

DOI: 10.20103/j.stxb.202310112195

苏文浩, 王晓楠, 董灵波. 大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局模拟. 生态学报, 2024, 44(10): 4412-4422.

Su W H, Wang X N, Dong L B. Simulation of species abundance patterns in different successional stages of natural forests in Great Khingan Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10): 4412-4422.

大兴安岭不同演替阶段天然林物种多度格局模拟

苏文浩, 王晓楠, 董灵波*

东北林业大学, 哈尔滨 150040

摘要:为实现大兴安岭地区落叶松天然林的全周期可持续经营,以新林林业局翠岗林场 3 块 100m×100m 不同演替阶段(白桦林、落叶松-白桦混交林和落叶松林)的天然林固定调查样地数据为基础,采用统计模型(对数正态模型)、生态位模型(断棍模型、生态位优先占领模型、Zipf 模型、Zipf-Mandelbrot 模型)和中性模型(群落零和多项式模型、Volkov 模型)对不同演替阶段天然林的乔木层、幼苗层和由乔木层划分的不同林层的物种多度格局进行拟合,并用 χ^2 检验和 Kolmogorov-Smirnov 检验选择最佳模型。结果表明:(1)在大兴安岭地区不同演替阶段的落叶松天然林群落中,Zipf-Mandelbrot 模型的拟合效果均最好。(2)对数正态模型对于稳定的演替阶段白桦林和落叶松林的群落相较于过渡阶段群落落叶松-白桦混交林的物种多度分布的拟合效果更好。(3)在大兴安岭地区落叶松天然林中,生境过滤主导群落构建,随着群落不断演替生境过滤和中性过程减弱。(4)天然林群落乔木层的群落构建过程与乔木层内不同生长阶段林层的构建过程不同,生境过滤过程在落叶松林乔木层中逐渐减弱,而在落叶松林不同生长阶段的林层和更新层中增强。

关键词:演替阶段;落叶松;物种多度格局;天然次生林

Simulation of species abundance patterns in different successional stages of natural forests in Great Khingan Mountain

SU Wenhao, WANG Xiaonan, DONG Lingbo*

Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: In order to realize full cycle sustainable management of *Larix gmelinii* natural forests in the Khingan Mountains region, this study is based on the data from fixed survey plots of three different successional stages (*Betula* forests, *Betula-Larix* mixed forests, and *Larix gmelinii* forests) within three 100m×100m natural forest stands in Cuigang Forest Farm of the New Forest Bureau. Statistical models (log-normal model), niche models (broken-stick model, niche preemption model, Zipf model and Zipf-Mandelbrot model), and neutral models (zero-sum multinomial model, Volkov model) were used to simulate the species abundance distribution patterns in the tree layer, regeneration layer and different forest layers divided by the tree layer of natural forests at different successional stages. Further, we applied the chi-square test and the Kolmogorov-Smirnov test to select the best-fitting species abundance distribution models. The results indicate: (1) the Zipf-Mandelbrot model had the best fit in different successional stages natural of *Larix gmelinii* forest communities in Great Khingan Mountain region. (2) The lognormal model had the better fit for the species abundance distribution in stable successional stages, including *Betula* forests and *Larix gmelinii* forests, compared to transitional stages communities of *Betula-Larix gmelinii* mixed forests. (3) Habitat filtering dominates community assembly in the natural *Larix gmelinii* forests of the Great Khingan Mountain region, with the weakening of habitat filtering and neutral processes as the community

基金项目:十四五国家重点研发计划(2022YFD2200502);中央高校基本科研业务费(2572022CG07);黑龙江省头雁创新团队计划项目(森林资源高效培育技术研发团队)

收稿日期:2023-10-11; **网络出版日期:**2024-03-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: farrell0503@126.com

successions continue. (4) The community assembly process differed between the dominant ecological processes in the tree layer and the ecological processes in the single-layer in the community. The habitat filtering process gradually weakens in the tree layer of *Larix gmelinii* forests, while it strengthens in different forest layers divided by the tree layer and the regeneration layer.

Key Words: succession stages; *Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva; species abundance distribution; natural secondary forests

次生林约占我国森林总面积的 40% 以上,但与原始林相比,其普遍存在着结构稳定性差、天然更新不足、林分质量低和生态功能弱等问题^[1]。因此对次生林开展科学合理的经营不仅有助于提升森林质量^[2],助力双碳目标的达成,同时也对我国生态文明建设具有重要意义。物种多度分布能揭示森林群落组织结构^[3],因此量化不同演替阶段森林群落的物种多度格局的动态变化对科学指导次生林的经营具有重要意义。

物种多度格局的形成是群落构建过程的结果,群落构建(community assembly)理论一直是生态学研究的核心论题,群落构建理论包括传统的生态位理论和中性理论,传统的生态位理论认为群落构建是受到确定性的过程影响,如生境过滤和竞争排除^[4],而中性理论则认为群落的构建过程受扩散和中性随机过程的影响^[5]。随着研究的深入,越来越多的学者认识到生态位过程和中性过程同时存在于群落的构建过程,两种理论互相补充,殊途同归^[6-7],但在不同的时间、空间和尺度下其相对重要性会有变化。由于群落形成的复杂性,群落构建背后的低级生态过程较多,直到 2016 年 Vellend 提出将生态群落的构建过程整合为 4 个高阶过程即扩散、生态漂变、选择、物种形成^[8]。

物种多度格局与群落演替存在着非随机的关联性^[9],群落演替受到群落构建过程的影响^[10-11]。Bhaskar 等^[12]研究中发现森林不同演替阶段有不同的群落构建机制,且次生林和原始林会表现出不同的构建机制。Lanta 等^[13]研究发现次生林演替恢复在很大程度上是确定性的,受到物种的生活史策略和种间竞争的驱动,而不是环境限制和随机过程;不同森林群落的演替过程的主导生态过程不同,Whitfield 等^[14]研究发现在热带森林的演替中生境过滤主导群落构建。群落的物种多度格局可以用来指示群落的演替阶段,Villa 等^[15]研究发现生态位优先占领模型最适合解释森林演替早期阶段;Yin 等^[16]研究中发现物种多度分布模型不能直接的确定森林群落的演替阶段,但可以通过森林群落物种多度分布变化判断群落的演替过程;任萍等^[17]研究发现由于自然群落是复杂多样的,影响群落结构的因子较多,所以不同演替阶段群落森林结构变化时适合选用多个模型进行拟合;闫琰等^[18]研究发现群落所处演替阶段决定温带森林植物群落物种组成的生态位过程;施建敏等^[19]研究发现群落构建生态过程的转变是主导淡竹林演替序列物种多度格局变化的主要原因。群落演替过程受到各种生态过程和人为影响过多,因此群落的构建不能依靠一个模型去解释,多模型的拟合结果有助于了解群落构建过程,且可以帮助我们判断森林群落的演替阶段。因此本研究将对大兴安岭地区落叶松不同演替阶段的群落的物种多度分布进行更深层次的研究。

大兴安岭是我国重要的天然林分布区和重点的用材林基地,但受长期严重林火和不当采伐干扰,该地区大面积的天然原始林已逐渐退化为次生林。为了促进大兴安岭地区次生林的恢复,研究人员开始围绕着大兴安岭地区落叶松天然林的不同演替阶段的群落结构和多样性变化进行了研究^[20-22],但关于群落物种多度格局的研究还鲜有报道。因此,本研究以大兴安岭林区新林林业局翠岗林场 3 个不同演替阶段天然林的样地数据为基础,采用物种多度格局研究对不同演替阶段天然原始群落的不同林层进行分析,为大兴安岭地区次生林的恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黑龙江省大兴安岭地区新林林业局翠岗林场(51°55′—52°02′ N, 124°11′—124°53′ E),平均

海拔 600 m,地势较平缓。气候属于寒温带大陆性气候,年平均气温 -2.6°C ,年平均积温 1600°C ,植被属于大兴安岭山地寒温带针叶林,是西伯利亚山地针叶林的南延部分,全区野生植物有 70 科 235 属 465 种。分布广泛且具有代表性的乔木树种有落叶松(*Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva)、白桦(*Betula platyphylla*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、云杉(*Picea asperata*)、山杨(*Populus davidiana*)和毛赤杨(*Alnus sibirica*)等。

1.2 样地设置与调查

在全面踏查基础上,于 2017 年在大兴安岭林区新林林业局翠岗林场内交通不便远离乡镇和农村、进行封山育林的林分下选取不同演替阶段的天然林设置固定调查样地,包括白桦林(先锋阶段, BF)、落叶松-白桦混交林(过渡阶段, BLF)和落叶松林(顶极阶段, FL)。各样地面积均为 1hm^2 ($100\text{m}\times 100\text{m}$),采用相邻格网(400 个 $5\text{m}\times 5\text{m}$)调查法对样地内胸径(DBH) $\geq 1\text{cm}$ 的乔木个体进行每木调查,包括树种、胸径、树高、冠幅、坐标和生长状况等;对胸径(DBH) $< 1\text{cm}$ 的乔木个体进行更新调查,包括树种、地径、树高、坐标和生长状况等,样地基本信息和样地内树种基本概况如表 1 和表 2 所示。

表 1 不同演替阶段样地基本概况

Table 1 Basic status of sampling plots in different succession stages

演替阶段 Succession stage	先锋阶段 Pioneer stage	过渡阶段 Transition stage	顶极阶段 Top stage
树种组成 Tree species composition	9 白 1 落-柳-杨-毛-钻	6 落 4 白-樟-云-杨-柳-枫-毛-杨	7 落 1 樟 1 云 1 白+山-柳-毛
经纬度 Longitude and latitude	$124^{\circ}53'06''\text{N}$, $52^{\circ}04'19''\text{E}$	$124^{\circ}52'02''\text{N}$, $52^{\circ}04'14''\text{E}$	$124^{\circ}39'32''\text{N}$, $52^{\circ}01'42''\text{E}$
海拔 Elevation/m	565.5	546	457
坡度 Slope gradient/($^{\circ}$)	<5	<5	6
坡向 Aspect	无	无	北
土壤类型 Soil type	暗棕壤	暗棕壤	暗棕壤
丰富度 Richness	6	8	9
平均胸径 Mean DBH/cm	8.22 ± 5.90	11.44 ± 5.28	7.93 ± 4.65
平均树高 Mean height/m	9.48 ± 5.66	12.44 ± 4.47	9.21 ± 4.15
最大胸径 Max height/cm	35.5	34.1	34.4
最大树高 Max height/m	23.2	28.2	25.7
胸高断面面积 Basal area/(m^2/hm^2)	13.70	19.50	21.12
多度 Abundance (N)	2148	1649	3203

DBH: 胸径 Diameter at breast height; 云: 云杉 *Picea asperata*; 白: 白桦 *Betula platyphylla*; 落: 落叶松 *Larix gmelinii* (Ruprecht) Kuzeneva; 杨: 山杨 *Populus davidiana*; 樟: 樟子松 *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; 柳: 柳树 *Salix babylonica*; 毛: 毛赤杨 *Alnus sibirica*; 枫: 枫桦 *Betula costata*; 钻: 钻天柳 *Salix arbutifolia*

表 2 不同演替阶段样地主要树种基本概况

Table 2 Basic status of dominant tree Species in different succession stages sampling plots

树种 Species		演替阶段 Succession stage		
		BF	BLF	FL
落叶松 <i>Larix gmelinii</i> (Ruprecht) Kuzeneva	N	163	880	2068
	IV	12.55	50.71	50.08
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	N	1130	608	358
	IV	59.84	38.93	14.8
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	N		8	232
	IV		1.53	11.62
云杉 <i>Picea asperata</i>	N		2	432
	IV		0.38	15.52
山杨 <i>Populus davidiana</i>	N	144	5	88
	IV	3.85	0.88	5.6
毛赤杨 <i>Alnus sibirica</i>	N	680	139	4
	IV	21.58	6.60	0.3

BF: 先锋阶段 Pioneer stage; BLF: 过渡阶段 Transition stage; FL: 顶极阶段 Top stage; N: 多度 Abundance; IV: 重要值 Importance value

1.3 林层划分

基于大兴安岭实地测量数据,并参考 Hu 等^[23]的研究,将乔木按照生长阶段即胸径大小划分为不同层次,包括乔木层($1\text{cm} \leq \text{DBH}$)和幼苗层($\text{DBH} < 1\text{cm}$),并将乔木层依据胸径大小划分为大树层($10\text{cm} \leq \text{DBH}$)、小树层($5\text{cm} < \text{DBH} \leq 10\text{cm}$)和幼树层($1\text{cm} \leq \text{DBH} < 5\text{cm}$)。

1.4 相对重要值

物种的相对重要值(important value, IV)是衡量物种在群落中地位和作用的综合指标^[24-25],相对重要值利用物种的相对多度(Relative abundance, RA)、相对频率(Relative frequency, RF)和相对优势度(Relative dominance, RD)计算。计算公式为:

$$IV = (RA + RF + RD) / 3 \times 100 \quad (1)$$

1.5 模型的选择

本研究选择拟合物种多度分布模型包括统计模型和机理模型,机理模型包括生态位模型和中性模型。统计模型:对数正态模型,生态位模型:断棍模型、生态位优先占领模型、Zipf 模型、Zipf-Mandelbrot 模型和中性模型;群落零和多项式模型和 Volkov 模型。

1.5.1 对数正态模型

对数正态模型(Log normal model, LNM)在 1948 年由 Preston 提出^[26],该模型认为群落中每个物种的个体数(N)的对数符合正态分布,群落内第 i 个种的多度 P_i 可表示为:

$$P_i = e^{\log(\mu) + \log(\sigma) \Phi} \quad (2)$$

式中: P_i 为第 i 个物种的多度; μ 和 σ 分别为正态分布的均值和方差; Φ 为正态偏差。

1.5.2 断棍模型

断棍模型(Broken stick model, BSM)属于资源分配模型^[27]。模型将整个群落中的环境资源总量视为 1,群落物种丰富度为 n ,在棍子上随机设置 $n-1$ 个点,将其分成 n 段,每一段的长度即对应一个种的多度。群落内第 i 个种的多度 P_i 可表示为:

$$P_i = \frac{1}{N} \sum_{x=1}^n \frac{1}{x} \quad (3)$$

1.5.3 生态位优先占领模型

生态位优先占领模型(Niche preemption model, NPM)又称几何级数模型^[28]。NPM 反映了群落中物种对群落内资源和生态位的占有分配状况。模型假设第一个物种占总生态位资源的 k 份,第二个物种占剩余资源的 k 份,为 $k(1-k)$ 份, N 为总生态位资源,以此可计算得到第 i 个物种多度的期望值 P_i 为:

$$P_i = k(1-k)^{i-1} \quad (4)$$

1.5.4 Zipf-模型

Zipf-模型(Zipf mode, ZM)假定一个群落中物种的定殖是依赖于以前的环境和已存的物种,先锋种定殖付出较低的代价,后期演替种的定殖要付出较高的代价。群落内第 i 个种的多度 P_i 可表示为:

$$P_i = JP_1 i^{-\alpha} \quad (5)$$

式中: α 为参数; P_1 是多度最大的种的多度; P_i 是第 i 个种的理论多度; J 是群落内总多度。

1.5.5 Zipf-Mandelbrot 模型

Zipf-Mandelbrot 模型(Zipf-Mandelbrot model, ZMM)是根据 Zipf 模型改进而来。Zipf-Mandelbrot 模型中用无意义的参数 c 取代了表示模型预测的最丰富物种的多度所占比例的 P_1 ,增加的参数 β 可理解为生态学上的环境潜在多样性,如生态位多样性。群落内第 i 个种的多度 P_i 可表示为:

$$P_i = Jc_1 (i+\beta)^{-\alpha} \quad (6)$$

1.5.6 群落零和多项式模型

中性理论(Multinomial zero-sum distribution model, MZSM)认为群落内每个个体具有生态等价性,且群落

一直处于饱和状态,群落内物种多度分布符合零和多项式分布。模型中包含了取样范围内物种个体数 J 和基本多样性指数 θ 等 2 种参数该模型表示在复合群落中,任意取样地内多度为 n 的物种数量 S 为:

$$S_{(n)} = \frac{\theta}{n} \int_0^J f_{n,1}(y) \left(1 - \frac{n}{J}\right)^{\theta-1} dy;$$

$$f_{n,\delta} = \frac{1}{\Gamma(n)\delta^n} \exp\left(-\frac{y}{\delta}\right) y^{n-1};$$

$$\Gamma_{(z)} = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt$$
(7)

式中: J 为样地内的个体数; θ 是基本生物多样性指数; y 为某个物种的多度; $\Gamma(n)$ 是 Gamma 分布,它表示 S 个物种出现时所需的多度 n 的分布; t 是某个物种含有 n 个个体的时间。

1.5.7 Volkov 模型

Volkov 模型 (Volkov model, VM) 在复合群落零和多项式模型的基础上增加了参数迁移系数 m , 并假设物种从复合群落到局域群落的迁移系数 m 是固定不变的。模型中局域群落中多度为 n 的物种数量 S 为:

$$S_{(n)} = \theta \frac{J!}{n!} \frac{\Gamma(n+y) \Gamma(J-n+\gamma-y)}{(J-n)! \Gamma(J+\gamma) \Gamma(\gamma-y)} \exp\left(-\frac{y\theta}{\gamma}\right) dy$$

$$\Gamma_{(z)} = \int_0^\infty t^{z-1} e^{-t} dt$$

$$\gamma = \frac{m(J-1)}{1-m}$$
(8)

式中: γ 为迁移到局域群落的个体数; m 为迁移系数。

1.6 数据处理

使用 Excel 整理数据,计算每个林层内的物种相对重要值 (IV) 和相对多度,使用 R 4.3.1 中的 *sad* 和 *vegan* 包进行模型拟合,模型拟合得到理论的物种多度,再计算每个物种的理论重要值,使得每个林层的树种的理论总重要值为 100,用于方便进行不同林层的物种多度分布的比较。通过卡方 (χ^2) 检验和 Kolmogorov-Smirnov 检验 (K-S 检验) 对模型预测的理论物种多度分布和观察的物种多度分布进行比较,检验指标 χ^2 、 D 值越小, P 值越大表明模型拟合效果越好。

2 结果与分析

2.1 不同林层的落叶松和白桦的重要值

随着演替的进行,落叶松在不同林层的重要值都呈现增加趋势,而白桦在不同林层的重要值则呈现减小趋势(表 3)。在 BF 阶段,从大树层到小树层落叶松的重要值逐渐变大,白桦的重要值逐渐变小。在 BLF 阶段,落叶松在三个林层的重要值分别为 54.44、56.42 和 39.62,白桦在三个林层的重要值分别为 43.06、41.43 和 21.32,两个树种在幼树层的重要值都明显低于前两个林层;在 FL 阶段,落叶松和白桦在三个林层的重要值的占比趋于稳定。

表 3 不同演替阶段不同林层的落叶松和白桦的重要值

Table 3 Importance values of *Betula platyphylla* and *Larix gmelinii* in different forest layers at different succession stages

林层 Tree layer	白桦 <i>Betula platyphylla</i>			落叶松 <i>Larix gmelinii</i>		
	BF	BLF	FL	BF	BLF	FL
大树层 Large tree layer	88.19	43.06	9.24	8.36	54.44	52.63
小树层 Small tree layer	78.65	41.43	19.17	9.96	56.42	59.51
幼树层 Saplings layer	27.81	21.32	15.64	15.42	39.62	54.73

2.2 先锋群落不同林层物种多度分布模型

BF 阶段的物种多度分布模型拟合结果如表 4 和图 1 所示。对 BF 阶段群落整个乔木层的物种多度分布

进行拟合时,VM 模型的拟合效果最好,其次是 ZMM 模型和 LNM 模型。对大树层和小树层的物种多度分布进行拟合,ZMM 模型的拟合效果最好,其次是 ZM 模型和 LNM 模型。对幼树层的物种多度分布拟合时,NPM 模型的拟合效果最佳,其次是 ZMM 模型。对幼苗层的物种多度分布拟合,NPM 模型和 ZMM 模型的 χ^2 值最小,但两个中性模型的 D 值最小。随着林层的减小,ZMM 模型的拟合效果逐渐下降,ZMM 模型对大树层拟合效果最好,对幼苗层拟合效果最差。VM 模型在乔木层的拟合效果最好,而在每个林层的中性模型拟合效果都不如乔木层。

表 4 先锋阶段不同林层物种多度分布模型拟合检验统计量

Table 4 The statistical tests for fitting the species abundance distribution models in different forest layers of pioneer stage

林层 Forest level	检验指标 Test way	VM	MZSM	BSM	NPM	LNM	ZM	ZMM
乔木层 Tree layer	χ^2	0.49	6.59	11.14	0.54	0.71	3.23	0.54
	P	0.99	0.25	0.05	0.99	0.98	0.66	0.99
	D	0.17	0.17	0.33	0.33	0.17	0.33	0.17
大树层 Large tree layer	χ^2	7.36	6.39	42.37	1.16	0.40	0.20	0.17
	P	0.12	0.17	<0.01	0.88	0.98	1.00	1.00
	D	0.20	0.20	0.60	0.40	0.20	0.20	0.20
小树层 Small tree layer	χ^2	9.45	7.32	30.16	5.29	2.48	0.72	0.72
	P	0.09	0.20	<0.01	0.38	0.78	0.98	0.98
	D	0.17	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33
幼树层 Saplings layer	χ^2	7.03	22.92	3.38	3.33	3.97	8.25	3.34
	P	0.22	0.00	0.64	0.65	0.55	0.14	0.65
	D	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33
幼苗层 Regeneration layer	χ^2	10.32	10.09	22.89	5.84	8.61	12.89	5.84
	P	0.04	0.04	<0.01	0.21	0.07	0.01	0.21
	D	0.20	0.20	0.60	0.40	0.40	0.40	0.40

χ^2 表示卡方检验统计量 Statistics of chi-square test; P 为卡方检验的显著性 Saliency chi-square test; D 为 K-S 检验的统计量 Statistics of K-S test; VM: Volkov 模型 Volkov model; MZSM:群落零和多项式模型 Multinomial zero-sum distribution model; BSM:断棍模型 Broken stick model; NPM:生态位优先占领模型 Niche preemption model; LNM:对数正态模型 Lognormal model; ZM:Zipf-模型 Zipf-model; ZMM:Zipf-Mandelbrot 模型 Zipf-Mandelbrot model

2.3 过渡阶段不同林层物种多度分布模型

BLF阶段的物种多度分布模型拟合结果见表5和图2。对BLF阶段群落整个乔木层的物种多度分布进

表 5 过渡阶段不同林层物种多度分布模型拟合检验统计量

Table 5 The statistical tests for fitting the species abundance distribution models in different forest layers of transition stage

林层 Forest level	检验指标 Test way	VM	MZSM	BSM	NPM	LNM	ZM	ZMM
乔木层 Tree layer	χ^2	6.90	6.71	31.55	6.15	10.89	14.75	5.82
	P	0.44	0.46	0.00	0.52	0.14	0.04	0.56
	D	0.14	0.14	0.57	0.14	0.29	0.43	0.14
大树层 Large tree layer	χ^2	14.14	14.96	27.14	13.21	16.97	21.72	13.08
	P	<0.01	<0.01	<0.01	0.01	<0.01	<0.01	0.01
	D	0.20	0.20	0.60	0.40	0.40	0.60	0.40
小树层 Small tree layer	χ^2	14.16	13.47	35.95	13.66	17.89	21.89	13.50
	P	0.01	0.02	<0.01	0.02	<0.01	<0.01	0.02
	D	0.33	0.33	0.67	0.33	0.33	0.50	0.33
幼树层 Saplings layer	χ^2	9.09	17.30	8.59	8.29	10.03	15.28	8.23
	P	0.06	0.00	0.07	0.08	0.04	0.00	0.08
	D	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40
幼苗层 Regeneration layer	χ^2	2.76	6.92	9.87	1.55	0.61	0.23	0.19
	P	0.60	0.14	0.04	0.82	0.96	0.99	1.00
	D	0.20	0.40	0.20	0.20	0.20	0.20	0.20

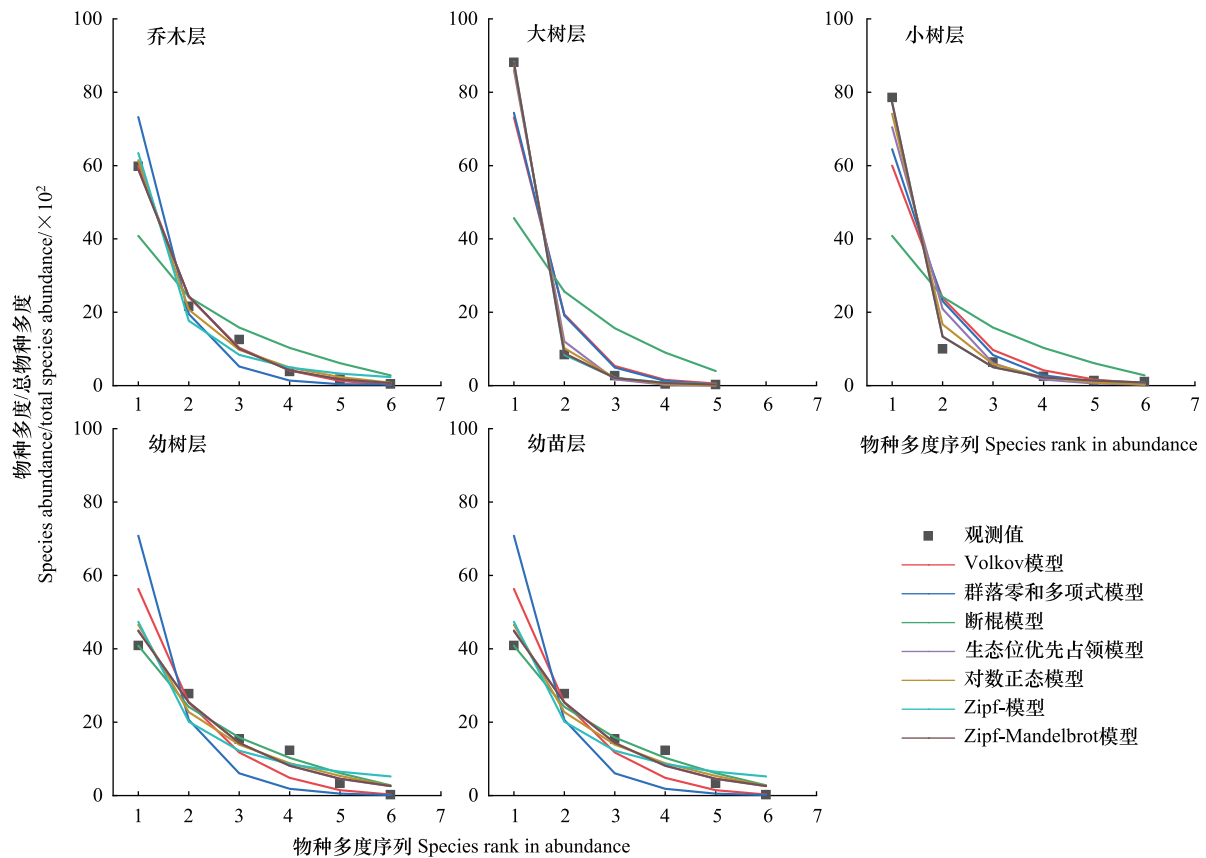


图1 先锋群落不同林层的物种多度分布及模型拟合

Fig.1 Species abundance distribution and model fittings in different forest layers of pioneer stage

行拟合,ZMM模型的拟合效果最好,两个中性模型的拟合效果也较好,在对不同生长阶段的四个林层的物种多度分布拟合中,除了小树层的最优模型为MZSM,其余林层的最优模型均为ZMM,且NPM模型的拟合效果也较好。从大树层到幼苗层,本研究选用的物种多度分布模型的拟合效果逐渐变好,且由乔木层划分的三个林层的拟合效果均差于乔木层。

2.4 顶极阶段不同林层物种多度分布模型

LF阶段的物种多度分布模型拟合结果见表6和图3,对LF阶段群落的乔木层的物种多度分布进行拟合,模型拟合效果最好的是LNM模型,其次是ZMM模型。对大树层和小树层的物种多度分布进行拟合,其中模型拟合效果最好的是ZM模型和ZMM模型,其次是LNM。对幼树层的物种多度分布进行拟合,LNM模型的拟合效果最好,且ZMM模型、NPM模型和VM模型的拟合效果也较好。对幼苗层的物种多度分布拟合,其中ZMM模型和NPM模型模型拟合效果最好,其次是两个中性模型。随着林层的下降,LNM模型、VM模型和NPM模型的拟合效果逐渐变好,而BSM模型的拟合效果降低,选用的除BSM模型外的其余四个生态模型对于乔木层的物种多度分布的拟合差于由乔木层划分的三个林层。

3 讨论

3.1 不同演替阶段物种多度格局

综合以上研究发现,先锋阶段的乔木层的物种多度分布的最优模型为VM模型,过渡阶段和顶级阶段的乔木层的最优机理模型为ZMM模型,ZMM模型或NPM模型对三个不同演替阶段的不同林层的拟合效果均较好,其中ZMM模型对大兴安岭地区不同演替阶段的群落的拟合效果最好。研究发现NPM模型适合对物种

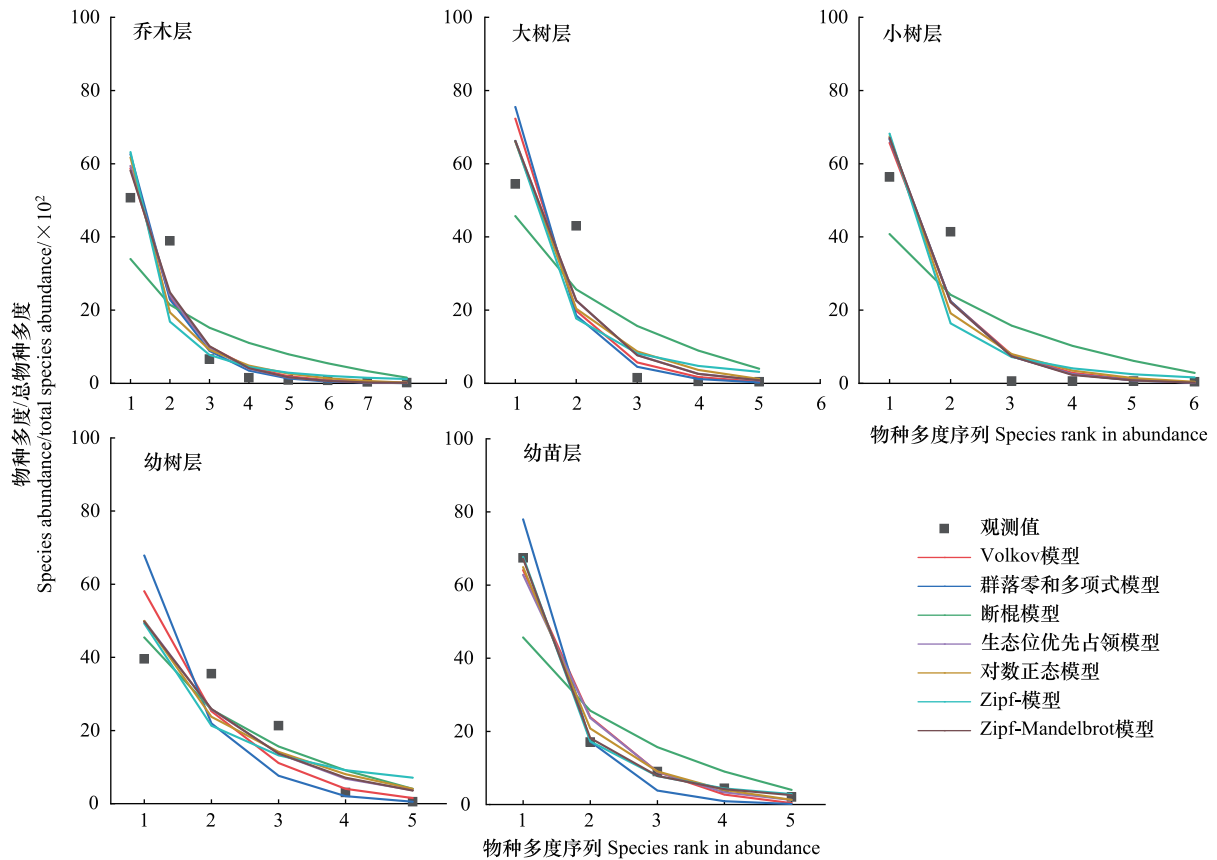


图 2 过渡阶段不同林层的物种多度分布及模型拟合

Fig.2 Species abundance distribution and model fittings in different forest layers of transition stag

表 6 顶级阶段不同林层物种多度分布模型拟合检验统计量

Table 6 The statistical tests for fitting the species abundance distribution models in different forest layers of top stage

林层 Forest level	检验指标 Test way	VM	MZSM	BSM	NPM	LNМ	ZM	ZMM
乔木层 Tree layer	χ^2	6.41	19.22	8.53	5.87	4.86	7.71	5.87
	P	0.27	<0.01	0.13	0.32	0.43	0.17	0.32
	D	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33	0.33
大树层 Large tree layer	χ^2	12.49	22.34	3.80	3.46	2.58	0.89	0.89
	P	0.01	<0.01	0.43	0.48	0.63	0.93	0.93
	D	0.40	0.60	0.40	0.40	0.40	0.40	0.40
小树层 Small tree layer	χ^2	3.99	13.49	4.60	1.78	0.87	1.89	1.52
	P	0.41	0.01	0.33	0.78	0.93	0.76	0.82
	D	0.20	0.40	0.20	0.20	0.20	0.40	0.20
幼树层 Saplings layer	χ^2	2.17	6.05	9.38	1.92	1.41	2.81	1.56
	P	0.90	0.42	0.15	0.93	0.96	0.83	0.96
	D	0.29	0.29	0.29	0.29	0.29	0.29	0.29
幼苗层 Regeneration layer	χ^2	5.81	5.75	26.17	3.95	8.48	13.19	3.95
	P	0.67	0.68	<0.01	0.86	0.39	0.11	0.86
	D	0.22	0.22	0.33	0.22	0.22	0.33	0.22

数量少的群落或演替早期的群落进行拟合,ZMM 模型表示在群落中先锋种付出较低的代价完成定殖,后期演替种的定殖要付出较高的代价^[29]。大兴安岭地处寒温带,生境条件严苛,温度光照条件限制树种生存,生境

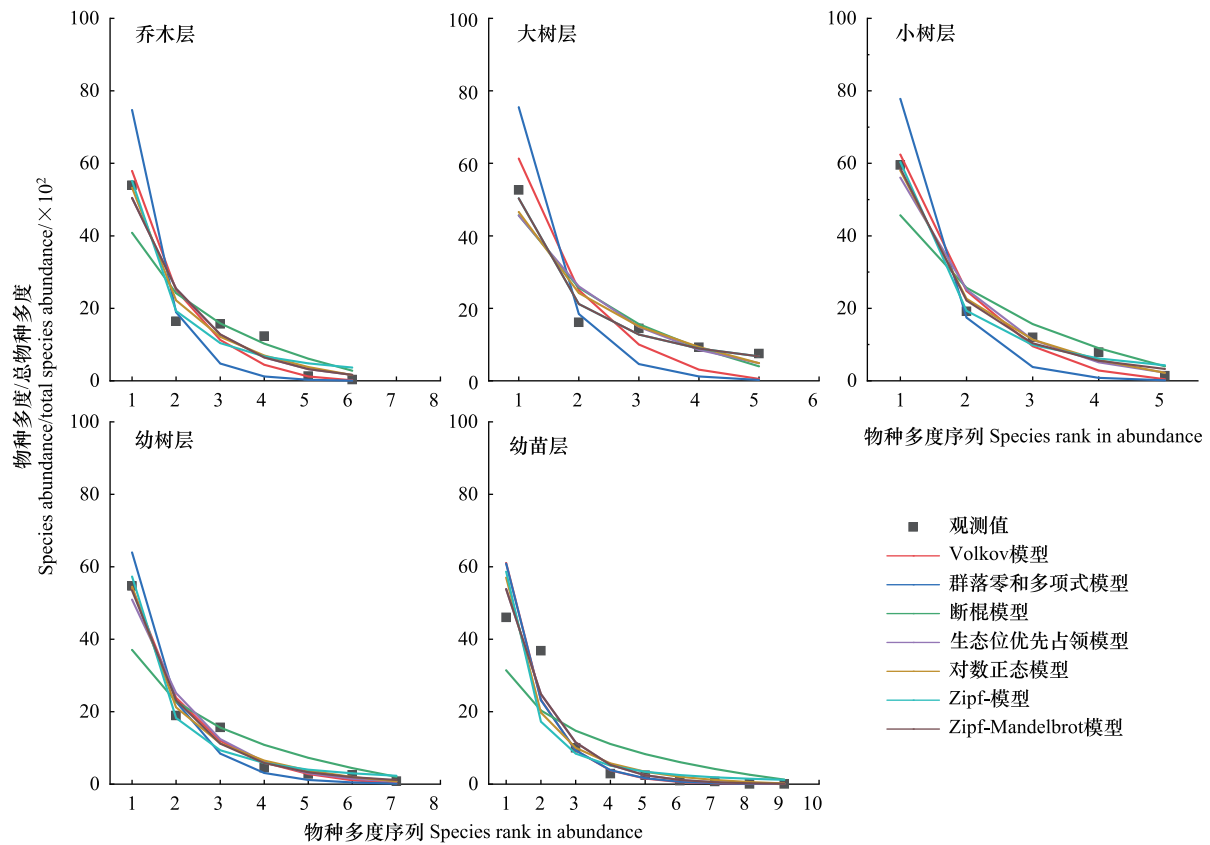


图3 顶级阶段不同林层的物种多度分布及模型拟合

Fig.3 Species abundance distribution and model fittings in different forest layers of top stage

过滤主导群落构建^[30-31]。演替初期,通过环境过滤的树种较少,先锋树种白桦优先占领生态位并对环境进行改变^[20],生境异质性增加后落叶松等针叶树种进入群落定殖,中性过程与生态位过程共同主导;随着演替进行,群落环境继续发生改变,落叶松适应能力增强,并与先锋树种白桦的生态位逐渐重叠,种间竞争增强;优势种更换后种间竞争减弱,生境异质性继续增加,群落内生态位分化,生态位过程主导群落构建。

LNM 模型对先锋阶段和顶级阶段林分的物种多度分布的拟合相较于过渡阶段林分的拟合效果更好,LNM 模型对较为稳定、种间竞争并不剧烈的群落拟合效果最好。BSM 模型随着演替拟合的效果变好,BSM 模型表示群落内物种并不丰富但生态位分布均匀,优势种没有占据极端主导地位,MacArthur^[28] 研究发现 BSM 模型适用于已达到平衡状态的近缘物种相对较小的群落,BSM 模型会随着群落演替拟合效果越好,但由于大兴安岭地区条件极端,优势种占据主导地位,BSM 模型不会成为大兴安岭地区的最优模型。

3.2 不同林层物种多度格局分析

通过对不同林层的物种多度分布模型拟合结果分析(图1、2、3和表4、5、6),在BF阶段,从大树层到幼苗层LNM模型、ZMM模型和ZM模型的拟合效果逐渐变差。在BLF阶段研究选用的模型从大树层到幼苗层的拟合效果逐渐变好。在FL阶段,从大树层到小树层VM模型、LNM模型和NPM模型的拟合效果逐渐变好,BSM模型的拟合效果逐渐变差,这是由于较大树层相对于较小林层的生态位更稳定。在BF阶段和BLF阶段,VM模型对不同林层的拟合效果均差于对乔木层的拟合结果,在LF阶段LNM模型、ZMM模型、NPM模型和BSM模型对单一林层的拟合效果均好于对整个乔木层的拟合效果。这是由于对林层的划分导致不同林层的资源并不相同,不同林层的限制资源不同,较小林层的林层的限制资源是光照。因此林层的划分可以近似看成生态位的划分。演替初期,群落内生态位单一,生境过滤强,中性作用强,随着演替进行群落内生态位增加,生境过滤减弱,但是在单一林层中,由于近似于生态位划分,单一林层的生态位依旧较少,生境过滤过程和

中性随机作用相对于整个乔木层更强。这与 Meng 等人^[32]的研究类似,Meng 的研究发现群落稳定性随着演替的深入逐渐升高,而观测局部群落时,不同物种随时间的波动也升高,导致小尺度上演替后期生态系统并未趋于稳定。

在单一林层中的生态过程在整体中会减弱,局部作用强烈的生态过程在更大尺度上并不是主导生态过程。不同生长阶段的林层的物种多度格局不完全相同,相邻林层的拟合物种多度模型的拟合效果相似,林层差距越大,拟合效果差距越大,证明了在森林中群落构建过程是连续的动态变化,不同生长阶段的林木个体受到不完全相同的生态过程驱动,Hu 等^[23]在研究中发现群落构建中生态位过程和中性过程的相对重要性在不同的生命阶段是不同的。

3.3 物种多度格局的尺度效应

物种多度格局具有尺度效应,不同的观测尺度下,林分的群落构建过程不同,程佳佳等人^[33]研究发现取样边长为 60m 和 80m 时,ZMM 模型为最优拟合模型,随着抽样尺度的增加,中性过程逐渐增强。李超凡等人^[34]研究认为随着研究尺度的增大,模型拟合效果会变差。Tan 等^[35]和 Wu 等^[36]研究均认为,中性模型在相对较大尺度下的拟合效果会更好,而生态过程在较小尺度上作用更强。在相关研究中,均认为中性随机作用在大尺度上较为明显,本研究中选择样地都为 100m×100m,均为较大尺度,所以中性模型在 BF 和 LF 阶段的拟合效果均较好,若在较小尺度进行观测,可能中性模型拟合效果变差。

本文选择的生态位模型不能代表全部的生态过程和种间关系。群落构建过程是一个复杂、连续的动态过程,多种因素和机制都可能发挥作用,包括环境过滤、种间竞争和随机扩散等。因此,解释群落构建需要综合考虑多种模型和生态过程。同一种物种多度格局形成的原因可能并不相同,不同尺度不同维度不同生境条件下可能具有相似的物种多度分布,但其群落构建的驱动力可能并不相似,这是由于群落构建过程的复杂多样,作为生态学研究者的我们希望去探索群落构建的机制,总结出一条统一且简单的衡量方法。

4 结论

本研究以大兴安岭地区不同演替阶段的天然林为对象,基于 3 块不同演替阶段的样地的实测数据,利用物种多度分布模型对群落乔木层和其中不同林层的物种多度分布拟合,通过不同模型的拟合结果分析大兴安岭地区落叶松天然林的群落构建过程。研究表明,ZMM 模型对于大兴安岭地区森林群落的拟合效果最好,表明生境过滤是大兴安岭地区的主导群落构建过程。随着群落演替生境过滤和中性过程在乔木层减弱但在单一林层中增强,LNM 模型对于稳定阶段的群落较过渡阶段的拟合效果较好。群落构建过程随着演替和林层变化逐渐变化,整个群落的主导生态过程与单一林层的生态过程不同。本研究对大兴安岭地区的天然群落构建机制进行了研究,通过研究天然群落不同演替阶段物种多度格局的动态变化指导大兴安岭地区大面积的退化次生林的恢复,在森林经营中通过调整次生林的树种组成改善落叶松的胸径-树高关系、促进林木胸径生长^[37];补充优势种白桦、落叶松个体的更新数量,和稀有种的物种数量加快群落演替以达到促进次生林恢复的目的。

参考文献 (References):

- [1] 朱教君. 次生林经营基础研究进展. 应用生态学报, 2002, 13(12): 1689-1694.
- [2] Suding K N. Toward an era of restoration in ecology: successes, failures, and opportunities ahead. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42: 465-487.
- [3] 马克明. 物种多度格局研究进展. 植物生态学报, 2003, 27(3): 412-426.
- [4] 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.
- [5] Hubbell S P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton; Princeton University Press, 2001.
- [6] 刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 郑小刚. 亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合. 生态学报, 2010, 30(24): 6935-6942.
- [7] 牛克昌, 刘锋宁, 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] Vellend M. The Theory of Ecological Communities. Princeton University Press, 2016: 8-23.

- [9] 彭少麟, 殷祚云, 任海, 郭勤峰. 多物种集合的种-多度关系模型研究进展. 生态学报, 2003, 23(8): 1590-1605.
- [10] 刘金亮, 于明坚. 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法. 植物生态学报, 2019, 43(11): 929-945.
- [11] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [12] Bhaskar R, Dawson T E, Balvanera P. Community assembly and functional diversity along succession post-management. Functional Ecology, 2014, 28(5): 1256-1265.
- [13] Lanta V, Mudr  k O, Dvorsk   M, Barto   M,   bek P,     ek L, Dole  al J. Multifaceted diversity changes reveal community assembly mechanisms during early stages of post-logging forest succession. Plant Ecology, 2023, 224(4): 335-347.
- [14] Whitfield T J S, Kress W J, Erickson D L, Weiblen G D. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: evidence from New Guinea. Ecography, 2012, 35(9): 821-830.
- [15] Villa P M, Martins S V, Rodrigues A C, Safar N V H, Bonilla M A C, Ali A. Testing species abundance distribution models in tropical forest successions: implications for fine-scale passive restoration. Ecological Engineering, 2019, 135: 28-35.
- [16] Yin Z Y, Zeng L, Luo S M, Chen P, He X A, Guo W, Li B L. Examining the patterns and dynamics of species abundance distributions in succession of forest communities by model selection. PLoS One, 2018, 13(5): e0196898.
- [17] 任萍, 王孝安, 郭华. 黄土高原森林群落物种多度的分布格局. 生态学杂志, 2009, 28(8): 1449-1455.
- [18] 闫琰, 张春雨, 赵秀海. 长白山不同演替阶段针阔混交林群落物种多度分布格局. 植物生态学报, 2012, 36(9): 923-934.
- [19] 施建敏, 范承芳, 刘扬, 杨清培, 方楷, 范方礼, 杨光耀. 石灰岩山地淡竹林演替序列的群落物种多度分布格局. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3595-3601.
- [20] 董灵波, 马榕, 田栋元, 王涛, 刘兆刚. 大兴安岭天然林不同演替阶段共优势种种群结构与动态. 应用生态学报, 2022, 33(8): 2077-2087.
- [21] 董灵波, 田栋元, 刘兆刚. 大兴安岭次生林空间分布格局及其尺度效应. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1476-1486.
- [22] 肖晨, 田栋元, 马榕, 董灵波. 兴安落叶松天然林更新数量相容性预测模型. 应用生态学报, 2023, 34(9): 2345-2354.
- [23] Hu Y H, Sha L Q, Blanchet F G, Zhang J L, Tang Y, Lan G Y, Cao M. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China. Oikos, 2012, 121(6): 952-960.
- [24] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.
- [25] 王育松, 上官铁梁. 关于重要值计算方法的若干问题. 山西大学学报: 自然科学版, 2010, 33(2): 312-316.
- [26] Preston F W. The commonness, and rarity, of species. Ecology, 1948, 29(3): 254-283.
- [27] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1957, 43(3): 293-295.
- [28] Whittaker R H. Evolution and measurement of species diversity. TAXON, 1972, 21(2/3): 213-251.
- [29] 冯云, 马克明, 张育新, 祁建, 张洁瑜. 北京东灵山辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林沿海拔梯度的物种多度分布. 生态学报, 2007, 27(11): 4743-4750.
- [30] Myers J A, Chase J M, Jim  nez I, J  rgensen P M, Araujo-Murakami A, Paniagua-Zambrana N, Seidel R. Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. Ecology Letters, 2013, 16(2): 151-157.
- [31] Qiao X, Jabot F, Tang Z Y, Jiang M, Fang J Y. A latitudinal gradient in tree community assembly processes evidenced in Chinese forests. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24: 314-323.
- [32] Meng Y N, Li S P, Wang S P, Meiners S J, Jiang L. Scale-dependent changes in ecosystem temporal stability over six decades of succession. Science Advances, 2023, 9(40): eadi1279.
- [33] 程佳佳, 米湘成, 马克平, 张金屯. 亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布格局对取样尺度的响应. 生物多样性, 2011, 19(2): 168-177.
- [34] 李超凡, 范春雨, 张春雨, 赵秀海. 吉林蛟河阔叶红松林物种多度分布模型研究. 生态学报, 2021, 41(23): 9502-9510.
- [35] Tan L, Zhang P, Zhao X, Fan C, Zhang C, Yan Y, Von Gadow K. Analysing species abundance distribution patterns across sampling scales in three natural forests in Northeastern China. iForest-Biogeosciences and Forestry, 2020, 13(6): 482-489.
- [36] Wu A C, Deng X W, He H L, Ren X L, Jing Y R, Xiang W H, Ouyang S A, Yan W D, Fang X. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests. Ecology and Evolution, 2019, 9(9): 5338-5347.
- [37] 路文燕, 董灵波, 田园, 汪莎杉, 曲宣怡, 魏巍, 刘兆刚. 基于树种组成的大兴安岭天然林主要树种树高-胸径曲线研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2023, 47(4): 157-165.