

基于植物多度的群落物种组成与环境关联性分析

谢一鸣^{1,2} 许月^{1,2} 康蒙^{1,2} 阎恩荣^{1,2*}

1 (华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

2 (浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 宁波 315114)

摘要: 揭示群落物种组成与环境的关联性对于理解物种共存机制具有重要意义。传统生态种组划分不仅带有主观性, 且难以定量种组–环境的关联程度。本研究以浙江天童31个处于不同生境的植物群落为研究材料, 以群落实际物种组成作为研究对象, 利用物种多度分别构建了各群落的最大、实际和相对环境选择性指数, 并以随机模拟的群落环境关联性作为零假设, 通过与实际群落相比较来揭示群落物种组成的环境关联程度; 最后, 利用环境选择指数(environmental dependence index)与群落生境马氏距离(Mahalanobis distance)的相关分析来确认群落物种组成与环境的关联性。结果表明: 最大环境选择指数反映的是现有生境在理论上的最优群落配置组合的环境选择性, 实际选择指数可反映群落物种组成对现状生境的选择性, 相对环境选择指数可综合反映群落物种组成与环境间的关联性; 相对环境选择指数与单独生境因子的相关性不显著, 而与表征综合环境特征的Mahalanobis距离显著正相关; 随生境异质性增大, 群落物种组成的环境专一性更强。此结果为天童常绿阔叶林的群落物种组成与生境关联性提供了新证据, 也为如何完善物种与环境之间关系的定量化研究提供了借鉴。

关键词: 物种组成, 环境选择性, 随机过程, 生态种组, 群落类型, 马氏距离

Analysis of plant abundance-based association between community species composition and environmental properties

Yiming Xie^{1,2}, Yue Xu^{1,2}, Meng Kang^{1,2}, Enrong Yan^{1,2*}

1 Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062

2 Tiantong National Station of Forest Ecosystem, Chinese National Ecosystem Observation and Research Network, Ningbo, Zhejiang 315114

Abstract: Revealing associations between species composition and environmental characteristics is crucial for understanding species coexistence. In past studies, traditional ecological species groups have been classified subjectively, and the associations between species groups and environment characteristics were not determined quantitatively. In this study, we evaluated environmental relationships of plant species composition among 31 plant communities within different habitats in Tiantong region, Zhejiang Province. Maximum, actual, and relative environmental dependence indices were defined respectively on the basis of plant abundance. We tested the actual association between species composition and environment using a random null hypothesis. The community type–environmental association was confirmed by Pearson correlation between relative environmental dependence index and Mahalanobis distance. The results showed that: (1) the maximum environmental dependence index is an index of premium community type's combination from randomization under current conditions and actual environmental dependence, which may be used to indicate preference of species composition to actual habitat conditions. The association between species composition and environmental characteristics may be denoted effectively by the relative environmental dependence index; (2) the relative environmental dependence index did not correlate with most single environmental variables, but significantly correlated with Mahalanobis distance; and (3) if habitat properties were more heterogeneous, species composition–environment association was more unique. These findings provide new evidence

收稿日期: 2012-06-20; 接受日期: 2012-12-05

基金项目: 国家自然科学基金(31070383)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

for relationships between plant species composition and environment characteristics in the evergreen broad-leaved forests in Tiantong region and an ameliorative reference for how to quantitatively determine species-environment associations.

Key words: species composition, environmental dependence, stochastic process, ecological species group, community type, Mahalanobis distance

生态种组(ecological species group)是对生境因子具有相似要求、生态习性类似的物种组合,是高于物种的群落组成单位,是研究群落与环境关系的一个重要方面(宋永昌, 2001; 张金屯和焦蓉, 2003)。

生态种组的确定很早就引起了国内外学者的关注,并且从不同角度提出了划分方法。例如, Ellenberg(1950, 1952)曾根据环境梯度与植物生态习性的相关性,将所研究的农田杂草群落内物种划分为6个与pH值相关的种组;焦磊和张峰(2011)则根据种间关联性将汾河连伯滩湿地的21个优势种划分出4个与水分梯度相关的生态种组。综合来看,这些生态种组的划分方法都是为了确定物种组成与环境之间的关联性,而将某些物种抽象地定性为一个种组,人为主观性较大(宋永昌, 2001),已有学者对于这种人为划分种组的合理性提出了质疑。例如:张金屯(2011)认为,用种间关联性方法确定的生态种组在某些环境下表现为正相关,但在某些生境中这种正相关性会变弱,甚至表现为负相关。另外,现有的研究往往采用定性的方法描述多个生态种组对某种生境类型的偏好(Abella & Shelburne, 2004; Abella & Covington, 2006; Ozkan, 2009),而对其偏好程度则不能量化,这对进一步研究生态种组的环境选择性造成了一定困难。

为了克服以上缺点,我们直接以群落内实际的物种组成作为基本划分单位,将物种的多度等信息作为量化指标,建立群落物种组成单位与生境选择性的数量关系,来揭示群落的物种组成与特定生境间的关联性,而不再按照传统方法(如关联分析和相关分析)将其进一步划分成生态种组,这在一定程度上可以弥补传统生态种组划分方法缺乏量化的不足。

另外,由于生境类型的复杂性,物种组成和生境之间的依赖性不是一成不变的,需要选择一个合理的标准,把环境的异质性排除掉,在相同的参照系下来评价物种组成与环境的关联性。在现有的生

态学理论中,中性理论的随机观点认为物种共存与环境之间没有明显的关联性(Hubbell & Foster, 1986; Hubbell *et al.*, 1999; Hubbell, 2001; Chave, 2004),这恰好符合本研究中所期望选择的参照标准。因此,我们借鉴中性随机思想,以浙江天童地区的31个处于不同生境地段的植物群落为例,以随机模拟的群落与环境因子的关联性作为零假设(也就是参照系),再通过与实际群落环境关联性的比较,来揭示群落物种组成的环境选择性程度。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究地位于浙江宁波天童国家森林公园及周边的南山和北仑林场区域(29°41′-50′ N, 121°36′-52′ E)。该地区森林植被保存良好,属亚热带季风气候区,年平均温度为16.2℃。全年无霜期为237.8 d, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的活动积温为5,166.2℃,年平均降雨量为1,374.7 mm。主要土壤为山地黄红壤(王祥荣, 1993; Yan *et al.*, 2006)。研究区域的地带性植被为常绿阔叶林,天童森林公园内主要以木荷+栲树群丛(*Schimeto-Castanopsietum fargesii* Association)占优势(宋永昌和王祥荣, 1995),公园外围和北仑林场发育着处于不同演替阶段的次生常绿阔叶林、灌丛、灌草丛和马尾松(*Pinus massoniana*)针叶林等群落类型(丁圣彦, 1999)。

为了研究不同群落物种组成的生境选择性,我们选取该地区31个典型群落,以其中的木本植物组成作为研究对象,各样地概况见表1。

1.2 群落调查与环境因子测定

2008年7-8月对31个样地的群落学特征和环境因子进行了调查与测定。样地大小为20 m×20 m。调查并记录样地中所有乔木和高度大于2 m或胸径大于1.0 cm的灌木的种类、个体数(实测)、盖度(估测)、胸径(实测)和基径(实测)和树高(估测)。31个样地共记录到99个木本植物种。

在调查时,同时记录海拔、地貌和群落微环境

表1 浙江天童及周边地区31个群落的样地特征
Table 1 Characteristics of selected 31 plots in Tiantong and the surrounding areas, Zhejiang Province

编号 Code	群落类型 Community types	生境类型 Habitat types	年龄 ^a Yr	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope	坡向 Exposure	群落高度 Height (m)	丰富度 ^b Species richness	马氏距离 ^c Mahalanobis distance
1	马尾松草灌 <i>Pinus massoniana</i> and herbosa mixed shrub	坡底 Bottom slope	10	82	25°	SE40°	7	9	4.06
2	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Central slope	15	161	15°	SE10°	6	16	0.79
3	栲树+木荷群落 <i>Castanopsis fargesii</i> + <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	120	272	30°	SE20°	23	12	7.58
4	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	60	245	20°	SE25°	21	13	2.95
5	马尾松+木荷群落 <i>Pinus massoniana</i> + <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	25	129	23°	SE20°	12	12	3.16
6	木荷+米槠群落 <i>Schima superba</i> + <i>Castanopsis carlesii</i> Comm.	坡底 Bottom slope	30	98	20°	SE80°	15	8	3.61
7	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> Comm.	坡中 Central slope	150	110	26°	SE45°	25	26	6.48
8	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> Comm.	坡中 Central slope	150	110	22°	SE45°	25	24	6.70
9	栲树群落 <i>Castanopsis fargesii</i> Comm.	坡中 Central slope	150	110	21°	SE45°	24	16	3.88
10	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	山脊 Hill ridge	20	157	20°	SE15°	13	12	0.84
11	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	山脊 Hill ridge	20	159	18°	SE18°	12	14	1.48
12	马尾松群落 <i>Pinus massoniana</i> Comm.	山脊 Hill ridge	20	160	18°	SE17°	11	11	1.09
13	落叶灌丛 Deciduous shrub	坡中 Central slope	10	59	10°	SE60°	6	7	3.61
14	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	60	111	20°	SE70°	22	20	5.86
15	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	55	111	20°	SE70°	21	15	3.38
16	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	60	111	20°	SE70°	22	18	2.26
17	赤皮青冈群落 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> Comm.	沟谷 Ravine	65	153	26°	SE5°	25	13	10.40
18	枫香群落 <i>Liquidambar formosana</i> Comm.	沟谷 Ravine	55	242	20°	SE18°	25	6	9.02
19	栲树+木荷群落 <i>Castanopsis fargesii</i> + <i>Schima superba</i> Comm.	山脊 Hill ridge	80	235	40°	SE80°	24	15	1.94
20	木荷群落 <i>Schima superba</i> Comm.	坡中 Central slope	65	199	25°	SE70°	23	14	2.50
21	常绿灌丛 Evergreen shrub	山脊 Hill ridge	10	230	20°	SE15°	5	17	1.70
22	落叶灌丛 Deciduous shrub	坡底 Bottom slope	8	125	30°	SE35°	5	7	10.69
23	南酸枣群落 <i>Choerospondias axillaris</i> Comm.	沟谷 Ravine	120	233	30°	SE40°	26	15	15.09
24	褐叶青冈群落 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i> Comm.	山顶 Peak	130	386	20°	SE60°	25	13	11.16
25	褐叶青冈群落 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i> Comm.	山顶 Peak	130	388	25°	SE60°	24	11	5.85
26	褐叶青冈群落 <i>Cyclobalanopsis stewardiana</i> Comm.	山顶 Peak	130	373	20°	SE63°	23	13	6.23
27	云山青冈群落 <i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i> Comm.	山顶 Peak	120	446	25°	SE55°	22	14	21.51
28	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Central slope	15	116	26°	SE20°	6	16	6.03
29	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Central slope	15	116	25°	SE20°	7	20	3.85
30	常绿灌丛 Evergreen shrub	坡中 Central slope	15	117	25°	SE20°	6	16	8.21
31	马尾松草灌 <i>Pinus massoniana</i> and herbosa mixed shrub	坡中 Central slope	10	47	30°	SE30°	5	7	8.10

a: 砍伐干扰停止后的年份; b: 木本植物; c: 详见1.3.4。
a, Years since disturbance event (deforestation), b, Woody plants, c, detailed in 1.3.4.

特征。并使用双辐射测量仪(Model DRM-FQ)测量了群落内光强(单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 使用TES-1361型便携式气候测定仪测量了空气温度。最后, 利用5点法在每个样地采集了5个土壤样品, 带回实验室测定其物理特性, 土壤容重采用环刀法、含水率采用烘干法测定, 土壤pH值采用DELTA型pH计测量。

1.3 数据分析

1.3.1 构建环境选择指数, 量化群落物种组成的环境选择性

物种对环境的适应性可以反映在多样性、盖度、高度和生物量等方面, 而群落类型则主要表现为物种的组成和比例关系。本研究综合利用群落物种组成、丰富度和多样性3个指标, 通过构建环境选择指数来定量物种与群落类型对环境的选择性大小。

为定量某物种对在群落生境的依赖度, 使用此物种在该群落的丰富度与其在31个群落丰富度之和的比例(S_{ij}), 来表征物种水平的环境选择性。如公式(1)所示:

$$S_{ij} = \text{abund}_{ij} / \text{abund}_j \quad (1)$$

其中, i 和 j 分别为物种号和群落号, abund_{ij} 代表物种 i 在群落 j 的多样性, $\text{abund}_j = \sum_i \text{abund}_{ij}$ 代表物种 i 在所有样地上的多样性之和。

以此为基础, 再使用群落各物种的环境选择指数均值, 来定量群落类型对在生境的依赖度。如公式(2)所示:

$$\text{mean}(P_j) = \sum_i S_{ij} / N_j \quad (2)$$

其中, $\text{mean}(P_j)$ 表示群落类型的环境选择指数, S_{ij} 为物种水平的环境选择性, N_j 为样地 j 上的物种数。

1.3.2 通过随机模拟确立最大和相对环境选择指数

环境异质性影响群落类型的环境选择性, 只有在排除环境异质性的影响后, 在同一参照系内比较才可较为真实地反映群落类型对环境的依赖性。鉴于此, 我们借鉴中性理论的随机观点, 即: 物种-环境关联是一个随机过程, 以随机模拟的群落与环境因子的关联性作为零假设(也就是参照系), 再通过与实际群落环境关联性的比较, 来揭示环境异质性对群落类型环境选择性的影响。

在定量物种环境选择指数的基础上(公式1), 以群落物种丰富度作为表征环境异质性大小的模拟条件(详见讨论部分), 通过多次随机模拟来计算群落类型环境选择指数的最大值(公式2), 以表征最优配置群落类型-环境关系。然后, 再通过与实际群落

环境选择指数的比较, 即: 实际群落类型环境选择指数除以随机群落环境选择指数的最大值, 从而得到相对群落类型环境选择指数, 见公式(3), 用以评价实际群落逼近最优配置群落的程度。

$$P_j^{\text{relative}} = P_j / P_j^{\text{max}} \quad (3)$$

其中, P_j^{relative} 表示相对群落类型环境选择性指数, P_j 表示实际环境选择性指数, P_j^{max} 是通过计算机多次模拟的最大值, 即最大环境选择性指数。

随机模拟过程借鉴Gotelli(2000)的物种共存模拟算法, 分别从物种或群落的角度根据等可能、总和固定、等比例3种模拟方式两两组合共得到9种算法。由于总和固定的方式限制过于严苛, 一般较少采用。本文采用了群落按丰富度等比例, 而物种按等可能的SIM6算法进行模拟, 在保持群落异质性(物种丰富度不同)特点的前提下, 最大限度地放宽多样性进入物种的限制条件, 尽可能模拟该群落所能达到的最大环境选择指数。当仅考虑单个物种的环境选择性时, 可使用按各物种的出现频率等比例的方法进行模拟。但由于本文拟研究的重点在于群落物种组成的环境选择性, 而每次计算机模拟后都会利用公式(2)将物种水平的选择性值“打包”成为群落水平选择性值, 因此将弱化物种水平的环境选择性, 且以物种出现频率构建零群落将损失一部分模拟的自由度, 不利于发现群落潜在的模拟极大值, 另因为该零模型所对应的机制较为复杂, 不易于阐明, 已超出本文所研究的核心焦点所在, 因此虽然该模拟方法也是可选的方案之一, 但并没有为本文所采用。

具体模拟过程如下: 以各群落实际物种丰富度作为限定条件, 用430个实际多样性(即实测各物种的多样性)以等概率随机进入某一特定群落, 见Gotelli(2000)的方法SIM6。在本研究中, 对31个群落99个物种共模拟了9,999次。每次随机模拟均根据公式(2)计算群落类型环境选择指数, 最后选取9,999次模拟中各群落的最大值, 作为该生境下最优配置的群落类型-环境关系。其中模拟次数(9,999次模拟)的确定办法, 是通过观察每千次模拟结果最大环境选择性指数的递增情况, 随着次数的不断增多, 大部分群落前后两次最大指数递增幅度逐渐缩小, 渐趋达到稳定, 以此作为判断本研究模拟次数是否足够充分的条件。模拟过程在R软件中编程实现(R Development Core Team, 2012), 具体程序见附录I(<http://>

www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2012-132-1.pdf)。

1.3.3 最大和相对环境选择指数的校正

随机模拟是以物种丰富度作为条件进行的, 模拟结果显示物种丰富度与模拟获得的最大环境选择指数间存在非线性负相关关系(图1), 在确保充分模拟的前提下(参见1.3.2节关于模拟次数9,999次的确定办法), 通过数理逻辑推断, 相同模拟条件的群落应具有相同最大环境选择性指数, 也即相同物种丰富度(模拟条件)的群落最大环境选择性指数也相等, 但由于计算机模拟所不可避免的精度和随机性等问题, 实际模拟结果很难达到上述要求。为弥补上述原因造成的误差(图1), 使研究结果符合逻辑, 我们以物种丰富度作为自变量, 最大环境选择指数为因变量, 拟合两者的回归关系, 以消除由计算机随机性所产生的随机误差, 并利用拟合模型的重新

预测, 使用预测值(拟合最大环境选择指数)来代替观测值(最大环境选择指数), 并以拟合后的预测值根据公式(3)重新计算出校正后的相对环境选择指数, 即拟合相对环境选择指数。

根据图1散点的趋势特征与实际经验判断, 分别选取了4种能较好反映该散点趋势特征的非线性回归模型(表2)对两者进行拟合, 最后, 综合拟合曲线与散点的符合程度及相应统计量来检验模型的优劣, 确定其中最优的回归模型, 并利用最优模型的预测值作为进一步校正的依据。

1.3.4 相对环境选择指数与生境特征的关联分析

相对环境选择性客观反映了群落类型(物种组成和配比)对环境的适应程度, 且考虑了生境异质性的影响, 我们从以下两个方面验证其有效性:

首先, 对校正后的相对环境选择性指数与6个环境因子(海拔、光照、气温、土温、土壤含水率和pH值)进行Pearson相关分析。

其次, 利用以上6个环境因子构造协方差矩阵, 分别计算31个群落环境因子与总体均值(中性生境)的马氏距离(Mahalanobis, 1936), 用来反映31个群落的综合环境特征。通过进一步分析该综合环境特征与校正后的相对环境选择性指数相关性程度, 予以揭示群落类型的环境关联性。马氏距离的计算如公式(4)所示:

$$D^2 = (x-\mu)^T \Sigma^{-1} (x-\mu) \tag{4}$$

其中, D^2 为列向量 x 相对于均值向量 μ 的Mahalanobis距离; $x=(x_1, x_2, x_3, \dots, x_{31})$ 为31个群落的6个环境因子构成的列向量, μ 为 x 的均值向量, Σ^{-1} 为6个环境因子构成的样本协方差矩阵的逆为列向量 x 相对于均值向量 μ 的Mahalanobis距离。

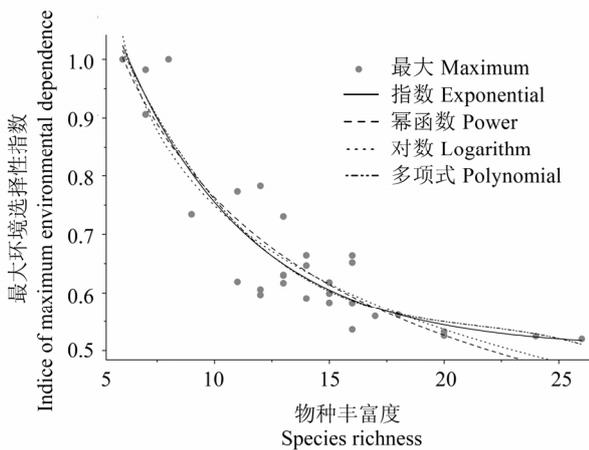


图1 最大环境选择指数与物种丰富度的非线性回归关系
Fig. 1 Nonlinear regression between index of maximum environmental dependence and species richness

表2 拟合最大环境选择指数与物种丰富度关系的4种非线性回归模型

Table 2 Four nonlinear regression models used to fitting species richness against indices of maximum environmental dependence

非线性回归模型 Nonlinear regression model	模型公式 Model
指数模型 Exponential	$y=y_0 + Ae^{-x/t}$
幂函数模型 Power	$y=ax^b$
对数模型 Logarithm	$y=a - b \ln(x + c)$
多项式模型 Polynomial	$y=a_0 + a_1x + a_2x^2 + a_3x^3$

各回归模型公式中 y 表示最大环境选择指数, x 表示物种丰富度。

Among four models, y represents indices of maximum environmental dependence and x represents species richness.

2 结果

2.1 群落物种组成的实际、最大和相对环境选择指数

由图2和表3可知, 实际群落物种组成环境选择指数的均值、最小值和最大值分别为0.242、0.029和0.714, 表明在现实异质性环境中, 31个群落类型对生境的平均选择性为24.2%, 最低仅为2.90%, 最高则达71.4%, 该结果反映了不同群落物种组成生境选择的变异极大。群落的环境选择指数越大, 表明其物种组成对生境的专一性愈强, 多度的比重相对于其他群落更大; 而在其他群落中, 这些种和群落物种组成的比例则相对较低, 这在一定程度上反映了环境对物种和物种组成的筛选作用。

随机模拟的最大环境选择指数的平均值、最小值和最大值分别为0.673、0.517和1.023, 显著大于实际环境选择指数, 表明了异质性生境与各群落物种组成的潜在最大关联性。一般情况下, 随机模拟的最大环境选择指数小于或等于1, 只有当模拟群落包含的所有物种出现在该群落, 而不出现在其他群落时, 模拟值才会等于1。因此, 不同群落最大环境选择指数的差异, 一方面反映了各群落物种组成对异质性生境的敏感程度, 另一方面也取决于群落内物种丰富度。因为如果某群落物种丰富度很高, 那么该群落成员出现在其他群落的可能性也就越大, 这显然会降低最大环境选择指数的取值。比如,

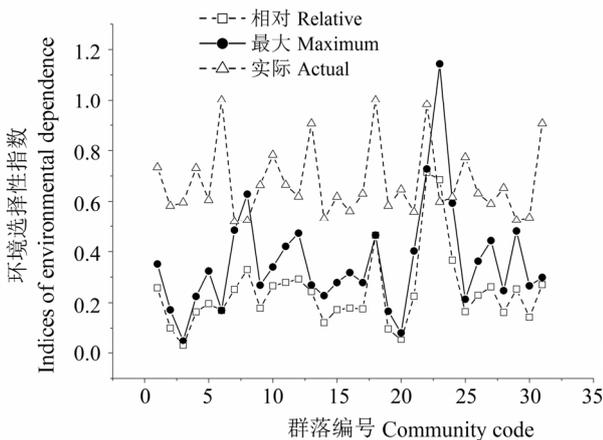


图2 浙江天童及周边地区31个群落类型的实际、最大和相对环境选择指数比较。群落编号见表1。

Fig. 2 Comparisons of actual, maximum and relative indices in environmental dependence among 31 plant communities in the Tiantong and surrounding areas. Community codes listed in Table 1.

表3 浙江天童及周边地区31个植物群落类型环境选择指数
Table 3 Indices of environmental dependence for 31 plant communities in the Tiantong region and surrounding area

群落号 Community code	实际值 Actual	最大 Maximum	相对值 Relative	拟合最大 Fitted maximum ^a	拟合相对 Fitted relative ^a
1	0.258	0.734	0.351	0.805	0.320
2	0.100	0.583	0.172	0.588	0.170
3	0.029	0.596	0.049	0.678	0.043
4	0.164	0.730	0.224	0.649	0.252
5	0.196	0.606	0.324	0.678	0.289
6	0.169	1.000	0.169	0.865	0.195
7	0.252	0.520	0.484	0.517	0.487
8	0.330	0.525	0.628	0.523	0.630
9	0.178	0.664	0.268	0.588	0.302
10	0.266	0.783	0.339	0.678	0.391
11	0.279	0.664	0.421	0.625	0.447
12	0.293	0.619	0.473	0.713	0.410
13	0.243	0.906	0.269	0.937	0.260
14	0.121	0.532	0.227	0.544	0.222
15	0.172	0.618	0.278	0.605	0.284
16	0.179	0.562	0.318	0.562	0.318
17	0.175	0.630	0.278	0.649	0.270
18	0.465	1.000	0.465	1.023	0.454
19	0.097	0.583	0.166	0.605	0.160
20	0.052	0.647	0.081	0.625	0.084
21	0.225	0.559	0.402	0.574	0.392
22	0.714	0.982	0.727	0.937	0.762
23	0.685	0.599	1.144	0.605	1.132
24	0.366	0.617	0.594	0.649	0.564
25	0.165	0.773	0.213	0.713	0.231
26	0.229	0.631	0.363	0.649	0.352
27	0.262	0.591	0.443	0.625	0.419
28	0.161	0.652	0.247	0.588	0.274
29	0.253	0.525	0.481	0.544	0.465
30	0.142	0.536	0.266	0.588	0.242
31	0.270	0.906	0.298	0.937	0.289
均值 Mean	0.242	0.673	0.360	0.673	0.358
标准差 SD	0.152	0.145	0.212	0.135	0.209
范围 Range	0.685	0.480	1.095	0.506	1.089
最大值 Max	0.714	1.000	1.144	1.023	1.132
最小值 Min	0.029	0.520	0.049	0.517	0.043

a: 拟合预测与校正参数的模型均为指数模型。群落代号同表1。
a, Both predict and adjust models based on the exponential model. Community code is the same to Table 1.

本研究中的栲树群落(7和8)的物种丰富度最高, 但其最大环境选择指数较低, 而落叶灌丛的物种丰富度较低, 但最大环境选择指数却较高。

由于最大环境选择指数反映了群落在随机情况下潜在的最大环境关联性, 而实际选择指数反映了群落对现状生境的选择性, 因此, 两者结合形成的相对环境选择指数可以综合反映以上两方面的情况。如表3所示, 31个群落类型相对环境选择指数的均值为0.360, 最小为0.049, 最大为1.144, 标准差为0.212, 变异幅度大于实际环境选择指数, 体现出较好的指示性, 反映了现实环境选择性逼近潜在最大生境选择性的程度。也就是说, 相对环境选择指数可较准确地反映群落物种组成与环境之间的关联性, 而实际环境选择指数可能会低估或高估群落物种组成对生境的依存程度。例如: 本研究31个群落类型实际环境选择指数均值(0.242)小于相对环境选择指数均值(0.360), 总体上低估了群落类型的生境关联性。

2.2 相对环境选择指数的拟合与校正

物种丰富度与最大环境选择指数间具有非线性负相关关系(图1、方法1.3.3及结果2.1)。为消除最大环境选择指数受计算机模拟随机性和精度等因素的影响, 利用表2中四种非线性模型对上述两者进行拟合(图1和表4)。

总体来看, 4个模型都能较好地拟合散点趋势特点(图1和表4), 并且统计量上也较为合理。其中, 指数模型不仅均方误差(Reduced Chi-Square)最小, 而校正 R^2 (Adj. R-Square)也最大, 说明其不但较好地消除了随机误差, 且预测值与实际值的相关性最大。而且指数模型右下角部分相比其他3类模型与散点趋势都更为贴合(图1)。因此, 我们选取指数模型作为进一步预测最大环境选择指数和校正相对环境选择指数的最优模型, 并分别重新计算了拟合最大环境选择指数与拟合相对环境选择指数(表3)。可以看出, 经指数模型校正后的各群落的拟合最大环境选择指数和相对环境选择指数跟非校正结果相比大小格局基本未发生显著变化, 总体均值相

等, 但标准差减小, 结果更趋稳定。

2.3 相对环境选择指数与生境特征的相关分析

(1) 与环境因子的 Pearson 相关分析。拟合后的相对环境选择指数与 6 个环境因子的 Pearson 相关结果如表 4 所示, 相对环境选择指数仅与空气温度显著负相关($P < 0.01$), 与其他 5 个环境因子的相关性不显著。

(2) 与马氏距离的 Pearson 相关分析。马氏距离表征了群落生境变异的综合特征, 其值越小, 表明生境越接近于 31 个群落生境的中等情况, 相反, 其值越大, 表明该生境越趋向极端特征。31 个群落生境的马氏距离如表 1 所示, 其中群落 2(灌丛)和 10(马尾松群落)的马氏距离小于 1, 说明它们的生境是最接近中性的, 而南酸枣(*Choerospondias axillaris*, 23)和云山青冈(*Cyclobalanopsis sessilifolia*, 27)群落的马氏距离大于 15, 表明其生境类型完全不同于其他群落。这一结果也与事实相符, 即: 南酸枣群落和云山青冈群落分别处在沟谷和山顶生境; 是 31 个群落中生境最为特殊极端的类型。

相对环境选择指数与马氏距离的 Pearson 相关分析显示, 两者存在显著的正相关关系($R^2 = 0.47$, $P < 0.01$), 表明生境综合特征显著影响群落类型相对环境选择指数, 回归结果见图 3。

3 讨论

3.1 基于物种多度定量化群落物种组成与环境的关系

利用物种多度研究物种-生境关联的常用方法是 Torus 转换检验(Harms *et al.*, 2001), 其基本思想是使用多度来定量物种在不同生境中的相对密度, 进而检验真实分布在随机分布条件下的概率, 通过概率来确定物种是否与某类生境显著相关(王伟等, 2011)。但是, 该方法多应用在大型动态样地中物种与生境的关联性研究, 而在区域尺度上不连续分布的群落类型的环境关联性研究中应用较少。另外,

表4 相对环境选择指数与6个环境因子的Pearson相关分析结果

Table 4 Pearson correlations between index of relative environmental dependence and each of 6 environmental variables

	海拔高度 Altitude	土壤水分 Soil water content	光照强度 Light intensity	土壤pH Soil pH	土壤温度 Soil temperature	空气温度 Air temperature
R^2	0.075	0.149	-0.105	0.167	-0.337	-0.524
P	0.689	0.424	0.575	0.370	0.063	0.002*
95% CI	(-0.287, 0.418)	(-0.217, 0.478)	(-0.442, 0.259)	(-0.199, 0.492)	(-0.618, 0.019)	(-0.741, -0.208)

* $P < 0.005$

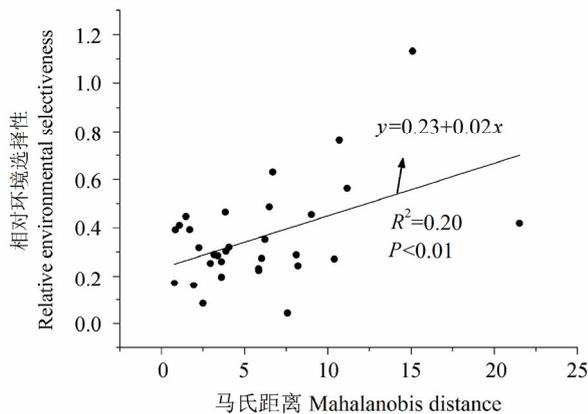


图3 相对环境选择指数与生境马氏距离的回归分析
Fig. 3 Regression relationship between index of relative environmental dependence and Mahalanobis distance

Torus转换检验法需要定义生境类型, 有主观成分的影响。

本研究采用的基于物种多度来量化群落物种组成-环境关系的方法, 是Torus转换检验思想的进一步发展。首先, 定量单个物种在跨生境群落的多度相对比例, 具有与Torus检验中计算物种在不同生境中的相对密度类似的功效。其次, 将群落内不同的物种-环境关联性量化为群落水平的环境关联性, 从而弥补了Torus检验仅停留在物种水平的不足。另外, 有别于Torus检验所采用的小样方平移式的模拟手段, 本研究采用的是显式定义的、以群落物种丰富度为概率条件的多度在物种间进行随机模拟, 从而消除了环境异质性对种团-环境选择性的影响。

一般认为, 环境条件越优越, 种的丰富度或饱和度也越大(MacArthur, 1965; Whittaker, 1965; McIntosh, 1967; 宋永昌, 2001)。本研究中在计算环境选择性指数时除使用多度变量外, 也使用物种丰富度表征环境异质性, 这是由于物种丰富度可以解释不同环境条件与群落的相互关系。因此, 该方法不但弥补了Torus检验在非连续的独立群落间无法进行平移推进模拟的不足, 且易于厘清环境异质性(本文中的物种丰富度)。但是, 该方法同时也可能忽略影响环境异质性的其他因素, 因此, 在使用物种丰富度表征环境异质性时需要慎重。

另外需要特别指出的是, 群落物种分布在空间上必然呈现一定的自相关性(王伟等, 2011), 即空间

距离较近的群落往往物种组成上也较为类似。如果在群落取样时忽略了该问题, 则会违反统计学关于重复独立性样本的要求, 并造成错误高估群落物种组成-环境关联性的可能, 即I型统计错误。Torus方法在检验物种生境关联性时, 使用的办法是比较物种在每个生境下的实际密度与模拟条件下密度的差异。由于Torus转化法使用小样地不断递推的方式进行模拟, 因而在每次模拟过程中能够保持原有的空间自相关性, 使得在实际分布与模拟分布的比较过程中不至于发生上述统计错误。而本文所研究的31个样地虽然分布的地理位置大部分较远, 但也有一部分样地空间位置较近, 且同处于一类生境, 群落类型较为相似, 存在空间自相关现象。此外, 本文的工作尚且停留在量化指数这一方面, 并没有深入细化出分布函数, 或对不同样地间指数差异做显著性检验, 否则可能会产生I型统计错误等问题, 这也是本研究存在的不足和尚待进一步完善的方面。因此在今后的研究中, 应该在空间距离较远的不同地段上重复本文的方法, 这样所得到的分析结果将更为可靠。

总体来说, 以物种为单位的环境关联性确定, 对于认识不同物种对生境的偏好具有重要的理论和实际意义。但实际的植物群落往往不是由单一物种形成的, 而是多物种共存, 并包含有复杂的种内种间关系, 而这又会对群落水平的环境关联性起到促进或抑制作用。因此, 相较于物种水平, 把包括了物种组成和种内种间关系等综合因素的群落实际物种组成作为一个有机整体, 来理解群落-环境关系具有更为重要的理论意义。

本研究是群落类型-环境关联性研究的初步探索, 我们认为还需在以下几方面进一步摸索和改进, 以适应特定的研究需要。

第一, 多度指标既可采用物种个体数, 也可用生物量(Harper, 1977; Hughes, 1988)。本研究仅采用了物种多度指标, 在反映植物的生境适宜性方面仍然存在不足, 如果采用生物量指标, 或可更显著地建立群落类型与生境的关联程度。而在利用公式(2)计算群落水平的环境关联性时, 考虑到本研究中稀有种往往以较小的相对多度出现在不同生境类型中的实际情况, 而稀有种相对于常见种对生境类型具有更独特的指示作用, 因此没有使用群落内不同物种的相对多度对公式(2)进行加权处理, 以克服广

布种对群落类型-生境关联性的弱化作用。但假设每个物种权重一致,那么其应用于某些研究可能是不适合的,因此公式(2)在未来的应用中有待进一步调整。

第二,本研究使用Gotelli(2000)的算法SIM6进行模拟,如果在确知所研究群落物种共存机制的情况下,则可适当地采用其他算法模拟,特别是在物种水平讨论环境关联性问题时,除了大片连续样地中应用Torus转换检验方法外,鉴于灵活性和适合性考虑,可优先考虑以各物种的出现频率为条件构建零群落。

第三,当所研究的群落内物种个体的多度在数量级上存在明显差异时,例如,当研究的群落类型有4个,某一物种在4个群落中各有1个个体,与另一物种在4群落中各有100个个体,根据公式1和2,这两个物种对所在群落生境的依赖度是一样的,这时就需要考虑到数量较少的稀有种可能来自对某种生境的特化,也可能来自随机传播等问题。

第四,本研究在调查的样地问题上,其群落的发育年龄差距较大,有可能对结果产生一定的影响。如果未来研究能在同一发育年龄段内的样地进行比较,结果会更有说服力。同时也需要指出的是,本文所得出的相对环境选择指数,其大小只在所研究的多个样地内相对可比,如果过度区分年龄层次,进行分组计算,虽然各组内可比,但组与组之间完全丧失了可比性。就这一点而言,在今后的研究中也要从其相对的概念来把握研究的结论,当脱离了这个参照系后,所得出的相对选择指数将没有任何意义。

3.2 群落与生境的关联性

本研究的Pearson相关分析发现,相对环境选择指数与空气温度显著相关。但这种相关性并不足以作为群落类型-环境关联性的直接证据。由于群落内物种组成是与所处环境长期协同进化形成的,而空气温度作为较弱的外部变量,很难主导这种长期的协同进化过程。因而这种相关性应该是由其他没有参与分析的环境因子相互作用造成的。

研究同时发现,相对环境选择指数与其他环境因子(土壤温度、海拔、光照强度、土壤水分和土壤pH值等)的相关性不显著。这与以往的大部分研究结果基本一致,即:通过简单的Pearson相关分析,很难界定植物的环境关联性(Westoby & Wright,

2006; Moles, 2009; Ordoñez *et al.*, 2009; Quesada *et al.*, 2009)。这可能与Pearson相关分析方法固有的特点有关,它需要两变量间具有较高的对应变化关系,但是,影响物种环境关系的因素非常复杂,尤其是群落生境特征是多因素的综合体,而通过随机抽样调查获得的变量则非常随机,因此,少数随机样本的估计变量很难满足相关分析的需要。

为了解决以上问题,本研究采用群落马氏距离来表征环境的综合特征,结果表明,相对环境选择指数与马氏距离间显著正相关,由于马氏距离表征群落生境的综合特征,因此说明生境综合特征与群落物种组成特征间具有显著关联。随环境异质性增加,相应生境的物种组成对环境的专一性也更强。进一步的回归分析发现,马氏距离等于0时(图3),回归截距为0.23,即中性生境的种团相对环境选择性为23%。另外,回归方程的斜率非常小(0.021),说明随生境异质性逐渐增加,相对环境选择性仅仅以每单位2.16%的速率缓慢递增,没有表现出急速变化的趋势。这种现象可能与本研究中31个群落生境特征的差异不足够大有关。一般而言,生境特征愈趋向极端化,此时相对环境选择性较高。例如:南酸枣群落(23)为31个群落中特有的沟谷生境,其较极端的生境类型使物种组成类型专一性更强。但是,本研究中类似南酸枣这样处于相对极端生境的群落数量很少,大部分群落虽然处于不同的生境类型,但各微环境因素的变异程度不同,导致此类群落生境类型虽偏离中性,而其变化趋势较缓慢,也就造成了相对环境选择性与生境异质性关系的变动趋势较为缓慢。总体而言,本研究的相对环境选择性与生境异质性关系表明,生境类型越偏离中性,群落类型的环境专一性越强。

致谢:感谢周武、郭明和仲强等在野外采样和室内测量工作中的帮助。

参考文献

- Abella SR, Shelburne VB (2004) Ecological species groups of South Carolina's Jocassee Gorges, southern Appalachian Mountains. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **131**, 220-231.
- Abella SR, Covington WW (2006) Vegetation-environment relationships and ecological species groups of an Arizona *Pinus ponderosa* landscape, USA. *Plant Ecology*, **185**, 255-268.

- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 241–253.
- Ding SY (丁圣彦) (1999) *Comparative Ecology of Successive Serial of Evergreen Broad-leaved Forest* (常绿阔叶林演替系列比较生态学). Henan University Press, Kaifeng. (in Chinese)
- Ellenberg H (1950) *Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden*. Eugen Ulmer, Ludwigsburg.
- Ellenberg H (1952) *Wiesen und Weiden und ihre standortliche Bewertung*. Eugen Ulmer, Ludwigsburg.
- Gotelli JN (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, **81**, 2606–2621.
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50 ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hubbell SP, Foster RB (1986) *Biology, Chance and History and the Structure of Tropical Rain Forest Tree Communities*. Harper & Row, New York.
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, Harms KE, Condit R, Wechsler B, Wright SJ, Loo de Lao S (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, **283**, 554–557.
- Hughes RN (1988) *A Functional Biology of Clinal Animals*. Croom Helm, Beckenham.
- Jiao L (焦磊), Zhang F (张峰) (2011) Ecological species groups of wetland vegetation on Lianbotan in Fen River, Shanxi. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **47**, 7–12. (in Chinese with English abstract)
- MacArthur RH (1965) Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, **40**, 510–533.
- Mahalanobis PC (1936) On the generalised distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India*, **2**, 49–55.
- McIntosh RP (1967) The continuum concept of vegetation. *Botanical Review*, **33**, 130–187.
- Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Laffan SW, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR (2009) Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, **97**, 923–932.
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 137–149.
- Ozkan K (2009) Environmental factors as influencing vegetation communities in Acipayam district of Turkey. *Journal of Environmental Biology*, **30**, 741–746.
- Quesada CA, Lloyd J, Schwarz M, Baker TR, Phillips OL, Patiño S, Czimczik C, Hodnett MG, Herrera R, Arneith A, Lloyd G, Malhi Y, Dezzio N, Luizão FJ, Santos AJB, Schmerler J, Arroyo L, Silveira M, Priante Filho N, Jimenez EM, Paiva R, Vieira I, Neill DA, Silva N, Peñuela MC, Monteagudo A, Vásquez R, Prieto A, Rudas A, Almeida S, Higuachi N, Lezama AT, López-González G, Peacock J, Fyllas NM, Alvarez Dávila E, Erwin T, di Fiore A, Chao KJ, Honorio E, Killeen T, Peña Cruz A, Pitman N, Núñez Vargas P, Salomão R, Terborgh J, Ramírez H (2009) Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical properties. *Biogeosciences Discussions*, **6**, 3993–4057.
- R Development Core Team (2012) R: *A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Song YC (宋永昌) (2001) *Vegetation Ecology* (植被生态学). East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese)
- Song YC (宋永昌), Wang XR (王祥荣) (1995) *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province* (浙江天童国家森林公园的植被和区系). Shanghai Scientific and Technical Document Publishing House, Shanghai. (in Chinese)
- Wang W (王伟), Luo ZR (骆争荣), Zhou RF (周荣飞), Xu DM (许大明), Ai JG (袁建国), Ding BY (丁炳扬) (2011) Habitat associations of woody plant species in Baishanzu subtropical broad-leaved evergreen forest. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 134–142. (in Chinese with English abstract)
- Wang XR (王祥荣) (1993) Analysis of the ecological characteristics of evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park. *Journal of Hubei University Natural Science Edition* (湖北大学学报自然科学版), **15**, 301–306. (in Chinese)
- Westoby M, Wright IJ (2006) Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 261–268.
- Whittaker RH (1965) Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, **147**, 250–260.
- Yan ER, Wang XH, Huang JJ (2006) Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil*, **289**, 187–197.
- Zhang JT (张金屯) (2011) *Quantitative Ecology*, 2nd edn. (数量生态学 第二版). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang JT (张金屯), Jiao R (焦蓉) (2003) Interspecific association between woody plants in shenweigou of Guandi Mountains, Shanxi province. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **23**, 458–463. (in Chinese)

(责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 周玉荣)

附录I 基于植物多度的群落物种组成与环境关联性模拟程序(模拟过程在R软件中编程实现)

Appendix I Simulation program for Analysis of plant abundance-based association between community species composition and environment properties(R Development Core Team, 2012)
<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/w2012-132-1.pdf>