

DOI: 10.20103/j.stxb.202401190165

高亮,周建广,丁晖,陈水飞,郑笑,陈世品,林文俊.武夷山国家公园黄山松林沿海拔梯度生态位及种间联结性.生态学报, 2024, 44(21): 9836-9847.

Gao L, Zhou J G, Ding H, Chen S F, Zheng X, Chen S P, Lin W J. Study on niche and interspecific association of *Pinus taiwanensis* forests along the altitudinal gradient in Wuyishan National Park. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(21): 9836-9847.

武夷山国家公园黄山松林沿海拔梯度生态位及种间联结性

高亮¹, 周建广¹, 丁晖², 陈水飞², 郑笑², 陈世品¹, 林文俊^{1,*}

1 福建农林大学林学院, 福州 350002

2 生态环境部南京环境科学研究所, 国家环境保护武夷山生态环境科学观测研究站, 南京 210042

摘要:探究武夷山国家公园黄山松(*Pinus taiwanensis*)林在沿海拔梯度样地内的生态位和种间联结变化情况。基于样方调查,采用生态位测定、方差比率法、 χ^2 检验、Pearson 相关性检验和 Spearman 秩相关性检验等方法对武夷山国家公园沿海拔梯度样地主要物种的生态位与种间联结进行研究。结果表明:(1)黄山松、马银花(*Rhododendron ovatum*)和鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)等各梯度海拔样地共有树种,其中,黄山松在各海拔样地内占据较多资源,对该区域的资源和环境具有较大的影响。(2)各梯度海拔样地物种的生态位宽度平均值、生态位重叠系数平均值随着海拔升高而逐渐增大,说明物种对该区域资源利用率在海拔梯度上变化明显。(3)研究区的整体呈显著正联结,各梯度海拔样地的整体联结情况分别是,1400m 样地为不显著负联结、1500m 样地为不显著正联结、1600m 样地为显著正联结、1700m 样地为不显著负联结;整体向着有利于群落稳定的方向发展,各样地联结情况在海拔梯度上存在差异,海拔对其联结结果影响显著。(4)各梯度海拔样地物种的种对间联结指数平均值随着海拔升高而逐渐增大,正联结种对数也随海拔升高逐渐增多,种对间联结程度在沿海拔梯度上变化明显。(5)物种相关性构成的种对关系在各海拔样地也存在变化,在研究区 1400—1700m 海拔范围内,正相关种对数随样地海拔的升高而逐渐增大。

关键词:武夷山国家公园;海拔梯度;生态位;种间联结

Study on niche and interspecific association of *Pinus taiwanensis* forests along the altitudinal gradient in Wuyishan National Park

GAO Liang¹, ZHOU Jianguang¹, DING Hui², CHEN Shuifei², ZHENG Xiao², CHEN Shipin¹, LIN Wenjun^{1,*}

1 College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

2 Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, State Environmental Protection Scientific Observation and Research Station for Ecology and Environment of Wuyi Mountains, Nanjing 210042, China

Abstract: To explore the changes of niche and interspecific association of *Pinus taiwanensis* forests in Wuyishan National Park along the altitude gradient. Based on the quadrat survey, niche determination, variance ratio method, χ^2 test, Pearson correlation test and Spearman rank correlation test were used to study the niche and interspecific association of the main species in the *P. taiwanensis* forests plot along the altitude gradient in Wuyishan National Park. The results showed that: (1) *P. taiwanensis*, *Rhododendron ovatum* and *Rhododendron latoucheae* are the common tree species in the *P. taiwanensis* forests plot along the altitude gradient in Wuyishan National Park. Among them, *P. taiwanensis* occupies more resources in

基金项目:福建省教育厅中青年教师教育科研项目(科技类)(JAT210069);生态环境部项目(2110404);福建省林业科技项目(2022FKJ08)

收稿日期:2024-01-19; **采用日期:**2024-08-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: linwenjun@fafu.edu.cn

each altitude plot, which has a great influence on the resources and environment in this area. (2) The average value of niche breadth, the average value of niche overlap coefficient of *P. taiwanensis* forests plot along the altitude gradient in Wuyishan National Park increased gradually with the increase of altitude, indicating that the resource utilization rate of species in this area changed significantly along the altitude gradient. (3) The overall connection of the study area was significantly positive. The overall connection of the *P. taiwanensis* sample plots along the altitude gradient in Wuyishan National Park was as follows: 1400m sample plot was not significantly negative, 1500m sample plot was not significantly positive, 1600m sample plot was significantly positive, and 1700m sample plot was not significantly negative. As a whole, it is conducive to the stability of the community. There are differences in the connection of *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient in Wuyishan National Park, and the altitude has a significant effect on the connection results. (4) The average value of the interspecific association index of the species in the *P. taiwanensis* forests along the altitude gradient in the Wuyishan National Park gradually increased with the increase of altitude, and the number of positive association species gradually increased with the increase of altitude. The degree of interspecific association changed significantly in the *P. taiwanensis* forests plot along the altitude gradient in Wuyishan National Park. (5) The species-pair relationship formed by species correlation also changed along the altitude gradient of *P. taiwanensis* forests plot in Wuyishan National Park. In the study area 1400—1700m altitude range, the number of positive correlation species gradually increased with the increase of the altitude of the *P. taiwanensis* forests sample plot in Wuyishan National Park.

Key Words: Wuyishan National Park; altitudinal gradient; niche; interspecific association

植物群落内物种间相互关系一直是种群生态学热点问题^[1],群落内种间关系不仅有共生关系,也有竞争关系^[2],是种群对群落内有限资源的竞争和利用等情况的综合表现,反映了种群在群落中的地位^[3]。生态位和种间联结是了解群落内不同种群的相互关系的重要途径^[4],也是研究森林群落演替行之有效的方法^[5-6]。其中,生态位定义是群落中各种群所能利用的各种资源的总和及其与相关种群之间的功能关系,反映植物群落稳定性和群落演替过程;种间联结定义是由于生境差异引起不同物种在空间分布上分布不均又互相联系的种间关系^[7-8],是生态过程的一种高效诠释。生态位及种间联结不仅是分析群落稳定性和群落间相互关系的重要方法,同时对植被的恢复与重建、森林群落演替进程、物种多样性保护具有重要的研究价值和理论意义。

当前,不同林龄^[9]、不同间隙大小^[10]、不同立地条件^[11]、不同尺度格局^[12]、不同群落类型等是生态位和种间关联研究的主要热点^[13]。尺度格局研究中,尺度大小、海拔梯度和环境梯度等都将对物种关联结果产生影响;其中,海拔梯度是山地生态系统梯度变化的关键因素^[14],不同海拔梯度温度、水分和光照等环境因素的差异,引发了不同海拔的小气候区和森林植被的梯度分布^[15-16]。因此,开展垂直带谱山地的生态位、种间联结研究,可为研究森林物种间关系及群落动态在海拔梯度的变化规律提供参考。

武夷山国家公园保存着中国东南地区现存面积最大、最完整的中亚热带天然常绿阔叶林,其境内主峰黄岗山海拔 2158m,是中国东南大陆的最高峰,素称“华东屋脊”^[17]。随着海拔的递增,分布有常绿阔叶林带、针阔叶混交林带、温性针叶林带、中山苔藓矮曲林带和中山草甸带等五个垂直带谱,植被在海拔梯度上变化明显^[18],然而,武夷山国家公园仅见米槠(*Castanopsis carlesii*)群落^[19]、南方铁杉(*Tsuga chinensis*)群落^[20]和常绿阔叶林的种间关系^[21]报道,关于海拔梯度对群落生态位特征和种间关联研究尚未报道。因此,开展海拔梯度的种间关系科学研究,对武夷山国家公园的保护和自然资源的利用具有重要意义^[22]。本研究旨在回答以下科学问题:武夷山国家公园黄山松(*Pinus taiwanensis*)林物种群,在沿海拔梯度样地内的生态位和种间联结特征如何变化?鉴于此,本文采用生态位测定、方差比率法、 χ^2 检验、Pearson 相关性检验和 Spearman 秩相关性检验等方法对武夷山国家公园黄山松林海拔梯度优势物种进行分析,主要探究海拔因子对群落优势物种生态位和种间联结的影响。

1 研究区概况

武夷山国家公园黄山松林沿海拔梯度固定监测样地,位于武夷山脉的偏北段,该区域山脉大致呈东北—西南走向^[18]。地理坐标为东经 117°44′08″—117°44′21″、北纬 27°45′55″—27°46′03″之间,属于中亚热带季风气候,最高气温在 7 月,最低气温在 1 月,降水量丰富,年均降水量约 1800mm,相对空气湿度 75%—84%,土壤为典型亚热带中山土壤^[23]。群落中主要物种有黄山松、木荷(*Schima superba*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、格药桉(*Eurya muricata*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)和多脉青冈(*Quercus multinervis*)等。

2 研究方法

2.1 样地调查

2017—2018 年,在武夷山国家公园桐木村海拔 1400m 处,高差每间隔 100m,设置一个海拔梯度样地。根据 CTFS 样地技术规范,建立了 4 个 2000m²的同坡、同向植物群落固定监测样地,样地面积共 8000m²,并将每个样地划分为 20 个 10m×10m 的样方。2018 年 7—8 月,调查样地内胸径≥1cm 木本植物的种类、株数、冠幅和生长等状况^[24—25]。样地基本概括见表 1,本文选取每个样地重要值前 10 的树种作为研究对象^[26]。

表 1 沿海拔梯度黄山松林样地概况

Table 1 Overview of *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient

样地编号 Sample plot no.	群落类型 Coenotype	海拔/m Elevation	面积/m ² Area	株数 Number of plants	经度 Latitude	纬度 Longitude	坡度/(°) Slope	坡向 Slpoe aspect
P1	黄山松林	1400	2000	907	117°44′21″E	27°45′55″N	26	东南
P2	黄山松林	1500	2000	1469	117°44′17″E	27°45′58″N	54	东南
P3	黄山松林	1600	2000	1724	117°44′14″E	27°46′00″N	34	东南
P4	黄山松- 疏齿木荷林	1700	2000	3435	117°44′08″E	27°46′03″N	5	东南

2.2 数据处理

利用统计学软件计算物种重要值,使用 R 语言平台的 spaa、vegan 等包,计算生态位特征、总体联结性、种间联结性、 χ^2 检验和联结程度等。

2.2.1 重要值计算

重要值(*IV*)计算公式^[27]如下:

重要值(*IV*)=(相对频度+相对显著度+相对多度)/3,其中,相对频度(*RF*)=(某个物种的频度/所有物种的总频度)×100%;相对显著度(*RD*)=(某个物种的胸高断面积之和/所有物种的胸高断面积之和)×100%;相对多度(*RA*)=(某个物种的株数/所有物种的株数)×100%。

2.2.2 生态位计算

Levins 生态位宽度^[28]:

$$BL = \frac{1}{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2}$$

式中, $P_{ij}=n_{ij}/N_i$, n_{ij} 为物种*i*在样方*j*上的重要值, N_i 为物种*i*在所有样方上的重要值总和。 P_{ij} 代表物种*i*在样方*j*上的重要值占该物种在所有样方上重要值总和的比例, r 为样方总数。

Pianka 生态位重叠^[29]系数(O_{ik}):

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r (p_{ij} \times p_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \times \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}}$$

式中, O_{ik} 为物种 i 和 k 的生态位重叠指数, 值域为 $[0, 1]$, 其值越大表示生态位重叠程度越高; P_{ij} 和 P_{kj} 分别是物种 i 和 k 在样方 j 上的重要值。

2.2.3 总体关联性分析

采用 Schluter 的方差比 (VR) 检验方法对植物群落整体关联程度进行检验^[30], 并检验相关系数的显著性;

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^s P_i (1 - P_i) \quad S_T^2 = \left(\frac{1}{N} \right) \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad VR = \frac{\delta_T^2}{S_T^2} \quad P_i = \frac{n_i}{N}$$

式中, S 是物种总数, N 是样方总数, T_j 为 j 样方中的物种数, n_i 是 i 物种的样方数, t 为样方中的平均物种数。

在独立性假设下, 当 $VR > 1$ 时, 植物群落呈正联结, 当 $VR < 1$ 时, 植物群落呈负联结, 若 $VR = 1$ 则表明植物群落间无联结。此外, 由于物种间的正负联结可以相互抵消, 因此使用统计 W ($W = N \times VR$) 进一步检验 VR 值与 1 的偏离程度, 当 $\chi^2_{0.05(N)} < W < \chi^2_{0.95(N)}$ 时, 物种间无显著联结性, 反之, 物种间存在显著联结性。

2.2.4 种对间关联性分析

χ^2 统计量检验

根据样地内调查数据, 以重要值前 10 的物种建立 2×2 列联表; 统计每个物种对 (a, b, c, d) 的值, 由 χ^2 统计量检验成对种间的相关性; 再进一步通过统计量判断得到的结果是否显著; 通过 Yates 的连续校正公式消除非连续性取样的影响, 公式^[31]为

$$\chi^2 = \frac{N [|ad - bc| - (N/2)]^2}{(a+b)(b+d)(c+d)(a+c)}$$

式中, N 为取样总数; a 为物种一和物种二同时在出现样方时的数量; b 为物种一不出现而物种二出现在样方时的数量; c 为物种二不出现而物种一出现在样方时的数量; d 为物种一和物种二都不出现在样方时的数量。当 $\chi^2 \geq 6.635$ 时, 两物种间的关联强度极显著; 当 $3.841 \leq \chi^2 < 6.635$ 时, 两物种的关联强度显著; 当 $\chi^2 < 3.841$ 时, 两物种的关联强度不显著。

Ochiai 指数 (OI)

$$OI = a \sqrt{(a+b)(a+c)}$$

指数 (OI) 度量不同个体间联结的概率和程度, OI 的范围为 $[0, 1]$, 越接近 1, 种间正联结程度越强, 反之则表示种间正联结程度越低^[32]。

2.2.5 种间相关性分析

Pearson 相关性^[33]

$$r_p(i, k) = \left[\sum_{j=1}^N (X_{ij} - \bar{X}_i) (X_{kj} - \bar{X}_k) \right] / \sqrt{\sum_{j=1}^N (X_{ij} - \bar{X}_i)^2 (X_{kj} - \bar{X}_k)^2}$$

Spearman 秩相关性

$$r_s(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (X_{ij} - \bar{X}_i)^2 (X_{kj} - \bar{X}_k)^2}{N^3 - N}$$

式中, $r_p(i, k)$ 和 $r_s(i, k)$ 分别是物种 i 和物种 k 在样方 j 中的 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数^[4], N 为样方总数, X_{ij} 和 X_{kj} 分别是物种 i 和物种 k 在样方 j 中的重要值; $\bar{X}_i$ 和 $\bar{X}_k$ 分别是 j 个样方中物种 i 和物种 k 重要值的平均值。 $r_p(i, k)$ 和 $r_s(i, k)$ 的值域为 $[-1, 1]$, 正 (负) 值为正 (负) 相关。

3 结果分析

3.1 沿海拔梯度样地物种重要值特征

4 个沿海拔梯度黄山松林样地各物种重要值分析结果见表 2。各样地重要值排名前 3 的物种情况如下: P1 样地是格药铃(22.06%)、黄山松(17.26%)和马银花(5.16%), P2 样地是格药铃(25.88%)、黄山松(15.90%)和马银花(6.66%), P3 样地是黄山松(15.15%)、马银花(12.37%)和鹿角杜鹃(7.71%), P4 样地是鹿角杜鹃(18.68%)、黄山松(15.77%)和马银花(14.63%);在 4 个样地分布的相同物种是黄山松、马银花和鹿角杜鹃等。

表 2 沿海拔梯度黄山松林样地物种重要值和生态位宽度

Table 2 The species importance value and niche breadth of *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient

缩写 Abbreviation	物种 Species	P1		P2		P3		P4	
		重要值/% Importance value	生态位 宽度 Niche width	重要值/% Importance value	生态位 宽度 Niche width	重要值/% Importance value	生态位 宽度 Niche width	重要值/% Importance value	生态位 宽度 Niche width
Em	格药铃 <i>Eurya muricata</i>	22.06	16.16	25.88	17.26	6.39	9.18	—	—
Pt	黄山松 <i>Pinus taiwanensis</i>	17.26	9.39	15.90	9.09	15.15	9.80	15.77	17.98
Ro	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	5.16	9.43	6.66	9.25	12.37	12.34	14.63	16.52
Rl	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	4.48	5.24	3.58	11.90	7.71	10.78	18.68	13.23
Qm	多脉青冈 <i>Quercus multinervis</i>	4.13	7.38	4.87	5.81	4.64	9.25	3.16	16.73
Lh	港柯 <i>Lithocarpus harlandii</i>	4.05	6.33	—	—	5.57	8.04	2.39	12.34
La	尖脉木姜子 <i>Litsea acutivena</i>	3.66	8.65	3.69	5.81	—	—	—	—
Sl	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	3.52	5.45	—	—	—	—	—	—
Ss	木荷 <i>Schima superba</i>	3.29	7.23	2.57	7.53	6.99	10.31	—	—
Pc	福建山樱花 <i>Prunus campanulata</i>	2.71	4.45	—	—	—	—	—	—
Mr	腋毛泡花树 <i>Meliosma rhoifolia</i> var. <i>barbulata</i>	—	—	2.77	10.29	—	—	—	—
En	细齿叶铃 <i>Eurya nitida</i>	—	—	2.76	8.00	5.17	11.20	—	—
Co	南蛇藤 <i>Celastrus orbiculatus</i>	—	—	2.43	8.38	—	—	—	—
Ce	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	—	—	—	—	4.81	8.21	3.55	9.98
Er	窄基红褐铃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	—	—	—	—	5.45	7.93	—	—
Sr	疏齿木荷 <i>Schima remotiserrata</i>	—	—	—	—	—	—	12.33	11.77
Na	浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	—	—	—	—	—	—	2.09	8.97
Lo	榄叶柯 <i>Lithocarpus oleifolius</i>	—	—	—	—	—	—	2.07	12.63
Rf	丁香杜鹃 <i>Rhododendron farrerae</i>	—	—	—	—	—	—	5.41	9.26
	平均值 Mean value	7.03	7.97	7.11	9.33	7.43	9.70	8.01	12.94

3.2 沿海拔梯度样地物种生态位特征

3.2.1 生态位宽度

沿海拔梯度黄山松林样地各物种生态位宽度分析结果见表 2。P1、P2、P3 和 P4 样地物种生态位宽度的变化范围分别为 4.45—16.16、5.81—17.26、7.93—12.34 和 8.97—17.98。各样地内对生态位宽度排名前 3 的物种如下: P1 样地是格药铃(16.16)、马银花(9.43)和黄山松(9.39); P2 样地是格药铃(17.26)、鹿角杜鹃(11.90)和腋毛泡花树(10.29); P3 样地是马银花(12.34)、细齿叶铃(11.20)和鹿角杜鹃(10.78); P4 样地是黄山松(17.98)、多脉青冈(16.73)和马银花(16.52)。根据生态位宽度值和变化范围可得,物种对各海拔样地内的自然资源利用充分。

3.2.2 生态位重叠系数

沿海拔梯度黄山松林样地物种生态位重叠系数见表 3、图 1 和图 2。 O_{ik} 域值为[0,1],值越大说明群落的生

态位重叠程度越高。随着海拔升高,4 个样地物种生态位重叠系数的平均值分别是 0.38、0.46、0.54、0.67;生态位重叠系数($O_{ik}<0.5$)的种对数分别是 34、27、17、5,生态位重叠系数($O_{ik}\geq 0.5$)的种对数分别是 11、18、28、40。

3.3 沿海拔梯度样地物种联结性特征

3.3.1 总体联结性特征

沿海拔梯度黄山松林样地物种的总体联结性见表 4。其中,P1、P2、P3、P4 样地的方差比率(VR)和检验统计量(W)值分别是 0.74(负联结)和 W 落在 χ^2 临界值内、1.27(正联结)和 W 落在 χ^2 临界值内、2.57(正联结)和 W 落在 χ^2 临界值外、0.89(负联结)和 W 落在 χ^2 临界值内,检验结果分别是不显著负联结、不显正联结、显著正联结和不显著负联结。

表 3 沿海拔梯度黄山松林样地物种生态位重叠系数

样地 Sample area	pianka 重叠系数(O_{ik}) Pianka's overlap factor(O_{ik})			
	区间范围 Interval range	平均值 Mean value	$O_{ik}<0.5$	$O_{ik}\geq 0.5$
P1	[0.08,0.69]	0.38	34	11
P2	[0.07,0.81]	0.46	27	18
P3	[0.24,0.94]	0.54	17	28
P4	[0.32,0.93]	0.67	5	40

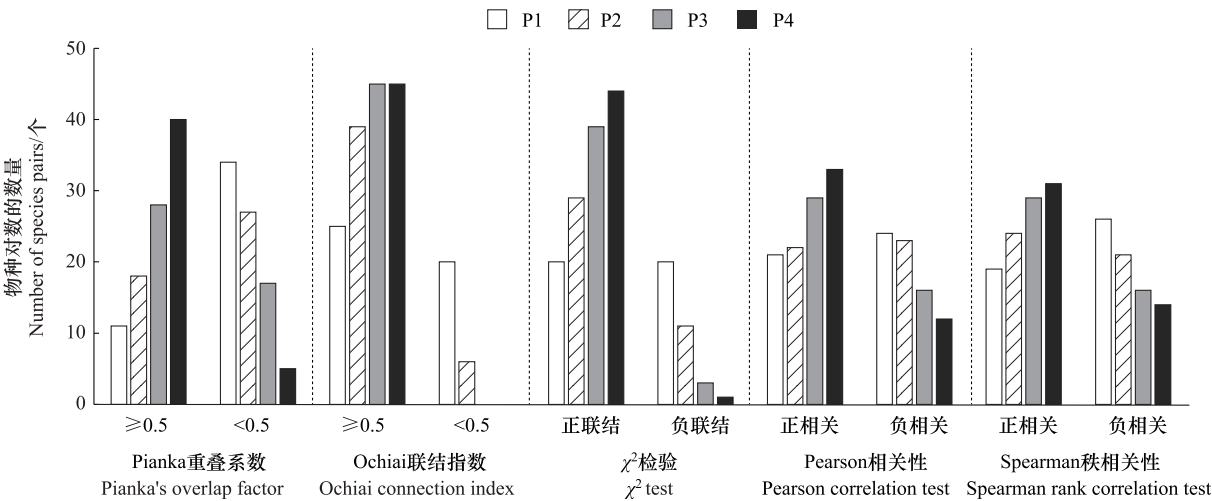


图 1 沿海拔梯度黄山松林样地物种相关指数及检验结果的种对数变化趋势

Fig.1 Variation trend of species correlation indices and test results in *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradients
P1:1400m 样地;P2:1500m 样地;P3:1600m 样地;P4:1700m 样地

表 4 沿海拔梯度黄山松林样地物种总体联结性

样地 Sample area	方差比率 variance ratio(VR)	检验统计量 Statistic(W)	χ^2 临界值 χ^2 threshold($\chi^2_{0.95}, \chi^2_{0.05}$)	检验结果 Results
P1	0.74	14.76	(10.85,31.41)	不显著负联结
P2	1.27	25.50	(10.85,31.41)	不显著正联结
P3	2.57	51.48	(10.85,31.41)	显著正联结
P4	0.89	17.88	(10.85,31.41)	不显著负联结

各样地物种构成的 45 个种对联结中,随着海拔的升高,正(负)联结的种对数比例逐渐增大(减小);在 P4 样地种对正联结的种对数达到最多,种对间的极显著正联结的种对数也最多。

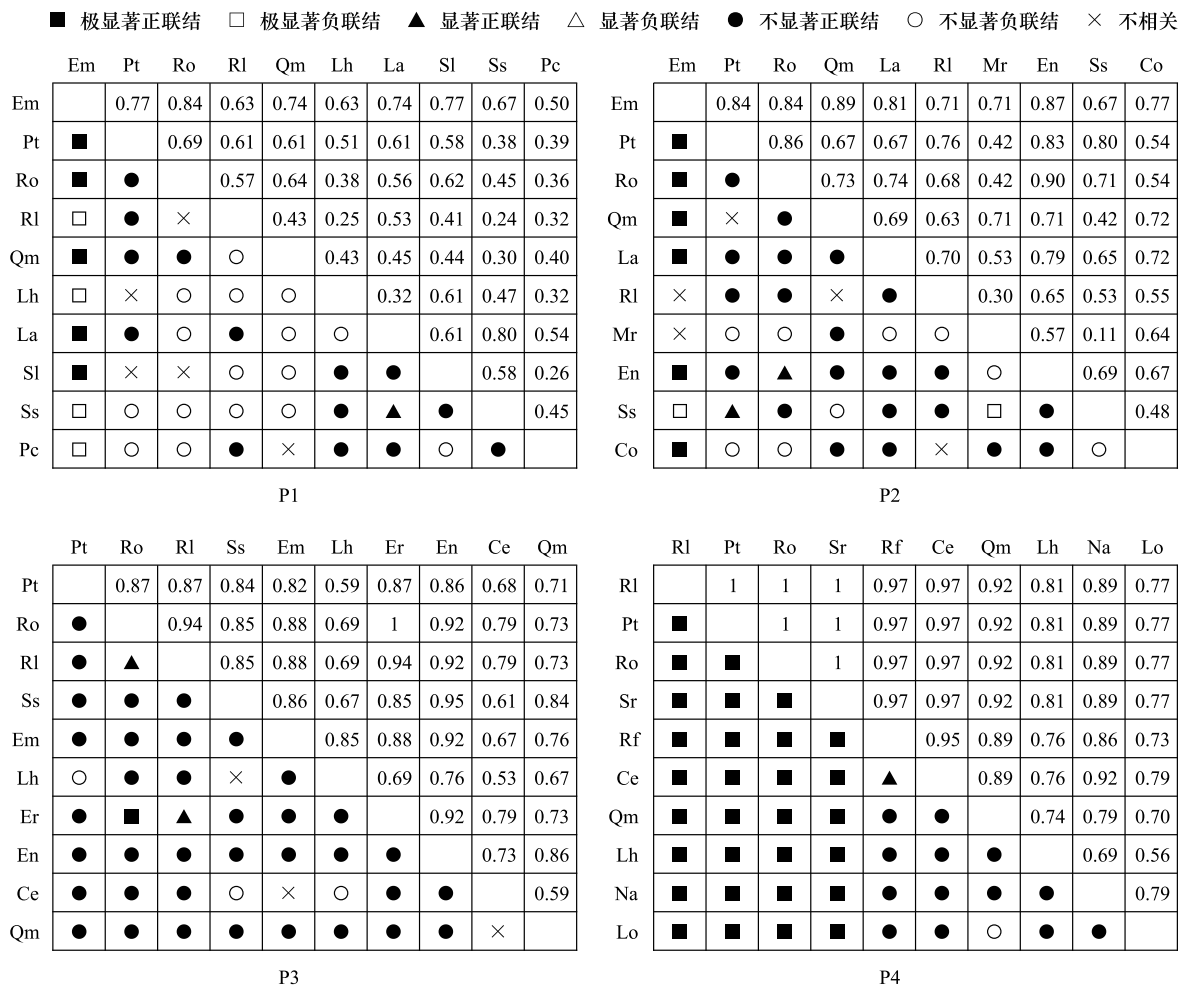


图 3 沿海拔梯度黄山松林样地物种的 χ^2 检验和 Ochiai 指数

Fig.3 χ^2 test and Ochiai index of species in *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient

对角线下部为 χ^2 检验; 对角线上部为 Ochiai 指数

沿海拔梯度黄山松林样地的物种间相关性特征见表 6、图 1 和图 4。随海拔升高, 4 个样地 Pearson 相关性中的正相关种对数分别是 21、22、29、33, 负相关种对数分别是 24、23、16、12; Spearman 秩相关性中的正相关种对数分别是 19、24、29、31, 负相关种对数分别是 26、21、16、14。由图 1 可得, 物种间相关性程度随海拔升高逐渐增强, Pearson 相关性、Spearman 秩相关性在物种对间正(负)联结的种对数变化趋势一致。

4 讨论

4.1 沿海拔梯度物种生态位特征

生态位宽度与重要值特征相似, 都是衡量物种在群落中的作用和地位的综合指标, 但是两者的生态学意义存在一定的差异^[34], 生态位宽度是一个种群能利用所处区域的各种资源的总和, 反映的是植物对环境资源的利用能力以及生态适应等特征。现有研究表明, 物种在所处区域的生态位宽度越大, 则说明该物种对环境的适应能力越强^[35], 分布范围也越广泛, 具有较强的资源利用和环境适应能力, 这些物种常是群落中的优势种^[36-37]。本研究发现, 随着海拔的升高, 武夷山国家公园黄山松林 4 个样地物种的生态位宽度平均值逐级递增, 对资源利用和环境适应能力在逐渐增强, 与重要值的变化相同, 这与 Lu 等人^[38]的结论一致, 即重要值与

生态位宽度总体呈正相关,形成此结果的原因,推测与本研究尺度的选择及样地内物种株数不同^[39]有关;4个样地共有树种是黄山松、马银花和鹿角杜鹃等,特别是建群种黄山松具有喜光、耐旱和深根性等特点,同时群落林冠上层以黄山松树冠为主,使其能够在群落中占据主导地位;在林下层,马银花、鹿角杜鹃和格药铃等为耐阴树种且多为灌木或小乔木,具有个体小且数量多的特点,占据林下较多生长资源限制黄山松幼苗更新,因此也有较大的生长优势,同时也导致各样地黄山松多为大树。

表 6 沿海拔梯度黄山松林样地物种间关联性特征

Table 6 Interspecific association characteristics of *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient

样地 Sample area	检验方法 Test method	正联结(相关) Position association(correlation)				负联结(相关) Negative association(correlation)				不联结 (相关) Not association (correlation)
		极显著 Distinctly significant ($P<0.01$)	显著 Significant ($0.01<P<0.05$)	不显著 Not significant ($P>0.05$)	总数 Sum	极显著 Distinctly significant ($P<0.01$)	显著 Significant ($0.01<P<0.05$)	不显著 Not significant ($P>0.05$)	总数 Sum	总数 Sum
P1	χ^2 检验	5	1	14	20	4	—	16	20	5
	Pearson 相关	—	1	20	21	—	—	24	24	—
	Spearman 秩相关	—	—	19	19	—	—	26	26	—
P2	χ^2 检验	6	2	21	29	2	—	9	11	5
	Pearson 相关	4	2	16	22	1	3	19	23	—
	Spearman 秩相关	3	2	19	24	—	6	15	21	—
P3	χ^2 检验	1	2	36	39	—	—	3	3	3
	Pearson 相关	2	5	22	29	—	—	16	16	—
	Spearman 秩相关	4	6	19	29	—	2	14	16	—
P4	χ^2 检验	30	1	13	44	—	—	1	1	—
	Pearson 相关	2	4	27	33	—	—	12	12	—
	Spearman 秩相关	—	4	27	31	—	1	13	14	—

生态位重叠系数是物种对资源环境利用能力差异性和竞争关系的重要指标,是两个或两个以上生态位相似的物种生活于同一空间时分享或竞争共同资源的现象^[40]。本研究发现,在沿海拔小梯度的4个样地内,生态位重叠系数($O_{ik} \geq 0.5$)的物种对数随着海拔的升高逐渐增多,对资源利用率逐渐增高;物种间的生态位重叠系数均大于0,说明此研究区物种生态位重叠显著,所占据的空间位置交织度高^[41]。黄山松与主要物种在各样地生态位重叠系数均值为0.45、0.51、0.60、0.74,沿海拔梯度逐渐增大,说明喜光耐旱树种黄山松在高海拔地区并不绝对占据优势。实际上生态位重叠系数结果通常取决于资源丰富程度,在资源丰富时,物种间呈和谐共生关系,反之,则为竞争关系^[42]。

4.2 沿海拔梯度物种联结特征

种间联结性是指由于生境差异引起不同物种在空间分布上分布不均又相互影响的有机关系^[43]。种间联结性不仅与群落稳定性有着紧密的联系^[44—45],同时对森林植被的恢复与重建、物种多样性保护和生态系统退化防治有重要的理论价值和研究意义^[46]。4个样地整体联结情况分别是,1400m样地优势物种整体呈不显著负联结、1500m样地优势物种整体呈不显著正联结、1600m样地优势物种整体呈显著正联结和1700m样地优势物种整体呈不显著负联结,各样地周围环境对其整体联结情况影响显著。其中,1400m样地在林地缘边,受附近竹林群落及人为活动影响,样地整体呈衰退趋势,这与曾辉^[45]、于澎涛^[47]等研究结果一致;1500m样地坡度陡、土层较薄且相邻1400m样地,可能受其影响引发群落衰退^[8];1600m样地处于山体中高部位置,土壤养分充足,水热条件相对稳定,自然植被密集^[48],因此形成群落物种间联系紧密的生态格局;1700m样地位于山脊线上,土层较薄,在雨水冲刷下土壤养分难以维持,虽然样地内植物有3435株,但以马银花、鹿角杜鹃

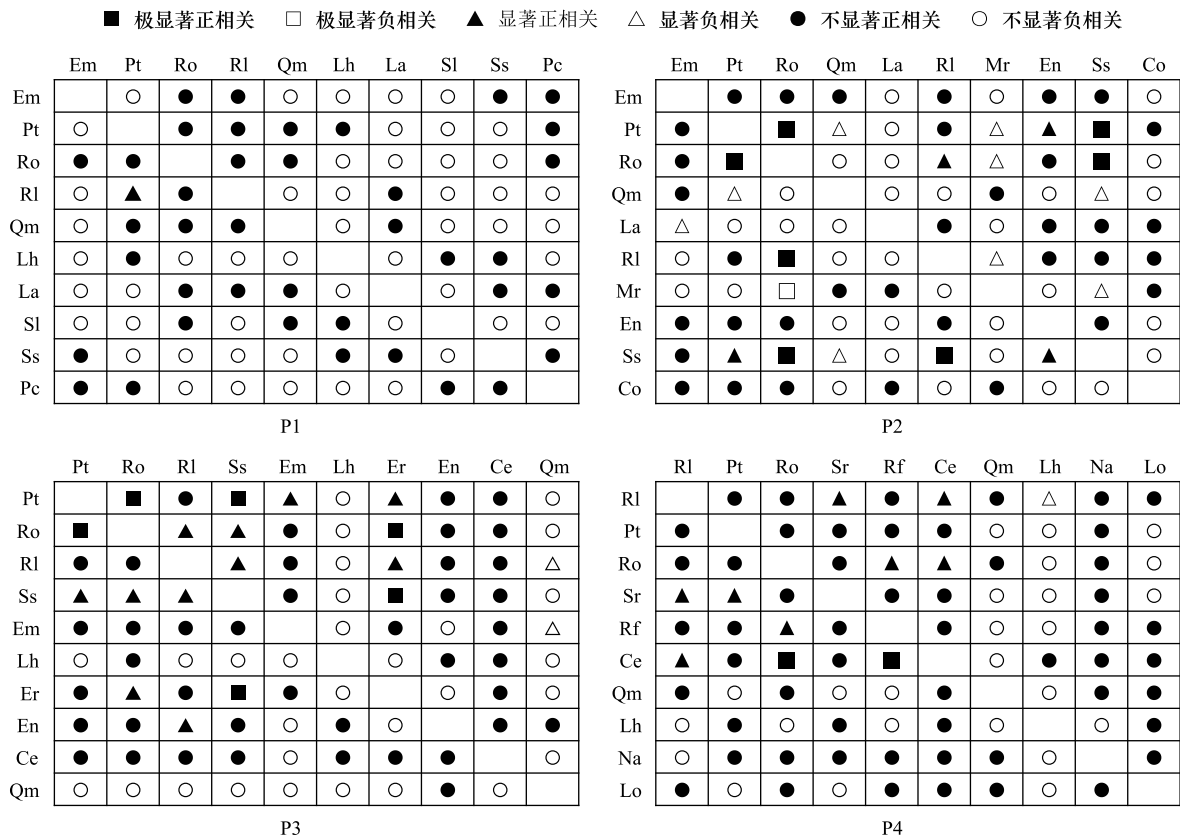


图4 沿海拔梯度黄山松林样地物种间 Pearson 相关性和 Spearman 秩相关性分析

Fig.4 Pearson correlation and Spearman rank correlation analysis between species in *P. taiwanensis* forests sample plot along the altitude gradient

对角线下部为 Pearson 相关性;对角线上部为 Spearman 秩相关性

等小径级树木为主,易受到密度制约因素影响,在自然稀疏效应下,小树在样地内以聚集分布为主,大树则呈随机分布的趋势,与吴初平等^[49]研究结果一致,同时本研究选取尺度为 10m×10m,其尺度的不同选择对结果会产生不同的影响^[50]。

研究区的整体联结分析结果表明,方差比率(VR)值是 1.39(正相关)、检验统计值(W)111.46 落在 χ^2 临界值(60.39,101.88)范围外,检验结果为显著正联结。研究区的整体向着有利于群落稳定的方向发展,但未达到顶极群落状态^[51]。

4.3 沿海拔小梯度物种间相关性特征

了解种间关系不同测度方法的优缺点,并综合运用各种测度方法,能更好的反映种间的亲和程度,得出可靠的结论^[52]。 χ^2 检验能反映物种种对间联结是否显著,但由于只以物种出现与不出现在样地内的数据为根据,忽略了物种的定量数据(多度、盖度)等,而 Pearson 相关性和 Spearman 秩相关性的种间相关测定能反映出种群间数量变化的趋势及程度。本研究发现沿海拔梯度样地主要物种间的 χ^2 检验结果与 Spearman 秩相关性结果存在一定的差异,这与于飞^[53]、周先容^[54]等研究结果一致。随海拔的升高,4 个样地种对间 Pearson 相关性、Spearman 秩相关性的正(负)相关种对数在逐渐增加(减少)(图 1),不显著正(负)相关较多(图 4);在 1400m、1500m 样地的种对间关系显著正相关种对数少,在 1600m、1700m 样地种间显著正相关种对数有所增加,造成在不同海拔样地相关性差异的原因,除受到密度因素的影响外,还有群落结构,生境依赖性等其他因素的影响。

5 结论

研究区是以黄山松为建群种的天然林群落;沿海拔梯度样地主要物种生态位重叠系数、种间联结指数的检验结果一致,种间相关性的检验结果呈逐级递增/减趋势;研究区向着有利于群落稳定的方向发展,但未达到顶极群落状态,人为干扰、林分密度高等因素会使森林群落衰退。本研究的应用意义在于通过典型的沿海海拔梯度黄山松林样地物种的生态位、种间关系变化分析,为不同垂直带谱山地分布的天然林植物保护及生态系统恢复等提供理论指导和数据支持。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 张明霞,王得祥,康冰,张岗岗,刘璞,杜焰玲,于飞. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学, 2015, 51(1): 12-21.
- [3] 安瑞志,张鹏,达珍,乔楠茜,汤秋月,巴桑. 西藏麦地卡湿地不同水文期原生动植物优势种生态位及其种间联结性. 林业科学, 2021, 57(2): 126-138.
- [4] 徐满厚,刘敏,翟大彤,刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [5] 王伟耀,郑心炫,吴雅华,李岩林,管诗敏,倪榕蔚,黄柳菁. 平潭岛原生滨海植物群落种间关系. 林业科学研究, 2021, 34(5): 125-134.
- [6] 何江,徐来仙,艾训儒. 湖北七姊妹山亚热带常绿落叶阔叶混交林主要木本植物的生态位与种间联结. 林业科学研究, 2023, 36(3): 138-148.
- [7] Yuan S, Wang X J. Niche and interspecific association of dominant tree species in spruce-fir mixed forests in Northeast China. Forests, 2023, 14(8): 1513.
- [8] 刘雨婷,侯满福,贺露炎,唐伟,赵俊. 滇东菌子山喀斯特森林群落乔木优势树种生态位和种间联结. 应用生态学报, 2023, 34(7): 1771-1778.
- [9] Ouyang S, Xiang W H, Wang X P, Xiao W F, Chen L, Li S G, Sun H, Deng X W, Forrester D I, Zeng L X, Lei P F, Lei X D, Gou M M, Peng C H. Effects of stand age, richness and density on productivity in subtropical forests in China. Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2266-2277.
- [10] Lu D L, Zhu J J, Wang X Y, Hao G Y, Wang G G. A systematic evaluation of gap size and within-gap position effects on seedling regeneration in a temperate secondary forest, Northeast China. Forest Ecology and Management, 2021, 490: 119140.
- [11] Manlick P J, Pauli J N. Human disturbance increases trophic niche overlap in terrestrial carnivore communities. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(43): 26842-26848.
- [12] Ding Z Q, Ma K M. Identifying changing interspecific associations along gradients at multiple scales using wavelet correlation networks. Ecology, 2021, 102(6): e03360.
- [13] O'Neil S T, Coates P S, Brussee B E, Ricca M A, Espinosa S P, Gardner S C, Delehanty D J. Wildfire and the ecological niche: diminishing habitat suitability for an indicator species within semi-arid ecosystems. Global Change Biology, 2020, 26(11): 6296-6312.
- [14] 李梦佳,何中声,江蓝,谷新光,晋梦然,陈博,刘金福. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子. 生态学报, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [15] 谷晓楠,贺红土,陶岩,靳英华,张心昱,徐志伟,王钰婷,宋祥霞. 长白山土壤微生物群落结构及酶活性随海拔的分布特征与影响因素. 生态学报, 2017, 37(24): 8374-8384.
- [16] 刘波,陈林,庞丹波,祝忠有,刘丽贞,吴梦瑶,李学斌. 六盘山华北落叶松土壤有机碳沿海拔梯度的分布规律及其影响因素. 生态学报, 2021, 41(17): 6773-6785.
- [17] 兰思仁. 武夷山国家级自然保护区植物物种多样性研究. 林业科学, 2003, 39(1): 36-43.
- [18] 陈水飞,徐辉,林文俊,郑笑,徐鲜钧,刘文芳,丁晖,陈世品. 武夷山国家公园植物群落物种多样性沿海拔梯度的变化分析. 植物资源与环境学报, 2023, 32(1): 1-9.
- [19] 黄石德,聂森,肖祥希,黄云鹏,林捷,高伟. 武夷山米槠群落优势种群生态位与种间联结. 植物科学学报, 2023, 41(3): 291-300.
- [20] 何建源,荣海,吴焰玉,陈灿,柯贤石,徐自坤,方燕鸿,郑群力. 武夷山南方铁杉群落乔木层种间联结研究. 福建林学院学报, 2010, 30(2): 169-173.
- [21] 丁晖,杨云方,徐海根,方炎明,陈晓,杨青,伊贤贵,徐辉,温小荣. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构. 生态学报, 2015, 35(4): 1142-1154.
- [22] 欧阳志云,唐小平,杜傲,臧振华,徐卫华. 科学建设国家公园:进展、挑战与机遇. 国家公园(中英文), 2023, 1(2): 67-74.
- [23] 赵青,刘爽,冯清玉,吴承祯,范海兰,林勇明,李健. 武夷山自然保护区常绿阔叶林优势种对土壤呼吸的影响. 应用与环境生物学报, 2021, 27(1): 62-70.

- [24] 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.
- [25] 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, 宋江玲, 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.
- [26] Su S J, Liu J F, He Z S, Zheng S Q, Hong W, Xu D W. Ecological species groups and interspecific association of dominant tree species in Daiyun Mountain National Nature Reserve. Journal of Mountain Science, 2015, 12(3): 637-646.
- [27] 曾馥平, 彭晚霞, 宋同清, 王克林, 吴海勇, 宋希娟, 曾昭霞. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征. 生态学报, 2007, 27(12): 5110-5119.
- [28] Levins R. Evolution in changing environments; some theoretical explorations. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1968.
- [29] Pianka E R. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [30] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology, 1984, 65(3): 998-1005.
- [31] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [32] 张悦, 郭利平, 易雪梅, 曹伟, 王远遐, 吴培莉, 姬兰柱. 长白山北坡 3 个森林群落主要树种种间联结性. 生态学报, 2015, 35(1): 106-115.
- [33] Bishara A J, Hittner J B. Testing the significance of a correlation with nonnormal data: comparison of Pearson, Spearman, transformation, and resampling approaches. Psychological Methods, 2012, 17(3): 399-417.
- [34] 刘润红, 陈乐, 涂洪润, 梁士楚, 姜勇, 李月娟, 黄冬柳, 农娟丽. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结. 生态学报, 2020, 40(6): 2057-2071.
- [35] 孙杰杰, 江波, 吴初平, 袁位高, 朱锦茹, 黄玉洁, 焦洁洁, 沈爱华. 浙江省檫木林生境与生态位研究. 生态学报, 2019, 39(3): 884-894.
- [36] 向延平. 国家森林公园旅游竞争评价: 一种生态位方法——以张家界、天门山国家森林公园为例. 林业科学, 2011, 47(4): 152-158.
- [37] 赵家豪, 叶钰倩, 陈斌, 袁在翔, 刘江南, 杨涛, 袁荣斌, 关庆伟. 江西武夷山南方铁杉针阔混交林主要植物生态位特征. 林业科学, 2021, 57(1): 191-199.
- [38] Lu Y P, Chen W, Yao J, Huang Y Q, Zhang Y, Liu H C, He X Y. Multiple spatial scale analysis of the niche characteristics of the *Rhododendron dauricum* plant communities in Northeast China. Chinese Geographical Science, 2020, 30(4): 614-630.
- [39] 白欢欢, 王雪峰, 徐建国. 天然黄山松群落主要树种营养生态位特征研究. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2018, 42(2): 81-88.
- [40] 郑超超, 伊力塔, 张超, 余树全, 库伟鹏, 钱逸凡, 凌骅. 浙江江山公益林物种种间关系及 CCA 排序. 生态学报, 2015, 35(22): 7511-7521.
- [41] 汤雁滨, 廖一波, 寿鹿, 曾江宁, 高爱根, 陈全震. 南麂列岛潮间带大型底栖动物群落优势种生态位. 生态学报, 2016, 36(2): 489-498.
- [42] Martorell C, Freckleton R P. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. Journal of Ecology, 2014, 102(1): 74-85.
- [43] 李丘霖, 宗秀虹, 邓洪平, 万海霞, 吴洪英, 梁盛, 刘邦友. 赤水桫欏群落乔木层优势物种生态位与种间联结性研究. 西北植物学报, 2017, 37(7): 1422-1428.
- [44] 王乃江, 张文辉, 陆元昌, 范少辉, 王勇. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 2010, 30(1): 67-78.
- [45] 曾辉, 孔宁宁, 李书娟. 卧龙自然保护区人为活动对景观结构的影响. 生态学报, 2001, 21(12): 1994-2001.
- [46] 尹林克, 李涛. 塔里木河中下游地区荒漠河岸林群落种间关系分析. 植物生态学报, 2005, 29(2): 226-234.
- [47] 于澎涛, 刘鸿雁, 陈杉. 人为干扰对松山自然保护区植被的影响. 林业科学, 2002, 38(4): 162-166.
- [48] 刘效东, 周国逸, 陈修治, 张德强, 张倩媚. 南亚热带森林演替过程中小气候的改变及对气候变化的响应. 生态学报, 2014, 34(10): 2755-2764.
- [49] 吴初平, 袁位高, 盛卫星, 黄玉洁, 陈庆标, 沈爱华, 朱锦茹, 江波. 浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 2018, 38(2): 537-549.
- [50] Ovaskainen O, Abrego N, Halme P, Dunson D. Using latent variable models to identify large networks of species-to-species associations at different spatial scales. Methods in Ecology and Evolution, 2016, 7(5): 549-555.
- [51] 丁茂, 汪宇坤, 何煜然, 徐晓阳, 周守标, 王智. 安徽鹞落坪国家级自然保护区落叶阔叶林树种多样性、种间联结及群落稳定性变化. 生态学报, 2023, 43(7): 2818-2830.
- [52] 郑生猛, 盖爽爽, 谢强, 苏以荣, 陈香碧, 胡亚军, 何寻阳. 桂西北喀斯特峰丛洼地典型灌丛植物种间关系及环境解释. 农业现代化研究, 2016, 37(6): 1198-1205.
- [53] 于飞, 王洋, 张岗岗, 马剑敏. 游荡型黄河滩涂植物群落多样性及种间联结性. 生态学报, 2023, 43(6): 2429-2439.
- [54] 周先容, 汪建华, 尚进, 江波, 王霞. 金佛山喀斯特山地巴山榿树灌丛群落优势灌木种群的种间关系. 西南大学学报: 自然科学版, 2016, 38(9): 88-94.