

文章编号: 1000-5641(2020)02-0110-10

## 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林 种间关联和种-生境关联

杨庆松, 刘何铭, 朱彤彤, 张首和, 王希华

(华东师范大学 生态与环境科学学院 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241)

**摘要:** 为探究森林群落种间关联格局与物种生境偏好的关系, 采用空间点格局分析方法和点过程模型, 分析了浙江天童国家森林公园 20 hm<sup>2</sup> 常绿阔叶林样地 109 个木本植物的种间关联格局及种-生境关联, 结果表明: ①天童样地中, 种间负关联比例高于种间正关联, 具有显著关联的种对比例随尺度增加而增加; ②89.9% 的物种至少与一类生境显著关联, 73.4% 的物种与生境显著正关联, 65.1% 的物种与生境显著负关联; ③在较大尺度上 (> 20 m), 种间空间关联结果与种对的生境偏好类型表现出很好的一致性, 说明生境的异质性是形成较大尺度种间关联格局的重要原因; 而在较小尺度上 (< 5 m), 种间关联格局与种对的生境偏好没有明显关系, 可能受到其他生态学过程的影响. 研究结果为进一步探究常绿阔叶林物种的共存机制提供了理论依据.

**关键词:** 种间关联; 生境偏好; 点格局; 尺度; 木本植物; 天童国家森林公园

中图分类号: Q948 文献标志码: A DOI: 10.3969/j.issn.1000-5641.201931004

### Interspecies associations and species-habitat associations in the evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park, Zhejiang

YANG Qingsong, LIU Heming, ZHU Tongtong, ZHANG Shouhe, WANG Xihua

(Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

**Abstract:** The objective of this study was to clarify the relationship between interspecies associations and species habitat preferences in Tiantong National Forest Park. A total of 109 species of 20 hm<sup>2</sup> evergreen broad-leaved forest plots were selected and tested for interspecies associations and species-habitat associations. The results indicated that: ① the ratio of species pairs with significant associations increased with spatial scale and the ratio of negative associations was higher than positive; ② 89.9% of species were significantly correlated with at least one habitat variable, including 73.4% of species positively and 65.1% of species negatively correlated with habitats; ③ at scales larger than 20 m, the results of interspecies associations were consistent with those of species pair habitat preferences; but at smaller scales (i.e., < 5 m), most species pairs did not show significant interspecies associations, indicating there are not habitat preferences but rather other ecological processes influencing interspecies association patterns. The results provide a theoretical basis for further understanding the mechanism of species coexistence in evergreen broad-leaved forests.

**Keywords:** interspecies association; habitat preference; point pattern; scale; wood plants; Tiantong National Forest Park

收稿日期: 2019-03-22

基金项目: 国家自然科学基金重大国际合作项目 (31210103920); 国家自然科学基金青年基金 (31901103)

第一作者: 杨庆松, 男, 博士, 工程师, 研究方向为森林生态学. E-mail: qsyang@des.ecnu.edu.cn

通信作者: 王希华, 男, 教授, 博士生导师, 研究方向为植被生态学、恢复生态学. E-mail: xhwang@des.ecnu.edu.cn

## 0 引 言

通过物种的个体空间分布来探究群落物种共存机制一直是生态学研究的热点<sup>[1-4]</sup>. 种间关联格局是指不同种群在空间分布上的相互关联性<sup>[5-6]</sup>, 是植物群落重要的数量和结构特征之一. 种间关联格局既受单个物种分布的影响, 又反映了物种间的相互关系, 是揭示物种共存机制的重要途径<sup>[6-8]</sup>.

环境异质性被认为是决定种间关联格局的重要因子<sup>[9-10]</sup>. 物种在适宜生境中的个体密度较高, 而在不适宜生境中个体密度较低甚至没有个体分布, 这一现象也称之为生境偏好<sup>[11]</sup>. 物种的生境偏好也与物种的生境适应幅度有关, 仅能在某个特定生境中生长的物种相比生境适应性较广的物种, 具有更为明显的生境偏好. 物种生境偏好可以通过种-生境的关联性来检验, 该方法被广泛应用于热带和亚热带森林的研究中<sup>[11-14]</sup>. 在斯里兰卡森林的研究发现, 在 125 个物种中有 99 个物种至少与一类生境具有显著的正或负关联<sup>[12]</sup>. 在法属圭亚那的热带森林研究发现大部分常见物种的空间分布至少受到一种环境因子的影响<sup>[13]</sup>. 当两个物种具有相同的生境偏好时表现为种间正关联, 相反, 当物种间生境偏好不同则表现为种间负关联.

但是, 种间关联格局是否由物种的生境偏好决定也存在很多质疑. 一些研究发现物种的分布与生境没有显著的关联性<sup>[15-16]</sup>, 认为其他潜在的生态学过程, 如扩散限制<sup>[7,17-18]</sup>、负密度制约<sup>[19]</sup>、种间竞争<sup>[20]</sup>或促进作用<sup>[21]</sup>等, 影响了物种的空间分布, 进而形成种间关联格局. 另外, 物种在不同尺度上的空间分布可能受不同生态过程的影响<sup>[6,22-23]</sup>, 生境的异质性通常被认为只在较大尺度上决定物种的分布<sup>[8,24]</sup>. 显然, 生境偏好是否能解释种间关联格局, 首先应建立物种生境偏好与种间关联格局之间的直接联系.

天童国家森林公园中的亚热带常绿阔叶林是我国东部近海低海拔森林生态系统的典型类型<sup>[25]</sup>. 本文以天童 20 hm<sup>2</sup> 森林动态样地 (以下简称天童样地) 的第一次普查数据为基础, 采用空间点格局的方法和点过程模型, 分别研究群落种间关联格局特征和物种-生境关联特征, 并分析种间关联与物种生境关联结果的关系, 通过探究该地区森林种间关联随尺度的变化特征及生境异质性在种间关联形成中的作用, 为深入研究常绿阔叶林的物种共存机制提供依据.

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域及样地概况

研究区域位于浙江省宁波市天童国家森林公园 (29°48'N, 121°47'E). 该区域为典型季风气候, 夏季炎热湿润, 冬季寒冷干燥, 年平均气温 16.2 °C, 最热月为 7 月, 平均气温 28.1 °C, 最冷月为 1 月, 平均气温 4.2 °C. 年平均降水量为 1 374.7 mm, 多集中在 5 至 8 月. 山地土壤为黄红壤, 成土母质为中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物, 土壤 pH 范围为 4.4 ~ 5.1<sup>[26]</sup>.

天童样地毗邻千年古刹天童寺, 位于森林公园的核心区域. 由于该地常绿阔叶林一直以来作为风水林保存, 群落发育成熟, 结构完整<sup>[25]</sup>. 参照全球森林监测网络 (ForestGEO) 样地建设规范<sup>[27]</sup>, 天童样地于 2010 年建成并完成首次调查, 样地东西长 500 m, 南北宽 400 m, 划分为 500 个 20 m × 20 m 样方, 在样方顶点用石桩标记. 样地地形较为复杂, 海拔落差达到 298.6 m, 样方平均海拔 446.0 m, 平均坡度 35.8°, 坡向以东南、正南、西南为主. 经调查, 样地共计有胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的木本植物 154 种, 隶属 51 科 96 属. 常绿种在度、胸高断面面积和重要值中均占绝对优势, 分别达到总体比例的 91.3%、69.4% 和 80.3%. 落叶种则在种类上占据多数, 共计 80 种 (常绿种 74 种).

### 1.2 物种选择

本研究选择天童样地中个体数 > 10、DBH ≥ 1 cm 的 109 个物种, 包括 6 种生活型, 分别为常绿

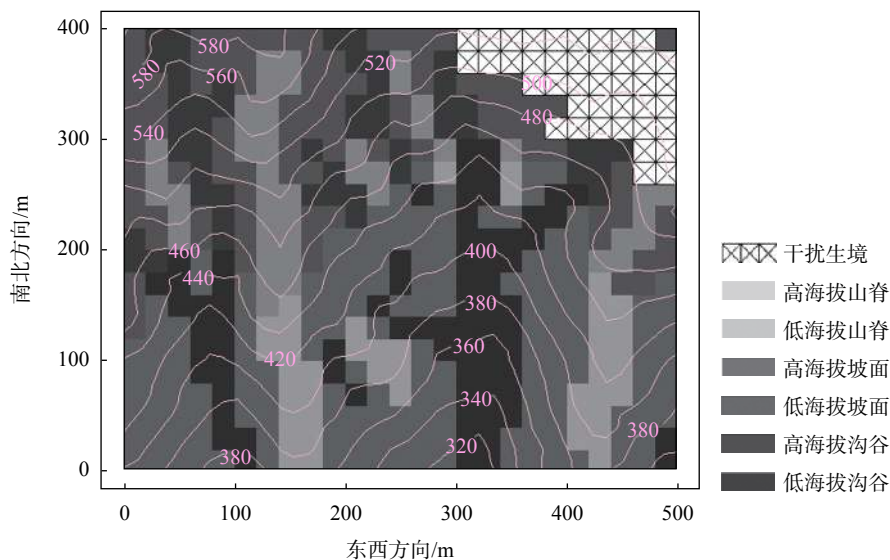
乔木 32 种、落叶乔木 32 种、常绿小乔木 16 种、落叶小乔木 8 种、常绿灌木 11 种和落叶灌木 10 种。

### 1.3 生境分类

根据每个  $20\text{ m} \times 20\text{ m}$  样方的地形因子(海拔、凸度、坡度)及干扰情况将天童样地划分为 7 类生境<sup>[4]</sup>。具体为受干扰生境、低海拔沟谷(海拔  $< 450\text{ m}$ , 凸度  $< -2\text{ m}$ )、高海拔沟谷(海拔  $\geq 450\text{ m}$ , 凸度  $< -2\text{ m}$ )、低海拔山脊(海拔  $< 450\text{ m}$ ; 凸度  $\geq 2\text{ m}$ )、高海拔山脊(海拔  $\geq 450\text{ m}$ , 凸度  $\geq 2\text{ m}$ )、低海拔坡面(海拔  $< 450\text{ m}$ ;  $-2\text{ m} \leq$  凸度  $< 2\text{ m}$ )、高海拔坡面(海拔  $\geq 450\text{ m}$ ,  $-2\text{ m} \leq$  凸度  $< 2\text{ m}$ )。所有生境类型通过野外环境记录进行矫正。每种生境在样地中的分布及相关生境参数分别见表 1 和图 1。

表 1 天童  $20\text{ hm}^2$  森林动态样 7 类生境的基本环境数据

生境类型	海拔/m	凸度/m	坡度/(°)	总面积/ $\text{hm}^2$	个体密度/(株· $\text{hm}^2$ )
受干扰生境	$505.0 \pm 12.9$	$-0.1 \pm 1.3$	$30.1 \pm 4.6$	1.64	2 499.4
低海拔沟谷	$390.0 \pm 36.4$	$-3.0 \pm 1.4$	$32.5 \pm 6.1$	2.96	3 930.4
高海拔沟谷	$497.4 \pm 36.1$	$-2.5 \pm 1.4$	$36.7 \pm 5.0$	2.00	4 477.0
低海拔山脊	$411.3 \pm 23.2$	$3.5 \pm 1.4$	$33.8 \pm 5.8$	1.68	4 979.2
高海拔山脊	$496.9 \pm 35.3$	$3.8 \pm 1.5$	$37.1 \pm 5.7$	1.80	5 478.9
低海拔坡面	$399.6 \pm 32.4$	$-0.3 \pm 1.3$	$37.0 \pm 5.4$	6.24	5 217.1
高海拔坡面	$506.4 \pm 40.3$	$0.0 \pm 1.4$	$38.6 \pm 4.8$	3.68	5 199.5



注: 图中灰色曲线代表等高线, 等高线间隔为  $20\text{ m}$

图 1 天童森林动态样地生境分类结果

Fig. 1 Habitat categories within the  $20\text{ hm}^2$  forest dynamics plot of Tiantong

### 1.4 种间关联分析

本文以 Ripley's  $L_{12}$ -function 作为一般统计量对种间的关联性进行分析<sup>[5]</sup>, 共计算 5 886 个种对 ( $109 \times 108/2$ ) 在  $0\sim 100\text{ m}$  尺度上的种间关联情况。零模型为均质泊松过程 (Homogeneous Poisson Process, HPP)。均质泊松点过程要求同时满足两个条件: 独立性和泊松分布。假定  $N(A)$  是区域内事件发

生的次数, 那么  $N(A)$  是均质泊松分布应满足以下条件: ①在分离的子区域  $A_1, A_2, \dots, A_n$  中事件发生的次数是彼此独立的, 如随机变量  $N(A_1), N(A_2), \dots, N(A_n)$  是相互独立的; ② $N(A)$  服从泊松分布,

$$p(N(A) = x) = \frac{\lambda A^x e^{-\lambda A}}{x!}, \quad x = 0, 1, 2, \dots,$$

其中,  $\lambda$  是泊松点过程的密度, 在模拟种群的空间分布时,  $\lambda$  对应某一物种在一定区域内的平均密度. 在植物种空间分布领域, 泊松分布的均匀性特征指的是每个个体在空间上的分布没有趋势性, 而独立性则说明每个个体的空间位置的确定与其他个体无关<sup>[28]</sup>.

采用蒙特卡洛方法重复 199 次计算置信区间, 即种间关联的显著性<sup>[5]</sup>. 置信水平为 95% ( $\alpha = 0.05$ ). 该分析过程通过 R 语言软件中“spatstat”包实现<sup>[29]</sup>.

### 1.5 物种-生境关联性检验

采用基于点过程的泊松聚集模型 (Poisson Cluster Model, PCM; 也称之为均质泊松聚集模型, HPCP) 作为零模型检验物种与生境间的关联性<sup>[30]</sup>. 该模型优点在于能够很好地模拟由于扩散限制形成的空间自相关, 从而使种与生境之间的检验更加准确和敏感<sup>[22,24]</sup>. 对于每个物种, 泊松聚集模型的 3 个参数  $k, \mu$  和  $\sigma$  可以通过 R 软件的“spatstat”包从物种的真实分布中获得<sup>[29]</sup>, 分别代表植物种在空间上的集群数目、每个集群中的个体数以及每个集群的尺度范围. 检验种-生境之间的关联性可以分为两步: 首先, 根据以上 3 个参数采用泊松聚集模型模拟得到独立于生境的聚集分布, 并重复模拟 999 次; 然后, 比较物种在一类生境中的实际密度与模拟密度, 以确定其显著性及关联类型. 本文选择双尾检验 ( $\alpha = 0.05$ ), 即当物种在某一生境中的实际密度高于 97.5% 的模拟密度, 该物种与该类生境具有显著正关联; 若实际密度低于 97.5% 的模拟密度, 该物种与该类生境具有显著负关联; 否则, 认为该物种与该类生境没有显著关联性.

### 1.6 物种对的生境关联特征

为了研究种间关联与种-生境关联的关系, 本文将每个种对中的两个物种按关联生境的异同分为以下 3 类. I 型, 偏好生境相同, 两个物种都对同一种生境具有显著的正关联; II 型, 偏好生境相异, 一个物种对某一生境具有显著的正关联, 另外一个物种对该类生境具有显著的负关联; III 型, 中间类型, 除 I 和 II 型之外的关联类型, 包括①一个物种具有显著正或负的种-生境关联, 而另一物种无任何显著的种-生境关联; ②其中一个物种与 A 生境具有显著的正或负关联, 而另一物种只与 A 以外的生境具有显著正或负关联; ③两个物种均无任何显著的种-生境关联. 分别统计 I、II、III 3 种类型种对的空间关联性在不同尺度的表现. 然后, 统计 I、II、III 3 种类型种对的种间关联情况. 理论上, 如果种间关联格局完全由物种的生境关联结果决定, 那么关联生境相同的物种间应具有正关联 (I 型), 关联生境相异的物种间应具有负关联 (II 型), 而中间类型 (III 型) 的种间正关联和负关联的种对比例应较为接近或差别较小.

## 2 结 果

### 2.1 种间关联

种间显著正关联和显著负关联的种对比例均随尺度增大而逐渐增加, 在 0~20 m 尺度增加较为快速 (见图 2). 在较小尺度内 (0~10 m), 种间关联关系主要表现为相互随机, 例如在 2 m 和 5 m 尺度内分别有 80.6% 和 62.2% 的种对没有显著的关联关系. 在较大尺度的种间关联结果则相反, 如在 20 m 尺度, 有 68.6% (4 040 个) 的物种对表现为显著正关联或显著负关联, 这一比例在 30 m 尺度增长为 74.9%. 种间具有正、负关联的比例也随尺度变化, 在 0~7 m 尺度上具有显著正关联的种对比例大于显著负关联的种对比例, 在大于 7 m 尺度上则表现为相反的比例关系.

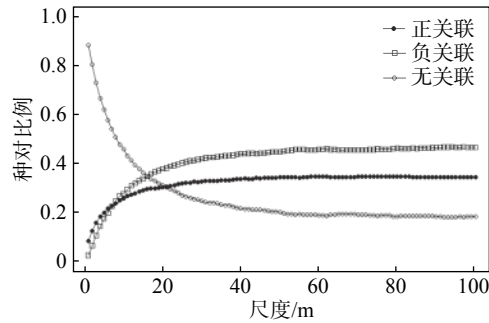


图 2 种间关联格局随空间尺度的变化

Fig. 2 Variation in interspecies association patterns across different spatial scales

## 2.2 物种-生境关联检验

如表 2 所示, 在 109 个物种中总计有 98(89.9%) 个物种至少与一种生境具有显著的正或负关联, 其中 80 个物种具有显著的生境正关联, 71 个物种具有显著的生境负关联. 与沟谷生境和干扰生境显著正关联的物种中大部分为落叶种, 而与坡面和山脊生境显著正关联的物种中则主要为常绿种 (见表 2). 没有物种与低海拔坡面生境间表现出显著的负关联.

表 2 种-生境关联检验结果

Tab. 2 Results of species-habitat association test

生境类型	正关联物种数	负关联物种数	生境关联物种总数
干扰生境	17(14)	22(5)	39
低海拔沟谷	9(5)	25(5)	34
高海拔沟谷	8(6)	12(4)	20
低海拔山脊	14(0)	28(20)	42
高海拔山脊	25(3)	27(20)	52
低海拔坡面	9(2)	0(0)	9
高海拔坡面	19(6)	8(4)	27
总计	80(73.4%)	71(65.1%)	98(89.9%)

注: 括号内数字为落叶树种的数目, “总计”中表示该物种数占总物种数(109)的比例

## 2.3 种间关联与种-生境关联

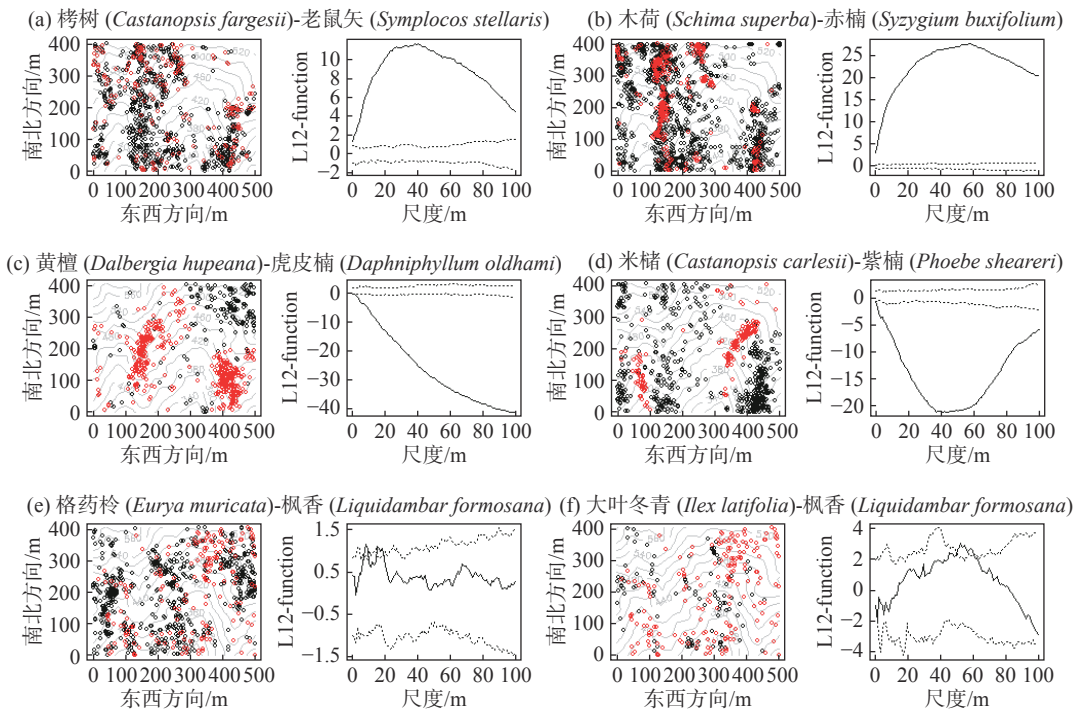
如表 3 所示, I 型(种对具有相同的关联生境)的 715 个种对中, 有 627 个种对在 20 m 尺度上表现出显著的种间正关联, 占比为 87.7%, 如栲树 (*Castanopsis fargesii*)-老鼠矢 (*Symplocos stellaris*)、木荷 (*Schima superba*)-赤楠 *Syzygium buxifolium*(见图 4a—b), 只有 25 个种对表现出显著的种间负关联 (3.5%). 相反, 当种间具有相异的关联生境时 (II 型), 种间主要表现为显著的空间负关联, 如黄檀 (*Dalbergia hupeana*)-虎皮楠 (*Daphniphyllum oldhami*)、米楮 (*C. carlesii*)-紫楠 (*Phoebe sheareri*)(见图 4c—d), 在总计 1 546 个种对中, 有 64.2% 的种对在 20 m 尺度表现为显著的空间负关联, 并且这一比例在 30 m 的尺度增加到 71.7%, 而对应尺度上显著正关联的种对比例分别只有 4.9% 和 5.4%. 两个物种的关联生境类型属于中间类型时 (III 型), 如格药矜 (*Eurya muricat*)-枫香 (*Liquidambar formosana*)、大叶冬青 (*Ilex latifolia*)-枫香 (*Liquidambar formosana*)(图 4e—f), 在小尺度 (0~10 m) 上, 总体表现为种间无显著的关联性, 在较大尺度种间负关联略多于正关联.

表 3 基于种对生境偏好类型的种间关联性统计

Tab. 3 Interspecies association classified by habitat preference

种对类型	种对数量	种间关联性	物种对比例/%							
			1 m	2 m	5 m	10 m	20 m	30 m	40 m	50 m
I	715	正	34.8	49.7	68.7	81.3	87.7	89.9	91.9	92.4
		负	0.6	1.4	3.2	4.3	3.5	3.1	3.5	3.2
		无	64.6	49.0	28.1	14.4	8.8	7.0	4.6	4.3
II	1 546	正	0.8	1.2	2.4	4.3	4.9	5.4	6.5	8.0
		负	4.1	10.2	27.9	46.9	64.2	71.7	74.9	75.0
		无	95.1	88.6	69.7	48.8	30.9	22.9	18.6	17.1
III	3 625	正	6.8	10.3	18.0	24.2	30.3	33.2	34.3	34.8
		负	2.7	6.3	16.2	24.6	33.7	37.3	39.1	40.4
		无	90.6	83.4	65.8	51.3	36.0	29.6	26.7	24.9

注: I 为种对均偏好同一生境; II 为种对与同一生境偏好相异; III 为中间类型



注: 栲树、老鼠矢、木荷和赤楠, 均同时与高海拔山脊和低海拔山脊生境正关联; 黄檀, 与干扰生境正关联; 虎皮楠, 与干扰生境负关联; 米楮, 与低海拔沟谷生境负关联; 紫楠, 与低海拔沟谷生境正关联; 枫香、格药铃无生境关联; 大叶冬青与高海拔沟谷正关联;

图中虚线表示蒙特卡洛检验的置信区间

图 4 物种空间分布与种间关联格局举例

Fig. 4 Examples of species pair distribution and interspecies association

### 3 讨 论

空间尺度是理解种间关联格局的重要影响因素<sup>[7,31-32]</sup>. 两个物种在某一尺度上具有某种关联性, 在另一尺度可能没有关联甚至出现相反的关联特性<sup>[33]</sup>, 这是因为不同生态过程对物种空间分布的影响存

在尺度差异. 相比于较大尺度, 小尺度的物种分布除了受到生境异质性的影响以外, 更易受到种间相互作用的影响, 包括异群护效应<sup>[34]</sup>、种间的直接正相互作用和通过传粉者、寄生植物、菌根真菌等的介导而发生间接互利<sup>[35-36]</sup>会促进种间个体的空间分布趋向正关联, 以及物种对共同资源的竞争形成种间分离<sup>[20]</sup>. 天童样地中, 在较小尺度(0~10 m)上具有显著关联的种对比例较低, 说明种间相互作用可能较弱或过于复杂. 其他研究也发现, 在控制环境异质性的影响后, 温带和热带森林中具有显著种间相互作用的种对比例总体较低<sup>[3,6]</sup>.

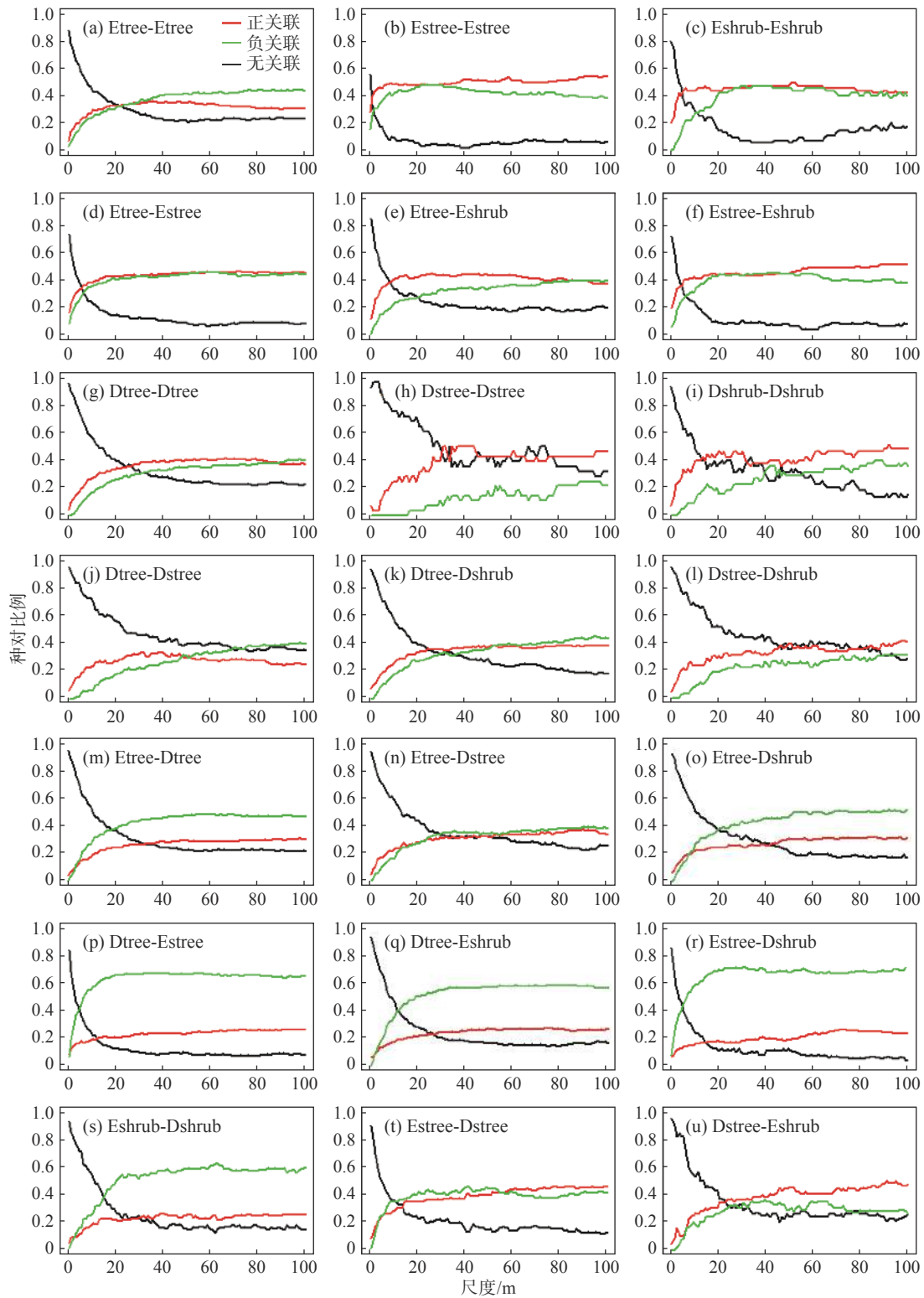
随尺度增加, 种间具有显著关联的种对比例快速增加, 在较大尺度(如 > 20 m)种间的关联性逐渐稳定(见图 2), 说明随着尺度变大, 种间的关系受到确定性的生态过程影响在增大. 这一确定性的过程通常认为是由于不同物种在异质生境中的生态位分化导致的. 在天童样地中, 近 90% 的物种与生境之间表现出显著的关联性(见表 2), 这一比例高于其他森林的研究结果. 如热带 BCI 样地只有 33% 的物种与生境显著关联<sup>[15]</sup>; 在斯里兰卡的 Sinharaja 样地则为 79%<sup>[12]</sup>. 然而, 本研究在定义生境时只包括了 3 种地形因子, 很多环境因子信息并未包括, 所以这一种-生境显著关联的比例仍可能被低估. 已有研究发现具有显著生境关联的物种比例与地形的异质性程度有关<sup>[12,37]</sup>. 例如, 相比海拔落差较小的 BCI 样地(海拔高差 38 m)和 Pasoh 样地(海拔高差 25 m), 海拔落差较大的 Sinharaja 样地(151 m)的种-生境显著关联比例高<sup>[37]</sup>, 而在天童样地的海拔落差达到 298 m. 另外, 天童样地中 11 个与生境无显著关联的物种中有 8 个物种的生境关联性检验达到边缘显著水平(真实密度大于或小于 90% 的模拟密度), 说明生境的异质性也在一定程度上影响这些物种的空间分布. 总体而言, 种-生境关联检验的结果说明天童样地中木本植物的空间分布普遍受生境异质性的影响.

天童样地中, 较大尺度上(如 > 20 m 或 30 m)种间生境偏好的类型与种间关联性具有很好的关系, 进一步说明在该尺度上生境异质性对种间关联格局的决定作用<sup>[24]</sup>. 本文研究发现, 在较大尺度上, 种间生境偏好为 I 型时, 主要表现为显著的种间正关联(见表 3); 相反, 物种生境偏好为 II 型时, 主要表现为显著的负关联, 说明在较大尺度上, 生境的异质性对种间关联的形成具有重要影响. 生活型作为植物的重要性状特征, 是长期进化选择的结果, 相似的功能性状通常对应着相似的生态适应性<sup>[38-39]</sup>, 因此, 比较不同生活型的种间关联可以一定程度上反映环境异质性对种间关联的影响. 研究发现常绿物种间(见图 5a—f)和落叶物种间(见图 5e—l)表现为正关联的种对数均多于负关联, 而常绿物种与落叶物种之间, 除落叶小乔木种(仅 8 个物种)与常绿种组成的种对以外(见图 5n、t 和 u), 均表现为负关联数目明显多于正关联(见图 5m 和 o—s). 物种的生境关联结果在常绿和落叶两类物种间也具有明显不同. 落叶种多与干扰生境和沟谷生境显著正关联, 相反, 常绿种则主要分布在山脊和坡面生境中(见表 2), 说明常绿和落叶树种对生境的选择具有明显差异, 与天童样地以往的研究结果一致<sup>[14,40]</sup>. 另外, 常绿灌木与常绿乔木、常绿小乔木在小尺度(5~10 m)上具有较高比例的正关联(见图 5e—f), 这一比例高于常绿乔木间及常绿乔木与常绿小乔木间, 其可能的原因是耐荫灌木利用乔木林冠下的阴生空间生长而表现出种间正关联. 不同生活型种间关联结果表明, 物种特性与生境偏好在种间关联形成中具有重要作用.

需要指出的是, 由于环境因子数据的精度和生境分类方法本身的限制, 本文关于种-生境关联的分析只基于一个尺度(基于 20 m × 20 m 样方), 在分析和讨论种-生境关联和种间关联关系时, 着重在相应尺度(20~30 m)上进行. 在小尺度上, 通过控制不同生态过程的影响, 研究种间的相互作用将是未来研究的重要方向.

## 4 结 论

(1) 本研究采用空间点格局方法分析了浙江天童 20 hm<sup>2</sup> 森林动态样地 109 个物种间的关联性随尺度的变化, 并以泊松聚集模型为零模型分析了这些物种与生境的关联性.



注: Etree 为常绿乔木; Dtree 为落叶乔木; Estree 为常绿小乔木; Dstree 为落叶小乔木; Eshrub 为常绿灌木; Dshrub 为落叶灌木

图 5 不同生活型的物种间关联格局随尺度变化

Fig. 5 Variation in interspecies association patterns across scales in different lifeform groups



(2) 种间具有显著关联的种对比例随尺度而上升. 小尺度内种间关联关系主要表现为相互随机, 较大尺度种间关联结果较为明确.

(3) 天童样地中, 物种的生境偏好具普遍性, 89.9% 的物种表现出显著正或负的生境关联性.

(4) 较大尺度上的种间空间关联结果与种间的生境偏好类型表现出很好的一致性, 说明生境的异质性可能是形成较大尺度种间关联的主要原因.

### [参 考 文 献]

- [ 1 ] HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE J V. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1997(8): 105-114.
- [ 2 ] WIEGAND T, MOLONEY K. Rings, circles, and null - models for point pattern analysis in ecology [J]. *Oikos*, 2004, 104: 209-229. DOI: [10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12497.x).
- [ 3 ] WANG X, WIEGAND T, HAO Z, et al. Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China [J]. *Journal of Ecology*, 2010, 98: 674-686. DOI: [10.1111/j.1365-2745.2010.01644.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01644.x).
- [ 4 ] WIEGAND T, URIARTE M, KRAFT N J B, et al. Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: Insights into plant community assembly processes [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2017, 48: 329-351. DOI: [10.1146/annurev-ecolsys-110316-022936](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022936).
- [ 5 ] DIGGLE P J. *Statistical Analysis of Point Patterns*[M]. London: Arnold, 2003.
- [ 6 ] WIEGAND T, GUNATILLEKE S, GUNATILLEKE N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp Forest [J]. *The American Naturalist*, 2007, 170: E77-E95. DOI: [10.1086/521240](https://doi.org/10.1086/521240).
- [ 7 ] HUBBELL S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*[M]. New Jersey: Princeton University Press, 2001.
- [ 8 ] GETZIN S, WIEGAND T, WIEGAND K, et al. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands [J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96: 807-820. DOI: [10.1111/j.1365-2745.2008.01377.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01377.x).
- [ 9 ] GLEASON H A. The individualistic concept of the plant association [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1926, 53: 7-26. DOI: [10.2307/2479933](https://doi.org/10.2307/2479933).
- [10] GREIG-SMITH P. *Quantitative Plant Ecology*[M]. California: University of California Press, 1983.
- [11] PHILLIPS O L, VARGAS P N, MONTEAGUDO A L, et al. Habitat association among Amazonian tree species: A landscape-scale approach [J]. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 757-775. DOI: [10.1046/j.1365-2745.2003.00815.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00815.x).
- [12] GUNATILLEKE C, GUNATILLEKE I, ESUFALI S, et al. Species-habitat associations in a Sri Lankan Dipterocarp Forest [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22: 371-384. DOI: [10.1017/S0266467406003282](https://doi.org/10.1017/S0266467406003282).
- [13] VINCENT G, MOLINO J F, MARESCOT L, et al. The relative importance of dispersal limitation and habitat preference in shaping spatial distribution of saplings in a tropical moist forest: A case study along a combination of hydromorphic and canopy disturbance gradients [J]. *Annals of Forest Science*, 2011, 68: 357-370. DOI: [10.1007/s13595-011-0024-z](https://doi.org/10.1007/s13595-011-0024-z).
- [14] 谢玉彬, 马遵平, 杨庆松, 等. 基于地形因子的天童地区常绿树种和落叶树种共存机制研究 [J]. *生物多样性*, 2012, 20: 159-167.
- [15] HARMS K, CONDIT R, HUBBELL S, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50 ha neotropical forest plot [J]. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 947-959. DOI: [10.1111/j.1365-2745.2001.00615.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00615.x).
- [16] VALENCIA R, FOSTER R B, VILLA G, et al. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: Large forest plot in eastern Ecuador [J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 214-229. DOI: [10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00876.x).
- [17] PLOTKIN J B, CHAVE J, ASHTON P S. Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species [J]. *The American Naturalist*, 2002, 160: 629-644. DOI: [10.1086/342823](https://doi.org/10.1086/342823).
- [18] SEIDLER T G, PLOTKIN J B. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees [J]. *PLoS Biology*, 2006(4): e344.
- [19] JANZEN D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests [J]. *The American Naturalist*, 1970, 104: 501-528.
- [20] TILMAN D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101: 10854-10861. DOI: [10.1073/pnas.0403458101](https://doi.org/10.1073/pnas.0403458101).
- [21] CALLAWAY R M, WALKER L R. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities [J]. *Ecology*, 1997, 78: 1958-1965. DOI: [10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1958:CAFASA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1958:CAFASA]2.0.CO;2).
- [22] YANG Q S, SHEN G C, LIU H M, et al. Detangling the effects of environmental filtering and dispersal limitation on aggregated distributions of tree and shrub species: Life stage matters [J]. *PLoS ONE*, 2016(11): e0156326.
- [23] HARMS T M, DINSMORE S J. Spatial scale matters when modeling avian co-occurrence [J]. *Ecosphere*, 2016(7): e01288.
- [24] JOHN R, DALLING J W, HARMS K E, et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104: 864-869. DOI: [10.1073/pnas.0604666104](https://doi.org/10.1073/pnas.0604666104).
- [25] 杨庆松, 马遵平, 谢玉彬, 等. 浙江天童 20ha 常绿阔叶林动态监测样地的群落特征 [J]. *生物多样性*, 2011, 19: 215-223.
- [26] 宋永昌, 王祥荣. *浙江天童国家森林公园的植被和区系*[M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [27] CONDIT R. *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and A Comparison with Other Plots*[M]. USA: Springer. 1998.

- [28] SHEN G C, YU M J, HU X S, et al. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity [J]. *Ecology*, 2009, 90: 3033-3041. DOI: [10.1890/08-1646.1](https://doi.org/10.1890/08-1646.1).
- [29] BADDELEY A, TURNER R. Spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns [J]. *Journal of Statistical Software*, 2005(12): 1-42.
- [30] ITOH A, OHKUBO T, NANAMI S, et al. Comparison of statistical tests for habitat associations in tropical forests: A case study of sympatric dipterocarp trees in a Bornean forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259: 323-332. DOI: [10.1016/j.foreco.2009.10.022](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.10.022).
- [31] URIARTE M, CONDIT R, CANHAM C D, et al. A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest: Does the identity of neighbours matter [J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 348-360. DOI: [10.1111/j.0022-0477.2004.00867.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00867.x).
- [32] BAR-MASSADA A, YANG Q S, SHEN G C, et al. Tree species co-occurrence patterns change across grains: Insights from a subtropical forest [J]. *Ecosphere*, 2018, 9(5): e02213. DOI: [10.1002/ecs2.2213](https://doi.org/10.1002/ecs2.2213).
- [33] LEGENDRE P. Species associations: The kendall coefficient of concordance revisited [J]. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 2005(10): 226-245.
- [34] PETERS H A. Neighbour - regulated mortality: The influence of positive and negative density dependence on tree populations in species - rich tropical forests [J]. *Ecology Letters*, 2003(6): 757-765.
- [35] MAESTRE F T, CALLAWAY R M, VALLADARES F, et al. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97: 199-205. DOI: [10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x).
- [36] 张炜平, 潘莎, 贾昕, 等. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响: 基于个体模型的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37: 571-582.
- [37] CONDIT R, ASHTON P S, BAKER P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. *Science*, 2000, 288: 1414-1418. DOI: [10.1126/science.288.5470.1414](https://doi.org/10.1126/science.288.5470.1414).
- [38] KRAFT N J, VALENCIA R, ACKERLY D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest [J]. *Science*, 2008, 322: 580-582. DOI: [10.1126/science.1160662](https://doi.org/10.1126/science.1160662).
- [39] ADLER P B, FAJARDO A, KLEINHESSELINK A R, et al. Trait-based tests of coexistence mechanisms [J]. *Ecology Letters*, 2013, 16: 1294-1306. DOI: [10.1111/ele.12157](https://doi.org/10.1111/ele.12157).
- [40] FANG X F, SHEN G C, YANG Q S, et al. Habitat heterogeneity explains mosaics of evergreen and deciduous trees at local-scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28: 379-388. DOI: [10.1111/jvs.12496](https://doi.org/10.1111/jvs.12496).

(责任编辑: 张 晶)