

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202210049

刘金亮, 刘维勇, 金姗姗, 等, 2024. 浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系 [J]. 广西植物, 44(5): 806–814.

LIU JL, LIU WY, JIN SS, et al., 2024. Species abundance distribution characteristics of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang [J]. *Guihaia*, 44(5): 806–814.



## 浙江龙王山森林群落物种多度分布特征及其与海拔的关系

刘金亮<sup>1\*</sup>, 刘维勇<sup>1</sup>, 金姗姗<sup>2</sup>, 杨中杰<sup>3</sup>, 鲁益飞<sup>4</sup>, 张爱英<sup>3</sup>, 于明坚<sup>4</sup>

(1. 温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035; 2. 浙江省测绘科学技术研究院, 杭州 311110;  
3. 中国计量大学 生命科学学院, 杭州 310018; 4. 浙江大学 生命科学学院, 杭州 310058)

**摘要:** 虽然大量研究已利用模型拟合的方法对植物群落的物种多度分布 (SAD) 进行了不同数学模型拟合, 但对 SAD 形状 (曲线的偏斜度) 如何在环境梯度上连续变化的研究仍然不足; 尤其是森林群落, 同一地区不同植被类型群落 SAD 的模型拟合和形状变化是否一致, 仍无明确定论。该研究针对安吉小鲵国家级自然保护区中分布的主要森林植被类型, 采用样方调查法, 记录了 28 个 20 m × 20 m 样方中的物种组成及其个体多度。通过对数级数和对数正态模型对样方中的 SAD 曲线进行拟合, 选择最优模型, 并通过 Gambin 模型中的  $\alpha$  值和 Weibull 模型中的  $\eta$  值反映 SAD 的形状, 以及 Weibull 模型中  $\lambda$  值反映 SAD 的变化尺度 (物种间个体多度的差异程度), 分析海拔高度与 SAD 的形状和变化尺度之间的关系。结果表明: (1) 该地区的森林群落物种多度分布主要符合对数级数模型。(2) 当包含所有样方时,  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度无显著相关性,  $\lambda$  值与海拔呈显著正相关。(3) 针对不同的植被类型, 常绿与落叶阔叶混交林中  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度呈负相关, 但在落叶阔叶林中  $\lambda$  值与海拔高度之间具有正相关关系, 而  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度之间均无显著相关性。该研究结果表明, 不同植被类型 SAD 的形状变化与海拔之间的关系存在差异, 说明海拔对不同植被类型中各物种多度分布具有不同影响。因此, 在关于植物群落的物种多度分布及其与影响因子关系的研究中, 需要考虑区分不同的植被类型。

**关键词:** 亚热带森林, 群落结构, 物种多度分布, 模型, 植被类型, 龙王山

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2024)05-0806-09

## Species abundance distribution characteristics of forest communities and its relationship with elevation in Longwangshan, Zhejiang

LIU Jinliang<sup>1\*</sup>, LIU Weiyong<sup>1</sup>, JIN Shanshan<sup>2</sup>, YANG Zhongjie<sup>3</sup>,  
LU Yifei<sup>4</sup>, ZHANG Aiyong<sup>3</sup>, YU Mingjian<sup>4</sup>

收稿日期: 2022-03-04 接受日期: 2023-08-21

基金项目: 浙江省“尖兵”“领雁”研发攻关计划(2023C03137); 百山祖国家公园科学研究项目(2021KFLY10)。

第一作者: 刘金亮(1989—), 副教授, 主要从事群落生态学和生物多样性保护等研究, (E-mail) jinliang.liu@foxmail.com。

\*通信作者

( 1. College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325035, Zhejiang, China; 2. Zhejiang Academy of Surveying and Mapping, Hangzhou 311110, China; 3. College of Life Sciences, China Jiliang University, Hangzhou 310018, China; 4. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China )

**Abstract:** Species abundance distribution (SAD) combines species richness with species abundance in a community and is an important indicator of community structure. Although many studies have applied mathematical models to fit the SADs of plant communities, there are still few studies on the changes in the shape of SAD (i.e., the skewness of the SAD curves) along the environmental gradient. Especially for forest communities, it is still unclear whether the model fitting and shape change of SADs are consistent in different vegetation types. Here, 28 plots of 20 m × 20 m were set up in *Hynobius amjiensis* National Nature Reserve according to the main forest vegetation types. The species composition and abundance of each species were surveyed in each plot. The logseries model and the lognormal model were fitted to the SAD in each plot, and then the best-fit model was selected based on the corrected Akaike's Information Criteria (AICc). The  $\alpha$  value in Gambin model and the  $\eta$  value in Weibull model were calculated to reflect the shape of SAD in each plot. The  $\lambda$  value in Weibull model was calculated to reflect the scale of SAD (i.e., the range observed in abundance). The relationship between altitude and the shape and scale of SAD was analyzed. The results were as follows: (1) The logseries model fitted SAD better than the lognormal model. (2) When all plots were included, there was no significant correlation between SAD shape ( $\alpha$  and  $\eta$ ) and altitude, but there was a significant positive correlation between the  $\lambda$  value and altitude. (3) There was a negative correlation between altitude and  $\alpha$  and  $\eta$  values in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests, and there was a significant positive correlation between the  $\alpha$  value and altitude in the deciduous broad-leaved forests, while there was no significant correlations between both  $\alpha$  value and  $\eta$  value and altitude. The results indicate that the model fitting and shape change of SADs along the environmental gradient are related to the vegetation types of the forest community. Therefore, it is necessary to consider the vegetation types when analyzing the relationship between SAD and impact factors in plant communities.

**Key words:** subtropical forests, community structure, species abundance distribution, models, vegetation types, Longwangshan

物种多度分布 (species abundance distribution, SAD) 自提出以来, 关于物种多度分布模型的研究一直以来是生态学家们的研究热点之一 (Fisher et al., 1943; Bazzaz, 1975; Magurran, 2005; Ulrich et al., 2022), 并且在保护生物学、应用生物学和生物地理学等研究领域扩展 (Matthews & Whittaker, 2015; Whittaker et al., 2017)。SAD 同时结合了群落中物种丰富度和物种相对多度等信息, 是生态群落定量分析的重要工具, 能够提供更多物种多度分布的信息 (如常见种和非常见种的比例等) (Mcgill et al., 2007; Ulrich et al., 2010)。因此, 分析 SAD 在理解群落构建过程、物种多样性保护和生物多样性管理等方面具有更重要的意义和应用价值。

一般而言, 群落内的物种组成和多度受到扩散和定殖率、灭绝率、环境过滤或选择、物种形成等生态过程的影响 (Vellend, 2016; 刘金亮和于明坚, 2019)。已有研究认为可以根据群落内 SAD

的形状所拟合的模型, 能够反映上述中性过程和生态位过程等的影响 (Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017; Wang et al., 2018)。在针对物种多度分布曲线模型拟合研究中, 最广泛使用的为对数正态分布模型 (lognormal model) (Sukhanov, 1991) 和对数级数分布模型 (logseries model) (Fisher et al., 1943)。在资源贫乏、环境不稳定的群落中, 受扩散过程和生态漂变等中性过程的影响, SAD 一般符合对数级数模型; 而在资源丰富、环境相对稳定和成熟的群落中, 主要受到种间相互作用和环境过滤等生态位过程的影响, 该类群落的 SAD 一般符合对数正态模型 (Ugland et al., 2007; Ulrich et al., 2016a; Arellano et al., 2017)。对于森林群落, 受气候因子的影响将形成不同的森林植被类型, 如常绿阔叶林群落主要分布在亚热带和热带等气温较高和气候变化相对稳定的环境中, 而落叶阔叶林主要分布在温度相对较低和气候变化较大的环境中。目前, 虽然国内

外已对何种模型能更好地拟合植物群落的 SAD 进行了大量理论研究(Ulrich et al., 2010),但尚未考虑不同森林植被型间的 SAD 的差异,主要针对某一个地区的某一种植被类型,如对数正态模型对长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局拟合效果最好(郭跃东等, 2021);在不同的空间尺度上探讨 SAD 的最优拟合模型,如程佳佳等(2011)发现不同模型对不同尺度上亚热带常绿阔叶林群落物种多度分布拟合效果不同。但是,对于何种模型更能拟合何种植被类型的 SAD,尚未获得统一的认识,限制了我们对不同森林植被类型中 SAD 差异及其驱动因子的理解。

通过利用 SAD 的最优拟合模型推测群落构建过程,长期以来存在争议,但随着 SAD 模型的进一步发展,关于 SAD 的研究已从前期模型拟合(Bazzaz, 1975; Ulrich et al., 2010),以及对生态位理论或随机过程的检验(Chisholm & Pacala, 2010; Matthews & Whittaker, 2014; Wang et al., 2018)逐渐转移到 SAD 在空间和时间上的形状变化及其影响因子的研究上(Ulrich et al., 2016a, 2022; Arellano et al., 2017; Whittaker et al., 2017)。因此,更深入地理解 SAD 形状的变化以及驱动 SAD 形状变化的背后机制,不但具有理论意义,而且有助于生物多样性管理(Matthews & Whittaker, 2015)。然而,目前探讨影响植物群落 SAD 形状在空间尺度上的生态驱动因素的实证研究仍然较少。在全球尺度上,研究发现木本植物(Ulrich et al., 2018; Matthews et al., 2019b)和旱地植物(Ulrich et al., 2016b)的 SAD 形状显著受到气候变异性和环境选择作用。海拔梯度通过对温度和湿度等气候因子的影响显著影响森林群落的 SAD 形状变化(Arellano et al., 2017),尤其是森林植被类型的分布受到海拔梯度的影响。例如,在亚热带低海拔地区主要分布常绿阔叶林、常绿针叶林、常绿针叶与阔叶混交林等;而在高海拔地区主要分布落叶阔叶林等。但是,部分研究在分析海拔等影响因子与 SAD 形状之间的关系时,并未区分不同的植被类型(Ulrich et al., 2016b; Arellano et al., 2017),而海拔高度如何影响不同植被类型中 SAD 形状的变化,尚缺乏系统研究。

本研究选择分布于亚热带浙江安吉小鲵国家级自然保护区内的落叶阔叶林、常绿针叶林和常绿与落叶阔叶混交林等植被类型,针对各植被类

型设置森林固定监测样地,结合各样地中记录到的物种组成和个体多度数据,通过拟合对数级数模型和对数正态模型以及计算用以反映 SAD 的形状的模型参数,分析不同森林植被类型中 SAD 形状与样地所在海拔之间的关系,拟解决以下科学问题:(1)不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致;(2)亚热带森林群落 SAD 形状变化(曲线的偏斜度)与海拔高度之间的关系如何,以及在不同森林植被类型中是否存在差异。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

浙江安吉小鲵国家级自然保护区(119°23'48"—119°26'38" E、30°22'32"—30°25'12" N),原名为安吉龙王山省级自然保护区,位于浙江省北部的安吉县境内,处于中国东部中亚热带北缘地带,与天目山国家级自然保护区毗邻,是长三角地区生物多样性最丰富的地区之一。最高峰海拔1 587.4 m,气候垂直变化明显,植被垂直分布明显,沿海拔梯度形成了比较完整的自然植被类型,以栎类为常见种的落叶阔叶林、常绿与落叶阔叶混交林为主;另外,也存在部分以小叶青冈(*Quercus gracilis*)、褐叶青冈(*Q. stewardiana*)等常见种的中山地带常绿阔叶林,以及以黄山松(*Pinus taiwanensis*)等为主的常绿针叶林和常绿针叶与阔叶混交林等。保护区属亚热带海洋性季风气候,年均温 15.5 °C,年极端最高温 39.9 °C,极端最低温-11.7 °C,无霜期 225 d。年平均降水量1 640 mm,主要集中在 6—7 月(徐建等, 2014)。

### 1.2 样地设置和调查方法

选择安吉小鲵国家级自然保护区内分布的主要森林植被类型,为保证各植被类型在海拔梯度上取样的充分性,由低海拔到最高海拔,根据各植被类型的分布均匀设置样方,共设置 28 个 20 m × 20 m 大小的森林固定监测样地(表 1)。采用激光测距仪和罗盘仪进行样方的标定,并在样方的 4 个角用水泥桩做永久标记,建成森林固定监测样地。每个 20 m × 20 m 的样地分为 16 个 5 m × 5 m 的小样方,以 5 m × 5 m 小样方为基本单元,定位并挂牌标记里面所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物个体,记录物种名、DBH、高度和生长状况等信息。参考郭柯

等(2020)对植被类型划分方法,利用样方内调查到物种的重要值大小和生活型,将调查到的森林植被类型划分为常绿阔叶林( evergreen broad-leaved forest, EBLF)、常绿与落叶阔叶混交林( mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest, EDBLF)、常绿针叶林( evergreen coniferous forest, ECF)、常绿针叶与阔叶混交林( mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest, ECBLF)、常绿针叶与落叶阔叶混交林( mixed evergreen coniferous and deciduous broad-leaved forest, ECDBLF)、落叶阔叶林( deciduous broad-leaved forest, DBF)、落叶针叶林( deciduous coniferous forest, DCF),其中各植被类型分别包含 1、5、6、2、1、12、1 个样方(附表 1)。

### 1.3 环境因子测量

利用手持 GPS 仪在样方的中心位置处测量每个样方所在经纬度、海拔高度、坡位和坡向等信息。

### 1.4 统计分析

利用非参数检验( Mann-Whitney 检验)方法,分析不同植被类型间物种数的差异。

对样方内所有调查到的  $DBH \geq 1$  cm 的木本植物进行计数,获得每个物种的多度,并对样方内的物种按照多度水平从高到低排序,可获得物种-多度曲线图,即 Whittaker 图( Whittaker, 1965)。结合物种-多度曲线可用于后续 SAD 模型的拟合分析。

为解决不同的森林植被类型中 SAD 的模型拟合是否一致这一科学问题,在 Whittaker 图中,已有多个模型可以用来拟合物种多度分布,本研究中选取最常用的两个模型,即对数正态模型( Sukhanov, 1991)和对数级数模型( Fisher et al., 1943),分别拟合每个样方中的物种-多度分布曲线(程佳佳等, 2011)。具体模型如下。

$$\text{对数正态模型: } A_i = e^{\log(\mu) + \log(\delta)N} \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (1)$$

$$\text{对数级数模型: } E_n = \alpha X^n / n \quad (n = 1, 2, 3, \dots) \quad (2)$$

$$S/N = [-\ln(1-X)] [(1-X)/X] \quad (3)$$

$$\alpha = N(1-X)/X \quad (4)$$

式中:对数正态模型中, $\mu$  和  $\delta$  分别表示正态分布的均值和方差, $N$  表示正态偏差, $A_i$  表示样方中第  $i$  个种的多度  $A_i$ ;对数级数模型中, $E_n$  表示样方中第  $n$  个物种的多度  $E_n$ , $\alpha$  和  $X$  为参数,分别有

(3)和(4)获得, $S$  为样方中的总物种数, $N$  为样方中总个体数。

为分析物种多度分布数据对对数级数和对数正态分布的拟合效果,采用对小样本进行修正的赤池信息量准则( Corrected Akaike's Information Criteria, AICc)选择最优拟合模型( Burnham & Anderson, 2002)。当两个模型进行比较时,具有最小 AICc 值的模型为该多度数据分布的最优拟合模型。

本研究中为了解决 SAD 形状变化(曲线的偏斜度)与海拔高度之间的关系,通过采用模型拟合的方法,利用 Gambin 模型和 Weibull 模型中可以反映 SAD 曲线的偏斜度和物种多度差异程度的参数表示 SAD 的形状。利用 R 软件“gambin”包中的“fit\_abundances( )”命令对每个样方中的 SAD 拟合 Gambin 模型( Matthews et al., 2014),并计算该模型中可以反映曲线偏斜度的参数  $\alpha$  值。Gambin 模型结合了伽马分布中的二项取样方法( Ugland et al., 2007),该模型对不同的数据均有很好的拟合效果,并且该模型提供的  $\alpha$  参数,可以很好地反映所拟合曲线的形状( Matthews et al., 2014, 2019a)。一般而言, $\alpha$  值越大,SAD 越趋向于对数正态分布;而  $\alpha$  值越小,SAD 曲线越趋向于对数级数分布,此时 SAD 曲线的偏斜程度越大,偶见种(样地内个体相对多度和出现频率较低的物种)比例较大,常见种(样地内个体相对多度高且出现频率较高的物种)比例较小( Ugland et al., 2007)。另外,我们也同时使用另一个常用于 SAD 研究的 Weibull 模型中的参数( $\eta$  和  $\lambda$ )反映 SAD 形状。利用“sads”包中的“fitsad( )”命令拟合 Weibull 模型并计算该模型中的参数  $\eta$  和  $\lambda$ ( Ulrich et al., 2018, 2022)。Weibull 模型中的参数  $\eta$  表示模型拟合曲线的形状,与 Gambin 模型中的  $\alpha$  值具有相同的生态学意义。 $\eta$  值越小,SAD 曲线的偏斜度增加;当  $\eta=2$  时,被认为更接近对数正态分布;当  $\eta=1$  时,接近对数级数分布。Weibull 模型中的参数  $\lambda$  表示物种多度的变化尺度范围, $\lambda$  值越大,表示群落中物种多度的差异程度越大,可以衡量一个群落中物种多度的变化范围。当前,Weibull 模型中的这两个参数可以作为模拟物种多度分布模型的通用工具,对于不同植物群落的物种多度分布形状有很好的拟合能力( Ulrich et al., 2018, 2022)。

为了使模型的拟合结果更加准确,物种数应

高于 10 种。因此,我们并未将物种数低于 10 种的样方,即常绿针叶与落叶阔叶混交叶的 1 个样方,置于最后的分析中(Ulrich & Gotelli, 2010)。最终,27 个样方的数据满足分析要求(表 1)。

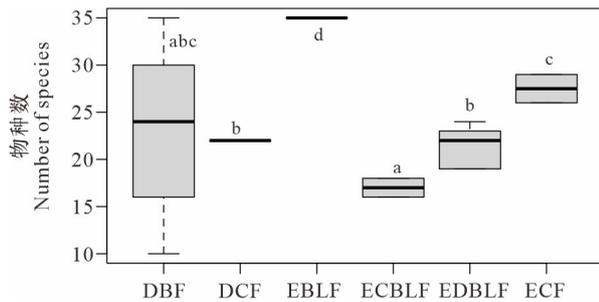
为明确 SAD 形状变化与海拔高度之间关系以及在不同森林植被类型中是否存在差异,本研究利用线性回归模型,针对所有样方和至少包含 6 个样方的常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林以及落叶阔叶林,分别分析了物种多度分布模型各参数( $\alpha$ 、 $\eta$  和  $\lambda$  值)与海拔高度之间的关系。

本研究中的所有分析均在 R 软件中进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 植被类型和物种组成情况

通过对安吉小鲵国家级自然保护区内的主要森林植被进行调查,共发现木本植物 166 种,其中不同植被类型中,物种数最丰富的为常绿阔叶林,其次为常绿针叶林、常绿与落叶阔叶混交林、常绿针叶与落叶混交林等(图 1)。



**DBF.** 落叶阔叶林; **ECF.** 常绿针叶林; **EDBLF.** 常绿与落叶阔叶混交林; **ECBLF.** 常绿针叶与阔叶混交林; **EBLF.** 常绿阔叶林; **DCF.** 落叶针叶林。植被类型间具有不同的小写字母时表示物种数具有显著差异( $P < 0.05$ )。

**DBF.** Deciduous broad-leaved forest; **ECF.** Evergreen coniferous forest; **EDBLF.** Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest; **ECBLF.** Mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest; **EBLF.** Evergreen broad-leaved forest; **DCF.** Deciduous coniferous forest. Different lowercase letters among vegetation types indicate significant differences in the numbers of species ( $P < 0.05$ ).

图 1 不同植被类型中的物种数

Fig. 1 Numbers of species in different vegetation types

### 2.2 不同植被类型的物种多度分布模型

通过对不同样方中的物种多度分布拟合对数级数模型和对数正态模型,几乎所有样方中的物

种多度分布曲线都能更好地拟合对数级数模型,仅常绿针叶林中的 1 个样方能更好地拟合对数正态分布模型(表 1)。

### 2.3 物种多度分布模型与海拔的关系

Gambin 模型中的  $\alpha$  参数和 Weibull 模型中的  $\eta$  参数均反映物种多度分布曲线的形状。在本研究中  $\alpha$  值和  $\eta$  值之间存在显著的相关性(图 2;  $R^2 = 0.372, P < 0.001$ ),表明两个模型中的参数在反映物种多度曲线形状的变化上具有一致性。

当包含所有样方时,反映物种多度分布曲线形状的 Gambin 模型的  $\alpha$  值[图 3: A ( $R^2 = 0.005, P > 0.05$ )]和 Weibull 模型的  $\eta$  值[图 3: B ( $R^2 = 0.025, P > 0.05$ )]与海拔高度之间无显著相关性,而反映物种多度分布差异程度的 Weibull 模型的值与海拔高度之间呈显著正相关[图 3: C ( $R^2 = 0.14, P = 0.05$ )]。

不同植被类型中,常绿针叶林的物种多度分布的形状( $\alpha$  值和  $\eta$  值)与海拔之间无显著相关性。常绿与落叶阔叶混交林中, $\alpha$  值与海拔高度之间呈显著负相关;海拔高度与  $\eta$  值间同样呈负相关,且具有较高的解释度。对于落叶阔叶林, $\lambda$  值与海拔高度呈显著正相关,而  $\alpha$  值和  $\eta$  值与海拔高度之间均无显著相关性(表 2)。

## 3 讨论与结论

### 3.1 对数级数模型和对数正态模型对森林群落 SAD 的拟合

通过对安吉小鲵国家级自然保护区中森林群落物种多度分布(SAD)分别进行对数级数和对数正态模型地拟合,结果发现,对数级数模型比对数正态模型能更好地拟合各样方中的 SAD。另外,本研究还发现,Weibull 模型中的值  $\eta$  均小于 2,说明样方中的 SAD 能更好地拟合对数级数分布。Ulrich 等(2016b)在全球尺度上针对旱地植物群落,对数正态模型能更好地拟合旱地植物群落的物种多度,表明对数生态模型与年降水量少、干旱度高和气候变异性高等环境不稳定的群落 SAD 相关。同时,Ulrich 等(2022)在草地上的研究发现,对数正态模型在极端的干旱环境下普遍适用,而对数级数模型适用于土壤肥沃、水分充足并具有高物种丰富度的群落。不同于旱地植物群落的研究结果(Whittaker, 1965),在热带和温带森林的研

表 1 不同森林植被类型中设置的样方数量及物种多度分布的最优拟合模型为对数级数模型或对数正态模型的样方数

Table 1 Number of plots in different forest types and the number of SADs optimal fitting lognormal model or logseries model

植被类型 Vegetation type	样方数 Number of plots	海拔范围 Range of elevation (m)	对数级数模型 Logseries model	对数正态模型 Lognormal model
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	12	649~1 450	12	0
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest	6	618~1 483	5	1
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest	5	656~848	5	0
常绿针叶与阔叶混交林 Mixed evergreen coniferous and broad-leaved forest	2	675~717	2	0
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	1	753	1	0
落叶针叶林 Deciduous coniferous forest	1	639	1	0

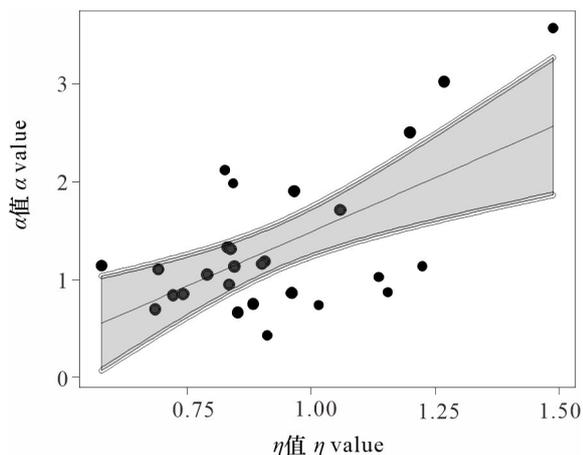


图 2 Gambin 模型中  $\alpha$  值和 Weibull 模型中的  $\eta$  值间的线性关系

Fig. 2 Linear relationship between  $\alpha$  value in Gambin model and  $\eta$  value in Weibull model

究中,大量的研究也发现对数级数模型比对数正态模型能更好地拟合森林群落的 SAD (Morlon et al., 2009; Ulrich et al., 2016a)。Wu 等 (2019) 在亚热带次生林中也发现在不同尺度上对数级数模型可以较好地拟合 SAD。本研究结果也显示对数级数模型能更好地拟合北亚热带区域中各植被类型的 SAD。综上表明,对数级数模型对于森林各植被类型更加适用。另外,对数级数模型也反映研究森林群落中存在大量的偶见种和少量的常见种 (Preston, 1948), 与祝燕等 (2008) 研究发现亚热带地区的森林群落中能够维持较多偶见种的结论相一致。

### 3.2 森林群落 SAD 形状与海拔高度之间的关系

虽然研究区域的森林群落中对数级数模型对 SAD 均具有更好的拟合效果,但是受气候条件、生境异质性等因子的影响,随着环境梯度的变化, SAD 形状可能会存在连续变化 (Ulrich et al., 2016a, 2018; Arellano et al., 2017)。已有研究发现,海拔和生境异质性 (Arellano et al., 2017)、气候和土壤因子 (Matthews et al., 2019b; Ulrich et al., 2022)、地形和景观 (Matthews et al., 2017; Ibanez et al., 2020) 等环境因子以及历史干扰 (Matthews & Whittaker, 2015) 等均会显著影响 SAD 的形状。例如,随着海拔梯度的变化,森林群落的 SAD 由接近对数级数模型的形状逐渐变为接近对数正态模型,即曲线的偏斜度降低 (Arellano et al., 2017)。然而在本研究中,当包含所有的样方时,并未发现 SAD 的形状与海拔梯度之间的变化关系,但是反映群落内物种多度变化尺度范围的  $\lambda$  值随海拔高度的增加而增加。这说明随着海拔梯度的增加,物种在多度水平上对环境的响应,即随着海拔高度的增加,适应于高海拔的物种个体相对多度显著增加,而不适应于高海拔的物种的相对多度降低。Arellano 等 (2014) 在热带森林中发现,在海拔梯度上群落中常见种的比例与物种库的大小密切相关,与植被类型等无关。但是,本研究中针对不同的森林类型时,对于常绿与落叶阔叶混交林群落,随着海拔梯度的增加, $\alpha$  值和  $\eta$  值均减少,说明随海拔高度的增加,常见种的比例减少,偶见种的比例增加。这可能是由于随海拔高度的增加,常绿阔叶树种逐渐不适应于高海

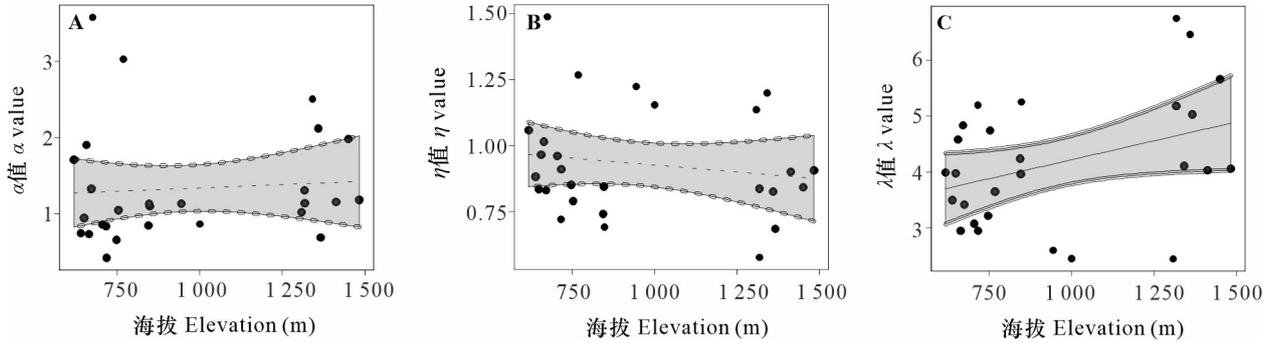


图 3 Gambin 模型的参数  $\alpha$  值 (A)、Weibull 模型的参数  $\eta$  值 (B) 和  $\lambda$  值 (C) 与海拔之间的线性关系

Fig. 3 Relationships between altitude and  $\alpha$  value in Gambin model (A),  $\eta$  value in Weibull model (B) and  $\lambda$  value in Weibull model (C)

表 2 不同植被类型中 Gambin 模型参数  $\alpha$  值、Weibull 模型参数  $\eta$  值和  $\lambda$  值与海拔之间线性关系模型的结果

Table 2 Results of linear relationship between  $\alpha$  value in Gambin model,  $\eta$  value and  $\lambda$  value in Weibull model and altitude in different vegetation types

	估计值 Estimated value	标准差 Standard deviation	t 值 t value	R <sup>2</sup> 值 R <sup>2</sup> value
常绿针叶林 Evergreen coniferous forest				
$\alpha$	0.001	0.001	0.735	0.118
$\eta$	0.001	0.001	-0.038	0.001
$\lambda$	0.001	0.001	1.880	0.469
常绿与落叶阔叶混交林 Mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest				
$\alpha$	-0.003	0.001	-2.644	0.699*
$\eta$	-0.001	0.001	-1.952	0.559*
$\lambda$	-0.001	0.003	-0.397	0.050
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest				
$\alpha$	0.001	0.001	0.290	0.008
$\eta$	-0.001	0.001	-1.089	0.106
$\lambda$	0.002	0.001	1.755	0.235*

注: \*表示  $P < 0.10$ 。

Note: \* indicates  $P < 0.10$ .

海拔的生境,成为偶见种。此外,我们发现本研究区中主要分布的落叶阔叶林随着海拔梯度的增加, $\alpha$  值和  $\lambda$  值增加(偏向于对数正态分布),说明随着

海拔高度的增加,群落内物种的个体多度分布更加均匀,即常见种的比例增加,表明落叶阔叶林随着海拔梯度的增加,群落将变得更为稳定。

### 3.3 森林植被的保护和管理

本研究同时结合物种丰富度和物种多度的信息,利用物种多度分布模型,发现亚热带安吉小鲵国家级自然保护区中的森林群落 SAD 主要符合对数级数模型的预测,说明此区域中森林群落中的物种主要以偶见种(个体多度相对较少)为主,提醒我们该森林的保护和管理不能仅通过抚育、间伐等方式维持森林中的常见种或优势种,更应该关注偶见种。另外,针对不同 SAD 的形状和尺度变化,海拔高度会显著影响 SAD 的尺度变化,并且对于不同的植被类型,海拔高度对 SAD 形状的变化影响不同。因此,针对不同的植被类型在不同的海拔梯度上应采取不同的保护管理措施。例如,对于物种较为丰富的森林群落,如落叶与常绿阔叶混交林,随海拔高度增加, $\alpha$  值和  $\eta$  值均减少,说明其偶见种比例增加,因此高海拔地区的混交林更应该得到保护;而对于落叶阔叶林,随海拔高度的增加, $\alpha$  值和  $\lambda$  值增加,说明低海拔分布的落叶阔叶林中包含有更多的偶见种,则应重点关注低海拔区域的群落。基于上述结果可以看出,利用 SAD 形状的变化,能更深入地分析物种丰富度和多度等多维度多样性对环境因子的响应;相较于仅考虑物种丰富度或物种多度,能够提供群落结构更多的信息,更有助于森林群落多样性现状、变化规律、森林的管理等研究和决策。

致谢 感谢浙江农林大学的金孝锋教授,浙

江理工大学的胡广教授、吴莹和赵馨玉等、中国计量大学的郑磊、浙江大学的仲磊、毛志斌和尤镁等人参与野外调查工作,温州大学的龙丹在论文修改过程中提供帮助以及丁炳扬教授帮助疑难物种的鉴定和参与部分野外工作。

## 参考文献:

- ARELLANO G, CAYOLA L, LOZA I, et al., 2014. Commonness patterns and the size of the species pool along a tropical elevational gradient: Insights using a new quantitative tool [J]. *Ecography*, 37(6): 536–543.
- ARELLANO G, UMAÑA MN, MACÍA MJ, et al., 2017. The role of niche overlap, environmental heterogeneity, landscape roughness and productivity in shaping species abundance distributions along the amazon-andes gradient [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 26(2): 191–202.
- BAZZAZ FA, 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern illinois [J]. *Ecology*, 56(2): 485–488.
- BURNHAM KP, ANDERSON DR, 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information theoretic approach [M]. Berlin: Springer.
- CHENG JJ, MI XC, MA KP, et al., 2011. Responses of species-abundance distribution to varying sampling scales in a subtropical broad-leaved forest [J]. *Biodivers Sci*, 19(2): 168–177. [程佳佳, 米湘成, 马克平, 等, 2011. 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 [J]. *生物多样性*, 19(2): 168–177.]
- CHISHOLM RA, PACALA SW, 2010. Niche and neutral models predict asymptotically equivalent species abundance distributions in high-diversity ecological communities [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107(36): 15821–15825.
- FISHER R, CORBET A, WILLIAMS C, 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample from an animal population [J]. *J Anim Ecol*, 12: 42–58.
- GUO K, FANG JY, WANG GH, et al., 2020. A revised scheme of vegetation classification system of China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 44(2): 111–127. [郭柯, 方精云, 王国宏, 等, 2020. 中国植被分类系统修订方案 [J]. *植物生态学报*, 44(2): 111–127.]
- GUO YD, ZHANG HR, LU J, et al., 2021. Species abundance distribution of spruce-fir broad-leaved tree species mixed forest in northern slope of Changbai Mountain in China [J]. *Sci Silv Sin*, 57(5): 93–107. [郭跃东, 张会儒, 卢军, 等, 2021. 长白山北坡云冷杉阔叶混交林的物种多度格局 [J]. *林业科学*, 57(5): 93–107.]
- LIU JL, YU MJ, 2019. Community assembly processes in fragmented forests and its testing methods [J]. *Chin J Plant Ecol*, 43(11): 929–945. [刘金亮, 于明坚, 2019. 片段化森林群落构建的生态过程及其检验方法 [J]. *植物生态学报*, 43(11): 929–945.]
- IBANEZ T, KEPPEL G, BAIDER C, et al., 2020. Tropical cyclones and island area shape species abundance distributions of local tree communities [J]. *Oikos*, 129(12): 1856–1866.
- MAGURRAN AE, 2005. Species abundance distribution: Pattern or process [J]. *Funct Ecol*, 19: 117–181.
- MATTHEWS TJ, BORGES PAV, DE AZEVEDO EB, et al., 2017. A biogeographical perspective on species abundance distributions: Recent advances and opportunities for future research [J]. *J Biogeogr*, 44(8): 1705–1710.
- MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, GILLESPIE CS, et al., 2019a. Extension of the gambin model to multimodal species abundance distributions [J]. *Methods Ecol Evol*, 10(3): 432–437.
- MATTHEWS TJ, SADLER JP, KUBOTA Y, et al., 2019b. Systematic variation in north american tree species abundance distributions along macroecological climatic gradients [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 28(5): 601–611.
- MATTHEWS TJ, BORREGAARD MK, UGLAND KI, et al., 2014. The gambin model provides a superior fit to species abundance distributions with a single free parameter: Evidence, implementation and interpretation [J]. *Ecography*, 37(10): 1002–1011.
- MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: Recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives [J]. *Ecol Evol*, 4(11): 2263–2277.
- MATTHEWS TJ, WHITTAKER RJ, 2015. On the species abundance distribution in applied ecology and biodiversity management [J]. *J Appl Ecol*, 52(2): 443–454.
- MCGILL BJ, ETIENNE RS, GRAY JS, et al., 2007. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework [J]. *Ecol Lett*, 10(10): 995–1015.
- MORLON H, WHITE EP, ETIENNE RS, et al., 2009. Taking species abundance distributions beyond individuals [J]. *Ecol Lett*, 12(6): 488–501.
- PRESTON FW, 1948. The commonness and rarity of species [J]. *Ecology*, 29: 254–283.
- SUKHANOV VV, 1991. Lognormal species abundance

- distribution - estimation of parameters [J]. *Zool Zh*, 70(3): 157-160.
- UGLAND KI, LAMBSHEAD FJD, MCGILL B, et al., 2007. Modelling dimensionality in species abundance distributions: Description and evaluation of the gambin model [J]. *Evol Ecol Res*, 9(2): 313-324.
- ULRICH W, GOTELLI NJ, 2010. Null model analysis of species associations using abundance data [J]. *Ecology*, 91(11): 3384-3397.
- ULRICH W, OLLIK M, UGLAND KI, 2010. A meta-analysis of species-abundance distributions [J]. *Oikos*, 119 (7): 1149-1155.
- ULRICH W, KUSUMOTO B, SHIONO T, et al., 2016a. Climatic and geographic correlates of global forest tree species-abundance distributions and community evenness [J]. *J Veg Sci*, 27(2): 295-305.
- ULRICH W, SOLIVERES S, THOMAS AD, et al., 2016b. Environmental correlates of species rank-abundance distributions in global drylands [J]. *Perspect Plant Ecol*, 20: 56-64.
- ULRICH W, NAKADAI R, MATTHEWS TJ, et al., 2018. The two-parameter weibull distribution as a universal tool to model the variation in species relative abundances [J]. *Ecol Complex*, 36: 110-116.
- ULRICH W, MATTHEWS TJ, BIURRUN I, et al., 2022. Environmental drivers and spatial scaling of species abundance distributions in palaeartic grassland vegetation [J]. *Ecology*, 103: e3725.
- VELLEND M, 2016. *The theory of ecological communities* [M]. Princeton, New Jersey, USA: Princeton University Press.
- WANG XZ, ELLWOOD MDF, AI DXC, et al., 2018. Species abundance distributions as a proxy for the niche-neutrality continuum [J]. *J Plant Ecol*, 11(3): 445-452.
- WHITTAKER RH, 1965. Dominance and diversity in land plant communities-numerical relations of species express importance of competition in community function and evolution [J]. *Science*, 147: 250-260.
- WHITTAKER RJ, FERNANDEZ-PALACIOS JM, MATTHEWS TJ, et al., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories [J]. *Science*, 357 (6354): eaam8326.
- WU A, DENG X, HE H, et al., 2019. Responses of species abundance distribution patterns to spatial scaling in subtropical secondary forests [J]. *Ecol Evol*, 9(9): 5338-5347.
- XU J, WEI XL, WANG J, et al., 2014. Intraspecific and interspecific competition of dominant species in a deciduous, broadleaf forest of Longwang Mountain [J]. *J Zhejiang A & F University*, 31(6): 868-876. [徐建, 韦新良, 王敬, 等, 2014. 龙王山落叶阔叶林优势树种的种内种间竞争 [J]. *浙江农林大学学报*, 31(6): 868-876.]
- ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, east China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 32(2): 262-273. [祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等, 2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地——群落组成与结构 [J]. *植物生态学报*, 32(2): 262-273.]

(责任编辑 李 莉 王登惠)

本文附录请到本刊网站 ([http://www.guihaia-journal.com/gxzw/ch/reader/view\\_abstract.aspx?file\\_no=240503&flag=1](http://www.guihaia-journal.com/gxzw/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=240503&flag=1)) 下载。