主,且拟南芥种群随地形、优势植物等异质环境变化,呈斑块状集群分布^[10],因此确定调查样方

为 10m×10m。以 1m×1m 为小样方,调查记录每个样地全部 100 个小样方内的物种种类、株数、盖度等基本信息。

在每个样地中随机取 3 个 0~10cm 和 10~20cm 的表层土样,带回实验室分层混匀备用。测定记录以下无机环境因子:①地理地形因子,包括海拔(ELEV)、坡度(SLO)、坡向(ASP,以等级制表示^[19])、坡位(SP,采用赋值法^[20]);②土壤因子,包括土壤含水量(SM)、有机质(OM)、全氮(TN)、有效磷(AP)、有效钾(AK)、pH 和电导率(EC),具体分析测定方法见文献[21]。2 层土壤因子均被测定,分别在因子后冠以 1(0~10cm)和 2(10~20cm)表示不同土层。物种鉴定和命名依据《中国植物志》和《新疆植物志》进行,共调查到 22 科 64 属 77 种植物。

2.2 数据处理方法

物种重要值采用相对密度和相对频度来计算。群落数量特征的计测采用全部 77 个物种进行。剔除仅分布于一个样地的 24 个偶见种,对余下 53 个主要物种(表 1)进行分类和排序。

2.2.1 TWINSpan 分类方法

采用 WinTWINS(Version 2.3)软件结合 13 个样地 53 个主要物种的重要值数据矩阵进行 TWINSpan 分类^[22],并用 SPSS13.0 软件对相应的环境因子做 F 检验。

2.2.2 排序分析方法

用 13 个样地 53 个主要物种的重要值数据矩阵进行 DCA 和 PCA 排序分析;将物种重要值矩阵结合标准化后的环境因子矩阵进行 CCA 排序分

表 1 13 个拟南芥样地的 53 个主要物种名录

Tab.1 53 main species in 13 plots in the study area

序号	物种	序号	物种	序号	物种
1	拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	19	狭果鹤虱 <i>Lappula semiglabra</i>	37	地皮蓼 <i>Polygonum cognatum</i>
2	新疆绢蒿 <i>Seriphidium kaschgaricum</i>	20	四齿芥 <i>Tetracme quadricornis</i>	38	新疆大蒜芥 <i>Sisymbrium loeselii</i>
3	散枝猪毛菜 <i>Salsola brachiata</i>	21	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	39	准噶尔山楂 <i>Crataegus songorica</i>
4	紫翅猪毛菜 <i>Salsola affinis</i>	22	黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	40	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>
5	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	23	无叶假木贼 <i>Anabasis aphylla</i>	41	两裂婆婆纳 <i>Veronica biloba</i>
6	涩芥 <i>Malcolmia africana</i>	24	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	42	耳叶南芥 <i>Arabis auriculata</i>
7	庭芥 <i>Alyssum desertorum</i>	25	球根老鹳草 <i>Geranium transversale</i>	43	刺叶锦鸡儿 <i>Caragana acanthophylla</i>
8	丝叶芥 <i>Leptaleum filifolium</i>	26	原拉拉藤 <i>Galium aparine</i>	44	绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>
9	弯果葫芦巴 <i>Trigonella arcuata</i>	27	舟果芥 <i>Tauscheria lasiocarpa</i>	45	鳞茎早熟禾 <i>Poa bulbosa</i>
10	茜草 <i>Rubia cordifolia</i>	28	四裂蝇子草 <i>Silene quadriloba</i>	46	硬毛堇菜 <i>Viola hirta</i>
11	旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i>	29	野葱 <i>Allium ledebouriaum</i>	47	北方拉拉藤 <i>Galium boreale</i>
12	小拟南芥 <i>Arabidopsis pumila</i>	30	光苞蒲公英 <i>Taraxacum lamprolepiss</i>	48	葶苈 <i>Draba nemorosa</i>
13	心叶驼绒藜 <i>Ceratoides ewersmanniana</i>	31	勿忘草 <i>Myosotis sylvatica</i>	49	絮菊 <i>Filago arvensis</i>
14	木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	32	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	50	披针苔草 <i>Carex lancifolia</i>
15	播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i>	33	草原苔草 <i>Carex liparocarpos</i>	51	黄花瓦松 <i>Orostachys spinosus</i>
16	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i>	34	密穗雀麦 <i>Bromus sewerzowii</i>	52	糙草 <i>Asperugo procumbens</i>
17	卷果涩芥 <i>Malcolmia scorpioides</i>	35	小蓬 <i>Nanophyton erinaceum</i>	53	翅碱蓬 <i>Suaeda heteroptera</i>
18	角果毛茛 <i>Ceratocephalus testiculatus</i>	36	裂叶婆婆纳 <i>Veronica verma</i>		

析,以上排序分析采用 CANOCO(Version 4.5)分析软件及 CANODRAW(Version 4.0)作图的软件来完成^[23-25];再用 SPSS13.0 软件对 18 个环境因子作 PCA 分析。

2.3 拟南芥生存群落基本特征

研究区植被以十字花科、藜科、禾本科及菊科的种、属数最多,其他较少,物种结构组成较简单;天山中部各样地物种均为草本,其他地区有少量灌木出现。各样地间物种多样性空间异质性明显,天山中部 8 个样地物种丰富度指数较低,多样性指数和均匀度指数变化起伏较大,但 143 团样地均匀度较高,植株数最多;果子沟地区物种丰富度、多样性及均匀度都较大,而塔尔巴哈台山的额敏及阿勒泰样地居中。同一点 2 个样地间相似性较大,不同地点相似性较低。天山中部 8 个样地间相似性较大,而与另外 3 个山系拟南芥样地间相似性不高,但后者间相似性稍大。

研究区物种的 64 个属归为 7 个大分布区类型和 3 个变型^[26],其中类型 1(世界分布,共 13 属)、类型 8(北温带分布及其变型,包括变型 8-4,共 30 属)和类型 12(地中海、西亚至中亚分布及其变型,共 11 属)所含属数最多,具有典型的地中海植物区系分布特征。除舟果芥属(类型 13,中亚分布及其变型)外,其他十字花科植物均属于类型 8 和 12。

3 结果与分析

3.1 群落类型多样性及环境因子异质性

对天山—阿尔泰山浅山地区 13 个拟南芥样地及 53 个主要物种的重要值数据进行 TWINSpan 等级分类,将 13 个群落样地划分为 4 个群落类型 A-D(图 1),并依据群落优势建群种来命名^[23]。同时给出了不同群落类型内的科属种和拟南芥株数、环境因子(平均值±标准差)及环境因子的 F 检验(表 2)。各群落类型主要特征如下。

类型 A:新疆绢蒿(*S. kaschgaricum*)。包含 4 个样地 (P1-P4), 分布于天山中段东部的石河子和 143

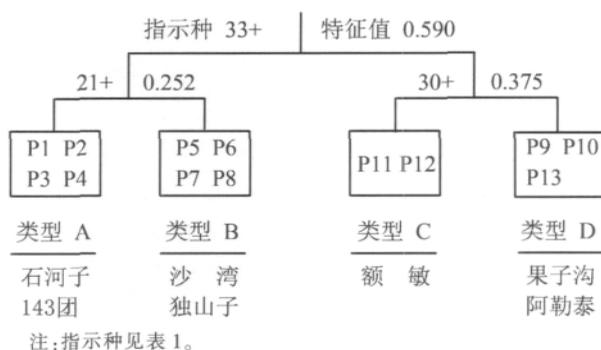


图 1 13 个拟南芥样地的 TWINSpan 分类图
Fig.1 Dendrogram of TWINSpan classification of the 13 plots in the study area

表 2 不同群落类型内的科属种和拟南芥株数、环境因子(平均值±标准差)及 F 检验

Tab.2 Number of families, genera, species, *A. thaliana* and environmental factors (means±SD) with F-test in different community types

数量	群落类型				F值	P值
	A	B	C	D		
科	10	10	13	14	-	-
属	22	27	22	26	-	-
种	25	29	24	30	-	-
拟南芥	629.5	807.8	289.5	315	-	-
环境因子	A	B	C	D		
ELEV /m	773.5±120.527	1035.75±131.504	921.0±1.0	1128.333±137.735	4.074	0.044
ASP	1.0±0.0	2.0±1.0	4.5±1.5	5.333±0.943	10.887	0.002
SLO /°	29.5±3.354	27.75±6.016	21±4	56±23.424	3.255	0.074
SP	2.75±0.829	3.5±0.5	4.0±0.0	3.0±0.816	1.334	0.323
SM1/(g·cm ⁻³)	0.118±0.051	0.042±0.014	0.197±0.021	0.148±0.048	5.923	0.016
SM2	0.074±0.049	0.053±0.024	0.181±0.005	0.11±0.024	5.415	0.021
OM1 /(g·kg ⁻¹)	29.717±7.105	24.217±2.112	57.176±5.356	55.693±13.793	9.582	0.004
OM2	17.274±5.478	16.311±3.4	28.447±8.034	51.240±18.78	5.762	0.018
TN1 /(g·kg ⁻¹)	1.358±0.347	1.624±0.789	1.651±0.478	2.428±0.824	1.140	0.384
TN2	0.813±0.265	0.672±0.169	0.867±0.309	1.623±0.637	2.923	0.093
EC1 /(μs·cm ⁻¹)	113.825±13.137	109.4±17.858	72.0±6.8	85.40±6.051	4.596	0.033
EC2	155.375±73.514	177.9±46.117	55.3±4.6	73.10±13.711	3.180	0.078
pH1	8.458±0.464	8.86±0.301	7.015±0.025	7.333±0.234	15.003	0.001
pH2	8.815±0.549	9.32±0.301	7.195±0.045	7.567±0.143	16.617	0.001
AP1 /(mg·kg ⁻¹)	17.661±7.638	12.197±5.788	9.246±5.164	16.696±7.625	0.660	0.597
AP2	7.263±5.991	13.3±9.212	5.68±2.09	8.505±1.403	0.654	0.600
AK1 /(mg·kg ⁻¹)	381.724±92.107	313.549±60.39	331.106±35.118	155.53±17.534	5.316	0.022
AK2	374.486±85.243	196.847±93.72	238.150±49.558	119.725±20.604	5.251	0.023

团。该群落类型中,海拔、坡向、坡位和第 1 土层全氮(TN1)最小,第 1 层电导率(EC1)、第 1 层有效磷(API)以及两个土层的有效钾(AK1 和 AK2)都最大(表 2),降水较少,平均仅 197.5mm。4 个样地的植被均为草本,新疆绢蒿是该群落类型的建群种,庭芥、涩芥、拟南芥、丝叶芥等十字花科植物为常见伴生种,拟南芥平均株数为 629.5。

类型 B: 新疆绢蒿—猪毛菜 (*S kaschgaricum-Salsola collina*)。包含 4 个样地(P5-P8),分布于天山中部偏西的沙湾和独山子地区。本类型中,两个土层的土壤含水量和有机质以及第 2 土层全氮最小,第 2 土层电导率、有效磷以及两个土层的 pH 都最大,降水最少,仅 168.25mm。4 个样地的植被均为草本,以新疆绢蒿、猪毛菜为优势建群种,主要优势伴生种有角果毛茛、拟南芥、丝叶芥、狭果鹤虱、四齿芥等,其中拟南芥平均株数最多,为 807.8。

类型 C: 新疆绢蒿—刺叶锦鸡儿—草原苔草(*S kaschgaricum-Cara acanthophylla-Carex liparocarpos*)。包含 2 个样地(P11, P12),分布于塔尔巴哈台山南麓的额敏地区。本类型中坡度、两个土层的电导率、pH 和有效磷最小,坡位、两层的含水量以及第 1 层有机质都最大,降水相对较多,但也仅有 264.2mm。2 个群落样地为灌草类型,以新疆绢蒿、刺叶锦鸡儿、草原苔草为优势种,主要伴生种有旱麦草、狭果鹤虱、球根老鹳草、拟南芥、地皮蓼、葶苈、披针苔草等,其中拟南芥平均株数为 289.5。

类型 D: 勿忘草—密穗雀麦—草原苔草(*Myoso-*

tis sylvatica-Bromus sewerzowii-C liparocarpos)。包含 3 个样地,分别分布于天山西部的果子沟地区(P9, P10)和阿尔泰山(P13)。两地虽相距近 700km,但分类(聚)到了一个群落类型中,说明两地植被、环境特征趋同。环境特征是:两个土层的有效钾最小,海拔、坡向、坡度、第 2 土层有机质以及两个土层的全氮都最大,降水相对最多,达到 407.17mm。均为灌草群落,灌木种类数量少,以勿忘草、密穗雀麦、草原苔草为优势种,主要伴生种有弯果葫芦巴、拟南芥、糙隐子草等,拟南芥平均株数为 315。

由环境因子的 F 检验可以看出(表 2),4 个群落类型间的海拔、坡向、第 1 层电导率、以及两层的含水量、有机质、pH、有效钾都达到了显著或极显著差异,表明这些因子在群落类型组合上(TWINSPAN)起主要作用,是导致群落样地间环境异质性的主要因素。4 个群落类型间的物种相似性指数(表 3)研究发现,群落类型 A 和 B 之间的相似性指数最高,达到了 0.815,表明 2 个类型间具有较相似的物种组成和环境特征。其次,类型 C 与 D 之间的相似性指数也达到了 0.741,也表现出较高的相似程度。但其他类型间相似性较低,物种组成差异较大,环境差

表 3 4 个群落类型间的 Sorensen 物种相似性指数
Tab.3 Sorensen's coefficient of floristic similarity between 4 TWINSPAN community types

群落类型	A	B	C	D
A	1			
B	0.815	1		
C	0.408	0.453	1	
D	0.364	0.441	0.741	1

表 4 环境因子之间的相关系数

Tab.4 Correlation coefficient between environmental factors

	ELEV	ASP	SLO	SP	SM1	SM2	OM1	OM2	TN1	TN2	EC1	EC2	pH1	pH2	AP1	AP2	AK1	AK2
ELEV	1																	
ASP	0.540	1																
SLO	0.524	0.251	1															
SP	0.374	0.167	-0.030	1														
SM1	0.190	0.351	0.294	0.235	1													
SM2	0.074	0.523	0.043	0.138	0.720***	1												
OM1	0.352	0.684***	0.538	0.170	0.713***	0.769***	1											
OM2	0.567*	0.661**	0.836***	0.147	0.498	0.429	0.810***	1										
TN1	0.314	0.155	0.598*	0.145	0.189	-0.166	0.322	0.490	1									
TN2	0.288	0.475	0.688***	-0.110	0.187	0.262	0.668**	0.692***	0.328	1								
EC1	-0.209	-0.662**	-0.118	-0.270	-0.327	-0.344	-0.641**	-0.421	-0.518	-0.433	1							
EC2	-0.127	-0.532	-0.208	-0.131	-0.496	-0.524	-0.549	-0.446	-0.348	-0.524	0.587**	1						
pH1	-0.229	-0.722***	-0.178	-0.232	-0.799***	-0.817***	-0.810***	-0.577**	-0.185	-0.350	0.604**	0.668**	1					
pH2	-0.261	-0.693***	-0.272	-0.224	-0.829***	-0.802***	-0.814***	-0.627**	-0.268	-0.430	0.606**	0.821***	0.959***	1				
AP1	-0.054	-0.137	0.068	-0.201	0.262	0.080	-0.174	0.024	-0.129	-0.277	0.584**	-0.002	-0.083	-0.100	1			
AP2	0.240	-0.118	0.051	0.091	-0.117	-0.086	-0.161	-0.025	-0.176	-0.273	0.513	0.416	0.261	0.298	0.535	1		
AK1	-0.488	-0.640**	-0.396	-0.021	0.043	0.171	-0.321	-0.439	-0.561**	-0.538	0.632**	0.317	0.277	0.261	0.318	0.264	1	
AK2	-0.612**	-0.620**	-0.222	-0.226	0.149	0.138	-0.248	-0.288	-0.372	-0.343	0.539	0.093	0.162	0.102	0.383	-0.054	0.877***	1

注: * P<0.05, ** P<0.01。

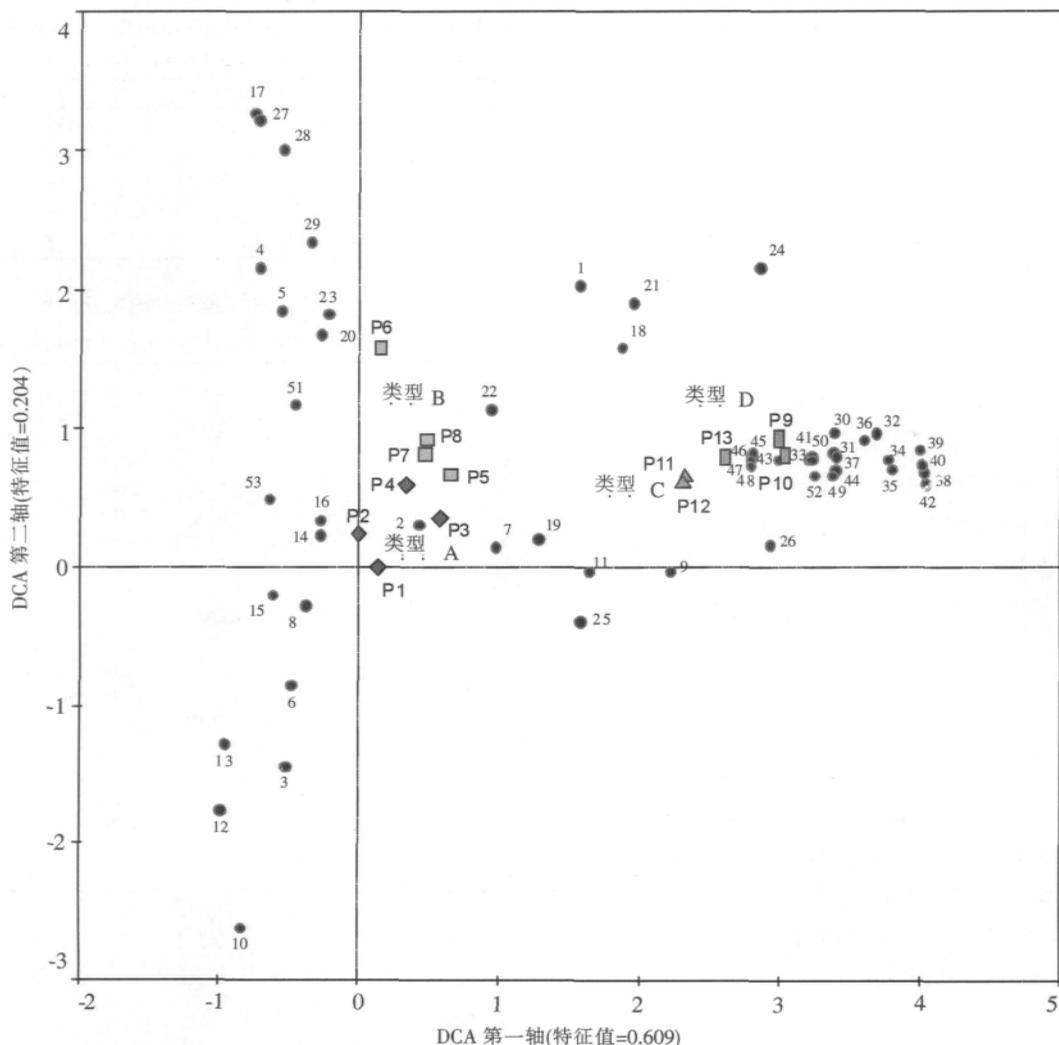
异性明显。由 13 个拟南芥生存群落样地 18 个环境因子间的相关系数(表 4)可以看出,7 类土壤因子的上下两层间的相关系数一般都较大,其中有机质、含水量、电导率、pH 和有效钾上下两层均达到了显著或极显著相关;坡向与两层的有机质、pH 和有效钾呈显著或极显著相关,表现了坡向对环境因子的再分配作用;两层的土壤含水量和 pH 都达到了极显著负相关,两者共同反映了土壤水分的状况;总体来看,呈显著或极显著相关的环境因子主要是在坡向、两层的电导率、有机质、pH 以及有效钾之间,说明这些环境因子关系较为密切。

3.2 DCA 排序

利用 13 个样地 53 个主要物种的重要值数据进行 DCA 排序,得到样地与物种排序图(图 2)。前 4

轴的解解释量分别为 32.6%、10.9%、3.7%和 1.3%,其中前两轴特征值较大,其累积解释量为 43.5%,也即可以解释总信息量的 43.5%,排序效果较好。

DCA 排序图中,群落样地明显被分为左(天山中段各群落,类型 A 和 B)和右(其他 3 个区域,类型 C 和 D)两部分,可较好地表现出物种相似性的大小,即距离近的相似性大,反之则小。沿第一轴,较好地反映了 4 个群落类型的分布变化,而第二轴主要反映了群落类型 A 与 B 之间各样地的变化。物种分布的 DCA 排序图与样地对应明显,其中第二轴左侧上部的物种集群与群落类型 B 对应,代表物种有卷果涩芥(编号 17)、无叶假木贼(23)、四裂蝇子草(28)等,其环境特征见 TWINSPAN 分类。第二轴左侧下部的物种集群与群落类型 A 对应,代表物种



注:物种及编号见表 1,下同。

图 2 研究区 13 个拟南芥样地及 53 个主要物种的 DCA 排序
Fig.2 DCA ordination of 13 plots and 53 main species in the study area

有散枝猪毛菜(3)、小拟南芥(12)、心叶驼绒藜(13)等。而右侧的群落类型则与群落类型 C 与 D 对应,类型 C 代表物种有鳞茎早熟禾(45)、北方拉拉藤(47)、葶苈(48)等;类型 D 中仅分布于本类型的特有种较多,代表物中有密穗雀麦(34)、小蓬(35)、马唐(40)、耳叶南芥(42)等。类型 C 在图中位于类型 A、B 和 D 之间,也表明其在物种组成上是上述类型的过渡。拟南芥(1)在排序图中处于中间偏上的位置,距离各群落类型均较远,表明其在研究区分布的广泛性。虽然 DCA 分析没有涉及环境因子,但物种的分布是在环境因子长期作用下形成的,因此这种物种分布格局实际也在一定意义上代表着重要环境(如降水等水分因素)的影响。

3.3 PCA 排序

3.3.1 拟南芥样地的 PCA 排序

利用 CANOCO 软件结合重要值矩阵进行样地 PCA 排序,直接提取前两个主成分,得到 PCA 二维排序图(图 3),反映了样地间物种组成(物种成分)的相似性和差异性。前两轴的累积解释量为 60.2%,排序效果较好。可以看出,13 个样地也被分为左右 2 部分,类型 A 与 B 的样地分布仍然较为集中,表明天山中部各样地物种主成分的相似性。其他类型相距较远,区分明显,表明物种主成分的差异。同 DCA 相比较,左侧的类型 A 和 B 仍可看出物种组成上较大的相似性,但类型 C 和 D 距离较远,与其较大的相似性吻合不明显,可能因为 2 个群落类型物种组成的差异在物种重要值上表现得较为明显,而使得主成分差异增大得缘故。同 DCA 排序类似,PCA 样地分布格局也可在宏观上反映一些重要环境(如 pH、电导率等与水分变化密切相关的土壤因子)的变化。

3.3.2 环境因子的 PCA 分析

13 个样地的 18 个环境因子主成分分析表明(表 5),在所有的主成分构成中,信息主要集中在前 5 个主成分(特征值>1),总累积贡献率为 86.238%。其中前 2 个主成分贡献率最大,分别为 41.96%和 17.437%,可解释 59.397%的信息量,因此主要探讨前 2 个主成分的作用。各主成分中特征向量较高的因子(主要贡献因子)各不相同(表 6),第一主成分特征向量值较高且为正的是有机质(两层)和坡向,特征向量值较高且为负的有 pH 和电导率(均为两层的)。说明第一主成分中,上述因子对样地间环境异质性发挥主要作用。第二主成分中作用较大的环境

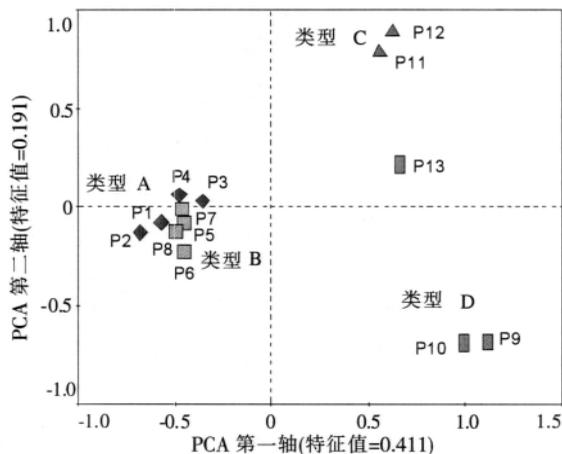


图 3 研究区 13 个样地的 PCA 排序图

Fig.3 PCA ordination of 13 plots in the study area

表 5 PCA 分析中环境因子前 5 个主成分及其特征值和变异解释量

Tab.5 The first 5 principal components of environmental factors and their eigenvalues and variance

主成分	特征值	主成分解释量(%)	累积解释量(%)
1	7.553	41.960	41.960
2	3.139	17.437	59.397
3	2.137	11.872	71.269
4	1.600	8.886	80.155
5	1.095	6.083	86.238

表 6 PCA 分析的前 5 个主成分的特征向量

Tab.6 Eigenvectors of the first 5 principal components

环境因子	主成分				
	1	2	3	4	5
OM1	0.908*	0.195	0.062	0.063	-0.053
pH2	-0.877*	-0.435	0.081	0.032	-0.03
pH1	-0.841*	-0.433	0.109	0.148	0.052
OM2	0.828*	-0.065	0.418	0.182	0.014
ASP	0.823*	-0.096	-0.028	-0.309	-0.392
EC1	-0.765*	0.23	0.514	0.099	-0.107
EC2	-0.727*	-0.228	0.243	-0.169	-0.06
TN2	0.685	-0.252	0.064	0.457	-0.236
SM1	0.645	0.601*	0.128	-0.017	0.246
ELEV	0.505	-0.388	0.488	-0.387	0.032
AK2	-0.453	0.731*	-0.003	0.399	0.207
AK1	-0.589	0.705*	0.078	0.015	0.166
SM2	0.612	0.688*	-0.052	-0.15	-0.192
AP2	-0.284	0.056	0.754*	-0.398	-0.133
AP1	-0.172	0.5	0.638*	0.044	-0.075
SLO	0.544	-0.278	0.598	0.454	0.146
SP	0.249	-0.018	-0.009	-0.648*	0.593*
TN1	0.489	-0.441	0.117	0.28	0.546*

注:* 表示每个主成分的主要贡献因子。

因子有土壤含水量(两层)和有效钾。因此,13 个样地间的环境差异主要表现在坡向、有机质、pH、电导率、土壤含水量和有效钾 6 个方面。

3.4 CCA 排序分析

样地与物种的 CCA 排序反映了环境对群落类

型和物种组成的影响。CCA 排序第一、二轴的特征值分别为 0.642 和 0.373(表 7), 物种与环境因子的相关系数为 1.000, 第一、二物种排序轴的相关性为 0.000, 这两个排序轴相互垂直, 表明排序结果是可信的^[27-29]。前两轴物种与环境因子的累计解释量达到 50.2%, 显示了较好的排序效果。CCA 排序同时结合了植被因子与环境因子, 图 4 和图 5 中箭头代表各个环境因子; 箭头所处象限, 代表着环境因子与排序轴间的正负相关性; 箭头连线的长度代表着各环境因子对排序轴的贡献, 即环境因子与排序轴相关性的程度; 彼此间的关系则反映为箭头的方向和夹角。各样地和物种在坐标轴上的平面位置反映了不同样地和物种的生态学特性^[27-29]。

不同环境因子对物种结构组成、空间分布及种内种间关系等方面的影响不同。由 18 个环境因子与排序轴之间的相关系数可以看出(表 7), 有 10 个环境因子与第一轴有较明显的相关性, 其中, 坡向、土壤有机质、pH、电导率及土壤含水量(均为两层)与排序轴相关性最高, 基本都达到了极显著水平。这些因子箭头较长, 与排序轴夹角较小, 可作为排序轴的指示因子。因此, 第一轴是坡向、土壤有机质、pH、电导率及土壤含水量(均为两层)的变化轴。第二轴仅有坡度和第 2 层土壤含水量与排序轴呈显著或极显著相关, 第二轴主要是坡度的变化轴。18 个环境因子中, 有 7 个因子与第一轴呈负相关, 11 个与第二轴呈负相关。

环境的差异性使样地和物种在 CCA 排序图中形成一定的分布格局, 与 PCA 排序极为相似, 但与 DCA 有一定差别。同样, 样地和物种的 CCA 排序图中, 也可以分成左右两大部分, 分别代表着不同的环境特征。沿第一轴方向, 将天山中部各样地(群落类型 A 和 B)与其他地区的样地(群落类型 C 和 D)明显区分开来, 左侧的类型 A 和 B 主要的环境特征是各层的 pH、电导率、有效钾都最大, 且各层的土壤含水量、有机质以及坡向最小。右

表 7 CCA 排序前 4 轴的特征值、物种—环境相关系数、累积解释量(%)以及环境因子与排序轴的相关系数

Tab.7 Eigenvalues and cumulative percentage variance and the correlation coefficient between environmental factors and the first 4 axes of CCA ordination

	CCA 排序轴			
	1	2	3	4
特征值	0.642	0.373	0.248	0.231
累积解释量 (%)	32.6	50.2	62.2	73.4
ELEV	0.482	-0.3734	-0.4158	-0.6161*
ASP	0.8507**	0.081	-0.1524	-0.1511
SLO	0.5188	-0.7124**	0.0429	0.0904
SP	0.1111	0.2356	-0.2627	-0.2733
SM1	0.662**	0.3072	-0.0128	0.2032
SM2	0.6351*	0.5607*	0.1001	0.0204
OM1	0.867**	0.1179	0.0498	0.1231
OM2	0.8056**	-0.3966	-0.026	0.0736
TN1	0.4479	-0.3817	0.1384	0.0314
TN2	0.5998	-0.3753	0.0364	0.2648
EC1	-0.6825**	-0.3441	0.0793	-0.1042
EC2	-0.7084**	-0.2559	-0.0931	-0.1882
pH1	-0.8593**	-0.3525	0.0917	-0.1495
pH2	-0.8783**	-0.3215	0.0375	-0.1592
AP1	0.0154	-0.2733	0.3216	-0.0354
AP2	-0.1892	-0.2765	0.455	-0.6496
AK1	-0.6144*	0.4024	0.1618	0.047
AK2	-0.4819	0.2476	0.125	0.4456

注: *P<0.05, **P<0.01。

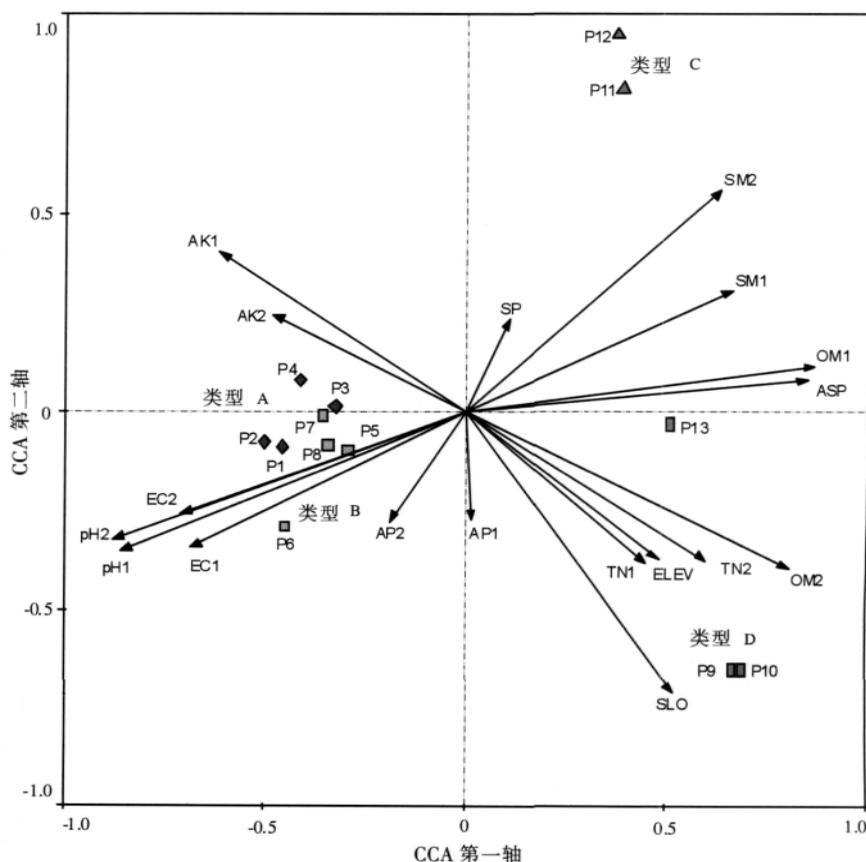


图 4 研究区 13 个拟南芥样地与环境因子的 CCA 排序

Fig.4 CCA ordination of 13 plots and environmental factors in the study area

上方的类型 C (额敏) 的环境特征与右下方类型 D (果子沟和阿勒泰) 的环境特征并非完全与左侧的类型 A 和 B 相反, 其各有一定特点。类型 C 主要是 pH、电导率、有效磷较小, 而含水量及坡位较大; 类型 D 主要是有效钾含量较小, 而全氮、有机质和海拔最高, 其他因子处于中等水平。

沿第二排序轴方向, 样地及物种分布格局的变化主要在类型 C 与 D 之间, 虽然 2 个类型间物种相似性较大, 但它们在 CCA 图中仍趋于分离。但这种变化最主要的驱动因子是坡向和第 2 层土壤含水量的变化, 其他因子的

作用不大。物种分布受环境因子影响, 在 CCA 图中可明显分为几个聚集区(图 5), 与图 4 的拟南芥样地分布格局相对应, 并与 TWINSpan 群落类型分类基本吻合。在物种的 CCA 排序图中, 资源利用方式或生态位需求相同或相似、适应方式趋同以及生境的仅有种会聚集在一起, 成为相应群落类型的指示性物种, 但在研究区广泛分布的物种则按照最佳优势度进行排序。相比 DCA 分析, 拟南芥(编号 1) 几乎位于排序图的中央, 更加体现其在研究区分布的广泛性。物种与样地的 CCA 排序对应明显, 各群落类型的代表性物种与 DCA 表现一致, 各物种分布的环境特征与上述群落类型相同。

3.5 环境因子对十字花科物种数及拟南芥株数影响

从分布数量来看, 不同地区十字花科种数(图 6)及拟南芥株数(图 7)的分布差异明显。总体上十字花科种数以天山中部最多, 其他地区相对较少, 其中阿勒泰最少, 仅 2 种。拟南芥株数以天山中部的 143 团和沙湾 4 个样地最多, 石河子地区最少, 而环

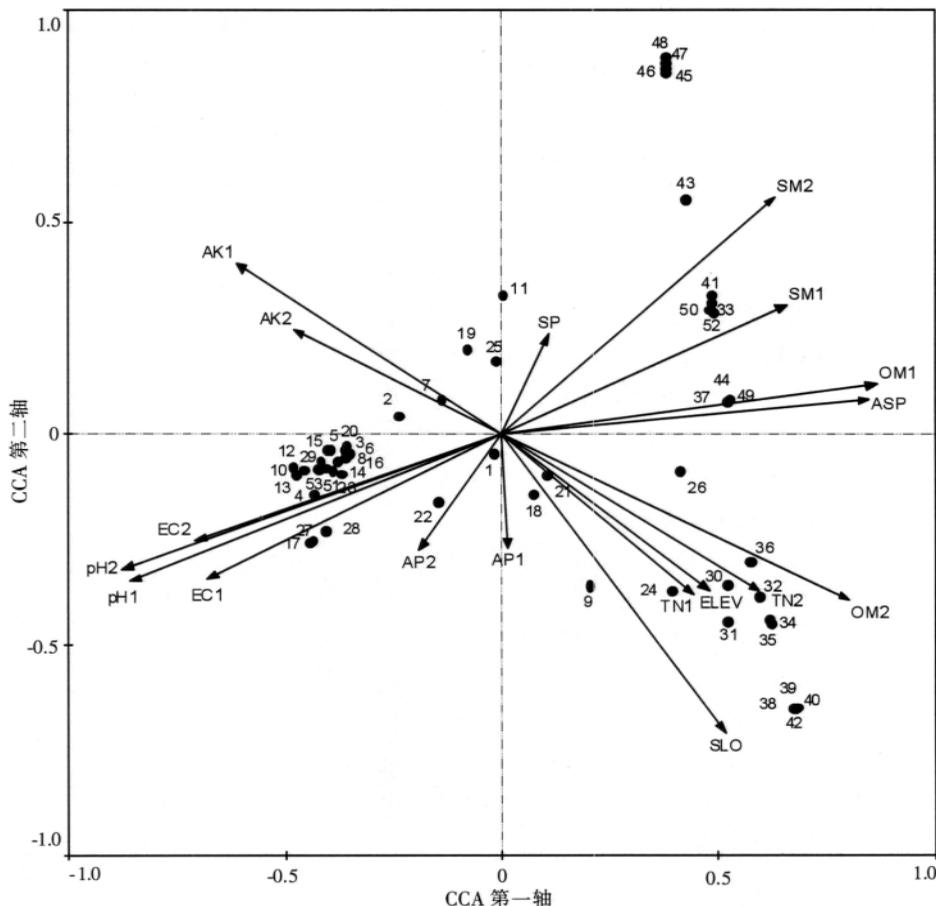


图 5 研究区 53 个物种与环境因子的 CCA 排序图

Fig.5 CCA ordination of 53 main species and environmental factors in the study area

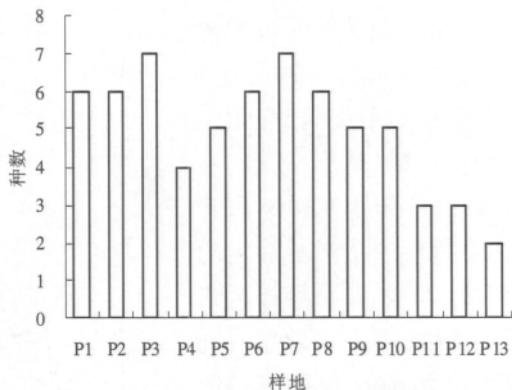


图 6 研究区各拟南芥样地的十字花科种数变化

Fig.6 Number of Cruciferae species in each plot in the study area

境条件(如降水量、土壤含水量、有机质含量等)较为优越的伊犁果子沟等地区也不多。

如表 8 所示, 与十字花科物种数相关性达到极显著正关联的是 pH(两层), 说明随土壤 pH 增大(土壤越偏碱, 可能越干旱), 十字花科物种数相应增多。与十字花科物种数呈显著或极显著负关联的是

表 8 十字花科种数、拟南芥株数与环境因子的相关系数

Tab.8 Correlation coefficient between environmental factors and the number of Cruciferae species and *A. thaliana*

	ELEV	ASP	SLO	SP	SM1	SM2	OM1	OM2	TN1
十字花科种数	0.039	-0.584*	0.097	0.000	-0.522	-0.840**	-0.617*	-0.301	0.049
拟南芥株数	-0.021	-0.542	0.065	-0.290	-0.101	-0.064	-0.326	-0.244	-0.099
	TN2	EC1	EC2	pH1	pH2	AP1	AP2	AK1	AK2
十字花科种数	-0.195	0.410	0.534	0.850**	0.763**	-0.156	0.091	0.086	0.058
拟南芥株数	-0.211	0.651*	0.101	0.405	0.271	0.457	0.460	0.539	0.450

坡向、第二层含水量和第一层有机质含量,说明坡向越偏南(数字增大)、土壤含水量和有机质增加,十字花科植物的分布会相应减少。本区十字花科植物大多为早春短命植物,其生境多干旱,环境条件较恶劣,上述结果说明了十字花科植物的耐旱耐贫瘠的特性。与拟南芥数量相关性最大的是电导率(第1层),达到显著正相关。拟南芥数量分布与坡向(负相关)和有效钾(正相关)虽未达到显著,但相关性也较大。可见,影响十字花科物种数与拟南芥数量变化的主要环境因子较少且不同,似乎还有其他因子的作用。可能也说明它们的分布受多数环境因子的影响不大,具有较强的适应多种环境条件的能力,表明其分布的广泛性,是新疆干旱半干旱区造就的特殊物种分布现象。

4 讨论与结论

本文用多种方法共同研究了拟南芥生存群落物种分布与环境的关系,得到了较一致的结果,即 TWINSpan 分类中环境因子的 F 检验、环境因子的相关性分析、DCA 排序、环境因子的 PCA 排序以及 CCA 排序,都能直接或间接地表明坡向、两个土层的有机质、电导率、pH 和土壤含水量是影响和制约拟南芥生存群落物种分布和多样性格局的主导因子。环境因子与拟南芥生存群落数量特征的关系研究表明,坡向、土壤含水量(第2层)、有机质(第1层)和 pH(两层)是影响各样地十字花科种数变化的主要因素,电导率(第1层)是影响拟南芥数量分布的主要因素。多为短命植物的十字花科植物(包括拟南芥)在本研究区具有较强的适应环境的能力,分布广泛。

TWINSpan 分类在 DCA 排序中对应最好,PCA 与 CCA 对应最好,但总体来讲, TWINSpan 的分类结果在各排序图中区分明显,且群落类型和物种分布对应也较好,很好地表现了各群落类型间的物种组成的相似性及环境异质性,因此 TWINSpan

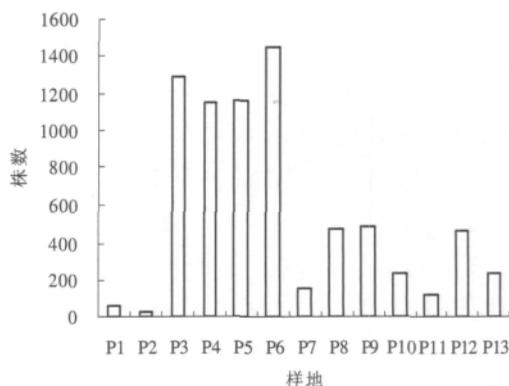


图 7 研究区各样地拟南芥株数变化

Fig.7 Number of *A. thaliana* in each plot in the study area

分类与排序方法之间良好的共通性和互补性^[30],用于研究拟南芥分布与环境的关系效果较好。

物种分布格局在大的方面受地理气候因素的制约。在此之下,地形起到对生态因子再分配的作用,是间接因子。海拔与坡位 2 个地理地形因子与其他所有环境因子间相关系数都较小,都没有达到显著。大的地理范围内,经纬度已经决定了水分差异的变化,而本研究地区都是浅山地区,海拔均不会对水分分布产生太大影响,但作为植物生长母体的土壤中主要因子含量的变化,将会直接影响制约物种生长、繁殖及分布。生境中微地形(如坡面的流水带、积水区等小地形会成为物种的小聚集区等)等微环境因子也会对物种生长分布格局产生重要的影响,这些都是值得深入探讨的。

研究还发现,种间关系可能是影响拟南芥种群分布的重要生物因素。如研究区拟南芥在新疆绢蒿群落中分布最多,而在勿忘草和草原苔草群落中分布较少,这可能与拟南芥的长期进化适应过程有关。拟南芥个体较小,竞争力较弱,自然散布能力较差。而新疆绢蒿植株能为拟南芥生存提供某种庇护,如聚集枯枝落叶以增加土壤水分及养分、为拟南芥种子提供天然散布区、为拟南芥遮挡强烈阳光以减小水分散失等。因此,拟南芥的生存与分布对新疆绢蒿有着较密切的依赖关系。

自全新世以来新疆北部经历了多次的暖干—冷湿交替变化,到中新世末期形成了现在的三山两盆的地理格局^[31-32]。各山系的起源、发育及气候环境条件的差异,使得各山系的物种形成、分布的地质历史基础明显不同,形成差异明显的生态环境。拟南芥属于机会性物种,它能利用早春雨水(雪水)较多的有限时间完成整个生活史。相对来讲,其繁殖分布也是机会性的,环境条件(包括气候、土壤个无机环境以及种间关系等有机环境)适合,则能大面积繁殖,反之则分布较少。那么是否是在大的地质历史背景下,以及生境主要环境因子作用和植物种间关系作用下,而产生拟南芥物种自身的遗传分化,形成不同的适应格局和机制有待进一步研究。因此,在较大的时间尺度内考虑多因素的作用,可能会对拟南芥的深入研究有更大帮助。

参考文献

- [1] Pigliucci M. Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis*. Trends in Plant Science, 1998, 3(12): 485-489.
- [2] Donohue K, Dorn L, Griffith C, et al. Environmental and genetic influences on the germination of *Arabidopsis thaliana* in the field. Evolution, 2005, 59(4): 740-757.
- [3] Clauss M J, Koch M A. Poorly known relatives of *Arabidopsis thaliana*. Trends in Plant Science, 2006, 11 (9): 449-459.
- [4] Matthes M C, Pickett J A, Napier J A. Natural variation in responsiveness of *Arabidopsis thaliana* to methyl jasmonate is developmentally regulated. Plants, 2008, 228: 1021-1028.
- [5] Koch M A, Matschinger M. Evolution and genetic differentiation among relatives of *Arabidopsis thaliana*. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), 2007, 104(15): 6272-6277.
- [6] Holub E B. Natural history of *Arabidopsis thaliana* and oomycete symbioses. European Journal of Plant Pathology, 2008, 122(1): 91-109.
- [7] Hoffmann M H. Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). Journal of Biogeography, 2002, 29(1): 125-134.
- [8] 潘晓玲. 新疆种子植物科的区系地理成分分析. 干旱区地理, 1997, 17(4): 397-402.
- [9] 张学杰, 樊守金, 孙稚颖, 等. 中国十字花科植物系统分类近期研究进展. 武汉植物学研究, 2003, 21 (3): 267-272.
- [10] 刘彤, 赵新俊, 崔运河, 等. 天山北麓中段拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)与相邻物种的分布格局及相互关系. 生态学报, 2008, 28(4): 1842-1849.
- [11] 陶冶, 徐岩岩, 刘彤, 等. 天山北部拟南芥生存群落物种多样性的空间格局. 生态学杂志, 2009, 28(5): 795-803.
- [12] 娄安如. 天山中段山地植被的生态梯度分析及环境解释. 植物生态学报, 1998, 22(4): 364-372.
- [13] 张锡成. 伊犁果子沟山地植被的坡向分布. 兵团教育学院学报, 1999, 9(3): 8-10.
- [14] 王磊, 许正, 晁海, 等. 新疆霍城县大、小西沟野果林种子植物组成及资源. 干旱区研究, 2006, 23(3): 446-452.
- [15] 于磊, 王新忠, 冯长安, 等. 兵团农九师 165 团草地资源及其主要特点. 石河子大学学报(自然科学版), 1998, 2 (3): 209-216.
- [16] 于磊, 王新忠, 冯文起, 等. 新疆塔城—额敏垦区天然草地资源评价及其开发利用. 中国草地, 1999, 5: 63-67.
- [17] 陈文俐, 杨昌友. 中国阿尔泰山种子植物区系研究. 云南植物研究, 2000, 22(4): 371-378.
- [18] 王永兴. 新疆阿勒泰地区气候资源的模糊聚类分析. 干旱区地理, 1988, 11(1):50-53.
- [19] 邱扬, 张金屯. DCCA 排序轴分类及其在关帝山八水沟植物群落生态梯度分析中的应用. 生态学报, 2000, 20 (2): 199-208.
- [20] 沈泽昊, 张新时. 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. 植物学报, 2000, 42 (6): 1089-1095.
- [21] 中国土壤学会农业化学专业委员会. 土壤农业化学常规分析方法. 北京: 科学出版社, 1983.
- [22] Hill M O, Šmilauer P. TWINSpan for Windows version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology & University of South Bohemia, Huntingdon & Ceske Budejovice, 2005.
- [23] Jafaria M, Chahoukib M A Z, Tavilib A, et al. Effective environmental factors in the distribution of vegetation types in Poshtkouh rangelands of Yazd Province (Iran). Journal of Arid Environments, 2004, 56: 627-641.
- [24] ter Braak, C J F. Update Notes: CANOCO, Version 4.8. Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 1997.
- [25] Šmilauer P. CANODRAW, User's Guide, Version 4.12. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1993.
- [26] 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. 云南植物研究, 1991, 13(增刊): 1-139.
- [27] 张元明, 陈亚宁, 张道远. 塔里木河中游植物群落与环境因子的关系. 地理学报, 2003, 58(1): 109-119.
- [28] 郝占庆, 郭水良, 叶吉. 长白山北坡木本植物分布与环境关系的典范对应分析. 植物生态学报, 2003, 27(6): 733-741.
- [29] 刘秋锋, 康慕谊, 刘全儒. 中条山混沟地区森林乔木种的数量分类与环境解释. 植物生态学报, 2006, 30(3): 383-391.
- [30] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 等. 太白红杉群落的多元分析与环境解释. 陕西师范大学学报(自然科学版), 2009, 37 (1): 69-73.
- [31] 潘晓玲, 马映军, 高炜, 等. 中国西部干旱区生态环境演变过程. 中国沙漠, 2004, 24(6): 664-673.
- [32] 王树基, 阎顺. 天山南北麓新生代地理环境演变. 地理学报, 1987, 42(3): 211-220.

Relationships between *Arabidopsis thaliana* Populations Distribution and Environmental Factors in the Tianshan–Altay Mountain Region, China

TAO Ye^{1,2,3}, LIU Tong¹

(1. College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832000, China;

2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS, Urumqi 830011, China;

3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Tianshan Mountains and the nearby mountains are one of the main distribution regions of *Arabidopsis thaliana* and its closely related species in the world. Based on comprehensive field surveys on the distribution of *A. thaliana* in the Tianshan–Altay mountain region, 13 plots in low mountain zone Shihezi, the 143rd Corps, Shawan, Dushanzi, Yili Guozigou, Emin and Altay were selected and 18 environmental factors were measured, the relationship between *A. thaliana* populations distribution and environmental factors were studied. Classification of the vegetation was analyzed using two–way indicator species analysis (TWINSPAN) technique. Ordination techniques as detrended correspondence analysis (DCA), principal component analysis (PCA) and canonical correspondence analysis (CCA) were used to examine the relationships between vegetation and environmental parameters. Lastly, the correlation coefficients between cruciferous species, *A. thaliana* and environmental variables were also examined. The results showed that 13 plots were classified into 4 community types by TWINSPAN using important values (IV) data of 53 main species: *Seriphidium kaschgaricum*, *Seriphidium kaschgaricum*–*Salsola collina*, *S. kaschgaricum*–*Cara acanthophylla*–*Carex liparocarpos*, and *Myosotis sylvatica*–*Bromus sewerzowii*–*C. liparocarpos*. And environmental heterogeneity obviously appeared between each community type. Distributions of community types in DCA, PCA and CCA ordination figures showed obvious distinction, and they corresponded to species distribution well. The result was basically the same as TWINSPAN classification. PCA analysis on environmental factors showed that slope, organic matter, electric conductivity, pH, soil moisture and available potassium (both 2 soil layers) were the main factors affecting environmental heterogeneity in different plots, and these factors were most significantly associated with each other. CCA analysis showed that slope, organic matter, pH, electrolytic conductivity and soil moisture (both 2 soil layers) were associated with ordination axes, this result indicated that those environmental variables were the dominant factors to determine the patterns of species distribution and plant diversity, and it is the same as PCA basically. The study also found that aspect, soil water content (2nd layer), organic matter (1st layer) and pH (2 layers) were the major factors impacting the change in the number of Cruciferae species, and electrolytic conductivity (1st layer) played a very important role in the number distribution of *A. thaliana*.

Key words: vegetation–environment relationship; terrain factor; soil factor; classification and ordination; correlation analysis; environmental heterogeneity; Xinjiang