物种聚集分布与种间关系的多度不对称性

毛子昆^{1,2}, 郝占庆¹, 原作强¹, 蔺菲¹, 叶吉¹, 匡旭³, 王绪高^{1*}

1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 中国科学院森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016;

2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 河南城建学院生命科学与工程学院, 平顶山 467036

* 联系人, E-mail: wangxg@iae.ac.cn

收稿日期: 2018-11-06; 接受日期: 2019-01-27; 网络版发表日期: 2019-05-20

国家自然科学基金(批准号: 31722010, 31770666)资助

摘要 群落内物种的相对多度与其空间分布和种间关系存在内部联系, 然而这种联系如何影响物种共存却存在很大的争议. 本研究认为, 植物群落中的常见种受到更强的种间作用, 最终限制了其种群增长; 稀有种呈现更强的聚集分布格局, 有利于增强种内调节作用, 减弱种间作用, 从而实现与其他物种的共存. 为验证该假设, 本研究以长白山25 ha阔叶红松林样地内的主要大树树种(DBH $\geq$ 10 cm)为研究对象, 用空间统计的方法分析各树种间关联和树种聚集分布格局, 并探讨其与树种多度之间的联系. 结果发现, 树种之间以负相关关系(排斥)为主, 且呈现明显的多度不对称性, 即常见种之间有更明显的排斥作用. 在聚集分布格局下, 树种的局部优势度在较小范围内($\sim$ 5 m)没有明显的多度依赖性, 这将有利于稀有种和常见种实现局部共存. 上述结果表明, 在森林群落中种间关系的整体强度主要源于常见种的作用, 而物种呈现的聚集分布格局有利于稀有种, 进而促进物种的长期共存. 该研究揭示了物种空间分布的多度依赖性及其对物种共存的影响, 有利于进一步认识温带森林群落的构建过程.

关键词 聚集分布, 种间关系, 多度不对称性, 物种共存, 长白山样地, 温带森林

植物群落通常由数量丰富的植物物种组成^[1], 然而大部分物种属于个体数较少的稀有种, 而个体数较多的优势种往往较少^[2]. 为什么植物群落会呈现出这种物种多度分布不均匀的格局? 稀有种如何在个体稀少的情况下与常见种实现共存? 这些是群落构建机制所要回答的主要问题. 群落构建机制自提出以来^[3], 一直就是群落生态学理论发展的一条主线, 产生、吸纳了大量的理论和假说^[4-9], 很多理论已经成为生态学家的共识. 如牛克昌等人^[4]从生态位和中性理论角度, 系统阐述了群落构建机制的主要发展历史和理论内涵;

HilleRisLambers等人^[5]结合物种共存理论的最新进展^[8,9], 归纳总结了可能对群落多样性维持起主要作用的相关生态学过程^[7].

群落构建过程中的一些机制, 对于稀有种和常见种的长期共存有重要作用, 如同种负密度制约效应^[10-15]等. 同种负密度制约效应^[10]主要指由于有害生物的伤害, 或是对相同限制性资源的竞争等, 导致同种个体之间相互抑制. 虽然该效应被认为是解释稀有种与常见种共存状态的重要机制^[10-12], 然而对于其在温带地区的作用, 学术界仍存在争议(参见文献^[13]和

引用格式: 毛子昆, 郝占庆, 原作强, 等. 物种聚集分布与种间关系的多度不对称性. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 381-390

Mao Z K, Hao Z Q, Yuan Z Q, et al. Abundance-asymmetry in conspecific aggregation and interspecific interaction (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2020, 50: 381-390, doi: 10.1360/N052018-00101

[14,15]的不同结论)。另外,按照“随机稀释”假说(stochastic dilution)^[16],种间关系在温带地区比热带地区要显著得多^[16,17]。

有研究表明,在温带地区种间关系是与物种多度有联系的。例如,Chacón-Labela等人^[18]发现,种间关系(或种间关联)的显著性随物种多度上升而增强。Wang等人^[19]也发现,常见种之间更容易检测到相互作用。传统的多度不对称假说认为(图1A)^[20],如果群落中植物个体之间发生相互作用的机会是均等的,那么种间作用的强度(或可能性)将与物种多度相关。由于常见种个体较多,遇到其他物种的机会也就多,使得常见种可以更强地影响到其他物种,相应地,其受到的种间作用也会更强。稀有种个体稀少,周围容易出现更多的异种个体,易受到常见种较强的竞争作用,且种内作用也会比较弱(图1A)。结合当代物种共存理论的“稳定化机制”^[8,9],即“当种内竞争强于种间竞争时,更有利于物种的长期共存”,常见种受到很强的种间作用,将抑制其种群的持续稳定增长,从而控制常见种的种群规模;而当稀有种受到的种间作用很强,种内作用却比较弱时,并不利于其与常见种的共存。

以上种间作用的“多度不对称”分析仅考虑了物种多度与种间关系之间的联系,但是在自然群落中,物种多度与其空间分布格局也是相互影响的,即稀有种倾向于呈现更强的聚集分布格局^[22,23]。由此,稀有种可以通过这种聚集性分布,来增加周围的同种个体、减少异种个体,减弱种间关系的强度(或可能性)^[18,24],加强种内调节作用,进而实现与常见种的局部共存(图1B)^[25]。所以,聚集分布格局下的“种间关系多度不对称性”将有利于抑制常见种种群的无限增加,同时保持稀有种的局部优势度,实现物种共存。

虽然以往的许多研究结论从不同方面支持这个假说^[18-20,22,23],但是很少有研究对其进行验证。在自然群落中,如果这种共存途径真实存在的话,那么群落内物种的空间分布将会呈现如下特征。首先,稀有种应表现出更强的聚集性,并且在局部范围内占据与常见种同等的优势,以减弱种间关系的影响,增强种内关系的调节作用,所以物种的局部优势度与其多度没有关系。此外,如果稀有种呈现较强的聚集性,而其个体数又比较少,这将导致稀有种的分布范围很小,所以稀有种与其他物种(尤其是其他稀有种)相遇的概率会很低。最后,由于种间关系在常见种之间更为显著,终将使常

见种的空间分布表现出一定的种间关联性;而稀有种之间相遇的概率比较低,所以很难检测出明显的空间关联性,最终导致物种的空间关联性也与物种多度有关。为检测以上物种空间分布规律,本研究以长白山25 ha阔叶红松林样地的大树(DBH≥10 cm)为对象,运用空间统计的方法,从上述三个方面对其进行验证。另外,本研究中的稀有种和常见种没有明确的划分标准,主要指代的是物种多度的差异。

1 研究样地与方法

1.1 研究样地

长白山自然保护区位于吉林省长白山地区,始建于1960年,面积近20万公顷,是我国面积最大、自然生态系统保存最为完整的自然保护区之一。该区夏季温暖多雨,冬季寒冷漫长,属于季风温带大陆性山地气候。由于水热条件的不同,该区植被随海拔呈现明显的垂直分布带谱,从山下到山顶依次出现阔叶红松林、暗针叶林、亚高山岳桦林和高山冻原,其中,阔叶红松林以其组成结构复杂、生物多样性相对丰富而著称,是现存少有的大面积原生针阔混交林^[26]。

长白山阔叶红松林样地(42°12'N, 128°32'E)位于长白山自然保护区内,是一个500 m×500 m的大型固定监测样地。样地海拔791.8~809.5 m,平均海拔801.5 m,年均温在3.6℃,年均降水量约700 mm,主要集中于夏季。样地主林层林龄约300年左右,主要建群树种为红松(*Pinus koraiensis*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等;次林层树种主要有色木槭(*Acer mono*)和假色槭(*Acer pseudo-sieboldianum*);林下层主要树种有毛榛(*Corylus mandshurica*)和簇毛槭(*Acer barbinerve*)等,是典型的复层异龄林^[27]。2004年,我们对样地内所有胸径(DBH)≥1 cm的木本植物都进行了定位挂牌,记录了物种、胸径和位置信息,并分别在2009和2014年进行了两次复查。其中,2014年的复查数据共记录木本植物53种,34561个独立个体。

1.2 研究方法

本研究根据2014年的样地复查数据进行分析,选取胸径(DBH)≥10 cm的大树作为研究对象,为确保统计上的有效性,我们只提取了个体数不少于50的树种,

图 1 “多度不对称性”假说示意图. A: 传统的多度不对称假说认为(异种)个体间的相互作用与物种多度有关(修改自文献[20]). a(黑圆圈)和b(灰圆圈)代表两个物种, 圆圈大小代表物种多度, 图中展示了三个多度等级情况, 圆圈间的连线代表两个物种之间的相互作用, 箭头方向代表作用方向, 即黑线代表a物种对b物种的作用, 灰线代表b物种对a物种的作用, 连线宽度代表作用大小. 另外, 图中加了表示种内作用的曲线^[21], 曲线大小代表作用强度(或可能性). B: 考虑到稀有种更倾向于聚集分布, A所示情况将有以下变化^[18]: (i) 稀有种的聚集分布使其周围的异种个体变少了, 所以减弱了常见种对稀有种的作用(大圆与小圆的连线变窄); (ii) 稀有种的聚集分布使其周围同种个体增多了, 所以其种内作用加强了(曲线变宽)

Figure 1 The conceptual framework of the abundance-asymmetry hypothesis. A: The classic abundance-asymmetry hypothesis assumes that interspecific interactions are influenced by species abundance (revised from ref. [20]). The black circles (a) and grey circles (b) represent two species with circle size referring to species abundance. The arrows between two species show their interactions (black: a to b; grey: b to a) with arrow width representing the strength or probability of interactions. The curves show the conspecific interactions^[21] with arrow width representing the strength or probability of interactions. B: Given the stronger aggregation of rare species than common species, the case A would change in two aspects^[18]: (i) the arrow widths between large circles and small circles decrease because fewer heterospecific individuals occur around rare species; (ii) the curve widths of small circles increase because more conspecific individuals occur around rare species

最终有16种共9746株个体满足要求(表1). 基于这些大树数据, 从以下三方面进行分析: (i) 物种的局部优势度与物种多度之间的关系; (ii) 物种的同分布指数(co-occurrence)与物种多度之间的关系; (iii) 种间关联与物种多度之间的关系.

(1) 物种局部优势度与物种多度之间的关系. 基于Wang等人^[22]对物种聚集度与物种多度之间关系的分析, 这里重点关注物种聚集分布造成的影响, 以物种周围同种个体与所有其他个体的比例关系作为衡量指标, 即局部优势度: $L_1(r) = M_1(r) / M_{1,all}(r)$, 其中 $M_1(r)$ 代表物种1周围 r 范围内同种个体数, $M_{1,all}(r)$ 代表物种1周围 r 范围内所有个体数^[16,18]. 可见, $L(r)$ 实际上是从个体数比例的角度, 对物种发生种内和种间关系的可能性进行了量化. $L(r)$ 值越大, 代表物种周围 r 范围内同种个体所占的比例越高, 理论上, 此时种内关系占主导地位; 如果 $L(r)$ 值较小, 说明物种周围多为异种个体, 此时发生种内关系的机会很有限, 种间关系将占据主导地位. 在我们的假设下(图1B), 稀有种和常见种的局部优势度不应有大的差异, 即 $L(r)$ 与物种多度没有关系.

为检测 $L(r)$ 与物种多度之间的关系, 并考虑其随 r 范围的变化趋势, 取 $r=1, 2, 3, \dots, 20$ m, 计算每个物种的 $L(r)$ 值. 然后用“比较法”来量化局部优势度与物种多

度的关系, 具体如下: 首先, 将16个物种两两组合成物种对, 共有 $(16 \times 15) / 2 = 120$ 对, 在每一个组合中, 个体数较多的记为物种1, 个体数较少的记为物种2; 然后用 $Ld'(r)$ 来代表两个物种的 $L(r)$ 值相对大小, 即当 $L_1(r) > L_2(r)$, 则 $Ld'(r) = 1$; 当 $L_1(r) < L_2(r)$, 则 $Ld'(r) = -1$; 当 $L_1(r) = L_2(r)$, 则 $Ld'(r) = 0$, 计算所有物种对的 $Ld'(r)$, 最终得到 $Ld'(r)$ 的平均值 $Ld(r)$. 如果 $L(r)$ 没有多度依赖性, 则 $Ld(r)$ 的正负值将相互抵消, 最终趋近于0; 如果 $Ld(r) > 0$, 说明个体较多的物种 $L(r)$ 更大, 即 $L(r)$ 有正的多度依赖性, 且 $Ld(r)$ 值越大, $L(r)$ 的多度依赖性越强.

另外, 考虑到红松和紫椴是群落的建群种, 可能有较大的 $L(r)$ 值, 其物种多度又是最高的(表1), 容易造成 $Ld(r)$ 值的偏移. 所以我们将红松和紫椴排除在外, 用其他14个物种的 $L(r)$ 值, 按照同样的步骤求得 $Ld2(r)$ 值, 对比 $Ld(r)$ 与 $Ld2(r)$ 的差异.

(2) 物种同分布指数与物种多度之间的关系. 个体数稀少以及较强的聚集性, 导致稀有种的分布范围很小, 所以它们遇到其他物种的可能性会很低, 这可能是避免种间作用的有效方式. 为了检测这种现象, 将长白山阔叶红松林样地分成 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的小样方, 对于物种1和物种2, 其同分布指数: $CO_{1,2} = O_{1,2} / O_1$, 其中 $O_{1,2}$ 代表两个物种同时出现的样方数, O_1 代表只有

表 1 长白山阔叶红松林样地大树(DBH≥10 cm,个体数多于50)的基本信息

Table 1 The information of adult trees (DBH≥10 cm) with ≥50 individuals in the Changbaishan plot

物种	拉丁名	科	属	个体数(DBH≥10 cm)
山丁子	<i>Malus baccata</i>	蔷薇科	苹果属	51
黄檗	<i>Phellodendron amurense</i>	芸香科	黄檗属	55
稠李	<i>Prunus padus</i>	蔷薇科	李属	58
白牛槭	<i>Acer mandshuricum</i>	槭树科	槭属	67
白桦	<i>Betula platyphylla</i>	桦木科	桦木属	82
拧筋槭	<i>Acer triflorum</i>	槭树科	槭属	103
青楷槭	<i>Acer tegmentosum</i>	槭树科	槭属	119
糠椴	<i>Tilia mandshurica</i>	椴树科	椴树属	134
怀槐	<i>Maackia amurensis</i>	豆科	马鞍树属	314
春榆	<i>Ulmus japonica</i>	榆科	榆属	426
水曲柳	<i>Fraxinus mandshurica</i>	木犀科	白蜡树属	628
蒙古栎	<i>Quercus mongolica</i>	壳斗科	栎属	751
假色槭	<i>Acer pseudo-sieboldianum</i>	槭树科	槭属	1032
色木槭	<i>Acer mono</i>	槭树科	槭属	1562
紫椴	<i>Tilia amurensis</i>	椴树科	椴树属	2121
红松	<i>Pinus koraiensis</i>	松科	松属	2243

物种1出现的样方数。如果 $CO_{1,2}$ 值很大,说明物种2在物种1出现的大多数样方都出现,物种1受到物种2影响的可能性比较大;如果 $CO_{1,2}$ 值很小,说明在物种1分布的大多数样方内,都没有物种2个体,二者发生作用的可能性很小。

(3) 种间关联与物种多度之间的关系。用点格局分析的方法来量化物种之间的关联度,并与物种多度建立联系。按照Wiegand等人^[28]提出的分类体系进行分析,涉及两个点格局分析函数: (Ripley's) K 函数和 D 函数。 $\lambda_2 K_{1,2}(r)$ 表示物种1周围 r 范围内物种2的平均个数(λ_2 表示物种2的平均密度), $D_{1,2}(r)$ 则表示在 r 距离范围内至少有一个物种2个体的物种1植株所占比例^[17]。通过与零模型的期望值相减,分别得到对应 K 值和 D 值的两个轴: $M(r)$ 和 $P(r)$,最终按照 $M(r)$ 和 $P(r)$ 两轴来确定物种对的关联类型。本研究分别对0~5 m和0~10 m的种间关联进行了分类(相互吸引或排斥),为了更好地呈现与物种多度之间的关系,分别用两个距离范围内的综合结果作为最终关系,即对于每一个物种对,只有某一种关系在0~5 m或0~10 m内占到一半的时候才算比较显著,否则就是没有显著关系,然后将结果按照物种多度进行排序。

对于种内关联度,用成对相关函数(paired correlation function) $g_{1,2}(r)$ 来分析,和 K 函数不同, $\lambda_2 g_{1,2}(r)$ 表示与物种1相距 r (比如相距5 m)的物种2的平均个体数(λ_2 表示物种2的平均密度)^[17]。同样,结果展示的是0~5 m和0~10 m的综合关系。为了尽量避免大尺度分布格局造成的影响,我们选用异质性泊松模型作为零模型^[17,19],将物种的位置重置范围设置在 $r<30$ m的范围内,通过199次的模拟计算,来检测关系的显著性。

在我们的假设下(图1B),常见种的种间关系比较强,而稀有种的种间关系较弱,所以种间作用将造成物种之间的关联度呈现明显的多度依赖性,即常见种之间更容易检测到相关关系。

以上分析中1和2用R3.4.0(<http://www.r-project.org>)完成,3用Programita软件完成^[29,30]。

2 主要结果

2.1 物种局部优势度与物种多度之间的关系

物种的局部优势度在较小范围内(~5 m)并未表现出明显的多度依赖性(图2C), $Ld2(r)$ 在5 m范围内值很小,在0与0.2之间。我们发现, $Ld(r)$ 和 $Ld2(r)$ 在 $r=1$ m时

图 2 物种的局部优势度指数与物种多度的关系. A: 大树的局部优势度指数 $L(r)$ 的结果, 纵轴是物种和个体数(按照个体数进行了排序), 横轴是检测的范围 r , 圆圈大小代表的是 $L(r)$ 值的大小; B: $Ld(r)$ 值用来量化 $L(r)$ 的多度依赖性, $Ld(r)$ 越接近0, 说明 $L(r)$ 的多度依赖性越弱; C: $Ld2(r)$ 值是除红松和紫椴之外, 其他14个物种的 $Ld(r)$ 值

Figure 2 The relationship between species local dominance and species abundance. A: The results of species local dominance $L(r)$ for adult trees within radius r . The vertical axis shows species names with number of individuals (ordered by number of individuals), the horizontal axis shows the distance of r , and the sizes of black circles represent $L(r)$. B: $Ld(r)$ is the index used to quantify the abundance-dependence of $L(r)$, where the nearer $Ld(r)$ approaches zero, the weaker the strength of abundance-dependence $L(r)$ presents. C: $Ld2(r)$ shows the $Ld(r)$ without two dominant species (*Tilia amurensis* and *Pinus koraiensis*)

值较大(图2B, C), 这是因为山丁子等6个个体稀少的物种在 $r=1$ m范围内没有同种个体存在, 它们的 $L(r)$ 值为0(图2A), 最终造成了这个结果. 物种的局部优势度表现出明显的物种特异性(图2A), 例如, 糠椴只有134个个体, 其 $L(r)$ 值却很大, 即有很强的局部优势; 相较而言, 蒙古栎有751个个体, 其 $L(r)$ 值很小, 所以蒙古栎的局部优势较弱.

另外, 由于红松和紫椴的 $L(r)$ 值都很大(图2A), 占据绝对的局部优势, 最终使 $Ld(r)$ 值发生了偏移, 造成 $Ld(r)$ 和 $Ld2(r)$ 之间接近0.1的差值. $Ld(r)$ 和 $Ld2(r)$ 表现出了明显的尺度依赖性, 说明随着 r 的增加, 物种局部优势的多度依赖性越来越明显, 常见种明显优于稀有种.

2.2 物种同分布指数与物种多度之间的关系

树种对的同分布指数 CO 存在明显的多度依赖性(图3), 总体呈现“左小右大”的结构, 即 CO 值大小主要受物种2多度的影响. 当物种2个体数较少时, 无论物种1个体数多或少, CO 值都很小, 表示稀有种对其他物种的作用可能性普遍很小; 当物种2个体数较多时, CO 值普遍较大, 表示常见种对其他物种的作用可能性普遍

较大. 另外, 从物种1的角度来讲, 无论物种1个体数多少, 其 CO 值总是随着物种2个体数增多而变大, 说明无论稀有种还是常见种, 其受到其他常见种作用的可能性要大于其受到其他稀有种作用的可能性. 总之, 稀有种之间很难相遇, 而稀有种与常见种或常见种之间相遇的概率比较大.

2.3 种间关联与物种多度间的关系

树种之间以负相关关系(排斥作用)为主, 且呈现出明显的多度依赖性(图4), 即常见种之间或常见种和稀有种之间的关系更明显, 而稀有种之间没有明显的空间关联性, 符合预期.

3 结论与讨论

对长白山阔叶红松林样地的大树分析发现, 种间关联存在明显的多度不对称性, 常见种之间有较强的排斥作用, 聚集分布格局导致树种的局部优势度在较小尺度(~5 m)上没有明显的多度依赖性. 另外, 在群落水平上, 物种的同分布指数也存在多度依赖性(图3), 这可能是种间关联多度不对称性的重要成因, 因为稀

图 3 物种的同分布指数与物种多度的关系。大树的同分布指数 CO 的结果, 纵轴和横轴是对应的物种和个体数, 在 $CO_{1,2}=O_{1,2}/O_1$ 中, 物种1对应纵轴的物种, 物种2对应横轴的物种, 两轴交叉的点就是对应的 $CO_{1,2}$

Figure 3 The relationship between co-occurrence index and species abundance. Vertical and horizontal axes show species names and number of individuals (ordered by number of individuals). The vertical axis shows species 1, the horizontal axis shows species 2, and black circles at the intersection of species 1 and 2 show $CO_{1,2}$, namely the probability of species 2 occurs within the neighbourhood (~10 m) of focal species 1

有种之间很难相遇, 大大降低了稀有种之间发生相互作用的概率。该结果支持了我们的假设(图1B), 说明稀有种和常见种可以通过种间关系的“多度不对称性”和

物种的聚集分布格局来维持共存。具体来说, 常见种受到较强的排斥作用, 一定程度上限制了其种群的持续增长, 这不仅源于其他常见种的作用, 还包括稀有种的作用(图4)。稀有种可以通过聚集分布达到局部优势, 实现与常见种的局部共存; 与其他稀有种产生空间隔离(图3), 减小发生相互作用的可能性, 实现与其他稀有种的分区共存(图5)。

作为群落的建群种, 红松和紫椴的局部优势度较为明显(图2), 这可能与其庞大的种群规模有关。一方面, 红松和紫椴的大树分别占到大树总个体数的23%和22%, 这种数量优势使得其周围出现同种个体的概率要远远高于其他种。另一方面, 局部优势度的结果显示(图2), 红松和紫椴的局部优势度几乎不随尺度而减小, 说明两者的优势不局限在局域尺度内(20 m)。由此可见, 群落建群种不仅在个体数量上有优势, 在占据空间的能力上同样存在明显的优势。

物种的聚集分布格局, 一般认为与扩散限制(种子的传播距离限制或传播方式的不同等)及环境的异质性有关[22,23,31~35]。如通常情况下, 重力传播和风力传播的物种, 聚集程度明显高于动物传播的物种[22,32]。然而, 物种的聚集分布格局也可能是长期自然选择的结果。Lankau[36]认为, 自然选择倾向于增强稀有种的种间竞争力, 这是因为稀有种需要面对更多的异种个体, 能够承受强烈的种间作用的个体才会被保留。本研究

图 4 长白山阔叶红松林的种间关联的多度依赖性。纵坐标是目标物种, 即物种1, 横坐标为检测物种, 即物种2。该结果展示的是物种1和2的空间分布关系, 黑色表示相互排斥, 灰色表示相互吸引, 白色表示没有显著关系。A是0~5 m的综合结果, 而B是0~10 m的综合结果, 可以发现两者呈现出来的物种多度依赖性是一致的, 即个体数越多, 检测出来的种间关联越明显

Figure 4 The abundance-dependence of species associations in the Changbaishan plot. The vertical axis shows focal species 1 with number of individuals, and the horizontal axis shows observed species 2 with number of individuals. Black: repulsion; grey: attraction; white: no significant relationship. A: the overall result at ~5 m scale; B: the overall result at ~10 m scale. Both results show similar abundance-dependence

图 5 稀有种与常见种的局部共存及稀有种之间的分区共存示意图。阔叶红松林样地内白牛槭、稠李和蒙古栎大树的空间分布格局(AM: 白牛槭; PP: 稠李; QM: 蒙古栎)。白牛槭和稠李个体数较少, 聚集性较强, 彼此空间隔离(A区和B区), 形成分区共存状态; 蒙古栎个体数较多, 聚集性较差, 稠李和白牛槭分别与其形成局部共存状态(网络版彩图)

Figure 5 Graphical example of coexistence among two rare species and one common species. The spatial distribution patterns of *Acer mandshuricum* (AM; red), *Prunus padus* (PP; black) and *Quercus mongolica* (QM; blue). There are fewer individuals for AM and PP (rare species), while QM contains more individuals (common species). Both AM and PP show stronger aggregation than QM. The two rare species coexist via colonizing different blocks (A and B, i.e., spatial segregation), and they coexist with QM by local dominance with more conspecifics than heterospecifics within local neighbourhood (color online)

结果则暗示了另一个选择过程, 即那些周围有大量异种个体的稀有种被种间竞争排除掉了, 最终保留下了聚集性更强的物种或个体, 结果是增强了稀有种的聚集性, 弱化了种间竞争的作用^[37,38]。所以, 物种的聚集分布格局, 除了与扩散方式、环境的异质性等生态学因素有关之外, 其背后可能还有深刻的进化学意义。

物种的聚集分布与群落的种内、种间关系格局有复杂的联系。一方面, 物种的分布格局会影响其种内和种间竞争能力^[24,39], 并对物种共存产生影响。如Semchenko等人^[39]发现, 聚集性较强的物种有更强的种内竞争能力, 而聚集性较弱的物种有更强的种间竞争能力, 说明物种的聚集程度和周围个体的竞争作用是紧密相关的。即使是竞争力完全相同的物种, 聚集-隔离效应(ag-

gregation-segregation effect)仍然可以通过控制种群增长率来促进物种共存^[40]。另一方面, 本研究的结果显示, 物种的聚集分布是造成种间关系的多度不对称性的一个重要原因。个体数较少的物种倾向于更加聚集^[22,23], 这将造成其分布范围比较小, 与其他物种(尤其是其他稀有种)发生作用的概率比较低(图3, 5), 导致与其他物种的空间隔离^[19,25], 从而以较少的个体占据局部优势(图2)。同时个体数较多的物种聚集性较弱^[22,23], 导致其分布范围较大, 有机会和更多的物种发生作用, 最终使种间关联呈现出多度不对称性(图4), 该结果与之前的研究相一致^[19]。

另外, 本研究结果表明物种聚集程度、种间关系和物种多度之间存在内部联系, 这可以帮助我们进一步认识群落多样性的“随机几何”理论(stochastic geometry)^[17,18,41]。McGill^[41]阐释的随机几何理论包含三个基本规则: (i) 同种个体是聚集分布的; (ii) 种-多度曲线是倒“J型”的^[2], 即群落中有大量稀有种和少数的常见种; (iii) 物种的空间分布是相互独立的。虽然后续的许多研究证实了这个理论的正确性^[17,18,42], 但是近期的模型研究对其提出了挑战, 认为这个理论三个基本规则仍不完备^[43]。实际上, 以往研究往往将三个规则视为相互独立的条件, 而忽略了很多野外的实际情况, 如聚集程度与物种多度之间的联系, 从而使模型模拟出现较大的偏差。然而我们的研究发现, 随机几何理论三个基本规则实际是相互联系的, 即物种的聚集程度(规则1)和物种间的关系(规则3)均与物种多度(规则2)有关联, 所以, 如果未来的研究能将这些交互作用整合到该理论的模型验证之中, 将会更好地预测植物群落的动态^[18]。

综上所述, 长白山阔叶红松林样地的大树种间关系存在明显的多度不对称性, 而聚集分布格局造成物种的局部优势度在小尺度内没有多度依赖性, 这两种格局是有利于稀有种和常见种的共存的。但是, 本研究用物种的局部优势度来量化种内关系的相对强弱, 用种间关联强度来代表种间作用强弱, 这些均是间接指标。未来研究应该用物种的功能性状数据或者数学模型等方法来进一步验证这个结论。

参考文献

- 1 Wright J S. Plant diversity in tropical forests: A review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1–14

- 2 McGill B J, Etienne R S, Gray J S, et al. Species abundance distributions: Moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecol Lett*, 2007, 10: 995–1015
- 3 Diamond J M. Assembly of species communities. In: Cody M L, Diamond J M, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1975. 342–444
- 4 Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, et al. Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2009, 17: 579–593 [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17: 579–593]
- 5 HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2012, 43: 227–248
- 6 Chai Y F, Yue M. Research advances in plant community assembly mechanisms (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2016, 36: 4557–4572 [柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36: 4557–4572]
- 7 Chen L, Mi X C, Ma K P. Niche differentiation and its consequence on biodiversity maintenance in forest communities (in Chinese). *Chin Bull Life Sci*, 2014, 26: 112–117 [陈磊, 米湘成, 马克平. 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. 生命科学, 2014, 26: 112–117]
- 8 Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 343–366
- 9 Chu C J, Wang Y S, Liu Y, et al. Advances in species coexistence theory (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2017, 25: 345–354 [储诚进, 王酉石, 刘宇, 等. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25: 345–354]
- 10 Zhu Y, Mi S C, Ma K P. A mechanism of plant species coexistence: The negative density-dependent hypothesis (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2009, 17: 594–604 [祝燕, 米湘成, 马克平. 植物群落物种共存机制: 负密度制约假说. 生物多样性, 2009, 17: 594–604]
- 11 Comita L S, Muller-Landau H C, Aguilar S, et al. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science*, 2010, 329: 330–332
- 12 Yenni G, Adler P B, Ernest S K M. Strong self-limitation promotes the persistence of rare species. *Ecology*, 2012, 93: 456–461
- 13 Comita L S, Queenborough S A, Murphy S J, et al. Testing predictions of the Janzen-Connell hypothesis: A meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *J Ecol*, 2014, 102: 845–856
- 14 Johnson D J, Beaulieu W T, Bever J D, et al. Conspecific negative density dependence and forest diversity. *Science*, 2012, 336: 904–907
- 15 LaManna J A, Mangan S A, Alonso A, et al. Plant diversity increases with the strength of negative density dependence at the global scale. *Science*, 2017, 356: 1389–1392
- 16 Wang X, Wiegand T, Kraft N J B, et al. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests. *Ecology*, 2016, 97: 347–360
- 17 Wiegand T, Huth A, Getzin S, et al. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2012, 279: 3312–3320
- 18 Chacón-Labela J, Cruz M, Escudero C, et al. Evidence for a stochastic geometry of biodiversity: the effects of species abundance, richness and intraspecific clustering. *J Ecol*, 2017, 105: 382–390
- 19 Wang X, Wiegand T, Hao Z, et al. Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *J Ecol*, 2010, 98: 674–686
- 20 Vázquez D P, Melián C J, Williams N M, et al. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 2007, 116: 1120–1127
- 21 Fricke E C, Wright S J. Measuring the demographic impact of conspecific negative density dependence. *Oecologia*, 2017, 184: 259–266
- 22 Wang X, Ye J, Li B, et al. Spatial distributions of species in an old-growth temperate forest, northeastern China. *Can J For Res*, 2010, 40: 1011–1019
- 23 Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 2000, 288: 1414–1418
- 24 Stoll P, Prati D. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, 2001, 82: 319–327
- 25 Raventós J, Wiegand T, Luis M D. Evidence for the spatial segregation hypothesis: A test with nine-year survivorship data in a Mediterranean shrubland. *Ecology*, 2010, 91: 2110–2120
- 26 Hao Z, Li B, Zhang J, et al. Broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest plot in Changbaishan (CBS) of China: Community composition and structure (in Chinese). *J Plant Ecol*, 2008, 32: 238–250 [郝占庆, 李步杭, 张健, 等. 长白山阔叶红松林样地(CBS): 群落组成与结构. 植物生态学报, 2008, 32: 238–250]
- 27 Wang L W, Li B H, Ye J, et al. Dynamics of short-term tree mortality in broad-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in the Changbai Mountains (in Chinese). *Biodiversity Sci*, 2011, 19: 260–270 [王利伟, 李步杭, 叶吉, 等. 长白山阔叶红松林树木短期死亡动态. 生

物多样性, 2011, 19: 260–270]

- 28 Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *Am Natist*, 2007, 170: E77–E95
- 29 Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104: 209–229
- 30 Wiegand T, Moloney K A. A Handbook of Spatial Point Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton: Chapman and Hall/CRC press, 2014
- 31 Lin Y C, Chang L W, Yang K C, et al. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. *Oecologia*, 2011, 165: 175–184
- 32 Li L, Huang Z, Ye W, et al. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, 2009, 118: 495–502
- 33 Xu H, Detto M, Fang S, et al. Habitat hotspots of common and rare tropical species along climatic and edaphic gradients. *J Ecol*, 2015, 103: 1325–1333
- 34 Umaña M N, Zhang C, Cao M, et al. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol Lett*, 2015, 18: 1329–1337
- 35 Lara-Romero C, de la Cruz M, Escibano-Ávila G, et al. What causes conspecific plant aggregation? Disentangling the role of dispersal, habitat heterogeneity and plant-plant interactions. *Oikos*, 2016, 125: 1304–1313
- 36 Lankau R A. Rapid evolutionary change and the coexistence of species. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2011, 42: 335–354
- 37 Bolker B M, Pacala S W, Neuhauser C. Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *Am Natist*, 2003, 162: 135–148
- 38 Murrell D J. When does local spatial structure hinder competitive coexistence and reverse competitive hierarchies? *Ecology*, 2010, 91: 1605–1616
- 39 Semchenko M, Abakumova M, Lepik A, et al. Plants are least suppressed by their frequent neighbours: The relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *J Ecol*, 2013, 101: 1313–1321
- 40 Detto M, Muller-Landau H C. Stabilization of species coexistence in spatial models through the aggregation-segregation effect generated by local dispersal and nonspecific local interactions. *Theor Population Biol*, 2016, 112: 97–108
- 41 McGill B J. Towards a unification of unified theories of biodiversity. *Ecol Lett*, 2010, 13: 627–642
- 42 May F, Huth A, Wiegand T. Moving beyond abundance distributions: Neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2015, 282: 20141657
- 43 May F, Wiegand T, Lehmann S, et al. Do abundance distributions and species aggregation correctly predict macroecological biodiversity patterns in tropical forests? *Glob Ecol Biogeogr*, 2016, 25: 575–585

Abundance-asymmetry in conspecific aggregation and interspecific interaction

MAO ZiKun^{1,2}, HAO ZhanQing¹, YUAN ZuoQiang¹, LIN Fei¹, YE Ji¹, KUANG Xu³
& WANG XuGao¹

1 Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3 School of Life Science and Engineering, Henan University of Urban Construction, Pingdingshan 467036, China

In natural communities, species abundance has intrinsic associations with spatial pattern of species and interspecific interaction. However, how these associations contribute to species coexistence remains largely controversial. We expect that common species suffer stronger interspecific competition, which limits their population growth rates. Rare species tend to increase strength of intraspecific competition relative to interspecific competition via stronger aggregation than common species, which facilitates their coexistence with other species. To test this hypothesis, we examined interspecific interaction and conspecific aggregation for adult trees (DBH $\geq$ 10 cm) in a 25-ha forest dynamics plot in Changbaishan, northeast China, and further evaluated their relationships with species abundance. Our results showed that interspecific spatial associations were mostly negative, and common species showed more significant repulsion than rare species, which indicated obvious abundance-asymmetry in interspecific association. In addition, the abundance-dependent conspecific aggregation contributed to abundance-independent local dominance among species via adjusting the proportion of conspecific vs. heterospecific trees at local scale ($\sim$ 5 m), which would facilitate the coexistence between rare and common species. These results suggest that the strength of interspecific interactions in community-level mainly depends on common species, and the prevalent conspecific aggregation in plant communities is crucial to the survival of rare species and long-term species coexistence. Our study uncovers the underlying coexistence mechanisms about the abundance-dependent spatial distribution of species, and provides further insights into the community assembly rules in temperate forests.

conspecific aggregation, interspecific interaction, abundance-asymmetry, species coexistence, Changbaishan plot, temperate forest

doi: [10.1360/N052018-00101](https://doi.org/10.1360/N052018-00101)