

DOI: 10.5846/stxb201903100453

吴焦焦, 张文, 高岚, 谭星, 乐佳兴, 田秋玲, 冯大兰, 黄小辉, 齐代华, 许一丰, 梁洪海, 吴铭河, 黄诗夏, 刘芸. 三峡库区次生黄栌灌木林的群落特征及种间联结性. 生态学报, 2020, 40(12): 4053-4063.

Wu J J, Zhang W, Gao L, Tan X, Yue J X, Tian Q L, Feng D L, Huang X H, Qi D H, Xu Y F, Liang H H, Wu M H, Huang S X, Liu Y. Community characteristics and interspecific association of secondary *Cotinus coggygia* shrubbery in Three Gorges Reservoir Region. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4053-4063.

三峡库区次生黄栌灌木林的群落特征及种间联结性

吴焦焦¹, 张 文¹, 高 岚¹, 谭 星¹, 乐佳兴¹, 田秋玲¹, 冯大兰², 黄小辉², 齐代华³, 许一丰³, 梁洪海⁴, 吴铭河⁴, 黄诗夏¹, 刘 芸^{1,*}

1 西南大学资源环境学院, 重庆 400716

2 重庆市林业科学研究院, 重庆 400036

3 三峡库区生态环境教育部重点实验室/重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室/西南大学生命科学学院, 重庆 400715

4 重庆市巫山县林业局, 巫山 404700

摘要:以三峡库区次生黄栌(*Cotinus coggygia*)灌木林群落为研究对象,基于样地调查,分析了生境特征和群落特征。结果显示:该群落共有植物 30 科 37 属 56 种,物种组成简单、多样性低,群落中以喜光、耐干旱瘠薄和碱性土壤的物种居多。海拔和土壤有效磷含量是生境差异的重要因素;海拔、坡度和坡向对物种分布的影响最大。海拔与物种密度极显著负相关,坡向与物种高度极显著正相关;土壤 pH 与物种多样性和均匀度显著负相关,速效钾含量与物种密度呈极显著正相关,有效磷含量与物种丰富度和多样性显著正相关,与盖度显著负相关。综上,海拔、坡度和坡向是影响物种分布的因素;土壤有效磷和 pH 是影响物种多样性的因素;海拔、坡向、坡度、土壤有效磷和速效钾是影响群落数量特征的因素。群落总体关联性和物种间联结性均呈显著负相关,种间联结较松散,处于不稳定的灌草阶段,生态系统脆弱,对生境变化十分敏感。因此,在对三峡库区黄栌群落进行生态修复时,应以保护现有群落及其生境为前提,选择适生乡土植物进行合理配置,增加物种多样性,促进群落演替。

关键词:黄栌群落;物种多样性;环境因子;群落特征;三峡库区

Community characteristics and interspecific association of secondary *Cotinus coggygia* shrubbery in Three Gorges Reservoir Region

WU Jiaojiao¹, ZHANG Wen¹, GAO Lan¹, TAN Xing¹, YUE Jiaxing¹, TIAN Qiuling¹, FENG Dalan², HUANG Xiaohui², QI Daihua³, XU Yifeng³, LIANG Honghai⁴, WU Minghe⁴, HUANG Shixia¹, LIU Yun^{1,*}

1 College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China

2 Chongqing Academy of Forestry, Chongqing 400036, China

3 Key Laboratory of Eco-Environment in Three Gorges Reservoir Region of Ministry of Education/Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region/School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

4 Chongqing Wushan Forestry Administration, Wushan 404700, China

Abstract: The habitat and community characteristics of the secondary *Cotinus coggygia* shrub community were analyzed based on field investigations in the Three Gorges Reservoir Region. Results showed a total 56 species belonging to 37 genera and 30 families in the community. Both the species composition and community were low. Light-liking, drought-tolerant, barren and alkaline soil-tolerant species were the majority in the community. Altitude and soil available phosphorus were the

基金项目:国家自然科学基金项目(31370602);国家级大学生创新创业训练计划(201810635015);重庆市硕士研究生科研创新项目(CYS19123);重庆市技术创新与应用示范一般项目(cstc2018jcsx-msybX0246)

收稿日期:2019-03-10; 网络出版日期:2020-04-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: utrecht@swu.edu.cn

two most important factors resulting in habitat differences. Species distributions were significantly affected by altitude, slope and aspect. Species density significantly negatively correlated with altitude, while species height significantly positively correlated with aspect. Soil pH significantly negatively correlated with species diversity and evenness. Species density significantly positively correlated with available potassium. Both the species richness and diversity positively, while coverage negatively, correlated with available phosphorus. In summary, altitude, slope and aspect were the main factors affecting species distribution while soil available phosphorus and pH were the main factors affecting species diversity. Altitude, aspect, slope, soil available phosphorus and available potassium were the main factors that affected the quantitative characteristics of community. There was a significantly negative correlation between the overall interspecific associations of community and the interspecific association of species. The interspecific association was loose and in an unstable shrub-grass stage. The ecosystem was fragile and sensitive to the changes in habitats. In conclusion, for a combined strategies to protect the existing communities of *C. coggygia* and their habitats, to select the suitable native species for rational allocation, and promote the species diversity and community succession are timely needed for the ecological restoration of *C. coggygia* communities in the Three Gorges Reservoir Region.

Key Words: *Cotinus coggygia* shrub community; species diversity; environmental factors; interspecific association; Three Gorges Reservoir Region

植物群落是植物与环境相互作用的产物,其特征由群落组成结构、物种多样性和优势种等构成,处于不同演替阶段的群落表现出不同的结构层次分化和空间异质性^[1]。物种多样性不仅能维持群落系统的功能运行^[2],还能体现群落的结构类型、组织水平和稳定程度^[3],研究植物群落多样性对促进生态系统功能发挥^[4]和维持群落稳定发展具有重要意义^[5-6]。种间联结性不仅能反映各演替阶段群落的稳定性,还能预测种群动态变化^[7],对其研究一方面有助于了解群落的结构特征及群落演替趋势^[8],另一方面,对正确认识种群个体水平空间配置、分布状态和合理保护物种具有积极意义^[9]。优势种在群落演替中对维持群落结构和发挥生态系统功能具有重要作用^[10],通过种间竞争对生境资源争夺影响物种生长和分布^[11-12]。物种分布、物种多样性及群落数量特征的空间格局是一系列因子综合作用的结果^[13],空间尺度较小时,地形因子和土壤环境因子是影响群落特征的驱动因素,地形因子影响生态环境的小气候条件和土壤特性变异,海拔、坡向和坡度等共同决定水热和土壤资源的重新分配,显著影响植被群落的空间分布和养分动态^[14]。土壤环境因子直接影响植物的生长发育,与群落特征具有很好的耦合关系^[15],决定了植被分布的空间差异^[16]。因此,通过对特定环境下群落特征的研究,将有助于认识生态系统演变过程中群落演替的动态变化^[17]。

灌木林是以灌木为主体的植物类型,在我国分布很广^[18],尤其在干旱半干旱区,以及生态脆弱的西部地区,乔木比较稀疏或难以存活,灌木往往在植被群落中占有很大的优势地位,其生态功能及生态学意义值得重视。灌木在固定沙丘、改良土壤、保持水土、提供栖息地、促进乡村振兴、美化人居环境等方面具有重要的生态意义^[19-20]。以往的研究中,灌木相比乔木通常处于次要地位,对灌木的研究尚不充分^[19]。三峡红叶是长江三峡重要的特色旅游资源,分布面积大(长江三峡两岸集中分布区面积约 2 万 hm^2),主要分布在三峡库区长江两岸的巫山、奉节和云阳等石漠化地区,是上世纪六十年代乱砍滥发、环境破坏后,在次生裸地上逐渐形成的灌木林,秋冬季叶色逐渐变红,此时长江两岸呈现满山红叶,蔚为壮观,其优势种主要是黄栌(*Cotinus coggygia*),为漆树科(Anacardiaceae)黄栌属(*Cotinus*)灌木,它喜光耐旱,在土壤瘠薄的环境下,可以分化出较多有利于植株成活和生长的细根^[21],增强根系与土壤间凝聚力,起到防止水土流失作用,对改善石漠化生境起到了极其重要的作用。

因此,本文以三峡库区黄栌次生灌木林为研究对象,开展群落及生境特征研究,探明群落的演替状态、环境因子与群落特征关系,以期为了保护黄栌灌木林资源和维护群落物种多样性,采取科学合理的人工抚育措施提供理论依据和科学指导,助推长江三峡绿色发展。

1 研究区概况

研究区位于重庆市东北部巫山县境内(30°46′—31°28′N, 109°33′—110°11′E), 地处三峡库区腹心地带, 跨长江巫峡两岸, 属于典型的亚热带湿润季风气候区, 年均气温 18.4 °C, 年降水量 1041 mm, 全年无霜期 200 d 到 305 d, 土壤类型为石灰土和黄褐土, 属于典型的石漠化地区。现有植被类型为落叶阔叶灌丛, 灌木树种以黄桷、铁仔(*Myrsine africana*)、一叶荻(*Flueggea suffruticosa*)等为主, 草本植物以褐果薹草(*Carex brunnea*)、荇草(*Arthraxon hispidus*)、黄茅(*Heteropogon contortus*)等为主。

2 研究方法

2.1 野外调查

通过踏查, 选址有代表性的黄桷分布相对集中区域: 巫山县境内巫峡镇和建平乡(图 1)。采用典型样方调查法, 共设置 8 个 20 m×20 m 样地, 在每个样地中心和 4 个角设置 5 个 4 m×4 m 的灌木样方, 每个灌木样方中心设置 1 个 1 m×1 m 的草本样方。样地调查内容包括: 地理位置、海拔(Altitude)、坡度(Slop)、坡向(Aspect); 植物进行每木调查, 分别记录种名、株数、平均高度和盖度。

2.2 土壤采集

在调查中的每个样地中, 按对角线型采集 3 个深度为 0—15 cm 的土壤样品(除去地表植被和枯枝落叶), 混匀成一个土壤样品(约 1 kg), 带回实验室, 进行自然风干、研磨和过筛, 然后参照《土壤学实验指导》^[22]测定土壤 pH 值、碱解氮(AN)、有效磷(EP)和速效钾(QP)的含量。

2.3 数据处理

2.3.1 物种重要值

物种重要值(IV)计算公式为: 重要值=(相对频度+相对密度+相对显著度)/3。

2.3.2 物种多样性计算

物种多样性计算见张潇月等^[23]。

2.3.3 群落物种总体联结性检验公式

采用方差比率法(VR)检验多物种间的关联性, 检验方法见杨青青等^[24]。

2.3.4 种间联结性 χ^2 检验

种间关联性 χ^2 检验方法参见陈倩等^[25]。

2.3.5 种间联结系数 AC 测定

联结系数 AC 检验方法参见陈倩等^[25]。

2.4 数据分析

运用 Excel 2010 软件进行数据整理和作图, SPSS 22.0 软件对环境因子与群落特征进行 Pearson 相关分析, 使用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 Duncan 多重比较法比较不同样地间环境因子与群落特征的差异性; 环境因子中坡向的非数值指标按经验公式建立隶属函数换算成编码: 阳坡 0.3, 半阳 0.5, 半阴 0.8, 阴坡 1.0^[26], 采用 Canoco 5.0 软件进行主成分分析(PCA)和典型对应分析(CCA)。

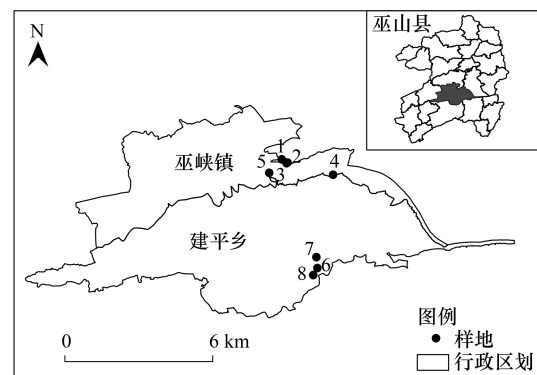


图 1 三峡库区次生黄桷灌木林群落样地分布示意

Fig.1 The distribution of secondary *C. coggygia* shrub community in the Three Gorges Region

3 结果与分析

3.1 群落的生境特征

3.1.1 各样地基本信息及土壤理化性质

三峡库区次生黄栌灌木林群落所有样地土壤均呈碱性(见表1),样地3土壤速效钾含量最高(162.83±10.87) mg/kg,样地1最低(75.15±18.65) mg/kg;样地7土壤有效磷含量最高(28.05±1.57) mg/kg,样地6最低(7.55±2.07) mg/kg;样地7土壤碱解氮含量最高(136.48±22.18) mg/kg,样地8最低(74.96±2.48) mg/kg,样地6海拔最高为757 m,样地5最低为283 m;样地3坡度最大为52°,样地8最小为20°。综合各类指标,样地3和样地7的土壤养分状况相对较好。

表1 各样地基本信息及土壤理化性质

Table 1 Basic information and soil physical and chemical properties in different plots

样地 Sample	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Slop/(°)	pH 值 pH value	速效钾 Quick-acting potassium/(mg/kg)	有效磷 Effective phosphorus/(mg/kg)	碱解氮 Alkaline nitrogen/(mg/kg)
1	587	0.3	42	7.83±0.03c	75.15±18.65d	8.89±1.22a	117.05±19.93a
2	629	0.5	50	8.02±0.04a	106.53±20.23cd	8.38±3.71a	75.44±14.94b
3	656	0.3	52	7.52±0.22c	162.83±10.87a	14.85±3.41a	126.65±6.03a
4	285	1.0	40	7.98±0.07bc	132.20±16.21ab	13.08±1.65a	80.48±15.45b
5	283	1.0	40	7.95±0.02c	128.30±18.57abc	9.40±5.91a	75.92±17.69b
6	757	1.0	30	7.94±0.06c	90.31±18.59cd	7.55±2.07b	114.30±8.23a
7	741	1.0	35	8.01±0.04ab	112.38±9.16abc	28.05±1.57a	136.48±22.18a
8	707	0.5	20	7.71±0.05c	108.48±9.19bc	15.08±6.10a	74.96±2.48b

具有相同字母表示无显著差异 ($P>0.05$), 无相同字母表示具有显著差异 ($P<0.05$)

3.1.2 生境关键因子分析

对群落环境因子进行 PCA 主成分分析,由图2可知,样地1、2和6,4和5,3和8的环境因子相近度高,海拔和土壤有效磷含量是引起生境差异的重要因素,海拔与碱解氮正相关,坡度与土壤 pH 值正相关,与碱解氮负相关。

3.2 群落物种特征值分析

经调查发现,群落现有植被类型为落叶阔叶灌丛,共有植物30科37属56种。群落灌木层重要值排序前18个种和草本层重要值前15个种显示(见表2),灌木层优势种为黄栌,平均高1.76 m,重要值为15.86。重要值大于5的常见共生灌木有铁仔(*Myrsine africana*)、一叶荻(*Flueggea suffruticosa*),其他伴生灌木植物有小黄构(*Wikstroemia micrantha*)、金丝桃(*Hypericum monogynum*)、探春花(*Jasminum floridum*)、糯米条(*Abelia chinensis*)和槲子栎(*Quercus baronii*)等。草本层优势种有褐果薹草(*Carex brunnea*)和荩草(*Arthraxon hispidus*),其他常见草本植物还有黄茅(*Heteropogon contortus*)、野菊(*Chrysanthemum indicum*)、扬子铁线莲(*Clematis ganpiniana*)、芒(*Miscanthus sinensis*)和拟金茅(*Eulaliopsis binata*)等。

由表3可知,该群落物种丰富度范围在12.00—27.00,所有样地多样性指数和均匀度指数值较低,物种平均高度范围在0.9—1.38 m,物种密度范围在2.04—3.43 Plant/m²,盖度范围在7.44%—17.75%,样地3和7的

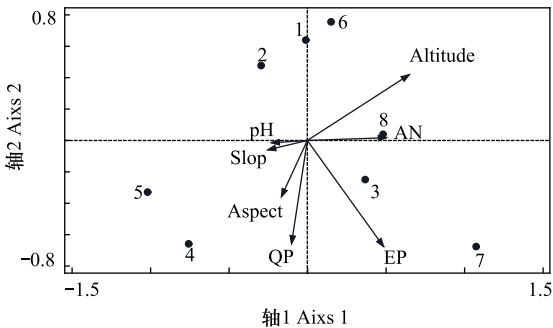


图2 样地与环境因子之间 PCA 排序图

Fig.2 PCA ordination biplot between plots and environmental factors

Altitude: 海拔; Slop: 坡度; Aspect: 坡向; pH: 土壤 pH 值 Soil pH value; AN: 碱解氮 Alkaline nitrogen; EP: 有效磷 Available phosphorus; QP: 速效钾 Quick-acting potassium

物种丰富度和多样性相对较高。

表 2 群落组成主要物种的重要值及其平均高度
Table 2 Importance value and average height of main species in community composition

编码 Code	种名 Species	灌木层 Shrub layer/%	平均高度 Average height/m	编码 Code	种名 Species	草本层 Herb layer/%	平均高度 Average height/m
G1	黄栌(<i>Cotinus coggygria</i>)	15.86	1.76	C1	褐果薹草(<i>Carex brunnea</i>)	25.71	0.45
G2	铁仔(<i>Myrsine africana</i>)	7.24	0.85	C2	蔺草(<i>Arthraxon hispidus</i>)	12.30	0.40
G3	一叶萩(<i>Flueggea suffruticosa</i>)	5.21	1.54	C3	黄茅(<i>Heteropogon contortus</i>)	7.24	0.46
G4	小黄构(<i>Wikstroemia micrantha</i>)	4.88	1.06	C4	野菊(<i>Chrysanthemum indicum</i>)	5.95	0.65
G5	金丝桃(<i>Hypericum monogynum</i>)	4.87	0.65	C5	扬子铁线莲(<i>Clematis ganpiniana</i>)	5.94	0.64
G6	探春花(<i>Jasminum floridum</i>)	4.82	0.54	C6	芒(<i>Miscanthus sinensis</i>)	5.52	0.40
G7	糯米条(<i>Abelia chinensis</i>)	4.77	1.35	C7	拟金茅(<i>Eulaliopsis binata</i>)	4.12	1.12
G8	槲子栎(<i>Quercus baronii</i>)	4.38	1.93	C8	地果(<i>Ficus tikoua</i>)	4.02	0.74
G9	小叶六道木(<i>Abelia parvifolia</i>)	3.78	0.90	C9	三脉紫菀(<i>Aster ageratoides</i>)	3.96	0.50
G10	梗花雀梅藤(<i>Sageretia henryi</i>)	3.76	1.39	C10	灰苞蒿(<i>Artemisia roxburghiana</i>)	3.89	0.95
G11	胡枝子(<i>Lespedeza bicolor</i>)	3.20	1.44	C11	类芦(<i>Neyraudia reynaudiana</i>)	3.57	1.10
G12	华中枸骨(<i>Ilex centrochinensis</i>)	3.00	1.77	C12	薯蓣(<i>Dioscorea polystachya</i>)	2.64	0.80
G13	秦岭白蜡树(<i>Fraxinus paxiana</i>)	2.95	1.50				
G14	月月青(<i>Itea ilicifolia</i>)	2.93	1.43				
G15	华中栂子(<i>Cotoneaster silvestrii</i>)	2.38	1.15				
G16	牡荆(<i>Vitex negundo</i>)	2.14	1.33				
G17	柏木(<i>Cupressus funebris</i>)	1.98	3.23				
G18	刺序木蓝(<i>Indigofera silvestrii</i>)	1.77	1.60				

以灌木层和草本层物种在群落的重要值由大到小排序;编码中字母 G 代表灌木树种,字母 C 代表草本植物

表 3 各样地的群落特征
Table 3 Community characteristics in different plots

样地 Simple	丰富度指数 Richness index	Simpson 指数 Simpson index	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Pielou 指数 Pielou index	平均高度 Average height/m	物种密度 Species density/ (Plant/m ²)	盖度 Coverage/%
1	18.00±1.00bc	0.881±0.05ab	2.367±0.12b	0.445±0.02bc	0.90±0.19c	2.04±0.10e	8.50±0.56d
2	16.00±2.00cd	0.862±0.02b	2.263±0.05b	0.416±0.02bc	1.21±0.10ab	2.30±0.10cde	13.13±1.44bc
3	21.00±3.61bc	0.928±0.03a	2.741±0.12a	0.480±0.02a	1.09±0.12bc	3.00±0.45ab	10.71±0.94c
4	19.00±2.65bc	0.857±0.03b	2.290±0.03b	0.396±0.02c	1.12±0.10b	3.26±0.39ab	13.79±0.99ab
5	22.00±3.00ab	0.914±0.04ab	2.690±0.05a	0.461±0.01b	1.23±0.08ab	3.43±0.19a	10.68±1.02c
6	12.00±3.00d	0.888±0.03ab	2.297±0.13b	0.407±0.01c	1.38±0.13a	2.84±0.27bc	17.75±0.96a
7	27.00±3.00a	0.930±0.03a	2.648±0.07a	0.473±0.01a	1.12±0.14b	2.69±0.21cd	7.44±0.69e
8	20.00±2.65bc	0.906±0.02ab	2.655±0.08a	0.490±0.01a	1.13±0.08ab	2.25±0.16de	9.60±0.89d

具有相同字母表示无显著差异($P>0.05$),无相同字母表示无显著差异($P<0.05$)

3.3 群落特征与环境因子之间的关系

由表 4 可知,坡度、碱解氮与群落特征相关性不显著,表明它们对群落特征影响较小;土壤 pH 与 Shannon-Wiener 指数、Pielou 指数显著负相关;有效磷含量与丰富度极显著正相关,与 Simpson 指数和 Shannon-Wiener 指数显著正相关,与盖度显著负相关,表明土壤 pH 和土壤有效磷含量对物种多样性影响最大。海拔与物种密度极显著负相关;速效钾含量与物种密度极显著正相关;坡向与平均高度极显著正相关,表明海拔、坡向和速效钾含量对群落数量特征影响较大。

表 4 群落特征与环境因子的相关性

Table 4 Correlation between community characteristics and habitat factors

项目 Item	丰富度 Richness	Simpson 指数 Simpson index	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Pielou 指数 Pielou index	平均高度 Average height	物种密度 Species density	盖度 Coverage
海拔 Altitude	-0.137	0.225	0.064	0.275	0.065	-0.565 **	-0.048
坡向 Aspect	-0.046	-0.223	-0.223	-0.282	0.516 **	0.177	0.306
坡度 Slop	0.028	-0.097	-0.101	-0.185	-0.190	0.156	-0.016
pH 值 pH value	0.048	-0.172	-0.496 *	-0.466 *	0.277	0.147	0.205
速效钾 Quick-acting potassium	0.368	0.261	0.399	0.197	0.059	0.620 **	-0.058
有效磷 Effective phosphorus	0.546 **	0.421 *	0.477 *	0.340	-0.046	0.087	-0.443 *
碱解氮 Alkaline nitrogen	0.095	0.247	0.152	0.133	-0.163	-0.050	-0.222

* 表示在 0.05 水平上显著相关; * * 表示在 0.01 水平上显著相关

由表 5 可知,前两轴特征值和物种与环境因子的累计解释量分别为 0.5508%和 56.07%,显示了较好的排序效果。由图 3 可知,海拔、坡向和坡度对物种分布的影响最大,可将物种划分为 3 个组。第 I 组与坡度、速效钾和土壤 pH 值呈极大正相关,包括 9 个灌木树种和 2 个草本植物,分别是黄栌、铁仔、金丝桃、探春花、糯米条、梗花雀梅藤、胡枝子、华中枸骨、牡荆、芒和类芦,属于喜光、耐阴、耐干旱瘠薄和碱性土壤的物种;第 II 组受坡向的影响,但需求不高,包括适宜生长在向阳处的 2 个灌木树种和 2 个草本植物,分别是一叶荻、刺序木蓝、三脉紫菀和薯蓣;第 III 组与有效磷呈正相关,包括 5 个灌木树种和 1 个草本植物,分别是榿子栎、秦岭白蜡树、月月青、华中枸子、柏木和灰苞蒿,属于对石灰性土壤有较强适应性的物种。

表 5 CCA 排序的特征值和累计解释量

Table 5 CCA ordination biplot of eigenvalues and cumulative interpretation

排序轴 Sorting axis	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 3 Axis 3	轴 4 Axis 4
特征值 Eigenvalues	0.3695	0.1813	0.1294	0.1026
解释的物种组成变异的累积百分比 Cumulative percentage variance of species data	37.61	56.07	69.24	79.68

3.4 群落的种间联结性分析

3.4.1 群落的总体关联性

从表 6 可以看出灌木层和草本层 VR 值分别为 0.55 和 0.59,均小于 1,统计量 W 检验的显著性结果表明,灌木层和草本层总体均显著负关联,群落演替处于不稳定阶段^[27]。

表 6 群落各层次主要种间的总体关联性

Table 6 Overall interspecific associations among dominant plant populations of different layer

层 Layer	方差比率 Variance ratio	检验统计量 Weight	χ^2 临界值 χ^2 Threshold ($\chi^2_{0.95}, \chi^2_{0.05}$)	检测结果 Result
灌木 Shrub	0.55	22.00	(26.51, 55.76)	显著负关联
草本 Herb	0.59	23.60	(26.51, 55.76)	显著负关联

3.4.2 群落种间关联性

(1) 灌木层种间关联性

① χ^2 检验

采用 χ^2 检验对灌木层前 18 个优势种(153 个种对)进行种间关联分析。由图 4 可知,群落中呈极显著关联的种对数有 8 对,占总数的 5.23%,其中极显著正关联的种对数为 5 个,分别为探春花-糯米条、榿子栎-秦岭白蜡树、榿子栎-月月青、秦岭白蜡树-月月青和胡枝子-华中枸骨,说明这些种对间的两两物种对环境要求具有

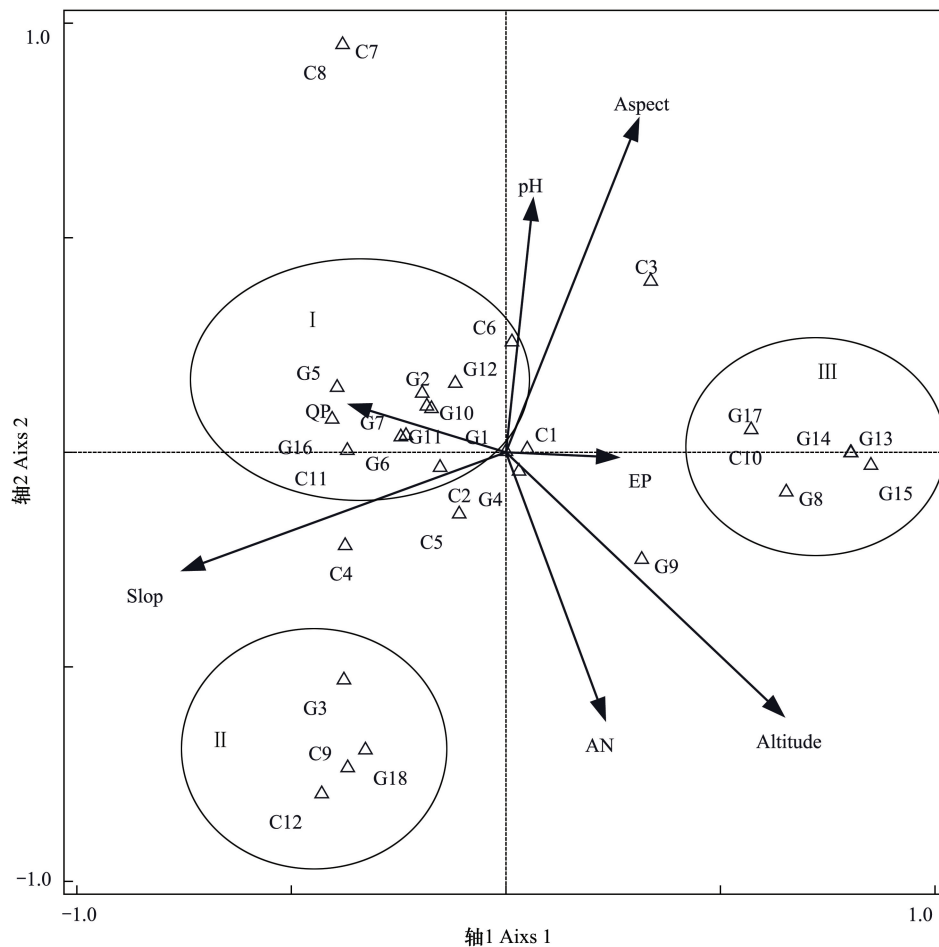


图3 物种分布与环境因子 CCA 排序图

Fig.3 CCA ordination biplot of species distribution and environmental factors

Altitude: 海拔; Slop: 坡度; Aspect: 坡向; pH: 土壤 pH 值 Soil pH value; AN: 碱解氮 Alkaline nitrogen; EP: 有效磷 Available phosphorus; QP: 速效钾 Quick-acting potassium

较高的一致性;极显著负关联的种对数为 3 个,分别为金丝桃-榿子栎、金丝桃-秦岭白蜡树和金丝桃-月月青;呈显著关联有 13 对,占总数的 8.50%;呈不显著关联有 132 对,占总数的 86.27%。

②联结系数 AC 分析

从图 5 可知, $AC > 0.6$ 的种对有 7 个,分别是一叶荻-探春花、一叶荻-糯米条、金丝桃-探春花、金丝桃-糯米条、探春花-糯米条、榿子栎-小叶六道木、秦岭白蜡树-月月青,占总种对数的 4.57%,表明它们正联结程度较高; $0.2 \leq AC \leq 0.6$ 的种对有 23 个,占总种对数的 15.03%,表明它们正联结程度一般; $-0.2 \leq AC < 0.2$ 的种对有 60 个,占总种对数的 39.22%,表明它们种对间趋于独立; $-0.6 \leq AC < -0.2$ 的种对有 19 个,占总种对数的 12.42%,表明它们负联结程度一般; $AC < -0.6$ 的种对 44 个,占总种对数的 28.76%,表明它们负联结程度较高。

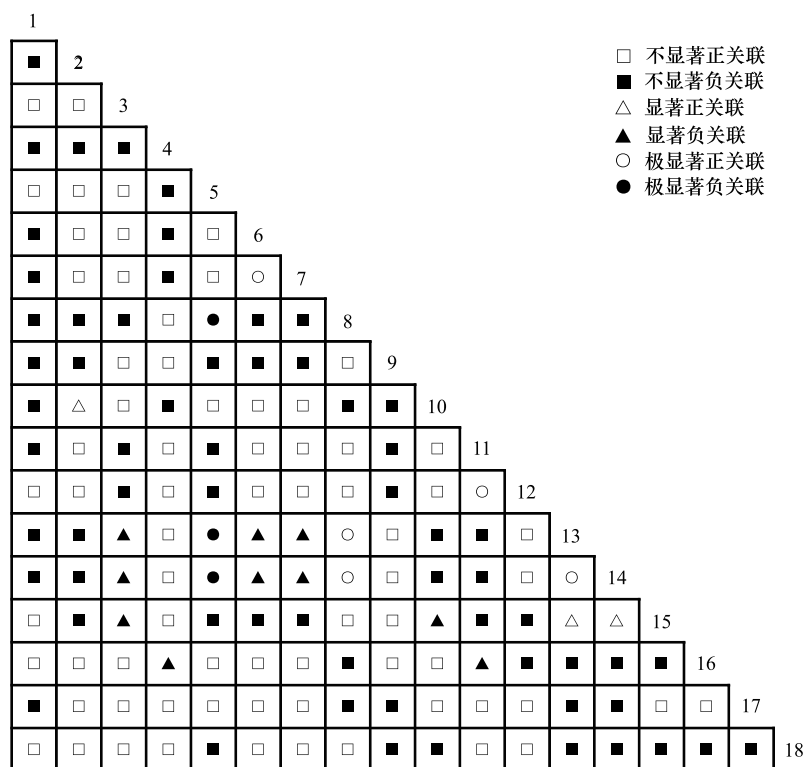
(2) 草本层种间关联性

① χ^2 检验

由图 6 可知,群落中 12 个优势种(66 个种对),有 2 个种对极显著关联,占总数的 3.03%,其中灰苞蒿-类芦呈极显著正关联,褐果薹草-类芦呈极显著负关联;显著关联的有 4 对,占总数的 6.06%;不显著关联的有 60 对,占总数的 90.91%。

②联结系数 AC 分析

从图 7 可知, $AC > 0.6$ 的种对有 3 个,占总种对数的 4.55%,分别是黄茅-扬子铁线莲、野菊-扬子铁线莲和

图4 灌木层 χ^2 检验半矩阵Fig.4 Semi-matrix of χ^2 correction test in shrub layer

灰苞蒿-类芦,表明它们正联结的程度较高; $0.2 \leq AC \leq 0.6$ 的种对有 11 个,占总种对数的 16.67%,表明它们正联结的程度一般; $-0.2 \leq AC < 0.2$ 的种对有 21 个,占总种对数的 31.82%,表明它们种对间趋于独立; $-0.6 \leq AC < -0.2$ 的种对有 4 个,占总种对数的 6.06%,表明它们负联结的程度一般; $AC < -0.6$ 的种对有 27 个,占总种对数的 40.91%,表明它们负联结的程度较高。

比较上述两种种间关联性的研究结果可以看出,对灌木层和草本层联结程度较高的物种,其结果基本相同。2 种方法对灌木层 2 个种对(探春花-糯米条、秦岭白蜡树-月月青)和草本层 1 个种对(灰苞蒿-类芦)的结果一致,均呈极显著正关联;对于显著关联和不显著关联的物种, χ^2 检验仅仅能检测出物种间是否存在关联性,而联结系数 AC 分析方法能更细致的分析出物种的正联结和负联结程度。本研究中,群落灌木层和草本层的大部分种对联结程度一般或趋于独立,表明灌木层和草本层物种整体联结较松散。

4 讨论

三峡库区属亚热带季风湿润气候区,海拔 800 m 以下的植被类型应为亚热带常绿阔叶林,而现在形成以黄栌为主的落叶阔叶灌丛群落,伴生种主要是能较好适应地形陡峭和干旱贫瘠石漠化生境的铁仔、一叶荻、小黄构、褐果薹草和荩草等。物种高度在 0.40—1.93 m 范围内,且物种多样性低,植被覆盖率低。可能是由于 20 世纪 60 年代,长江两岸盲目挖沙、滥伐森林和开垦土地,又长期受干旱、暴雨和洪涝危害,加之地形陡峭,导致水土流失严重,近一半土地成了石漠化土地,影响了群落演替和群落特征形成。另外,本研究 PCA 分析结果显示,海拔和土壤有效磷是造成生境差异的重要因素,是因为三峡库区地处多个褶皱带,地表起伏大,在长期受自然侵蚀的影响下,不同海拔分布区的土壤石漠化程度不同,随石漠化程度加深,表层土由疏松变得紧密,抵御水蚀作用的抵抗力减弱,导致土壤中磷素发生淋溶作用向下迁移^[28]。

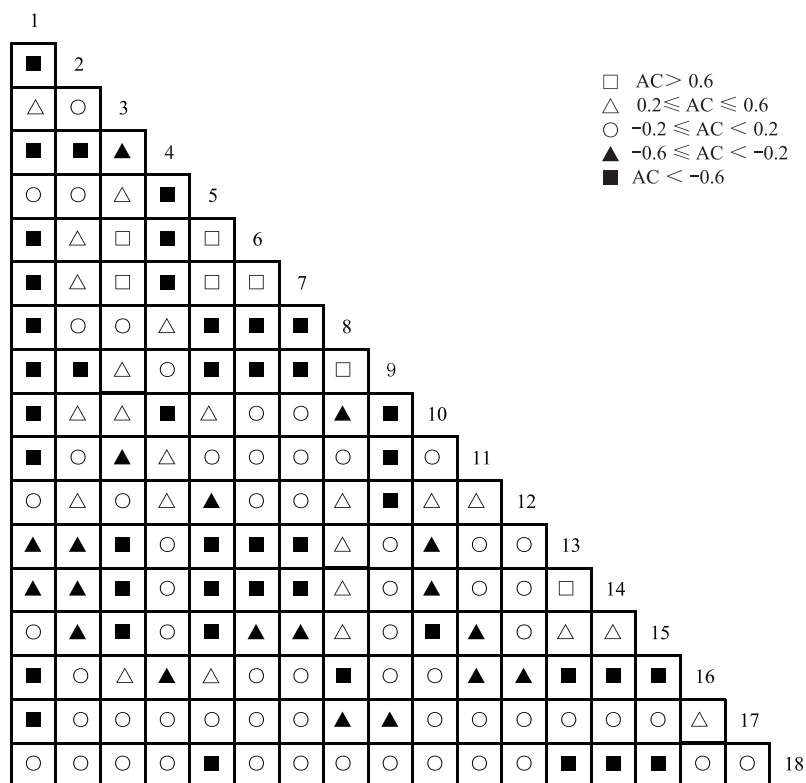


图 5 灌木层联结系数 AC 半矩阵

Fig.5 Semi-matrix of the association coefficients (AC) in shrub layer

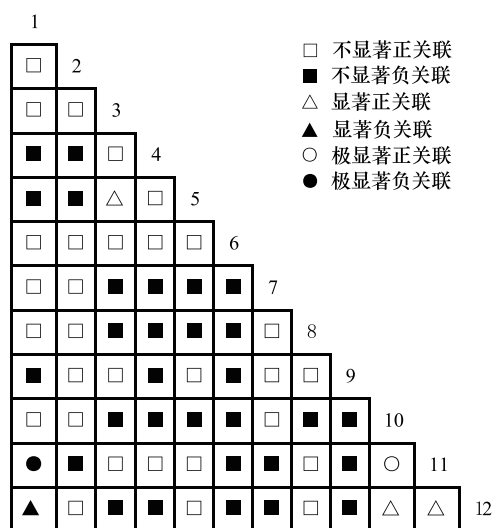
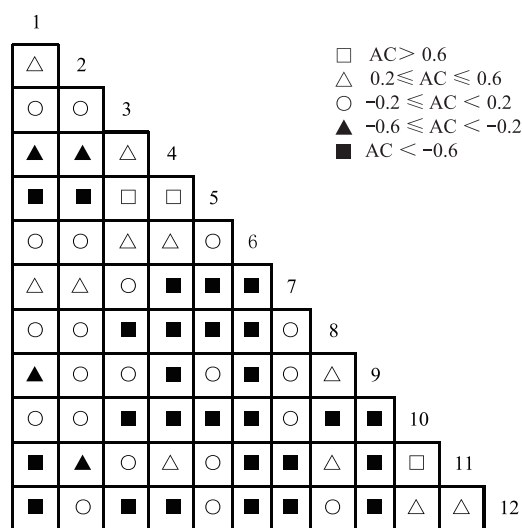
图 6 草本层 χ^2 检验半矩阵Fig.6 Semi-matrix of χ^2 correction test in herb layer

图 7 草本层联结系数 AC 半矩阵

Fig.7 Semi-matrix of the association coefficients (AC) in herb layer

海拔、坡向和坡度影响物种分布(见图 3)。海拔作为高山峡谷地区重要地形因子之一,反映了气候因子的综合影响,它能控制地表水分和太阳辐射的空间转移分配而形成不同的植被类型。坡向通过影响林下光照、温度和微生物组成等,直接或间接影响土壤 pH 和土壤养分条件变化^[29-30],形成生态环境小气候条件,引起不同适应性的物种聚集,导致坡向差别下的种群空间格局变化。此外,生境中坡度大的区域,水土流失严

重,土层瘠薄,种子和浅根性物种无法存活,抑制了物种组成和物种分布^[31]。

土壤有效磷和 pH 是影响物种多样性的因素(见表 4)。潘树林等^[32]对深圳盐田港高速公路边的岩质边坡研究认为,土壤有效磷与物种多样性极显著正相关,与本研究结果相反。原因可能是由于两地土壤类型和植被类型不同造成的,深圳盐田港高速公路边为中度风化花岗岩,群落中已有乔木出现,且生长的植株多为对磷具有较强适应性的物种;而本研究地处石漠化地区,且群落处于灌丛阶段,植被覆盖率低,随着土地石漠化程度加深,土壤有效磷含量降低以及干旱的生境制约了散落在林下种子的萌发^[33]。土壤 pH 除了能影响土壤物理、化学和生物学性质,还能影响植物生长对所需营养元素的吸收^[34],从而影响植株的生长状况。另外,土壤 pH 越大,碱性越强,能适应这类生境的物种种类和数量越少。石漠化地区为偏碱性生境,能直接被植物吸收利用的有效磷被土壤矿物质紧密结合而导致其活性降低,成为影响植物生长的限制因子^[35]。

海拔、坡向、土壤有效磷和速效钾是影响群落数量特征的因素(见表 4)。关于地形因子与物种密度的关系已有大量研究,李瑞年等^[36]认为不同海拔的植物生长所需热量和水分存在差异,小尺度范围下的小气候促使物种密度分布格局不同。董慧慧和上官冬辉^[37]研究表明海拔和坡度与降水量的耦合作用,会使裸露的地表遭受侵蚀作用,直接影响植被覆盖率和物种密度,这种结论在本研究中得到了体现。这是因为地形与土壤因子是决定植物群落结构的主要因素,在一定范围内,随海拔的升高,温度逐渐降低,降雨量增加,土壤养分含量变化,能适应生长的植物种类和数量会随之减少进而导致物种密度下降。本研究中速效钾与物种密度极显著正相关,这与钱洲等^[38]研究结果相似。是因为植物与土壤之间具有相互促进的作用,植物凋落物能改善土壤理化性质,良好的土壤肥力能反作用于植物促进其生长,增大物种密度;此外,本研究中阴坡物种高度高于阳坡,一方面,不同坡向立地接收的太阳光照强度和光照时间存在差异,光照影响土壤养分含量,根系与土壤养分间的动态链接直接影响植物吸收营养物质,导致物种高度不同;另一方面,阴坡接收的光辐射量比阳坡少,通过增加植株高度的方式获取更多光照,来维持正常生长发育^[39];杨永梅等^[40]认为土壤有效磷与盖度显著正相关,与本研究结果相反,可能是由于气候、土壤和地形因素等不同。

三峡库区次生黄栌灌木林群落的总体关联性和种间联结性均呈显著负相关,物种联结较松散,处于不稳定的灌草阶段。灌木层中喜光、耐干旱瘠薄、耐碱性土壤和对石灰性土壤有较强适应性的物种呈极显著正关联,同时也在同一物种分布区,也是具有相似生态习性的优势种,能较好的共同利用生境资源。金丝桃和大部分优势种竞争相同的环境资源,产生排斥现象。草本层的灰苞蒿和类芦呈极显著正关联,褐果薹草和类芦呈极显著负关联,由于灰苞蒿和类芦共同依赖生长,而褐果薹草的竞争能力弱,有可能在群落演替中逐渐消失。在本次调查中未发现与黄栌显著关联的物种,但黄栌和铁仔、一叶荻、金丝桃、探春花和糯米条的生长环境相似,在之后的演替中可能会发展成与黄栌显著关联的树种。

5 结论

(1) 该群落物种组成简单,以喜光、耐干旱瘠薄和碱性土壤的物种居多;海拔和土壤有效磷是生境差异的重要因素。

(2) 海拔、坡度和坡向是影响物种分布的因素;土壤有效磷和土壤 pH 是影响物种多样性的因素;海拔、坡向、坡度、土壤有效磷和速效钾是影响群落数量特征的因素。

(3) 群落总体关联性和种间联结均呈显著负相关,物种联结较松散,处于不稳定的灌草阶段,生态系统脆弱,物种对生境的变化十分敏感。因此,在进行生态修复时,应以保护黄栌群落及其生境为前提,选择耐碱性石灰土的适生乡土植物进行合理配置,增加物种多样性,促进群落演替。

参考文献(References):

- [1] Rota E, Caruso T, Bargagli R. Community structure, diversity and spatial organization of enchytraeids in Mediterranean urban holm oak stands. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 62: 83-91.
- [2] 崔宁洁, 张丹桔, 刘洋, 张健, 杨万勤, 欧江, 张捷, 宋小艳, 殷睿. 马尾松人工林不同大小林窗植物多样性及其季节动态. *植物生态学*

- 报, 2014, 38(5): 477-490.
- [3] 邓莉萍, 白雪娇, 秦胜金, 魏亚伟, 周永斌, 李露露, 牛沙沙, 韩美娜. 辽东山区次生林物种多样性的空间分布及尺度效应. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2197-2204.
- [4] 郝建锋, 李艳, 齐锦秋, 裴曾莉, 黄雨佳, 蒋倩, 陈亚. 人为干扰对碧峰峡栲树次生林群落物种多样性及其优势种群生态位的影响. 生态学报, 2016, 36(23): 7678-7688.
- [5] 王蒙, 董治宝, 罗万银, 逯军峰, 李继彦, 崔徐甲, 张玉. 巴丹吉林沙漠南缘植被物种多样性及其与土壤特性的关系. 西北植物学报, 2015, 35(2): 379-388.
- [6] Wang X L, Wang Z K, Jiang P, He Y L, Mu Y D, Lv X H, Zhuang L. Bacterial diversity and community structure in the rhizosphere of four *Ferula* species. Scientific Reports, 2018, 8(1): 5345.
- [7] Seta T, Demissew S, Woldu Z. Floristic diversity and composition of the Biteyu forest in the Gurage mountain chain (Ethiopia): implications for forest conservation. Journal of Forestry Research, 2019, 30(1): 319-335.
- [8] Erktan A, Roumet C, Bouchet D, Stokes A, Paillet F, Munoz F. Two dimensions define the variation of fine root traits across plant communities under the joint influence of ecological succession and annual mowing. Journal of Ecology, 2018, 106(5): 2031-2042.
- [9] 程瑞梅, 王瑞丽, 刘泽彬, 封晓辉, 王晓荣, 肖文发. 三峡库区栲属群落主要乔木种群的种间联结性. 林业科学, 2013, 49(5): 36-42.
- [10] Souza L, Weltzin J F, Sanders N J. Differential effects of two dominant plant species on community structure and invasibility in an old-field ecosystem. Journal of Plant Ecology, 2011, 4(3): 123-131.
- [11] Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Rodríguez-Velázquez J, van Breugel M, Bongers F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. Functional Ecology, 2014, 28(4): 1052-1058.
- [12] 姚良锦, 姚兰, 易咏梅, 艾训儒, 冯广, 刘峻城, 陈斯, 黄伟, 丁易, 臧润国. 亚热带常绿落叶阔叶混交林优势种川陕鹅耳枥和多脉青冈的空间格局. 林业科学, 2018, 54(12): 1-11.
- [13] Irl S D H, Harter D E V, Steinbauer M J, Gallego Puyol D, María Fernández-Palacios J, Jentsch A, Beierkuhnlein C. Climate vs. topography-spatial patterns of plant species diversity and endemism on a high-elevation island. Journal of Ecology, 2015, 103(6): 1621-1633.
- [14] Gong X, Brueck H, Giese K M, Zhang L, Sattelmacher B, Lin S. Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. Journal of Arid Environments, 2008, 72(4): 483-493.
- [15] Torma A, Császár P. Species richness and composition patterns across trophic levels of true bugs (Heteroptera) in the agricultural landscape of the lower reach of the Tisza River Basin. Journal of Insect Conservation, 2013, 17(1): 35-51.
- [16] 赵连春, 赵成章, 王小鹏, 文军. 秦王川湿地怪柳分布与环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3422-3431.
- [17] 任学敏, 杨改河, 王得祥, 秦晓威, 刘振学, 赵双喜, 白宇. 环境因子对巴山冷杉-糙皮桦混交林物种分布及多样性的影响. 生态学报, 2012, 32(2): 605-613.
- [18] 姚雪玲, 姜丽娜, 李龙, 王锋, 吴波, 郭秀江. 浑善达克沙地 6 种灌木生物量模拟. 生态学报, 2019, 39(3): 905-912.
- [19] 曾伟生, 刘四海. 关于灌木林地划分标准的思考. 中南林业调查规划, 2018, 37(4): 1-4.
- [20] 国家林业局. 2013 中国森林等自然资源旅游发展报告. 北京: 中国林业出版社, 2014: 115-115.
- [21] 王艺霖, 周玫, 李苹, 孙广鹏, 史双龙, 徐程扬. 根系形态可塑性决定黄栌幼苗在瘠薄土壤中的适应对策. 北京林业大学学报, 2017, 39(6): 60-69.
- [22] 林大仪. 土壤学实验指导. 北京: 中国林业出版社, 2004: 121-152.
- [23] 张潇月, 齐锦秋, 张柳桦, 王媚臻, 李婷婷, 鱼舜尧, 郝建锋. 人为干扰对金马河温江段护岸林物种多样性和土壤理化性质的影响. 植物研究, 2019, 39(1): 78-86.
- [24] 杨青青, 杨众养, 陈小花, 余雪标, 薛杨, 王小燕. 热带海岸香蒲桃天然次生林群落优势种群种间联结性. 林业科学, 2017, 53(9): 105-113.
- [25] 陈倩, 陈杰, 钟娇娇, 姬柳婷, 康冰. 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群种间联结性与功能群划分. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1736-1744.
- [26] 刘世梁, 马克明, 傅伯杰, 康永祥, 张洁瑜, 张育新. 北京东灵山地区地形土壤因子与植物群落关系研究. 植物生态学报, 2003, 27(4): 496-502.
- [27] 姜俊, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林群落优势种群种间联结性. 林业科学, 2011, 47(12): 149-153.
- [28] 周炼川, 陈效民, 李孝良, 杨新强, 夏雯. 西南喀斯特地区不同石漠化阶段土壤有效磷变异研究. 地球科学与环境学报, 2009, 31(4): 418-422.
- [29] Yuan Z Q. Factors affecting lucerne-rich vegetation under revegetation in a semi-arid environment. Ecological Engineering, 2017, 108: 249-254.
- [30] 张萍, 康经理, 袁瑛, 汤京, 郝利霞, 靳磊. 两类植物型沙丘上植物群落的异同及其对沙丘形态的响应. 生态学报, 2017, 37(23): 7920-7927.
- [31] 赵鹏, 屈建军, 徐先英, 唐进年, 韩庆杰, 谢胜波, 王涛, 赖俊华. 长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系. 生态学报, 2019, 39(3): 1030-1040.
- [32] 潘树林, 辜彬, 李家祥. 岩质公路边坡生态恢复土壤特性与植物多样性. 生态学报, 2012, 32(20): 6404-6411.
- [33] 田平, 程小琴, 韩海荣, 周文嵩. 环境因子对山西太岳山典型森林类型物种多样性及其功能多样性的影响. 西北植物学报, 2017, 37(5): 992-1003.
- [34] 柏方敏, 田大伦, 方晰, 闫文德, 梁小翠. 洞庭湖西岸防护林土壤和植物营养元素含量特征. 生态学报, 2010, 30(21): 5832-5842.
- [35] 舒世燕, 王克林, 张伟, 何寻阳, 刘淑娟, 韦国富. 喀斯特峰丛洼地植被不同演替阶段土壤磷酸酶活性. 生态学杂志, 2010, 29(9): 1722-1728.
- [36] 李瑞年, 杜凡, 李云琴, 杜小浪, 张桥荣. 香格里拉县种子植物多样性海拔分布格局. 西南林业大学学报, 2013, 33(6): 13-18.
- [37] 董慧慧, 上官冬辉. 基于 PLS 回归模型的石羊河流域降水空间分布. 山地学报, 2016, 34(5): 591-598.
- [38] 钱洲, 俞元春, 俞小鹏, 高捍东, 吕荣, 张文英. 毛乌素沙地飞播造林植被恢复特征及土壤性质变化. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(4): 102-107.
- [39] 沈琪, 刘珂, 李世玉, 张骏, 蒋跃平, 葛滢, 常杰. 杭州西溪湿地植物组成及其与水位光照的关系. 植物生态学报, 2008, 32(1): 114-122.
- [40] 杨永梅, 李惠梅, 高泽兵, 杨海镇, 卓玛措. 三江源花石峡地区植被退化与土壤养分的关联. 干旱区地理, 2016, 39(2): 361-367.