

DOI: 10.20103/j.stxb.202304110730

吴凯婷, 张勇, 马燕丹, 郑秋竹, 岳海涛, 王晓蓉, 梁克敏, 曾昊. 若尔盖不同生境植物多样性与植物竞争强度和生态位重叠度的关系. 生态学报, 2023, 43(24): 10334-10344.

Wu K T, Zhang Y, Ma Y D, Zheng Q Z, Yue H T, Wang X R, Liang K M, Zeng H. Relationship between plant diversity and plant competition intensity and niche overlap across a habitat gradient in Zoige. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(24): 10334-10344.

若尔盖不同生境植物多样性与植物竞争强度和生态位重叠度的关系

吴凯婷^{1,2}, 张 勇^{1,2,*}, 马燕丹^{1,2}, 郑秋竹^{3,4}, 岳海涛^{1,2}, 王晓蓉^{1,2}, 梁克敏^{1,2}, 曾 昊^{1,2}

1 西南林业大学 国家高原湿地研究中心, 昆明 650224

2 西南林业大学 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 昆明 650224

3 华中农业大学农业微生物学国家重点实验室, 武汉 430070

4 华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070

摘要:植物多样性与植物竞争强度和生态位重叠度的关系会随环境发生变化。为探究上述关系在若尔盖地区的表现形式, 于 2021 年 8 月对若尔盖地区典型的水生、湿生、湿生—中生和中生植物群落进行调查, 构建了新的植物竞争强度 (Competition intensity, *CI*) 公式并进行测算, 计算了植物群落的植物多样性指数 (包括物种丰富度、Shannon-Weiner 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数) 和生态位重叠度 (Niche overlap of species, *NOS*), 分析了植物群落物种多样性指数与 *CI* 和 *NOS* 的关系。结果表明: 1) 从水生到中生生境, 植物多样性指数均呈增加趋势 ($P < 0.05$); 2) 湿生—中生生境的 *CI* 显著高于湿生生境 ($P < 0.05$), 湿生生境的 *NOS* 高于水生生境 ($P < 0.05$); *CI* 与 *NOS* 无显著相关性, 但在湿生生境中两者呈倒抛物线关系 ($P < 0.05$)。3) 整体来看, 植物群落的物种丰富度与 *CI* 呈抛物线关系 ($P < 0.05$), 与 *NOS* 无显著关系 ($P > 0.05$); Shannon-Weiner 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数均与 *NOS* 呈线性正相关 ($P < 0.05$), 与 *CI* 无显著关系 ($P > 0.05$); 从单个生境看, 湿生—中生生境的 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数与 *CI* 呈线性负相关 ($P < 0.05$), 其余生境的上述多样性指数与 *CI* 无显著关系 ($P > 0.05$); 各生境的植物多样性指数均与 *NOS* 无显著相关性 ($P > 0.05$)。本研究表明, 从水生到中生生境, 若尔盖地区的植物多样性呈增加趋势, 但植物多样性与物种竞争强度和生态位重叠度的关系较复杂。本研究结果有助于理解若尔盖高原植物多样性的形成机制。

关键词:水生生境; 湿生生境; 湿生—中生生境; 中生生境; 植物多样性; 竞争强度; 生态位重叠度

Relationship between plant diversity and plant competition intensity and niche overlap across a habitat gradient in Zoige

WU Kaiting^{1,2}, ZHANG Yong^{1,2,*}, MA Yandan^{1,2}, ZHENG Qiuzhu^{3,4}, YUE Haitao^{1,2}, WANG Xiaorong^{1,2}, LIANG Kemin^{1,2}, ZENG Hao^{1,2}

1 National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 State Key Laboratory of Agricultural Microbiology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

4 College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract: The relationship between plant diversity and plant competition intensity and niche overlap varies with the environment. To explore this relationship in Zoige, this study investigated typical aquatic, wet, wet-mesic, and mesic plant

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0307)

收稿日期: 2023-04-11; 网络出版日期: 2023-11-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhy1902@126.com

communities in Zoige in August, 2021. A new method for calculating plant competition intensity (CI) was constructed, and niche overlap of species (NOS) and species diversity indices (including species richness, Shannon-Weiner index, Simpson index, and Pielou index) were also calculated based on field data. Changes in plant diversity indices, CI , NOS , and relationships between these indices were then analysed across the habitat gradient. The results showed that: 1) all plant diversity indices tended to increase from aquatic to mesic habitats ($P < 0.05$). 2) The CI of wet-mesic habitat was significantly higher than that of wet habitat ($P < 0.05$). The NOS of wet habitat was higher than that of aquatic habitat ($P < 0.05$). The CI was not significantly correlated with NOS across the habitat gradient ($P > 0.05$), but the two were inverted parabolic in wet habitat ($P < 0.05$). 3) Plant community species richness was parabolic with CI ($P < 0.05$), and the remaining three diversity indices were linearly and positively correlated with NOS across the habitat gradient ($P < 0.05$). In terms of individual habitats, the Simpson, Shannon-Weiner, and Pielou indices were linearly negatively correlated with CI in wet-mesic habitat ($P < 0.05$), but these indices were not correlated with CI in aquatic, wet, and mesic habitats ($P > 0.05$). None of these four diversity indices, i.e. species richness, Simpson index, Shannon-Weiner index, and Pielou index, correlated with NOS in any individual habitat ($P > 0.05$). These results suggest that plant diversity in Zoige tends to increase from aquatic to mesic habitats, but the relationship between plant diversity and species competition and niche overlap is complex. The results contribute to the understanding of the mechanisms that shape plant diversity in the Zoige plateau.

Key Words: aquatic habitat; wet habitat; wet-mesic habitat; mesic habitat; plant diversity; competitive intensity; niche overlap

物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式^[1]。一定空间范围内物种的丰富度和均匀度体现了群落中物种的数量及其分布特征,是反映群落物种多样性的重要指标^[2],也是群落功能复杂性与稳定性的重要度量指标^[3]。

物种多样性的形成和维持机制是理论生态学的核心研究议题^[4-6]。竞争现象在生物群落中普遍存在,它为研究物种生态位分化以及物种多样性维持提供了钥匙^[7-10]。基于物种竞争、物种生态位重叠和物种多样性的关系,目前主要通过生态位分化理论解释物种多样性维持机制。在生态位分化理论中,竞争排斥法则表明生态位相同的物种不可能长期稳定共存^[11]。基于控制实验和模型模拟的研究表明,物种稳定共存于同一个生境的前提条件是它们出现了生态位分化,物种生态位分化越明显,它们的生态位重叠度越低,对资源的竞争强度得到缓解^[12-13]。如果两个物种间的生态位重叠度和竞争强度增加,往往意味着竞争排斥^[14]。但也有控制实验表明,改善微环境可以塑造出更多生态位使物种共存,植物发生竞争排斥现象的概率很低^[15]。

但在实际情况中(真实植物群落往往包含多个物种),植物物种竞争强度与生态位重叠度的关系较复杂,常表现出无关、正相关等形式。例如,对大兴安岭次生林不同龄级落叶松(*Larix gmelinii*)的研究发现,落叶松个体间的生态位重叠度与彼此间的竞争作用无显著相关性^[16]。对香合欢群落(*Ass. Albizia odoratissima*)的研究则表明,群落内物种生态位重叠度与物种竞争强度呈正相关^[17]。生境异质性是导致这种差异的重要原因。此外,对植物生态位重叠度和竞争强度的计算方式不一致也是导致它们之间关系不统一的原因^[18]。目前大多数研究通过 Pianka 生态位重叠指数量化群落水平的植物生态位重叠度^[19],用 Lotka-Volterra 竞争模型计算两个物种之间的竞争强度^[20-21],但难以在群落水平定量描述植物的竞争强度。

若尔盖地区是我国面积最大的典型泥炭沼泽分布区^[22],其对涵养水源、调节气候、维持生物多样性等具有十分重要的作用^[23-24]。近年来,在气候变化和人为干扰的共同影响下,若尔盖地区的湿地生态系统退化严重,沼泽植物群落的生境逐渐由水生向中生转变,在沼泽周边形成了明显的水生、湿生、湿生—中生以及中生—中生境^[25-27]。这种生境分布特征为研究物种多样性与物种竞争、物种生态位重叠之间的关系提供了理想的环境梯度。目前,若尔盖地区的植物多样性研究主要集中在植物多样性分布与环境因子的关系^[28-30]、排水梯度

上植物种间相关性特征^[31]以及退化梯度上草地植物生态位重叠度变化特征^[32]等方面,对植物多样性与植物竞争、生态位重叠关系的研究不足。因此,本研究在若尔盖县选取典型的生境梯度,开展植物群落调查,基于群落调查数据构建植物竞争强度指数(Competition intensity, *CI*),进而探讨植物多样性与 *CI* 和生态位重叠度的关系。依据竞争排斥原则,本研究拟验证以下假设:在群落水平上,若尔盖地区植物 *CI* 和物种生态位重叠度呈正相关关系,该地区的植物多样性指标与植物 *CI* 和物种生态位重叠度呈负相关关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况及野外调查

若尔盖县位于四川省阿坝藏族羌族自治州,平均海拔为 3400—3700 m,属高原亚寒带湿润气候,常年无夏,日照时间长,相对湿度高,年均温为 0.6—1.0℃,年降水量为 650—750 mm^[26]。其主要植被类型是沼泽化草甸和高寒草甸,主要优势种有木里薹草(*Carex muliensis*)、藏嵩草(*Kobresia tibetica*),线叶嵩草(*K. capillifolia*)等^[27]。近年来由于气候变化以及人为开渠排水等因素,研究区沼泽水位下降,植物群落类型发生明显变化。

植物群落往往具有特定的种类组成及分布范围,并指示不同的生境条件^[33]。从水生到中生转变的过程中,若尔盖地区植被类型由沼泽植被逐渐过度成高寒草甸^[29]。根据植物群落的优势种及伴生种构成情况,将研究区的植物群落生境依次划分为水生、湿生、湿生—中生和中生 4 个类型(表 1)。于 2021 年 8 月植物生长季在若尔盖县的典型沼泽分布区(图 1),根据生境梯度,分别在卡哈尔乔、昂当乔和那勒乔设置 9 个、6 个和 4 个 10 m×10 m 的样地(共 19 个样地,相邻样地之间平均间距约 220 m,最大间距约 860 m,最小间距约 40 m,各样地在生境梯度上的分布情况见表 1),在每个样地中随机设置 3 个 1 m×1 m 的调查样方,共计 57 个样方。在样方内进行植物群落调查,记录样方内植物群落的垂直投影盖度、平均高度、植物名称、分种盖度和分种高度。

表 1 研究区生境梯度上植物群落构成情况

Table 1 Plant community composition across the habitat gradient in the study area

生境梯度 Habitat gradient	优势种 Dominant species	伴生种 Companion species	样地编号 Number of sampling site	植被类型 Vegetation types
水生生境 Aquatic habitat	木里薹草 <i>Carex muliensis</i>	荸荠 <i>Eleocharis dulcis</i> 溪木贼 <i>Equisetum fluvatile</i> 毒芹 <i>Cicuta virosa</i> 海韭菜 <i>Triglochin maritima</i>	NL1、AD0、AD5、 KH1、KH9	草本沼泽
湿生生境 Wet habitat	木里薹草 <i>Carex muliensis</i>	荸荠 <i>Eleocharis dulcis</i> 水麦冬 <i>Triglochin palustre</i> 藏嵩草 <i>Kobresia tibetica</i> 海韭菜 <i>Triglochin maritima</i>	NL4、AD3、KH4、 KH5	沼泽化草甸
湿生—中生生境 Wet-mesic habitat	藏嵩草 <i>Kobresia tibetica</i>	木里薹草 <i>Carex muliensis</i> 线叶嵩草 <i>Carex capillifolia</i> 华扁穗草 <i>Blysmus sinocompressus</i> 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	NL2、AD2、AD4、 KH6、KH8	高寒草甸
中生生境 Mesic habitat	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	藏嵩草 <i>Kobresia tibetica</i> 早熟禾 <i>Poa annua</i> 高原唐松草 <i>Thalictrum cultratum</i> 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	NL3、AD1、KH2、 KH3、KH7	高寒草甸

AD0—AD4:昂当乔样地 Sampling sites in Angdangqiao;NL1—NL 4:那勒乔样地 Sampling sites in Naleqiao;KH1—KH9:喀哈尔乔样地 Sampling sites in Kahaerqiao

1.2 指数计算

(1) 物种多样性指数计算

本研究采用了常用的物种多样性指数,分别为物种丰富度指数(R_0)、Simpson 指数(D)、Shannon-Weiner

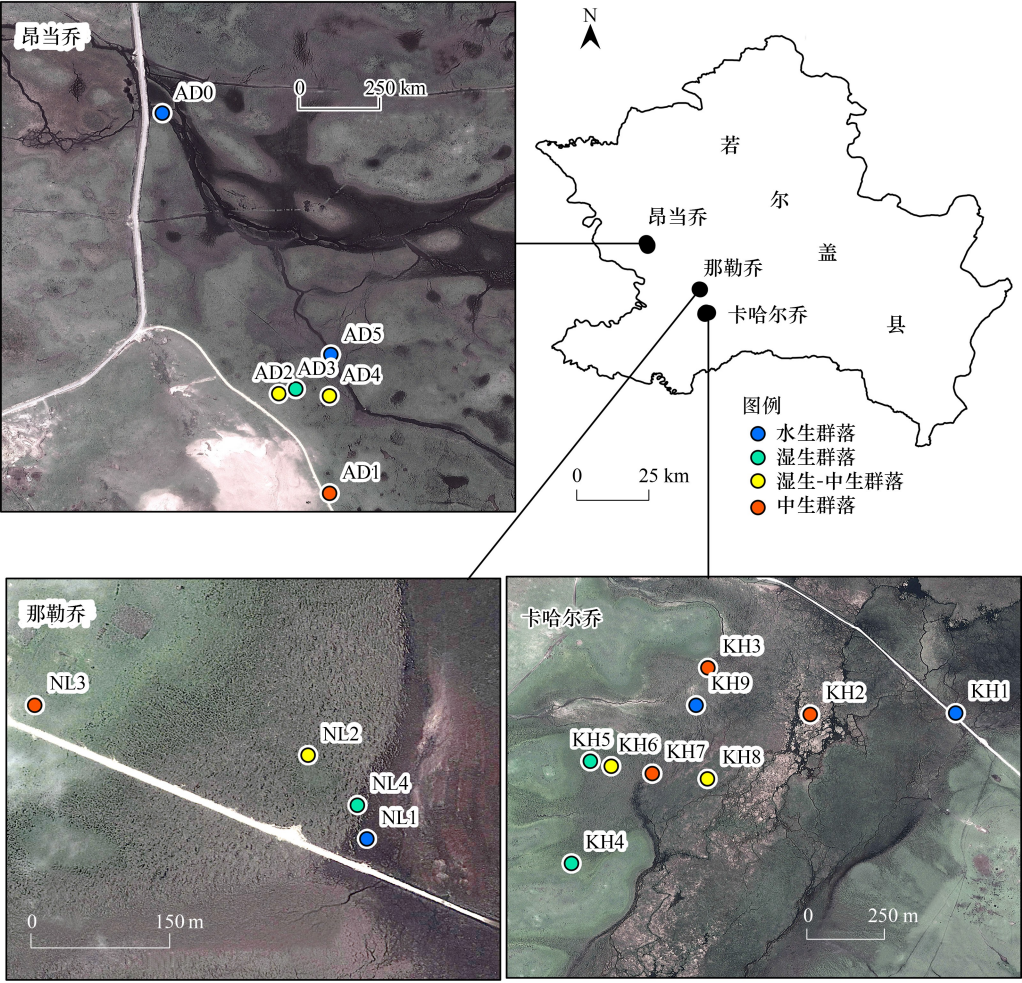


图 1 研究区样地及样方分布示意图

Fig.1 Location of study area and the distribution of sampling sites

AD0—AD4:昂当乔样地 Sampling sites in Angdangqiao; NL1—NL 4: 那勒乔样地 Sampling sites in Naleqiao; KH1—KH9: 喀哈尔乔样地 Sampling sites in Kahaerqiao

指数(H')和 Pielou 均匀度指数(J),它们的计算公式^[34—36]如下:

$$\begin{aligned} R_0 &= S \\ P_i &= N_i/N \\ D &= 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \\ H' &= - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i \\ J &= H'/\ln S \end{aligned}$$

式中, S 为物种数, P_i 为种 i 的个体在全部个体中的比例, N_i 为种 i 的个体数, N 为群落中全部物种的个体数。

(2) 竞争强度指数(CI)计算

本研究通过植物群落物种实际生存空间和群落潜在生存空间的占比表示植物竞争强度(图 2), CI 计算公式为:

$$CI = \frac{\sum_{i=1}^s L_{si}}{L_{sp}}$$

式中, CI 为植物竞争强度, L_{si} 为物种 i 的实际生存空间, 用物种 i 的盖度 C_i (单位: m^2) 与实际高度 H_i (单位: m) 计算得到, 即 $L_{si} = C_i \times H_i$; L_{sp} 为潜在生存空间, 用样地面积 (即 1 m^2) 与梯度内植物潜在高度 H_p (用植物高度中位数表示, 单位为 m) 相乘得到, 即 $L_{sp} = 1 \times H_p$ 。

(3) 物种生态位重叠度 (NOS) 计算

本研究基于物种重要值 (Important value, IV) 计算 NOS, 其中 IV 的计算方式为:

$$IV = (RH + RC) / 2$$

$$\text{其中, } RH = \frac{H_i}{\sum H_i}, RC = \frac{C_i}{\sum C_i}$$

式中, RH 为植物相对高度, RC 为植物相对盖度, H_i 为物种 i 的高度 (m), C_i 为物种 i 的盖度 (%)。

基于 IV , 采用 Pianka 生态位重叠度指数计算每个物种的生态位重叠度, 其计算公式为^[37-38]:

$$Q_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r p_{ij} p_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^r p_{ij}^2 \sum_{j=1}^r p_{kj}^2}}$$

式中, Q_{ik} 为物种 i 与物种 k 的重叠度指数, p_{ij} 和 p_{kj} 为种 i 和种 k 对第 j 个资源的利用占它对全部资源利用的频率, r 代表样方数。植物群落的物种生态位重叠度 (即 NOS) 由群落中全部物种的生态位重叠度求均值得到。生态位重叠度计算在 R4.1.3 中完成。

1.3 统计分析

采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 对比物种多样性指数 (即物种丰富度指数、Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数)、 CI 和 NOS 在生境梯度间的差异性。采用回归分析探讨物种多样性指数与 CI 和 NOS 之间的关系。上述统计分析在 R4.1.3 中完成。

2 结果与分析

2.1 生境梯度上植物多样性指数的变化特征

从水生到中生生境, 植物群落的四个物种多样性指数呈现增加的趋势 (图 3)。生境梯度上植物群落物种丰富度的排序为湿生—中生 ((19.9±1.2) 种) > 中生 ((16.7±0.7) 种) > 湿生 ((10.3±1.2) 种) > 水生 ((5.7±0.7) 种)。湿生、湿生—中生、中生生境中植物群落的 Simpson 指数分别为 0.68±0.02、0.75±0.03 和 0.78±0.02, 它们显著高于水生生境植物群落的 0.47±0.05。湿生—中生和中生生境中, 植物群落的 Shannon-Weiner 指数分别为 2.9±0.2 和 2.8±0.1, 它们显著高于水生 (1.4±0.2) 和湿生 (2.2±0.1) 植物群落。湿生、湿生—中生和中生生境植物群落的 Pielou 均匀度指数分别为 0.97±0.04、0.96±0.04 和 1.10±0.03, 它们显著高于水生植物群落的 0.82±0.05。

2.2 生境梯度上植物 CI 和 NOS 的变化特征

湿生—中生生境中, 植物群落的 CI 为 1.77±0.14, 其显著高于湿生植物群落的 1.15±0.16 ($P < 0.05$); 水生和中生植物群落的 CI 与湿生—中生和湿生植物群落无显著差异 ($P > 0.05$)。湿生植物群落的 NOS 为 0.6±0.04, 其显著高于水生植物群落的 0.48±0.03 ($P < 0.05$); 湿生—中生和中生植物群落 NOS 与湿生和水生植物群落无显著差异 ($P > 0.05$)。整体来看, 植物群落的 CI 与 NOS 无显著相关性 ($P > 0.05$)。在湿生植物群落

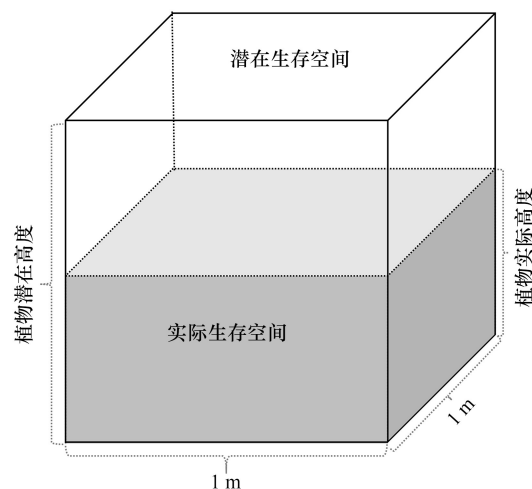


图 2 植物竞争强度计算示意图

Fig. 2 Schematic diagram for the calculation of plant competition intensity

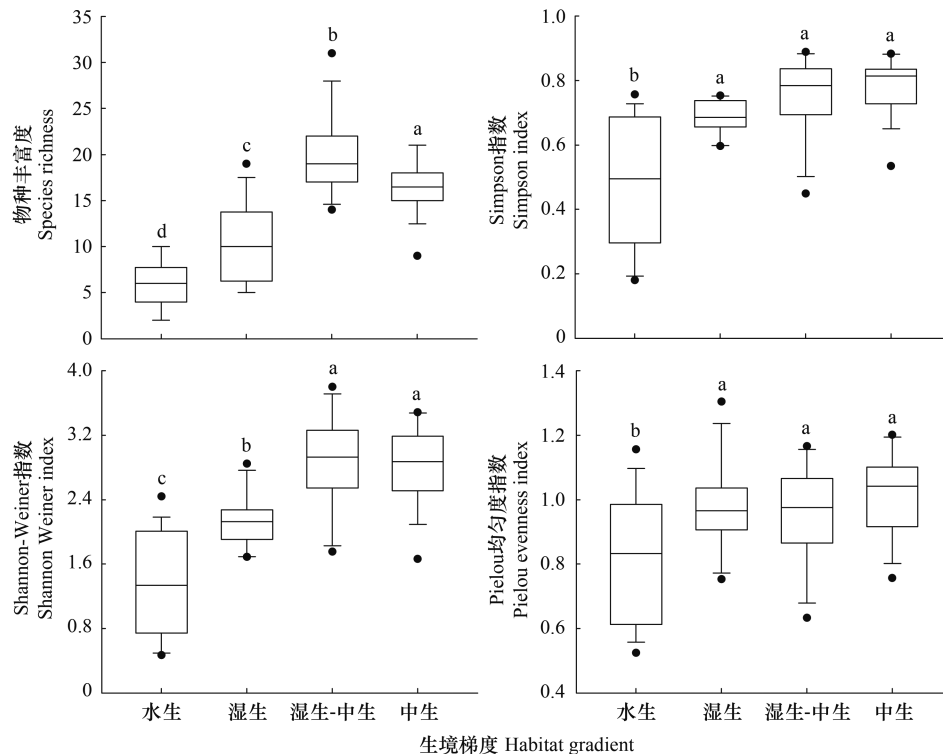


图3 植物群落物种多样性指数在生境梯度间的差异性

Fig.3 Changes in plant diversity indices across the habitat gradient

图中不同小写字母表示显著差异

中, CI 和 NOS 呈倒抛物线关系; 当 CI 低于 1.31 时, NOS 随 CI 增加而下降; 当 CI 高于 1.31 时, NOS 随 CI 增加而上升(图 4)。

2.3 生境梯度上植物多样性与 CI 和 NOS 的关系

整体来看, 植物群落的物种丰富度与 CI 呈抛物线关系; 当 CI 小于 2.41 时, 物种丰富度随 CI 增加而上升; 当 CI 大于 2.41 时, 物种丰富度随 CI 增加而下降 ($P < 0.05$)。植物群落的 Shannon-Weiner 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数与 CI 无显著相关性 ($P > 0.05$) (图 5)。植物群落的 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数均与 NOS 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), 但植物物种丰富度指数与 NOS 之间的正相关关系未达到统计显著性 ($P > 0.05$) (图 6)。

从各生境看, 所有生境的物种丰富度与 CI 无显著相关性 ($P > 0.05$); 湿生—中生植物群落的 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数均与 CI 呈显著负相关关系 ($P < 0.05$), 但水生、湿生和中生植物群落的上述植物多样性指数与 CI 无显著相关性 ($P > 0.05$) (图 5)。所有生境中, 四个植物多样性指数均与 NOS 无显著相关性 ($P > 0.05$) (图 6)。

3 讨论

系统复杂性常导致生态系统过程难以准确模拟^[39]。植物竞争(包括种间竞争和种内竞争)是一个复杂的生态系统过程, 因此, 当前对植物竞争关系的研究多以控制实验和模型模拟为主。衡量真实群落中的植物竞争强度对解释群落物种共存有重要意义。在生态学研究, 除了细致模拟系统各要素的变化动态及要素间的相互关系外^[39], 还可以采用“黑箱”或“灰箱”的方式来处理系统复杂性^[40—41]。本研究基于潜在生存空间和实际生存空间的概念, 将复杂的种内、种间竞争过程当作黑箱处理, 只关注竞争的结果; 植物群落占据了多

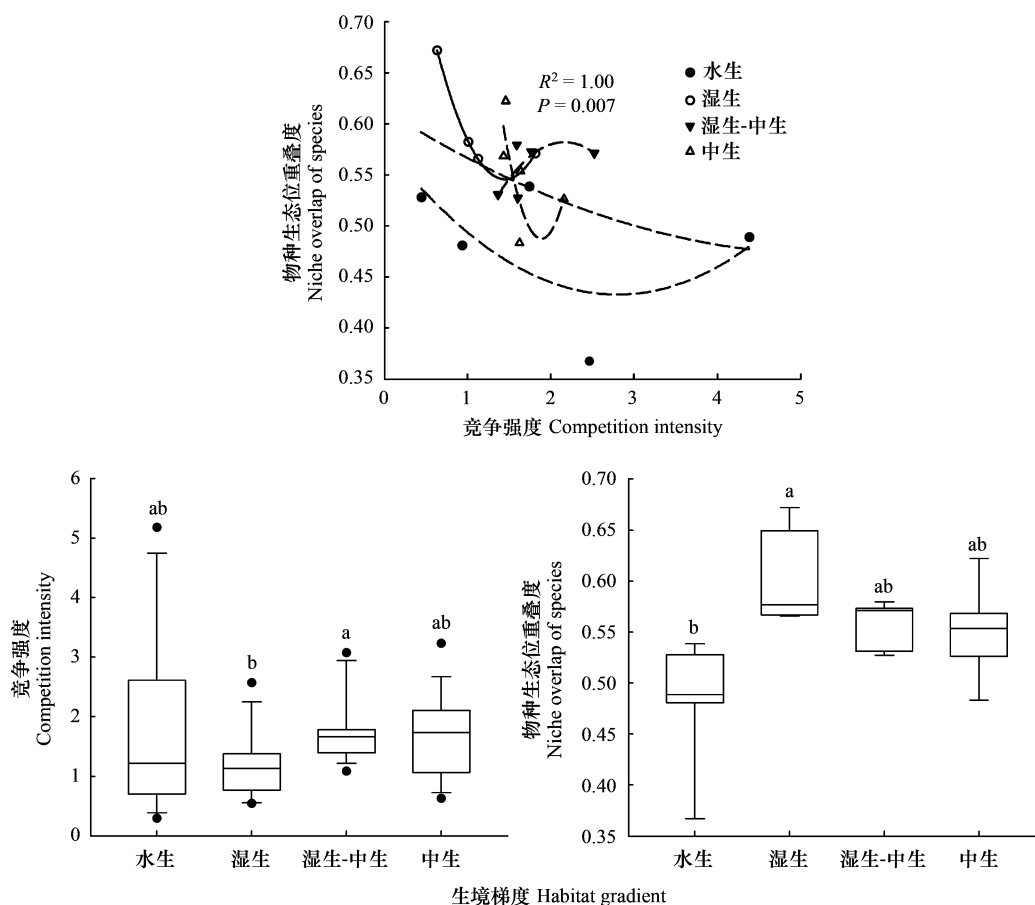


图 4 植物竞争强度和生态位重叠度在生境梯度间的差异及相关性

Fig.4 Changes in competition intensity, niche overlap and their relationships across the habitat gradient

图中不同小写字母表示显著差异

少实际生存空间。进而通过实际生存空间和潜在生存空间的占比(即 CI) 衡量群落水平上的植物竞争强度。这种植物竞争强度计算思路的基本假设与 Lotka-Volterra 竞争模型一致。L-V 竞争模型假设环境中资源是有限的,物种 A 对资源的使用会限制物种 B 对资源的使用^[42]。本研究 CI 计算的假设是植物群落在特定生境中可达到的生存状态(用“潜在生存空间”表示)是一定的,已经形成的生存状态(用“实际生存空间”表示)会限制群落未来的生存状态。在生存压力下, CI 值高就意味着植物竞争强度大。

基于上述新算法,本研究得到了群落水平上若尔盖地区典型生境中植物多样性、植物竞争强度和植物生态位重叠度三者之间的关系。

在生态位分化理论框架下,物种生态位重叠度通常与物种对资源的竞争强度呈正相关^[43—44]。本研究中,仅在湿生生境中发现植物生态位重叠度与植物竞争之间存在显著的倒抛物线关系,在水生、湿生—中生和中生生境中它们并无显著回归关系。此外,相较于其他生境,湿生生境中的植物竞争强度最低、物种生态位重叠度最高,水生生境中植物竞争强度较高、物种生态位重叠度最低。这种差异性表明,植物生态位重叠度与竞争强度的关系很大程度上受制于局域小生境的影响^[28]。在若尔盖地区的沼泽退化的过程中,植物生境逐渐由水生转变为中生,地表积水逐渐减少,土壤环境中的氧气含量增加,土壤营养元素的转化过程(如氮素的转化过程由反硝化过程转变为硝化过程)改变,使得土壤速效养分含量随之增加^[45]。土壤速效养分含量的增加改变了植物可使用资源的数量和维度,进而导致植物竞争和生态位重叠的关系发生变化^[18]。

植物多样性不仅随全球尺度的环境梯度(如水热格局)发生显著变化^[36—37],也随局地小生境发生变化,

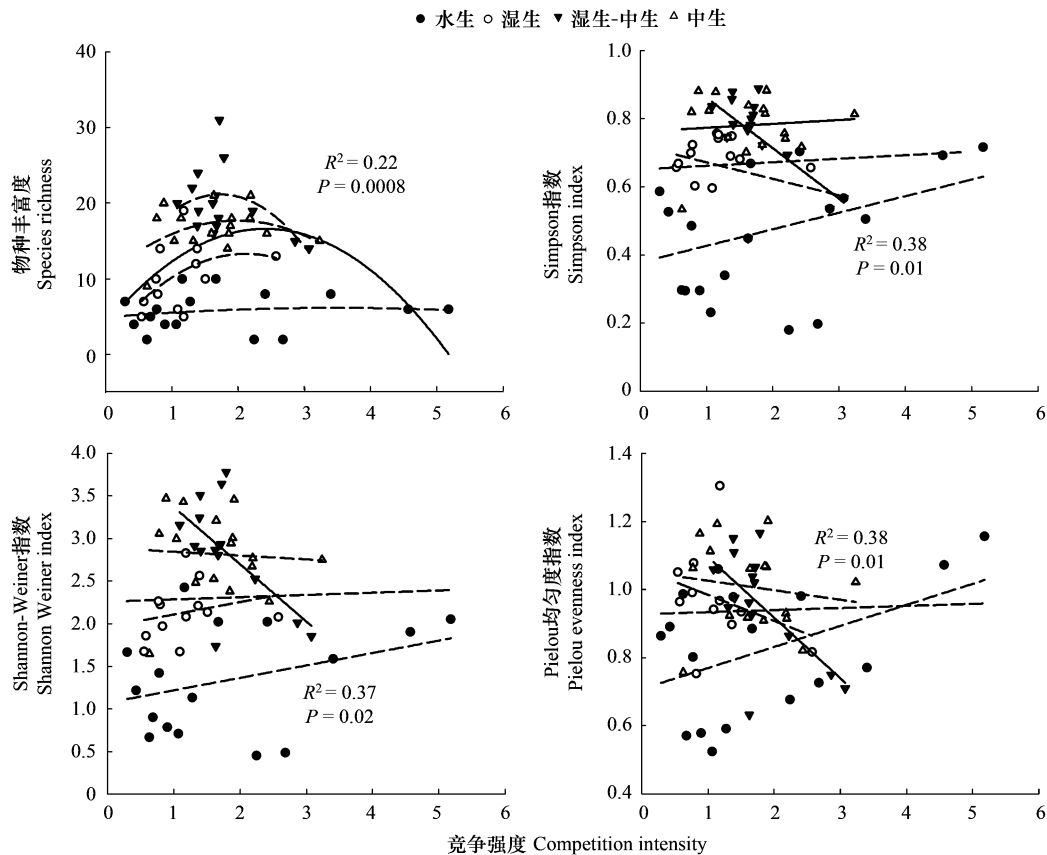


图5 生境梯度上植物群落物种多样性与竞争强度的关系

Fig.5 Relationships between plant diversity and plant competition intensity across the habitat gradient

而竞争和生态位分化对植物多样性形成起到重要作用^[46-50]。本研究发现,植物生境由水生到中生的转变过程中,若尔盖地区的植物多样性呈增加趋势,该现象与已有研究结果一致^[28-29]。在生境梯度上,植物物种丰富度与植物竞争强度呈抛物线关系,该关系与 Lotka-Volterra 模型推导的结论不一致,这说明在真实植物群落中一定强度的竞争有利于维持最大的物种数量,其与中度干扰理论揭示的单峰过程类似^[51]。

此外,本研究发现生境梯度上植物多样性指数随物种生态位重叠度增加而显著上升。该现象也与经典的生态位分化理论假设不符。这是由于从水生到中生转变的过程中,群落中植物物种数量增加,而在高寒地区植物对土壤速效氮、磷等养分资源具有相似的使用需求^[52],因此不可避免地会出现物种生态位重叠度增加的现象。

值得注意的是,生态交错区往往是生物多样性较高的区域^[53]。因本研究中湿生—中生生境中的植物多样性最高,且处于湿生向中生过渡的区域,故类比“生态交错区”的概念,将该生境称为“生境交错区”。在本研究中,水生、湿生和中生生境中植物多样性指数与植物竞争强度无显著回归关系,但在湿生—中生生境中,植物群落的 Simpson 指数、Shannon-Weiner 指数和 Pielou 均匀度指数都与植物竞争强度呈显著线性负相关。从植物多样性与物种生态位重叠度的关系来看,湿生—中生生境中的关系趋势也与其他三个生境相反。这说明若尔盖“生境交错区”的植物多样性与植物竞争和生态位重叠的关系可能与其他单一生境中的不一样。后续研究需继续关注该现象,揭示其背后机理可能有助于理解沼泽退化背景下若尔盖地区植物多样性的维持机制。

4 结论

本研究表明,从水生植物群落到中生植物群落的演变过程中,若尔盖地区的植物多样性呈增加趋势。除

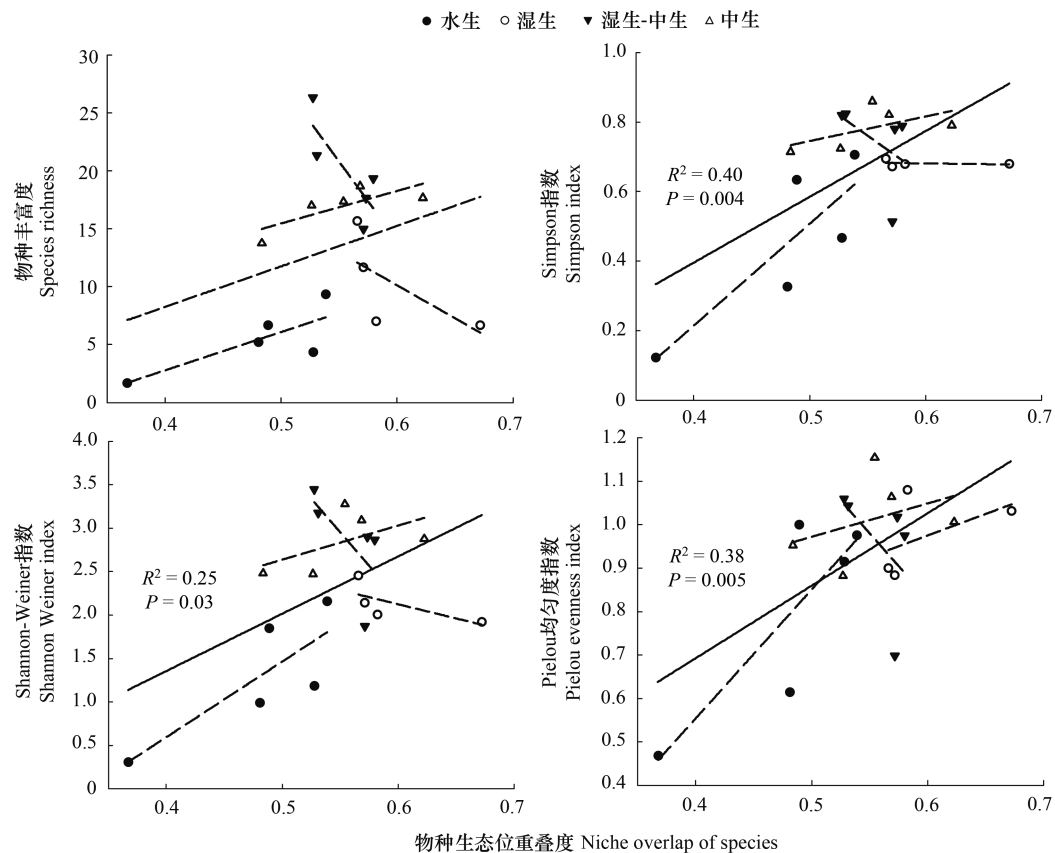


图 6 生境梯度上植物群落物种多样性与物种生态位重叠度的关系

Fig.6 Relationship between plant diversity and niche overlap of species across the habitat gradient

湿生生境外,植物竞争强度和生态位重叠度之间无显著回归关系。植物多样性与植物竞争强度和生态位重叠度的关系在生境间的异质性高。上述结果表明本研究的假设不成立,即:在群落水平上,若尔盖地区的植物多样性、植物竞争强度、生态位重叠度三者之间并非简单的线性关系,其会随生境发生变化。特别地,湿生—中生生境中植物多样性与植物竞争强度和生态位重叠度的关系与其他生境不同,解析这种差异的原因有助于理解若尔盖地区植物多样性的维持机制。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 马志波, 肖文发, 黄清麟, 庄崇洋, 郑群瑞. 森林群落多样性与空间格局研究综述. 世界林业研究, 2016, 29(3): 35-39.
- [3] 孙义, 秦彧, 魏天锋, 常丽, 张仁平, 刘志有, 吕燕燕, 宜树华. 草地植物物种多样性测度方法及发展趋势. 应用生态学报, 2022, 33(3): 655-663.
- [4] Sutherland W J, Freckleton R P, Godfray H C J, Beissinger S R, Benton T, Cameron D D, Carmel Y, Coomes D A, Coulson T, Emmerson M C, Hails R S, Hays G C, Hodgson D J, Hutchings M J, Johnson D, Jones J P G, Keeling M J, Kokko H, Kunin W E, Lambin X, Lewis O T, Malhi Y, Mieszkowska N, Milner-Gulland E J, Norris K, Phillimore A B, Purves D W, Reid J M, Reuman D C, Thompson K, Travis J M J, Turnbull L A, Wardle D A, Wiegand T. Identification of 100 fundamental ecological questions. Journal of Ecology, 2013, 101(1): 58-67.
- [5] 强亚琪, 范春雨, 张春雨. 长白山暗针叶林群落物种多样性维持机制. 生态学报, 2023, 43(5): 1884-1891.
- [6] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. Nature, 2000, 405(6783): 220-227.
- [7] 蒋亚蓉, 蒋世荣, 袁涛, 李嫣, 董明哲, 吴璐瑶, 唐英. 基于邻体干扰模型的草花混播群落竞争模拟. 北京林业大学学报, 2022, 44(3): 85-97.
- [8] 宋永昌. 植被生态学. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2017.

- [9] Chase J M, Leibold M A. Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches. Chicago: University of Chicago Press, 2003
- [10] 张馨月, 杜峰, 潘天辉, 张赞赞, 周敏. 土壤水分变化对黄土丘陵区撂荒群落共存种竞争的影响. 生态学报, 2019, 39(3): 957-968.
- [11] Gause G F. Experimental analysis of vito volterra's mathematical theory of the struggle for existence. Science, 1934, 79(2036): 16-17.
- [12] 王锋刚, 曾晓东. 植物种群资源竞争与共存的理论模型研究. 气候与环境研究, 2015, 20(2): 229-234.
- [13] Connolly J, Wayne P. Asymmetric competition between plant species. Oecologia, 1996, 108(2): 311-320.
- [14] Pastore A I, Barabás G, Bimler M D, Mayfield M M, Miller T E. The evolution of niche overlap and competitive differences. Nature Ecology & Evolution, 2021, 5(3): 330-337.
- [15] Wandrag E M, Catford J A, Duncan R P. Niche partitioning overrides interspecific competition to determine plant species distributions along a nutrient gradient. Oikos, 2023, 2023(2): e08943.
- [16] 俞响, 白小军, 王志一. 大兴安岭次生林区不同龄级落叶松 (*Larix gmelinii*) 生态位特征和竞争关系. 生态学报, 2022, 42(12): 4912-4921.
- [17] 田一显, 韩俊学, 陈炳超, 谢伟东, 潘力榕, 蒙享. 桂西北香合欢群落物种多样性及种间生态位特征. 广西林业科学, 2022, 51(4): 466-474.
- [18] Holt R D. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. Oikos, 1987, 48(1): 110.
- [19] 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.
- [20] Loreau M, de Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. Ecology Letters, 2013, 16(s1): 106-115.
- [21] 吴晓慧, 单熙凯, 董世魁, 高晓霞, 许驭丹, 张曦, 武胜男, 胡樱, 温璐, 刘世梁, 董全民, 王文颖. 基于改进的 Lotka-Volterra 种间竞争模型预测退化高寒草地人工恢复演替结果. 生态学报, 2019, 39(9): 3187-3198.
- [22] Xiang S, Guo R Q, Wu N, Sun S C. Current status and future prospects of Zoige Marsh in Eastern Qinghai-Tibet Plateau. Ecological Engineering, 2009, 35(4): 553-562.
- [23] 阳维宗, 马骁, 杨文, 刘宏强, 赵丽, 王裕熠, 张聪, 董李勤, 张昆. 若尔盖草本沼泽生物量季节动态、根系周转及碳氮磷储量. 生态学杂志, 2021, 40(5): 1285-1292.
- [24] 汤木子. 若尔盖高原湿地植物群落结构特征与土壤微生物群落多样性. 水土保持通报, 2022, 42(1): 106-113.
- [25] 赵魁义, 何池全. 人类活动对若尔盖高原沼泽的影响与对策. 地理科学, 2000, 20(5): 444-449.
- [26] 朱耀军, 马牧源, 赵娜娜. 若尔盖高寒泥炭地修复技术进展与展望. 生态学杂志, 2020, 39(12): 4185-4192.
- [27] 王京, 李成一, 卓玛姐, 宋梓涵, 汪晓东, 王瑞, 索郎夺尔基, 林英华. 基于地表土壤动物与植物完整性指数评估若尔盖沼泽湿地受扰现状. 生态学报, 2022, 42(1): 340-347.
- [28] 崔丽娟, 马琼芳, 郝云庆, 高常军, 宋洪涛, 王义飞, 李伟. 若尔盖高寒沼泽植物群落与环境因子的关系. 生态环境学报, 2013, 22(11): 1749-1756.
- [29] 韩大勇, 杨永兴. 若尔盖高原沙化沼泽区植物群落物种组成及其驱动因素. 生态学报, 2020, 40(16): 5602-5610.
- [30] Yang J P, Su P, Zhou Z J, Shi R, Ding X J. Environmental filtering rather than dispersal limitation dominated plant community assembly in the Zoige Plateau. Ecology and Evolution, 2022, 12(7): e9117.
- [31] 韩大勇, 杨永兴, 杨杨. 若尔盖高原退化沼泽群落植物多样性及种间相关性沿排水梯度的变化. 植物生态学报, 2012, 36(5): 411-419.
- [32] 刘学敏, 罗久富, 陈德朝, 朱欣伟, 周金星. 若尔盖高原不同退化程度草地植物种群生态位特征. 浙江农林大学学报, 2019, 36(2): 289-297.
- [33] 李建东, 郑慧莹. 应用布隆-布朗克的方法研究草原的初步探讨. 植物生态学与地植物学丛刊, 1983, 7(3): 186-203.
- [34] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.
- [35] 栗文瀚, 干珠扎布, 曹旭娟, 闫玉龙, 李钰, 罗文蓉, 胡国铮, 旦久罗布, 何世丞, 高清竹. 海拔梯度对藏北高寒草地生产力和物种多样性的影响. 草业学报, 2017, 26(9): 200-207.
- [36] Daly A J, Baetens J M, De Baets B. Ecological diversity: measuring the unmeasurable. Mathematics, 2018, 6(7): 119.
- [37] 井光花, 程积民, 苏纪帅, 魏琳, 史晓晓, 金晶炜. 黄土区长期封育草地优势物种生态位宽度与生态位重叠对不同干扰的响应特征. 草业学报, 2015, 24(9): 43-52.
- [38] 苗静, 张克斌, 刘建康, 刘小丹. 半干旱区人工封育草地植被生态位研究. 水土保持研究, 2015, 22(4): 342-347.
- [39] Lawrence D M, Fisher R A, Koven C D, Oleson K W, Swenson S C, Bonan G, Collier N, Ghimire B, van Kampenhou L, Kennedy D, Kluzek E, Lawrence P J, Li F, Li H Y, Lombardozzi D, Riley W J, Sacks W J, Shi M J, Vertenstein M, Wieder W R, Xu C G, Ali A A, Badger A M, Bisht G, van den Broeke M, Brunke M A, Burns S P, Buzan J, Clark M, Craig A, Dahlin K, Drewniak B, Fisher J B, Flanner M, Fox A M, Gentine P, Hoffman F, Keppel-Aleks G, Knox R, Kumar S, Lenaerts J, Leung L R, Lipscomb W H, Lu Y Q, Pandey A, Pelletier J D, Perket

- J, Randerson J T, Ricciuto D M, Sanderson B M, Slater A, Subin Z M, Tang J Y, Thomas R Q, Val Martin M, Zeng X B. The community land model version 5: description of new features, benchmarking, and impact of forcing uncertainty. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2019, 11(12): 4245-4287.
- [40] Cortois R, De Deyn G B. The curse of the black box. *Plant and Soil*, 2012, 350(1): 27-33.
- [41] Kalmykov V. Generalized theory of life. *Nature Precedings*, 2012. DOI: 10.1038/npre.2012.7108.1
- [42] Nguyen D H, Yin G. Coexistence and exclusion of stochastic competitive Lotka-Volterra models. *Journal of Differential Equations*, 2017, 262(3): 1192-1225.
- [43] Scheneiter J O, Kaufmann I I, Ferreyra A R, Llorente R T. The herbage productivity of tall fescue in the Pampas region of *Argentina* is correlated to its ecological niche. *Grass and Forage Science*, 2016, 71(3): 403-412.
- [44] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 闫玉梅, 张小平. 大别山五针松种内和种间竞争强度. *生态学报*, 2015, 35(2): 389-395.
- [45] 胡容, 叶春, 蒲玉琳, 胡嗣佳, 张世熔, 向双, 贾永霞, 徐小逊. 若尔盖高寒沼泽湿地退化过程中土壤有机氮组分的演变特征. *土壤学报*, 2019, 56(6): 1424-1435.
- [46] Berger U, Piou C, Schiffrers K, Grimm V. Competition among plants: concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2008, 9(3/4): 121-135.
- [47] 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.
- [48] HilleRisLambers J, Adler P, Harpole W, Levine J, Mayfield M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43(1): 227-248.
- [49] Chu C J, Adler P B. Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. *Ecological Monographs*, 2015, 85(3): 373-392.
- [50] Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 2009, 461(7261): 254-257.
- [51] 文隲英, 李仲芳. 干扰对物种多样性维持机制的影响. *西北师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 42(4): 87-91.
- [52] 石红霄, 侯向阳, 师尚礼, 吴新宏, 李鹏, 杨婷婷. 高山嵩草草甸初级生产力、多样性与土壤因子的关系. *草业学报*, 2015, 24(10): 40-47.
- [53] 郝占庆, 于德永, 杨晓明, 丁之慧. 长白山北坡植物群落 α 多样性及其随海拔梯度的变化. *应用生态学报*, 2002, 13(7): 785-789.