

四川卧龙亚高山林线生态交错带群落的种-多度关系

石培礼¹, 李文华¹, 王金锡², 刘兴良²

(1. 中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京 100101; 2. 四川省林业科学研究院生态研究所, 成都 610081)

摘要:以盖度作为物种多度指标, 用描述物种多度分布的模型: 断棍分布、几何级数分布、对数级数分布和截尾对数正态分布研究了卧龙巴郎山岷江冷杉林线交错带附近草本群落的种-多度分布关系。结果表明, 截尾对数正态分布和对数级数分布能较好地拟合交错带附近群落的种-多度分布, 截尾对数正态分布模型更适合交错带群落, 对数级数分布较好地适合亚高山草甸群落。对数级数分布的参数 α 和对数正态分布的参数 λ 是反映群落结构特征内在性质的量, 可以作为物种多样性指数运用, 它们能较好地反映群落的物种丰富度。上述两个参数值的变化趋势表明, 由岷江冷杉林到林线交错带, 物种多样性逐渐增加, 并在林线交错带出现峰值; 经林线向林外草甸多样性逐渐降低, 但亚高山草甸仍比岷江冷杉林内草本群落拥有更高的物种多样性。

关键词: 卧龙自然保护区; 岷江冷杉; 林线; 交错带; 种-多度关系; 物种多样性

Species-abundance relation of herb communities in subalpine timberline ecotone of Wolong Natural Reserve, Sichuan Province, China

SHI Pei-Li¹, LI Wen-Hua¹, WANG Jin-Xi², LIU Xing-Liang (1. Commission for Integrated Survey of Natural Resources, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Institute of Ecology, Sichuan Forestry Research Academy, Chengdu 610081, China)

Abstract: By using species-abundance distribution models Broken Stick, Geometric Series, Log Series and Truncated Log Normal, percent cover of every species was used as indicator of abundance to study species-abundance relations of herb communities along transects across subalpine timberline ecotone of *Abies faxoniana* forest in Balang Mountain of Wolong Natural Reserve, Sichuan Province, southwestern China. The results showed that Truncated Log Normal and Log Series distribution models can well fit to the species-abundance distribution of communities nearby timberline ecotone. The parameters of Log Series distribution α and of Truncated Log Normal λ , the intrinsic characteristics related to community structure, may be used as species diversity indices. They corresponded with species richness of communities fairly well. These parameters increasingly went up to maximum from fir forest to timberline ecotone, then decreased gradually through forest boundary to subalpine meadow. However, subalpine meadow possessed higher species diversity than herb communities within fir forest.

Key words: Wolong Natural Reserve; *Abies faxoniana*; timberline; ecotone; species-abundance relation; distribution; species diversity

文章编号: 1000-0933(2000)03-0384-06 中图分类号: Q145, Q948 文献标识码: A

种-多度的变化是生态群落最显著和连续的现象之一, 这种变化与群落本质有关的中心问题紧密联

基金项目: 国家基础研究发展规划(G199804800)、中国科学院青藏高原研究项目(KZ951-AL-20A, KZ95T-06)、国家自然科学基金(3990024)资助项目, 林业部四川资源与生态开放实验室的部分资助项目

本文得到中国科学院植物研究所董鸣研究员的指导与帮助, 在此谨致谢忱

收稿日期: 1998-06-17; 修订日期: 1999-03-26

作者简介: 石培礼(1968), 男, 博士, 副研究员。

系,产生了有关群落稳定性、资源配置、种-面积关系和进化过程的理论^[1]。物种-多度关系是群落结构多样性的一个重要的表征,它可以反映群落物种组成结构和物种利用生态位的状态,从而揭示种间关系和生态作用过程。

林线是山地垂直带亚高山和高山植被的分界线,在青藏高原东南部山地亚高山带分布着浩瀚的以云冷杉属为优势种的暗针叶林,森林上限和林缘高山杜鹃灌丛带或高山草甸,构成了林线生态交错带植被。林线交错带,特别是位于阳坡的亚高山暗针叶林和(亚)高山草甸生态交错带,微生境梯度变化非常剧烈,环境异质性强,草本层的反应异常敏感,孕育了丰富的物种多样性。研究林线交错带的种-多度关系有利于揭示群落结构和物种多样性格局以及进一步了解林线交错带的生态学过程。本文利用几种常见的种-多度分布模型研究四川卧龙巴郎山林线交错带群落物种-多度分布关系,力求揭示物种多度分布与交错带环境异质性的关系。

1 研究区概况

巴郎山位于邛崃山脉的东南坡,四川省卧龙自然保护区西北部,大约位于北纬 $31^{\circ}10'$,东经 $102^{\circ}55'$ 。四姑娘山-巴郎山一线是四川盆地边缘山地向川西高原过渡的生态交错带,受新构造运动的抬升和河流侵蚀作用的影响,地貌以高山深谷为主,山地平均海拔 4000m 以上。

卧龙气候受西风急流南支和东南季风交替影响,干湿季节分明。冬半年天气晴朗干燥,降雨量少;夏半年东南季风经岷江河谷溯流而上,受邛崃山脉迎风坡的阻挡,雨量丰沛,气候凉爽。据沙湾(海拔 1920m)气象观测资料,卧龙年均温 8.4°C ,1 月均温 -1.7°C ,7 月均温 17.0°C ,山地气温垂直递减率为 $0.44^{\circ}\text{C}/100\text{m}$ 。年降不量 846.5mm,其中夏季占 68.1%,年平均湿度为 80%^[2]。

卧龙山地植被垂直分异十分明显,从沟谷到山顶分布着亚热带山地常绿阔叶林和高山流石滩植被。巴郎山岷江冷杉(*Abies faxoniana*)林,分布于海拔 2600~3600(3800)m 之间,林线高度一般在 3600m 左右。阴坡岷江冷杉林线以上分布着大叶金顶杜鹃(*Rhodoendron faberi* subsp. *prattii*)和星毛杜鹃(*Rh. aster-ochroum*)等组成的杜鹃灌丛带,阳坡主要分布着川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)亚高山灌丛,在谷尾的支沟和谷坡的阴面分布岷江冷杉林,岷江冷杉林线以上广泛分布着亚高山或高山草甸,阳坡林线较阴坡低,位于 3300~3600m 之间。

本研究样地设置于阳坡的巴郎山公路下,海拔 3400m 左右。林线乔木种类为岷江冷杉、糙皮桦(*Betula utilis*)、西南樱桃(*Prunus pilosiuscula*)等,林缘灌木繁茂,盖度达 90% 以上,主要种类有大叶金顶杜鹃、星毛杜鹃、陇塞忍冬(*Lonicera tangutica*)、蕊被忍冬(*L. gynochlamydea*)、陕甘花楸(*Sorbus rufopilosa*)、冰川茶藨(*Ribes galciae*)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)、蒙古绣线菊(*Spiraea mongolica*)、宝兴子(*Contoneaster moupinensis*)等,林缘以外是以糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens*)为优势种的亚高山草甸,林线交错带混杂着草甸和岷江冷杉林下的草本种类,优势种由多种橐吾(*Ligularia* spp.)、毛叶藜芦(*Veratrum nigrum*)、卵叶韭(*Allium ovalifolium*)、空茎驴蹄草(*Caltha fistulosa*)和多种苔草(*Carex* spp.)等组成。

2 研究方法

2.1 取样方法

本研究采取样线法取样,样线沿垂直于等高线方向布设。共设置 5 条长 500m 的平行样线,样线间离 50m,其中,每条样线经林线向岷江冷杉林内方向长度为 350m,经林线向亚高山草甸方向 150m。由于林线交错带的物种组成变化较为复杂,故需要加密样方调查。在样线上分别沿向林内和林外草甸方向以每隔 10m 的间距先各设置 5 个取样点,50m 以后每隔 20m 设置一个取样点,在每一取样点随机设置 2 个 $1 \times 1\text{m}^2$ 的草本样方。每条样线对等位置上的样方合为一个样地单位,包括林线样地共有样地单位 31 个,每个样地单位共有草本样方 10 个,记录草本层种类、平均高度和盖度。根据样地单位的位置和所属的群落类型,将交错带附近的样地合并为 8 个群落(表 1),以探求林线交错带附近群落的种多度与环境梯度的关系。种-多度关系的拟合通常是以每一种的个体数量为基础的,但群落调查中由于草本层的个体数难以确定,因此,一些表示物种相对重要性的一些变量如生物量、盖度和重要值等都可以利用^[1]。本研究以百分盖度为多度指标拟合种-多度分布。

2.2 种-多度分布模型

在一个群落中,物种的相对多度按丰富程度由高到低的顺序排列绘制成图,就可观察和拟合物种的特征分布。在配合多度数据动力的推动下,一些统计模型得到了发展。常见的几种多度分布模型^[3]如下:

①几何级数分布(Geometric series distribution)

几何级数分布中,从最丰富的物种到稀有种的多度理论分布:

$$n_i = NC_k k(1 - k)^{i-1}$$
(1)

$$C_k = (1 - (1 - k)^s)^{-1}$$
(2)

式中, n_i 为第 i 种的多度, N 为总多度, C_k 为一个常数, S 为观测到的总种数, k 为在可获得的资源或空间中每个物种所占的比例。 k 值可以通过(3)式计算:

$$N_{\min}/N = (k/(1 - k))(1 - k)^s/(1 - (1 - k)^s)$$
(3)

其中, $N_{\min}$ 为最稀有种的多度。

②对数级数分布(Log series distribution)

对数级数分布首次由 Fisher 推导^[4],具有 n 个个体的物种期望:

$$E_n = \alpha X^n/n \quad n = 1, 2, \dots$$
(4)

通过式(5)和(6)求出参数 X 和 α 值,

$$S/N = (-\ln(1 - X))((1 - X)/X)$$
(5)

$$\alpha = N(1 - X)/X$$
(6)

③断棍分布(Broken stick distribution)

MacArthur 提出物种多度分布的断棍分布模型^[5],该模型多度级中具有 n 个个体的物种数量为:

$$S(n) = (S(S - 1)/N)(1 - n/N)^{s-2}$$
(7)

式中 $S(n)$ 为多度级中具有 n 个个体的物种数量。

④截型对数正态分布(Truncated log normal distribution)

截型对数正态分布由 Preston^[6]引入种-多度关系研究,这种分布是一种左端截断的对数正态分布,对数正态分布的形式:

表 1 卧龙巴郎山林线交错带附近几个群落的样地信息
Table 1 Some information of the communities near fir timberline ecotone at Balang Mountain, Wolong Natural Reserve

群落代号 No. of comm.	群落类型 Community types	样地号 Plot No.	位置(距林线的距离) Distance from timberline	物种数 Species number
1	岷江冷杉郁闭林 ^①	f20~f17	350~290m	17
2	郁闭林疏林交错带 ^②	f14~f11	230~170m	40
3	岷江冷杉疏林 ^③	f09~f06	130~70m	35
4	冷杉林林缘 ^④	f05~f02	50~20m	63
5	冷杉林线交错带 ^⑤	f02~m01	Abies forest 20m, timberline, meadow 10m	69
6	林缘草甸 ^⑥	m01~m04	10~40m	56
7	草甸 ^⑦	m04~m07	40~90m	45
8	草甸	m07~m10	90~150m	32

①Abies close forest; ②Ecotone between close and thin Abies forest; ③Thin Abies forest; ④Boundary of thin Abies forest; ⑤Abies timberline ecotone; ⑥Meadow nearby timberline; ⑦Subalpine meadow

$$S(R) = S_0 \exp(-a^2 R^2)$$
(8)

式中, $S(R)$ 为第 R 个倍频程物种的数量, S_0 为模拟模型中的总物种数的估计值, $a = (2\sigma^2)^{1/2}$ 为正态分布曲线宽度的倒数,是一个与样本大小有关的参数, σ 为标准差。

表 2 几何级数分布的拟合结果

Table 2 Test result of geometric series distribution

群落 Comm.	k	自由度 df	X^2	吻合概率 Fitness(%)
1	1.685	16	254.82	× *
2	0.125	39	209.84	×
3	0.115	35	28.93	75
4	0.078	62	394.69	×
5	0.070	68	1989.66	×
6	0.084	56	954.88	×
7	0.110	45	1038.14	×
8	0.165	31	967.96	×

* × 表示不符合该类分布 The symbol '×' represents that it is not conform to that distribution type

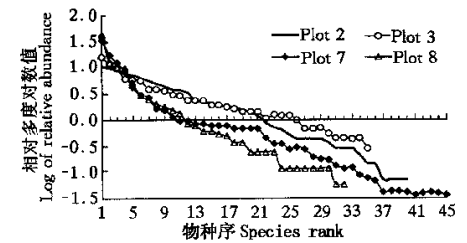


图1 对数级数分布的多度-物种序列图

Fig. 1 The relative-cover curve for log series distribution

3 研究结果

3.1 种-多度分布关系拟合

采用4种分布对8个群落的数据进行拟合,进行 X^2 检验的结果见表2~5,可以看出对数级数分布和截尾对数正态分布能够较好的拟合8个群落的物种多度数据,而几何级数分布和断棍分别只能较好的拟合部分群落的多度分布。从表2可以看出,除岷江冷杉疏林草本群落的多度较符合几何级数分布外,其它群落的多度都不符合几何级数分布。

表3表明除样地6,即林缘草甸外,其余群落都比较符合对数级数分布,对数级数分布要求优势种的多度很大,在递减的多度序列中每一物种都比下一物种的数量更为丰富。由表中可以看出在岷江冷杉郁闭林和疏林交错带、岷江冷杉疏林和亚高山草甸这种分布类型表现得特别明显。以上群落各物种的相对多度对数值按物种序作图如图1所示,可以看出样地7和8,亚高山草甸的多度种序曲线变化较陡,说明优势种的地位特别明显,在亚高山草甸这一气候条件较为恶劣的地方,适合的优势种优先占有生态位,使常见种和稀有种的发展受到约束,从而使稀有种的盖度较低,体现了亚高山草甸优势种明显,同时由多种常见种和稀有种组成的特点。而岷江冷杉郁闭林疏林交错带、冷杉疏林因为小环境刚从相对均质的冷杉郁闭林过渡过来,虽有环境的异质性,但还是相对较为均匀,使得优势种的地位相对降低,常见种和稀有种都占有相当成分。

由表4可以看出,截形对数正态分布能够较好地拟合岷江冷杉林线周围的大多数群落,其中,岷江冷杉郁闭林疏林交错带、冷杉林缘、林线交错带和林缘草甸这几个位于群落之间的交错区的物种多度分布较好地符合截形对数正态分布,除样地2物种多度降低较陡外,其它几个交错区群落的物种多度序列下降较缓(图2),这表明群落的常见种较多,十分丰富和稀有的种类都较少。这可能是位于群落的交错区,相邻群落的物种共存,并且拥有自身的特有种,使得优势种的地位表现得不是太明显。由表5可见,岷江冷杉郁闭林和疏林多度分布符合断棍分布,多度分布近似一条直线(图3),理论上断棍分布所有的物种都有相近的多度。

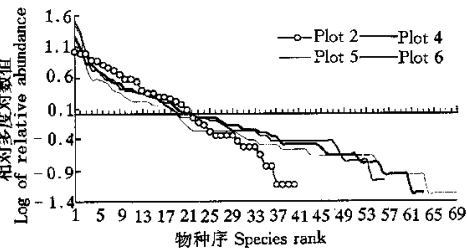


图2 对数正态分布的多度-物种序列图

Fig. 2 The abundance-species rank diagram of truncated normal distribution

表3 对数级数分布的拟合结果

群落 Comm.	α	x	自由度 df	X^2	吻合概率 Fitness(%)
1	4.10	0.984	6	11.25	20
2	8.28	0.985	8	6.97	70
3	7.70	0.994	8	7.65	70
4	12.63	0.993	9	13.17	10
5	14.00	0.992	8	11.75	25
6	11.61	0.992	8	16.52	×*
7	8.83	0.994	8	5.87	80
8	5.62	0.997	8	3.69	90

* ×同表2, × is as same as table 2

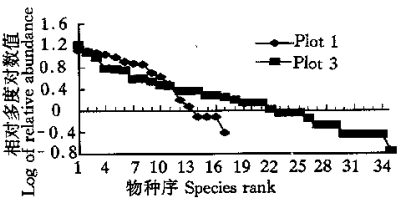


图3 物种多度分布的断棍分布曲线

Fig. 3 The abundance-species rank diagram of broken stick distribution

表 4 截形对数正态分布的拟合结果

Table 4 The test result of truncated log normal distribution

群落 Comm.	S_0	σ	λ	自由度 df	X^2	吻合概率 Fitness
1	17.17	0.517	33.22	3	7.251	5
2	40.87	0.565	72.33	6	3.549	75
3	35.24	0.569	61.95	5	8.920	30
4	63.94	0.587	108.91	7	3.178	80
5	71.79	0.599	119.79	7	1.828	90
6	57.11	0.561	101.74	6	5.655	60
7	48.43	0.649	74.68	7	8.688	25
8	34.93	0.737	47.36	7	6.637	40

表 5 断棍分布的拟合结果

Table 5 The test result of broken stick distribution

群落 Comm.	自由度 df	X^2	吻合概率 Fitness
1	6	5.779	40
2	7	18.797	× *
3	6	6.918	40
4	8	191.59	×
5	9	305.22	×
6	9	976.37	×
7	8	181.24	×
8	7	70.714	×

* ×表示不符合该类分布 The symbol ‘×’ represents that it is not conform to that distribution type

3.2 种-多度分布模型参数与群落的多样性

因为对数级数分布和截型对数正态分布模型能够拟合岷江冷杉林线交错带附近大多数群落的多度分布,因此,可以使用这两种分布的特征参数来作为多样性指数。对数级数分布的参数 α 是反映群落内在性质的量,被普遍用作多样性指数^[3,7,8],对数正态分布的统计参数 λ 由 S_0/σ 计算而来,它是多样性的表征量,也可以用作多样性指数^[3]。将表 3 的 α 值和表 4 的 λ 值与计算出的物种丰富度和物种多样性指数^[1]列入表 6 进行比较,可以看出这两个参数与物种丰富度和多样性指数有一致的变化趋势,就是从岷江冷杉林到林线交错带然后到林外亚高山草甸的生物多样性指数先增加,在林线交错带达到峰值,然后逐渐减小。对数级数分布的 α 值与物种丰度指数 RI (Margalef 指数)有近似相同的值。另外还可以看出,岷江冷杉郁闭林和疏林交错带的多样性指数有一个小峰,林外亚高山草甸的多样性指数大于岷江冷杉林内草本层的物种多样性指数,这说明岷江冷杉林线生态交错带具有较高的物种多样性,随着向林缘方向乔木层透光度的增加,草本层的物种属逐渐增加,在林线交错带达到最大值,林外草甸物种丰富度较岷江冷杉林高。

表 6 种-多度分布模型特征参数与特种多样性的关系

Table 6 The relationship between characteristic parameters of speciesabundance distribution models and species diversity in communities

群落类型 Communities	Log series	Log normal	物种丰富度 Species richness			多样性指数 Species diversity indices		
	α	λ	No. *	$R1$	$R2$	H'	$N1$	$N2$
1	4.10	33.22	17	3.47	1.7	2.6	13.52	13.29
2	8.28	72.33	40	8.47	4	3.35	28.53	28.98
3	7.70	61.95	35	7.38	3.5	3.3	27.07	27.58
4	12.63	108.91	63	13.46	6.3	3.63	37.74	29.99
5	14.00	119.79	69	14.77	6.9	3.69	39.91	26.4
6	11.61	101.74	56	11.94	5.6	3.61	36.91	27.7
7	8.83	74.68	45	9.55	4.5	3.16	23.67	14.91
8	5.62	47.36	28	5.86	2.8	2.83	17.01	12.02

* No. :物种数 Number of species; $R1$:Margalef index; $R2$:Menhick index; H' :Shannon-Wiener index; $N1$:Hill index; $N2$:Hill index

4 讨论与结论

岷江冷杉林线附近 8 个群落四种种-多度分布的检验结果和显著性程度列于表 7。由表 7 可以看出,交错带群落,包括岷江冷杉郁闭林疏林交错带群落(2)、冷杉林缘群落(4)、冷杉林线群落(5)和林缘草甸群落(6)的种多度分布都很好地符合对数正态分布;岷江冷杉疏林群落(3)和亚高山草甸群落(7,8)的种-多度分布能更好地用对数级数分布类拟合;岷江冷杉郁闭林群落(1)的种-多度分布较好地符合断棍分布,岷江冷杉疏林群落(3)的多度分布较好地符合几何级数分布。

Whittaker^[9]将生态位的定义为群落中种的位置,包括资源利用、活动时间、水平和垂直位置、种间的

作用方式等,拉德维格^[1]认为种-多度格局反映了生态群落的组织过程和生态位占有关系,因此,许多生态学家发展了试图用生态位的利用形式来解释观察到的多度分布的假说^[1,10]。

Macrther 提出了物种分布的随机生态位假说(Random niche boundary hypothesis)^[5],他假设群落物种多度是一个常数,物种之间生态位不发生重叠,各物种按它们的相对优势随机地占有生态位分割资源,这种分布模式就是断棍分布模型。岷江冷杉林草本群落物种多度分布符合断棍分布,多度分布近似一条直线。该群落生境相对均匀,草本层物种组成较为贫乏,优势种及其地位不甚明显,在各物种多度结构中个体数量差别并不显著。

Whittaker 提出了生态位的优先占领假说(Niche pre-emption hypothesis)^[9],假设物种的个体数量与它们占有的资源数量成比例,如果物种按照优势程度排列,则各物种之间的个体数量的比例相同,这可以使用几何分布来拟合。位于林外以糙野青茅为优势种的典型亚高山草甸群落种-多度符合几何分布,生境条件较为严酷,优势种得以强有力的发展,个体数量多,优势种对群落的组成和结构有较大的影响,出现了较多稀有种。

表 7 岷江冷杉林线交错带附近各群落的物种-多度分布类型的 χ^2 检验

Table 7 The χ^2 test of species-abundance distribution in different communities near timberline ecotone of *Abies faxoniana* forest

群落 类型 Community types	种-多度分布类型 Species-abundance distribution types			
	几何级数 分布 Geometric series	对数级数 分布 Log series	对数正态 分布 Truncated log normal	
			分布	断棍分布 Broken stick
1	×	×	×	1
2	×	2	1	×
3	2	1	4	3
4	×	×	1	×
5	×	×	1	×
6	×	×	1	×
7	×	1	2	×
8	×	1	2	×

* ×表示不符合该类分布。The symbol ‘×’ represents that it is not conform to that distribution type.
数字表示显著性程度的顺序 The values in the table indicate the sequence of significance.

Preston 采倍频程的对数正态分布来拟合物种多度分布^[4],对数正态分布适用于生境分化重叠的环境中,物种丰富且经常处于相似的营养级别。这样,物种的相对重要性由许多分别影响各物种的独立变量所决定,也就是说,物种所占生境的范围或利用资源的情况在超维体积生态空间是由种间竞争取得优势的因素决定的^[10]。位于林线附近的交错带群落的种多度分布都能很好地符合对数正态分布,这些群落环境异质性较高,环境条件相对较好,相邻群落的物种分别位于各自分布的极限,在此存在着极为激烈的生态位重叠和种间竞争,在交错带相邻群落的优势种的地位显著降低,十分优势的物种和十分稀有的物种都很少,而大多数是处于中间状态的常见种,同时出现了一些交错带的特征种。如在岷江冷杉林线交错带出现一些特征种莲叶橐吾(*Ligularia nelumbifolia*)和卵叶韭等,物种的多样性冲淡了优势种的地位,因此,物种丰富且分布较为均为。对数级数分布的参数 α 和对数正态分布的参数 λ 是反映群落结构特征内在性质的量,可以作为物种多样性指数运用,它们能较好地反映群落的物种丰富度和物种多样性。

参考文献

[1] 拉德维格 J A,蓝诺兹 J F. 李育中,等译. 统计生态学——方法和计算入门. 呼和浩特:内蒙古大学出版社,1990. 42~53.
[2] 卧龙自然保护区管理局,等. 卧龙植被及资源植物. 成都:四川科技出版社,1987. 8~10.
[3] Magurran A E. *Ecological Diversity and its Measurement*. New Jersey:Princeton University Press,1988. 11~30.
[4] Fisher R A,Corbet A S and Williams C B. The reation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*,1943,**12**:42~58.
[5] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species. *Proc. Acad. Sci. USA*,1957,**43**:293~295.
[6] Preston F W. The commonnes and rarity of species. *Ecology*. 1948, **25**:254~283.
[7] Taylor L R,Kempton R A and Woiwod I P. Diversity statistics and the log series model. *Journal of Animal Ecology*,1976, **45**:255~271.
[8] 马克平,刘灿然,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性Ⅲ. 几种类型森林群落的种-多度关系研究. *生态学报*,1997, **17**(6):573~583.
[9] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*. 1972, **21**:213~251.
[10] 赵志模,郭依泉. 群落生态学原理与方法. 重庆:科学技术文献出版社重庆分社,1990. 147~172.