

DOI: 10.20103/j.stxb.202401020012

刘鹏, 春批边姆, 张庆, 邹青, 和耀, 扎西卓玛, 曾梦媛, 段玉宝. 哈巴雪山不同海拔梯度哺乳动物群落谱系及功能多样性. 生态学报, 2025, 45(7): 3461-3473.

Liu P, Chunpi B M, Zhang Q, Zou Q, He Y, Zhaxi Z M, Zeng M M, Duan Y B. Phylogenetic diversity and functional diversity of mammal communities in the Haba Snow Mountain, Yunnan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(7): 3461-3473.

哈巴雪山不同海拔梯度哺乳动物群落谱系及功能多样性

刘 鹏^{1,4}, 春批边姆², 张 庆^{3,4}, 邹 青³, 和 耀², 扎西卓玛², 曾梦媛², 段玉宝^{1,4,*}

1 西南林业大学云南省高校极小种群野生动物保育重点实验室, 昆明 650224

2 迪庆藏族自治州哈巴雪山省级自然保护区管护局, 迪庆 674400

3 云南金帆林业有限公司, 昆明 650206

4 西南林业大学林学院, 昆明 650224

摘要: 高海拔山体因巨大环境变化为探索群落构建过程的生物和非生物因素提供了一个理想的系统。为了解高海拔山区哺乳动物群落的构建过程, 分析不同海拔梯度对哺乳动物物种多样性、功能多样性和谱系多样性的影响, 及各海拔哺乳动物群落的构建过程。在云南哈巴雪山进行了为期一年的调查, 共设置 6 个 300m 海拔带, 布设红外相机 62 台, 铗线 24 条, 围栏陷阱 24 个。累计哺乳动物有效照片 2155 张, 累计铗日 5150 个, 陷阱日 108 个。共记录哺乳动物 41 种, 隶属 8 目 24 科。结果显示, 物种丰富度在 3100—3400m 海拔带最高, Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数在不同的海拔梯度均无显著差异 ($P>0.05$)。海拔梯度下哺乳动物物种组成差异不明显, 各海拔带物种组成结构相似, 分离不明显。功能多样性随海拔升高而降低, <2500m 海拔带和 2500—2800m 海拔带的功能丰富度显著高于其他海拔带 ($P<0.05$), 物种在这两个海拔带中所占据的功能空间大小和空间利用程度显著高于其他海拔带。物种多样性与功能多样性的回归分析结果表明, 物种多样性指数的增加会导致功能丰富度、功能离散度和功能分异度的增加, 而不会改变功能均匀度指数的变化。标准化效应值分析表明, <2500m 海拔带哺乳动物出现聚集的趋势, 生境过滤主导了哺乳动物群落构建; 其余海拔带群落出现离散趋势, 竞争排斥主导了哺乳动物群落的构建。研究表明, 哈巴雪山多样化的环境为该地区保持较高的哺乳动物群落多样性提供有力支持, 强调了评估群落结构时考虑多种生物多样性指标的重要性。

关键词: 海拔梯度; 物种多样性; 功能多样性; 谱系多样性; 哺乳动物; 哈巴雪山

Phylogenetic diversity and functional diversity of mammal communities in the Haba Snow Mountain, Yunnan Province, China

LIU Peng^{1,4}, CHUNPI Bianmu², ZHANG Qing^{3,4}, ZOU Qing³, HE Yao², ZHAXI Zhuoma², ZENG Mengman², DUAN Yubao^{1,4,*}

1 College of Biodiversity Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 Administration and Protection Bureau of Haba Snow Mountain Provincial National Nature Reserve, Diqing 674400, China

3 Yunnan Jinfan Forestry Co., Ltd., Kunming 650206, China

4 Forestry College, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: Mountains at high altitudes offer an ideal system for examining biological and abiotic factors in community assembly processes, given the significant environmental variations. The effects of different altitudinal gradients on species

基金项目: 哈巴雪山省级自然保护区 2022 年能力建设补助资金

收稿日期: 2024-01-02; 网络出版日期: 2025-01-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: boyciana@163.com

diversity, functional diversity and lineage diversity of mammals were analyzed in order to understand the construction process of mammal community at high altitude. We carried out a one-year survey in Haba Snow Mountain, Yunnan Province. A total of 6 300m altitude belts, 62 infrared cameras, 24 clip lines, and 24 fence traps were deployed. A total of 2155 valid mammal photos, 5150 clip days, 108 trap days. A total of 41 species of mammals were recorded, belonging to 8 orders and 24 families. The results showed that species richness peaked in the 3100—3400m altitude zone, with no significant differences in the Simpson, Shannon, and Pielou indices across different altitudinal gradients ($P < 0.05$). There was no significant difference in the species composition of mammals under the altitude gradient, and the species composition structure was similar and the separation was not obvious. Functional diversity declined with altitude gain, and functional richness in the < 2500 m altitude zone and 2500—2800m altitude zone was significantly higher compared to other altitude zones ($P < 0.05$). The functional space size and space utilization degree occupied by species in these two altitude zones were significantly higher than those in other altitude zones. The regression analysis of species diversity and functional diversity showed that the increase of species diversity index led to the increase of functional richness, functional dispersion and functional differentiation, but did not change the change of functional evenness index. The standardized effect size analysis showed that there was a tendency of mammal aggregation in the < 2500 m altitude zone, and habitat filtering dominated the construction of mammal community. In the other elevations, there was a tendency of dispersion, and competitive exclusion dominated the construction of mammalian communities. The results show that the diverse environment of Haba Snow Mountain provides strong support for maintaining high mammal community diversity in the region, and it is important to consider multiple biodiversity indicators when assessing community structure.

Key Words: elevational patterns ; taxonomic diversity; functional diversity; phylogenetic diversity; mammal; Haba Snow Mountain

了解群落的构建过程是生态学的一个核心的问题^[1]。研究哺乳动物在海拔梯度上的构建过程,有助于厘清生态系统中物种沿海拔分布和多样性的形成机制,揭示环境和演化对哺乳动物群落的影响,为生物多样性保护和生态系统管理提供科学依据^[2]。有关谱系或功能性状的研究表明,群落的构建机制在群落内可能同时发生,或沿着环境梯度依次发生。群落构建过程可能是由生境过滤^[3]、物种间竞争排斥作用^[4]或随机扩散过程^[5]所导致的,但仍存在争议。当前,哺乳动物沿海拔梯度的研究,多集中于群落的物种组成、多样性和空间分布的分析^[6],但物种多样性本身并不能完全反映生物多样性的变化^[7]。随着研究的深入,大多数功能或系统发育的海拔格局与物种丰富度的格局表现不一致^[8],表明生物多样性的某一个维度不能完全替代其他维度^[9]。功能多样性关注物种在群落中的功能差异,有助于预测生态系统对环境的响应;谱系多样性则关注物种的演化关系,有助于揭示生物多样性的起源和演化过程中^[10]的形成和维持机制^[11]。二者相较于传统的物种多样性在生态学研究中具有更高的重要性和优势,可以更好地揭示生态系统的稳定性、抗干扰性和生态过程,更深入地理解生态系统功能和演化历史^[12]。

群落的构建过程涉及到了生物群落的形成、演化和动态变化,研究群落构建过程有助于我们理解生态系统中各种物种的相互作用、生态位分配、竞争和共生关系等生态学基本原理^[13]。因此,开展哺乳动物在海拔梯度上群落的构建过程的研究,有助于揭示生态系统中物种沿海拔分布和多样性的形成机制,阐明环境和演化对哺乳动物群落的影响,为生物多样性保护和生态系统管理提供科学依据^[14]。

哈巴雪山属于横断山系,是喜马拉雅山脉向东的延伸,被认为是全球生物多样性的热点地区之一^[15]。其地形复杂,海拔落差较大(1550—5396m),具有明显的垂直气候带和丰富的动植物资源,是研究生物多样性垂直变化的理想区域。本文探讨了哺乳动物物种多样性、功能多样性和谱系多样性,并分析了各海拔带群落构建的过程。拟研究以下问题:1)哈巴雪山不同海拔梯度下哺乳动物物种多样性的格局;2)物种多样性与功能多样性有何关系;3)不同海拔哺乳动物群落的构建过程。

1 研究地区和方法

1.1 研究地区自然概况

哈巴雪山隶属云南迪庆藏族自治州香格里拉市,位于青藏高原向云南高原过渡的地带($27^{\circ}10'00''$ — $27^{\circ}24'28''$ N, $100^{\circ}02'18''$ — $100^{\circ}14'30''$ E)。保护区地势高差悬殊,地势起伏很大北高南低。其最高点为哈巴雪山主峰,海拔为 5396m,最低点位于金沙江谷底,海拔 1550m,相对高度 3846m,山脉整体呈西北-东南走势,东南坡地势陡峭,西北坡相对平缓,是金沙江上游地区发育有现代海洋性冰川的极高山之一。拥有我国最南的现代海洋性冰川、高山垂直带自然景观、寒温性针叶林生态系统及珍稀动植物种质资源,是滇西北地区著名的高山峡谷区之一,保护区较为完整的保持了原生的自然环境和生态系统^[15]。

沿哈巴雪山不同的海拔带,分布的植被类型可划分为 6 种:干热河谷灌丛(海拔 1600—2500m)、针阔混交林(海拔 2500—2900m)、以高山松为优势种的温凉性针叶林(海拔 2900—3200m)、以云杉等为优势种的寒温性针叶林(海拔 3300—3700m)、灌木和亚高山草甸(海拔 3700—4100m)以及高山草甸和流石滩疏(海拔 4200m 以上)^[15]。

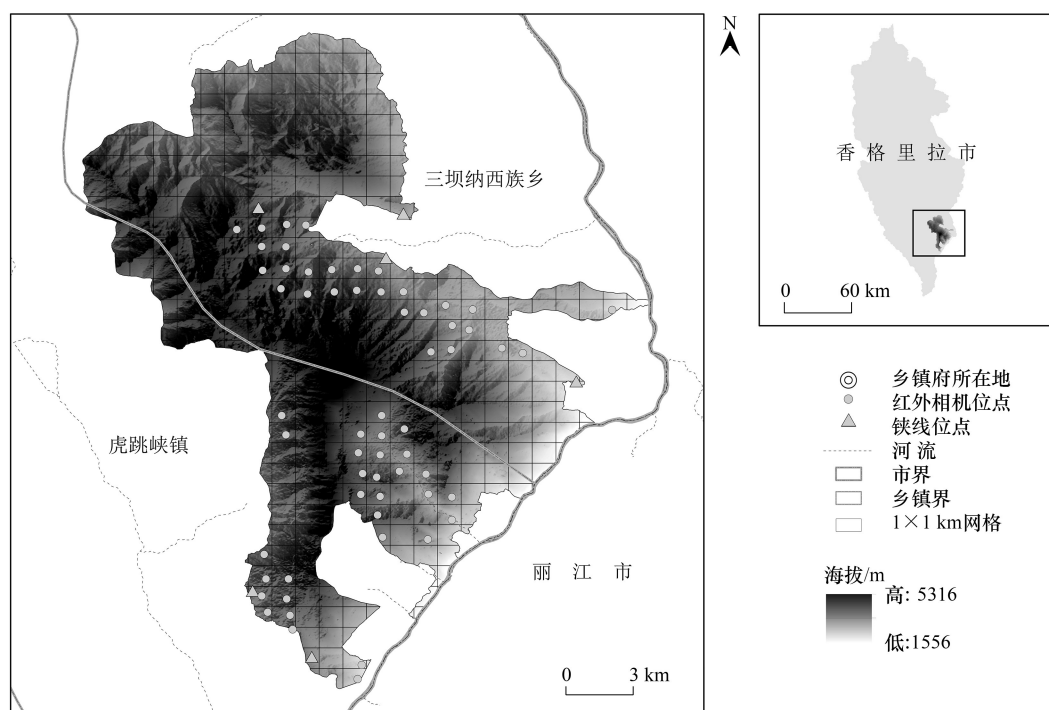


图 1 云南哈巴雪山红外相机示意图

Fig.1 Camera-trapping stations in Haba snow Mountain

1.2 调查方法

本研究于 2022 年 7 月至 2023 年 7 月,在云南哈巴雪山开展红外相机、鼠夹和陷阱布设。红外相机(东方红鹰 EH3)拍摄模式为拍照+录像模式(3 张照片+10s 视频),全天候拍摄,共布设红外相机 62 台。布设红外相机的地点优先选择水源地、兽道及有明显动物活动(足迹、卧迹、取食痕迹、粪便遗留等)、人能到达的区域^[16],借助 ArcGIS 10.4,结合各海拔植被类型,确保每个植被类型均布设有相机,固将哈巴雪山划分为 6 个海拔带:<2500m、2500—2800m、2800—3100m、3100—3400m、3400—3700m、>3700m,并生成 1km×1km 的公里网格,每个海拔带均重复 4 次调查,每个网格内放置一台相机。为避免相机在短时间内拍摄到重复的目标动物,确保两台相机间直线距离大于 500m,单台相机持续工作 24h 定义为 1 个有效相机日,同一物种在连续拍摄

30min内记为一张独立有效照片,超过 30min 则另记 1 次有效照片^[17](图 1)。

鼠铗选用 16cm×8.5cm 中号鼠铗。按照 3—5m 间隔布设铗线,每条铗线 50 只鼠铗,铗线长约 200m,沿等高线布设,每个海拔带均设置一条铗线,进行 4 次重复调查。一般当日进行布设,隔日检查捕获物,检查时对有捕获物的鼠铗进行回收,同时补充新的鼠铗,每一位点通常连续放置 3 个铗日^[18]。

陷阱作为铗日法的补充,选用轻质塑料布制作,将其裁成长 5m,高 1m 的长条,将塑料膜沿等高线布置,在塑料膜两侧放置各放置 1 个深约 30cm 的塑料桶。6 个海拔带的设置与鼠铗布设相同,布设于铗线附近^[19]。

哺乳动物物种鉴定主要参考《中国兽类野外手册》^[20]和《中国兽类图鉴》^[21],分类系统主要参考《中国兽类名录(2021 版)》^[22]。物种保护等级参照 2021 年 2 月国家林业和草原局、农业农村部发布的《国家重点保护动物名录》;物种受胁等级参考世界自然保护联盟 IUCN 红色名录(<https://www.iucnredlist.org>)、CITES 附录(<http://www.cites.gov.cn>)和《中国脊椎动物红色名录》^[23]。

1.3 数据处理

1.3.1 物种累计曲线

物种累计曲线用于判断抽样是否有效,其模型描述抽样量的增加与物种数变化关系,是判断调查充分性的有效工具^[24]。本研究的物种累积曲线分析中的抽样单位为 1(即一个相机位点、一条鼠铗样线、一个陷阱),利用 R 4.3.0 软件 vegan 程序包对各抽样点的哺乳动物群落进行物种累积曲线分析,得到种-抽样次数的关系。

1.3.2 物种多样性

1.3.3 群落结构组成分析

使用非度量多维标尺(Nonmetric Multidimensional Scaling, NMDS)排序方法评估哺乳动物群落结构在空间格局下的差异性。对各采样点的哺乳动物物种数据矩阵进行 ln 转换以降低极值对统计的干扰,采用 Bray-Curtis 相异距离构建物种在样点之间的距离矩阵计算相异性指数,使用置换多元方差分析(PerMANOVA),检验哺乳动物群落结构在海拔梯度上的差异性显著水平^[25]。

1.3.4 物种及功能多样性

Simpson 指数(D)、Shannon 指数(H')和 Pielou(J)均匀性指数^[26]。

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$J = H' / \ln S$$

式中, P_i 为某一哺乳动物的个体数占哺乳动物总个体数的比例, S 为哺乳动物总种数。

捕获率=小型哺乳动物总数/总铗日(陷阱日)

本研究选取 3 类常用的哺乳动物功能性状进行分析:1.体征数据(体重、体长、耳长、后足长和尾长)、2.食性(植食性、肉食性和杂食性)、3.活动节律(昼行性、夜行性和晨昏性)等相关性状^[27],其中体征数据为连续变量,食性和活动节律为分类变量。哺乳动物功能性状数据来自中国哺乳动物形态、生活史和生态学特征数据集(<http://dataopen.info/home/datafile/index/id/228>)。选取功能丰富度(functional richness, FRic)、功能均匀度(functional evenness, FEve)、功能分异(趋异)度(functional dispersion index, FDis)和功能离散度(functional divergence, FDiv)来量化功能多样性^[28],其中功能丰富度指数代表物种功能空间的大小,指数越大,物种对生态空间利用率越高,公式如下:

$$\text{FRic} = \text{SFic} / R_c$$

式中,SFic 指群落中所有物种所占据的生态位, R_c 指特征值的绝对值^[28]。

功能均匀度衡量物种性状的相对丰度在功能空间分布的均匀程度, 包含物种的相对丰度, 反映了物种对整体资源的利用情况, 公式如下:

$$EW_l = \frac{\text{dist}(i, j)}{W_i + W_j}$$

$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l}$$

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

式中, EW_l 为均匀度权重, $\text{dist}(i, j)$ 为物种 i 和 j 的欧式距离, W_j 为物种 j 的相对丰度, l 为分支长, PEW_l 为分支长权重^[28]。

功能分异(趋异)度指数体现了群落内物种特征的差异, 指数越大, 说明群落内物种互补程度越高, 竞争较弱, 公式如下:

$$FDis = \frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \overline{\ln X})^2 \times A_i] \right]$$

式中, C_i 为第 i 项功能特征的数值; A_i 为第 i 项功能特征的丰度比例, $\ln X$ 为物种特征值的自然对数, N 为群落中的物种数^[29]。

功能离散度指物种功能性状的相对丰度在功能空间分布的离散程度, 同样包含物种的相对丰度, 反映了资源分异度、物种之间的竞争程度等, 公式如下:

$$g_k = \frac{1}{S} \times \sum_{i=1}^s x_{ik}$$

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \times \sum_{i=1}^s dG_i$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^s W_i \times (dG_i - \overline{dG})$$

$$\Delta |d| = \sum_{i=1}^s W_i \times |(dG_i - \overline{dG})|$$

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}}$$

式中, x_{ik} 为物种 i 性状值, g_k 为性状 k 的重心, T 为性状数, Δd 为以相对丰度为权重的离散度, $\Delta |d|$ 为物种 i 与重心的平均距离^[28]。

1.3.5 谱系多样性

从 <http://vertlife.org/phylosubsets/> 中下载了包含本次调查所有物种的 10000 棵随机树, 并利用平均节点建立谱系树^[30], 根据谱系树计算种间距离 (phylogenetic distance, PD)、种间平均距离 (mean pairwise phylogenetic distance, MPD) 和最近种间谱系距离 (mean nearest taxon distance, MNTD), 为了阐明哺乳动物群落的构建过程, 应用“SES”函数计算了种间平均距离的标准化效应大小 (SES.MPD) 和最近种间平均距离的标准化效应大小 (SES.MNTD), 公式为:

$$SES = (M_{\text{obs}} - M_{\text{null}}) / SD_{\text{null}}$$

式中, M_{obs} 为 MPD 或 MNTD 的观测值, M_{null} 为随机产生的 999 个 MPD 或 MNTD 零模型模拟值的平均值, SD_{null} 为 999 个随机值的标准差。若 $SES < 0$,表示群落谱系聚集,反之则表示群落谱系离散^[30]。

1.4 数据处理

使用 *vegan* 包中的 *diversity* 函数计算物种多样性指数;使用 *FD* 包 *gowdis* 函数计算功能多样性;*picante* 包计算谱系多样性指数^[31],由于数据不符合正态分布,故使用 Kruskal-Wallis 秩和检验对各多样性指标进行统计分析,若存在显著性差异则做多重比较;对 *SES* 做单组样本均值 *t* 检验 (One-sample *t*-test),判断其是否显著区别于 0。本研究所有计算和分析均在 R4.3.0 中完成。

2 结果与分析

2.1 物种累计曲线

本次调查共有红外相机有效位点 58 个,鼠铗样线 24 条,陷阱 24 个。基于抽样次数的物种累计曲线(从左至右为红外相机、鼠铗、陷阱)上升趋势较为平稳,其后又逐渐平缓(图 2),表明 3 种调查方法的调查量较为充分。

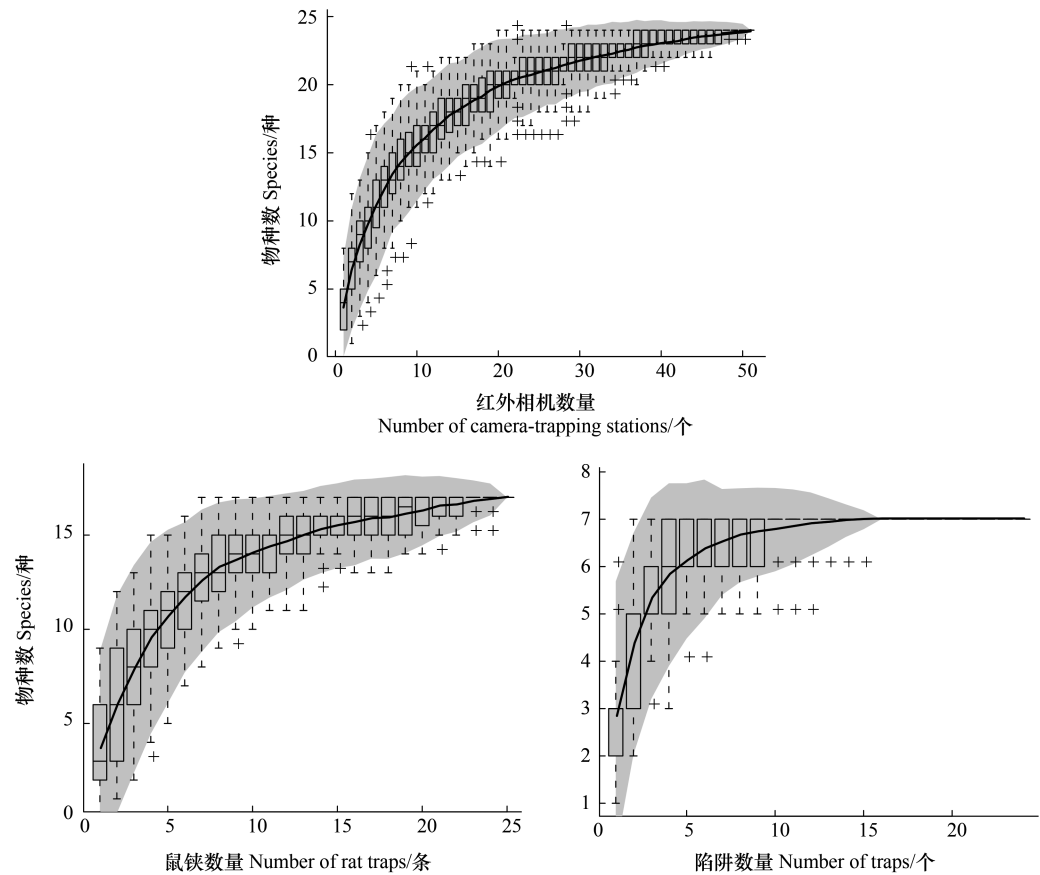


图2 三种调查方法哺乳动物多样性的稀疏曲线

Fig.2 Rarefaction curves of small mammal diversity across the three survey method

灰色阴影表示 95%置信区间

2.2 哺乳动物物种组成、分布格局及群落结构

2022 年—2023 年对哈巴雪山哺乳动物多样性的调查,红外相机累计工作日为 5713 天,获得哺乳动物独立有效照片数据 2155 张,共拍摄到哺乳动物 26 种隶属于 6 目 15 科;累计获得 5150 个铗日,捕获小型哺乳动物 159 只,捕获率为 3.09%,鉴定出小型哺乳动物 17 种,隶属于 3 目 5 科;累计获得 108 个陷阱日,捕获小型哺

乳动物 22 只, 捕获率为 20.37%, 鉴定出小型哺乳动物 8 种, 隶属于 2 目 2 科; 累计调查到 41 种哺乳动物, 隶属于 8 目 24 科。其中国家一级重点保护动物 1 种为林麝 (*Moschus berezovskii*), 国家二级重点保护动物 10 种, 分别为猕猴 (*Macaca mulatta*)、熊猴 (*Macaca assamensis*)、毛冠鹿 (*Elaphodus ephalophus*)、中华斑羚 (*Nemorhaedus griseus*)、猞猁 (*Lynx lynx*)、豹猫 (*Prionailurus bengalensis*)、赤狐 (*Vulpes vulpes*)、黑熊 (*Ursus thibetanus*)、小熊猫 (*Ailurus fulgens*)、黄喉貂 (*Martes flavigula*)。

哈巴雪山哺乳动物物种丰富度垂直分布格局为中峰模式, 物种丰富度在海拔 3100—3400m 最高。各海拔带的物种丰富度分别为: <2500m 海拔带 14 种、2500—2800m 海拔带 20 种、2800—3100m 海拔带 27 种、3100—3400m 海拔带 28 种、3400—3700m 海拔带 15 种、>3700 海拔带 9 种。

哺乳动物物种多样性分析结果显示 (图 3)。哈巴雪山各个海拔带 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 均匀性均无显著性差异 Simpson 指数 ($H=5.62, P>0.05$)、Shannon 指数 ($H=9.68, P>0.05$)、Pielou 均匀性指数 ($H=2.69, P>0.05$)。但从中可以看出 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 均匀度指数在海拔带 (3100—3400m) 均为最高。

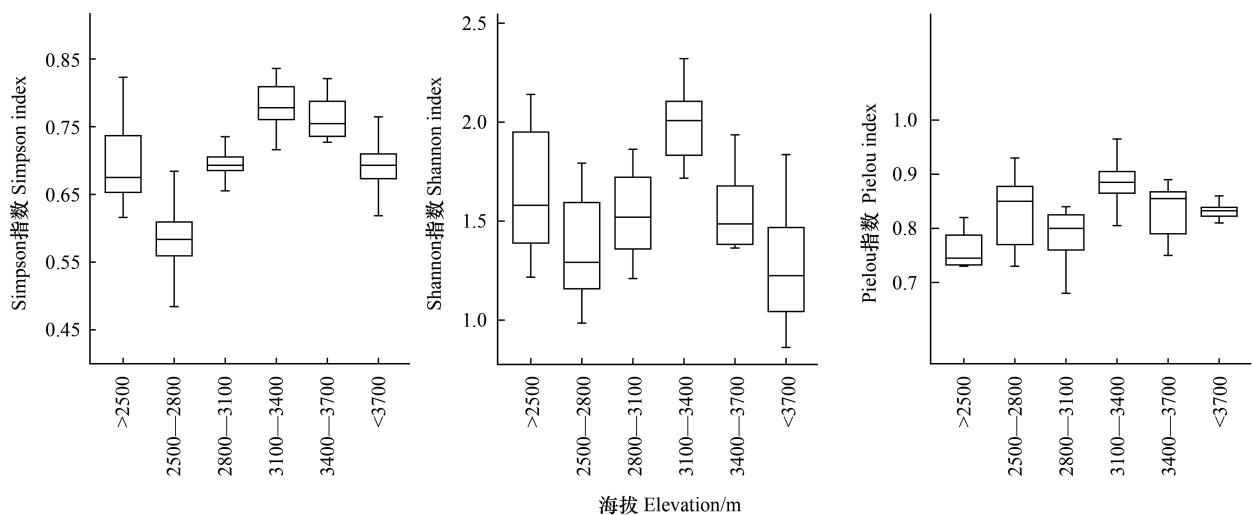


图 3 哈巴雪山各海拔梯度的多样性指数

Fig.3 Biodiversity metrics of mammal in different evation

基于物种组成的非度量多维排序 (NMDS) 结果显示, 在各海拔带的拟合优度均小于 0.2, 说明 NMDS 分析具有较好的拟合效果, 六个海拔带的哺乳动物群落相似性较高 (图 4)。置换方差检验结果显示, 不同海拔梯度的物种组成无显著的分离现象 ($F=1.4544, P>0.05$)。由此可知, 哈巴雪山哺乳动物物种组成在海拔梯度上没有显著的差异性。

2.3 功能多样性

多重比较结果显示, 各海拔带间的功能多样性指数仅有功能丰富度存在显著差异。<2500m 海拔带和 2500—2800m 海拔带的功能丰富度显著高于其他海拔带 ($P<0.05$), 功能丰富度变化在 <2500m 海拔带最高。2800—3100m 海拔带功能均匀度最高; <2500m 海拔带功能离散度最高; 功能分异度在 3100—3400m 海拔带最高 (图 5)。

哈巴雪山各海拔带哺乳动物物种多样性与功能多样性分析结果显示, 二者之间存在显著关系 (图 6); 其中, 功能丰富度 FRic 与 Simpson 指数、Shannon 指数有显著正相关关系 ($P<0.05$), 与 Pielou 无相关性; 功能均匀度 FEve 只与 Pielou 均匀度指数有显著相关性 ($P<0.05$); 功能离散度 FDiv 与 Simpson 指数、Shannon 指数有显著相关性 ($P<0.05$), 但并非简单的线性关系; 功能分异度 FDis 与 Simpson ($P<0.05$)、Shannon 指数 ($P<0.05$) 和 Pielou ($P<0.05$) 均有显著相关性 (表 1)。

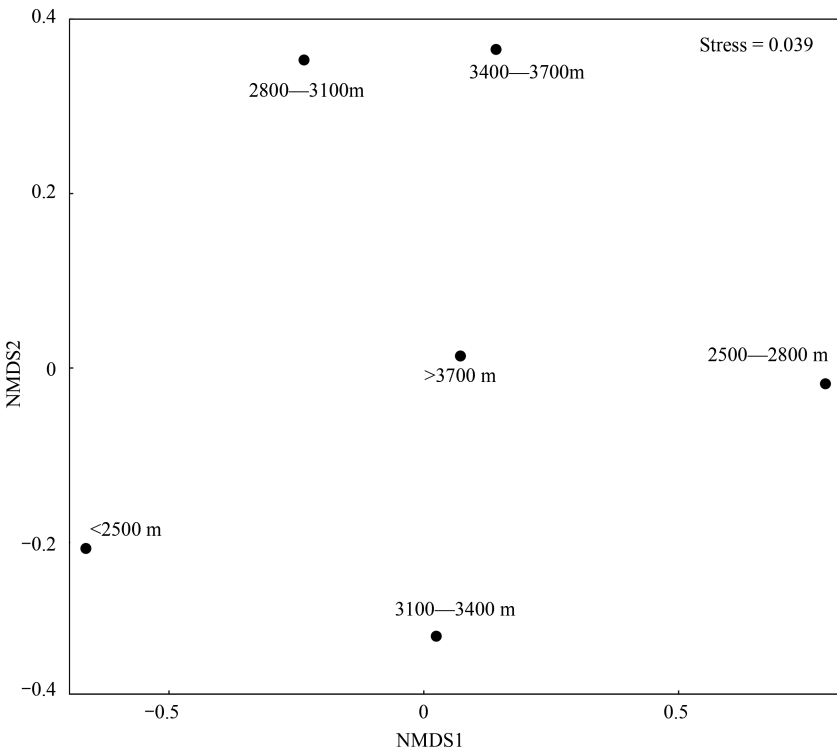


图 4 基于哺乳动物物种组成结构的非度量多维排序图

Fig.4 Nonmetric Multidimensional Scaling based on species abundance data according to spatial pattern

表 1 功能多样性指数和物种多样性指数可加模型分析

Table 1 Additive models of functional and taxonomical diversity

功能多样性指数 Functional diversity index	Simpson 指数 Simpson		Shannon winter 指数 Shannon winter		均匀度指数 Pielou	
	adj R^2	P	adj R^2	P	adj R^2	P
功能丰富度 FRis	0.27	<0.001	0.388	<0.001	0.028	0.489
功能均匀度 FEve	0.058	0.057	0.01	0.232	0.334	0.002
功能离散度 FDiv	0.195	0.03	0.258	0.01	0.088	0.148
功能分异度 FDis	0.266	<0.001	0.205	<0.001	0.151	0.02

FRis:功能丰富度 functional richness; FEve:功能均匀度 functional evenness; FDis:功能分异度 functional dispersion index; FDiv:功能离散度 functional divergence

2.4 谱系多样性及群落构建

各海拔带谱系多样性指数经过多重比较结果如下(图 7),谱系距离(PD)除<2500m 海拔带以为均有显著差异,种间平均距离(MPD)除高海拔带以为均有显著差异($P<0.05$),最近种间谱系距离(MNTD)没有显著性差异。其中谱系距离为 3100—3400m 海拔带最高,种间平均距离为<2500m 海拔带最高。

对各海拔带群落谱系多样性的 SES 进行检验(图 8),结果显示仅有海拔带(<2500m) SES.MNTD<0,其余海拔带均显著大于 0($P<0.05$)。这表明哈巴雪山海拔 2500m 以下,存在由生境过滤导致哺乳动物群落聚集的趋势,海拔 2500m 以上存在竞争或排斥导致哺乳动物群落离散的趋势。

3 讨论

3.1 哺乳动物物种多样性

Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 均匀度指数均在海拔 3100—3400m 最高,低海拔区域和高海拔区域较低;物种丰富度在 3100—3400m 海拔带最高,表明哈巴雪山哺乳动物的垂直分布格局为中峰模式。这是由

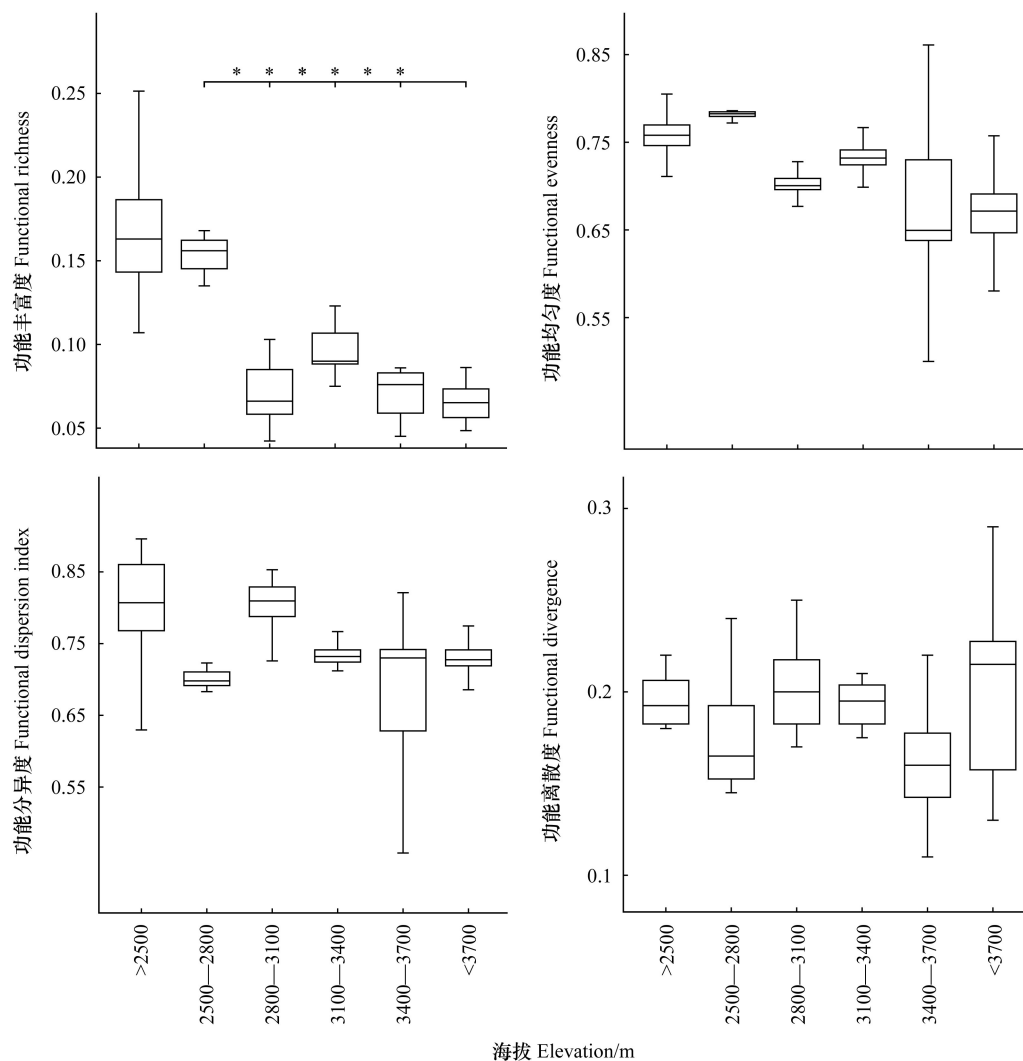


图5 各海拔带功能多样性指数

Fig.5 Functional diversity of mammal communities in different elevation

* 表示功能多样性指数与海拔带之间有显著差异, * 表示 $P < 0.05$

于该海拔带拥有较为完整的针叶林可以为哺乳动物提供良好的栖息环境和食物资源。而>3700m 海拔带生境主要以高山草甸和流石滩组成,环境较为单一,导致了物种丰富度在该海拔带最低。喜马拉雅山哺乳动物物种多样性垂直分布格局研究^[32]的结果也显示野生动物会更加倾向于中海拔。这种现象可能由多方面原因所导致的,首先红外相机的布设生境对野生动物物种的拍摄效率高有着重要影响,在单一的环境中野生动物物种数会相应较低;其次从干扰角度来看,低海拔地区由于靠近村落,人类和家畜家禽活动频繁^[33];野生动物在海拔梯度上的分布因素是由多方面决定的,除了干扰、食物资源可获得性等方面的因素,哺乳动物在海拔上的分布还受温度、湿度等气候条件的影响。

比较分析 6 个海拔带间物种丰富度的空间变化,发现哺乳动物在哈巴雪山各个海拔梯度下没有显著差异,并结合各海拔带之间哺乳动物多样性的差异,可以反映该地区海拔变化对哺乳动物物种组成无明显影响,各海拔带的哺乳动物物种维持相对稳定。

3.2 功能多样性与物种多样性的关系

功能多样性不仅量化功能性状在多维空间中的分布,还反映了物种对资源的利用^[33]。功能多样性是由功能丰富度和物种功能特征值所决定的^[34],其中功能丰富度主要衡量一个群落中物种所占据的生态位空间

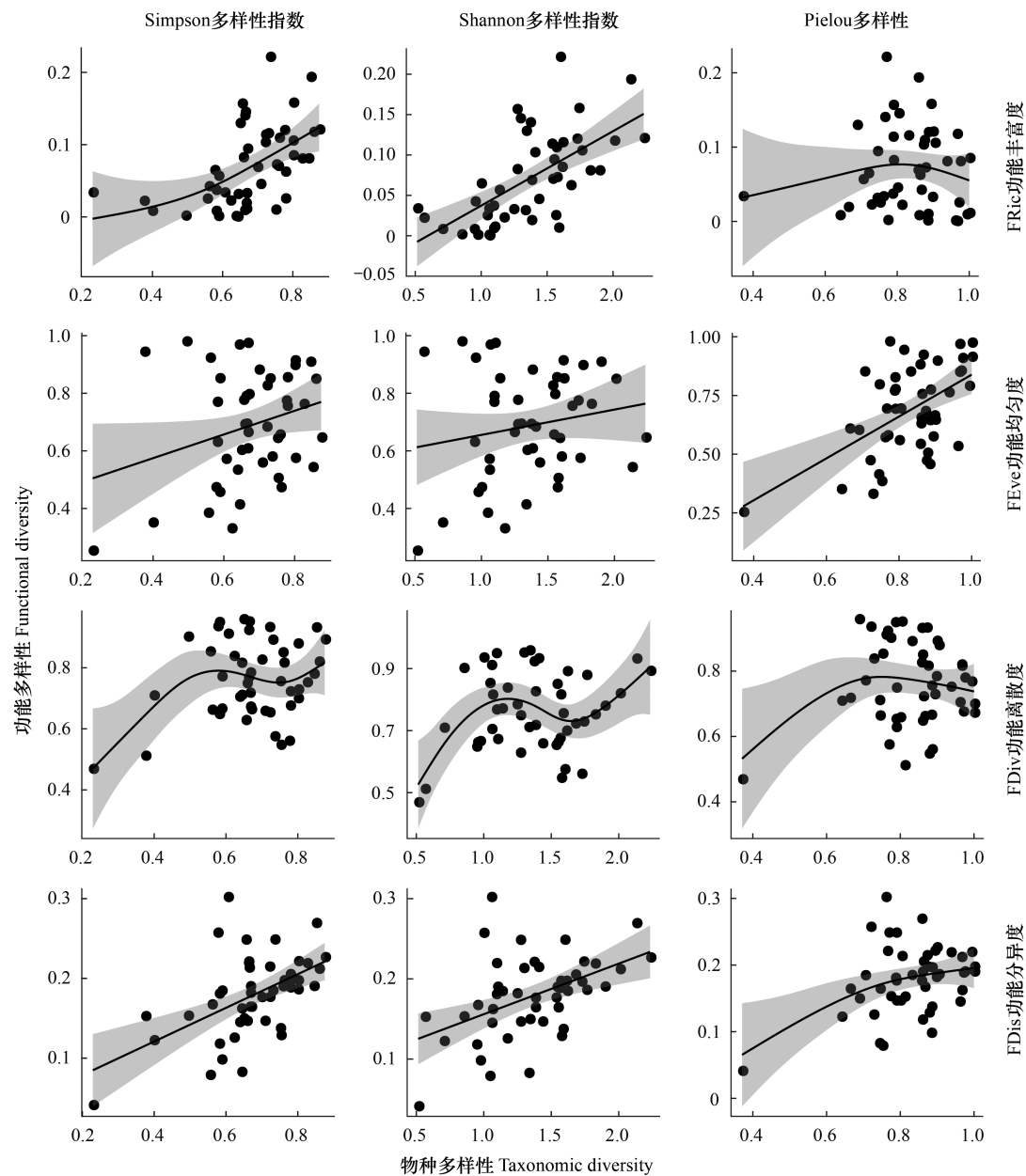


图 6 功能多样性指数与物种多样性指数线性可加模型

Fig.6 Regression models between functional and taxonomical diversity

灰色阴影表示 95%置信区间

的大小^[35], <2500m 海拔带和 2500—2800m 海拔带的功能丰富度显著高于其他海拔带,说明这两个海拔维持了较高的功能丰富度,表明这些哺乳动物在这两个海拔带能够占据各自的生态位空间,充分利用群落中的资源,较好的维持群落稳定。

本次研究结果表明,不同海拔梯度功能丰富度与物种丰富度之间呈正相关关系,如 Simpson 指数、Shannon 指数与功能多样性指数(功能丰富度、功能分异度和功能分散度)均有显著的正相关关系,这与陈康等(2023)的研究结果相同。主要原因是随着物种数量的增加,功能特征值的变化范围会增加,功能空间也会增大^[36—37],哈巴雪山各海拔带中拥有不同功能性状的哺乳动物群体之间在数量上以不均匀的模式分布,比如猕猴、毛冠鹿和赤麂等物种在<2500m 海拔带和 2500—2800m 海拔带的物种数量较多,占这 2 个海拔带个体

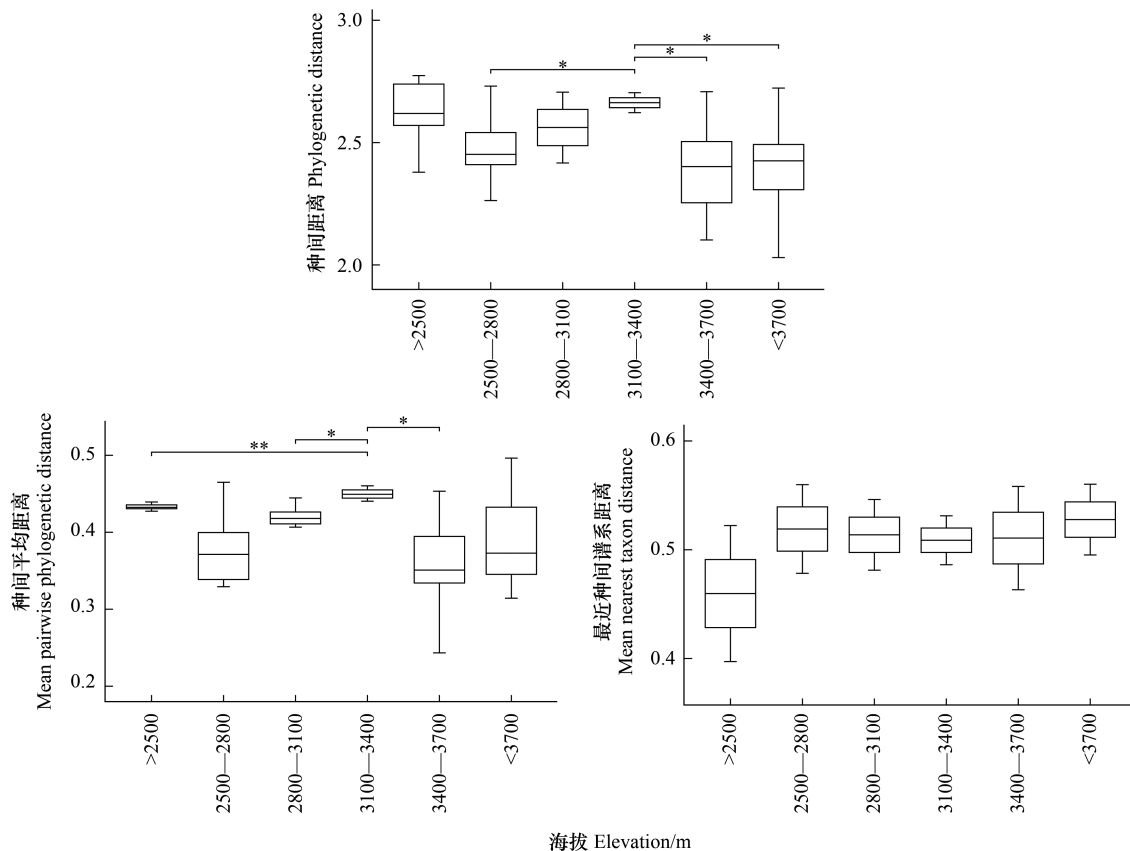


图 7 各海拔带谱系多样性指数

Fig.7 Phylogenetic diversity of mammal communities in different elevation

* 表示功能多样性指数与海拔带之间有显著差异, * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$

数比重较大,致使这些海拔带功能丰富度高于其他海拔带,而中华斑羚和亚洲黑熊等物种在 2800—3100m 海拔带和 3400—3700m 海拔带仅拍摄到 1—10 次不等,导致这两个海拔带功能丰富度较低,因此物种数量的上升对功能丰富度有一定影响,功能丰富度指数越高,表明群落中种间生态位互补性越强^[38]。

3.3 谱系多样性及群落构建机制

谱系多样性反映了群落构建的进化历史,与野生动物群落在面对环境变化时产生并维持结构稳定性能力有关,谱系多样性是表征群落结构、构建过程的工具^[12]。生境间物种的谱系距离有显著差异,表明生境间哺乳动物群落存在进化历史的差异,生境中特化种的数量会影响其谱系多样性^[39]。研究结果显示,哈巴雪山 6 个海拔带中哺乳动物群落的谱系多样性与功能多样性的变化较为相似,这表明谱系多样性可能整合了与功能性状类似的种间生态相似性^[40]。<2500m 海拔带的哺乳动物群落的谱系距离和功能丰富度在所有海拔

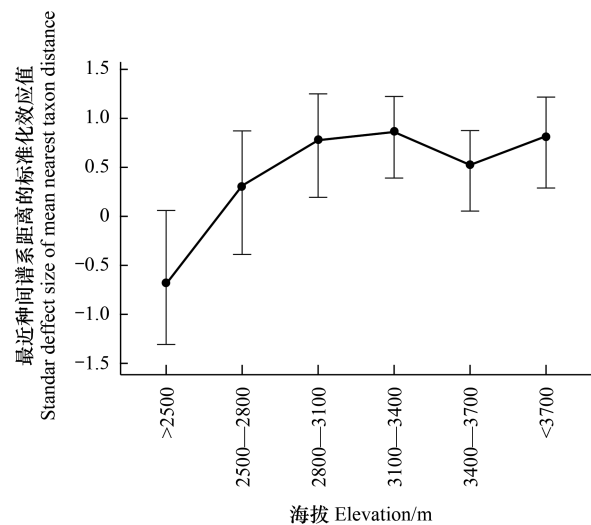


图 8 各海拔带最近种间谱系距离的标准化效应值 (SES)

Fig.8 Standard effect size of Mean nearest taxon distance in different elevation

带中呈现出较高值,表明该海拔带的哺乳动物物种亲缘关系较远,但是共用的生态空间大,生态互补性强,这可能是由于该海拔带中有 4 个物种仅分布在该海拔带所导致的。3100—3400m 海拔带的种间平均距离值较高,说明该海拔带的哺乳动物群落在谱系树上分布更广泛,物种间亲缘关系较远。

对比不同海拔带谱系多样性指数的标准化效应值,<2500m 海拔的 SES 显著小于 0,生境过滤主导了该海拔带哺乳动物群落的聚集,这表明非生物过滤可能在该海拔带哺乳动物的群落结构中起主导作用,例如恶劣的环境、更大的生存压力以及人为干扰,造成某些动物无法适应低海拔,恶劣环境(如地势和食物)通常被认为是一个生境过滤器,有利于具有能够耐受恶劣条件的特定物种生存^[41],导致这种现象的原因可能与哈巴雪山独特的环境有关,<2500m 海拔带多存在于虎跳峡,该区地势陡峭、植被贫瘠,并且人为干扰较大。与<2500m 海拔带相比其余海拔带的 SES 均显著大于 0,说明竞争排斥主导了这些海拔带中哺乳动物群落的离散,这些海拔带中哺乳动物群落谱系的离散可能是环境中物种对有限资源竞争的结果。然而,关于生物群落构建过程之间的关系还没有可靠的结论^[42]。想要更好地理解群落聚集的生态过程,必须考虑研究的空间、环境和系统发育尺度以及历史因素的综合影响^[43]。哈巴雪山拥有较为连贯的森林,复杂而又丰富的生境为哺乳动物提供食物资源、取食层等多种多样的营养生态位^[38],从而在一定程度上维持哈巴雪山哺乳动物多样性水平,同时本研究也强调了物种间的竞争或排斥对于维持多样性水平有重要意义。

致谢:柏贵荣、和育德、段贤斌、毛丛磊和汤锦涛在数据收集集中给予帮助,元青苗和莫蕊芯在小型兽类分子鉴定中给予帮助,汤锦涛在数据分析中给予帮助,哈巴雪山省级自然保护区管护局工作人员对野外工作给予大力支持,特此感谢。

参考文献 (References):

- [1] Götzenberger L, de Bello F, Bräthen K A, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindborg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2012, 87(1): 111-127.
- [2] Cadotte M W, Davies T J, Peres-Neto P R. Why phylogenies do not always predict ecological differences. *Ecological Monographs*, 2017, 87(4): 535-551.
- [3] Gleason H A. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1926, 53(1): 7.
- [4] Clements F E. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute of Washington Publications, Washington, USA. 1916.
- [5] Blackwell B F, DeVault T L, Fernández-Juricic E, Dolbeer R A. Wildlife collisions with aircraft: a missing component of land-use planning for airports. *Landscape and Urban Planning*, 2009, 93(1): 1-9.
- [6] Schipper J, Chanson J S, Chiozza F, Cox N A, Hoffmann M, Katariya V, Lamoreux J, Rodrigues A S L, Stuart S N, Temple H J, Baillie J, Boitani L, Lacher T E Jr, Mittermeier R A, Smith A T, Absolon D, Aguiar J M, Amori G, Bakkour N, Baldi R, Berridge R J, Bielby J, Black P A, Blanc J J, Brooks T M, Burton J A, Butynski T M, Catullo G, Chapman R, Cokeliss Z, Collen B, Conroy J, Cooke J G, da Fonseca G A B, Derocher A E, Dublin H T, Duckworth J W, Emmons L, Emslie R H, Festa-Bianchet M, Foster M, Foster S, Garshelis D L, Gates C, Gimenez-Dixon M, Gonzalez S, Gonzalez-Maya J F, Good T C, Hammerson G, Hammond P S, Happold D, Happold M, Hare J, Harris R B, Hawkins C E, Haywood M, Heaney L R, Hedges S, Helgen K M, Hilton-Taylor C, Hussain S A, Ishii N, Jefferson T A, Jenkins R K B, Johnston C H, Keith M, Kingdon J, Knox D H, Kovacs K M, Langhammer P, Leus K, Lewison R, Lichtenstein G, Lowry L F, Macavoy Z, Mace G M, Mallon D P, Masi M, McKnight M W, Medellín R A, Medici P, Mills G, Moehlman P D, Molur S, Mora A, Nowell K, Oates J F, Olech W, Oliver W R L, Oprea M, Patterson B D, Perrin W F, Polidoro B A, Pollock C, Powel A, Protas Y, Racey P, Ragle J, Ramani P, Rathbun G, Reeves R R, Reilly S B, Reynolds J E 3rd, Rondinini C, Rosell-Ambal R G, Rulli M, Rylands A B, Savini S, Schank C J, Sechrest W, Self-Sullivan C, Shoemaker A, Sillero-Zubiri C, De Silva N, Smith D E, Srinivasulu C, Stephenson P J, van Strien N, Talukdar B K, Taylor B L, Timmins R, Tirira D G, Tognelli M F, Tsytulina K, Veiga L M, Vié J C, Williamson E A, Wyatt S A, Xie Y, Young B E. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 2008, 322(5899): 225-230.
- [7] Hillebrand H, Blasius B, Borer E T, Chase J M, Downing J A, Eriksson B K, Filstrup C T, Harpole W S, Hodapp D, Larsen S, Lewandowska A M, Seabloom E W, Van de Waal D B, Ryabov A B. Biodiversity change is uncoupled from species richness trends: consequences for conservation and monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(1): 169-184.
- [8] He X L, Luo K, Brown C, Lin L X. A taxonomic, functional, and phylogenetic perspective on the community assembly of passerine birds along an elevational gradient in Southwest China. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(5): 2712-2720.
- [9] Devictor V, Mouillot D, Meynard C, Jiguet F, Thuiller W, Mouquet N. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and

- functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 2010, 13(8): 1030-1040.
- [10] Barbaro L, Giffard B, Charbonnier Y, van Halder I, Brockerhoff E G. Bird functional diversity enhances insectivory at forest edges: a transcontinental experiment. *Diversity and Distributions*, 2014, 20(2): 149-159.
- [11] Huang X B, Su J R, Li S F, Liu W D, Lang X D. Functional diversity drives ecosystem multifunctionality in a *Pinus yunnanensis* natural secondary forest. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 6979.
- [12] Stegen J C, Hurlbert A H. Inferring ecological processes from taxonomic, phylogenetic and functional trait β -diversity. *PLoS One*, 2011, 6(6): e20906.
- [13] Cadotte M W, Carboni M, Si X F, Tatsumi S. Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2065-2077.
- [14] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, da Fonseca G A, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853-858.
- [15] 陶晶, 臧润国, 余昌元. 云南哈巴雪山植物群落和植物多样性海拔梯度分布格局. *林业科学*, 2011, 47(7): 1-6.
- [16] 周鸭仙, 李言阔, 李佳琦, 刘武华, 邵瑞清, 钟毅峰, 曹开强. 基于红外相机技术调查桃红岭梅花鹿国家级自然保护区鸟兽多样性. *生态学报*, 2019, 39(13): 4975-4984.
- [17] 宋政, 代军, 陈娇, 张洪, 汤晓波, 鄢蜀歧, 严勇, 杨旭, 杨彪, 李生强. 利用红外相机对四川小河口自然保护区兽类和鸟类资源的初步监测. *四川动物*, 2022, 41(3): 321-332.
- [18] 富裕. 太白山国家级保护区北坡小型兽类物种多样性及垂直分布格局[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [19] 古晓东, 梁春平, 戴强, 李成. 一种简便实用的小型陆栖脊椎动物监测方法——围栏陷阱法. *四川动物*, 2009, 28(2): 273-275, 封底.
- [20] Andrew T S, 解焱. 中国兽类野外手册. 长沙: 湖南教育出版社, 2009.
- [21] 刘少英, 吴毅. 中国兽类图鉴. 福州: 海峡书局, 2019.
- [22] 魏辅文, 杨奇森, 吴毅, 蒋学龙, 刘少英, 李保国, 杨光, 李明, 周江, 李松. 中国兽类名录(2021版). 兽类学报, 2021, 41(5): 487-501.
- [23] 蒋志刚, 张鹗, 曹文宣. 中国生物多样性红色名录. 脊椎动物. 第五卷, 淡水鱼类. 北京: 科学出版社, 2021.
- [24] Ugland K I, Gray J S, Ellingsen K E. The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*, 2003, 72(5): 888-897.
- [25] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [26] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法: I. α 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [27] He X C, Wen Z X, Zhang D J, Yang Q S, Yin X D, Chen X, Ran J H. Low impact of forest conversion on biodiversity: evidence from small mammals in contrasting forests of Mt. Liangshan. *Ecosphere*, 2023, 14(6): e4570.
- [28] Villéger S, Mason N W H, Moullot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [29] 帅方敏, 李新辉, 陈方灿, 李跃飞, 杨计平, 李捷, 武智. 淡水鱼类功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 2017, 37(15): 5228-5237.
- [30] Upham N S, Esselstyn J A, Jetz W. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLoS Biology*, 2019, 17(12): e3000494.
- [31] Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M. *Vegan: Community Ecology Package*. R package 2.5-6. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan/>.
- [32] 胡一鸣, 梁健超, 金崑, 丁志锋, 周智鑫, 胡慧建, 蒋志刚. 喜马拉雅山哺乳动物物种多样性垂直分布格局. *生物多样性*, 2018, 26(2): 191-201.
- [33] 宋志勇, 李金华, 文世荣, 李俊松, 万正林, 刘生强. 红外相机技术在西双版纳国家级自然保护区兽类和鸟类多样性监测中的运用. *林业调查规划*, 2019, 44(4): 53-59.
- [34] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 2006, 9(6): 741-758.
- [35] Batisteli A F, Tanaka M O, Souza A L T. Bird functional traits respond to forest structure in riparian areas undergoing active restoration. *Diversity*, 2018, 10(3): 90.
- [36] 陈康, 孟子豪, 李学梅, 胡飞飞, 杜红春, 刘璐, 朱永久, 杨德国. 江西柘林水库鱼类群落结构及功能多样性分析. *生态学报*, 2022, 42(11): 4592-4602.
- [37] 冯晨, 何雄波, 招春旭, 李军, 康斌. 闽江口鱼类功能多样性. *应用生态学报*, 2019, 30, 3589-3595.
- [38] Si X F, Cadotte M W, Zeng D, Baselga A, Zhao Y H, Li J Q, Wu Y R, Wang S Y, Ding P. Functional and phylogenetic structure of island bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 2017, 86(3): 532-542.
- [39] 陈婉, 袁思佳, 刘威, 陈明杰, 李鹏, 胡超超, 常青. 江苏阜宁不同生境鸟类群落谱系和功能多样性. *生态学杂志*, 2022, 41(9): 1746-1754.
- [40] Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 401-422.
- [41] Zhang Q, Holyoak M, Chen C W, Liu Z F, Liu J J, Che X L, Dong A Q, Yang C T, Zou F S. Trait-mediated filtering drives contrasting patterns of species richness and functional diversity across montane bird assemblages. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(1): 301-312.
- [42] Wen Z X, Feijó A, Ke J Z, He X C, Cheng J L, Ge D Y, Tian T, Xia L, Wu Y J, Ran J H, Yang Q S. Altitudinal dispersal process drives community assembly of montane small mammals. *Ecography*, 2022, (9): e6318.
- [43] Münkemüller T, Gallien L, Pollock L J, Barros C, Carboni M, Chalmandrier L, Mazel F, Mokany K, Roquet C, Smyčka J, Talluto M V, Thuiller W. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(7): 1212-1229.