亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局 及其对生境过滤的响应

田锴^①, 陈磊^{②*}, 米湘成^②, 马克平^②, 陈建华^{①*}

① 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004;

② 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

* 联系人, E-mail: sky78@zjnu.cn; hebeery@gmail.com

2013-02-01 收稿, 2013-03-25 接受

浙江省自然科学基金(Y5100361)和植被与环境变化国家重点实验室青年人才项目(2011qnrc01)资助

摘要 虽然生境过滤对群落多样性及空间分布格局的影响被普遍承认, 很多研究也对不同年龄结构树木与生境的关联程度及种间差异进行了探讨, 但是针对植物生活史初期特别是植物更新与生境过滤的关系及其对群落结构的影响却鲜有报道. 本文综合分析了古田山亚热带常绿阔叶林 24 hm² 样地幼苗空间分布、更新动态与生境的关系, 结果显示: (1) 对 24 个物种更新格局进行基于 Torus-translation 的生境关联性检验, 有 11 个物种表现出与特定生境类型显著相关, 其中 7 个树种表现出对特定生境的显著正关联; (2) 通过对幼苗群落中存活一年以上个体的指示种分析, 确定了 8 个具有代表性的生境指示种及 8 对物种组合单元; (3) 通过与以往针对胸径 ≥ 1 cm 木本植物(非幼苗个体)的相关研究结果进行比较, 发现样地内不同树木的幼苗与其对应的非幼苗个体的生境关联性均存在差别, 表明生境过滤的影响会随着树木生活史阶段的不同而有所差别. 研究结果从不同角度证实了生境过滤对森林幼苗更新的影响, 进一步说明了物种和生境关联性、生物个体间相互作用等生态学过程在树木生活史初期就已有体现, 并对整个森林群落多样性格局的形成具有重要影响.

关键词

幼苗更新
物种-生境关联
生境过滤
物种共存
动态监测样地
古田山

作为陆地生态系统最重要的组成部分之一, 森林群落承载了绝大部分的生物多样性, 其中木本植物多样性是维持森林生态系统服务和功能的物质基础. 多种生态学过程对植物群落的结构和功能具有重要影响, 根据生态位理论, 群落构建过程(community assembly)可看作是区域物种库物种经过扩散、生物和非生物因子共同作用而选入局域群落的一个筛选过程^[1,2]. 生境过滤和生物之间的相互作用组成了群落构建的 2 个基本驱动力^[3-5], 进而形成特定的群落结构并形成了群落生物多样性格局^[6], 二者在群落构建中的相对重要性也成为了近年来的研究热点.

在研究森林群落格局、探讨物种共存机制时, 许

多生态学过程在树木生活史初期就开始发挥作用. 更新生态位(regeneration niche hypothesis)假说认为: 为了能够实现物种共存, 不同物种在种子生产、扩散和萌发所需的条件具有一定程度的交叉, 但是通过权衡营养体竞争和繁殖更新策略, 物种在不同的生活史周期形成生态位分化, 从而能够避免竞争排除. 植物更新初期的生态位分化对维持群落多样性格局具有重要意义^[7]; 通过整合生态位理论和中性理论, Tilman^[8]提出的随机生态位理论(stochastic niche theory)也强调了物种早期扩散过程繁殖体入侵时随机作用的重要性.

早在 1934 年, Gause 提出竞争排除假说(com-

引用格式: 田锴, 陈磊, 米湘成, 等. 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应. 科学通报, 2013, 58: 3561–3569

Tian K, Chen L, Mi X C, et al. The effect of habitat filtering on tree seedling distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2013, 58: 3561–3569, doi: 10.1360/972013-165

petitive exclusion principle), 认为生态位分化是维持物种共存的必要条件, 许多研究也都表明生态位分化的确对群落构建至关重要^[9-12]. 但是以往在环境异质性(environmental heterogeneity)及物种生境关联性(habitat association)对多样性影响方面的研究大都仅限于胸径(diameter at breast height, 1.3 m above ground, 简称 d.b.h.) ≥ 1 cm 的木本植物(非幼苗个体, 下同)^[13-15], 鲜有研究探讨这些过程对树木生活史早期阶段的影响. 在木本植物的整个生活史中, 幼苗到幼树阶段是群落中树木定植的瓶颈期, 直接影响群落结构的形成, 保持一定数量和结构的幼苗库是森林群落得以延续、应对各种干扰及胁迫的重要保障. 在这个阶段生物因子和非生物因子驱动的各种生态学过程都能影响幼苗动态及其空间分布格局, 继而影响森林群落的组成, 并最终决定森林的生态系统功能^[7]. 幼苗生长发育是树木生长过程和群落更新的关键, 即便幼苗的定植和存活状况随环境梯度的变化而显著改变, 继而影响到群落整体的多度格局, 这种生境关联性仍是难以检测的. 因为难以区分幼苗的空间格局到底是对外界环境条件变化的响应还是仅仅由扩散限制引起, 在热带森林中, 和母树相比, 幼苗对小尺度的外界环境条件更敏感^[16]. 同时随着季节和时间的变化, 生物个体之间无处不在的相互影响, 会改变不同物种幼苗种群在整个植物群落中的生境关联性表现^[17,18].

以往对幼苗和非幼苗个体数据的分析存在不同的研究偏重, 分析方法也很不相同, 如研究生境异质性问题时, 往往使用成年个体作为研究对象, 而幼苗更新数据常被用来研究扩散限制, 由此导致无法精确比较各种方法得到的结果. 植物的生长、发育和繁殖扩增的各个阶段均受到环境因子(包括生物因子和非生物因子)的影响, 生境关联性在成树及幼树个体的多样性格局中的作用已得到普遍认可^[19-23], 不同树木种群的更新所需要的外界环境条件有所差异, 这些环境条件影响到了幼龄个体的早期存活^[7]. 因此有理由认为, 群落整体的生境关联性特征可能与其不同物种生活史早期幼苗的定植格局对环境的响应有关, 二者的关系不容忽视. Metz^[24]对厄瓜多尔 Yasuní 样地幼苗的长期研究表明, 植物幼苗在不同生境类型中死亡率不同, 而该样地中成年树木的生境关联性正是幼苗存活表现差异的结果.

综上所述, 对森林木本植物幼苗组成及更新动

态的研究将有助于了解森林群落木本植物动态驱动因子, 探讨多样性维持机制, 对实现森林生物多样性的有效保护和可持续利用具有重要意义. 本文以浙江古田山 24 hm² 动态监测样地为平台, 对我国中亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗进行研究, 旨在探讨: (1) 幼苗群落结构组成在不同生境中的差别及其与不同生活史阶段植物分布格局的关系; (2) 生境过滤是否对幼苗更新产生影响, 物种更新-生境关联程度如何; (3) 物种及物种组合更新的生境特异化程度.

1 材料与方法

1.1 研究地区和样地概况

古田山国家级自然保护区(29°10'19.4"~29°17'41.4"N, 118°03'49.7"~118°11'12.2"E)位于浙江省开化县苏庄镇境内, 总面积 8107 hm², 拥有典型的中亚热带常绿阔叶林. 区域内地形复杂陡峭, 山地坡度一般在 30°左右, 最大的达 70°. 属中亚热带季风气候, 年平均温度为 15.3℃, 最热月均温 28.9℃, 最冷月均温 4.1℃, 年降水量 1963.7 mm, 年降雨天数约 140 d, 年日照时数 1747.5 h, 无霜期约 250 d^[25]. 2005 年在古田山保护区的核心区域按 CTFS (the centre for tropical forest science) 的样地建设方法(<http://www.ctfs.si.edu/>), 建立了一个 24 hm² 的永久监测样地(GTS), 标定并调查样地内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm 的木本植物. 具体测定每株植物的种名、胸径和坐标等, 并逐一挂牌标记. 古田山 24 hm² 森林样地是中国森林生物多样性监测网络(<http://www.cfbiodiv.org/>)的重要组成部分^[14,26].

1.2 样方布置和数据采集

为监测 24 hm² 样地内幼苗和种子雨动态, 本实验室于 2006 年 5 月起建立了 130 个种子雨和幼苗监测样站, 最近 2 个样站间距的平均值为 19.36 ± 2.9 m^[27], 每个样站由 1 个 0.5 m² 的种子雨收集器和 3 个 1 m $\times$ 1 m 的幼苗监测样方组成. 对 1 m² 样方内出现的所有 d.b.h. <1 cm 的木本植物幼苗进行挂牌、标记、定位、鉴定及测量(幼苗高度、存活状态、根萌及叶片数等). 为监测林窗对幼苗更新和存活的影响, 在 2006 年 8 月增设了 39 个监测样站, 2006 年和 2007 年对苗区每年进行 3 次调查(5, 8 和 11 月), 之后每年 2 次(5 和 8 月). 为避免 2008 年 2 月份雪灾对结果的

影响, 本文根据 2006 年 8 月~2007 年 11 月 169 个样站的监测数据对古田山 24 hm² 样地木本植物幼苗进行分析研究。

1.3 研究方法

在众多环境因子中, 地形因素对幼苗动态的影响巨大, 地形的变化可以影响并放大其他生物和非生物因子的作用。例如, 古田山 24 hm² 样地土壤中可获取的水分和养分的梯度, 以及干扰格局都与地形有密切的相关性^[28,29]。本研究依据 Legendre 等人^[12]构建的地形因子和 d.b.h.≥1 cm 树木分布的多元回归树(multivariate regression tree, MRT)分析结果, 将古田山 24 hm² 样地生境类型的划分为 5 个生境类型: 低地山谷(low valley, type 1), 低地山脊(low ridge, type 2), 中坡(mid-slope, type 3), 高坡(high slope, type 4), 高地山脊(high ridg, type 5)。通过分析幼苗更新在不同生境内的分布格局及其生境关联性, 探讨生境过滤对亚热带森林群落生物多样性维持的影响。

(i) 幼苗更新格局。统计监测到幼苗的物种组成结构和数量差异, 用 rarefaction 抽样原则比较分布于不同生境内的幼苗多度和丰富度^[30,31]; 统计各物种的重要值信息, 重要值=相对多度+相对频度^[32], 其中 相对多度 = $\frac{\text{目标种的多度}}{\text{所有种的多度和}} \times 100$, 相对频度 = $\frac{\text{目标种的频度}}{\text{所有种的频度和}} \times 100$ ^[33], 这里频度以幼苗出现的 1 m²×1 m² 样方数计算。

(ii) 幼苗-生境关联性检验。本实验室以样站为研究单元, 用 Torus-translation 方法^[19]对幼苗更新进行生境关联性检验。保持样地内各单位样方(20 m²×20 m²)的相对空间位置不变, 依次纵向或横向平移一个单位作为一次转换(translation), 2 个方向上产生 600 个, 再经镜像和反向转换后总共可以得到 2400 个模拟的样地生境图, 其中只有 1 个是真实的存在, 同时保持各样站位置及其中幼苗物种的多度信息在每张图上不变, 便能得到一组(2400 个)幼苗物种在不同生境里相对多度的分布(视其为零分布)。在显著水平 $\alpha=0.05$ 条件下, 根据双尾检验原则, 若实际生境类型分布图中某物种的相对多度超出了至少 97.5% 的零分布(实际值为零分布中最大或最小的 60 个之一), 则认为相比随机空间过程作用的零假设,

目标种的分布与某类生境存在显著的正关联或负关联^[14,24]。为避免因取样量不足带来的随机效应干扰, 仅对幼苗更新多度大于 20 株的物种进行了分析。

(iii) 指示种分析。指示种(indicator species)是鉴于某些物种的生境偏好, 从而被选作特定群落、生境、环境条件或变化的指示或代表物种^[34-36]。为量化幼苗更新对生境特化的程度, 本研究对苗龄至少达 1 年的幼苗进行指示种分析。根据根据 Dufrêne 和 Legendre^[37], de Cáceres 和 Legendre^[38], de Cáceres 等人^[39]改进的指示种分析方法, 以不同生境组合(habitat combination)为单元, 计算物种在不同生境单元中经等价权重(group-equalized)后的指示值(IndVal.g), 以及用来表示关联程度大小的物种-生境关联度(strength of species-habitat associations, r_{pb}), 并考虑物种联合(species combination)的情况进行必要补充^[37-39], 计算公式如下:

$$\text{IndVal.g} = A.g \times B = \frac{\frac{N}{k} \sum_{i \in C} \frac{a_i}{N_i}}{\frac{N}{k} \sum_{i \in K} \frac{a_i}{N_i}} \times \frac{\sum_{i \in C} n_i}{\sum_{i \in C} N_i}, \quad (1)$$

$$r_{pb} = \sqrt{\text{IndVal.g}}, \quad (2)$$

其中, N 为样站数, N_i 为属于生境类型 i ($i=1, 2, 3, 4, 5$) 的样站数, n 为目标种出现的样站数, n_i 为其在生境类型 i 中出现的样站数, a 为目标种的多度, a_i 为其在生境类型 i 中的多度, K 为所有属于生境类型 k 的样站集合, C 为属于某一特定的生境类型组合 c 的样站集合。指示值可分为 2 部分: $A.g$ 的大小预测某物种可以作为某种生境组合的指示种的能力(正关联程度), B 则代表着该目标种在该生境中出现的频度(被发现概率)。

本研究所有的计算和绘图均在统计学软件 R 2.14.0 (R Development Core Team, <http://www.R-project.org>)中进行, 其中 rarefaction 抽样物种丰富度用 vegan 包^[40]计算, 指示种分析和检验用 indicpecies 包^[38,39]计算。

2 研究结果

2.1 幼苗更新格局

每个样站的生境类型参照其所在 20 m²×20 m² 样方的 MRT 计算结果^[12], 169 个样站的布置几乎涵盖了样地所有生境类型(表 1), 只是没有覆盖到高坡

表 1 古田山 24 hm² 样地幼苗监测样站不同生境里的幼苗更新数量和物种丰富度

生境类型	低地山谷(type 1)	低地山脊(type 2)	中位山坡(type 3)	高地山脊(type 5)	整个样地(all types)
样站数(No. of stations)	70	82	4	13	169
幼苗数量(abundance)	3078	2165	163	294	5700
物种数(species richness)	79	56	19	36	95

(type 4, 此类生境仅占样地总面积的 1.33%). 样地的主要生境类型是低地山谷(low valley, type 1)和低地山脊(low ridge, type 2), 虽然在低地山谷布设的监测样站要少于后者, 但无论是在被监测幼苗的数量还是物种丰富度上, 低地山谷都是幼苗分布最普遍的生境类型(表 1, 图 1). 另外, 本研究对监测样方幼苗组成进行了分析, 在 507 个 1 m² 小样方共记录到 95 种(5700 株)木本植物幼苗, 个体数大于 50 株的有甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)、红楠(*Machilus thunbergii*)、赤楠(*Syzygium buxifolium*)等 12 种, 其总数约占全部幼苗数量的 87.70%, 重要值之和为 160.45 (占总量的 80.23%)(表 S1); 大于等于 10 株小于 50 株的幼苗有 27 种, 共计 555 株, 小于 10 株的为 56 种, 146 株, 重要值分别占总量的 15.50% 和 4.50%; 仅记录到 1 株的幼苗有 29 种, 占监测物种数的 30.53%.

2.2 幼苗树种更新的生境关联性

Torus-translation 检验显示, 监测到多度大于 20 株的 24 个物种中, 有 11 种(45.83%)表现出至少与一种类型的生境显著相关(表 S2), 说明树木在幼苗阶段已展现出明显的生境关联性. 排除可能存在的空间自相关, 幼苗的更新存在生境关联性, 具体表现为: 与低地山谷正相关的有苦槠木(*Fraxinus insularis*)和矩形叶鼠刺 (*Iteaoblona*) 2 个种, 负相关的有木荷、

赤楠、甜槠 3 种; 与低地山脊正相关的有甜槠、木荷和赤楠 3 种, 负相关有杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)、毛花连蕊茶(*Camellia fraterna*)、细叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinaefolia*)、隔药铃(*Eurya muricata*)、矩形叶鼠刺、苦槠木和红楠 7 种; 没有与中坡显著相关的物种; 与高地山脊无负相关种, 正相关有柳叶蜡梅(*Chimonanthus salicifolius*)和细叶青冈 2 种.

2.3 生境指示种分析

为了检测生境过滤的作用和物种响应后的生境特化程度, 计算了存活年龄不小于 1 年(1406 株, 84 种)的幼苗生境关联程度(r_{pb}), 以及经随机重复化检验(permutation test)^[38]支持零假设(关联不显著)的概率(p).

重复检验显示($n=999$), 84 种树木幼苗中有 11 种(13.1%)有可能成为某一生境类型的指示种, 其中 10 个种与单一的生境类型密切相关, 有 1 个种与不少于 3 个生境的组合密切相关, 不存在与某 2 个生境联合密切相关的物种. 中坡(type 3)里的样站数很少, 却有 4 个种与之关联, 进一步观察发现除了细叶青冈(21 株), 另外 3 个种的幼苗均不及 5 株, 由此得到不同生境类型中具有代表性的生境指示种 8 个(表 2), 表示树木在幼苗定植时期就已经产生了明显的生态位分化. 不同树种的分化程度存在差异, 如木荷 $A.g$ 和 B 两部分的值均高达 0.8 以上, 反映了高位山脊(type 5)对其幼苗的更新极其有利.

为了进一步分析样地幼苗的生境关联性, 把在某类生境中同时出现的物种看作小的共存单位, 作为一个物种组合单元(species combination)对之前的结果进行补充和检验, 发现小于 5 个种数的组合中 $A.g \geq 0.5$ 且 $B \geq 0.25$ 的组合有 8 个(表 3), 说明幼苗生态位的分化其实不仅表现在单一物种层次上, 更可能表现在物种功能群的分化方面. 各个生境中甜槠都无生存阻力, 只是与其在不同生境中明显共存的物种具有一些差异, 如低地山谷中是毛花连蕊茶, 低地山脊中是赤楠, 高地山脊中有木荷、厚皮香等, 表明

图 1 古田山 24 hm² 样地幼苗在不同生境中的物种丰富度随着 rarefaction 抽样数增加的累计曲线

表 2 古田山 24 hm²样地各生境组合的幼苗指示种分析结果^{a)}

物种名 Species	生境组合 Hab. Comb	关联度 r_{pb}	p	A.g	B
矩形叶鼠刺(<i>I. oblonga</i>)	1	0.482	0.045	1.000	0.232
杨梅叶蚊母树(<i>D. myricoides</i>)	1	0.457	0.05	0.901	0.232
细叶青冈(<i>C. myrsinaefolia</i>)	3	0.650	0.005	0.846	0.159
木荷(<i>S. superba</i>)	5	0.859	0.005	0.872	0.846
苦槠木(<i>F. insularis</i>)	5	0.546	0.005	0.970	0.308
映山红(<i>Rhododendron simsii</i>)	5	0.504	0.035	0.826	0.308
山榧(<i>Lindera reflexa</i>)	5	0.455	0.035	0.895	0.231
红楠(<i>M. thunbergii</i>)	1+3+5	0.567	0.050	0.863	0.372

a) A.g 代表某物种与特定生境的正相关程度; B 代表目标种在特定生境中被发现的概率; p 为显著度, r_{pb} 为指示值的平方根; 即物种-生境关联度

表 3 古田山 24 hm²样地不同生境里指示值较高的物种组合

物种名 species	关联生境 Hab.	A.g	B	r_{pb}
甜槠+毛花连蕊茶 <i>C. eyrei</i> <i>C. fraternal</i>	1	0.722	0.319	0.480
红楠+浙江新木姜子 <i>M. thunbergii</i> + <i>N. aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	1	0.833	0.275	0.479
甜槠+红楠 <i>C. eyrei</i> + <i>M. thunbergii</i>	1	0.806	0.275	0.471
甜槠+浙江新木姜子 <i>C. eyrei</i> + <i>N. aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	1	0.550	0.333	0.428
甜槠+赤楠 <i>C. eyrei</i> + <i>S. buxifolirm</i>	2	0.646	0.338	0.467
甜槠+苦槠木 <i>C. eyrei</i> + <i>F. insularis</i>	5	1.000	0.308	0.555
厚皮香+木荷 <i>Ternstroemia gymnanthera</i> + <i>S. superba</i>	5	0.714	0.385	0.524
厚皮香+木荷+甜槠 <i>T. gymnanthera</i> + <i>S. superba</i> + <i>C. eyrei</i>	5	0.667	0.308	0.453

甜槠是整个幼苗群落的绝对优势种。之前显示无指示种的低地山脊中,甜槠+赤楠具有较高的指示值,二者的幼苗更新也都表现出与低地山脊的显著正相关(表 S2),反映了该组合的幼苗共同在低地山脊中出现时都会有良好的存活表现,可以代表该生境下的幼苗群落结构特征。不同生境类型中代表性幼苗指示种的空间分布格局见图 S1。

3 结论与讨论

3.1 幼苗群落组成及生境分异

不同时空格局中的生境多样化或环境异质性对群落格局和物种共存具有重要意义^[16]。古田山 24 hm²样地地势较陡,最高高差为 268.6 m,坡度范围 12.97°~62°。样地中有 4 条沟谷常年有水流,各生境中幼苗更新情况表明,水分和光照条件可能是幼苗定植的重要环境因素(表 1,图 1),主要物种在定植过程中的限制性生境因素产生了分异:属于耐荫树种的幼苗,如毛花连蕊茶、杨梅叶蚊母树等的分布主要集中于水分充足的山谷地带,而甜槠、短柄枹(*Quercus*

serrata)等阳生树种则可以在光线充足的山脊上大量更新。

样地内幼苗更新组成结构良好,对比样地内胸径≥1 cm 树木群落组成^[26],样地内的主要幼苗树种,其非幼苗个体也是样地的优势种,如乔木层树种甜槠、木荷和红楠,亚乔木层树种浙江新木姜子,灌木层树种柳叶蜡梅和赤楠等;另有一些阳生先锋树种,如马尾松(*Pinus massoniana*)和短柄枹,虽然在群落中有很高的重要值,但是幼苗库的储备却很少,仅分别记录到更新个体 14 和 16 株,在群落中有被排除的趋势,然而这些先锋树种的更新依赖于干扰,一旦有足够强度的干扰条件出现,它们会表现出快速扩增的能力,是干扰后更新(advanced regeneration)的主要力量^[41];同时,幼苗更新过程存在爆发现象,2 年内记录到的主要物种木荷、苦槠木和野漆树等(表 S1)的绝大多数个体都是 2007 年 5 月份调查中出现的,这些萌发幼苗在随后半年内大多无法存活(死亡量分别为 2489, 390, 330 株),表现出种子雨和幼苗更新的大小年差异。这些结果说明了幼苗在不同生境中分布的差异性表现,是生境筛选和物种生活史策略共

同作用的结果.

3.2 幼苗更新的生境关联性

样地中幼苗的 Torus-translation 检验显示了许多树木幼苗的分布具有显著的生境关联性(表 S2). 对比样地内胸径 ≥ 1 cm 树木的 Torus-translation 生境关联性检验结果($\alpha=0.01$ 的单尾检验), 60 个树种中就有 52 种(86.67%)在幼树、亚成年树或成树阶段与至少一种生境类型显著正相关^[14], 本研究中 24 个幼苗树种中有 11 个与特定生境具有显著关联性. 然而生境相关性对幼苗的影响可能在较短的格局过程中并不能完全展示, 一些显著的表现信息可能由于不同年份里各种气候上、物理环境或生物因素的干扰而被掩盖掉, 厄瓜多尔 Yasuní 样地幼苗长期监测的最新研究结果就显示, 随着检测时间尺度的增加, 环境异质性的影响效应将更为广泛和明显^[24].

虽然 Torus 检验可以消除一定程度的空间自相关, 样地中并不是所有树种都有广泛分布的种源(species source), 受扩散限制(dispersal limitation)影响的树种, 若母树分布具有显著的生境偏好, 则其幼苗表现出的生境相关性可能仅仅是这种中性过程的作用结果, 与幼苗-生境关联性并无太大关系. 幼苗的空间分布同时受生境异质性和母树分布的影响, 在决定日后种群格局的过程中, 幼苗和非幼苗个体的生境关联性并不独立, 而是相互影响、互相作用的.

进行物种生境关联性研究对植物生活史阶段的划分是很重要的^[42,43]. 对比样地胸径 ≥ 1 cm 树木的生境关联性研究结果^[14], 很多植物幼苗更新的生境关联性与同种非幼苗个体的情况存在一定的相似性, 与特定生境显著正相关的 7 个幼苗树种(表 S2)里, 有 5 个种的非幼苗个体也与相同生境正相关. 山谷和山脊是水热条件相反的不同环境类型, 幼苗更新格局和非幼苗个体分布格局生境关联性的一致性在样地中普遍存在, 如毛花连蕊茶, 所有年龄阶段个体均与低地山谷正关联(图 S2(a)); 红楠和杨梅叶蚊母树(图 S2(b)和(c))的幼苗只表现出与低地山脊的显著负相关, 其对应的非幼苗个体和具有相反环境条件的低地山谷显著正关联; 类似地, 短柄枹幼苗与低地山谷负相关, 其胸径 ≥ 1 cm 个体也表现出高地山脊的显著正关联. 但也有一些植物幼苗和非幼苗个体的生境关联性结果存在差异, 如栲树(*Castanopsis fargesii*)所有 d.b.h. ≥ 1 cm 的非幼苗个体在幼树、亚成年树、

成树 3 个阶段均具有显著的低地山脊关联性, 而其幼苗更新却未与任何生境显著相关(图 S2(d)); 同样地, 柳叶蜡梅幼苗表现出与高地山脊正相关, 而其幼树或成树均未对任一生境类型具有显著关联性; 隔药柃(*Eurya muricata*)幼苗具表现出对低地山谷负相关, 幼树和亚成年树却表现出对该生境的显著正相关. 这表明树木不同生活史阶段个体的生境关联性是密切相关的, 通过对树木及其幼苗格局分布图的对比, 不难看出二者的紧密相关, 说明扩散限制作用在古田山样地树木幼苗定植过程中的作用是不能被排除的, 同时一些幼苗更新的生境关联性在不同生活史阶段存在差异, 可能是由于生理需求、选择压力等因子变动的影响, 植物对环境因子的偏好性发生了变化.

3.3 幼苗对生境的特化程度(指示种分析)

在古田山 24 hm² 样地中, 山脊尤其是高海拔山脊, 具有优良的光照条件但容易产生干旱胁迫, 相反地, 山谷中有良好的水资源却比较荫蔽. 为了适应、有效利用这些环境资源并最大限度地实现物种共存, 根据生态位理论, 植物群落往往会产生生态位分化. 本研究发现一些幼苗的定植结果与特定生境类型的相互选择、紧密相关, 可以作为某些生境的指示或代表种.

幼苗萌发后往往容易受到各种因素的影响而只能存活很短时间, 指示种分析表明, 8 种树木幼苗具有强烈的生境特化(表 2). 和 Legendre 等人^[12]对样地非幼苗树木分析所得 3 种生境(type 1, 4, 5)共 9 个指示种的比较发现, 仅在高位山脊(type 5)中有一个相同的指示种(山榧, *Lindera reflexa*), 推测该种树木幼苗的定植过程受扩散限制的影响较大, 这种差异在某种程度上说明幼苗阶段的生态位分化和生境相关性对整个森林多样性格局的维持具有不同于非幼苗个体的特殊意义和作用. 在整个 24 hm² 样地中甜槠是幼苗群落的绝对优势种^[26], 虽然其幼苗更新更偏好于光线充足的山脊地段(表 S2), 但是其种群在各个生境环境中均无太大的生存压力(表 3, 图 S1). 低地山脊(type 2)的范围很广却没有表现显著的指示种, 然而对物种组合的指示值分析显示, 甜槠+赤楠的幼苗组合可以作为该生境林下幼苗群落的代表(表 3). 观察不同生境类型的中代表性幼苗物种在所有样站里的数量分布, 以及同种非幼苗个体在样地里的分布格局(图 S1)发现, 幼苗的生境关联性和生境特化

程度并不是单一的过程决定的,许多树种在某些样站里有大量存活时,这些样站周围同种非幼苗个体的密度往往也很高,体现了扩散限制等中性过程在群落构建过程初期的影响,不同物种、生长过程的不同阶段,在不同生境里的表现趋于多样化。

4 总结

用指示值计算幼苗生境特化程度和 Torus-translation 分析所得幼苗更新的生境相关性结果基本一致:低地山谷的主要指示种如矩形叶鼠刺,幼苗更新格局与该生境也有显著的正相关,另一个代表种杨梅叶蚊母树的更新格局虽没有显著与低地山谷正相关,却表现出对相反生境——低地山脊的显著负相关;中坡的代表种细叶青冈,其幼苗更新表现出对相似生境高地山脊的正相关及对相反生境低地山脊的负相关;高地山脊的代表种木荷,其幼苗更新也表现出与山脊的显著正相关;红楠与除低地山脊之外的3个生境组合密切相关外,其更新格局也表现出与低地山脊的负相关,说明幼苗对生境过滤的响应过程是与其更新格局的生境关联性密切相关的。但部分物种的分析结果也存在差异:如苦槠木可以作为高地山脊的代表种,其幼苗更新却与低地山谷显著正相关,与低地山脊显著负相关,说明该树种最初在水分优异的低谷地带曾萌发过大量幼苗,然而其最终可以良好定植的生境却是光线条件较好的高海拔山谷。此外,群落的绝对优势种甜槠,幼苗种群在整个样地中均有很强的竞争力,更新个体在山脊地带的分布比较集中,与其非幼苗树木个体的分布和生境关联性也保持一致。

观察幼苗在样站里的数量分布及其同种非幼苗个体在样地里的分布格局(图1,图S1),发现幼苗生境关联性与非幼苗树木的分布及种子雨扩散之间并不是独立的,许多幼苗的空间分布受母树分布和生境异质性的共同影响。西双版纳和长白山样地的幼苗群落也有类似结果^[44,45],说明群落中从种子雨散布、幼苗更新以及不同年龄结构(幼苗至成年树)树木个体的相互作用关系也是整个群落分布格局的重要决定因素^[46,47]。幼苗和非幼苗个体的分布及多样性格局是多种物种共存理论(如生态位理论中的生境关联性、中性理论的扩散限制等),以及众多群落生态学现象和过程之间互相影响、相互作用的一种存在,不能简单地认定某个生活史阶段的生境关联性决定了另一个阶段个体的分布,而需要具体地分析。

综上所述,本研究观测到的幼苗对生境异质性的响应特点表明,以地形因素为主导的生境异质性的对树木幼苗的更新具有影响,不同物种对特定生境的表现存在较大差异,幼苗更新-生境关联性响应的形式和程度趋于多样化,说明对整个森林树木群落分布格局和物种共存维持的研究中有重要表现意义的生境异质性,在森林的幼苗结构组成中已经有所体现。不同物种表现的差异性使其中某些种在特定环境中更有更大的概率存活下来,从而保障更多的物种有机会在不同生境类型中成长至林冠层,这种响应对古田山亚热带常绿阔叶林物种多样性的维持具有重要贡献。今后的研究应继续在更长尺度上进行监测和研究,同时应考虑扩大样本量,以便更准确地分析幼苗在物种定植、存活格局和过程中的表现,进一步完善亚热带森林群落的物种多样性维持机制。

致谢 感谢方腾、陈声文、赖祯熙等古田山保护区和24 hm²样地的工作人员对每年幼苗监测工作的大力相助;感谢为古田山24 hm²样地建设付出努力的各位老师、同学及工人师傅。

参考文献

- 1 Diamond J M. Assembly of species communities. In: Cody M L, Diamond J M, eds. Ecology and Evolution of Communities. Cambridge: Belknap Press of Harvard University, 1975. 342–444
- 2 Keddy P A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. J Veg Sci, 1992, 3: 157–164
- 3 MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. Am Nat, 1967, 101: 377
- 4 Wilson J, Gitay H. Limitations to species coexistence: Evidence for competition from field observations, using a patch model. J Veg Sci, 1995, 6: 369–376
- 5 Grime J. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. J Veg Sci, 2006, 17: 255–260

- 6 Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, et al. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 475–505
- 7 Grubb P J. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol Rev*, 1977, 52: 107–145
- 8 Tilman D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 10854–10861
- 9 Chase J M. Community assembly: When should history matter? *Oecologia*, 2003, 136: 489–498
- 10 Chase J M, Leibold M A. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Chicago: University of Chicago Press, 2003
- 11 Mouquet N, Leadley P, Meriguet J, et al. Immigration and local competition in herbaceous plant communities: A three-year seed-sowing experiment. *Oikos*, 2004, 104: 77–90
- 12 Legendre P, Mi X C, Ren H B, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90: 663–674
- 13 祝燕, 白帆, 刘海丰, 等. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. *生物多样性*, 2011, 19: 252–295
- 14 Lai J S, Mi X C, Ren H B, et al. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *J Veg Sci*, 2009, 20: 415–423
- 15 Ye J, Hao Z Q, Xie P, et al. Habitat associations of saplings and adults in an old-growth temperate forest in the Changbai mountains, northeastern China. *For Stud China*, 2011, 13: 13–22
- 16 Wright S J. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1–14
- 17 Fine P V A, Mesones I, Coley P D. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 2004, 305: 663–665
- 18 Metz M R, Sousa W P, Valencia R. Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 2010, 91: 3675–3685
- 19 Harms K E, Condit R, Hubbell S P, et al. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J Ecol*, 2001, 89: 947–959
- 20 Debski I, Burslem D F R P, Palmiotto P A, et al. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: Implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 2002, 83: 2005–2018
- 21 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 Ecol*, 2004, 92: 214–229
- 22 Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Esufali S, et al. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *J Trop Ecol*, 2006, 22: 371–384
- 23 Yamada T, Tomita A, Itoh A, et al. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. *J Veg Sci*, 2006, 17: 559–566
- 24 Metz M R. Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *J Ecol*, 2012, 100: 969–979
- 25 楼炉煥, 金水虎. 浙江古田山自然保护区种子植物区系分析. *北京林业大学学报*, 2000, 22: 33–39
- 26 祝燕, 赵谷风, 张俐文, 等. 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. *植物生态学报*, 2008, 32: 262–273
- 27 Chen L, Mi X C, Comita L, et al. Community-level consequences of density dependence and habitat association in a subtropical broad-leaved forest. *Ecol Lett*, 2010, 13: 695–704
- 28 Zhang L W, Mi X C, Shao H B, et al. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. *Plant Soil*, 2011, 347: 211–220
- 29 曼兴兴, 米湘成, 马克平. 雪灾对古田山常绿阔叶林群落结构的影响. *生物多样性*, 2011, 19: 197–205
- 30 Hurlbert S H. The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 1971, 52: 577–586
- 31 Heck K L, Belle G V, Simberloff D. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size. *Ecology*, 1975, 56: 1459–1461
- 32 陈章和, 张德明, 林丰平. 广东黑石顶南亚热带森林幼苗的区系和生态研究. *植物生态学报*, 1996, 20: 568–579
- 33 Curtis J T, McIntosh R P. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 1951, 32: 476–496
- 34 McGeogh M A. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol Rev*, 1998, 73: 181–201
- 35 Carignan V, Villard M. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: A review. *Environ Monit Assess*, 2002, 78: 45–61
- 36 Niemi G J, McDonald M E. Application of ecological indicators. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2004, 35: 89–111
- 37 Dufrêne M, Legendre P. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr*, 1997, 67: 345–366
- 38 de Cáceres M, Legendre P. Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology*, 2009, 90: 3566–3574
- 39 de Cáceres M, Legendre P, Moretti M. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos*, 2010, 119: 1674–1684
- 40 Oksanen J, Kindt R, Legendre P, et al. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.0-1. 2008
- 41 Smith D M, Ashton P M S. Early dominance of pioneer hardwood after clearcutting and removal of advanced regeneration. *North J Appl For*, 1993, 10: 14–19

- 42 Webb C O, Peart D R. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *J Ecol*, 2000, 88: 464–478
- 43 Comita L S, Condit R, Hubbell S P. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *J Ecol*, 2007, 95: 482–492
- 44 李晓亮, 王洪, 郑征, 等. 西双版纳热带森林树种幼苗的组成、空间分布和旱季存活. *植物生态学报*, 2009, 33: 658–617
- 45 张健, 李步杭, 白雪娇, 等. 长白山阔叶红松林乔木树种幼苗组成及其年际动态. *生物多样性*, 2009, 17: 385–396
- 46 Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat*, 1970, 104: 501–528
- 47 Connell J H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer P J, Gradwell G R, eds. *Dynamics of Populations*. Wageningen: Center for Agricultural Publication and Documentation, 1971. 298–312

The effect of habitat filtering on tree seedling distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China

TIAN Kai¹, CHEN Lei², MI XiangCheng², MA KePing² & CHEN JianHua¹

¹ College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China;

² State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Niche theory hypothesized that habitat specialization would contribute to the high species diversity of tropical forests and adult tree patterns. However, the effect of habitat selection during early life stages on plant communities and the influence on seedling regeneration remains unresolved. We studied seedling distribution patterns in four habitat types of GTS 24 hm² forest dynamic plots. (1) The torus-translation test was used to detect the species-habitat associations. Out of 24 seedling species, 11 species were significantly associated with a certain habitat, with seven species showing positive associations. (2) Indicator species analysis was used to investigate the strength of seedling species habitat specialization. We found eight representative indicator species and eight pairs of species combinations of particular habitat types. (3) Compared with early studies based on trees with d.b.h. ≥ 1 cm (non-seedling trees), we found habitat associations differed across plant-life stages. We conclude that habitat filtering influences the distribution and regeneration patterns at very early life stages, affecting the diversity of the whole community in this subtropical evergreen broadleaf forest in China.

seedling regeneration, species-habitat association, habitat filtering, species coexistence, permanent forest dynamic plot, Gutianshan

doi: 10.1360/972013-165

补充材料

表 S1 古田山亚热带常绿阔叶林 24 hm² 样地前两年调查中多度大于 50 的幼苗物种组成和数量特征

表 S2 古田山 24 hm² 两年时间内更新数量大于 20 株的幼苗树种生境关联性 Trus-translation 检验结果

图 S1 古田山 24 hm² 样地具有明显生境偏好树种的幼苗和非幼苗个体的分布格局图

图 S2 古田山 24 hm² 样地 4 个树种幼苗及其非幼苗个体的分布格局图

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

表 S1 古田山亚热带常绿阔叶林 24 hm² 样地前两年调查中多度大于 50 的幼苗物种组成和数量特征

物种名	个体数	出现的样方(样站)数	重要值
木荷 <i>Schima superba</i>	2759	416 (166)	68.76
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	388	234 (133)	18.27
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	348	169 (109)	14.37
苦槠木 <i>Fraxinus insularis</i>	421	123 (72)	13.40
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	351	75 (49)	9.83
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	178	85 (59)	7.28
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>chekiangensis</i>	124	94 (77)	6.77
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	131	90 (66)	6.70
柳叶蜡梅 <i>Chimonanthus salicifolius</i>	88	66 (56)	4.77
杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	85	35 (24)	3.20
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	69	52 (43)	3.75
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	57	48 (42)	3.35
小计	4999	—	160.45
合计	5700	507 (169)	200.00

表 S2 古田山 24 hm² 两年时间内更新数量大于 20 株的幼苗树种生境关联性 Trus-translation 检验结果^{a)}

物种名	多度	低地山谷(type 1)	低地山脊(type 2)	中坡(type 3)	高地山脊(type 5)
木荷 <i>Schima superba</i>	2759	(0.0150) —	(1.0000) +	(0.9417) .	(0.2433) .
苦槠木 <i>Fraxinus insularis</i>	421	(0.9683) +	(0.0017) —	(0.4767) .	(0.5200) .
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	388	(0.0017) —	(1.0000) +	(0.2850) .	(0.0933) .
红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	351	(0.9183) .	(0.0033) —	(0.5667) .	(0.6083) .
野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	348	(0.8817) .	(0.0900) .	(0.3650) .	(0.0600) .
赤楠 <i>Syzygium buxifolium</i>	178	(0.0050) —	(0.9983) +	(0.4733) .	(0.0567) .
虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	131	(0.9150) .	(0.0967) .	(0.4900) .	(0.0933) .
浙江新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	124	(0.7833) .	(0.2850) .	(0.4500) .	(0.2383) .
柳叶蜡梅 <i>Chimonanthus salicifolius</i>	88	(0.1833) .	(0.5467) .	(0.5467) .	(0.9683) +
杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	85	(0.9083) .	(0.0383) —	(0.7583) .	(0.3150) .
石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	69	(0.1383) .	(0.8367) .	(0.5717) .	(0.2267) .
毛花连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	57	(0.9417) .	(0.0150) —	(0.6133) .	(0.1400) .
浙江红花油茶 <i>Camellia chekiang-oleosa</i>	40	(0.4150) .	(0.3500) .	(0.7200) .	(0.7467) .
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	39	(0.8483) .	(0.1133) .	(0.7650) .	(0.3083) .
马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	36	(0.3167) .	(0.9000) .	(0.7550) .	(0.2300) .
厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>	35	(0.0717) .	(0.9283) .	(0.7033) .	(0.2000) .
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	33	(0.8900) .	(0.0733) .	(0.8000) .	(0.3700) .
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	33	(0.6000) .	(0.4183) .	(0.7717) .	(0.9267) .
细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	31	(0.8250) .	(0.0050) —	(0.7817) .	(0.9983) +
隔药铃 <i>Eurya muricata</i>	30	(0.7367) .	(0.0350) —	(0.7367) .	(0.6550) .
矩形叶鼠刺 <i>Itea oblonga</i>	29	(0.9867) +	(0.0033) —	(0.8117) .	(0.3817) .
欏木 <i>Loropetalum chinensis</i>	25	(0.6483) .	(0.1650) .	(0.7867) .	(0.2967) .
矮茎紫金牛 <i>Ardisia brevicaulis</i>	20	(0.8500) .	(0.0667) .	(0.8733) .	(0.5333) .
朱砂根 <i>Ardisia crenata</i>	20	(0.8750) .	(0.1250) .	(0.8217) .	(0.3917) .

a) 括号内为 P 值, “+”、“—”、“.” 分别表示在显著水平 $\alpha=0.05$ 条件下幼苗分布与特定生境类型表现有显著正相关、负相关和无显著关联

低地山谷 type 1

低地山脊 type 2

中坡 type 3

高地山脊 type 5

图 S1 古田山 24 hm² 样地具有明显生境偏好树种的幼苗和非幼苗个体的分布格局图

“△”代表 169 个种子雨收集器样站；蓝、绿点表示胸径≥1 cm 的目标种植株(非幼苗个体)的分布位置，绿色点为收集器样站周围 20 m 半径内的非幼苗个体；红色小圈表示目标种幼苗出现的样站，小圈的大小代表成活至少一年的幼苗多度大小

图 S2 古田山 24 hm² 样地 4 个树种幼苗及其非幼苗个体的分布格局图

“△”代表 169 个种子雨及幼苗更新监测样站在样地中的位置；蓝色和绿色点表示目标种树木胸径≥1 cm 个体(非幼苗个体)的分布位置，绿点为收集器样站周围 20 m 半径内的该种非幼苗个体；红色小圈表示目标种幼苗出现的样站，小圈的大小代表两年内幼苗更新量多少