

研究報告

太行山南麓天然次生林之樹種組成和環境梯度分析

趙輝^{1,2)} 王齊瑞²⁾ 宋國華^{1,3,4)}

摘 要

太行山原始林長期受皆伐破壞，森林覆蓋率由20~40% (8000 B.C.)降到不足5% (A.D. 1950)，與海拔較高的山區相比，太行山低山丘陵區的森林曾經受到更嚴重的破壞。我們在太行山南麓與黃河北岸之間的濟南市調查了24個20×20 m天然次生林樣區的樹種組成及13個環境變數，並利用主成分分析探討群落組成和環境因數間的關係。結果顯示，變數對樣區生境差異的影響排序為：海拔>土壤電導率>土壤pH值>土壤容重>土壤孔隙度>土壤全氮含量>土壤有機碳含量>坡位>土壤含水量>坡向>坡度>土壤深度>碎石體積百分比；調查記錄31個樹種，其中野皂莢、檜子櫟、黃櫨、栓皮櫟、欒樹是對群落差異貢獻最大的5個樹種，也是17個樣區的優勢種。Ward聚類將樣區分為4種類型，分別沿海拔和土壤養分兩個梯度發生變化。太行山南麓次生林物種—環境關係與中段、北段相比差異明顯，南麓植被恢復處於相對早期階段，在此進行植被重建和恢復時應充分考慮地形差異，尤其是海拔和坡位的影響與制約。

關鍵詞：主成分分析、天然次生林、太行山南麓、梯度、低山丘陵區。

趙輝、王齊瑞、宋國華。2017。太行山南麓天然次生林之樹種組成和環境梯度分析。台灣林業科學 32(3):223-35。

¹⁾ 北京林業大學，100083北京市海澱區清華東路35號 Beijing Forestry Univ, 35 Tsinghua East Road, Haidian District, Beijing 100083, China.

²⁾ 河南省林業科學研究院，450008河南省鄭州市金水區林科路4號 Henan Academy of Forestry, 4 LinKe Road, JinShui District, Zhengzhou 450008, Henan Province, China.

³⁾ 北京工商大學嘉華學院，101118北京市通州區宋莊南路甲1號 Canvard College, Beijing Technology and Business Univ, 1 Songzhuangnan Road, Tongzhou District, Beijing 101118, China.

⁴⁾ 通訊作者 Corresponding author, e-mail:songghbtbu@163.com

2016年12月送審 2017年5月通過 Received December 2016, Accepted May 2017.

Research paper

Tree Species Composition and Environmental Gradient Analysis of a Natural Secondary Forest on Southern Taihang Mountain

Hui Zhao,^{1,2)} Qi-Rui Wang,²⁾ Guo-Hua Song^{1,3,4)}

【 Summary 】

The forest cover rate of Taihang Mountain had dropped from 20~40% (8000 B.C.) to < 5% (A.D. 1950). Compared to the forest higher up on the mountain, the forest on hilly land of Taihang Mt. has been seriously destroyed. We investigated 24 quadrats (20×20 m) in JiYuan City, which covers typical secondary forests types of southern Taihang Mt. We used a principal components analysis (PCA) to analyze environmental data and Hellinger pre-transformed species data, and used the Kaiser-Guttman criterion to decide how many axes are worth representing and displaying on the basis of the amount of variance explained. Two biplots were produced in scaling 1 (optimal display of quadrats) and scaling 2 (optimal display of variables). All 13 variables were sorted by their contributions: elevation > electric conductivity > soil pH > bulk density > pore space > total N > organic C > topography > moisture content > aspect > slope > soil depth > gravel volume percent. Ward's minimum variance clustering results showed that vegetation types varied along elevation and soil nutrient gradients. *Gleditsia microphylla*, *Quercus baronii*, *Cotinus coggygria*, *Quercus variabilis*, and *Koelreuteria paniculata* were 5 species with the largest contributions among all 31 tree species to community variety. This result agrees with reality as these 5 species were dominant species in 17 quadrats. The species composition has been largely affected by the topographical gradient, and has been less affected by the nutrient gradient.

Key words: PCA, natural secondary forests, south of Taihang Mountains, gradient, low mountains and hills.

Zhao H, Wang QR, Song GH. 2017. Tree species composition and environmental gradient analysis of a natural secondary forest on Southern Taihang mountain. *Taiwan J For Sci* 32(3):223-35.

緒言

太行山原始林長期受皆伐破壞，森林覆蓋率由20~40% (8000 B.C.)降到不足5% (A.D. 1950)，與海拔較高的山區相比，太行山低山丘陵區的森林曾經受到更嚴重的破壞(Yang et al. 1999)。太行山南麓低山丘陵區位於黃河流域北部，屬東亞大陸板塊第二級向第三級臺階過渡區域，這裡是甲骨文的發現地，現在也是世界

上人口最稠密的地區之一。研究該區域次生森林的物種組成和植物—環境關係，對促進當地植被恢復、保護生物多樣性、減少水土流失、瞭解當地生態系恢復過程具有重要意義。

山地植被的群落組成和結構受許多環境因數綜合影響，這些因數包括地形、降雨、地理位置、土壤和地質年代(Lomolino 2001, Liu et

al. 2012b)。山區地形的變化和複雜度導致光、水、熱空間分配的不均質，是物種分佈、群落差異和景觀異質性的直接驅動力之一(Wang et al. 2016)。土壤因數也影響著植物生長，土壤的養分(例如全氮、有效磷、有效鉀)水準與植物生長存在顯著正相關。另一方面，植被的恢復改良了土壤屬性，增加了土壤有機質含量，顯著影響微生物活性、土壤養分水準和物理性狀(例如容重、孔隙度、含水量)，進一步促進養分迴圈和植物生長(Xu et al. 2011, Wang et al. 2016)。

在太行山次生森林恢復過程中，許多學者對不同區域植被進行了調查研究，包括太行山區櫟林(*Quercus*)的群落結構特徵(Wan et al. 2009)、太行山南段物種多樣性與海拔的關係(Ru et al. 2006)、太行山北段段灌木物種多樣性和地上生物量特徵(Liu et al. 2012)、氣候變化對太行山區植被恢復的潛在影響(Yang 2005)。隨著數量生態學的發展，許多學者開始使用分類與排序的方法定量分析群落組成與環境的關係，Zhang et al. (2008)採用SOFM (self-organizing feature map neural network)、DCA (detrended correspondence analysis)、PCA (principal components analysis)方法研究了太行山中段植物群落環境梯度變化特徵，Liu et al. (2012b)採用DCA和RDA (redundancy analysis)研究太行山中段生物多樣性與環境的關係，Nie (2006)採用TWINSPAN (two-way indicator species analysis)和DCA研究了太行山南段荊條灌叢群落的數量特徵。研究表明，影響太行山南段天然次生林恢復與生態系統演替的主要因數是土壤瘠薄、降雨少和人類活動干擾(Yang 2005, Song et al. 2011, Liu et al. 2012a)。

前期研究集中於太行山中段和北段的河北、山西、北京，或是選取南段某一特定群落作專門研究，對南麓低山丘陵區天然次生林之群落組成及生境梯度缺乏全面瞭解。由於太行山南北兩端緯度跨度大，南北長400餘公里，東西寬290公里，海拔北高南低，是南北植物區系的交匯地帶，物種組成具有很大過渡性，地形、氣候與緯度差異形成了南北植被組成的顯著差異性(Wang 2006)。與中段和北段山區相

比，南麓植被破壞更嚴重(Yang et al. 1999)，水土流失嚴重，土壤瘠薄，加之人類活動幹擾頻繁，一直是植被恢復的難點(Li 2007)。鑒於土壤、地形、破壞程度和植物區系的差異，我們假設，該區域植被恢復還處於相對初期階段，南麓次生林之群落組成和物種—環境關係與中段、北段相比也將存在明顯差異，在當地植被重建和恢復時不宜直接套用中段和北段研究結論。本研究中，我們從樹種分佈、群落組成調查和環境梯度分析入手，探討南麓次生林獨特的群落組成、生境差異及主要環境梯度，以期為南麓植被重建與保護、促進當地生態系正向演替提供科學依據。本研究的目的有以下兩點：一是調查太行山南麓低山丘陵區幾種典型次生落葉闊葉林群落，分析長期自然恢復後的群落組成及結構差異，二是研究不同群落的潛在梯度結構，揭示群落組成、物種分佈與土壤、地形因數的關係。

材料與方法

一、樣區與變數

(一) 研究區概況

研究區位於中國河南省西北部的濟源市(112°01'~112°45'E, 34°53'~35°16'N)。濟源市南臨黃河，北靠太行，面積1931 km²，其中平原231 km²，丘陵401 km²，低山區1298 km²，屬暖溫帶和半乾旱氣候區。本區成土母岩大部分為奧陶紀石灰岩，少量分佈一疊系葉岩，特點是風化慢、漏水性強、土層薄且不成層次(Shi et al. 2006, Li 2007, FAO et al. 2009)。

(二) 樣區設置

2015年8~10月在研究區天然次生林區內，沿海拔、坡向、坡度設置20×20 m 樣區30個，海拔高度372~1252 m，土層厚度8~20 cm，平均厚度13.4 cm。測量所有胸高直徑(DBH)≥1.0 cm且樹高≥1.5 m的林木，記錄種名(species name)、種數(species number)、胸高直徑、樹高(tree height)、冠幅(canopy)。本研究樹種學名依

照《中國生物物種名錄》(Jin and Yang 2015)。

其中6個樣區屬灌木群落，無喬木層，不納入此次分析。資料匯總後保留有喬木層的樣區24個(Fig. 1)，納入記錄的樹種共31個(編碼s1~s31)。

(三) 地形與土壤變數觀測

每個樣區量測錄4個地形因數：海拔(elevation)、坡向(aspect, 0~360°)、坡度(slope, 0~360°)、坡位(topography)。坡位分3組：1-上坡位，2-中坡位，3-下坡位和谷底。海拔由手持GPS讀取，坡向、坡度由全站儀(DTM 102N)測量。參照聯合國糧農組織(FAO)發佈的世界土壤資料庫(Harmonized World Soil Database version 1.1)指標體系(FAO et al. 2009)，結合研究區土壤瘠薄(10~30 cm)不分層的實際情況，選取8個土壤指標：土壤深度(soil depth)、土壤容重(soil bulk density)、土壤孔隙度(soil pore space)、土壤含水量(soil moisture content)、土壤電導率(soil electric conductivity)、土壤pH值(pH)、碎石體積百分比(soil gravel volume percent)、土壤全氮含量(soil

total N)，土壤有機碳含量(soil organic C)。使用10×10 cm的土壤環刀提取表層土壤樣本，每個樣區取3~4個子樣後混合。過2 mm土壤篩分離出有機質和碎石，測得碎石體積百分比。篩後的土壤放置於烘乾箱70°C乾燥24小時。每個樣本設2個重複，取平均數作為該樣區土壤資料，稱重後計算得到土壤容重、孔隙度和含水量。使用碳氮元素分析儀(Vario MAX CN)測得土壤全氮和有機碳含量。分別使用PH計(PHS3C)和電導率儀(DDS307)測量土壤水溶液，得土壤PH和電導率。

二、統計與分析

物種重要值(IV)是某個物種相對密度、相對優勢度、相對頻度的平均值，代表了該物種在群落中的地位和作用(Curtis and McIntosh 1951, Mueller-Dombois and Ellenberg 1974)。樹種重要值計算公式為：

$$\text{重要值} = (\text{相對密度} + \text{相對頻度} + \text{相對優勢度}) / 3 \quad (1)$$

$$\text{相對密度} = (\text{某種植物的密度} / \text{全部植物的總密度}) * 100\% \quad (2)$$

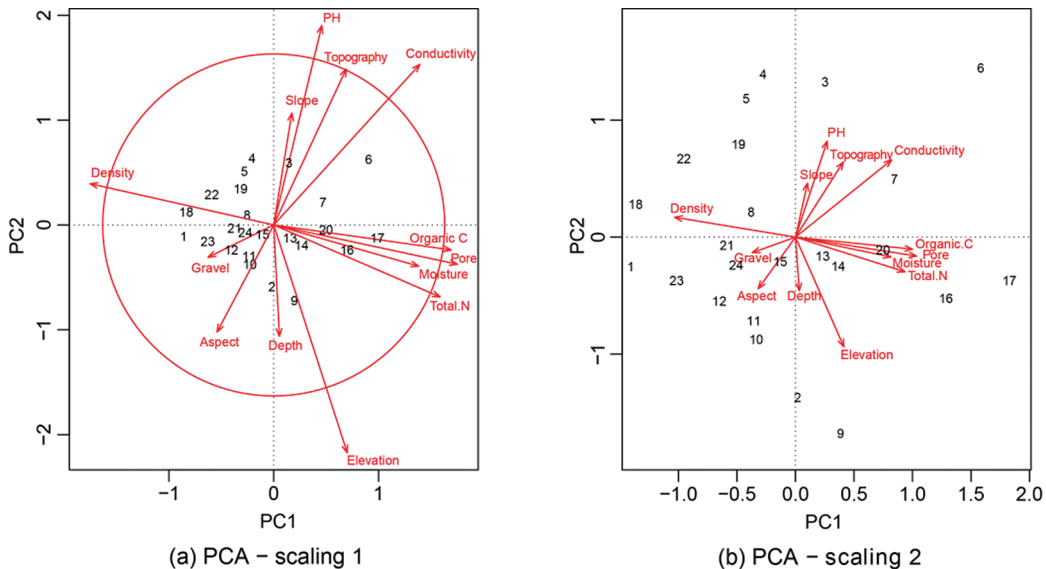


Fig. 1. PCA biplots of standardized environmental data. Depth, soil depth; Density, soil bulk density; Pore, soil pore space; Moisture, soil moisture content; Conductivity, soil electric conductivity; pH, soil pH (H₂O); Gravel, soil gravel volume percent; Aspect, 0~360°; Slope, 0~360°; Topography, 1~3.

相對頻度 = (該種的頻度 / 所有種的頻度總和) * 100% (3)

相對優勢度 = (樣區中該種個體DBH之和 / 樣區中全部個體DBH總和) * 100% (4)

在調查的24個20×20 m樣區內，共量測到2480株樹木，分屬31個種。依公式計算出所有樹種重要值，建立樹種重要值矩陣。

採用PCA方法對環境變數(Supplementary Table S1)的相關矩陣做非約束排序分析，依Kaiser-Guttman準則保留排序軸的數量(Kaiser 1992)，即計算所有軸的特徵根平均值，保留特徵根超過平均值的軸。分別以1型尺規(scaling 1)和2型尺規(scaling 2)製距離雙序圖(distance biplot)和相關雙序圖(correlation biplot)，觀察物件(樣區)間和環境變數間的關係。使用皮爾森相關係數(Pearson correlation coefficient)分析環境變數與排序軸的相關性。以代表全部變數對排序平均貢獻率的平衡貢獻圖(circle of equilibrium contribution, CEC)半徑判斷各變數貢獻之大小。對Hellinger轉化後的樹種重要值矩陣(Supplementary Table S2)做PCA分析(Borcard et al. 2011, Legendre and Legendre 2012)，研究物種多度變化的潛在梯度結構和物種間的相關關係。樣區聚類採用Ward最小方差聚類法，將結果疊加到PCA排序圖，研究樣區類型沿潛在梯度的分佈規律。統計分析使用R 3.3.1的vegan函數包。

結果

對環境資料的PCA分析結果顯示(Table 1)，前兩個排序軸能解釋總方差的比率是53.44%，距離雙序圖(Fig. 1A)中CEC之半徑 $R=1.55$ ，各變數向量長度依次為：海拔(2.28)、土壤電導率(2.07)、土壤pH值(1.96)、土壤容重(1.80)、土壤孔隙度(1.79)、土壤全氮含量(1.73)、土壤有機碳含量(1.71)、坡位(1.64)、土壤含水量(1.44)、坡向(1.16)、坡度(1.08)、土壤深度(1.06)、碎石體積百分比(0.70)。沿PC1自左向右展示了樣區土壤從貧瘠到肥沃的相對梯度變化，土壤有機碳、全氮含量逐漸增大，容重逐漸減小。沿PC2自上而下，海拔逐漸升高，土壤pH值和電導率逐漸減小。相關雙序圖顯示(Fig. 1B)，土壤有機碳、土壤全氮、土壤孔隙度、土壤含水量呈現較強的負向關係，與土壤容重為負向關係，這5個變數對第一軸的貢獻較大。第一象限(quadrant)的土壤pH值、土壤電導率、坡位、坡度呈正向關係，與第三象限的坡向、土壤碎石體積百分比2個變數呈負向關係。海拔與土壤碎石百分比近似正交，即二者相關性很弱。

環境資料與PCA前5根排序軸相關性分析結果顯示(Table 2)，在0.01水準上，PC1與土壤容重、孔隙度、含水量、電導率、全氮和有機碳6個變數呈顯著相關，說明第一排序軸主要表徵

Table 1. PCA results of the first 10 axes on the correlation matrix of environmental and tree species data

Axis	Environmental data			Tree species data		
	EV	EP	CP	EV	EP	CP
PC1	4.5252	0.3481	0.3481	0.1728	0.2117	0.2117
PC2	2.4219	0.1863	0.5344	0.1424	0.1744	0.3861
PC3	1.6437	0.1264	0.6608	0.1074	0.1316	0.5177
PC4	1.3864	0.1066	0.7674	0.0890	0.1090	0.6267
PC5	10.340	0.0795	0.8469	0.0780	0.0976	0.7243
PC6	0.8627	0.0664	0.9133	0.0467	0.0572	0.7815
PC7	0.3499	0.0269	0.9402	0.0317	0.0389	0.8204
PC8	0.2950	0.0227	0.9629	0.0238	0.0291	0.8495
PC9	0.2827	0.0218	0.9847	0.0222	0.0272	0.8767
PC10	0.1216	0.0094	0.9941	0.0201	0.0247	0.9014

EV, eigenvalue; EP, explained proportion; CP, cumulative proportion.

了土壤屬性的變化；PC2與海拔、坡位、土壤pH值和土壤電導率顯著相關，第二排序軸主要表徵了地形的變化和一部分土壤變數。

對樣區樹種矩陣的PCA分析結果(Table 1)顯示，依Kaiser-Guttman準則保留前5個排序軸，累計解釋量為84.70%。距離雙序圖(Fig. 2A)揭示了樣區群落在前兩個排序軸二維空間內形成的潛在梯度結構。以CEC半徑識別各樹種對於排序軸的貢獻程度，s30野皂莢、s10櫃子櫟、s9黃櫨、s22栓皮櫟、s7欒樹共5個樹種對於第一、第二軸有很大貢獻，使得樣區呈現梯度差異。其餘大部分樹種分佈於圓心周圍，它們的存在對排序軸的貢獻不大，說明這些樹種的變化不足以使樣區類型呈現明顯分組。相關雙序圖(Fig. 2B)揭示了樹種之間的相關性。大部分樹種位於第一象限，除了s7欒樹、s22栓皮櫟以外向量都不長，s7欒樹與s22栓皮櫟呈正向關係，二者與s21山桃呈負向關係，s9黃櫨、s10櫃子櫟與第一排序軸夾角較小且向量較長，他們對PC1的貢獻較大，同時這2個樹種與大部分第一象限的樹種為負向關係，s22栓皮櫟、s30野皂莢對第二排序軸貢獻較大。位於第4象限的s27小葉白蠟、s30野皂莢之間呈正向關係，與s8黃連木為負向關係，與其他大部分樹種相關性不強。物種對每根排序軸的貢獻也可以直接從物種得分(species score)讀取(Table 3)，對第1排序軸作用最大的樹種是s9黃櫨，其次是s10櫃子櫟、s22栓皮櫟、s7欒樹、s30野皂莢。對第2排序軸作用最大的是s30野皂莢，其次是s22栓皮櫟、s7欒樹、s27小葉白蠟、s9黃櫨。

Ward最小方差聚類中設定了簇為3、4、5三種情況(Fig. 3)，當簇值為4時(Fig. 3B)可以更加清晰判讀不同樣區類型沿非約束軸分佈差異。Group 1與group 2沿海拔梯度(PC2)從低到高分佈，group 1含3個樣區，分佈在低海拔、薄土層的區域，group 2含8個樣區，分佈在中、高海拔且土層較厚的區域。Group 3與group 4沿土壤養分梯度(PC1)分佈，group 3含7個樣區，分佈在土壤容重大，空隙、水分、有機碳和全氮含量較少的區域，group 4含6個樣區，分佈在空隙、水分、有機碳和全氮含量較多的區域，沿

PC1從group 3到group 4體現了樣區土壤養分從貧瘠到肥沃的變化規律。

討論

本研究結果顯示群落的組成和豐度受土壤屬性和地形特徵的影響關係緊密，太行山南麓次生林隨土壤和地形變化也呈現出明顯的異質性。研究結果表明，在土壤變數中，對物種分佈影響最大的是土壤電導率和土壤pH值，最小的是碎石體積百分比。研究結果表明，土壤電導率、PH值和坡位三個變數呈正向關係，即從上坡位到下坡位，土壤電導率增加，土壤酸鹼度趨向鹼性。由於太行山區成土母質為石灰岩，整體土壤偏鹼性，隨著降雨的淋洗作用，上坡位土壤中的可溶性鹽類逐漸向下坡位和谷底聚集，並在蒸發作用下隨水分升至地表，使下坡位和谷底表層土偏鹼性、土壤電導率增加。低坡位偏鹼性土質和相對更好的水分狀況都有利於土壤微生物的活動，加速養分迴圈與供給。可見，水分、養分空間差異是影響樹種分佈的重要環境因數，地形通過影響土壤性質，進一步影響了群落組成和樹種分佈。與土壤變數不同，地形變數不是直接環境變數(direct variable)，而是間接變數(indirect variable)，或稱代理變數(proxy variable)，地形變數是光、水、熱和土壤性質的綜合表徵(Takyu et al. 2002)。以CEC之半徑衡量，影響物種分佈的主要變數有8個，包括2個地形變數(海拔、坡位元)和6土壤變數(土壤pH值、電導率、全氮、有機碳、容重、孔隙度)。在地形變數中，對物種分佈影響最大的地形變數是海拔，其次是坡位和坡向，影響最小的是坡度。這與Zhang et al. (2008)和Liu et al. (2012b)在太行山中段的研究結果不同，在中段影響群落分佈最大的是土壤養分變數，地形變數中海拔的影響也排在了坡度、坡向之後，這與中段海拔落差小，植被狀況較好有關。樣區間海拔落差的大小決定了海拔變數影響的大小，當落差小於300 m時海拔梯度對物種分佈影響甚微(Wang et al. 2016)，這可以解釋為何在太行山南北兩段海拔影響

Table 2. Correlation analysis between environmental data and the first 5 principal components (PCs) of the PCA

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Elevation	0.359	-0.814**	0.182	0.002	-0.066
Aspect	-0.276	-0.382	0.153	-0.220	0.765**
Slope	0.089	0.400	0.480*	-0.493*	-0.099
Topography	0.354	0.557**	0.109	0.363	0.539**
Soil bulk density	-0.896**	0.147	0.138	0.299	0.020
Soil pore space	0.897**	-0.140	-0.142	-0.299	-0.012
Soil moisture content	0.707**	-0.147	-0.454*	0.277	0.182
Soil electric conductivity	0.713**	0.573**	0.059	-0.043	0.203
Soil pH (H2O)	0.235	0.711**	0.011	0.336	-0.232
Soil gravel volume percent	-0.321	-0.116	0.855**	0.292	0.015
Soil depth	0.028	-0.398	-0.127	0.687**	-0.050
Soil total N content	0.812**	-0.257	0.433*	0.107	-0.099
Soil organic C content	0.867**	-0.089	0.403	0.154	-0.058

* Correlation significant at the 0.05 level (2-tailed); ** correlation significance at the 0.01 level (2-tailed).

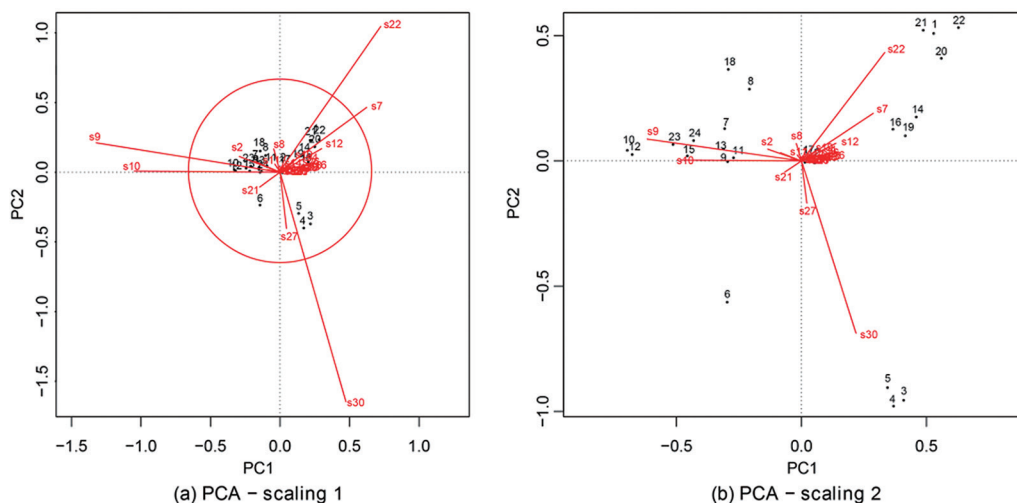


Fig. 2. PCA biplots of the Hellinger pre-transformed tree species data of 24 quadrats (1~24) and 31 tree species (s1~s31).

大、中段海拔影響小。環境變數在南段影響與在北段情況很相似，Zhang et al. (2006)在北段調查研究也得出了海拔是關鍵的影響變數，其次是土壤養分變數，而且植被分佈同樣是沿著海拔與土壤養分兩個梯度變化的。總體上看，不同的環境變數在太行山南、北段區域影響程度相似，與中段差異較大。高海拔和較大落差

限制了人類活動對天然次生林的擾動。坡度影響小可能與調查取樣有關，本研究調查目標是天然次生林，設置的樣區有22個坡度分佈在20~45°，超過45°的只有2個，由於急陡坡和峭壁區域大部分為稀疏灌木和草本，缺少天然次生林覆蓋，可能導致了坡度變數梯度不足，降低了對坡度影響的評價。

Table 3. Species scores of 31 tree species to the principal component 1 (PC1) ~ PC6

	Specie	Code	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
臭椿	<i>Ailanthus altissima</i>	s1	0.04	0.01	0.04	-0.04	0.04	0.10
鵝耳櫪	<i>Carpinus turczaninowii</i>	s2	-0.14	0.05	0.02	-0.20	-0.46	0.11
葛蘿槭	<i>Acer grosseri</i>	s3	0.03	0.01	0.10	-0.03	-0.01	-0.13
構樹	<i>Broussonetia papyrifera</i>	s4	0.06	0.04	0.00	-0.01	0.03	0.02
河南海棠	<i>Malus honanensis</i>	s5	-0.02	0.00	0.02	0.01	-0.06	0.03
槲櫪	<i>Quercus aliena</i>	s6	-0.04	0.01	0.08	0.01	-0.02	-0.05
欒樹	<i>Koelreuteria paniculata</i>	s7	0.29	0.19	0.24	-0.11	0.27	0.19
黃連木	<i>Pistacia chinensis</i>	s8	-0.02	0.07	-0.01	0.19	-0.03	-0.04
黃櫨	<i>Cotinus coggygia</i>	s9	-0.61	0.09	-0.29	-0.18	0.25	-0.05
櫃子櫪	<i>Quercus baronii</i>	s10	-0.48	0.00	0.27	0.42	-0.01	0.08
連翹	<i>Forsythia suspensa</i>	s11	-0.08	0.03	-0.12	-0.18	0.00	-0.07
涼子木	<i>Swida macrophylla</i>	s12	0.14	0.07	0.13	-0.08	0.09	-0.07
領春木	<i>Euptelea pleiospermum</i>	s13	0.00	0.00	0.05	0.00	-0.03	-0.07
六道木	<i>Abelia biflora</i>	s14	-0.02	0.02	-0.05	-0.04	-0.04	0.00
漆	<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	s15	0.03	0.01	0.06	-0.03	0.02	-0.07
青檀	<i>Pteroceltis tatarinowii</i>	s16	0.07	0.02	0.06	-0.06	0.07	0.17
銳齒槲櫪	<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	s17	0.01	0.00	0.02	-0.09	-0.19	0.09
桑	<i>Morus alba</i>	s18	0.05	0.02	0.12	-0.04	0.01	-0.09
野核桃	<i>Juglans cathayensis</i>	s19	0.02	0.05	-0.03	-0.08	0.02	0.01
蒙桑	<i>Morus mongolica</i> var. <i>diabolica</i>	s20	-0.02	0.00	-0.02	-0.03	0.01	-0.02
山桃	<i>Prunus davidiana</i>	s21	-0.07	-0.04	0.04	0.06	0.10	0.11
栓皮櫪	<i>Quercus variabilis</i>	s22	0.33	0.43	-0.39	0.29	-0.06	-0.04
脫皮榆	<i>Ulmus lamellosa</i>	s23	0.04	0.01	0.08	-0.04	0.03	-0.08
蝟實	<i>Kolkwitzia amabilis</i>	s24	-0.03	0.01	-0.05	-0.07	0.03	-0.05
臭檀	<i>Evodia daniellii</i>	s25	-0.02	0.00	0.02	0.01	-0.01	-0.01
元寶楓	<i>Acer truncatum</i>	s26	0.04	0.03	0.28	-0.01	-0.02	-0.24
小葉白蠟	<i>Fraxinus bungeana</i>	s27	0.02	-0.17	-0.04	0.04	0.03	0.02
大果櫟	<i>Zelkova sinica</i>	s28	0.00	0.00	0.07	0.00	-0.04	-0.10
黑彈樹	<i>Celtis bungeana</i>	s29	0.03	0.01	0.05	-0.03	0.03	-0.02
野皂莢	<i>Gleditsia microphylla</i>	s30	0.22	-0.69	-0.18	0.09	0.04	-0.01
青榨槭	<i>Acer davidii</i>	s31	0.00	0.00	0.05	0.00	-0.03	-0.07

生長限制假說認為水、熱、養分的變化影響了生態系碳源—匯平衡(carbon source-sink balance)，構成了森林景觀異質性的維持機制，受地形驅動的、光、水、熱之變化也會影響到土壤微生物群落的活性和植物的養分需求，構成二階驅動力(second-order drivers)間接影響森林生態系功能和屬性(Mayor et al. 2017)。在植被恢復早期階段，群落差異與光、水、熱相關性更強，到了恢復後期土壤養分逐漸產生更大的影響(Li et al. 2015)。在太行山南麓的研

究結果顯示，海拔是影響群落和樹種的關鍵因數，而且土壤因數中影響最大的土壤導率、PH值也受坡位影響，可見地形驅動的、光、水、熱差異的是太行山南麓次生林生境差異的主要因數，而養分的影響次之，說明與中段和北段相比，太行山南麓植被恢復處於相對早期階段，南麓次生林物種—環境關係與中段、北段相比也存在明顯差異，在南麓進行植被重建和恢復時應充分考慮地形差異，尤其是海拔和坡位的影響與制約。

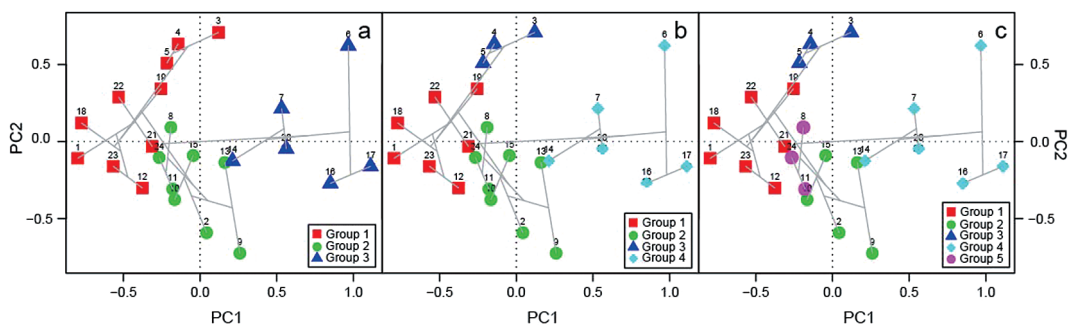


Fig. 3. PCA biplots (scaling 1) of standardized environmental data with overlaid clustering results for 24 quadrats (1~24).

物種組成決定了樣區群落的異質性。對 Hellinger 轉化後的樹種資料分析可知，野皂莢、榿子櫟、黃櫨、栓皮櫟、欒樹對群落異質性影響最大，這與 5 個樹種在全部樣區的優勢度是相符的。以 5 個樹種之一為優勢種的樣區個數為：野皂莢 4 個、榿子櫟 3 個、黃櫨 4 個、栓皮櫟 3 個、欒樹 3 個，合計 17 個，占全部樣區數的 71%。即這 5 個樹種的分佈決定了大部分群落類型，使得樣區呈現較強的異質性，以這 5 個樹種的有無、多寡可大致推斷所在樣區的類型。從樹種分佈的相關性看，對群落差異影響最大的前 6 個樹種可分為 3 組，分別是：黃櫨與榿子櫟，欒樹與栓皮櫟，小葉白蠟與野皂莢。且這 3 組向量間的夾角近 90° ，即 3 組樹種之間分佈相關性不強。

與原始森林群落相對均質不同，次生森林相對異質性更強，而溫帶天然次生林的物種分佈除了受環境梯度，即利基差異(niche difference)影響外，也受物種擴散幾率(chance factors)影響(Hiura 2001)。物種分佈受多種機制共同制約，其他一些未納入研究的因數，包括擾動(disturbance)與競爭(competition)，也可能對樹種分佈起重要作用。因此，檢驗人類擾動對太行山南麓天然次生林恢復過程的影響，採用多元多重回歸擬合矩陣的排序分析，即約束排序法(例如 RDA 和 CCA)，以明確環境矩陣與物種矩陣之間的關係，研究次生林群落空間異質性維持機制，揭示天然次生林演替途徑、各環境因數在次生林恢復過程中所起的作用及其在恢復各階段扮演的角色，是下一步的研究重點。

結論

太行山南麓天然次生林可劃分為 4 種群落類型，分別沿海拔和土壤養分兩個梯度發生分異。以黃櫨或榿子櫟為優勢種的樣區集中分佈在海拔較高、人類擾動少、土壤偏酸性、土壤電導率較低、坡度較小的區域。以欒樹與栓皮櫟為優勢種的樣區大多分佈在中等海拔、土層較厚、人類擾動中等、土壤營養含量較少的區域。小葉白蠟與野皂莢為優勢種的樣區大多分佈在低海拔、土層瘠薄、土壤偏鹼性的區域，接城市建成區，人類擾動劇烈。13 個變數對樣區差異的影響排序為：海拔 > 土壤電導率 > 土壤 pH 值 > 土壤容重 > 土壤孔隙度 > 土壤全氮含量 > 土壤有機碳含量 > 坡度 > 土壤含水量 > 坡向 > 坡度 > 土壤深度 > 碎石體積百分比。太行山南麓次生林物種-環境關係與中段、北段相比差異明顯，南麓植被恢復處於相對早期階段，在此進行植被重建和恢復時應充分考慮地形差異，尤其是海拔和坡位的影響。

謝誌

感謝河南長期生態監測網太行山生態定位站為野外調查提供便利平臺。感謝濟源市大溝河林場賈長榮、黃棟樹林場薛茂盛協助野外調查工作。本研究承中華人民共和國「十三五」科技支撐計畫(2015BAD07B0202)與河南省基本科研業務費專案(2014JB01003、2016JB01002)經費補助。

引用文獻

- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011.** Numerical ecology with R. New York:Springer. 151 p.
- Curtis JT, McIntosh RP. 1951.** An upland forest continuum in the prairie-forest border region of wisconsin. *Ecology* 32(3):476-96.
- FAO, IIASA, ISRIC, ISS-CAS, JRC. 2009.** Harmonized world soil database (version 1.1). Rome, Italy: FAO and IIASA. 36 p.
- Hiura T. 2001.** Stochasticity of species assemblage of canopy trees and understorey plants in a temperate secondary forest created by major disturbances. *Ecol Res* 16(5):887-93.
- Jin XH, Yang Y. 2015.** Species catalogue at China (spermatophytes). Beijing: Science Press. 396 p. [in Chinese].
- Kaiser HF. 1992.** On Cliff's formula, the Kaiser-Guttman rule, and the number of factors. *Percept Motor Skills* 74(2):595-8.
- Legendre P, Gallagher ED. 2001.** Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129(2):271-80.
- Legendre P, Legendre L. 2012.** Numerical ecology. Oxford, UK: Elsevier. 990 p.
- Li QX, Jia ZQ, Zhu YJ, Wang YS, Li H, Yang D, et al. 2015.** Spatial heterogeneity of soil nutrients after the establishment of *Cargana intermedia* plantation on sand dunes in alpine sandy land of the Tibet Plateau. *PLoS One* 10(5):1-12.
- Li LH. 2007.** Research on main technology of vegetation restoration and rehabilitation in the limestone hilly region of south Taihang Mountain [dissertation]. Beijing: Beijing Forestry Univ. 192 p. [in Chinese].
- Liu XP, Zhang WJ, Liu Z, Qu F, Tang X. 2012a.** Changes in species diversity and above-ground biomass of shrubland over long-term natural restoration process in the Taihang Mountain in North China. *Plant Soil Environ* 57(11):505-12.
- Liu XP, Zhang WJ, Yang F, Zhou X, Liu ZJ, Qu F, et al. 2012b.** Changes in vegetation-environment relationships over long-term natural restoration process in Middle Taihang Mountain of North China. *Ecol Engin* 49(4):193-200.
- Lomolino MV. 2001.** Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Glob Ecol Biogeogr* 10(1):3-13.
- Mayor JR, Sanders NJ, Classen AT, Bardgett RD, Clément JC, Fajardo A, et al. 2017.** Elevation alters ecosystem properties across temperate treelines globally. *Nature* (524):91-5.
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974.** Aims and methods of vegetation ecology. New York: J Wiley. 547 p.
- Nie EB. 2006.** Study on quantitative ecology of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch) communities in canyon disdtrict of Taihang Mountains, in the southern Shanxi, China [dissertation]. Xian: Shanxi Univ. 48 p. [in Chinese].
- Ru WM, Zhang GP, Zhang JT, Zhang F. 2006.** Species diversity of forest communities in Southern Taihang Mountains, Shanxi. *Acta Bot* 26(5):1036-42. [in Chinese].
- Shi XZ, Yu DS, Warner ED, Sun WX, Gong ZT, Lin H. 2006.** Cross-reference system for translating between genetic soil classification of China and soil taxonomy. *Soil Sci Soc Am J* 70(1):78-83.
- Song XF, Wang P, Yu JJ, Liu X, Liu JR, Yuan RQ. 2011.** Relationships between precipitation, soil water and groundwater at Chongling catchment with the typical vegetation cover in the Taihang mountainous region, China. *Environ Earth Sci* 62(4):787-96.
- Takyu M, Aiba S, Kitayama K. 2002.** Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecol*

159(1):35-49.

Wan M, Tian DL, Fan W. 2009. Structural characteristics of the *Quercus variabilis* forest community in south area of Taihang Mountains. J Henan Agric Univ 43(2):139-43. [in Chinese].

Wang JM, Wang HD, Cao YG, Bai ZK, Qin Q. 2015. Effects of soil and topographic factors on vegetation restoration in opencast coal mine dumps located in a loess area. Sci Rep. 6(16):1-11.

Wang ZJ. 2006. The floristic study of higher plant from Hebei Mountain [dissertation]. Hebei: Hebei Normal Univ. 289 p. [in Chinese].

Xu YJ, Chen YN, Li WH, Fu AH, Ma XD, Gui DW, et al. 2011. Distribution pattern of plant species diversity in the mountainous region of Ili River Valley, Xinjiang. Environ

Monitor Assess 177(1-4):681-94.

Yang XL, Xu QH, Zhao HP. 1999. The vegetation succession since the last glaciation in Taihang Mountains. Geogr Terr Res 15(1):82-9.

Yang Y. 2005. Factors affecting forest growth and possible effects of climate change in the Taihang Mountains, northern China. Forestry 79(1):135-47.

Zhang JT, Xi Y, Li J. 2006. The relationships between environment and plant communities in the middle part of Taihang Mountain Range, North China. Comm Ecol 7(2):155-63.

Zhang JT, Dong YR, Xi YX. 2008. A comparison of SOFM ordination with DCA and PCA in gradient analysis of plant communities in the midst of Taihang Mountains, China. Ecol Informa 3(6):367-74.

con't

<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pteroceltis tatarinowii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Quercus aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Morus alba</i>	0.00	0.45	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Juglans cathayensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.38
<i>Morus mongolica</i> var. <i>diabolica</i>	0.22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Prunus davidiana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Quercus variabilis</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.55	0.00	0.43	1.00	0.71	0.00	0.00
<i>Ulmus lamellosa</i>	0.00	0.00	0.00	0.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Kolkwitzia amabilis</i>	0.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Evodia daniellii</i>	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Acer truncatum</i>	0.00	0.39	0.24	0.43	0.56	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Fraxinus bungeana</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Zelkova sinica</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Celtis bungeana</i>	0.00	0.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Gleditsia microphylla</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Acer davidii</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

24 quadrats, Q1~Q24.

Supplementary Figure S1. Environmental data of 24 quadrats

Environmental variable	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8	Q9	Q10	Q11	Q12
Elevation (m)	387	967	310	425	425	521	770	776	1252	947	1016	1010
Aspect (°)	321	350	50	150	335	120	125	5	355	355	170	340
Slope angle (°)	24	21	30	38	35	50	45	25	33	26	36	36
Topography	1	2	3	3	3	3	2	1	1	2	1	1
Bulk density	1.28	1.07	1.08	1.13	1.21	0.84	0.96	1.16	0.86	1.14	1.10	1.19
Pore space (%)	51.72	59.49	59.31	57.38	55.24	68.22	63.89	56.35	67.71	57.10	58.62	55.22
Moisture content (%)	0.078	0.27	0.127	0.117	0.162	0.205	0.175	0.158	0.136	0.194	0.103	0.068
Electric conductivity (ms/cm)	21.7	26.45	65.05	57.4	47.35	91.4	70	26.55	20.1	20.5	16.25	15.4
PH	5.28	4.945	7.37	7.895	7.52	7.435	7.575	7.59	5.335	6.385	5.55	6.875
Gravel percent (%)	18.67	0.33	0.5	9.5	6	5	5	0	4	14.5	2.5	17
Soil depth (cm)	10	20	8	15	10	8	20	15	15	20	10	15
Total N (%)	0.24	0.468	0.476	0.205	0.259	0.89	0.715	0.316	0.728	0.444	0.512	0.654
Organic C (%)	1.366	3.304	3.759	1.623	2.67	12.427	7.694	1.675	5.367	3.925	3.937	3.285
Environmental variable	Q13	Q14	Q15	Q16	Q17	Q18	Q19	Q20	Q21	Q22	Q23	Q24
Elevation (m)	1034	1015	1100	1182	1220	614	680	759	763	632	879	879
Aspect (°)	320	95	300	300	70	165	325	35	320	225	185	20
Slope angle (°)	40	39	40	28	25	25	70	35	38	37	31	42
Topography	2	2	3	3	3	3	2	2	2	3	1	1
Bulk density	0.92	1.12	1.13	0.95	0.91	1.47	1.20	0.92	1.20	1.32	1.33	1.15
Pore space (%)	65.31	57.83	57.47	64.29	65.84	44.60	54.67	65.24	54.72	50.30	49.71	56.48
Moisture content (%)	0.05	0.116	0.124	0.207	0.272	0.056	0.084	0.143	0.057	0.038	0.079	0.101
Electric conductivity (ms/cm)	56.85	41.6	21.25	57.7	74.55	26.9	46.3	38.9	47.15	26.15	15.4	14.1
PH	5.705	7.095	6.845	6.915	6.075	6.25	6.64	6.69	5.575	6.39	6.29	6.115
Gravel percent (%)	10	28	11.5	19.5	5	18	16.5	13.5	20.5	17	19	11.5
Soil depth (cm)	10	20	15	15	10	20	10	15	10	8	10	12
Total N (%)	0.564	0.913	0.569	1.28	1.255	0.377	0.542	1.065	0.587	0.484	0.552	0.496
Organic C (%)	5.082	11.158	5.082	14.997	14.061	2.011	3.876	11.357	5.016	3.775	4.543	3.909

