

DOI: 10.20103/j.stxb.202309141986

万凌凡, 刘国华, 樊辉, 柳江, 倪健, 石松林, 申宇, 程浩, 苏旭坤. 青藏高原东南部森林群落生态位特征与物种多样性的影响因素. 生态学报, 2024, 44(13): 5658-5668.

Wan L F, Liu G H, Fan H, Liu J, Ni J, Shi S L, Shen Y, Cheng H, Su X K. Niche characteristics and diversity influencing factors of forest community on the southeastern Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(13): 5658-5668.

青藏高原东南部森林群落生态位特征与物种多样性的影响因素

万凌凡^{1,2}, 刘国华^{1,2}, 樊辉³, 柳江³, 倪健⁴, 石松林⁵, 申宇^{1,2}, 程浩^{1,2}, 苏旭坤^{1,2,*}

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650091

4 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004

5 成都理工大学旅游与城乡规划学院, 成都 610059

摘要: 青藏高原东南部的东喜马拉雅地区和横断山区是全球生物多样性热点区, 也是青藏高原重要的生态安全屏障区, 但对该区域森林群落的生态位特征以及多样性相关研究较少。收集和整理了分布于青藏高原东南部的乔木植物及其科属特征, 并分析主要优势物种的生态位特征以及森林群落多样性的影响因素。采用“Levins”方法计算优势物种的生态位宽度和生态位重叠值; 随后, 使用方差比率法、 χ^2 检验、Association coefficient 联结系数和 Ochiai 指数等方法分析了种间联结性; 最后, 使用方差分解方法计算了每个环境因素对植物多样性的解释率。研究结果表明: (1) 位于东喜马拉雅地区和横断山区森林群落共有植物 42 科 71 属 119 种, 物种组成主要以松科 (17 种)、杜鹃花科 (10 种)、桦木科 (9 种)、无患子科 (8 种) 和樟科 (6 种) 为主; (2) 该地区所有种植物生态位重叠值较低 (平均值为 0.027), 并且生态位重叠值为 0 的种对数最多, 说明森林群落整体竞争较小, 处于一个相对稳定的状态; (3) 生态位宽度值由高到低的物种依次为: 冷杉、杜鹃、云南铁杉、川西云杉、落叶松、黄背栎、高山栎、花楸、石栎和云南松, 这 10 种植物在森林群落占据优势地位; (4) 种间关联结果显示方差比率大于 1, 说明森林群落中物种间存在较强的正关联, 群落内各个物种占据的不同生态位, 合理地利用各种资源; (5) 年均温和坡向被认为是影响该地区森林群落物种多样性最关键的两个环境因子; (6) 森林群落在年均温为 7—11℃ 的地区和半阳坡的地形中, 群落植物多样性最高。

关键词: 青藏高原; 森林群落; 生态位; 种间关联; 植物多样性

Niche characteristics and diversity influencing factors of forest community on the southeastern Qinghai-Tibet Plateau

WAN Lingfan^{1,2}, LIU guohua^{1,2}, FAN Hui³, LIU Jiang³, NI Jian⁴, SHI Songlin⁵, SHEN Yu^{1,2}, CHENG Hao^{1,2}, SU Xukun^{1,2,*}

1 State Key Laboratory Urban and Regional Ecology Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Institute of International Rivers and Eco-Security, Yunnan University, Kunming 650091, China

4 College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

5 Tourism and Urban-Rural Planning College, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

Abstract: The East Himalaya-Hengduan Mountains in the southeastern part of the Qinghai-Tibetan Plateau is a global

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究 (2019QZKK0402)

收稿日期: 2023-09-14; **网络出版日期:** 2024-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xksu@cees.ac.cn

biodiversity hotspot, but little has been reported on the botanical diversity and ecological niche characteristics of forest community in this region. We collected and compiled a list of s arborescent plants distributed and their family characteristics in the southeastern Qinghai-Tibet Plateau, and analysed the ecological niche characteristics of the major dominant species as well as the factors influencing the diversity of the forest communities. In our study, the “Levins” method was used to calculate the niche width and niche overlap value of dominant species; subsequently, the interspecific connectivity was analysed using the variance ratio method, χ^2 test, Association coefficient and Ochiai index; and, finally, the rate of explanation of plant diversity by each environmental factor was calculated using the variance decomposition method. The results of the study showed that: (1) the forest community in the East Himalaya-Hengduan Mountains consisted of 119 species in 42 families and 71 genera, and the species composition was mainly dominated by Pinaceae (17 species), Rhododendron (10 species), Betulaceae (9 species), Sapindaceae (8 species), and Camphoraceae (6 species); (2) the overlap of ecological niches of all plants in this region was low (mean 0.027) and ecological niches overlap values of most species pairs with were zero, which indicated that the forest community was little competition and in a relatively stable state; (3) The top 10 species in terms of niche width were, in order: *Abies fabri*, *Rhododendron simsii*, *Tsuga dumosa*, *Picea likiangensis*, *Larix gmelinii*, *Quercus guyavifolia*, *Quercus semecarpifolia*, *Sorbus pohuashanensis*, *Lithocarpus glaber*, and *Pinus yunnanensis*, and 10 species dominate the forest community; (4) the results of the inter-species associations show that the variance ratio is greater than 1, indicating that there is a strong positive association between species in the forest community, and that the different ecological niches occupied by each species in the community make rational use of various resources. (5) the mean annual temperature and slope direction were considered to be the two most critical environmental factors that affected plant diversity in the region; (6) the communities have the highest community plant diversity in intervals with mean annual temperatures of 7—11°C and in terrain with semi-sunny slopes.

Key Words: the Qinghai-Tibetan Plateau; forest community; ecological niches; interspecific connectivity; plant diversity

青藏高原东南部主要包括东喜马拉雅地区及横断山区,是全球重要的生物多样性热点地区之一^[1],同时也是中国重要的林区,是我国原始森林的主要分布区,其森林群落以寒温性的针叶林为主^[2]。由于该地区海拔跨度大、地形复杂、水热条件差异大,导致该区域植物多样性丰富。以往有关研究多集中在部分热点地区^[3],或者主要针对某一区域旗舰或经济植物,如滇西北红豆杉^[4],然而,到目前为止,对青藏高原东南部森林群落生态位特征和多样性的认识还不清晰,难以在宏观尺度上为区域保护与管理提供有效的支撑。研究青藏高原东南部森林群落植物多样性,对维护区域生态安全和优化国家生态安全屏障建设具有重要意义^[5]。

生态位理论普遍应用于植物种群生态研究领域,是评价种间关系、物种与环境之间关系以及群落演替方向的重要方法,对植物多样性保护具有重大意义^[6]。生态位是反映物种在生物群落中的地位和角色的重要指标,主要指在自然生态系统中一个种群在时间、空间上的位置,与环境之间的相互作用及其与相关种群之间的功能关系^[7]。生态位宽度是指群落中物种利用或趋于利用的各种资源的总和,反映了不同物种的分布情况^[8]。生态位重叠值是指两个具有相似生态位的物种对同一资源的利用效率,反映了不同物种在同一时空分布中竞争资源或资源共享的程度^[9]。种间关联是指不同物种在空间分布上的相互联系,反映了不同物种的共生程度^[10],有助于理解植物物种种间关系对植物分布的影响,对保护研究也有一定意义。研究植物群落种间生态位特征和种间联结特性,对于正确地认识群落的组成和准确地评估群落的内部关系具有重要的意义^[11]。

植物多样性分布格局及其形成机制是宏观生态学和保护生物学领域研究的热点。植物多样性受到环境的多方面因素限制^[12],其中,在小尺度上地形与土壤肥力则起到主导作用,在大尺度上海拔和气候是其主要影响因子^[13]。数十年来,大量研究去探讨这一热点问题,但是截至目前,有关植物多样性格局的主要环境因素还存在着一定的争议^[14]。该地区复杂的地史、多样的生境以及惊人的植物物种多样性为揭示地理、气

候、地形和土壤等各种因素在植物多样性分布格局及其形成机制研究中提供了天然实验室^[15]。

本研究中对青藏高原东南部森林植物多样性影响机制、优势物种生态位宽度、生态位重叠及种间联结性进行分析,有助于确定自然条件下该区域的优势物种,有助于明晰现存优势植物物种间关联,有助于筛选影响该区域植被分布的关键环境因素,对青藏高原东南部森林群落的保护工作起到指导作用。本文旨在解决以下两个科学问题:(1)青藏高原东南部森林群落优势物种的生态位特征和种间关联程度;(2)探讨青藏高原东南部森林群落植物多样性形成的影响机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青藏高原东南部跨越了多个经度和纬度,分布区内生态条件差异极为显著,尤其是气温和降水量;并且地势复杂,地形和土壤条件复杂^[16],从而具有丰富的植物物种,是研究物种生态位和植物多样性形成机制的理想地区^[17]。由于山脉海拔落差巨大,并且有许多重要并且特有森林树种,植被地带性非常明显,呈现一定的水平垂直分布,从低海拔到高海拔区域依次为雨林季雨林带、常绿阔叶林带、灌丛云南松林带、阔叶混交林带、落叶阔叶林带、针阔混交林带、针叶林带,丰富多样的植物分布带为进行植物宏观生态学研究提供了条件^[18]。

1.2 样地设置及采样

野外调查于2018—2023年每年夏季进行,记录了2018—2023年在青藏高原东南部森林群落150个样地数据,包括600个样方的数据。采用典型取样法设置样地,样方大小设为20m×30m,每个样地有4个重复,对所有树高>1.3m的植物进行逐株调查,记录样方中物种名称、株数、高度与胸径,目测估计投影盖度。数据还包括样方号、植被类型、经度、纬度、海拔、坡向、坡度、样方类型、样方面积、样方盖度、物种、拉丁名、科、属、土壤厚度、凋落物厚度等环境因子。最后,用4个样方的平均值最终作为样地的植被数据。野外调查数据覆盖了青藏高原东南部绝大部分森林群落。

1.3 数据分析

本文主要的数据分析方法主要分为两个部分,青藏高原东南部森林种群生态位特征分析和多样性影响因素评估。首先,本研究采用Levins方法计算生态位宽度和生态位重叠值。随后,本研究采用方差比率(VR)法测定样地内植物种间的总体联结性,并用统计量W检验测定其关联的显著性^[19]。分析完总体联结性后本研究分析每两个物种间的种间联结性, χ^2 检验用于判定种间联结性,但是无法区分联结强弱;于是,本研究采用种间联结系数(AC)和Ochiai(OI)关联系数对联结程度进行分析,揭示了研究地点内乔木种群种对之间的联结性和显著程度^[20]。最后,本研究使用植物多样性计算公式计算了青藏高原东南部乔木种群多样性,并且分析影响植物多样性的重要影响因素。本研究均使用R语言软件进行数据处理和制图。

1.3.1 物种生态位

采用Levins方法计算生态位宽度(B_i)和生态位重叠值(O_{ik})^[21]。计算公式如下:

$$B_i = \frac{1}{\sum_{j=1}^n (P_{ij})^2} \quad (1)$$

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (P_{ij})^2 (P_{kj})^2}} \quad (2)$$

式中, O_{ik} 为种*i*和种*k*的生态位重叠系数, P_{ij} 和 P_{kj} 分别为种*i*和种*k*在第*j*个样方的数量, n 为样方的总数。生态位宽度代表物种对资源的利用与环境适应能力,生态位重叠值代表两物种对资源利用重叠程度。

1.3.2 总体联结性

采用方差比率法测定样地内植物种间的总体联结性,并用统计量W检验测定其关联的显著性^[9]。计算

公式如下:

$$VR = \frac{S_T^2}{Q_T^2} = \frac{\sum_{j=1}^n (T_j - t)^2}{N \sum_{i=1}^n (1 - P_i)^2} \quad (3)$$

$$W = VR \times N \quad (4)$$

式中, $P_i = N_i/N$, N_i 为物种 i 出现的样方数; N 为样方总数; S 为总的物种数; T_j 为样方 j 内出现的研究物种总数; t 为样方中物种的平均数。

本研究可以通过检验 VR 与 1 之间的关系来判断种间的总体联结性, 当 $VR=1$ 表示种间无关联; 当 $VR>1$ 时, 种间总体联结性为正联结; 当 $VR<1$ 时, 种间总体联结性为负联结。另外还需要用统计量 W 来检验 VR 值偏离 1 的显著程度, 若 $\chi^2(0.95, N) < W < \chi^2(0.05, N)$, 则研究对象的种间关联不显著; 反之, 种间关联显著。

1.3.3 种间联结性

种间联结性采用 χ^2 检验, 该方法基于 2×2 联列表计算种间联结程度, 揭示了物种两两之间的联结性^[10]。计算公式如下:

$$\chi^2 = \frac{N(|ad - bc| - 0.5N)}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (5)$$

式中, 假设有物种 A 和物种 B 在各样方中的个体数, a, b, c, d 分布表示两者之间共同出现和不出现的情况: a 是指物种 A 和物种 B 共同占据的样方数; b 是指只出现物种 A 的样方数; c 是指只出现物种 B 的样方数; d 是指物种 A 和物种 B 都不出现的样方数; N 是指所有样方数。判断两个种之间是否存在显著的关联时, 常常应用经过 Yates 校正过的卡方; 也可利用 $ad-bc$ 的符号判断种对之间的联结性, 若符号为正, 则说明种间联结为正, 反之为负, 相等的话则被判定为无联结。

χ^2 的计算结果与样方大小有密切关系, 并且只能判定种间联结性, 无法区分联结强弱。所以, 本研究可以结合种间联结系数 (AC) 进一步测定物种间的关联程度^[22]。

$$AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \quad (ad \geq bc) \quad (6)$$

$$AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \quad (bc > ad, d \geq a) \quad (7)$$

$$AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \quad (bc > ad, d < a) \quad (8)$$

式中, AC 的取值区间为 $[-1, 1]$, 当 $|AC|$ 值越接近 1, 说明物种间联结性越强; 当 AC 值为 0 时, 则说明物种间不具备联结性; AC 正值代表正相关; AC 负值代表无相关。该方法中, AC 值会夸大两个物种均不出现时的联结显著性。

此外, 也可采用 Ochiai (OI) 关联系数对物种间的关联程度进行判定。计算公式如下:

$$OI = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(b+d)}} \quad (9)$$

式中, OI 指数表示种对相伴出现机率和关联程度, 当 OI 值越接近 1 时, 表示同时出现在样方中, 当 OI 值为 0 时, 表示不同时出现在同一样方中。在取样数目较大时, OI 能避免 d 值偏高所导致的 AC 值偏高的缺点。 OI 的取值区间在 $[0, 1]$, 指数越接近 1, 表示种对间的正关联越显著。

判断种间关联的三种指标有各自的优势和缺点, 为了使本文的结果更加可信, 本文采用三种方法共同分析。本研究使用 spaa 程序包在 R 语言中完成以上所有数据分析。

1.3.4 植物多样性

植物多样性计算公式如下:

$$\text{物种丰富度: } S = \sum_{i=1}^n N \quad (10)$$

Shannon-Wiener 多样性指数:
$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \ln P_i \tag{11}$$

Simpson 优势度指数:
$$D = 1 - \sum_{i=1}^n P_i^2 \tag{12}$$

Pielou 均匀度指数:
$$E = \frac{H}{\ln S} \tag{13}$$

式中, S 为样方内出现的物种总数, $P_i = N_i/N$, N_i 为样方内植物物种 i 的个体数量, N 为样方所有植物物种的个体总数。

1.3.5 影响因素重要性评估

在群落生态学研究当中,如何定量评估不同变量对群落组成的贡献是该领域内的热点问题。为了评估植物多样性影响因素的重要性本研究使用 R 程序包“rdacca.hp”^[23],用于在广义线性模型中进行层次分割评估变量重要性^[24]。使用 rdacca.hp 包的原因在于其将层次分割(hierarchical partitioning)的理论应用在约束排序中分解每个解释变量的解释率,并能够运行无解释变量个数限制的变差分解和层次分割。在这项研究中,分析的影响因素包括地形因素:坡向(Orientation)和坡度(Slope),土壤性质:土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)、容重(BD)和土壤质地(Clay),气候因子:年降水(MAP)和年均温(MAT)和海拔(ELE)。

2 结果与分析

2.1 青藏高原东南部森林群落物种组成和植物多样性统计

青藏高原东南部森林群落植物群落样方数据库共有植物 42 科 71 属 119 种,主要以松科(17 种)、杜鹃花科(10 种)、桦木科(9 种)、无患子科(8 种)和樟科(6 种)为主。总体上来说,150 个样地平均物种丰富度为 4.34 ± 2.90 , Shannon-Wiener 多样性指数为 0.82 ± 0.59 , Simpson 优势度指数为 0.42 ± 0.28 , Pielou 均匀度指数为 0.54 ± 0.31 。

2.2 青藏高原东南部森林群落生态位宽度与重叠度

青藏高原东南部森林群落植物群落的生态位宽度有明显差别,通过计算 119 种植物的生态位宽度,得出物种生态位宽度值前 10 依次为:冷杉、杜鹃、云南铁杉、川西云杉、落叶松、黄背栎、高山栎、花楸、石栎和云南松(表 1),生态位宽度越大说明它们对环境的适应能力最强。119 种植物的生态位重叠值,平均值为 0.027,并且生态位重叠值为 0,即完全没有生态位重叠的种对数最多,这说明整个区域内的生态位分化程度高,物种之间的竞争小。剔除生态位宽度较小的物种后,对生态位宽度高的 10 个物种进行分析。生态位重叠值是衡量两个物种对于资源竞争情况的指标,本文计算了森林主要植物种类之间的生态位重叠值。10 个优势植物

表 1 优势物种的生态位宽度和相对多度

Table 1 Ecological niche width and relative abundance of dominant species

编号 No.	优势物种 Dominant species	生态位宽度 Niche width	相对多度 Relative abundance
1	冷杉 <i>Abies fabri</i>	30.280	0.435
2	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	16.362	0.332
3	云南铁杉 <i>Tsuga dumosa</i>	12.707	0.145
4	川西云杉 <i>Picea likiangensis</i>	9.043	0.185
5	落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	8.791	0.153
6	黄背栎 <i>Quercus guyavifolia</i>	7.601	0.088
7	高山栎 <i>Quercus semecarpifolia</i>	7.027	0.147
8	花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	6.481	0.222
9	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	6.119	0.097
10	云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	5.911	0.088

种所组成的 45 个种对的生态位重叠值在 0—1.0 区间。如表 2 所示,生态位重叠值为 0 的种对数为 12 对,占 26.7%,生态位重叠值在 0.1 以上的种对数别为 14 对,占 31.1%,而在 0.1 以下的种对数分别为 19 对,占 42.2%。生态位重叠值在 0.2 以上的种对数别为 5 对,占 11.1%,即杜鹃与黄背栎(0.559),杜鹃与花楸(0.469),冷杉与杜鹃(0.376),冷杉与花楸(0.295)和杜鹃与云南铁杉(0.279)所组成种对的生态位重叠值较高,说明这些物种之间的生境相同,可能存在资源竞争情况。

表 2 植物群落主要物种生态位重叠值

Table 2 Ecological niche overlap values for major species in plant communities

编号 No.	冷杉	杜鹃	云南铁杉	川西云杉	落叶松	黄背栎	高山栎	花楸	石栎
杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	0.376								
云南铁杉 <i>Tsuga dumosa</i>	0.024	0.279							
川西云杉 <i>Picea likiangensis</i>	0.051	0.009	0						
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	0.159	0.189	0.008	0.044					
黄背栎 <i>Quercus guyavifolia</i>	0.122	0.559	0	0.037	0.125				
高山栎 <i>Quercus semecarpifolia</i>	0.137	0.091	0.024	0	0.011	0			
花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>	0.295	0.469	0.02	0.076	0.142	0.19	0.027		
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	0.005	0.049	0.157	0	0.001	0	0.193	0.009	
云南松 <i>Pinus yunnanensis</i>	0	0.006	0.007	0	0	0	0.001	0	0

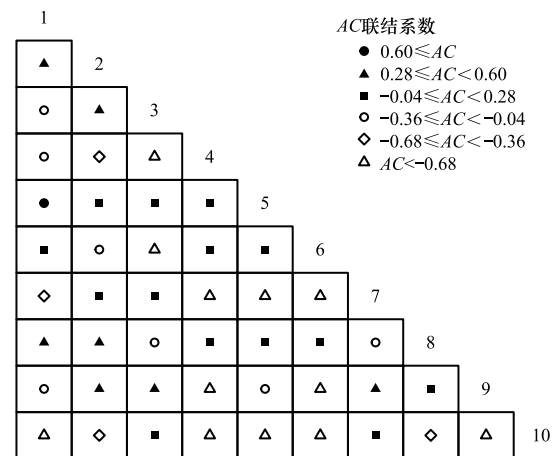
2.3 青藏高原东南部森林群落种间联结

根据 10×150 的物种-样地二元数据矩阵计算调查样地内群落优势物种的总体关联性。总体上来看,青藏高原东南部森林群落 10 个主要物种的种间总体关联性的方差比率 $VR=1.251$, VR 大于 1 结果表明群落总体呈现净的正联结,表明群落中各主要物种之间对环境资源存在一定程度的竞争关系。统计量 W 为 187.70,表明青藏高原东南部森林群落植物群落物种间总体关联性表现为显著。

通过对比 χ^2 检验统计量,青藏高原东南部森林群落 10 个主要物种所组成的 45 个种对,其中,正联结种对有 21 对,负联结种对有 24 对。从显著性来看,显著正联结种对 2 个,极显著正联结种对 2 个,显著负联结种对 2 个,极显著负联结种对有 1 个。

通过对比 AC , $0.60 \leq AC$ 的种对有 1 个, $0.28 \leq AC < 0.60$ 的种对有 7 个, $-0.04 \leq AC < 0.28$ 的种对有 13 个, $-0.36 \leq AC < -0.04$ 的种对有 7 个, $-0.68 \leq AC < -0.36$ 的种对有 4 个, $AC < -0.68$ 的种对有 12 个(图 2)。其中,正联结种对有 21 对,负联结种对有 24 对,这和 χ^2 检验统计量的结果一致。 $-0.04 \leq AC < 0.28$ 的种占比最多,这说明绝大多数物种联结程度不显著,这也和 χ^2 检验统计量的结果一致。

优势物种间的 OI 关联指数分析结果表明, $0.47 \leq OI$ 的种对有 4 个, $0.38 \leq OI < 0.47$ 的种对有 2 个, $0.28 \leq OI < 0.38$ 的种对有 4 个, $0.19 \leq OI < 0.28$ 的种对有 10 个, $0.09 \leq OI < 0.19$ 的种对有 12 个, $OI < 0.09$ 的种对有 13 个(图 3)。冷杉与杜鹃、冷杉与落叶松、冷杉与花楸、杜鹃与花楸之间的 OI 值相对较大,说明它们之间的联结程度较紧密,且相伴出现的机率较大。川西云杉和黄背栎,与其他物种的 OI 值较低,说明此类物种联结程度弱,与其他物种共同出现的可能性较小。 $OI < 0.09$ 的种占比最多,这说明绝大多数物种联结程度均比较低,这与 AC 联结系数分析和 χ^2 检验统计量结果相一致。

图 1 青藏高原东南部森林主要物种的 AC 联结系数Fig.1 Association coefficient (AC) of major species in forests of the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau

综合分析主要物种之间的三种不同的联结系数可以发现,冷杉与杜鹃和高山栎与石栎显示极显著正联结;冷杉与云南松显示极显著负联结;杜鹃与云南铁杉和落叶松与花楸显示显著正联结;杜鹃与川西云杉和川西云杉与高山栎显示显著负联结,而群落中其他种对间正负关联性不明显。

2.4 青藏高原东南部森林群落植物多样性的影响因素

对于植物多样性而言,坡向和年均温的解释效果较好,而坡度和土壤质地的贡献不大。由图 4 可知,对于物种丰富度而言,解释度百分比最高的两项是坡向(44.5%)和年均温(25.2%);对于 Shannon-Wiener 多样性指数而言,最重要的影响因素是坡向(41.7%)和年均温(29.2%);对于 Simpson 优势度指数而言,影响度最大是年均温(33.3%)和坡向(32.5%);对于 Pielou 均匀度指数而言,最重要的影响因素是年均温(42.2%)和坡向(19.5%)。

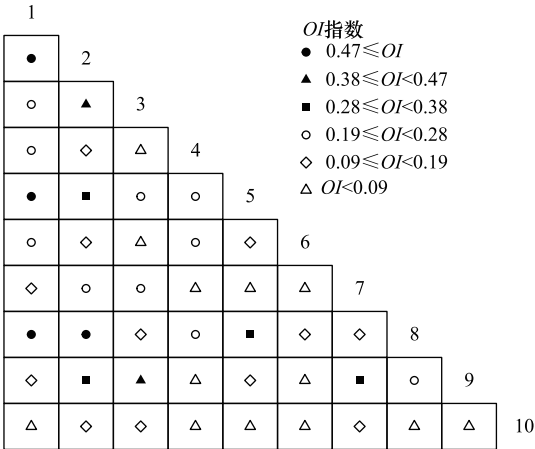


图 2 青藏高原东南部森林主要物种的 OI 指数半矩阵
Fig.2 Semi-matrix of Ochiai indices (OI) indices for major species in forests of the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau

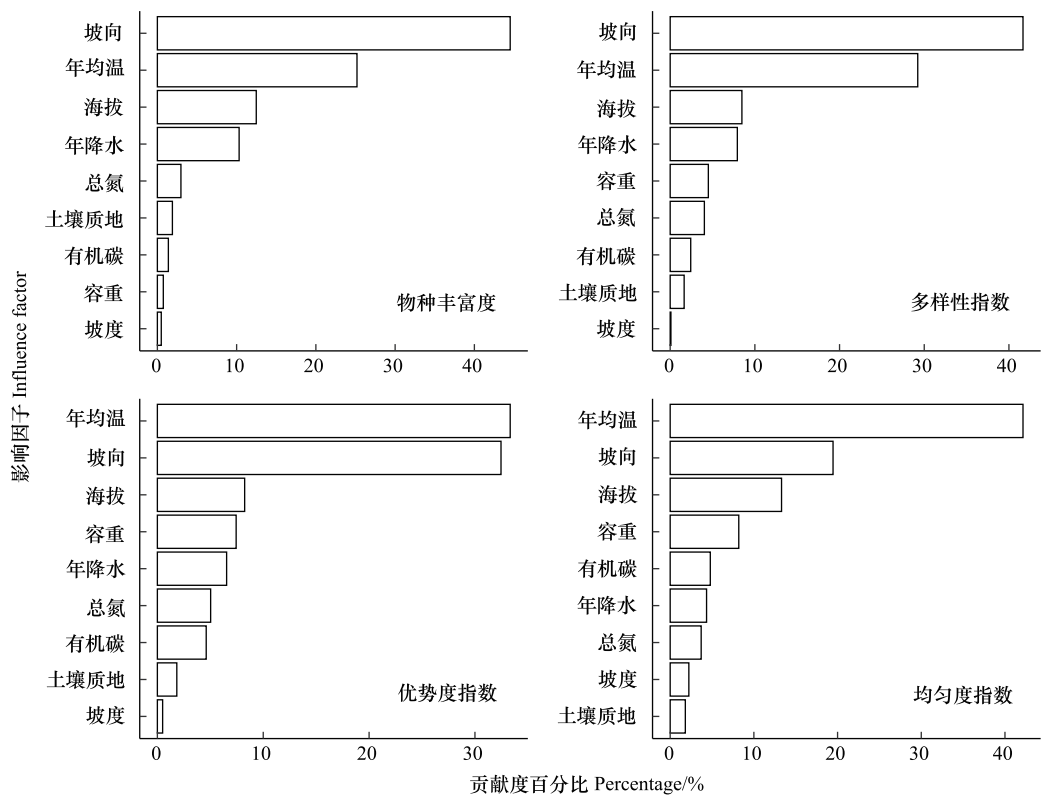


图 3 植物多样性的影响因素解释度
Fig.3 Degree of explanation of factors influencing vegetation diversity

将坡向分为阳坡、半阳坡、半阴坡、阴坡四个等级分析,物种丰富度、在半阳坡的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数都是最高的;在阴坡的物种丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数都是最低的;在阳坡的 Pielou 均匀度指数最低(表 3)。从年均温的角度进行分析,植物多样性与年均温呈非线性相关关系,通过分析非线性函数的曲线的拐点(最高点)发现,在年均温 7—11℃

的区间内,乔木的多样性最高(图4)。

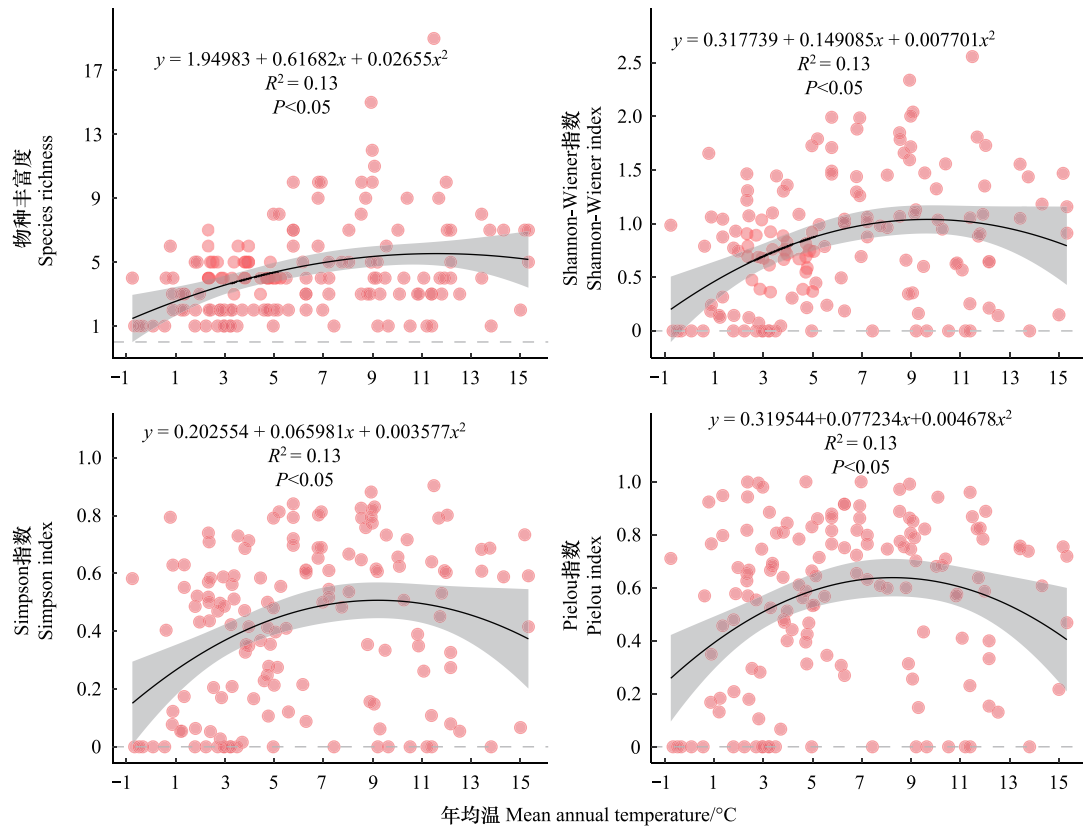


图4 植物多样性和年均温的非线性关系

Fig.4 Non-linear relationship between vegetation diversity and mean annual temperature

阴影部分代表回归曲线的 95% 的置信空间

表3 植物群落物种多样性指数

Table 3 Plant community species diversity index

坡向 Orientation	样地数量 Number	物种丰富度 Species richness	多样性指数 Shannon-Wiener index	优势度指数 Simpson index	均匀度指数 Pielou index
阳坡 Sunny	28	4.25±2.61	0.79±0.60	0.39±0.28	0.51±0.31
半阳坡 Semi-sunny	18	6.78±4.17	1.24±0.71	0.56±0.29	0.63±0.28
半阴坡 Semi-shaded	49	4.20±2.55	0.79±0.52	0.41±0.25	0.54±0.30
阴坡 Shaded	55	3.71±2.39	0.73±0.55	0.38±0.27	0.54±0.32
总体 Average	150	4.34±2.90	0.82±0.59	0.42±0.28	0.54±0.31

3 讨论

生态位宽度是度量种群对各种资源的利用状况以及对环境的适应幅度的一个综合指标,种群生态位宽度越宽对环境的适应能力越强^[20],意味着群落中利用资源能力越强,对环境的适应能力越强并且这些物种在群落中往往处于优势地位^[25]。相反,生态位宽度小,意味着该种对资源利用的幅度小,可利用资源少,对环境的适应能力越弱^[26]。本文以 Levins 生态位宽度公式计算青藏高原东南部森林 10 种主要植物得出,冷杉、杜鹃、云南铁杉、川西云杉、落叶松、黄背栎、高山栎、花楸、石栎和云南松均占据较高的生态位宽度,说明这 10 种植物对气候、土壤、地形等环境因子的质和量要求均比其他植物低,可利用的资源幅度大,对研究区的环境适应

性也好。高的生态位宽度也反映这 10 种植物在青藏高原东南部森林群落中倾向于发展为建群种和优势种。这 10 种植物在研究区内分布广泛,在一定程度上地理分布比较均匀,以上结论与实际植被群落样方调查结果一致。

生态位重叠反映了物种之间对同等级资源利用的相似程度以及空间配置关系,并且其重叠值的大小与资源的竞争强弱呈正比^[27]。众多研究结果表明,生态位宽度较大的物种间生态位重叠值较高,生态位宽度与生态位重叠具有正相关关系^[28-29]。本文利用 Levins 生态位重叠公式计测结果显示,生态位宽度较大的物种与其他优势种之间的生态位重叠普遍较高。究其原因,一方面是这些物种对物种间对资源的共享能力强、资源的利用状况资源相似,对环境生境要求接近。一方面可能是这些物种对物种间对资源的共享能力强、资源的利用状况资源相似,对环境生境要求接近,从而产生竞争关系^[30]。从竞争的角度看,有的学者认为重叠度高意味着竞争激烈^[31],也有研究表明,高重叠度并不一定会导致竞争^[4]。另一方面原因也可能是种对在生态环境的需求上产生互补,空间配置关系协调,从而产生协同互助的种间关系^[6]。具体的种间关系还需进一步研究才能探明。本文涉及的 119 个植物物种对种的生态位重叠值中为 0 的对数最多,说明物种之间生态位重叠总体较低,反映出群落中物种之间存在较小资源利用性竞争,这表明青藏高原东南部森林群落种群之间通过竞争排除作用等生态位过程,植物生态位分化显著,整体竞争较小,种间关系和群落保持一定的稳定性。

种间联结在一定程度上可以作为物种间生态位重叠或分化的指示^[32]。群落中正值的联结系数表明两个物种拥有相近的生物生态学特性,在某种程度上正联结的物种之间对一方或者双方是有利的,负值则反映物种间具有不同的生态适应性,导致物种间对一方或双方都不利^[6, 33]。多物种间总体关联性在一定程度上反映了群落的稳定性,本研究表明,青藏高原东南部森林群落群落的总关联度表现显著的正相关。本文的结果与陕西子午岭森林植物群落研究相同^[34],成熟群落中物种间应存在较强的正关联,群落内各个物种占据的不同生态位,合理地利用各种资源,从而物种间可以稳定共存,群落保持一定的稳定性,例如,冷杉与杜鹃、高山栎与石栎、杜鹃与云南铁杉和落叶松与花楸显示显著正联结。相反,群落的联结系数为负值,例如,冷杉与云南松、杜鹃与川西云杉和川西云杉与高山栎显示显著负联结,则代表两个物种并不兼容。造成这一现象可能有两个原因,第一个是物种间对所需的环境条件不同,反映的是不同种群对不同生境和资源环境的适应和反映^[32];第二个是一个种存在对另一个种不利而产生排斥^[35]。在本文种大多数种对之间表现出无联结,种间联结性分析与生态位研究结果基本一致,结果说明天然群落内部植物种群之间存在较小的资源利用竞争,这一观点在其他研究研究的结论一致^[36]。

植物多样性格局的形成是一个复杂的生态过程,会受到气候、地形和土壤性质等多重因素的影响,由不同环境因子共同决定^[14, 37]。本研究中,坡向和年均温均对东喜马拉雅地区与横断山区乔木植物多样性具有重要贡献,这与多数研究得出的结论相一致^[12, 38]。当前研究发现,在较高海拔区域,限制植物生长的主要因素是温度,因此,年均温相较于年均降水量对群落的构建有更大的贡献^[39]。适宜的温度有利于植物的生长发育,原因是气温会显著影响植物的新陈代谢以及能量利用,植物生理活动的改变又会直接决定植物的生存和适应,进而造成不同植物分布区域存在差异^[40]。在青藏高原东南部植物多样性异常丰富,不仅有温带成分的植物,还有一些耐冷物种长距离迁移从青藏高原到其他区域的高山或寒冷地^[41]。在 7—11℃ 的区间里,群落组成会发生交换,处于针叶林和阔叶林之间,会形成物种丰富度较高的植物区系过渡带,这也可以解释植物多样性沿温度梯度呈现单峰格局的原因。而未来青藏高原的温度变化可能会对森林群落格局产生巨大影响,尤其 7—11℃ 的区间里。在对于大多数多样性指标而言,坡向相较于年均温对乔木有着更高的解释率,说明坡向对植物群落的分布起主导作用。坡向是山地环境中重要的地形因子之一,它通过影响物质和能量的再分配进一步影响土壤温度、水分和养分等生境条件,进而改变森林群落物种的组成和分布^[42]。研究表明,不同坡向间的光照强度与土壤温度存在显著差异^[18]。阳坡由于土壤风化严重,使得土壤养分难以富集,虽然光照强度足够,但土壤水分蒸发较快,抑制了耐阴植物的正常生长^[43]。由于半阳坡位于阴坡和阳坡过渡区域,属于植被类型的交错地带,因此群落植物多样性最高^[44]。此外,半阴坡和阴坡土壤更湿润,水分更充足,更能满足

喜阴喜潮湿的植物生长^[45]。

4 结论

本文以青藏高原东南部森林群落为研究对象,首先计算了群落的生态位特征和种间联结性。结果表明,物种组成主要以松科、杜鹃花科、桦木科、无患子科和樟科为主的 119 种植物,119 个植物物种之间的生态位重叠值中为 0 的对数最多,说明青藏高原东南部森林群落种群植物生态位分化显著;生态位宽度最高的植物为冷杉、杜鹃、云南铁杉、川西云杉、落叶松、黄背栎、高山栎、花楸、石栎和云南松;冷杉与杜鹃和高山栎与石栎显示极显著正联结;冷杉与云南松显示极显著负联结,杜鹃与云南铁杉和落叶松与花楸显示显著正联结,杜鹃与川西云杉和川西云杉与高山栎显示显著负联结。种间关联结果显示青藏高原东南部森林群落中物种间存在较强的正关联,说明群落内各个物种占据的不同生态位,合理地利用各种资源,从而物种间可以稳定共存。随后本文分析了影响森林群落植物多样性的主导环境变量,年均温和坡向起到重要作用,由于半阳坡属于植被类型的交错地带,其物种多样性最高;而在 7—11℃ 的区间里物种多样性最高是因为该温度区间会形成物种丰富度较高的植物区系过渡带。在植物多样性保护上面需要考虑温度和坡向的影响,这对生态恢复工程和森林群落管理有指导意义。本研究为探讨青藏高原森林群落生态位特征与植物多样性形成提供了重要的科学启示。

参考文献(References):

- [1] 刘国华. 西南生态安全格局形成机制及演变机理. 生态学报, 2016, 36(22): 7088-7091.
- [2] 程名, 田睿, 周尧治. 西藏东南部森林分布格局气候因素分析. 湖南生态科学学报, 2022, 9(2): 27-35.
- [3] 宣文婷, 赵一军, 李艺妆, 刘金银, 王先之, 于应文. 青藏高原东北缘不同利用率高寒草甸植被构成及种间关联. 草业科学, 2022, 39(4): 625-633.
- [4] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 滇西北云南红豆杉群落物种生态位与种间联结. 植物科学学报, 2012, 30(6): 568-576.
- [5] Huang J H, Huang J H, Liu C R, Zhang J L, Lu X H, Ma K P. Diversity hotspots and conservation gaps for the Chinese endemic seed flora. *Biological Conservation*, 2016, 198: 104-112.
- [6] 陈志伟, 伊贤贵, 王贤荣, 谢春平, 南程慧, 汪小飞. 黄山微毛樱群落主要种群生态位特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2014, 38(S1): 39-46.
- [7] 牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- [8] Gu L, O'Hara K L, Li W Z, Gong Z W. Spatial patterns and interspecific associations among trees at different stand development stages in the natural secondary forests on the Loess Plateau, China. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(11): 6410-6421.
- [9] 尹正辉, 陈新丰, 拉多. 模拟增温和放牧对高寒草甸主要植物生态位及种间联结的影响. 草地学报, 2023, 31(5): 1302-1313.
- [10] 张东梅, 赵文智, 罗维成. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1307-1315.
- [11] 白晓航, 张金屯. 小五台山森林群落优势种的生态位分析. 应用生态学报, 2017, 28(12): 3815-3826.
- [12] Liang H Z, Fu T G, Gao H, Li M, Liu J T. Climatic and non-climatic drivers of plant diversity along an altitudinal gradient in the Taihang Mountains of northern China. *Diversity*, 2023, 15(1): 66.
- [13] Zu K L, Luo A, Shrestha N, Liu B, Wang Z H, Zhu X Y. Altitudinal biodiversity patterns of seed plants along Gongga Mountain in the southeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(17): 9586-9596.
- [14] Fan Z M, Bai R Y, Yue T X. Spatio-temporal distribution of vascular plant species abundance on Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Geographical Sciences*, 2019, 29(10): 1625-1636.
- [15] Yu J R, Niu Y T, You Y C, Cox C J, Barrett R L, Trias-Blasi A, Guo J, Wen J, Lu L M, Chen Z D. Integrated phylogenomic analyses unveil reticulate evolution in *Parthenocissus* (Vitaceae), highlighting speciation dynamics in the Himalayan-Hengduan Mountains. *The New Phytologist*, 2023, 238(2): 888-903.
- [16] Qiu J. China: the third pole. *Nature*, 2008, 454(7203): 393-396.
- [17] Zhang D C, Ye J X, Sun H. Quantitative approaches to identify floristic units and centres of species endemism in the Qinghai-Tibetan Plateau, south-western China. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(12): 2465-2476.
- [18] 于海彬, 张懿锂, 刘林山, 陈朝, 祁威. 青藏高原特有种子植物区系特征及多样性分布格局. 生物多样性, 2018, 26(2): 130-137.
- [19] 魏斌, 陆妮, 李佳琪, 赵敏, 于应文. 封育对高寒草甸植物群落构成及生态位特征的影响. 西北植物学报, 2017, 37(5): 983-991.

- [20] 吴会峰, 宋丽娟, 杜峰, 郝文芳. 黄土丘陵区草地主要种群生态位及其环境解释. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3494-3504.
- [21] Genitsaris S, Stefanidou N, Leontidou K, Matsi T, Karamanoli K, Mellidou I. Bacterial communities in the rhizosphere and phyllosphere of halophytes and drought-tolerant plants in Mediterranean ecosystems. Microorganisms, 2020, 8(11): 1708.
- [22] Wang J, Liu J J, Liu C, Ding X Y, Wang Y. Species niche and interspecific associations alter flora structure along a fertilization gradient in an alpine meadow of Tianshan Mountain, Xinjiang. Ecological Indicators, 2023, 147: 109953.
- [23] Olea P P, Mateo-Tomás P, de Frutos A. Estimating and modelling bias of the hierarchical partitioning public-domain software: implications in environmental management and conservation. PLoS One, 2010, 5(7): e11698.
- [24] 刘尧, 于馨, 于洋, 胡文浩, 赖江山. R 程序包 "rdacca.hp" 在生态学数据分析中的应用: 案例与进展. 植物生态学报, 2023, 47(1): 134-144.
- [25] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 张志钧. 季风常绿阔叶林不同恢复阶段乔木优势种群生态位和种间联结. 生态学杂志, 2011, 30(3): 508-515.
- [26] 孙鹏举, 陈英. 甘南草地生态系统生态位适宜度及其空间差异分析. 草业科学, 2009, 26(4): 1-5.
- [27] 聂莹莹, 陈金强, 辛晓平, 徐丽君, 杨桂霞, 王旭. 呼伦贝尔草甸草原区主要植物种群生态位特征与物种多样性对封育年限响应. 草业学报, 2021, 30(10): 15-25.
- [28] 赵利萌, 张卫青, 徐新影, 李金霞, 田乾, 于红博, 李晓佳, 春风. 克氏针茅草原植物群落特征与物种生态位对放牧强度的响应. 中国草地学报, 2023, 45(4): 11-21.
- [29] 王仁忠. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, 1997, 21(4): 304-311.
- [30] 牛慧慧, 陈辉, 付阳, 杨祎, 张斯琦, 张博雄. 柴达木盆地东部荒漠植物生态位特征. 生态学报, 2019, 39(8): 2862-2871.
- [31] Spies T A, Franklin J F, Klopsch M. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20(5): 649-658.
- [32] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [33] 苏志尧, 吴大荣, 陈北光. 粤北天然林优势种群生态位研究. 应用生态学报, 2003, 14(1): 25-29.
- [34] 王乃江, 张文辉, 陆元昌, 范少辉, 王勇. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 2010, 30(1): 67-78.
- [35] 何江, 徐来仙, 艾训儒. 湖北七姊妹山亚热带常绿阔叶混交林主要木本植物的生态位与种间联结. 林业科学研究, 2023, 36(3): 138-148.
- [36] 刘玉臣. 阔叶红松林群落优势树种生态位和种间联结. 温带林业研究, 2023, 6(2): 36-42.
- [37] 黄继红, 张金龙, 杨永, 马克平. 特有植物多样性分布格局测度方法的新进展. 生物多样性, 2013, 21(1): 99-110.
- [38] 卢子欣, 杨漫, 李彬, 胡俊杰, 于海彬. 喜马拉雅山脉种子植物海拔梯度分布格局及其影响因素. 应用生态学报, 2023, 34(7): 1787-1796.
- [39] 池秀莲, 唐志尧. 面积、温度及分布区限制对物种丰富度海拔格局的影响: 以秦岭太白山为例. 植物生态学报, 2011, 35(4): 362-370.
- [40] 王志恒, 唐志尧, 方精云. 生态学代谢理论: 基于个体新陈代谢过程解释物种多样性的地理格局. 生物多样性, 2009, 17(6): 625-634.
- [41] Matuszak S, Muellner-Riehl A N, Sun H, Favre A. Dispersal routes between biodiversity hotspots in Asia: the case of the mountain genus *Tripterospermum* (Gentianinae, Gentianaceae) and its close relatives. Journal of Biogeography, 2016, 43(3): 580-590.
- [42] 张博文, 秦娟, 任忠明, 陈子齐, 姚舜佳, 刘烨, 宋炎玉. 坡向对北亚热带区马尾松纯林及不同针阔混交林型林下植物多样性的影响. 生态环境学报, 2022, 31(6): 1091-1100.
- [43] 盘远方, 李娇凤, 黄昶吟, 刘润红, 姜勇, 陆志任, 梁士楚. 桂林岩溶石山不同坡向灌丛植物多样性与土壤环境因子的关系. 广西植物, 2019, 39(8): 1115-1125.
- [44] 张荣, 余飞燕, 周润惠, 董洪君, 王敏, 叶鑫, 郝建锋. 坡向和坡位对四川夹金山灌丛群落结构与物种多样性特征的影响. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2507-2514.
- [45] 曹运强, 崔立志, 郭敬丽, 巩建新. 不同坡向对油松中龄林林下植物多样性的影响研究. 河北林果研究, 2015, 30(1): 51-56.