

文章编号: 1001-4498(2012)06-0703-09

## 藏东南川滇高山栎群落物种多样性格局

王国严<sup>1,2</sup>, 罗建<sup>2\*</sup>, 徐阿生<sup>2</sup> 鲁闯<sup>1</sup>

(1. 西藏农牧学院, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏高原生态研究所, 西藏 林芝 860000)

**摘要:** 通过样方调查, 采用物种多样性指数和 DCCA 排序方法, 并结合种间联结、种间协变和系统聚类分析, 对藏东南川滇高山栎 (*Quercus aquifolioides*) 群落的物种多样性及其分布格局进行了研究。结果表明: 1) 川滇高山栎群落物种数(丰富度)随海拔增高而降低, 一定程度的人为干扰(即中度干扰)、较大的林分郁闭度和较矮的林冠层有利于群落物种多样性的增加; 另外干旱河谷现象对群落物种多样性格局也有影响。2) 群落各层次间物种多样性呈现出草本层 > 灌木层 > 乔木层的特征。3) 群落种间较高的正负关联比理论上说明川滇高山栎群落结构较为稳定, 生态习性和分布差异造就了种间的联结和协变格局。海拔梯度和年均降水量是影响各种群空间分布的主要因素。4) 结合种-环境 DCCA 排序结果、种间关系和聚类分析结果可将川滇高山栎群落中除川滇高山栎之外的 48 个主要物种划分为 4 个生态种组。

**关键词:** 藏东南; 川滇高山栎; 物种多样性; DCCA

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

## Pattern of Plant Species Diversity of *Quercus aquifolioides* Community in Southeast Tibet, China

WANG Guo-yan<sup>1,2</sup>, LUO Jian<sup>2</sup>, XU A-sheng<sup>2</sup>, LU Chuang<sup>1</sup>

(1. Tibet Agricultural and Animal Husbandry College, Nyingchi 860000, Tibet, China;

2. Research Institute of Tibet Plateau Ecology, Nyingchi 860000, Tibet, China)

**Abstract:** The special topographic and climate conditions of Himalaya-Hengduan Mountains gestate a rich forest resource, and plant and animal diversity in southeast Tibet. Through plot investigation, the species diversity and spatial distribution of *Quercus aquifolioides* community in southeast Tibet were studied using diversity index and detrended canonical correspondence analysis (DCCA) combining with specific association, interspecific covariation and systematic cluster analysis. The results indicated that: (1) The species richness decreased with the raise of altitude, but a certain degree of human disturbance (i. e. moderate disturbance), higher canopy density and lower canopy layer usually increased the species diversity. In addition, the pattern of species diversity was influenced by the microclimate of dry valley. (2) The species diversities of different layers in the community appeared as herb layer > shrub layer > tree layer. (3) Theoretically, the higher ratios of positive and negative association implied the more stable community structure, and the ecological habits and distributional differences among species of *Q. aquifolioides* community formed different interspecific relationship. Moreover, the distribution of species was mainly affected by altitudinal gradient and annual precipitation. (4) According to the outcomes of DCCA, specific association, interspecific covariation and systematic cluster analysis, the main populations of *Q. aquifolioides* community could be divided into four ecological species groups, it helps to understanding the local community structure and plant ecological habits, and further studying on the community succession, conservation and utilization.

**Key words:** Southeast Tibet; *Quercus aquifolioides*; species diversity; DCCA

一个多世纪以来,对物种组成自然界植被格局的规律性,生态学家一直在努力寻求答案<sup>[1-4]</sup>。研究植物群落物种多样性的梯度格局以及控制这些格局的生态因子,是保护生物学研究的基础<sup>[5]</sup>,有利于

揭示群落结构和物种多样性分布格局以及进一步了解植物群落的生态学过程<sup>[6]</sup>。

高山栎类硬叶常绿阔叶林是世界上分布最高的常绿阔叶林类型,也是青藏高原特色的森林和景观

收稿日期: 2011-12-15

基金项目: 国家自然科学基金项目(31260147, 30860026)和西藏林芝高山森林生态系统定位研究项目资助。

作者简介: 王国严(1983—),男,河南邓州人,讲师,主要研究方向:植物种群与群落生态学

\* 通讯作者: 罗建, E-mail: luojian-sh@sohu.com

类型,其中以川滇高山栎(*Quercus aquifolioides* Rehd. et Wils.)林分布最广,是青藏高原最具有代表性的主要高山栎类林类型,对地区水土保持和水源涵养具有十分重要的防护作用和较大的生态效益<sup>[7]</sup>。由于川滇高山栎林在藏东南林区的广泛分布和显著的生态地位<sup>[7-8]</sup>,以及所属类群的分布、演化与青藏高原隆升的密切联系<sup>[9-11]</sup>,国内外学者先后对青藏高原川滇高山栎种群投入过很多关注<sup>[11-13]</sup>,但至今尚未见关于其群落物种多样性研究的完整报道<sup>[14]</sup>。本研究对藏东南川滇高山栎群落的物种多样性、种间联结及其与环境因子的关系进行了调查研究。

## 1 研究地自然概况

本研究的主要范围 29°33′~30°00′ N 94°19′~94°53′ E,海拔 3 000~3 800 m,位于西藏东南部雅鲁藏布江大峡谷西北侧,主要植被类型有高山稀疏垫状植被、以云冷杉为主的暗针叶林、以川滇高山栎为主的常绿硬阔叶林和以杨桦林为主的落叶阔叶林等。属湿润山地暖温带和半湿润山地温带气候;冬春少雨,降水主要集中在夏秋,雨热同季;年平均气温 -1.8℃,最冷月(1月)平均气温 -7.8℃,最热月(7月)平均气温 9.8℃;年均降水量 800.0 mm,年均相对湿度 64%。土壤为漂灰化山地暗棕壤,土层平均厚度 60 cm,腐殖质化程度不明显<sup>[15]</sup>。

该区域川滇高山栎林分结构相对单一,多以纯林分布,有时与高山松(*Pinus densata* Mast.)混交成为次林层优势种。研究林分乔木层主要有川滇高山栎、高山松、糙皮桦(*Betula utilis* D. Don),偶尔出现华山松(*P. armandi* Franch.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)等,个别林下有急尖长苞冷杉(*Abies*

*georgei* var. *smithii* Cheng et L. K. Fu) 或林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis* Cheng et L. K. Fu) 幼苗;灌木层主要有:雅致山马蝗(*Desmodium elegans* DC.)、粉背野丁香(*Leptodermis potaninii* var. *glaucula* (Diels) H. Winkl.)、西南野丁香(*L. purdomii* Hutch.)、拉萨小檗(*Berberis hemsleyana* Ahrendt)、山杨(*Populus davidiana* Dode)、绢毛蔷薇(*Rosa sericea* Lindl.)、白毛小叶栒子(*Cotoneaster microphyllus* Wall. & Lindl. var. *cochleatus* (Franch.) Rehd. & Wils.)、杯萼忍冬(*Lonicera inconspicua* Batal.)、金露梅(*Potentilla fruticosa* L.)等;草本层有:秦岭槲蕨(*Drynaria sinica* Diels)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum* L.)、尼泊尔大丁草(*Leibnitzia nepalensis* (Kunze) Kitam.)、柔毛委陵菜(*Potentilla Griffithii* Hook. f.)、粘毛鼠尾草(*Salvia roborowskii* Maxim.)、双参(*Triplostegia glandulifera* Wall. ex DC)、丝颖针茅(*Stipa capillacea* Keng)、矮泽芹(*Chamaesium paradoxum* Wolff)、缘毛紫菀(*Aster souliei* Franch.)、固沙草(*Orinus thoroldii* (Stapf) Bor)等;藤本有防己叶菝葜(*Smilax menispermoides* A. DC.)和绣球藤(*Clematis montana* Buch.-Ham. et DC.)等。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置

调查从雅鲁藏布江以北川滇高山栎在我国的分布西限——工布江达县金达镇开始,向东延伸至林芝县东久一带,覆盖川滇高山栎在我国青藏高原的主要分布区<sup>[9]</sup>。海拔范围 3 000~3 800 m,气候自东向西逐渐从高原湿润气候向半湿润气候过渡<sup>[16]</sup>。选择代表区域种群特征的典型样地展开调查,共设置 20 m × 20 m 样地 13 个<sup>[17]</sup>,共计调查面积 5 200 m<sup>2</sup>。

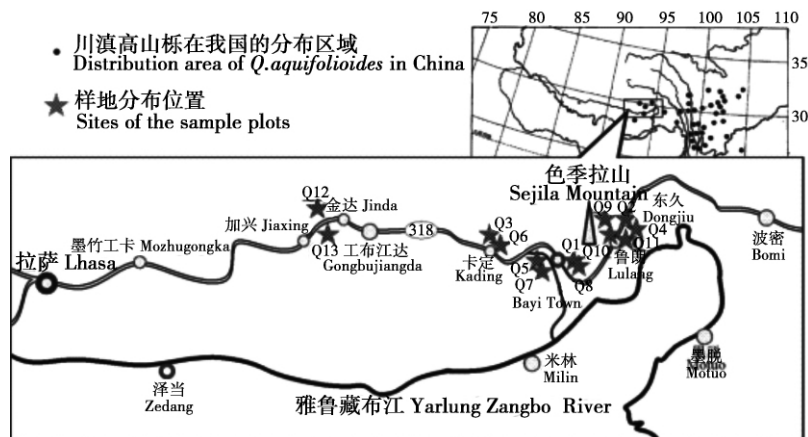


图1 川滇高山栎在我国的分布<sup>[9]</sup>和调查区域示意图

表 1 川滇高山栎群落主要物种及其重要值

灌木			草本			乔木		
种序号	种名	重要值	种序号	种名	重要值	种序号	种名	重要值
2	雅致山马蝗	16.56	7	秦岭槲蕨	8.28	1	川滇高山栎	83.21
3	粉背野丁香	13.17	8	高山唐松草	5.61	4	高山松	12.39
5	西南野丁香	9.78	11	尼泊尔大丁草	5.33	16	林芝云杉	3.67
6	拉萨小檗	9.13	12	柔毛委陵菜	5.03	30	华山松	1.83
9	山杨	5.21	13	粘毛鼠尾草	4.65	49	沙棘	1.00
10	绢毛蔷薇	5.12	14	双参	4.41			
15	小叶栒子	4.00	21	丝颖针茅	3.93			
17	杯萼忍冬	3.62	24	矮泽芹	3.10			
18	金露梅	3.58	26	缘毛紫菀	2.57			
19	白毛小叶栒子	3.57	27	固沙草	2.20			
20	黄杯杜鹃	3.21	28	光茎四川堇菜	2.20			
22	腰果小檗	3.00	29	千花囊吾	2.07			
23	小叶忍冬	2.81	32	尼泊尔蓼	2.05			
25	鸡骨柴	2.40	33	苍山橐吾	2.00			
31	水栒子	1.93	34	高山露珠草	1.73			
38	冰川茶藨子	1.41	35	四川堇菜	1.54			
39	腺果大叶蔷薇	1.32	36	老鹳草	1.48			
40	华西忍冬	1.25	37	疏花早熟禾	1.39			
44	糖茶藨子	1.14	41	卵萼花锚	1.38			
45	柳叶忍冬	1.13	42	垂穗披碱草	1.22			
46	西南花楸	1.04	43	贡山鳞毛蕨	1.17			
47	峨眉蔷薇	1.03	48	指状凤尾蕨	1.07			

黄杯杜鹃(*Rhododendron wardii* W. W. Smith), 腰果小檗(*Berberis johannis* Ahrendt), 小叶忍冬(*Lonicera microphylla* Willd. ex Roem. et Schult.), 鸡骨柴(*Elsholtzia fruticosa* (D. Don) Rehd.), 水栒子(*Cotoneaster multiflorus* Bge.), 冰川茶藨子(*Ribes glaciale* Wall.), 腺果大叶蔷薇(*Rosa macrophylla* Lindl var. *glandulifera* Yü et Ku), 华西忍冬(*Lonicera webbiana* Wall. & DC.), 糖茶藨子(*Ribes himalense* Royle ex Decne.), 柳叶忍冬(*Lonicera lanceolata* Wall.), 西南花楸(*Sorbus rehderiana* Koehne), 峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis* Rolfe), 光茎四川堇菜(*Viola szetchwanensis* W Beck. et H. de Boiss. var. *nudicaulis* W. Beck.), 千花囊吾(*Ligularia myriocephala* Ling ex S. W. Liu), 尼泊尔蓼(*Polygonum nepalense* Meisn.), 苍山橐吾(*Ligularia tsangchanensis* (Franch.) Hand. -Mazz.), 高山露珠草(*Circaea alpine* Linn.), 四川堇菜(*Viola szetschwanensis* W. Beck. et H. de Boiss.), 老鹳草(*Geranium wilfordii* Maxim.), 疏花早熟禾(*Poa chalarantha* Keng ex L. Liu), 卵萼花锚(*Halenia elliptica* D. Don var. *elliptica*), 垂穗披碱草(*Elymus nutans* Griseb.), 贡山鳞毛蕨(*Dryopteris silaensis* Ching) 指状凤尾蕨(*Pteris dactylina* Hook.)

表 2 13 个样方的环境指标与取值<sup>[17]</sup>

样地编号	海拔/m	坡向 <sup>1)</sup> /(°)	坡度/(°)	坡位 <sup>1)</sup>	土壤水分 <sup>2)</sup>	年均降水量 <sup>3)</sup> /mm	人为干扰 等级 <sup>4)</sup>	林冠层高度 /m	林分郁闭度
Q1	3 025	87	25	1	3	792.5	4	2.2	0.4
Q2	3 050	82	1	0	6	823.8	3	14.6	0.6
Q3	3 053	164	1	1	5	767.9	3	4.9	0.6
Q4	3 060	149	10	2	5	824.8	2	10.7	0.8
Q5	3 065	162	39	1	2	785.6	2	6.1	0.6
Q6	3 087	152	10	1	3	770.0	5	4.6	0.8
Q7	3 104	109	15	2	6	785.6	0	24	0.7
Q8	3 112	139	29	3	1	792.8	2	3.5	0.6
Q9	3 330	110	42	2	4	823.7	3	11	0.9
Q10	3 401	135	24	2	2	823.0	1	5.5	0.6
Q11	3 420	59	37	3	5	823.0	3	19	0.6
Q12	3 729	118	28.5	1	3	549.7	3	4.5	0.9
Q13	3 774	73	5	1	3	546.9	3	3.6	0.8

1) 参照胡志伟<sup>[18]</sup>. 2) 参照林大义<sup>[19]</sup>. 3) 根据西藏年均降水量和水分分布由东向西逐渐减少的趋势<sup>[16]</sup> 样地年均降水量基于周边林芝县、工布江达县、波密县等地点的实测年均降水量进行空间插值<sup>[20]</sup>得到。4) 参照于顺利等<sup>[21]</sup>。

记录样地的海拔高度、经纬度、坡度、坡向、各层次高度、郁闭度和死地被层及土壤等指标。对乔木层进行每木检尺,包括种、胸径、树高、冠幅、生长状况以及林内更新状况等。在每个样地内按5点取样法设置5个2 m×2 m的灌木小样方,并在每个灌木小样方选取1 m×1 m草本小样方,分别记录灌木层和草本层的种类、株(丛)数、高度和盖度等。

## 2.2 数据分析

群落的种类组成状况可由重要值来描述:即乔木重要值=(相对优势+相对频度+相对高度)/3,灌木、草本重要值=(相对盖度+相对频度+相对多度)/3。基于重要值数据计算各样地的 Simpson 多样性指数( $D$ )、Shannon-Winner 多样性指数( $H$ )和 Pielou 均匀度指数( $J$ )<sup>[22]</sup>。在调查中出现的全部160个物种中筛选重要值大于1的49个主要物种(见表1)的分布进行种间关系和 DCCA 排序(De-trended Canonical Correspondence Analysis)分析。基于49个种群在65个样方中分布的0,1二元数,每两两成对建立2×2联列表,利用 Visual Foxpro 6.0 数据库计算 Yates 校正的各种对的种间联结  $\chi^2$  值<sup>[23-24]</sup>;基于49个主要物种在各样方的重要值通过 SPSS 16.0<sup>[25]</sup> 进行种群分布的 Spearman 秩相关分析,测度种间协变<sup>[26-29]</sup>。基于种群在65个样方中分布的重要值数据,在 DPS 6.0<sup>[30]</sup> 中对川滇高山栎群落中物种的分布进行系统聚类分析<sup>[29,31]</sup>;以各种群在各样方分布的重要值数据和所对应样地的海拔、坡向、坡位、坡度、土壤湿度、年降水量<sup>[17]</sup> 等环境因子(见表2)为对象在 CANOCO 4.5<sup>[32]</sup> 中进行 DCCA 排序分析<sup>[29,33]</sup>。

## 3 结果与分析

### 3.1 群落的物种多样性

3.1.1 不同样地物种多样性的比较 共调查到高等植物160个种(亚种),分别隶属于41个科和106个属,其中菊科(Compositae)和蔷薇科(Rosaceae)分布种最多,分别为20个种和18个种。样地依据海拔递增编号(表2),各样地物种多样性结果如图2, Simpson 指数( $D$ )、Shannon-Winner 指数( $H$ )和 Pielou 均匀度指数( $J$ )的变化趋势基本趋同,物种丰富度(物种数)随海拔增高有所下降,多样性指数波动幅度较大,随海拔变化趋势不明显。样地 Q2 的物种数最多(44种),Q13 的均匀度最高(0.88)。Q1、Q4、Q6 和 Q12 多样性较高(Simpson/Shannon-Win-

ner 指数分别为:0.98/3.78、0.92/3.79、0.95/3.53、0.92/3.52)这4个样地分布于八一镇及以西地区(巴结村、东久德巫、老虎山和金达镇),林分主要为灌丛生态型。

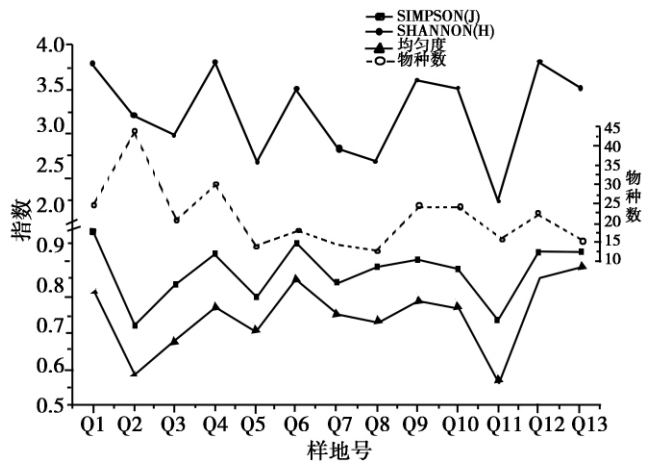


图2 川滇高山栎群落物种多样性比较

ner 指数分别为:0.82/2.68、0.74/2.24),两者分别为觉木村高灌木和鲁朗兵站乔木林,Q5 是当地居民的薪柴林,Q11 为稀疏乔木林,二者林下落叶层都覆盖较厚,草本和灌木较少。另外 Q2 的林下物种数最多(44),但很多种仅零星出现,Simpson 指数(0.92)和均匀度指数(0.77)最低。

由 Shannon-Winner 指数与各环境因子的关系图(图3)可以看出,川滇高山栎群落物种多样性随海拔、年降水量和坡向、坡度、土壤水分等因子的变化趋势并不明显,但随人为干扰等级、林分郁闭度的增加多样性呈上升趋势,随林冠层高度和坡位的增加呈下降趋势。

3.1.2 群落层次间多样性的比较 川滇高山栎群落中3个垂直层次的物种多样性比较(图4)显示,Simpson 指数和 Shannon-Winner 指数所得曲线走势基本相同,群落各样地物种多样性总体呈现出草本层>灌木层>乔木层。以川滇高山栎为建群种的森林群落中,乔木层少量出现高山松、云冷杉、沙棘等,林分组成较为单一,多样性较低,说明川滇高山栎在群落中竞争力较强,现实生态位独特。而灌木层特别是草本层物种数量和多样性皆优于乔木层,因而物种多样性较高。Q10 样地的灌木层与 Q2 样地的草本层物种多样性指数最小,样地 Q10 为高灌丛林,川滇高山栎生长为大灌丛,占据了群落绝对优势地位,其它灌木无法

侵入, 而该群落中草本物种多样性较高, 说明灌草林下落叶层较厚, 草本稀少。达到了良好的空间资源分配。Q2 为鲁朗乔木林,

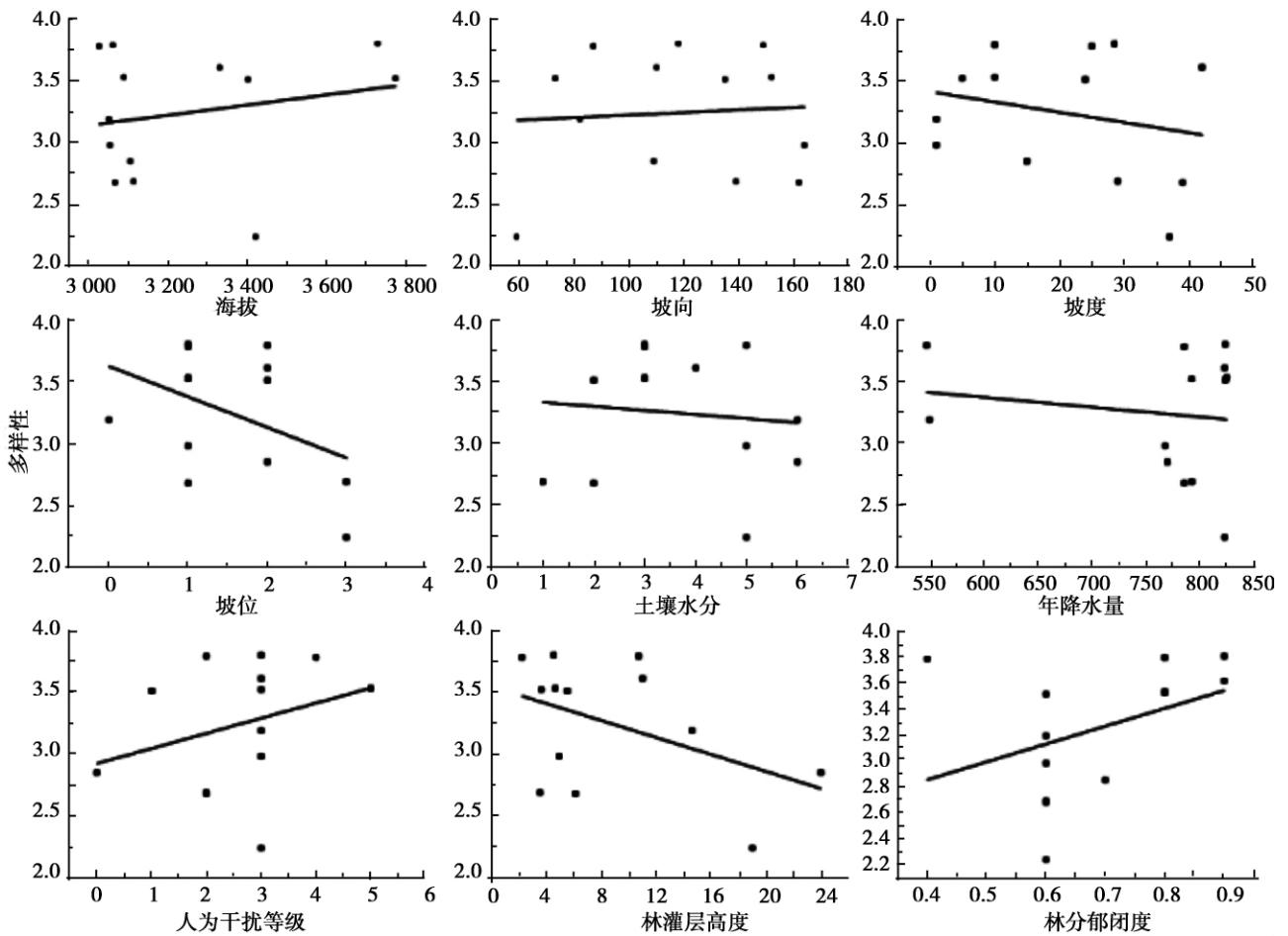


图3 川滇高山栎群落物种多样性随环境梯度的变化

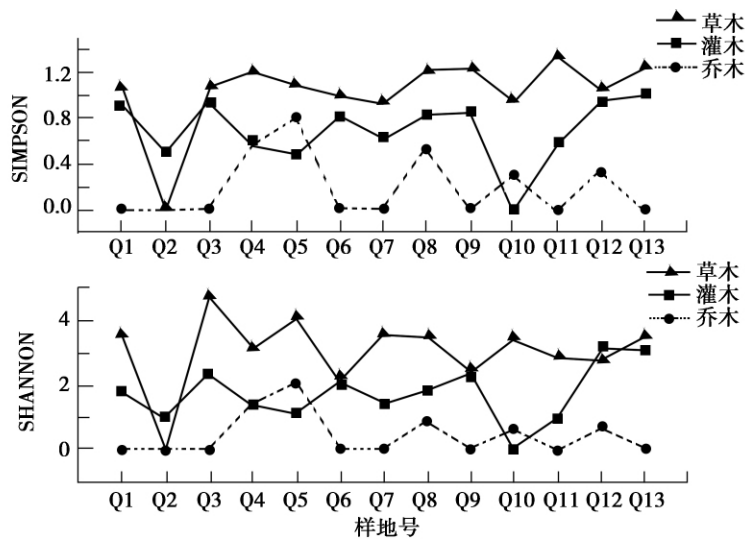


图4 川滇高山栎群落分层物种多样性

### 3.2 群落种间关系—种间联结与协变

图 5 为基于 0,1 二元数据的  $X^2$  显著性检验和基于重要值数据的 Spearman 秩相关分析结果统计情况,可以看出,在该群落 49 个主要种群的 1 176 个种对中,不显著联结和协变对数所占比重最大 (> 80%),说明该群落种间关系以相对独立、或呈现不

显著关联为主。 $X^2$  检验所得的显著与极显著正相关对数为 6,负相关对数为 1,正负比例为 6,Spearman 秩相关系检验所得的显著与极显著正协变对数为 65,负协变对数为 1,正负比例为 65,都远远大于 1。理论上讲,正负关联比越高,群落结构越趋于稳定<sup>[34-35]</sup>。

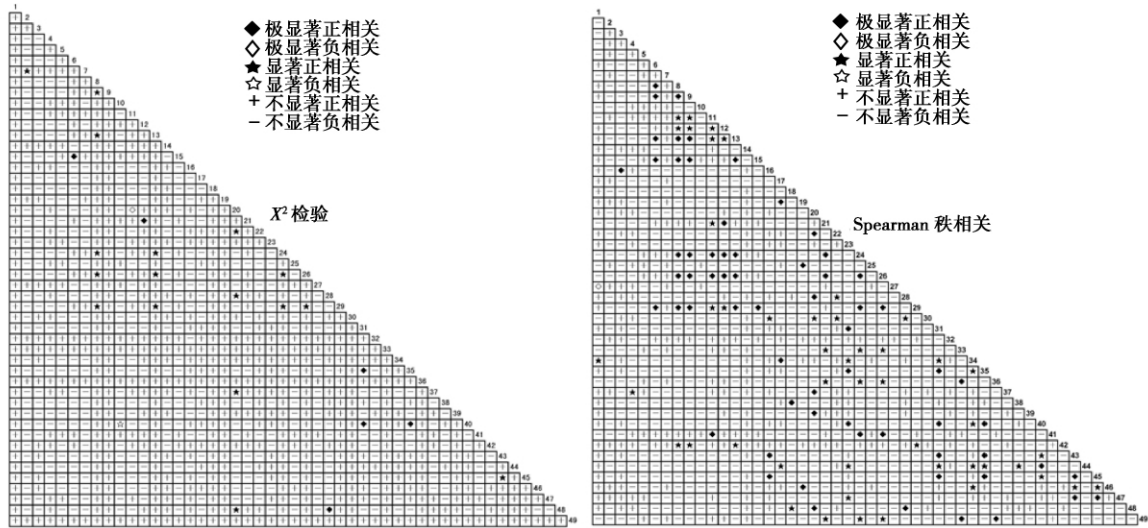


图 5 群落主要种间联结  $X^2$  检验和 Spearman 秩相关分析(种序号同表 2)

草本层中光茎四川堇菜(28)与指状凤尾蕨(48)、柔毛委陵菜(12)和丝颖针茅(21)呈现极显著的正相关关系。灌木与草本间呈正相关的种对有华西忍冬(40)与四川堇菜(35)、水栒子(31)与四川堇菜(35)等。与冠幅较大的灌木种呈显著正相关的草本多数耐阴<sup>[23]</sup>,如高山唐松草(8),与优势度较大的山杨(9)呈极显著正协变关系。灌木种之间的显著正相关种对有拉萨小檗(6)与小叶栒子(15)等。

呈极显著负联结的种对有尼泊尔大丁草(11)和黄杯杜鹃(20)、绢毛蔷薇(10)与华西忍冬等。在种间协变分析中川滇高山栎(1)与固沙草(27)呈极显著负协变关系。

### 3.3 种群分布的系统聚类

不同物种的生态习性存在着差异,种间的空间分布关系揭示了群落内不同种群因受环境因子影响而体现在空间分布上的差异情况。以各种群在不同样方分布的重要值为基础,对 49 个种群进行系统聚类分析<sup>[31,36]</sup>如图 6,当马氏距离为 12.1 时,可以分为 4 类,川滇高山栎(1)在群落各样地中均有分布,因此其在聚类关系中独立为一类;图形上部的雅致山马蝗(2)和高山松(4)为一类;图形下部的拉萨小檗(6)、高山唐松草(8)、山杨(9)、尼泊尔大丁草

(11)、柔毛委陵菜(12)和粘毛鼠尾草(13)为一类;图形中部其余种群归为一类,又各自以不同形式聚团分布。

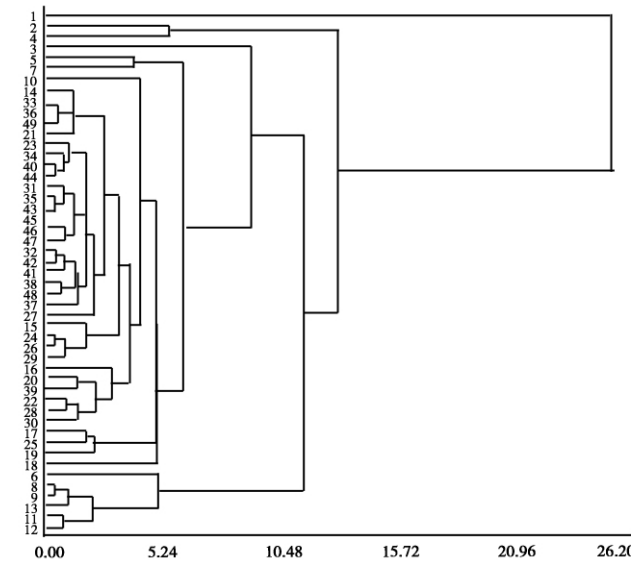
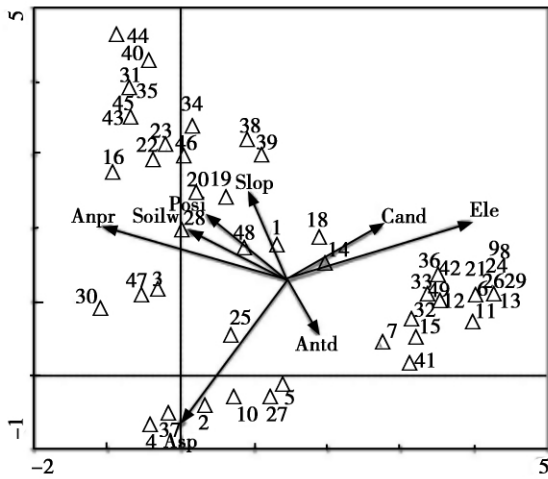


图 6 群落主要种群聚类分析(种序号同表 2)

### 3.4 种-环境的 DCCA 排序

排序是分析植物群落分布与环境关系的常用方法<sup>[29]</sup>。以川滇高山栎群落各样地物种重要值和所

处环境的生态因子为对象进行 DCCA 排序<sup>[33]</sup> ,得到结果如图 7。



Ele: 海拔, Cand: 林分郁闭度, Slop: 坡度, Posi: 坡位, Soiw: 土壤水分, Anpr: 年均降水量, Asp: 坡向, Antd: 人为干扰  
图 7 群落主要种群-环境 DCCA 排序<sup>[33, 37]</sup> (种序号同表 2)

第一轴反映了各植物种所在环境的海拔梯度和年均降水量状况(海拔与第一轴的相关系数为 0.828 4,年均降水量与第一轴的相关系数为 -0.909 7),即沿 DCCA 第一轴从左到右,海拔逐渐升高,降水量逐渐减小;第二轴与植物种所在环境的坡度、坡向的变化趋势相关较强(坡度与第二轴相关系数为 0.434 3,坡向与第二轴的相关系数为 -0.553 1),即沿 DCCA 第二轴从下到上,坡度逐渐增大、坡向由阳坡转向阴坡。

物种在排序图上的分布反映出各植物种群在各环境梯度上的分布特征和群落空间变化的趋势与梯度<sup>[38]</sup>。图中,华山松(30)与其它种在排序图中相隔较远,位于排序图的最左端,说明华山松与其它种对生境的适应性差异性较大,在川滇高山栎群落中生态位独立性较强;在聚类分析中(图 6)华山松与腰果小檗(22)、光茎四川堇菜(28)关系较近,三者在排序图(图 7)中都位于排序图左方降水量、坡位和土壤水分轴方向,共同分布于相对潮湿的环境中。又如在聚类分析中的分布集团:高山唐松草(8)、山杨(9)、尼泊尔大丁草(11)、柔毛委陵菜(12)和粘毛鼠尾草(13),共同位于排序图右下部,呈小团块状横排分布,相互之间关系紧密,分布生境接近,主要分布于阴坡高海拔,在种间协变分析中它们之间正相关性较强(图 5),同时也说明其生境条件异于其它物种。

## 4 结论与讨论

### 4.1 物种多样性的格局特征

川滇高山栎群落物种数(丰富度)随海拔增高而降低,与蒙古栎<sup>[38]</sup>等群落研究结果接近,而多样性指数随海拔的变化波动较大,规律并不明显(图 2),这一结果与该地区急尖长苞冷杉群落的物种多样性特征<sup>[39]</sup>不同。物种多样性随人为干扰等级、林分郁闭度的增加呈上升趋势,说明一定程度的人为干扰(中度干扰)和较大林分郁闭度有利于川滇高山栎群落物种多样性的增加。相反,物种多样性随林冠层高度和坡位的增加呈下降趋势,说明川滇高山栎林型越接近于灌丛,群落物种多样性越高;坡位越高物种多样性越高,这与笔者之前讨论过的色季拉山区-尼洋河区域的干旱河谷现象<sup>[17]</sup>有关,越接近于河谷下方生境越干旱,川滇高山栎林冠层高度越低,物种多样性越高。

群落各样地物种多样性总体呈现出草本层 > 灌木层 > 乔木层的一般特征,与南岳上封寺森林群落<sup>[40]</sup>等多样性测度结论一致。根据图 3 显示,物种多样性随林分郁闭度增高而增高,可能由于较高郁闭度和物种多样性的特征往往在冠幅较矮的川滇高山栎林分中共同出现,而在灌丛型群落中高山栎在冠层占绝对优势,个体间资源竞争剧烈,其它物种亦无法进入,从而为林下层草本的多样性创造了条件(类似于密度制约原理);同时草本层又在群落三个层次中多样性最高,对群落总体的多样性大小起决定作用,因此本研究呈现出了较大郁闭度有利于群落物种多样性增加的结果。林下物种数较多的 Q2 样地的 Simpson 指数最低,但很多种群个体数少,仅零星出现,同样均匀度指数最低,体现出 Simpson 指数较倾向于对均匀度的表达,而对丰富度的响应度不高。

另外本研究发现乔木层与林下层特别是与灌木层的多样性曲线存在着此消彼长的关系(图 4),以 Simpson 指数表现最为强烈。该现象在其它研究中也出现<sup>[41]</sup>,究其原因,可能由于森林群落中乔木层多样性和复杂程度造成林下光照条件的差异,从而导致灌木和草本层植物对光能的利用率也不同,导致物种多样性的差异,有必要借助生物多样性的热力学(熵值)理论开展进一步比较研究。

### 4.2 种间关系及种群分布的环境解释

群落中较高的正负关联比理论上说明川滇高山

栎群落结构较为稳定<sup>[34-35]</sup>。同层次中生态习性相似的种常具有较强的种间关联,如草本层中光茎四川堇菜(35)与指状凤尾蕨(48)等,都分布于高海拔干旱生境中。不同层次间的显著正相关关系常是由于一个优势种为另一个种群创造了适宜的生存小环境<sup>[23]</sup>,如呈显著正相关关系的四川堇菜(35)与华西忍冬(40)等;与冠幅较大的优势灌木种呈显著正相关的草本多数耐阴<sup>[23]</sup>。

较大的生态习性和分布差异造成种群间空间分布的显著负相关,例如尼泊尔大丁草(11)分布于金达等卡定以西地段,适应稍干旱气候,而黄杯杜鹃(20)在川滇高山栎群落中却只出现于色季拉山以东的较湿润、寒冷区域,其间呈极显著负联结关系(图5)。在同一样地中出现但对小生境要求不同或相互排斥的种亦呈负协变关系,如固沙草(27)属于喜光耐干旱物种,适宜生长于开阔地,在川滇高山栎树荫下分布较少,因此两者虽在同一样地中出现,但两者呈极显著负协变关系( $P < 0.01$ )。固沙草除了与川滇高山栎呈现极显著负相关关系外,在群落中与其它物种无显著关系(聚类分析中相对独立(图6)),与该物种所处生境干旱瘠薄,生境要求相对独特有关。

基于 $2 \times 2$ 列联表的种间联结性测度是用“有或无”二元数据,受样方大小和数目多少的影响很大<sup>[26]</sup>,会由于某优势种在各个样地都有出现而无法判断其与其它种间的关联性,影响了种间关系的结果分析。因此在 $X^2$ 检验中川滇高山栎与其它物种无一显著联结,而在种间协变分析中却与固沙草呈极显著负协变,沙棘与各种之间的关系(图5)在两种结果中也有明显差异,由于种间协变以物种的数量特征(重要值)为依据来分析种对间相对数量变化趋势和程度,克服了 $2 \times 2$ 列联表的二元数据分析的不足。

一般来说,地形因子的作用在于对物质和能量的再分配。DCCA排序得出海拔梯度和年降水量是所有因子中对植物种分布起决定性作用的环境因子,同时,排序也有效反映了群落随坡度、坡位、坡向状况变化的趋势和梯度的响应特征,它们共同影响水分、温度、养分、光照等物质能量的再分配。

#### 4.3 生态种组的划分

不同的种间分布关系是由物种不同的生活习性及其对不同环境因子的响应造成的,反映了植物的生态适应性。以重要值数据为基础的系统聚类

物种和以种-环境数据为基础的DCCA排序,有效地解释了群落各物种的种间相似性和相互关系及其对环境因素的响应。结合种-环境DCCA排序、种间关联和聚类分析结果可将川滇高山栎群落中除川滇高山栎之外的48个主要物种划分为4个生态种组:

生态种组A:雅致山马蝗(2)、高山松(4)、西南野丁香(5)、绢毛蔷薇(10)、固沙草(27)、疏花早熟禾(37)、秦岭槲蕨(7),主要分布于海拔3 025~3 112 m,阳坡,干旱河谷地段。

生态种组B:拉萨小檗(6)、高山唐松草(8)、山杨(9)、尼泊尔大丁草(11)、柔毛委陵菜(12)、粘毛鼠尾草(13)、小叶栒子(15)、丝颖针茅(21)、矮泽芹(24)、缘毛紫菀(26)、千花囊吾(29)、尼泊尔蓼(32)、苍山囊吾(33)、老鹳草(36)、卵萼花锚(41)、垂穗披碱草(42)、沙棘(49),多分布于海拔3 729~3 774 m范围,土壤湿度小,坡位较低,人为干扰多,灌丛盖度较大。属干旱矮丛群落类型。

生态种组C:小叶忍冬(23)、水栒子(31)、高山露珠草(34)、四川堇菜(35)、华西忍冬(40)、贡山鳞毛蕨(43)、糖茶藨子(44)、柳叶忍冬(45),主要分布于海拔3 330~3 400 m,阴坡或半阴坡,坡度大、庇荫、湿润的坡中或坡顶地段,人为干扰少,林分郁闭度高。

生态种组D:粉背野丁香(3)、小叶栒子(14)、云杉(16)、杯萼忍冬(17)、金露梅(18)、白毛小叶栒子(19)、黄杯杜鹃(20)、腰果小檗(22)、鸡骨柴(25)、光茎四川堇菜(28)、华山松(30)、冰川茶藨子(38)、腺果大叶蔷薇(39)、西南花楸(46)、峨眉蔷薇(47)、指状凤尾蕨(48),分布海拔范围较广,主要分布于水分条件好,林内潮湿的生境中。多接近于坡底草甸类型。

各生态种组表现出明显的生境差异性,反映了不同种群在各环境因子梯度上的分布差异,揭示了不同的生境需求是形成种间关系格局的主要原因。各生态种组种群分布沿海拔、年降水量和坡向等梯度的分布变化显著,同一生态种组的一般具有较大的正关联(协变)关系。生态种组的划分和生境特征的归类描述,不仅解释了群落种间关系乃至生态位的差异,对于掌握该区域植物群落结构和植物生态习性,进一步研究群落演替及植被的保护与利用具有重要意义。

## 参考文献:

- [1] Donoghue M J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2008, 105 (Supplement 1): 11549–11555
- [2] Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness [J]. *American Naturalist*, 1991, 137: 27–49
- [3] Sastre P, Lobo J M. Taxonomist survey biases and the unveiling of biodiversity patterns [J]. *Biological Conservation*, 2009, 142(2): 462–467
- [4] 马钦彦, 刘兴良, 史作民, 等. 山地植物群落生物多样性与生物生产力海拔梯度变化研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2005(4): 27–34
- [5] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局 [J]. *生物多样性* 2004(1): 20–28
- [6] 苗莉云, 王孝安, 王志高. 太白红杉群落物种多样性与环境因子的关系 [J]. *西北植物学报* 2004(10): 1888–1894
- [7] 管中天. 森林生态研究与应用 [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2005: 650–660
- [8] Li J Q, Guo Y S, Francois R. Environmental heterogeneity and population variability of sclerophyllous oaks (*Quercus Sec. suber*) in east Himalayan region [J]. *Forestry Studies in China* 2000, 2(1): 1–15
- [9] 贺金生, 陈伟烈, 王金亭. 我国的硬叶常绿阔叶林及青藏高原的隆升对它们的影响 [C] // 钱迎倩, 甄仁德. 生物多样性研究进展——首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 中国科学技术出版社, 1995: 303–317
- [10] 周浙昆, 普春霞, 陈文允. 青藏高原隆起和高山栎组(壳斗科)分布的关系 [J]. *地球科学进展* 2003, 18(6): 884–890
- [11] 杨钦周. 中国喜马拉雅地区硬叶栎林的特点与分类 [J]. *植物生态学报*, 1990, 14(3): 43–48
- [12] 李俊清, 郭玉实, 李青, 等. 西藏高山栎类生活史多样性调查报告 [J]. *北京林业大学学报*, 1995, 18(1): 94–98
- [13] 李进, 陈可咏, 李渤生. 不同海拔高度川滇高山栎群体遗传多样性的变化 [J]. *植物学报*, 1998, 40(8): 761–767
- [14] 王国严, 徐阿生. 川滇高山栎研究综述 [J]. *四川林业科技*, 2008(2): 23–29
- [15] 徐凤翔. 西藏高原森林生态研究 [M]. 沈阳: 辽宁大学出版社, 1995: 1–41
- [16] 中国科学院西藏综合科学考察队. 西藏气候 [M]. 北京: 科学出版社, 1984: 112–202
- [17] 王国严, 罗建, 徐阿生, 等. 西藏色季拉山川滇高山栎种群结构与动态 [J]. *林业科学研究* 2011, 24(3): 292–299
- [18] 胡志伟, 沈泽昊, 吕楠, 等. 地形对森林群落年龄及其空间格局的影响 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 814–824
- [19] 林大仪. 土壤学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 425–460
- [20] 鲁振宇, 杨太保, 郭万钦. 降水空间插值方法应用研究——以黄河源区为例 [J]. *兰州大学学报* 2006(4): 11–14
- [21] 于顺利, 马克平, 徐存宝, 等. 环境梯度下蒙古栎群落的物种多样性特征 [J]. *生态学报*, 2004, 24(12): 2932–2939
- [22] 马克平, 黄建辉, 于顺利, 等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数 [J]. *生态学报*, 1995(3): 268–277
- [23] 李军玲, 张金屯, 袁建英. 关帝山亚高山灌丛群落和草甸群落优势种的种间关系 [J]. *草地学报* 2004, 12(2): 114–119
- [24] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——I. 种间联结测式的探讨与修正 [J]. *植物生态学报*, 1985(4): 274–285
- [25] 符婵娟, 刘艳红, 赵本元. 神农架巴山冷杉群落更新特点及影响因素 [J]. *生态学报* 2009, 29(8): 4179–4186
- [26] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落主要种的种间协变分析 [J]. *应用生态学报* 2004, 15(3): 367–371
- [27] Ludwig J A, Reynolds J F. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing* [M]. Canada: Wiley-Interscience, 1988: 1
- [28] Kim J H, Kuen K H. Analysis of inter-species association and co-variation in a natural deciduous forest [J]. *Journal of Korean Forestry Society*, 1991, 80(4): 360–368
- [29] 张璐, 苏志尧, 陈北光. 中国特有植物——华南五针松群落的种间关系 [J]. *生态学报*, 2006, 26(4): 1063–1072
- [30] 唐启义, 冯明光. DPS 统计分析系统 [M]. 北京: 科学出版社, 2006
- [31] 孙勃, 张金屯. 天龙山木本群落种间关系的研究 [J]. *西北植物学报* 2004, 24(8): 1457–1461
- [32] 赵常明, 陈伟烈, 黄汉东, 等. 三峡库区移民区和淹没区植物群落物种多样性的空间分布格局 [J]. *生物多样性* 2007(5): 510–522
- [33] 张峰, 张金屯, 韩广平. 历山自然保护区猪尾沟森林群落树种种间关系及环境解释 [J]. *植物生态学报* 2002, 26(增刊): 52–56
- [34] 张桂萍, 张峰, 茹文明. 山西绵山植被木本植物优势种群种间关联 [J]. *生态学杂志* 2006, 25(3): 295–298
- [35] 周先叶, 王伯荪. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析 [J]. *植物生态学报* 2000, 24(3): 332–339
- [36] Garcia-Abad J J, Malpica J A, Alonso M C. Detecting plant spatial patterns, using multidimensional scaling and cluster analysis, in rural landscapes in Central Iberian Peninsula [J]. *Landscape and Urban Planning* 2010, 95(3): 138–150
- [37] 王翠红, 张金屯. 汾河太原段水体浮游藻类群落 DCCA 研究 [J]. *农业环境科学学报* 2006(6): 1588–1593
- [38] Wischniewski J, Mackay A W, Appleby P G, et al. Modest diatom responses to regional warming on the southeast Tibetan Plateau during the last two centuries [J]. *Journal of Paleolimnology* 2011, 46: 1–13
- [39] 朱登强, 王军辉, 张守攻, 等. 西藏色季拉山西坡急尖长苞冷杉林物种多样性及群落结构的垂直分布格局 [J]. *西北林学院学报*. 2008(5): 1–6
- [40] 左家哺, 彭代文, 朱巽, 等. 南岳森林群落生物多样性研究 (V) 上封寺森林群落植物物种多样性测定 [J]. *湖南环境生物职业技术学院学报*, 1996(3): 53–61
- [41] 张忠义, 韩艳英, 段绍光, 等. 宝天曼栎类天然林物种多样性海拔分布研究 [J]. *河南科学* 2005(6): 819–822