宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析

陈云^①, 袁志良^①, 任思远^①, 韦博良^①, 贾宏汝^②, 叶永忠^{①*}

① 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002;

② 郑州大学离子束生物工程省重点实验室, 郑州 450002

* 联系人, E-mail: yeyzh@163.com

2014-04-16 收稿, 2014-07-17 接受

国家科技支撑计划(2008BAC39802)资助

摘要 植物群落更新过程受森林垂直结构的影响, 而土壤是群落更新演替过程中的重要影响因素. 本研究以宝天曼自然保护区 1 hm² 固定监测样地调查数据为依托, 采用方差分解(RDA)分析了表层土、深层土与不同生活型物种分布的关系, 并对两层土壤理化性质进行主成分分析(PCA), 通过广义可加模型(GAM)拟合了乔木、小乔木、灌木中主要物种分布与主成分分析中各主分量的关系. 结果表明: (i) 表层土、深层土共同解释了全部物种、乔木、小乔木、灌木分布的 40.52%, 40.46%, 37.17%, 42.14%, 其中表层土壤独立解释了 14.68%, 17.32%, 10.61%, 14.34%, 深层土壤独立解释了 18.24%, 17.22%, 18.8%, 18.84%; (ii) 15 个土壤理化性质主成分分析表明, 前 4 个主分量分别代表了 38.02%, 14.41%, 9.06%, 5.79%, 累计贡献率达 67.28%; (iii) GAM 拟合结果显示, 不同生活型物种与 4 个主分量相关程度不同, 乔木层 D^2 介于 0.63%~9.07%, 小乔木层 D^2 介于 1.41%~29.93%, 灌木层 D^2 介于 1.91%~15.53%. 本研究结果支持物种共存机制中的生态位理论, 土壤理化性质对宝天曼物种分布具有重要影响; 表层土养分含量大于深层土, 但并不意味着对物种的作用也大于深层土, 在今后研究中要结合物种自身特性, 重视深层土壤理化性质对物种分布的作用; 不同物种以及不同生活型物种对土壤等资源的利用存在差异, 这种差异促进了物种的共存.

关键词

土壤理化性质
方差分解
广义可加模型
不同生活型物种
物种共存

植被和土壤是陆地生态系统 2 个重要组成部分^[1-3]. 土壤对植被更新和生长具有重要影响, 为物种提供生长所必需的营养元素^[4,5], 因此土壤被认为是影响植被类型和物种分布格局的重要因素之一^[6]. 理解物种与土壤之间的关系至关重要, 对预测森林未来的气候变化、可持续管理以及土壤恢复具有重要意义^[7].

Zhang 等人^[8]在古田山研究表明, 随着土层的加深, 土壤营养元素含量减少, 因此认为分析 1~10 cm 层土壤的意义比较大; Chang 等人^[9]在台湾莲花山 25 hm² 样地研究中强调了土壤理化性质对物种共存机制的重要作用, 使用的数据也来自 1~10 cm 层土壤;

Thomaes 等人^[10]在研究土壤酸度、光照对林下植被的影响中采用的也是 1~10 cm 层土壤. 许多有关物种空间分布和形态特征的研究都采用表层土壤来替代整个土壤层的养分概况, 而深层次土壤对物种分布的作用一直不被人们重视. 并且不同土壤层之间相互联系、相互作用, 它们对物种的贡献有何差异? 对物种作用的大小与养分含量多少之间是否存在必然的联系?

不同生活型物种反映了群落的垂直结构特征, 影响着物种的生长、物种多样性以及野生动物栖息地等^[11-14], 并且在植物发育过程中地上和地下生物量的积累是同步的, 相关研究表明物种对土壤资源的

引用格式: 陈云, 袁志良, 任思远, 等. 宝天曼自然保护区不同生活型物种与土壤相关性分析. 科学通报, 2014, 59: 2367-2376

Chen Y, Yuan Z L, Ren S Y, et al. Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 2367-2376, doi: 10.1360/N972014-00323

竞争比光资源更为激烈. Yuan 等人^[15]研究发现, 土壤对主林层多样性的影响很小, 对次林层的多样性则有显著的影响; Li 等人^[16]研究发现森林演替阶段的变化与土壤理化性质具有显著相关性; Thomaes 等人^[10]研究发现, 光可以间接影响植物对土壤养分的吸收和分配. 因此, 定量分析土壤理化性质对不同垂直层物种的作用就显得很有必要.

植物的竞争包括地上竞争和地下竞争, 地上竞争主要为叶片对光资源的竞争, 地下竞争为根系对水分和养分的竞争. McKane 等人^[17]研究发现植物通过根系竞争出现根系生态位分化, 从而对群落结构产生影响. Wijesinghe 等人^[18]发现在养分异质性条件下, 根生物量对群落组成有影响, 但对整个群落的多样性没有影响. 王鹏等人^[19]在研究中指出, 植物根系对地下资源的竞争如何影响物种群落组成和结构这方面的研究相对缺乏. 植物通过根吸收养分和水分等, 不同生活型物种的根系在长度、细根数量等形态上存在很大差异^[20]. 不同生活型物种与不同层次土壤理化性质的相关性研究, 对根系之间的竞争关系、根系对养分的捕获等方面的研究也是有益的补充, 将有助于我们较深入地理解群落构建机制和形成过程.

本研究以暖温带-北亚热带过渡区的宝天曼 1 hm² 永久监测样地为依托, 对样地内 72 个土壤采集点分表层土和深层土采样, 分析两层土壤理化性质对群落不同垂直层物种和主要优势种分布的贡献以及差异.

1 材料与方法

(i) 研究地区和样地概况. 研究区域位于河南省西南部内乡县的宝天曼自然保护区, 地理坐标为北纬 33°25′~33°33′, 东经 111°53′~112°04′, 地理位置独特, 属于典型的北亚热带向暖温带过渡地区^[21], 其植被属暖温带落叶阔叶林向亚热带常绿阔叶林的过渡型. 保护区总面积约 53.4 km², 年均气温 15.1℃, 1 月份平均气温 1.5℃, 7 月份平均气温 27.8℃. 高山区无霜期 160 d, 低山区无霜期 227 d. 年均降水量 885.6 mm, 年均蒸发量 991.6 mm, 年均相对湿度为 68%.

2008 和 2009 年 6~10 月, 在对整个保护区全面踏查的基础上, 参照 BCI (Barro Colorado Island) 样地的技术规范^[22], 选择代表性地段建立了一个 100 m×100 m

样地(图1). 样地内群落高 20 m, 盖度 90%, 分为 4 个基本层次. 乔木层主要由锐齿槲栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)、华东椴(*Tilia japonica*)、灯台树(*Cornus controversa*)等组成. 下层乔木多不成层高, 高 6~8 m 不等, 主要由四照花(*Cornus kousa* subsp. *Chinensis*)、鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)等组成. 灌木层高 2~2.5 m, 盖度 20%~50% 不等, 主要由连翘(*Forsythia suspensa*)、白檀(*Symplocos paniculata*)、山梅花(*Philadelphus incanus*)等组成. 草本层稀疏, 盖度 5%~15%, 高度 20~60 cm 不等, 主要由红根草(*Lysimachia fortunei*)、瓜叶乌头(*Aconitum hemsleyanum*)等组成. 样地内胸径 ≥ 1 cm 的所有木本植物鉴定到种、挂牌、记录在样地内的空间位置、测量胸径大小.

(ii) 数据处理. 按照物种生长成熟个体能达到的高度, 将宝天曼样地 58 个物种划分为乔木层、小乔木层和灌木层, 其中乔木层有 27 个物种, 小乔木层有 16 个物种, 灌木层有 15 个物种. 方差分解中的物种矩阵分别由不同生活型物种在 10 m×10 m 样方中的多度组成, 并对物种多度进行了 hellinger 转化^[23].

参照 CTFS (Center for Tropical Forest Science) 的土壤采样方案进行土壤采样^[24]: 以 20 m×20 m 样方的 4 个顶点为基准点, 在此基准点的 8 个方向(东、南、西、北、东南、东北、西南、西北)中随机选取一个方向, 并在此方向随机选取一个坐标延伸 5 或 10 m 的样点, 共有 72 个土壤采集点, 分表层土(1~10 cm)和深层土(10~30 cm)两层分别采样, 30 cm 以下多

图1 宝天曼 1 hm² 样地地形图

x 是样地东西方向, y 是样地南北方向, z 为样地海拔

为岩石. 样品带回实验室, 参照文献[25]测定其全碳、全氮、有效镁、有效钾、有效铁、有效锰、有效硫、有效铝、有效磷、有效氮、有效锌、有效铜、有效钙、pH、有效铝 15 个土壤因子. 通过样点的土壤因子对整个样方的土壤因子用克里格进行插值^[26], 得到每个 10 m×10 m 样方表层土和深层土理化性质, 作为土壤因子矩阵.

(iii) 方差分解. 为探讨表层土壤和深层土壤对不同生活型物种分布的贡献, 应用典范冗余分析(canonical redundancy analysis, RDA)对物种分布数据进行方差分解^[27,28], 进而对不同生活型物种分布的机制作出解释. RDA 分析通过 R 语言 Vegan 程序包实现^[29].

(iv) 相关分析与主成分分析. 首先通过相关分析(Pearson 相关分析)探讨两层土壤养分含量变化以及两层土壤同一元素的相关性. 然后对两层土壤共 30 个指标进行主成分分析(principal component analysis, PCA). 综合后的土壤指标彼此不相关, 能综合反映原来多个指标的信息. PCA 分析用 R 语言 Vegan 程序包完成^[29].

(v) 广义可加模型. 通过广义可加模型(generalized additive model, GAM)来研究乔木层、小乔木层、灌木层中主要优势种分布与土壤主成分分析中主分量的关系. GAM 是通过拟合非参数函数来估计响应变量与解释变量之间关系的模型, 其拟合曲线能最大限度地符合原始数据. 一般形式为

$$g(E(Y)) = \alpha + X^T\beta,$$

式中, α , β 分别相当于线性回归模型中的截距和回归系数矩阵, X^T 表示预测变量矩阵, $E(Y)$ 为响应变量 Y 的期望, $g(\cdot)$ 表示联结函数.

采用偏差(D^2)来评价 GAM 模型拟合结果, 公式如下:

$$D^2 = (\text{无效偏差} - \text{剩余偏差}) / \text{无效偏差},$$

式中, D^2 是指模型可解释的偏差, 无效偏差是指模型

在只剩截距时的偏差, 剩余偏差指拟合状态下仍不能解释的偏差^[30]. GAM 分析用 R 语言 gam 程序包实现^[31].

2 结果

2.1 土壤理化性质对不同生活型物种分布的贡献

方差分解结果如表 1 所示, 表层、深层土壤共同解释了全部物种、乔木、小乔木、灌木分布的 40.52%, 40.46%, 37.17% 和 42.14%, 其中表层土壤独立解释了 14.68%, 17.32%, 10.61% 和 14.34%, 深层土壤独立解释了 18.24%, 17.22%, 18.80% 和 18.84, 两层土壤共同解释的部分为 7.60%, 5.92%, 7.73% 和 8.96%. 表层土和深层土对乔木的贡献分别为 17.32% 和 17.22%, 非常接近, 而深层土对全部物种、小乔木、灌木的贡献要明显大于表层土.

2.2 土壤理化性质的相关分析和主成分分析

从两层土壤同一营养元素的标准差(表 2)可以看出, 两层土壤的养分含量变化都较大, 同时, 从相关性分析可以看出, 除有效铜、全碳和全氮外, 在 95% 置信区间内, 两层土壤中同一元素均具有显著的相关性.

宝天曼样土壤理化性质 PCA 分析得到(表 3): 前 4 个主分量分别代表了 38.02%, 14.41%, 9.06% 和 5.79%, 累计贡献率达 67.28%. 其中第一主分量为最重要的主分量, 主要与表层土有效铝、有效铁呈正相关, 有效锰、pH 呈明显负相关关系, 与深层土有效铝、有效磷呈正相关, 有效钾、pH 呈负相关关系; 第二主分量主要与表层土有效镁、有效锌、有效钙呈强烈的负相关, 与深层土全碳、有效钙、有效锌呈负相关关系; 第三主分量主要与表层土 pH 呈明显负相关, 与深层土有效铜、有效硫具有正相关关系; 第四主分量主要与深层土有效镁、有效铁呈明显负相关, 有效锌呈正相关关系. 4 个主分量的空间异质性如图 2 所示.

表 1 表层土、深层土对不同生活型物种影响的方差分解

	纯深层土	纯表层土	深层土和表层土共同解释部分	残差
全部物种	0.1824	0.1468	0.0760	0.5948
乔木层	0.1732	0.1722	0.0592	0.5954
小乔木层	0.1880	0.1061	0.0773	0.6286
灌木层	0.1884	0.1434	0.0896	0.5786

表 2 表层土和深层土土壤理化性质的相关性(Pearson 相关分析)

土壤理化性质	标准差(整个样方)		相关系数	P
	表层土	深层土		
有效铝(mg/kg)	0.51	0.75	0.64	<0.001
有效铜(mg/kg)	0.07	0.32	0.33	0.2
有效铁(mg/kg)	0.21	0.54	0.58	<0.001
有效镁(mg/kg)	0.24	0.56	0.51	<0.001
有效锰(mg/kg)	0.54	0.76	0.67	<0.001
有效硫(mg/kg)	0.24	0.57	0.42	<0.001
有效锌(mg/kg)	0.12	0.47	0.61	<0.001
有效钙(mg/kg)	0.56	0.78	0.68	<0.001
pH	0.29	0.61	0.46	<0.001
有效钼(mg/kg)	0.77	0.89	0.84	<0.001
全碳(g/kg)	0.11	0.29	0.10	0.32
有效氮(mg/kg)	0.48	0.13	0.51	0.03
有效磷(mg/kg)	0.37	0.66	0.53	<0.001
有效钾(mg/kg)	0.62	0.32	0.48	<0.001
全氮(g/kg)	0.29	0.10	0.10	0.31

表 3 宝天曼样地土壤理化性质 PCA 得到的前 4 个主分量的载荷

土壤理化性质	第一主分量 PC1	第二主分量 PC2	第三主分量 PC3	第四主分量 PC4
表层土				
有效铝(mg/kg)	1.28161	-0.29492	0.00716	-0.11164
有效铜(mg/kg)	-0.60109	-0.63106	0.36685	-0.33893
有效铁(mg/kg)	0.96391	-0.28321	0.53483	-0.31094
有效镁(mg/kg)	-0.55538	-0.81885	-0.42719	-0.41118
有效锰(mg/kg)	-0.89844	-0.79691	-0.00812	0.23400
有效硫(mg/kg)	-0.40186	-0.57190	0.31735	0.18943
有效锌(mg/kg)	0.12335	-0.71873	-0.31280	0.36598
有效钙(mg/kg)	-0.72000	-0.89812	-0.38384	0.02062
pH	-1.00270	-0.08916	-0.67447	-0.03744
有效钼(mg/kg)	0.28160	-0.25230	-0.03362	-0.08744
全碳(g/kg)	0.38150	-0.26130	-0.04624	-0.09367
有效氮(mg/kg)	0.27161	-0.32232	-0.02261	-0.06945
有效磷(mg/kg)	0.26120	-0.13331	-0.03464	-0.07972
有效钾(mg/kg)	0.43130	-0.32631	-0.05562	-0.08720
全氮(g/kg)	0.33121	-0.44535	-0.02362	-0.05942
深层土				
有效铝(mg/kg)	0.94875	-0.07796	-0.39475	0.17176
全碳(g/kg)	-0.02837	-0.73857	-0.25751	0.38976
有效钙(mg/kg)	-0.41118	-0.90767	-0.05781	0.20813
有效铜(mg/kg)	0.31491	-0.12724	1.04188	0.42603
有效铁(mg/kg)	0.02295	-0.57861	0.47967	-0.68667
全氮(g/kg)	-0.28484	-0.56172	-0.00651	-0.47439
有效钾(mg/kg)	-0.81600	-0.27492	0.13603	-0.41973
有效镁(mg/kg)	-0.52122	-0.40477	0.17454	-0.51916
有效锰(mg/kg)	-0.67430	-0.67105	0.18513	0.03015
有效钼(mg/kg)	1.13296	-0.27974	-0.44062	0.07648
有效磷(mg/kg)	0.69696	-0.33835	-0.57093	0.28326
pH	-0.52349	0.07128	-0.41469	0.40704
有效硫(mg/kg)	-0.00871	-0.28801	1.05764	0.52544
有效氮(mg/kg)	-0.46718	0.24676	-0.25427	-0.24584
有效锌(mg/kg)	-0.09641	-0.73536	0.12277	0.58269

图2 宝天曼样地土壤因子4个主分量空间分布图

箭头指向表示各主分量土壤元素变化趋势

2.3 物种与各主分量的模型拟合

分别选取乔木、小乔木、灌木重要值最大的3个物种作为优势种,用GAM模型拟合它们与4个主分量的关系,结果如表4所示.模型中 D^2 相当于线性回归中的回归系数 R^2 ,反映了模型可解释的偏差.从表4可看出土壤4个主分量与不同生活型物种分布相关程度不同,乔木层 D^2 介于0.63%~9.07%,小乔木层 D^2 介于1.41%~29.93%,灌木层 D^2 介于1.91%~15.53%.从不同生活型物种水平来看,与4个主分量相关程度灌木层和小乔木层物种大于乔木层物种;从土壤4个主分量来看,除个别物种外,普遍与PC1相关程度较大;从9个物种水平来看,锐齿槲栎与

PC1,鹅耳枥与PC1和PC4,连翘与PC3,白檀与PC1和PC3,山梅花与PC1相关程度较大.乔木、小乔木和灌木中主要物种在4个主分量中的空间分布格局分别见网络版图S1~S3.

3 讨论

很多研究表明,土壤理化性质和物种的空间分布是密切相关的^[4-6].本研究通过RDA分析发现在宝天曼样地土壤理化性质的空间异质性影响着物种的空间分布.研究结果与前人对宝天曼样地研究结果是相一致的,袁志良等人^[32]通过Torus-translation检验发现样地内近一半的物种空间分布与土壤生境表现出显著正相关或显著负相关,殷卫抗等人^[33]通过

表 4 GAM 模型的偏差表

自变量	响应变量	无效偏差	剩余偏差	偏差 D^2
乔木 Canopy Layer				
华东椴 <i>Tilia japonica</i>	PC1	261.3603	241.6459	0.0754
	PC2	261.3603	256.5621	0.0183
	PC3	261.3603	255.6321	0.0219
	PC4	261.3603	251.7116	0.0369
锐齿槲栎 <i>Quercus aliena</i> var. <i>acutiserrata</i>	PC1	357.8475	325.3612	0.0907
	PC2	357.8475	344.1171	0.0383
	PC3	357.8475	331.7202	0.0730
	PC4	357.8475	352.7723	0.0141
灯台树 <i>Cornus controversa</i>	PC1	162.7209	156.7855	0.0364
	PC2	162.7209	159.1231	0.0221
	PC3	162.7209	161.6901	0.0063
	PC4	162.7209	154.1456	0.0526
小乔木 Sub-canopy Layer				
四照花 <i>Cornus kousa</i> subsp. <i>Chinensis</i>	PC1	215.6537	201.3536	0.0663
	PC2	215.6537	210.6265	0.0233
	PC3	215.6537	206.0723	0.0444
	PC4	215.6537	201.2070	0.0669
鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	PC1	325.7599	228.2544	0.2993
	PC2	325.7599	287.8668	0.1163
	PC3	325.7599	321.1566	0.0141
	PC4	325.7599	265.1048	0.1861
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	PC1	213.6751	199.5630	0.0660
	PC2	213.6751	195.9296	0.0830
	PC3	213.6751	205.3197	0.0391
	PC4	213.6751	206.9537	0.0314
灌木 Shrub Layer				
连翘 <i>Forsythia suspensa</i>	PC1	509.6404	494.3374	0.0300
	PC2	509.6404	468.7317	0.0802
	PC3	509.6404	436.7698	0.1429
	PC4	509.6404	476.1480	0.0657
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	PC1	332.0024	282.5898	0.1488
	PC2	332.0024	309.5692	0.0675
	PC3	332.0024	280.4414	0.1553
	PC4	332.0024	320.5654	0.0344
山梅花 <i>Philadelphus incanus</i>	PC1	244.7050	221.4457	0.0950
	PC2	244.7050	234.1820	0.0430
	PC3	244.7050	230.8958	0.0564
	PC4	244.7050	240.0272	0.0191

广义线性混合模型拟合分析发现土壤理化性质显著影响着锐齿栎的个体数量、死亡等。土壤形成、土壤营养元素循环与地形有关，然而袁志良等人^[32]研究表明在宝天曼样地地形因素对物种分布的解释量非常小，只有 7.3%，且土壤理化性质是作用于植物的直接因素，地形是间接因素^[8]。因此在本研究中深入

探讨了土壤理化性质对不同生活型物种分布的影响，证实了土壤理化性质对宝天曼物种分布具有重要作用。

很多研究表明，土壤表层土养分含量相对于深层土较大，因此在数据分析过程中都采用表层土作为研究对象^[8~10]。然而物种的根在结构和功能上是很

复杂的^[34], Schenk 等人^[35,36]在热带灌木丛和森林研究中就强调了根的深度被人们所低估,在根系研究中应取更深层次的土壤, McKane 等人^[17]研究发现植物通过根系竞争出现根系生态位分化,从而对群落结构产生影响. 本研究方差分解结果表明,除乔木层外,深层土对全部物种、小乔木、灌木的贡献要明显大于表层土. 这很可能就与物种根系有关,植物通过根系吸收养分和水等,是植物重要的功能器官,而不同生活型物种根系特征是有所差异的. 相关研究表明,植物根系在土壤中生长的范围与高养分斑块不存在必然的相关关系^[37-39]. 乔木根系庞大,侧根和主要吸收养分的细根较多^[40],所以在表层土和深层土受土壤理化性质作用是一致的且都较大,而小乔木、灌木细根则主要分布在较深土壤,细根很难延伸到表层土. Mommer 等人^[41]研究表明对吸收根来说,细根的长度比细根的生物量更为有意义. 这表明,表层土养分含量大于深层土,但这并不意味着对物种分布的影响也大于深层土,因此在今后研究中要结合物种自身特性,重视深层土壤对物种分布的作用.

通过相关分析可以看出,两层土壤养分含量变化大,表层土与深层土之间也相互影响. 为进一步了解物种的空间分布是否与特定的土壤生境有关,本研究对两层土壤理化性质进行了 PCA 分析. 从 PCA 分析结果可看出,各主分量的贡献率都比较低,表明宝天曼地区具有较高的土壤空间异质性,所以在研究宝天曼土壤理化性质时要考虑每个因子的分异状况,全面考虑物种和土壤各因子间的关系.

Wijesinghe 等人^[42]在研究中发现即使同一个物种的根系在土壤中生长范围以及对高养分斑块的偏好也是随环境而变化的. 本研究中 GAM 模型拟合结果表明,锐齿槲栎主要受 PC1 影响,这与 pH、有效铁、有效铝等影响可能有关,偏酸的环境适宜锐齿槲栎的生长,这与殷卫抗等研究结果是相一致的^[33]; 鹅耳枥受 PC1, PC2, PC4 影响都特别大,这与鹅耳枥喜肥沃湿润土壤,也耐干旱瘠薄的生长习性可能有关; 连翘受 PC3 影响较大,这可能与有效铜、有效硫、pH 的影响有关. 研究结果表明,不同物种对土壤资源的利用存在一定差异,这种差异促进了不同物种

图3 宝天曼样地不同生活型物种与4个主分量的拟合关系
偏差(D^2)相当于线性回归模型中的回归系数 R^2 , 反映了模型可解释的偏差

的共存.

不同生活型物种与 4 个主分量的 GAM 拟合结果按照不同生活型分别取平均数, 进一步统计结果如图 3 所示. 首先从图中可以看出, 3 种生活型物种普遍与 PC1 相关程度较大, 说明表层土有效铝、有效铁、深层土有效钼、有效磷、有效钾以及 pH 对宝天曼样地物种空间分布具有重要作用. 从不同生活型物种角度来看, 乔木层、小乔木层、灌木层反映了森林群落的垂直结构, 光环境是它们得以共存的原因之一, Wilson^[43]研究发现, 不同植物的根系对地下资源的竞争比光的竞争更为强烈. 本研究发现(图 3), 与 4 个主分量相关程度总体表现为灌木层、小乔木层大于乔木层物种, 这很可能是因为灌木、小乔木根系相对乔木较小, 土壤养分是它们的限制性资源, 而乔木根系庞大, 相对于土壤资源, 对光照等资源的需求更为强烈, 即不同生活型物种对土壤等资源的利用存在差异, 这种差异促进了不同生活型物种的共存.

物种如何在有限空间内共存是群落生态学研究的核心内容^[44-46], 所有物种共存理论中, 生态位理论备受关注^[47-49]. 生态位理论认为, 不同的物种适应于不同的生境, 并受不同生境因子的限制, 物种通过占有不同资源和时间、空间来实现共存, 所以在生态位主导的植物群落中, 不同的物种会进化至适应

各自特定的环境, 从而对环境资源的利用表现出一定的差异^[49,50]. 本研究中两层土壤理化性质对物种分布的解释量达 40.52%, 并且不同物种以及不同生活型物种对土壤资源的利用都存在一定分化, 这就表明生态位理论对不同生活型物种的共存起着非常重要的作用, 在一定程度上解释了该区物种多样性的维持.

综上所述, 本研究结果支持物种共存机制中的生态位理论, 土壤理化性质对宝天曼物种分布具有重要作用; 表层土养分含量大于深层土, 但并不意味着对物种的作用也大于深层土, 在今后研究中要结合物种自身特性, 重视深层土壤对物种的作用; 不同生活型物种对土壤等资源的利用存在差异, 这种差异促进了不同生活型物种的共存. 研究结果对今后物种与土壤关系的研究具有重要意义. 然而, 根系在地上和地下生态系统能量流动和物质循环中扮演着重要角色, 并且不同生活型物种之间根系存在很大差异, 本研究由于受到采样困难和方法等条件的制约, 没能直接考虑根系在不同生活型物种与不同层次土壤之间所起的作用. 随着近几年根系生态学的发展, 今后的研究要逐步加入根系的形态和构型、根系生理代谢与养分的吸收等, 无疑这些数据结果将进一步完善森林群落的物种多样性维持机制.

参考文献

- 1 Carter M R, Gregorich E G, Anderson D W, et al. Concepts of soil quality and their significance. *Dev Soil Sci*, 1997, 25: 1-19
- 2 Nihlgård B. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. *Oikos*, 1971, 302-314
- 3 宁亚军, 陈世苹, 钱海源, 等. 浙江古田山亚热带常绿阔叶林不同干扰强度下土壤呼吸的日动态与季节变化. *科学通报*, 2013, 58: 3839-3848
- 4 Ehrenfeld J G, Ravit B, Elgersma K. Feedback in the plant-soil system. *Annu Rev Environ Resour*, 2005, 30: 75-115
- 5 Kardol P, Martijn Bezemer T, Van Der Putten W H. Temporal variation in plant-soil feedback controls succession. *Ecol Lett*, 2006, 9: 1080-1088
- 6 Toriyama J, Ohta S, Araki M, et al. Soils under different forest types in the dry evergreen forest zone of Cambodia: Morphology, physicochemical properties, and classification. In: Sawada H, Araki M, Chappell N A, et al., eds. *Forest Environments in the Mekong River Basin*. Tokyo: Springer, 2007. 241-253
- 7 Zhou G, Liu S, Li Z, et al. Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 2006, 314: 1417
- 8 Zhang L, Mi X, Shao H, et al. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. *Plant Soil*, 2011, 347: 211-220
- 9 Chang L W, Zelený D, Li C F, et al. Better environmental data may reverse conclusions about niche-and dispersal-based processes in community assembly. *Ecology*, 2013, 94: 2145-2151
- 10 Thomaes A, De Keersmaecker L, De Schrijver A, et al. Can soil acidity and light help to explain tree species effects on forest herb layer performance in post-agricultural forests? *Plant Soil*, 2013, 373: 183-199
- 11 Waltz A E M, Fulé P Z, Covington W W, et al. Diversity in ponderosa pine forest structure following ecological restoration treatments. *Forest Sci*, 2003, 49: 885-900

- 12 Harrod R J, McRae B H, Hartl W E. Historical stand reconstruction in ponderosa pine forests to guide silvicultural prescriptions. *Forest Ecol Manag*, 1999, 114: 433–446
- 13 Homiyack J A, Harrison D J, Krohn W B. Structural differences between precommercially thinned and unthinned conifer stands. *Forest Ecol Manag*, 2004, 194: 131–143
- 14 Haidari M, Namiranian M, Gahramani L, et al. Study of vertical and horizontal forest structure in Northern Zagros Forest (Case study: West of Iran, Oak forest). *Eur J Exp Biol*, 2013, 3: 268–278
- 15 Yuan Z, Gazol A, Wang X, et al. What happens below the canopy? Direct and indirect influences of the dominant species on forest vertical layers. *Oikos*, 2012, 121: 1145–1153
- 16 Li Y, Yang F, Ou Y, et al. Changes in forest soil properties in different successional stages in lower tropical China. *PLoS One*, 2013, 8: e81359
- 17 McKane R B, Johnson L C, Shaver G R, et al. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 2002, 415: 68–71
- 18 Wijesinghe D K, John E A, Hutchings M J. Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *J Ecol*, 2005, 93: 99–112
- 19 王鹏, 牟溥, 李云斌. 植物根系养分捕获塑性与根竞争. *植物生态学报*, 2012, 36: 1184–1196
- 20 Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 205–210
- 21 尚富德, 王磐基, 冯广平, 等. 伏牛山南北自然过渡地带植物多样性的特征及其成因分析. *河南大学学报*, 1998, 28: 54–60
- 22 Richard C. *Tropical Forest Census Plots: Methods and Results from Barro Colorado Island, Panama and a Comparison with Other Plots*. Michigan: Springer, 1998. 1–224
- 23 Legendre P, Mi X, Ren H, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, 2009, 90: 663–674
- 24 John R, Dalling J W, Harms K E, et al. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 864–869
- 25 鲍士旦. 土壤农化分析. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2005. 355–356
- 26 苏姝. 普通克里格法在空间内插中的应用. *江南大学学报*, 2004, 3: 19–21
- 27 Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, 73: 1045–1055
- 28 Smith T W, Lundholm J T. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 2010, 33: 648–655
- 29 Oksanen J, Blanchet D, Kindt R, et al. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1, 2010
- 30 王盛萍, 张志强, 张建军, 等. 黄土残塬沟壑区流域次生植被物种分布的地形响应. *生态学报*, 2010, 30: 6102–6112
- 31 Trevor Hastie. Package “gam”, 2013. <http://web.stanford.edu/~hastie/swData.htm>
- 32 袁志良, 陈云, 韦博良, 等. 暖温带-北亚热带生态过渡区物种生境相关性分析. *生态学报*, 2013, 33: 7819–7826
- 33 殷卫抗, 袁志良, 王亚平, 等. 宝天曼锐齿栎林土壤空间异质性的相关分析. *河南农业大学学报*, 2013, 47: 278–283
- 34 Long Y, Kong D, Chen Z, et al. Variation of the linkage of root function with root branch order. *PLoS One*, 2013, 8: e57153
- 35 Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *J Ecol*, 2002, 90: 480–494
- 36 Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots. *Ecol Monogr*, 2002, 72: 311–328
- 37 Einsmann J C, Jones R H, Pu M, et al. Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms. *J Ecol*, 1999, 87: 609–619
- 38 Kembel S W, Cahill Jr J F. Plant phenotypic plasticity belowground: A phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *Am Nat*, 2005, 166: 216–230
- 39 Kembel S W, De Kroon H, Cahill J F, et al. Improving the scale and precision of hypotheses to explain root foraging ability. *Ann Bot*, 2008, 101: 1295–1301
- 40 Eissenstat D M, Caldwell M M. Seasonal timing of root growth in favorable microsites. *Ecology*, 1988, 69: 870–873
- 41 Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, et al. Contrasting root behaviour in two grass species: A test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant Soil*, 2011, 344: 347–360
- 42 Wijesinghe D K, John E A, Beurskens S, et al. Root system size and precision in nutrient foraging: Responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *J Ecol*, 2001, 89: 972–983
- 43 Wilson J B. Shoot competition and root competition. *J Appl Ecol*, 1988, 279–296
- 44 Bengtsson J, Fagerstrom T, Rydin H. Competition and coexistence in plant-communities. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 246–250
- 45 Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16: 205–210
- 46 Wright S J. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1–14

- 47 Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199: 1302–1310
- 48 Whitfield J. Ecology: Neutrality versus the niche. *Nature*, 2002, 417: 480–481
- 49 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
- 50 Potts M D, Ashton P S, Kaufman L S, et al. Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*, 2002, 83: 2782–2797

Correlation analysis of soil and species of different life forms in Baotianman Nature Reserve

CHEN Yun¹, YUAN ZhiLiang¹, REN SiYuan¹, WEI BoLiang¹, JIA HongRu² & YE YongZhong¹

¹ School of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

² Henan Provincial Key Laboratory of Ion Beam Bio-engineering, Zhengzhou University, Zhengzhou 450002, China

The plant community renewal process is influenced by the vertical structure of forests and soil is an important factor affecting community succession. This study investigated the relationships between soil and different species of each forest layer in the Baotianman Nature Reserve. The Canonical Redundancy Analysis (RDA) was used to explore the relationship between the surface soil and deep soil and the distribution of different forest layer species. Principal Component Analysis (PCA) was conducted on the properties of the two soil layers and a Generalized Additive Model (GAM) was used to fit the relationship between the main species of trees, small trees and shrubs with each principal component. The results were as follows: (i) the surface soil and deep soil jointly explained 40.52%, 40.46%, 37.17% and 42.14% of the distribution of all species, trees, small trees and shrubs, respectively. The corresponding values in the surface soil independently were 14.68%, 17.32%, 10.61% and 17.32%, and in the deep soil independently were 18.24%, 17.22%, 18.8% and 18.84%. (ii) The 15 soil properties of PCA showed that the first four principal components represented 38.02%, 14.41%, 9.06% and 5.79% and the cumulative contribution rate was 67.28%. (iii) The GAM fitting results showed the different forest vertical layers that were associated with the four principal components: the tree layer of D^2 was 0.63%–9.07%, the little tree layer of D^2 was 1.41%–1.41% and the shrub layer of D^2 was 1.91%–1.91%. These results showed that soil properties play an important role on species distribution in the Baotianman Nature Reserve. The nutrient content of topsoil is greater than the deep soil, but that does not necessarily mean a stronger relationship with the forest layer species distribution than the deep soil. Future research should focus on the combined effects of the soil properties and the characteristics of the each layer species, with special attention to the role of the species in the deep soil. Different intra- and inter-layer species may compete for soil nutrients, which may promote species coexistence and resource partitioning.

soil nutrients, variation partitioning, Generalized Additive Model, different life forms, species coexistence

doi: 10.1360/N972014-00323

补充材料

图 S1 重要值最大的 3 种乔木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图

图 S2 重要值最大的 3 种小乔木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图

图 S3 重要值最大的 3 种灌木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图

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.

图 S1 重要值最大的 3 种乔木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图
 绿色点表示华东椴 *Tilia japonica*, 青色点表示锐齿槲栎 *Quercus aliena* var. *acutiserrata*, 红色点表示灯台树 *Cornus controversa*

图 S2 重要值最大的 3 种小乔木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图

绿色点表示四照花 *Cornus kousa* subsp. *Chinensis*, 青色点表示鹅耳枥 *Carpinus turczaninowii*, 红色点表示三桠乌药 *Lindera obtusiloba*

图 S3 重要值最大的 3 种灌木个体在土壤理化性质 4 个主分量中的空间分布格局图
绿色点表示连翘 *Forsythia suspensa*, 青色点表示白檀 *Symplocos paniculata*, 红色点表示山梅花 *Philadelphus incanus*