

茂兰喀斯特森林群落的种间分离特征

张忠华¹, 胡刚², 倪健^{1,3,*}

(1. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 2. 中山大学生命科学院, 广州 510006;

3. 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)

摘要: 种间分离的研究对于揭示种间相互作用、群落组成与动态具有重要意义。为分析喀斯特原生性森林群落种间的分离特征, 进而探讨喀斯特生境上物种的共存机制, 以茂兰国家级自然保护区分布的亚热带区域原生性较强的典型常绿阔叶落叶混交林为研究对象, 以建立的 2 块 1hm² (100m × 100m) 样地群落学调查数据为基础, 借助 ArcGIS 软件的空间分析功能, 判定每个个体的最近邻体植株的种类与距离。在此基础上, 采用 $N \times N$ 最近邻体列表及其截表的方法, 应用 Pielou 的分离指数量化了 2 块样地中各 43 个树种 (多度 ≥ 20) 的种间分离状况。研究结果表明: 两种喀斯特森林群落类型中物种均以随机毗邻种对占优势 (P1 和 P2 样地分别为 60.91% 和 63.34%), 正分离种对次之 (分别为 38.76% 和 35.66%), 负分离种对极少 (分别为 0.33% 和 1.0%), 这种种间分离特征表明种间竞争排除作用减弱, 群落已趋于稳定, 反映出该森林正处于相对稳定的顶极状态。根据种间分离情况以及物种对环境的适应方式, 将两个样地各 43 个物种分别划分为 3 个生态种组, 各组间物种的生态学特性以及对生境的偏好存在明显差异。种间的分离特征与喀斯特森林高度的生境异质性明显相关, 分布在不同生境类型上的物种间大多呈现正分离, 而具有相似生境要求或分布广泛的物种间易形成随机毗邻或负分离, 这一特征为群落中多物种的稳定共存提供了更大的可能性。因此, 以生境的高度分化为基础的种间关系可能是喀斯特森林多物种稳定共存的重要机制之一。

关键词: 喀斯特森林; 种间分离; Pielou 分离指数; 生态种组; 物种共存; 茂兰

Interspecific segregation of old-growth Karst forests in Maolan, Southwest China

ZHANG Zhonghua¹, HU Gang², NI Jian^{1,3,*}

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

2 School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510006, China

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

Abstract: The segregation relationship between different species pairs is helpful for revealing the phenomena of species interactions, community structure and dynamics. It can be used to explore the impacts of environmental differences on species distribution. Practically, such study is the scientific fundamental of species conservation and restoration and reconstruction of degraded ecosystems. The Karst forest in Maolan National Natural Reserve of Guizhou Province, southwestern China is a rare, original forest remnant in the mid-subtropics of the world. However, little is known about the interspecific relationship of the species. In order to investigate the interspecific segregation characteristics of the species in karst forest, so as to discuss the mechanism of species coexistence on Karst habitat, We set up two plots of 1hm² (named P1 and P2, respectively) in two old-growth, evergreen-deciduous broadleaved mixed Karst forests in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province of SW China. All woody species with the diameter at breast height (DBH) ≥ 1 cm were identified and surveyed. The distribution map of 43 tree species with abundance ≥ 20 individuals from two Karst forest communities were drawn using the Geographical Information System software (ArcGIS). The nearest neighbors of each individual and the distances between every individual-neighbor pair were obtained by using ArcGIS's extension module. The interspecific segregation in the multi-species community was then analyzed using a sub-table method of a $N \times N$ nearest-

基金项目: 国家重点基础研究发展 973 计划资助项目 (2006CB403207)

收稿日期: 2009-11-03; **修订日期:** 2009-12-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jni@ibcas.ac.cn

neighbor contingency table. The Pielou's coefficient of segregation (S) was adopted to measure the segregated degree between two species. The results show that segregation relations between most of the species are random in two karst forest communities (60.91% and 63.34%, respectively). Some species pairs are positively segregated (38.76% and 35.66%, respectively) and a few pairs are negatively segregated (0.33% and 1.0%, respectively). Our results support the Pielou's opinion that negative segregation is rare in old-growth plant communities. This showed that interspecific competitive exclusion is weakened between the species, and the two forests were at a stable climax stage. According to their adaptability to the environment and relationships between plants and environment, the 43 species from two forest plots were divided into three ecological species groups (ESG). In Plot one, the first ESG includes 17 big tree species such as *Cyclobalanopsis glauca*, *Clausena dunniana*, and *Engelhardtia roxburghiana*, which are light-demanding and drought-tolerant in the first canopy tree layer. The second ESG is 18 tree species in the sub-canopy tree layer including *Acer wangchii*, *Viburnum brachybotryum*, and *Swida parviflora* etc that have less drought-tolerance and some extent shade-tolerance. The ESG 3 has 8 woody species with broad distribution range in mostly the shrub layer. In Plot two the ESG 1 has 13 dominate tree species including *Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*, *Rapanea neriifolia*, and *Osmanthus fragrans* etc in habitat of relatively high soil moisture. 19 tree species such as *Distylium myricoides*, *Lindera communis*, and *Clausena dunniana* occur in the ESG 2. These species grow in relatively dry habitat. The ESG 3 has 12 tree species of sub-canopy layer, occupying broader ecological niche in Plot two. The ecological characteristics and habitat preference of the species in each group showed significant differences. The results also indicated that interspecific segregation is closely related to habitat heterogeneity of karst terrain. Species pairs in different habitats mostly tend to be more positively segregated, but species with similar habitat preference or widely distributed are more likely to be random neighbor or negatively segregated. Therefore, interspecific relationship based on differentiation of habitat may be one of the important mechanisms of species coexistence in species-rich karst forest.

Key Words: Karst forest; interspecific segregation; Pielou's coefficient of segregation; ecological species groups; species coexistence; Maolan

植物群落是由共存的物种在一定生境条件下有机结合并与生境相互作用形成的^[1]。物种的种群特征是决定两种物种空间关系的重要原因^[2-3]。在一个多物种共存的群落中,物种间必然会发生相互作用,例如互利共存、竞争排除等,这种多样的种间关系决定着群落的结构特征及其时空动态变化。种间关系的研究一直备受生态学家关注,物种间不同的相互作用导致了群落多物种的共存策略^[4-5]。Hacker 和 Gaines^[6]通过对英格兰盐地沼泽群落的研究发现,物种间直接的正相互作用(或互利共存)有助于物种多样性的提高。Poorter 等^[5]研究表明种间株高和耐荫性的不同,影响了种群的结构和植物的功能性状,从而有助于热带雨林树种的共存。在自然群落中,竞争是普遍存在的,种内或种间竞争影响个体的适合度、物种的分布和丰富度,进而影响群落的物种组成,物种之间的竞争关系能促进物种的共存^[7-8]。同时也有研究认为物种的竞争和互利关系是同时起作用的,从而影响物种的组成与结构,为物种共存提供了更多的机会^[4,9]。因此,物种间的相互关系是复杂多样的,这种关系影响了物种的时空组成与分布,为物种多样性维持机制的探索提供了很好的途径。

种间关系可以通过种间分离和种间联结来表示,它们通常是由于群落生境的差异影响了物种的分布而引起的^[10-11],是对一定时期内植物群落物种组成间相互关系的静态描述^[12]。种间分离是 Pielou 首先提出来的,它是指两个种或几个种的个体交错分布的程度,以两个物种个体的邻体关系为基础^[13]。作为种间关系的一种表现形式,种间分离是群落的重要特征之一,是群落形成、维持和演替的基础^[14]。迄今为止,通过种间分离来分析种间关系的研究相对较少,国外已有的研究仅见于两组个体的分离如动植物种群^[1,13]、母树-幼苗^[15]、雌株-雄株^[16],而很少有对群落内多物种种间分离的研究。国内关于种间分离的研究有过一定探索,但很少通过种间分离来探讨物种的共存机制。戴小华等^[17]分析了海南岛霸王岭热带雨林中 41 个物种的种间分离

状况,发现种对间以随机毗邻种对占优势,正分离种对较少,负分离种对最少,种间分离是多种因素联合作用的结果,具有相近生境需求的物种往往表现为负分离。张殷波和张峰^[18]发现具有较强适应性和竞争能力的优势树种间容易发生正分离,而群落伴生种,由于相似的生境需求导致的竞争排除,使得种间易于呈现负分离。种间分离的研究在理论上有助于了解物种间的关系,正确认识群落的结构特征,探讨环境差异对植物分布的影响,在实践上可为物种多样性保护以及受损生态系统的恢复与重建提供重要的科学依据。

茂兰喀斯特森林国家级自然保护区地处中亚热带季风气候区南缘,北回归线附近。北回归线两侧的陆地是地球上最大的沙漠或半沙漠地带^[19];而茂兰由于其独特的地理位置、气候条件、土壤以及地质因素,形成并较好保存了世界同纬度地区仅存的一片原生性较强的喀斯特森林-亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林,这种非地带性植被的群落结构相对复杂,物种组成丰富^[20]。该区是世界上仅有的可供研究裸露型锥状喀斯特发育区森林植被自然“本底”的代表性区域,1996 年被联合国教科文组织纳入“人与生物圈保护区网络”,成为世界生物圈保护地,2007 年被列入“世界自然遗产”^[21]。因此,茂兰喀斯特森林自然保护区为研究喀斯特地质背景下诸多生态学问题提供了重要场所。目前为止,国内学者对茂兰喀斯特森林的物种组成^[22]、生物量^[23]、种群结构和动态^[24]、种子库结构^[25]、退化喀斯特森林自然恢复研究^[26]、林隙动态^[27]等进行了丰富的研究,这些研究为揭示喀斯特森林的群落结构与动态以及受损生态系统恢复模式等生态学研究重要理论与实践问题提供了宝贵的基础信息;而关于喀斯特森林种间关系的研究仍未见有报道。物种共存机制是生态学研究的核心问题,在热带、亚热带以及温带等诸多区域的植被类型中有过积极探索^[28-33],而国内外对喀斯特生境背景下,非地带性的森林植被中物种共存机制的研究鲜有报道^[34-35]。

本文以茂兰国家级自然保护区分布的亚热带区域原生性较强的典型常绿阔叶落叶混交林为分析对象,以建立的 2 块 1hm² (100m × 100m) 样地群落学调查数据为基础,采用最近邻体法及其 $N \times N$ 最近邻体列联表及其截表的方法,通过计算 Pielou 种间分离指数,对其森林群落的种间分离进行分析。其主要研究目的是:(1) 通过分析喀斯特原生性森林群落种间分离特征来判断种间关系现状;(2) 探索种间分离关系形成的内在原因;(3) 通过种间分离分析喀斯特森林群落的物种共存机制。

1 研究区域与方法

1.1 研究地概况

茂兰国家级喀斯特森林自然保护区位于贵州省南部黔、桂交界处(图 1)(25°09'—25°21'N, 107°52'—108°05'E),总面积约 2 万 hm²,最高海拔 1078.6m,最低 430m,平均在 800m 以上。全区除局部地点覆盖有少量砂页岩外,主要是由纯质石灰岩及白云岩构成的典型的喀斯特峰丛地貌。该区气候属于中亚热带季风湿润气候,气候温和,雨量充沛。年平均气温为 15.3℃,7 月份平均气温 26.4℃,1 月份平均气温 8.3℃,≥10℃ 积温 5727.9℃,平均年降水量 1320.5mm,平均年蒸发量 1343.6mm,全年平均相对湿度 83%,年日照时数 1272.8h,日照百分率 29%。土壤以黑色石灰土为主,土层浅薄,地面岩石裸露,土被不连续,pH7.5—8.0,土壤有机质和全氮、磷含量丰富。区内喀斯特常绿落叶阔叶混交林集中连片,原生性强,是一种稳定的土壤地形顶极群落^[20]。

1.2 样地设置与调查

选择茂兰喀斯特森林保护区的董歌和更正两个地点各建立 1 个 1hm² (100m × 100m) 样地(编号为 P1 和 P2)(图 1),该地点保存有完好的原生性成熟森林,人为干扰少,土壤以黑色石灰土为主。两块样地地形复杂,P1 样地位于一个山峰的坡面上,坡度较大,岩石裸露率极高,样地的最低点位于山脚,最高点接近山顶;P2 样地基本位于另一山峰的顶部,部分地段较为平坦、土面相对较多,自然干扰略多于 P1 样地(表 1)。使用 DQL-1 型森林罗盘仪建立样地,并将每个样地划分为 400 个 5m × 5m 的样方调查单元,调查每个样方内所有胸径 (DBH) ≥ 1cm 的木本植物(包括藤本),记录其种名、个体相对坐标、胸径、树高、冠幅、生长状况以及生境的岩石裸露率等指标。对于 DBH < 1cm 的乔木幼树和灌木以及草本层植物,简要记录其种类组成与盖度等特征。

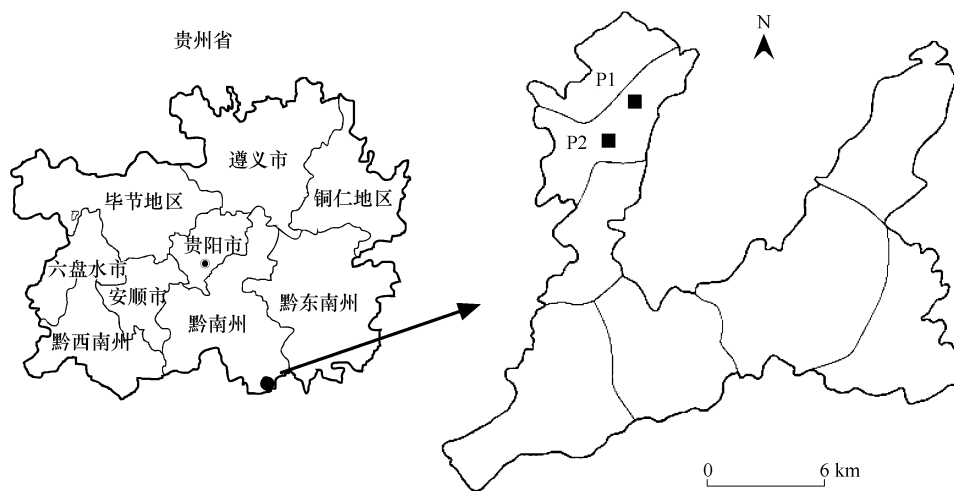


图 1 茂兰喀斯特森林取样位置示意图

Fig. 1 Location of two 1hm² plots in Maolan National Nature Reserve

表 1 茂兰喀斯特森林样地的基本信息

Table 1 General information of two 1hm² plots in Maolan Karst forest

样地编号 Plot code	面积 Area/hm ²	经纬度 Latitude/Longitude	海拔/m Altitude	坡度/(°) Slope	坡向 Aspects	岩石裸露率/% Rock-bareness rate	干扰 Disturbance
P1	1	25°18.653'N, 107°57.483'E	835—912	45	ES	85	轻度 Low
P2	1	25°18'07"N, 107°57'21"E	895—938	30	ES, EN	40	轻度 Low

1.3 数据整理与分析

1.3.1 物种选取与最近邻体确定

P1 和 P2 样地内 $DBH \geq 1\text{cm}$ 的木本植物分别记录到 199 种和 191 种。计测所有物种的重要值 (Important Value, $IV = \text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对优势度}/3$), 同时选取样地中所有同种个体多度 ≥ 20 的物种为分析对象^[17], 从而得到两个样地各有 43 个物种, 分别组成的 903 组种对 (表 2)。借助 ArcGIS 9.2 软件, 绘制 P1 和 P2 样地中所有同种个体多度 ≥ 20 的树木分布位点图, 以每一树木个体为基株, 应用 ArcGIS 空间分析扩展模块 Hawth's Analysis Tools (v3.27) for ArcGIS^[36] 计算基株与其邻体间的距离, 从而判断所有基株的最近邻体种类组成。

1.3.2 种间分离的计测

Pielou 在构建 2×2 最近邻体列联表的基础上, 提出了种间分离指数^[13]。Reich 和 Davis^[37] 介绍了用于计算多物种群落总体分离的 $N \times N$ 最近邻体列联表, 但基株是随机选取的, 并非全体取样。而 Pielou 的 2×2 最近邻体列联表中, 基株涵盖了群落中所有个体。通过将 Pielou 的 2×2 最近邻体列联表进行扩展, 可得到一个 $N \times N$ 最近邻体列联表 (表 3)。截取上述 $N \times N$ 最近邻体列联表, 即可得到关于种 i 和种 j 的 2×2 列联截表 (表 4)。再将列表内数据代入 Pielou 的种间分离指数公式进行计算, 最后根据计算的数值分析成对物种间的分离程度^[13]。Pielou 分离指数 (S) 的计测方式为:

$$S = 1 - \frac{N_{ij}(n_{ij} - n_{ji})}{(n_{ii} + n_{ij})(n_{ij} + n_{jj})(n_{ii} + n_{ji})} = \frac{2(n_{ii}n_{jj} - n_{ij}n_{ji})}{(n_{ii} + n_{ij})(n_{ij} + n_{jj})(n_{ji} + n_{jj})(n_{ii} + n_{ji})}$$

式中, 如果 n_{ij} 值为 0, 即意味着这类种对出现的概率很小, 给这些 n_{ij} 加权 0.001。这样做首先不会改变种间分离的性质, 其次既可以避免公式 (1) 中出现零分母而且也更符合实际^[17]。分离指数 S 值的变化在 -1 和 $+1$ 之间, 当 $n_{ii} = n_{jj} = 0$ 并且 $n_{ij} = n_{ji} \neq 0$ 时, 也就是说不存在同种毗邻时, S 达到最小值 -1 , 两个物种发生最

大可能的负分离;当 $n_{ij} = n_{ji} = 0$ 并且 $n_{ii} = n_{jj} \neq 0$ 时,也就是说两个物种不存在相互毗邻, S 达到最大值 +1,两个物种发生最大可能的正分离;当 $n_{ii}n_{jj} = n_{ij}n_{ji}$ 时, $S = 0$,两个物种完全随机毗邻。这里参考戴小华等对 S 值所做的区间划分标准^[17],即当 $0.7 \leq S \leq 1$ 时两个物种为正分离;当 $-1 \leq S \leq -0.7$ 时为负分离即两个物种倾向于彼此为邻;当 $-0.7 < S < 0.7$ 时为既非正分离也非负分离的随机毗邻种对。

表 2 茂兰喀斯特 2 个森林群落中个体数 ≥ 20 的 43 个物种的种名及种号

Table 2 Name and No. of 43 species with more than 20 individuals in two Karst forest plots in Maolan

P1				P2			
种号 No.	种名 Species	多度 Abundance	重要值 IV	种号 No.	种名 Species	多度 Abundance	重要值 IV
1	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	289	4.02	1	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	221	3.45
2	天峨槭 <i>Acer wangchii</i>	285	5.43	2	西南米槭 <i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>spinulosa</i>	206	9.31
3	短序莢蒾 <i>Viburnum brachybotryum</i>	215	3.84	3	密花树 <i>Rapanea nerifolia</i>	205	3.09
4	长柱十大功劳 <i>Mahonia duclouxiana</i>	215	3.46	4	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	201	4.23
5	齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	206	5.41	5	桂花 <i>Osmanthus fragrans</i>	183	3.85
6	皱叶海桐 <i>Pittosporum crispulum</i>	165	3.39	6	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	174	3.88
7	小花楝木 <i>Swida parviflora</i>	138	2.88	7	香楠 <i>Aidia canthioides</i>	168	2.73
8	粗丝木 <i>Gomphandra tetrandra</i>	123	1.69	8	香叶树 <i>Lindera communis</i>	157	2.44
9	香叶树 <i>Lindera communis</i>	121	2.39	9	猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	97	2.71
10	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	105	1.32	10	榄绿粗叶木 <i>Lasianthus japonicus</i> var. <i>lancilimbus</i>	97	1.53
11	小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	105	1.98	11	齿叶黄皮 <i>Clausena dunniana</i>	83	1.75
12	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	93	1.94	12	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	86	4.38
13	紫弹朴 <i>Celtis biondii</i>	90	4.31	13	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	85	1.64
14	枝花李榄 <i>Linociera ramiflora</i>	86	1.48	14	圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	74	3.51
15	角叶槭 <i>Acer sycpseoides</i>	83	1.32	15	瑶山梭罗 <i>Reevesia glaucophylla</i>	73	1.72
16	圆果化香 <i>Platycarya longipes</i>	81	5.77	16	川桂 <i>Cinnamomum wilsonii</i>	62	1.33
17	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	78	1.36	17	绒毛山胡椒 <i>Lindera nacusua</i>	62	0.88
18	栎叶罗伞 <i>Brassaiopsis quercifolia</i>	76	1.53	18	灰石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>	61	2.17
19	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	68	2.53	19	大果卫矛 <i>Euonymus myrianthus</i>	60	1.33
20	毛萼红果树 <i>Stranvaesia amphidoxa</i>	63	1.21	20	红翅槭 <i>Acer fabri</i>	57	1.17
21	油柿 <i>Diospyros oleifera</i>	61	1.78	21	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	54	1.46
22	川桂 <i>Cinnamomum wilsonii</i>	57	1.11	22	新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i>	52	1.15
23	贵州琼楠 <i>Beilschmiedia kweichowensis</i>	51	1.18	23	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhami</i>	40	1.08
24	小叶柿 <i>Diospyros dumetorum</i>	51	1.16	24	糙果茶 <i>Camellia furfuracea</i>	39	0.97
25	瑶山梭罗 <i>Reevesia glaucophylla</i>	47	0.78	25	榕叶冬青 <i>Ilex ficoidea</i>	39	1.89
26	红翅槭 <i>Acer fabri</i>	47	1.19	26	香皮树 <i>Meliosma fordii</i>	36	1.21
27	异叶梁王茶 <i>Nothopanax davidii</i>	46	0.96	27	皱叶海桐 <i>Pittosporum crispulum</i>	36	0.85
28	粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	44	0.94	28	云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	34	2.13
29	华南楝木 <i>Swida austrosinensis</i>	44	1.30	29	窄叶枇杷 <i>Eriobotrya henryi</i>	34	1.16
30	裂果卫矛 <i>Euonymus dielsianus</i>	39	0.90	30	川钓樟 <i>Lindera pulcherrima</i> var. <i>hemsleyana</i>	33	0.71
31	杨梅叶蚊母树 <i>Distylium myricoides</i>	38	0.70	31	梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	33	0.79
32	广西槭 <i>Acer tonkinense</i>	34	0.85	32	贵州琼楠 <i>Beilschmiedia kweichowensis</i>	31	0.85
33	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinaefolia</i>	34	1.13	33	水团花 <i>Adina pilulifera</i>	30	0.77
34	桂楠 <i>Phoebe kwangsiensis</i>	33	0.74	34	山矾 <i>Symplocos sumuntia</i>	29	0.86
35	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>	31	0.67	35	柄果海桐 <i>Pittosporum podocarpum</i>	28	0.63
36	枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	31	1.16	36	云山青冈 <i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>	27	0.64
37	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	30	1.16	37	紫弹朴 <i>Celtis biondii</i>	27	0.83
38	桫欏石楠 <i>Photinia davidsoniae</i>	30	0.86	38	小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	26	0.70
39	掌叶木 <i>Handeliendron bodinieri</i>	26	1.49	39	桂北木姜子 <i>Litsea subcoriacea</i>	24	0.57
40	岭罗麦 <i>Tarennoidea wallichii</i>	25	0.55	40	白花苦灯笼 <i>Tarenna mollissima</i>	22	0.51
41	南天竹 <i>Nandina domestica</i>	23	0.47	41	赤杨叶 <i>Alniphyllum fortunei</i>	22	0.72
42	灰石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>	22	0.44	42	江南越桔 <i>Vaccinium mandarinorum</i>	21	0.61
43	香皮树 <i>Meliosma fordii</i>	21	0.84	43	华南楝木 <i>Swida austrosinensis</i>	20	0.55

表 3 $N \times N$ 最近邻体列联表

Table 3 $N \times N$ nearest-neighbor contingency table

基株 Base plant	最近邻体 Nearest neighbor					
	种 1 S_1	种 2 S_2	种 3 S_3	...	种 k S_k	总计 Total
种 1 S_1	n_{11}	n_{12}	n_{13}	...	n_{1k}	f_1
种 2 S_2	n_{21}	n_{22}	n_{23}	...	n_{2k}	f_2
种 3 S_3	n_{31}	n_{32}	n_{33}	...	n_{3k}	f_3
...	...	...	...	...		
种 k S_k	n_{k1}	n_{k2}	n_{k3}	...	n_{kk}	f_k
总计 Total	S_1	S_2	S_3	...	S_k	N

S_i : 种 i Species i ; k : 样地中总物种数; n_{ij} : 种 i 个体的最近邻体是种 j 的个体时的数目; N : 样方内所有个体的总和; f_i : 种 i 的个体数; S_i : 以种 i 为最近邻体的个体总数

2 结果

2.1 种间分离

两个样地的物种组成差异十分明显,依据群落的优势种划分群落类型,其中 P1 样地为圆果化香 + 天峨槭 + 齿叶黄皮群落 (Comm. *Platycarya longipes* + *Acer wangchii* + *Clausena dunniana*), 而 P2 样地为西南米槠 + 细叶青冈 + 杨梅叶蚊母树群落 (Comm. *Castanopsis carlesii* var. *spinulosa* + *Cyclobalanopsis myrsinaefolia* + *Distylium myricoides*) (表 2)。通过对 2 种群落类型中各 43 个物种所组成的各自 903 对种对的种间分离分析,表明两块样地中种对间以随机毗邻的占大多数,正分离种对次之,而负分离种对数极少,分别仅占 0.33% 和 1.0% (表 5,图 2)。

通过种间分离结果绘制星座图(图 2),可以看出,P1 样地中,多数物种如青冈、天峨槭、短序荚蒾、长柱十大功劳和齿叶黄皮等没有与其他物种形成负分离;少数物种如杨梅叶蚊母树、枇杷没有与其它物种发生正分离;而只有个别物种如岭罗麦等仅与其它物种随机毗邻。P2 样地中,大多数物种如黄杞、西南米槠、密花树、杨梅叶蚊母树、桂花等没有与其他物种形成负分离;只有一个物种皱叶海桐没有与其它物种发生正分离;而小果润楠、山矾和柄果海桐仅与其它物种发生随机毗邻。两个样地中,大多数灌木和乔木彼此成正分离,而大乔木种间很少或者不存在负分离。

表 5 茂兰喀斯特森林 2 个样地各 43 个物种种间分离类型的比例

Table 5 Proportion for various kinds of interspecific segregation of 43 species in two Karst forest plots in Maolan

样地 Plot	正分离 Positive segregation	负分离 Negative segregation	随机毗邻 Random segregation
P1	350 对	3 对	550 对
	38.76%	0.33%	60.91%
P2	322 对	9 对	572 对
	35.66%	1.0%	63.34%

此外,发生负分离的种对中,其最近邻体为异种的要远多于同种,如 P1 样地中的岭罗麦和枇杷、香皮树和杨梅叶蚊母树;P2 样地中的云贵鹅耳枥和山矾、虎皮楠和柄果海桐等。发生正分离的种对,其最近邻体为同种的要远多于异种,如 P1 样地中的齿叶黄皮和云贵鹅耳枥、天峨槭和圆果化香、青冈和小花楸木;P2 样地中的西南米槠和细叶青冈、西南米槠和杨梅叶蚊母树、杨梅叶蚊母树和鹿角杜鹃等。而随机毗邻种对其邻体的种类是不确定的,如 P1 样地中的长柱十大功劳与皱叶海桐,P2 样地中的黄杞与密花树等。

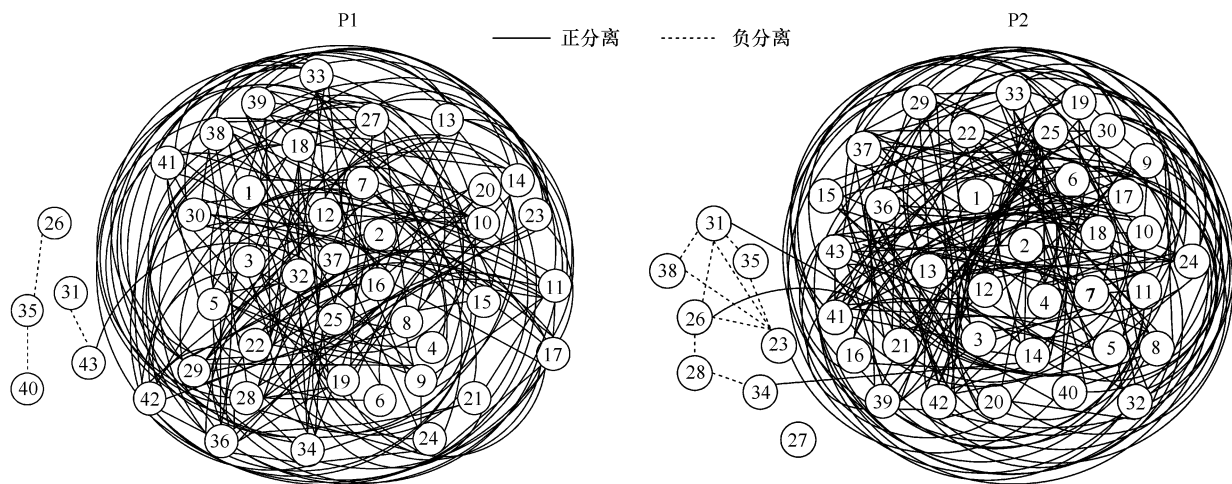


图2 茂兰喀斯特森林两个样地各43个物种的种间分离星座图

Fig. 2 Constellation diagrams of interspecific segregation of 43 species with more than 20 individuals in two Karst forest plots in Maolan

2.2 生态种组划分

群落内的种间分离揭示了群落中不同物种因受生境因子影响而体现在空间分布上的相互关系。综合种间分离的分析结果,结合种群对环境因子的不同生态适应特性,对两个喀斯特森林群落中各43个物种进行生态种组划分,各种组内植物多具有相同的分布生境和基本相似的生态需求。

P1样地的生态种组划分为:

第一生态种组 青冈、齿叶黄皮、黄杞、小果润楠、紫弹朴、枝花李榄、角叶槭、圆果化香、云贵鹅耳枥、贵州琼楠、小叶柿、瑶山梭罗、红翅槭、华南栎木、杨梅叶蚊母树、细叶青冈和灰石栎,它们部分为群落乔木层的主要成分,在群落中占有重要地位,具有喜阳、耐干旱瘠薄的特性,多分布在土层极薄、岩石裸露率较高、水分缺乏且光照充足的生境,如样地的中上部分。

第二生态种组 天峨槭、短序荚蒾、小花栎木、香叶树、粗丝木、山矾、桂北木姜子、栎叶罗伞、裂果卫矛、异叶梁王茶、岭罗麦、桫欏木石楠、南天竹、野漆树、枇杷、日本杜英、掌叶木和广西槭。这些物种大多是群落乔木亚层的主要成分,也较耐干旱瘠薄,但具有一定的耐荫性,主要分布在土层较薄且岩石裸露率相对较少的中下部样方中。

第三生态种组 长柱十大功劳、皱叶海桐、油柿、川桂、毛萼红果树、粗糠柴、桂楠和香皮树。这些物种多数在群落中有着较广的分布范围,生态幅较大,部分物种是灌木层的主要组成成分。

P2样地的生态种组划分为:

第一生态种组 西南米槠、密花树、桂花、鹿角杜鹃、香楠、猴欢喜、榄绿粗叶木、光叶山矾、新木姜子、榕叶冬青、大果卫矛、水团花和云山青冈,这些物种大多为群落的优势成分,特别是西南米槠在样地的优势程度明显,在群落中发挥着关键种作用。这些物种主要出现在样地土层较连续、土壤湿度相对较高,土层较厚且岩石裸露较少的生境中。

第二生态种组 杨梅叶蚊母树、香叶树、齿叶黄皮、圆果化香、青冈、云贵鹅耳枥、绒毛山胡椒、糙果茶、皱叶海桐、窄叶枇杷、川钓樟、梔子、贵州琼楠、山矾、白花苦灯笼、小果润楠、赤杨叶和华南栎木。这些物种主要是喀斯特耐旱、石生性物种,大部分生长在岩石裸露率高(平均岩石裸露率高于50%)、土壤较干旱的生境中,主要分布于样地山体中下部生境中。

第三生态种组 黄杞、细叶青冈、瑶山梭罗、川桂、灰石栎、红翅槭、虎皮楠、桂北木姜子、柄果海桐、江南越桔、香皮树和紫弹朴。大部分物种是乔木亚层的主要成分,生境选择性很广,占据较宽的生态位,在样地中的分布相对较广。

以上 2 个样地的生态种组中,各组间物种的生态学特性以及对生境的偏好存在明显差异,因对生境具有显著不同的生态适应性。组间的物种间也多呈正分离,而组内的物种间多呈随机毗邻或负分离(图 2)。

3 讨论

种间分离状况可反映出群落的演替进程^[18]。在群落演替的早期,负分离或者是正分离现象比较多,随着群落的发展,种内和种间竞争以及自然稀疏作用将导致种间分离的减少,到成熟群落阶段,种间关系已趋于稳定,负分离现象将变得极少^[38-39]。本文对两个喀斯特森林样地各 43 个物种种间分离的研究,结果表明随机毗邻种对占优势,正分离种对较少,负分离种对极少。这与 Pielou^[38]、戴小华等^[17]、张殷波和张峰^[18]对不同植被类型的种间分离分析结果类似。当物种之间的互利或相克的关系不明显或对微环境有着截然不同的需求时,彼此相对独立地利用共处生境中不同的非限定性资源,从而促进种间正分离的发生。因此,种间的分离现状表明两个喀斯特森林群落已经发展到比较稳定的顶极阶段,种间关系趋于相对稳定,负分离种对极少出现。

种间分离是多种因素联合作用的结果,这些因素主要包括环境的异质性、种子散布格局、自然或人为干扰、种间与种内相互作用(正、负反馈调控)和物种的生物学特性等^[40-42]。通过对两个样地各 43 个物种的种间分离研究,表明种间分离与喀斯特生境的异质性有密切的关系,两个具有不同生境需求的物种主要发生正分离,如 P1 样地中,分布在样地上部岩石裸露率较高地段的圆果化香、齿叶黄皮和中下部样方的小花栎木、短序荚蒾、山矾、桂北木姜子、栎叶罗伞、异叶梁王茶等种均表现为正分离;P2 样地中,生活在土层较多的生境中的西南米槠、猴欢喜等与分布在样方中下部岩石裸露率较高生境中的杨梅叶蚊母树、齿叶黄皮、圆果化香、香叶树、白花苦灯笼和糙果茶等为正分离。喀斯特森林地形地貌复杂,生境的异质性程度高,地形的变化导致环境因子的空间变异,如光照、温度、水分和土壤养分等生态因子都随着地形或海拔的变化而存在差异^[43],此外样地的岩石裸露率也呈一定的斑块状分布,因此,这种复杂多样的生境变化形成了各种群对环境条件不同的适应和响应,多数物种在不同生境斑块内维持生存,从而促进了正分离的发生。而分布在相同或相似生境的物种多表现为负分离,如岭罗麦和枇杷(P1 样地),虎皮楠和柄果海桐(P2 样地)。同时,小尺度上种间的相互作用、物种本身的生物学特性以及种子的扩散限制也影响物种间的分离情况^[17]。总的来看,环境差异导致物种在群落中占据不同的生态位,生境异质性和物种生态需求的异同可能是种间分离的重要决定因素之一。

分析物种间的相互关系可揭示其发展的动态过程,并有助于推断物种共存的形成机制^[31,44]。资源利用方式差异导致的生态位分化是物种多样性维持的一个重要假说^[45-46],栖息地的特化是其中一种主要表现形式,即只要资源供应点在群落内有足够的空间变异,不同物种适应于不同生境类型,在其最适合的生境中具有最大的适合度,从而有助于多物种的共存^[47-48]。虽然物种的生态位分化已得到众多理论与实际研究支持,但其在物种多样性维持中的作用却很少得到验证^[33]。本文分别将两个样地各 43 个物种分为 3 个生态种组,可以看出物种的分布与环境的选择性有着密切的关系,不同的生境条件使得物种的竞争能力产生了差异,从而部分地导致了群落组成的异质性^[49]。环境因素影响物种的适应性,进而改变和塑造物种的生态位,从而使得只分布在某一特定生境的物种与其他物种形成正分离的概率更大,往往这些物种在群落中也呈现斑块状的聚集格局,倾向于以同种个体为邻,排斥异种个体。相反,分布广泛或者具有相似生境要求的物种比特定生境下的物种更倾向于与其它物种负分离或随机毗邻。因此,喀斯特环境异质性因素显然影响到群落中种间的分离情况以及种群的空间分布,它直接影响着植被的立地条件、种子传播、幼苗及幼树的建成,进而影响整个群落的结构、格局及动态,并为群落中的多物种共存提供了更大的可能性。高度的生境分化可能意味着更多的物种能够寻找到各自最大的生存适合度,降低竞争排除的几率^[50]。总的来看,以生境的高度分化为基础的种间关系可能是喀斯特森林多物种稳定共存的重要机制之一,这种机制维持了严酷的喀斯特生境中森林群落的稳定性。

本文通过对喀斯特森林种间分离的量化,表明喀斯特森林种间关系趋于相对稳定,负分离种对数极少,目前处于相对稳定的顶极阶段。对于岩石裸露的喀斯特地貌来说,生境的高度异质性或生态需求的异同可能是

决定种间分离情况的重要因素。特殊而复杂多样的生境构造促进了物种在资源利用上的生态位高度分化,形成物种空间分布的斑块格局,从而塑造了植物物种的种间分离关系,这也成为种间稳定共存的保障。相对于其他植被类型,对非地带性喀斯特森林的形成与动态过程的生态学认识还知之甚少^[34-35,51]。高度异质性的喀斯特生境可能为探讨生态位分化理论为基础的物种共存机制提供良好场所,然而物种的共存策略是复杂多样的^[30,32]。通过长期的植被动态观测研究以及人工控制实验等手段去探索种间关系的形成机理与动态变化以及验证多种生态学理论与假说,如种群的更新限制^[29,52]、Janzen-Connell 假说^[28,45]等是否适用于解释喀斯特森林物种多样性维持机制将是进一步研究的重点。

致谢:野外工作得到荔波茂兰国家级自然保护区管理局冉景丞、魏鲁明和余登利等领导的大力支持和帮助;张代贵老师鉴定了植物标本;祝介东、罗东辉和李晓腾等参与了野外调查工作,在此一并致谢。

References:

- [1] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 1992, 73:1045-1055.
- [2] Whipple S A. Population dispersion patterns of trees in a southern Louisiana hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1980, 107: 71-76.
- [3] Pacala S W. Neighborhood models of plant population dynamics. II. Multispecies models of annuals. *Theoretical Population Biology*, 1986, 29: 262-292.
- [4] Levine J M. Complex interactions in a streamside plant community. *Ecology*, 2000, 81: 3431-3444.
- [5] Poorter L, Bongers F, Sterck F J, Wöll H. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 2003, 84: 602-608.
- [6] Hacker S D, Gaines S D. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 1997, 78: 1990-2003.
- [7] Bengtsson J, Fagerstrom T, Rydin H. Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 1994, 9:246-250.
- [8] Holmes E E, Wilson H B. Running from trouble: Long-distance dispersal and the competitive coexistence of inferior species. *American Naturalist*, 1998, 151: 578-586.
- [9] Callaway R M, Walker L R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 1997, 78: 1958-1965.
- [10] Greig-Smith P. *Quantitative Plant Ecology*. Third edition. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1983: 19-128.
- [11] Peng S L, Zhou H C, Guo S C, Huang Z L. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(11): 1239-1244.
- [12] Lin Y M, Wu C Z, Hong W, Ji G Z, Hu X S, Wu J L. Study on the scale effect of interspecific association of species in tree layer of the rare plant *Tsuga longibracteata* community. *Guihaia*, 2005, 25(6): 526-532.
- [13] Pielou E C. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbour relations. *Journal of Ecology*, 1961, 49: 255-269.
- [14] Pielou E C. *An Introduction to Mathematical Ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1969: 82-212.
- [15] Hamill D N, Wright S J. Testing the dispersion of juveniles relative to adults: a new analytic method. *Ecology*, 1986, 67: 952-957.
- [16] Bawa K S, Opler P A. Spatial relationships between staminate and pistillate plants of dioecious tropical forest trees. *Evolution*, 1977, 31: 64-68.
- [17] Dai X H, Yu S X, Lian J Y. Interspecific segregation in a tropical rain forest at Bawangling Nature Reserve, Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(3): 380-387.
- [18] Zhang Y B, Zhang F. Interspecific segregation in *Elaeagnus mollis* communities. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 737-742.
- [19] Wu H S, Deng H Z, Chen H T, Zheng L W, Liu Y D. Physicogeographical features of DingHu Shan and their dynamic analyses. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem*, 1982, 1(1): 1-10.
- [20] Long C L, Yu S X. Spatial variation of seed rain and seed banks in gaps of karst forest in the Maolan Nature Reserve, Guizhou Province. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, 3: 315-320.
- [21] Chen N, Tian S J. The conservation and management of South China Karst in the Libo World Natural Heritage Site, Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2007, 25(4): 12-42.
- [22] Zhu S Q, Wei L M. Phytocoenological characteristics of Maolan Karst forest // Zhu S Q ed. *Ecological Research on Karst Forest I*. Guiyang:

- Guizhou Science and Technology Press, 1993: 1-11.
- [23] Zhu S Q, Wei L M, Chen Z R, Zhang C G. A preliminary study on biomass components of karst forest in Maolan of Guizhou Province, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995, 19(4): 358-367.
- [24] Du D L, Liu Y C, Su J. A preliminary study on the structure and dynamic of *Pinus kwangtungensis* population in Karst Mountain of Maolan, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(2): 159-166.
- [25] Liu J M. A preliminary study on the soil seed bank dynamics of the *Distylium chinensis* community in the Maolan karst forest. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(3): 366-374.
- [26] Yu L F, Zhu S Q, Ye J Z, Wei L M, Chen Z R. Dynamics of a degraded karst forest in the process of natural restoration. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(1): 1-7.
- [27] Long C L, Yu S X, Xiong Z B, Wei L M. Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province. *Biodiversity Science*, 2005, 13(1): 43-50.
- [28] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 1970, 104: 501-528.
- [29] Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, Harms K E, Condit R, Wechsler B, Wright S J, Loo de Lao S. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 1999, 283: 554-557.
- [30] Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16: 205-210.
- [31] Nishimura N, Hara T, Miura M, Manabe T, Yamamoto S. Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 2002, 164: 235-248.
- [32] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130: 1-14.
- [33] Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19: 605-611.
- [34] Chinea J D. The Forest Vegetation of the Limestone Hills of Northern Puerto Rico. Ithaca NY: Cornell University, 1980: 1-90.
- [35] Trejo-Torres J C, Ackerman J D. Composition patterns of Caribbean limestone forests: are parsimony, classification, and ordination analyses congruent?. *Biotropica*, 2002, 34: 502-515.
- [36] Beyer H L. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. [2009-10-02]. <http://www.spatialecology.co/htools>.
- [37] Reich R M, Davis R. Quantitative Spatial Analysis. Fort Collins: Colorado State University, 1998: 1-420.
- [38] Pielou E C. Mathematical Ecology. New York: John Wiley & Sons, 1977: 1-385.
- [39] Myer R W, Pickett S T A. Dynamics of associations between plants in ten old fields during 31 years of succession. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 291-302.
- [40] Law R, Mclellan A, Mahdi A. Spatiotemporal processes in calcareous grassland. *Plant Species Biology*, 1993, 8: 175-193.
- [41] Coomes D A, Rees M, Turnbull L. Identifying aggregation and association in fully mapped spatial data. *Ecology*, 1999, 80: 554-565.
- [42] Packer A, Clay K. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 2000, 404: 278-281.
- [43] Zhang Z H, Liang S C, Hu G. Interspecific relationships among main species of *cinnamomum burmannii* community on karst hills of Guilin. *Journal of Mountain Science*, 2007, 25(4): 475-482.
- [44] Manabe T, Nishimura N, Miura M, Yamamoto S. Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 2000, 151: 181-197.
- [45] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199: 1302-1309.
- [46] Ashton P S. Species richness in plant communities//Fiedler P L, Jain S K eds. *Conservation Biology*. New York: Chapman and Hall, 1993: 4-22.
- [47] Hubbell S P, Foster R B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation//Sutton S L, Whitmore, T C, Chadwick, A C eds. *Tropical Rain Forest, Ecology and Management*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983: 25-41.
- [48] Tilman D, Pacala S W. The maintenance of species richness in plant communities//Ricklefs R E, Schluter D eds, *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: University of Chicago Press, 1993: 13-25.
- [49] Lundholm J T, Larson D W. Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography*, 2003, 26: 715-722.
- [50] Christie D A, Armesto J J. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology*, 2003, 91: 776-784.
- [51] Alvarez-Ruiz M, Acevedo-Rodríguez P, Vázquez M. Quantitative description of the structure and diversity of the vegetation in the limestone forest

of R o Abajo, Arecibo-Utuado, Puerto Rico. Acta Científica, 1997, 11: 21-66.

- [52] Hurr G C, Pacala S W. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences among plants. Journal of Theoretical Biology, 1995, 176: 1-12.

参考文献:

- [11] 彭少麟, 周厚诚, 郭少聪, 黄忠良. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究. 植物学报, 1999, 41(11): 1239-1244.
- [12] 林勇明, 吴承祯, 洪伟, 姬桂珍, 胡喜生, 吴继林. 长苞铁杉林乔木层优势种群种间关联及尺度效应研究. 广西植物, 2005, 25(6): 526-532.
- [17] 戴小华, 余世孝, 练琚渝. 海南岛霸王岭热带雨林的种间分离. 植物生态学报, 2003, 27(3): 380-387.
- [18] 张殷波, 张峰. 翅果油树 *Elaeagnus mollis* 群落的种间分离. 生态学报, 2006, 26(3): 737-742.
- [19] 吴厚水, 邓汉增, 陈华堂, 郑良文, 刘宜钿. 鼎湖山自然地理特征及其动态分析. 热带亚热带森林生态系统研究, 1982, 1(1): 1-10.
- [21] 陈娜, 田述军. “中国南方喀斯特”贵州荔波世界自然遗产地保护与管理. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2007, 25(4): 12-42.
- [22] 朱守谦, 魏鲁明. 茂兰喀斯特森林的群落学特点//朱守谦. 喀斯特森林生态研究. 贵阳: 贵州科技出版社, 1993: 1-11.
- [23] 朱守谦, 魏鲁明, 陈正仁, 张从贵. 茂兰喀斯特森林生物量构成初步研究. 植物生态学报, 1995, 19(4): 358-367.
- [24] 杜道林, 刘玉成, 苏杰. 茂兰喀斯特山地广东松种群结构和动态初步研究. 植物生态学报, 1996, 20(2): 159-166.
- [25] 刘济明. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探. 植物生态学报, 2000, 24(3): 366-374.
- [26] 喻理飞, 朱守谦, 叶镜中, 魏鲁明, 陈正仁. 退化喀斯特森林自然恢复过程中群落动态研究. 林业科学, 2002, 38(1): 1-7.
- [27] 龙翠玲, 余世孝, 熊志斌, 魏鲁明. 茂兰喀斯特森林林隙的植物多样性与更新. 生物多样性, 2005, 13(1): 43-50.
- [43] 张忠华, 梁士楚, 胡刚. 桂林喀斯特石山阴香群落主要种群的种间关系. 山地学报, 2007, 25(4): 475-482.