DOI: 10.5846/stxb201801110086
温佩颖,金光泽.地形对阔叶红松林物种多样性的影响.生态学报,2019,39(3): - .
Wen P Y, Jin G Z.Effects of topography on species diversity in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest.Acta Ecologica Sinica,2019,39(3): - .

地形对阔叶红松林物种多样性的影响

温佩颖,金光泽*
东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨　150040

摘要:为了更好地了解阔叶红松林(*Pinus koraiensis*)物种多样性的维持机制,对不同地形下的阔叶红松林乔木和灌木种,进行了物种多样性指数比较、物种多度分布模型拟合及物种多样性指数与环境因子的排序分析。结果表明,乔木在阴坡、半阴坡的丰富度显著高于半阳坡;灌木在坡度>25°处的均匀度显著高于坡度<6°处,在谷地处的 4 个多样性指数显著低于其他坡位,在阴坡、半阴坡处的 4 个多样性指数显著高于平地。统计模型、生态位模型、中性模型在不同地形下均能够通过拟合优度检验,物种多度分布在不同地形间差异不明显;地形对乔木的多样性指数的影响:海拔>凹凸度>坡度>坡向>坡位,对灌木的多样性指数的影响:坡位>海拔>坡向>坡度>凹凸度,土壤对乔木的物种多样性指数的影响:土壤 pH>土壤容重>土壤有效 N 含量>土壤速效 K 含量,对灌木的物种多样性指数的影响:土壤 pH>土壤有机质含量>土壤速效 P 含量>土壤全 N 含量>土壤全 P 含量。总体而言,物种多样性随着坡度的增加而增加,阴坡处最高,谷地处最低。

关键词:物种多样性;物种多度分布;阔叶红松林;地形

Effects of topography on species diversity in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest

WEN Peiying, JIN Guangze*
Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, *China*

Abstract: To better understand the mechanism regulating the species diversity of mixed broadleaved-Korean pine (*Pinus koraiensis*) forest, the species diversity index, goodness-of-fit test of six models for species-abundance distribution, and the significance test between environmental factors and ordination axis of arbor and shrub in the different topographies of mixed broadleaved-Korean pine forest were analyzed. The results showed that the abundance of arbor at the shady and semi-shady slopes is significantly higher than that in the semi-sunny slopes. The shrubs at slope gradient greater than 25 degrees were significantly higher than that at slope gradient less than 6 degrees. The slope position exhibited a significant effect on the four diversity indices of shrub, and valley was significantly lower than those of other slope positions. The four diversity indices of arbor at the shady and semi-shady slopes are significantly higher than those at flats. Statistical models, niche models, and neutral models can be tested by fitting goodness under different topographies, but species distribution in different topographies was not obvious. The effects of topographic factors on species diversity of arbor were in the order: elevation > concavity > slope aspect > slope aspect > slope position. The effects of topographic factors on species diversity of shrub were in the order: slope position > elevation > slope position > slope gradient > concavity. The effects of soil factors on species diversity of arbor were in the order: pH > BD > SHN > SAK. The effects of soil factors on species diversity of shrub were in the order: pH > SOC > SAP > STN > STP. In general, the species diversity increased with the increase in slope, and the species diversity at shady slope was the highest, and that at the valley was the lowest.

基金项目:国家自然科学基金重点项目(31730015)
收稿日期:2018-01-11;　　**网络出版日期**:2018-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: taxus@126.com

Key Words: species diversity; species-abundance distribution; mixed broadleaved-Korean pine forest; topography

地形是间接的环境因子[1],地形的改变,往往会引起光照、温度、湿度等环境因子的改变,这些环境因子的改变又将对物种组成产生重要的影响[2]。坡度主要影响太阳投射角进而对其他环境因子产生影响[3],坡度较缓的地区通常土层比较深厚、水分含量较高、无机盐淋失不严重、土壤酸性较弱;坡向主要影响太阳辐射强度和日照时数进而对其他环境因子产生影响,对于北半球,阳坡的辐射强度和日照时数均高于阴坡,因此阳坡较阴坡而言,温度高、蒸发量大、湿度小、土壤风化比较强、土壤有机质少、较干旱贫瘠[4];坡位的变化影响着土壤含水量,从谷地到山脊,土壤含水量逐渐变低;除此之外,随着海拔升高,温度逐渐降低,并且在一定范围内,海拔升高,降雨量增加,空气湿度增加。山地条件下,地形变化较大,环境条件复杂,物种组成也存在差异[5]。

物种多样性是生物多样性在物种层次的表现形式[6],物种多样性的维持机制一直是生态学家的研究重点[7]。近年来,生态学家提出了众多多样性指数,其中 Simpson 优势度指数和 Shannon—Wiener 多样性指数可以综合地反映物种的丰富度和均匀程度,是目前应用普遍的测度指标[8-10]。除了多样性指数之外,物种多度分布模型也逐渐发展起来,包括基于统计学的模型如对数级数分布[11],基于生态位的模型如优势度优先模型[12],基于非生态位的模型如动态模型[13],以及中性模型[14]等,通过对物种多度图进行不同模型的拟合,研究者可以从拟合结果更加客观地总结出不同群落集聚状态。在森林群落中,生态学家越来越关注物种多样性在时空尺度上的变化规律[15],并提出解释物种多样性维持机制的理论,比较著名的有生态位理论和中性理论[16]。

地形对森林物种多样性的影响方面,Brian 等[17]对阿拉斯加内陆北方森林多样性的研究发现人为因素与地形因素的结合对多样性的预测具有很大的影响,Eric 等[18]对新几内亚的森林结构,植物多样性和当地特有种群的研究发现地形通过影响微气候以及土壤属性进而影响物种多样性,Currie 等[19]通过对北美树木的研究发现物种丰富度有着明显的地理差异性,Lomolino[20]通过研究发现山脉较多的国家比山脉较少的国家拥有更丰富的植物,Ramin 等[21]通过对木本植物物种多样性及其在中央扎格罗斯森林地形因子的关系的研究发现坡度低于 15°,坡向为阴坡,无坡位区分,海拔 2100—2200 m 处物种多样性最高。在国内,区余端等[22]对粤北山地森林物种分布的研究发现坡向、坡度和坡位的综合作用对不同生长型的植物的物种分布格局具有显著影响;黄金燕等[23]对卧龙自然保护区物种多样性的研究发现坡度对该地区的物种多样性没有显著影响,而坡向对物种丰富度有显著影响,且物种多样性表现为灌木>乔木>草本。保持不同地形上的多样性是保护和改善区域生物多样性的良好方法[24]。

阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林主要分布于我国东北的东部山区,是该地区典型的地带性植被。与全球同纬度地区的森林相比,阔叶红松林具有独特的建群种,丰富的物种多样性以及较多的亚热带成分,在保持水土、环境保护以及维护生物多样性稳定方面具有重要的作用。但因过度采伐,导致阔叶红松林的资源急剧下降,如小兴安岭地区以红松为主的针阔混交林仅分布于 3 个保护区,其他则为各林业局的零星的红松母树林,阔叶红松林生态系统处于资源和生态危机的阶段[25]。

近年来,地形对阔叶红松林的影响主要集中在幼苗和灌木更新[26-27],树木的分布、生长和存活[28-30]以及粗木质残体分布[31]的影响。本研究将探讨地形对阔叶红松林物种多样性的影响,主要包括探讨不同地形条件下物种多样性的差异,构建不同地形条件下物种等级多度图并选择适合的物种多度分布模型进行拟合、解释,同时结合排序的方法探讨地形以及土壤的理化性质对物种多样性的解释量,为理解阔叶红松林的物种多样性的维持机制提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究地区概况

本研究在黑龙江凉水国家级自然保护区(47°10′50″,128°53′20″)进行,该保护区位于黑龙江省伊春市带

岭区,地处小兴安岭南部达里带岭支脉东部,海拔位于 280—707 m,属于典型的低山丘陵地貌,地形复杂,地带性土壤为暗棕壤。研究区属于大陆性季风气候,年平均气温为-0.3℃,年平均降水量为 676 mm。区内森林茂盛,地带性顶极植被为阔叶红松林,以红松做为优势种,以冷杉(*Abies nephrolepis*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、色木槭(*Acer mono*)、花楷槭(*Acer ukurunduense*)、青楷槭(*Acer tegmentosum*)、裂叶榆(*Ulmus laciniata*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、枫桦(*Betula costata*)等为主要伴生树种,以毛榛子(*Corylus mandshurica*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)、瘤枝卫矛(*Euonymus pauciflorus*)、东北山梅花(*Philadelphus schrenkii*)等为主要伴生灌木。

1.2　样地调查与概况

2005 年,参照 BCI(Barro Colorado Island)50 hm^2样地的操作技术规范,作者于黑龙江凉水国家级自然保护区内建立了 9 hm^2 的固定监测样地。将整个样地划分成 900 个 10 m×10 m 的样方,对每个样方进行调查,精确测量所有胸径≥1 cm 的木本植物,记录每株树木的种名、胸径、树高、坐标和生活状态(存活、倒伏、枯立)并挂牌。于 2010 年、2015 年完成样地复查。本研究采用 2015 年的样地复查数据。样地海拔位于 425—509 m,样地内乔木主要以青楷槭、花楷槭、色木槭、红松、裂叶榆、紫椴等为主;灌木主要以毛榛子、刺五加、瘤枝卫矛、东北山梅花等为主。

将每个 10 m×10 m 的样方划分成 4 个 5 m×5 m 的小样方,共计 3600 个小样方,野外实地调查每个小样方的坡位、坡向、坡度、海拔及凹凸度 5 个地形因子。其中,坡位分为谷地、下坡、上坡和山脊四个等级;坡向分为阴坡(337.5—22.5°,22.5—67.5°)、半阴坡(67.5—112.5°,292.5—337.5°)、平地、半阳坡(112.5—157.5°,247.5—292.5°)和阳坡(157.5—247.5°)5 个等级;坡度分为:<6°,6—15°,16—25°和>25°共 4 个等级[31]。

整个样地划分为 20 m×20 m 样方,选择 256 个样方交叉点作为采样基点,每个基点的北、东北、东、东南、南、西南、西或西北 8 个方向中随机选择一个方向,在选择的方向上距离基点 2 m、5 m 或 8 m 处随机选择两点作为采样点,用土钻在 0—10 cm 深度处采集 3 份土样混匀放入密封袋,带回实验室后除去土样中的植物根系及动植物残体,取部分土壤用烘干法测定土壤含水率,剩下的土样自然风干后磨细并过筛,测定其余的土壤指标。本研究中测定了 10 项土壤指标,分别为土壤容重(BD)、土壤 pH 值(pH)、土壤速效 K 含量(SAK)、土壤速效 P 含量(SAP)、土壤有效 N 含量(SHN)、质量含水率(SMM)、土壤有机质含量(SOC)、土壤全 N 含量(STN)、土壤全 P 含量(STP)、体积含水率(SVM)[32]。其中 SOC 采用碳氮分析仪 multi N/C 2100 测定,STN 采用凯氏定氮仪 Kjeltec 8400 测定,其余指标采用土壤分析技术规范的方法测定[33]。

1.3　数据处理

1.3.1　物种多样性指数

采用样方数—平均数曲线法[34],对所有 5 m×5 m 的小样方进行随机取样,当样方数为 48 个时,样方物种平均数趋于稳定,因此在坡度、坡位、坡向的各等级均随机抽取 48 个样方进行了分析。

利用相对盖度分别计算乔木和灌木的 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数以及 Patrick 指数 4 个物种多样性指标,采用最小显著差数法(LSD)检验不同地形条件下物种多样性指数的差异。

Shannon-Wiener 多样性指数(H'):　$H' = -\sum P_i \ln P_i$

其中 P_i表示 i 物种的盖度占群落中总盖度的比例

Simpson 优势度指数(D):　$D = 1 - \sum P_i^2$

Pielou 均匀度指数(E):　$E = D/\ln S$

其中 S 是样地内物种数

Patrick 丰富度指数(S):　$S = S$

1.3.2　物种多度分布模型的拟合

分别绘制乔木和灌木在不同地形条件下的物种等级多度图,采用 6 种模型对物种等级多度图进行拟合,并采用 Kolmogorov-Smirnov 检验法对拟合的模型进行优度检验。6 种模型分别为基于统计学的对数级数模型

(Log series model)[35]和对数正态模型(Log normal model)[36],基于生态位理论的分割线段模型(Broken stick model)和生态位优先占领模型(Niche preemption model)[34],基于中性理论的复合群落零和多项式模型(Metacomminity zero-sum multinomial distribution model)[37]和 Volkov 模型(Volkov model)[38]。利用 AIC (*Akaike information criterion*)值判断模型拟合的优良性,AIC 值越小,模型拟合程度越好[39]。

1.3.3 冗余分析(Redundancy Analysis , RDA)

采用冗余分析(RDA),分别对乔木和灌木的 4 个物种多样性指数数据集与 15 个环境因子(地形和土壤理化性质)数据集进行排序,解释物种多样性指数与环境因子之间的关系。排序图中,环境因子的箭头长度表示其与物种多样性指数的关系强弱,箭头连线与排序轴的夹角表示其与排序轴的相关性,夹角越小,该环境因子与排序轴相关性越高。

本研究的数据分析采用 R—3.3.3 软件,其中物种多度分布模型拟合采用 sads 包[40],Kolmogorov-Smirnov 检验采用 Matching 包[41],冗余分析采用 vegan 包[42]。

2 结果

2.1 地形对阔叶红松林物种多样性指数的影响

对于乔木,阴坡和半阴坡的 Patrick 丰富度显著高于半阳坡,而其他地形的物种多样性指数均没有显著差异。对于灌木,坡度 >25°处的 Pielou 均匀度指数显著高于坡度 <6°处;谷地处 4 个多样性指数均显著低于其他坡位;坡向对 4 个多样性指数也均影响显著,4 个多样性指数均在阴坡处最高,在平地处最低(表 1)。

表 1 不同地形条件下的阔叶红松林物种多样性指数

Table 1 Species diversity index in the different topographies of a mixed broadleaved-Korean pine forest

地形 Topography	乔木 Arbor				灌木 Shrub			
	丰富度指数 Patrick's richness index	优势度指数 Simpson's index	多样性指数 Shannon-Wiener function	均匀度指数 Pielou's evenness index	丰富度指数 Patrick's richness index	优势度指数 Simpson's index	多样性指数 Shannon-Wiener function	均匀度指数 Pielou's evenness index
坡度 Slope								
<6°	2.54±1.148	0.196±0.215	0.348±0.355	0.189±0.213	1.98±1.263	0.228±0.262	0.390±0.463	0.229±0.265b
6°—15°	2.44±1.486	0.159±0.207	0.288±0.368	0.153±0.195	1.98±0.863	0.247±0.221	0.404±0.353	0.286±0.250ab
16°—25°	2.29±1.091	0.132±0.184	0.243±0.319	0.132±0.165	2.02±1.062	0.265±0.244	0.440±0.418	0.288±0.260ab
>25°	2.40±1.173	0.133±0.188	0.249±0.319	0.123±0.161	2.13±1.178	0.314±0.258	0.512±0.448	0.344±0.278a
坡位 Position								
谷地 Valley	2.33±1.478	0.207±0.203	0.347±0.327	0.229±0.234	1.69±0.854b	0.178±0.211b	0.294±0.351b	0.216±0.243b
下坡 Lower slope	2.29±1.320	0.176±0.211	0.314±0.365	0.172±0.198	2.38±1.160a	0.332±0.265a	0.565±0.457a	0.329±0.252a
上坡 Upper slope	2.48±1.185	0.212±0.209	0.352±0.327	0.214±0.218	2.23±0.905a	0.308±0.225a	0.503±0.367a	0.349±0.250a
山脊 Ridge	2.48±1.321	0.218±0.213	0.372±0.349	0.221±0.217	2.23±1.057a	0.335±0.235a	0.542±0.400a	0.381±0.265a
坡向 Aspect								
阴坡 Shady slope	2.69±1.114a	0.232±0.214	0.402±0.342	0.220±0.213	2.06±1.040a	0.310±0.260a	0.503±0.438a	0.342±0.277a
半阴坡 Semi-shady slope	2.65±1.436a	0.149±0.181	0.267±0.295	0.139±0.169	2.23±1.134a	0.274±0.255a	0.470±0.434a	0.275±0.253ab
平地 Flat	2.54±1.320ab	0.214±0.235	0.373±0.397	0.196±0.217	1.60±0.818b	0.167±0.226b	0.270±0.366b	0.193±0.257b
半阳坡 Semi-sunny slope	2.10±0.928b	0.183±0.224	0.312±0.363	0.194±0.235	2.04±1.091a	0.249±0.239ab	0.417±0.407ab	0.271±0.260ab
阳坡 Sunny slope	2.33±1.294ab	0.180±0.200	0.332±0.330	0.195±0.234	1.96±1.091ab	0.238±0.250ab	0.400±0.435ab	0.264±0.257ab

2.2 地形对阔叶红松林物种多度分布的影响

对于乔木,6 个模型均通过了拟合优度检验(表 2),通过 AIC 值可以判断,在斜坡处对数级数分布模型拟合效果要优于其他模型,而在其他坡度处生态位分割模型拟合较好;在下坡处复合群落零和多样式模型拟合效果要优于其他模型,而在其他坡位处生态位分割模型拟合较好;在平地和阳坡处生态位分割模型拟合较好,在其他坡向处,复合群落零和多项式模型拟合较好(图 1)。

表 2　不同地形条件下阔叶红松林乔木的物种等级多度与 6 个模型的拟合优度检验

Table 2　Goodness-of-fit test of six models for the species-abundance distribution for arbor of a mixed broadleaved-Korean pine fores

模型 Model	<6°			6—15°			16—25°			>25°			谷地 Valley			下坡 Lower slope		
	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*
对数级数分布模型 Log series model	128.3	0.28	0.49	109.9	0.33	0.38	113.1	0.20	0.82	112.6	0.27	0.66	114.0	0.25	0.70	123.4	0.16	0.97
对数正态分布模型 Log normal model	130.3	0.22	0.76	111.7	0.20	0.93	117.5	0.20	0.82	109.0	0.07	1.00	114.8	0.19	0.94	126.3	0.16	0.97
分割线段模型 Broken stick model	125.2	0.17	0.93	107.2	0.13	0.99	120.8	0.25	0.56	106.0	0.13	0.99	112.3	0.13	1.00	124.2	0.16	0.97
生态位优先占领模型 Niche preemption model	125.9	0.17	0.96	108.1	0.13	0.99	119.8	0.25	0.56	106.8	0.13	0.99	112.5	0.13	1.00	124.0	0.16	0.97
复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinominal model	127.7	0.28	0.49	109.3	0.33	0.38	112.7	0.20	0.82	112.1	0.27	0.66	113.6	0.25	0.70	123.0	0.16	0.97
Volkov 模型 Volkov model	127.2	0.22	0.76	109.3	0.27	0.66	115.1	0.20	0.82	110.7	0.13	0.99	113.6	0.19	0.94	123.7	0.11	1.00

上坡 Upper slope			山脊 Ridge			阴坡 Shady slope			半阴坡 Semi-shady slope			平地 Flat			半阳坡 Semi-sunny slope			阳坡 Sunny slope		
AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*
87.3	0.27	0.81	122.4	0.22	0.77	107.6	0.13	1.00	112.3	0.11	1.00	124.4	0.18	0.95	119.6	0.19	0.84	107.8	0.20	0.93
86.4	0.18	1.00	125.0	0.17	0.96	110.8	0.13	1.00	116.7	0.17	0.96	123.4	0.06	1.00	124.4	0.19	0.84	109.4	0.20	0.93
80.5	0.18	1.00	120.9	0.17	0.96	111.0	0.31	0.42	119.6	0.33	0.27	120.7	0.12	1.00	127.0	0.24	0.59	105.9	0.20	0.93
82.3	0.18	1.00	121.3	0.17	0.96	111.1	0.25	0.70	119.4	0.28	0.49	121.2	0.12	1.00	125.8	0.24	0.59	106.6	0.20	0.93
86.5	0.27	0.81	121.8	0.22	0.77	107.1	0.13	1.00	111.8	0.11	1.00	123.9	0.18	0.95	119.2	0.19	0.84	107.2	0.20	0.93
85.8	0.18	1.00	121.9	0.17	0.96	109.4	0.13	1.00	114.3	0.11	1.00	123.2	0.12	1.00	121.6	0.19	0.84	107.5	0.20	0.93

AIC:赤池信息准则,Akaike information criterion;D:K-S 检验统计值,Statistic of K-S test

表 3 不同地形条件下阔叶红松林灌木的物种等级多度与 6 个模型的拟合优度检验

Table 3 Goodness-of-fit test of six models for the species-abundance distribution for shrub of a mixed broadleaved-Korean pine forest

模型 Model	<6°			6—15°			16—25°			>25°			谷地 Valley			下坡 Lower slope		
	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*
对数级数分布模型 Log series model	97.2	0.07	1.00	77.8	0.22	0.98	92.7	0.15	1.00	90.8	0.17	1.00	83.6	0.18	1.00	87.1	0.30	0.76
对数正态分布模型 Log normal model	99.3	0.07	1.00	78.8	0.11	1.00	96.2	0.23	0.88	93.4	0.08	1.00	86.8	0.18	1.00	89.6	0.20	0.99
分割线段模型 Broken stick model	105.2	0.36	0.33	78.5	0.22	0.99	106.1	0.38	0.29	99.6	0.33	0.52	89.5	0.27	0.81	86.4	0.30	0.76
生态位优先占领模型 Niche preemption model	104.5	0.36	0.33	78.6	0.22	0.99	105.4	0.38	0.29	98.7	0.33	0.52	89.2	0.27	0.81	87.8	0.20	0.99
复合群落零和多项式模型 Metacommunity zero-sum multinominal model	97.0	0.07	1.00	77.3	0.22	0.98	92.4	0.15	1.00	90.5	0.17	1.00	83.2	0.09	1.00	86.4	0.20	0.99
Volkov 模型 Volkov model	98.9	0.14	1.00	78.4	0.11	1.00	94.6	0.15	1.00	92.7	0.17	1.00	85.4	0.18	1.00	87.3	0.10	1.00

上坡 Upper slope			山脊 Ridge			阴坡 Shady slope			半阴坡 Semi-shady slope			平地 Flat			半阳坡 Semi-sunny slope			阳坡 Sunny slope		
AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*	AIC	*D*	*P*
95.6	0.27	0.81	102.6	0.25	0.85	98.6	0.25	0.85	96.2	0.17	1.00	78.2	0.30	0.76	89.4	0.30	0.76	94.3	0.36	0.46
95.3	0.10	1.00	101.7	0.17	1.00	95.8	0.17	1.00	99.4	0.17	1.00	79.2	0.20	0.99	87.9	0.10	1.00	89.8	0.09	1.00
93.4	0.27	0.81	106.1	0.33	0.52	96.8	0.25	0.85	101.4	0.33	0.52	77.5	0.20	0.99	86.9	0.20	0.99	88.5	0.18	1.00
94.5	0.27	0.81	104.5	0.33	0.52	96.8	0.25	0.85	102.0	0.25	0.85	77.8	0.20	0.99	87.3	0.20	0.99	89.4	0.18	1.00
84.0	0.18	1.00	102.4	0.25	0.85	98.1	0.25	0.85	95.6	0.17	1.00	77.7	0.30	0.76	88.9	0.30	0.76	93.7	0.36	0.46
94.6	0.10	1.00	102.6	0.17	1.00	97.8	0.17	1.00	98.0	0.17	1.00	78.6	0.20	0.99	88.8	0.10	1.00	92.8	0.27	0.81

对于灌木,6 个模型均通过了拟合优度检验(表 3),通过 AIC 值可以判断,在各坡度条件下复合群落零和多项式模型拟合效果较好;在山脊处对数正态分布模型拟合效果较好,而其他坡位处复合群落零和多样式模型拟合效果较好;在阴坡处对数正态分布模型拟合效果较好,在半阴坡处对数级数分布模型拟合效果较好,在其余坡向处生态位分割模型拟合效果(图 2)。

2.3　物种多样性指数与环境因子的排序分析

地形对乔木和灌木的物种多样性指数均显著影响(表 4)。对于乔木,其影响力为:海拔>凹凸度>坡度>坡向>坡位;对于灌木,影响力为:坡位>海拔>坡向>坡度>凹凸度。部分土壤因子对物种多样性指数具有显著影响,对于乔木,其影响力为:土壤 pH 值>土壤容重>土壤有效 N 含量>土壤速效 K 含量>质量含水率>土壤速效 P 含量>土壤全 P 含量>体积含水率;对于灌木,其影响力为:土壤 pH>土壤有机质含量>土壤速效 P 含量>土壤全 N 含量>土壤全 P 含量;而其余土壤因子没有显著影响。从排序图可以明显看出,对于乔木,土壤容重与其物种多样性指数显著正相关,pH 值则与其显著负相关(图 3);对于灌木,坡位与其物种多样性指数显著正相关(图 4)。

表 4　乔木和灌木的 RDA 排序中环境因子与排序轴间的显著性检验

Table 4　The significance test between environmental factors and ordination axis for RDA biplot of arbor and shrub

环境因子 Environmental factors	乔木 Arbor					灌木 Shrub				
	RDA1	RDA2	r^2	$Pr(>r)$	Sig.	RDA1	RDA2	r^2	$Pr(>r)$	Sig.
海拔 Elevation	0.494	0.869	0.013	0.001	***	0.999	0.009	0.027	0.001	***
坡度 Slope	-0.462	0.887	0.005	0.002	**	0.998	0.055	0.013	0.001	***
坡向 Aspect	-0.339	0.941	0.003	0.012	*	0.999	-0.004	0.016	0.001	***
凹凸度 Convexity	-0.769	0.639	0.006	0.001	***	0.989	-0.147	0.004	0.006	**
坡位 Position	-0.347	0.938	0.003	0.016	*	0.999	-0.042	0.018	0.001	***
土壤容重 BD	-0.882	-0.472	0.006	0.001	***	-0.999	0.008	0.002	0.051	
土壤 pH 值 pH	0.973	0.229	0.018	0.001	***	0.999	-0.004	0.020	0.001	***
土壤速效 K 含量 SAK	0.971	-0.249	0.004	0.005	**	0.909	-0.415	0.002	0.088	
土壤速效 P 含量 SAP	0.344	-0.939	0.003	0.012	*	-0.993	0.115	0.014	0.001	***
土壤有效 N 含量 SHN	0.991	0.131	0.005	0.001	***	-0.990	-0.140	0.001	0.333	
土壤质量含水率 SMM	0.999	0.022	0.003	0.015	*	-0.957	0.291	0.000	0.771	
土壤有机质含量 SOC	-0.147	-0.989	0.001	0.222		-0.999	0.020	0.018	0.001	***
土壤全 N 含量 STN	0.767	-0.642	0.000	0.613		-0.999	-0.012	0.007	0.001	***
土壤全 P 含量 STP	0.617	-0.787	0.002	0.030	*	-0.996	0.081	0.005	0.001	***
土壤体积含水率 SVM	0.937	-0.349	0.002	0.043	*	-0.990	0.141	0.002	0.051	

***, $P<0.001$; **, $P<0.01$; *, $P<0.05$; BD:土壤容重,Soil bulk density;pH:土壤 pH 值,Soil pH;SAK:土壤速效 K 含量,Soil available potassium;SAP:土壤速效 P 含量,Soil available phosphorus;SHN:土壤有效 N 含量,Soil available nitrogen;SMM:质量含水率,Mass moisture content;SOC:土壤有机质含量,soil organic matter;STN:土壤全 N 含量,Soil total nitrogen;STP:土壤全 P 含量,Soil total phosphorus;SVM:体积含水率,Volumetric moisture content

3　讨论

地形作为间接的环境因子[1],是能够反映温度、湿度、光照等的综合指标,对物种组成有着重要的影响[2]。保持不同地形间物种多样性差异有助于维持和保护区域的生物多样性[24]。坡度较缓的地区通常土层比较深厚、水分含量较高、无机盐淋失不严重、土壤酸性较弱。坡度>25°处,灌木的物种均匀度最高,说明灌木多分布在排水良好的土壤中,且对稳固坡体和土壤有着重要作用,但这并不代表坡度较大处灌木种类多,因此坡度对灌木的其他 3 个物种多样性指数并没有显著影响。坡度对乔木的 4 个物种多样性均没有显著影响,表明乔木可以在不同坡度上生长。红松做为建群种,其幼树耐荫,成年树喜光,分布较广且均匀;主要伴生树种,如紫椴、色木槭等也在极端生境(干旱、潮湿)以外的大范围内分布[25]。坡向主要影响太阳辐射强度和日

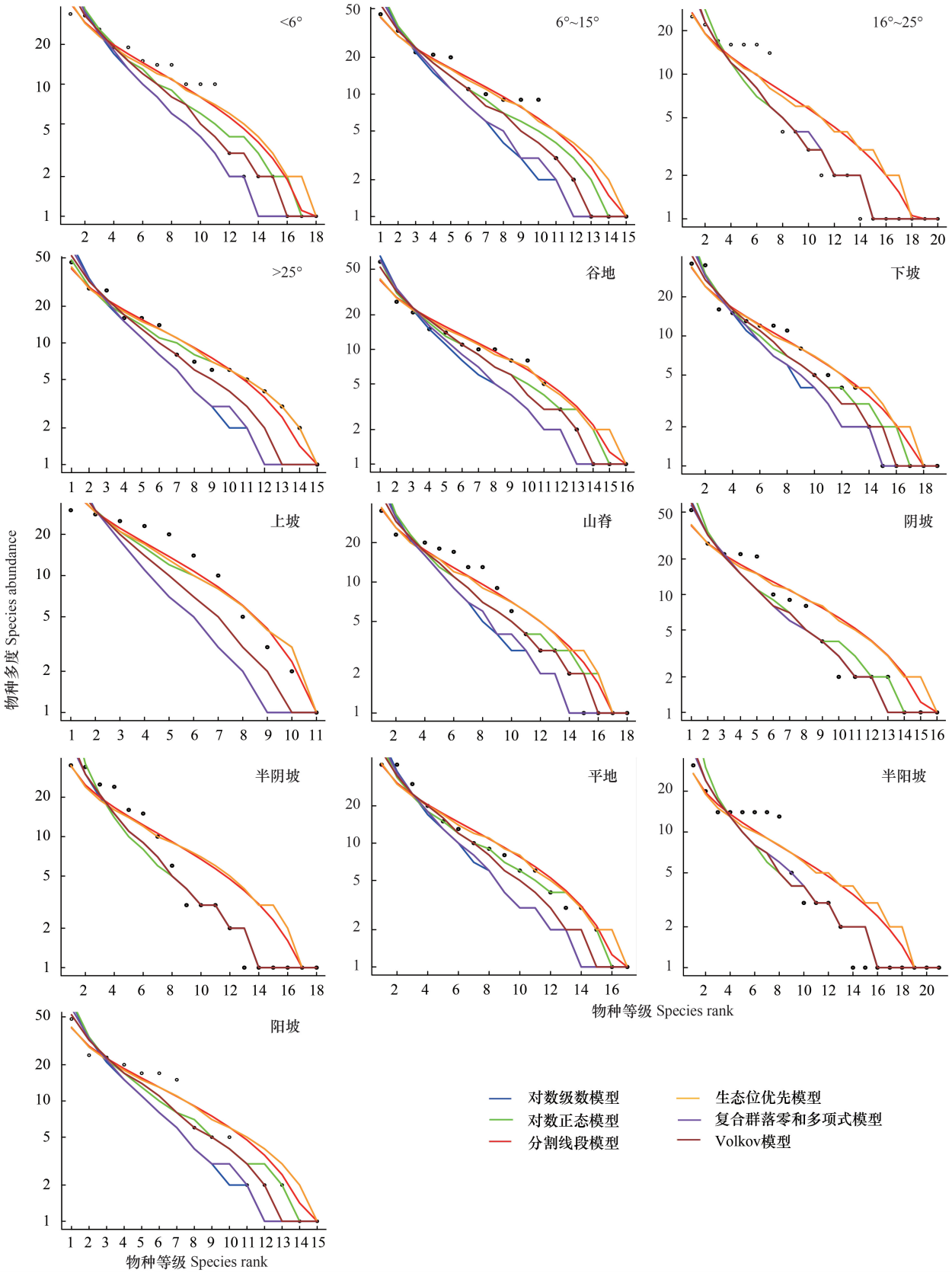

图 1 不同地形条件下阔叶红松林乔木的物种等级多度图及模型拟合结果

Fig.1 Result of models for the species-abundance distribution of arbor in different topography of a mixed broadleaved-Korean pine forest

照时数[4]。从阴坡到阳坡,光照增强,温度上升、蒸发量增大、湿度减小。阴坡、半阴坡处灌木的 4 个物种多样

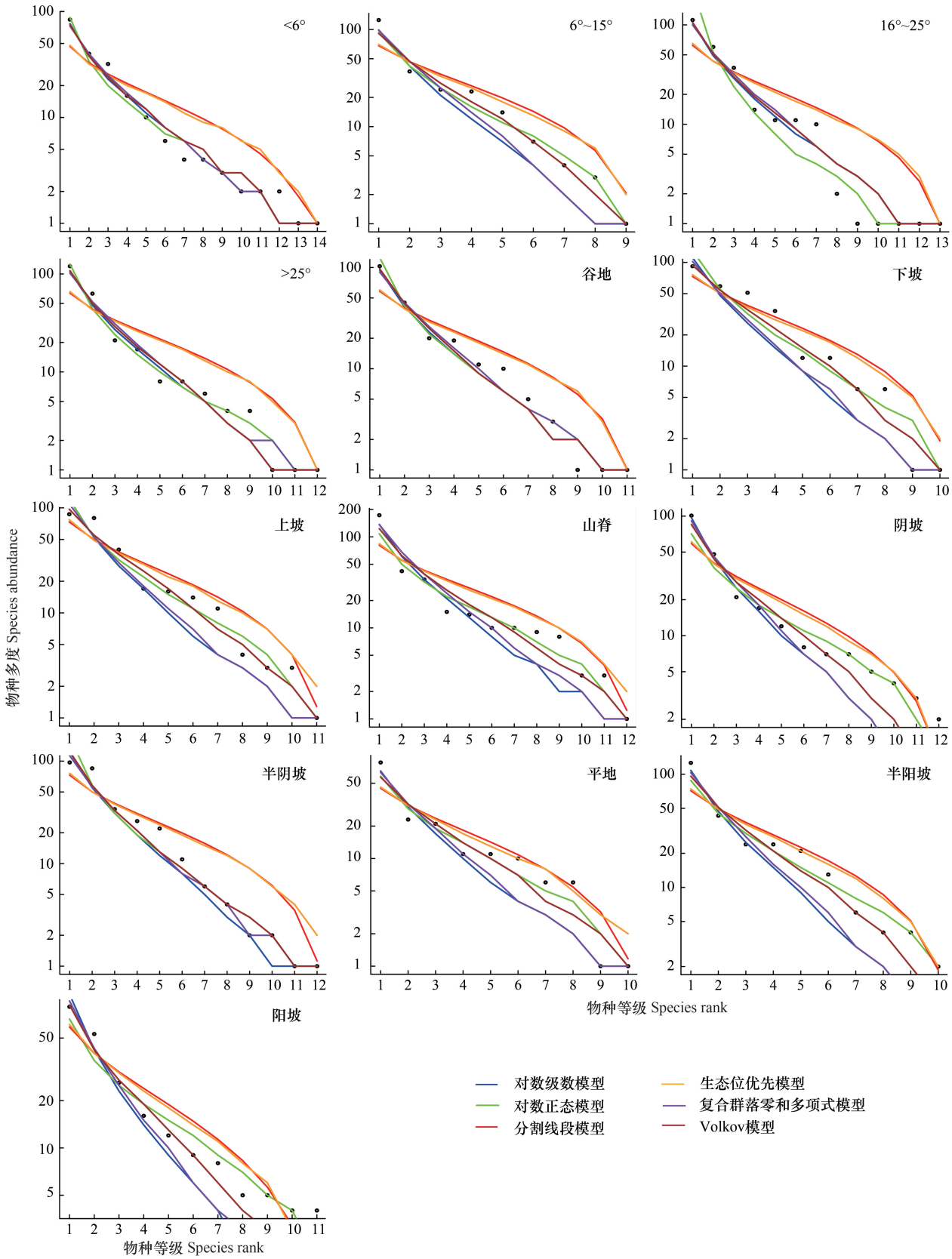

图 2　不同地形条件下阔叶红松林灌木的物种等级多度图及模型拟合结果

Fig.2　Result of models for the species-abundance distribution of shrub in different topography of a mixed broadleaved-Korean pine forest

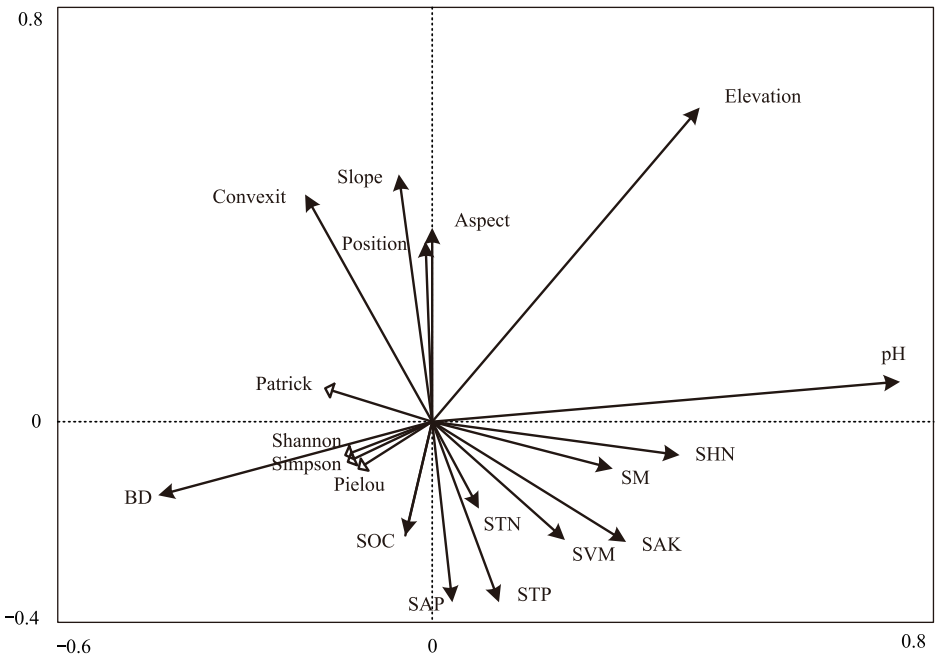

图 3 阔叶红松林乔木冗余分析 RDA 排序图

Fig.3 Redundancy Analysis (RDA) biplot of arbor for a mixed broadleaved-Korean pine forest

Patrick:丰富度指数,Patrick's richness index;Simpson:优势度指数,Simpson's index;Shannon:多样性指数,Shannon—Wiener function;Pielou:均匀度指数,Pielou's evenness index;BD:土壤容重,Soil bulk density;pH:土壤 pH 值,Soil pH;SAK:土壤速效 K 含量,Soil available potassium;SAP:土壤速效 P 含量,Soil available phosphorus;SHN:土壤有效 N 含量,Soil available nitrogen;SMM:质量含水率,Mass moisture content;SOC:土壤有机质含量,Soil organic matter;STN:土壤全 N 含量,Soil total nitrogen;STP:土壤全 P 含量,Soil total phosphorus;SVM:体积含水率,Volumetric moisture content;Elevation:海拔;Convexity:凹凸度; Slope:坡度;Position:坡位;Aspect:坡向

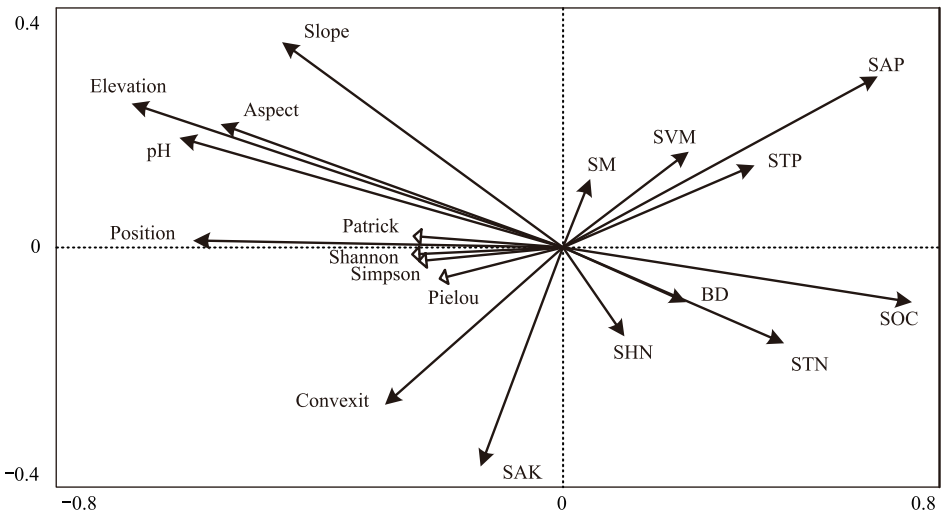

图 4 阔叶红松林灌木冗余分析 RDA 排序图

Fig.4 Redundancy Analysis (RDA) biplot of shrub for a mixed broadleaved-Korean pine forest

性指数显著高于平地,说明阔叶红松林中耐荫植物占大部分。主要的灌木物种耐荫性较强,由于上层乔木的作用,受坡向影响较少,如刺五加、东北山梅花、光萼溲疏(*Deutzia gladata*)、黄花忍冬(*Lonicera chrysantha*)、早花忍冬(*Lonicera praeflorens*)等;较耐荫的灌木则主要分布在阴坡、半阴坡,如东北茶藨子(*Ribes mandschuricum*);平地处珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)大量分布[27],因此灌木的物种多样性在平地处显著偏低。

红松等主要树种在极端生境以外的大范围内分布均匀,但冷杉等耐荫种则需分布在阴坡、半阴坡[25],这导致了阴坡、半阴坡处乔木的丰富度高但均匀度低。谷地处排水较差,不适合大部分灌木的生长,物种多样性显著偏低。坡位对乔木的物种多样性影响不显著,该研究样地海拔范围为 425—509 m,坡位还不足以影响乔木的物种多样性。

物种多度分布模型可以反映群落的集聚状态[11]。统计模型能很好地反应物种个体数目的分布情况,但无法用生态学理论进行详细解释[43],只能从一定程度说明乔木在斜坡处、灌木在山脊、阴坡、半阴坡处丰富度和均匀度较高[11,44]。生态位分割模型与复合群落零和多项式模型结果在大部分地形下拟合较好,说明在阔叶红松林中,生态位分化作用与中性过程的随机扩散作用共同维持着物种多样性。不同地形间温度、湿度和光照的差异使物种组成受到了生态位分化的作用。该样地海拔范围为 425—509 m,地形间差异相对较小,当生态位分化不明显时,随机扩散发挥主要作用。二者的相对贡献率需要进一步研究。

土壤 pH 值对土壤中营养元素、有机质、微生物等均有重要影响,是土壤化学性质的综合反映;土壤容重对土壤的通气透水性、有机质有着重要的影响;本研究中土壤 pH 值、土壤容重是影响乔木物种多样性的主要因素。N、P、K 等大量元素是植物生长所必须的矿质元素,比例适当有利于植物生长;土壤有机质与土壤肥力有关,但其对本研究中乔木的物种多样性没有显著影响。土壤对植物的影响不是独立的,各因子之间存在相互关系,应综合考虑其对物种多样性的影响。

物种在地形上的分布部分是通过选择与资源利用和生长策略相关的功能性状形成的[5,45]。遗传分化较高的物种也会占据不同的地形[46]。本文着重分析了地形对阔叶红松林物种多样性的影响,进一步的研究可以考虑生物多样性的多个层次,为更好地理解物种多样性的维持机制提供依据。

参考文献(References):

[1] Cantón Y, Barrio G D, Solé-Benet A, Lázaro R. Topographic controls on the spatial distribution of ground cover in the Tabernas badlands of SE Spain. Catena, 2004, 55(3): 341-365.

[2] Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. Proceedings. Biological Sciences, 2011, 278(1707): 877-884.

[3] Mccool D K, Brown L C, Foster G R, Mutchler C K, Meyer L D. Revised slope steepness factor for the universal soil loss equation. Transactions of the ASAE, 1987, 30(5): 1387-1396.

[4] 李俊清. 森林生态学(第 2 版). 北京: 高等教育出版社, 2010: 91-96.

[5] Liu J J, Tan Y H, Slik J W F. Topography related habitat associations of tree species traits, composition and diversity in a Chinese tropical forest. Forest Ecology and Management, 2014, 330(7): 75-81.

[6] 汪殿蓓, 暨淑仪, 陈飞鹏. 植物群落物种多样性研究综述. 生态学杂志, 2001, 20(4): 55-60.

[7] 叶万辉. 物种多样性与植物群落的维持机制. 生物多样性, 2000, 8(1): 17-24.

[8] Mcintosh R P. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. Ecology, 1967, 48(3): 392-404.

[9] Belcher P R. Measurement of myocardial contractility. Journal of Cardiothoracic and Vascular Anesthesia, 1997, 11(6): 812.

[10] Whittaker R H. Dominance and diversity in land plant communities. Science, 1965, 147(3655): 250-260.

[11] Magurran A E. Ecological Diversity and Its Measurement. Princeton: Princeton University Press, 1988:7-45.

[12] Tokeshi M. Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisted. Journal of Animal Ecology, 1990, 59(3): 1129-1146.

[13] Hughes R G. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. Marine Ecology Progress Series, 1984, 15(1/2): 1-11.

[14] Caswell H. Community structure: a neutral model analysis. Ecological Monographs, 1976, 46(3): 327-354.

[15] 周红章, 于晓东, 罗天宏, 何君舰. 物种多样性变化格局与时空尺度. 生物多样性, 2000, 8(3): 325-336.

[16] 牛克昌, 刘怿宁, 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.

[17] Young B, Yarie J, Verbyla D, Huettmann F, Herrick K, Chapin F S. Modeling and mapping forest diversity in the boreal forest of interior Alaska. Landscape Ecology, 2017, 32(2): 397-413.

[18] Katovai E, Katovai D D, Edwards W, Laurance W F. Forest structure, plant diversity and local endemism in a highly varied New Guinea landscape. Tropical Conservation Science, 2015, 8(2): 284-300.

[19] Currie D J, Paquin V. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. Nature, 1987, 329(6137): 326-327.

[20] Lomolino M V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. Global Ecology and Biogeography, 2001, 10(1): 3-13.

[21] Hosseinzadeh R, Soosani J, Alijani V, Khosravi S, Karimikia H. Diversity of woody plant species and their relationship to physiographic factors in central Zagros forests (Case study: Perc forest, Khorramabad, Iran). Journal of Forestry Research, 2016, 27(5): 1137-1141.

[22] 区余端, 苏志尧, 李镇魁, 林义辉. 地形因子对粤北山地森林不同生长型地表植物分布格局的影响. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1107-1113.

[23] 黄金燕, 周世强, 谭迎春, 周小平, 王鹏彦, 张和民. 卧龙自然保护区大熊猫栖息地植物群落多样性研究: 丰富度、物种多样性指数和均匀度. 林业科学, 2007, 43(3): 73-78.

[24] Zhou T, Chen B M, Liu G, Huang F F, Liu J G, Liao W B, Wang Y Y, Ren S J, Chen C Q, Peng S L. Biodiversity of Jinggangshan Mountain: the importance of topography and geographical location in supporting higher biodiversity. PLoS One, 2015, 10(3): e0120208.

[25] 王业蘧. 阔叶红松林. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1995:72-74.

[26] 赵雪, 刘妍妍, 金光泽. 地形对阔叶红松林幼苗更新的影响. 应用生态学报, 2013, 24(11): 3035-3042.

[27] 赵雪, 徐丽娜, 金光泽. 地形对典型阔叶红松林灌木更新的影响. 生物多样性, 2015, 23(6): 767-774.

[28] 徐丽娜, 金光泽. 小兴安岭凉水典型阔叶红松林动态监测样地: 物种组成与群落结构. 生物多样性, 2012, 20(4): 470-481.

[29] 韩大校, 金光泽. 地形和竞争对典型阔叶红松林不同生长阶段树木胸径生长的影响. 北京林业大学学报, 2017, 39(1): 9-19.

[30] Zhu Y, Cai H Y, Jiang F, Jin G Z. Variation of the biotic neighbourhood and topographic effects on tree survival in an old-growth temperate forest. Journal of Vegetation Science, 2017, 28(6): 1166-1177.

[31] 刘妍妍, 金光泽. 地形对小兴安岭阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林粗木质残体分布的影响. 生态学报, 2009, 29(3): 1398-1407.

[32] Shi B K, Gao W F, Cai H Y, Jin G Z. Spatial variation of soil respiration is linked to the forest structure and soil parameters in an old-growth mixed broadleaved-Korean pine forest in northeastern China. Plant and Soil, 2016, 400(1/2): 263-274.

[33] Klute A. Methods of Soil Analysis, Part1. Physical and Mineralogical Methods. 2nd ed. Madison: Soil Science Society of America, Inc., American Society of Agronomy, Inc., 1986:463.

[34] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011:52-75.

[35] Fisher R A, Corbet S, Williams C B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. Journal of Animal Ecology, 1943, 12(1): 42-58.

[36] Preston F W. The commonness, and rarity, of species. Ecology, 1948, 29(3): 254-283.

[37] 周淑荣, 张大勇. 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 2006, 30(5): 868-877.

[38] 张姗, 蔺菲, 原作强, 匡旭, 贾仕宏, 王芸芸, 索炎炎, 房帅, 王绪高, 叶吉, 郝占庆. 长白山阔叶红松林草本层物种多度分布格局及其季节动态. 生物多样性, 2015, 23(5): 641-648.

[39] Akaike H. Akaike's information criterion//Lovric M, ed. International Encyclopedia of Statistical Science. Berlin: Springer, 2011:104.

[40] Slocomb J, Stauffer B, Dickson K L. On fitting the truncated lognormal distribution to species-abundance data using maximum likelihood estimation. Ecology, 1977, 58(3): 693-696.

[41] Sekhon J S. Multivariate and propensity score matching software with automated balance optimization: the matching package for R. Journal of Statistical Software, 2011, 42(7): 127-210.

[42] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(6): 927-930.

[43] May R M. Patterns of species abundance and diversity // Cody M L, Diamond J M. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Belknap Press of Harvard University, 1975: 81-120.

[44] Nummelin M. Log-normal distribution of species abundances is not a universal indicator of rain forest disturbance. Journal of Applied Ecology, 1998, 35(3): 454-457.

[45] Lebrija-Trejos E, Pérez-García E A, Meave J A, Bongers F, Poorter L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. Ecology, 2010, 91(2): 386-398.

[46] Opedal Ø H, Armbruster W S, Graae B J. Linking small-scale topography with microclimate, plant species diversity and intra-specific trait variation in an alpine landscape. Plant Ecology & Diversity, 2015, 8(3): 305-315.