

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 33 卷 第 24 期 Vol.33 No.24 **2013**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 33 卷 第 24 期 2013 年 12 月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

- 中国南方红壤生态系统面临的问题及对策 赵其国, 黄国勤, 马艳芹 (7615)
- 《生态学基础》: 对生态学从传统向现代的推进——纪念 E.P. 奥德姆诞辰 100 周年
..... 包庆德, 张秀芬 (7623)

- 食物链长度理论研究进展 张 欢, 何 亮, 张培育, 等 (7630)

个体与基础生态

- 天山盘羊夏季采食地和卧息地生境选择 李 叶, 余玉群, 史 军, 等 (7644)
- 松果梢斑螟对虫害诱导寄主防御的抑制作用 张 晓, 李秀玲, 李新岗, 等 (7651)
- 菹草附着物对营养盐浓度的响应及其与菹草衰亡的关系 魏宏农, 潘建林, 赵 凯, 等 (7661)
- 濒危高原植物羌活化学成分与生态因子的相关性 黄林芳, 李文涛, 王 珍, 等 (7667)
- 四年 O₃ 熏气对小麦根际土壤氮素微生物转化的影响 吴芳芳, 郑有飞, 吴荣军, 等 (7679)
- 重金属 Cd²⁺ 和 Cu²⁺ 胁迫下泥蚶消化酶活性的变化 陈肖肖, 高业田, 吴洪喜, 等 (7690)

种群、群落和生态系统

- 不同生境中橘小实蝇种群动态及密度的差异 郑思宁 (7699)
- 亚热带樟树-马尾松混交林凋落物量及养分动态特征 李忠文, 闫文德, 郑 威, 等 (7707)

景观、区域和全球生态

- 中国陆地生态系统通量观测站点空间代表性 王绍强, 陈蝶聪, 周 蕾, 等 (7715)
- 雅鲁藏布江流域 NDVI 变化与风沙化土地演变的耦合关系 李海东, 沈渭寿, 蔡博峰, 等 (7729)
- 高精度遥感影像下农牧交错带小流域景观特征的粒度效应 张庆印, 樊 军 (7739)
- 高寒草原土壤有机碳及土壤碳库管理指数的变化 蔡晓布, 于宝政, 彭岳林, 等 (7748)
- 芦芽山亚高山草甸、云杉林土壤有机碳、全氮含量的小尺度空间异质性
..... 武小钢, 郭晋平, 田旭平, 等 (7756)
- 湘中丘陵区不同演替阶段森林土壤活性有机碳库特征 孙伟军, 方 晰, 项文化, 等 (7765)
- 东北黑土区片蚀和沟蚀对土壤团聚体流失的影响 姜义亮, 郑粉莉, 王 彬, 等 (7774)
- 滇西北高原纳帕海湿地土壤氮矿化特征 解成杰, 郭雪莲, 余磊朝, 等 (7782)
- 红壤区桉树人工林炼山后土壤肥力变化及其生态评价 杨尚东, 吴 俊, 谭宏伟, 等 (7788)
- 2000—2010 年黄河流域植被覆盖的时空变化 袁丽华, 蒋卫国, 申文明, 等 (7798)
- 庐山森林景观格局变化的长期动态模拟 梁艳艳, 周年兴, 谢慧玮, 等 (7807)

暖温带-北亚热带生态过渡区物种生境相关性分析 袁志良,陈 云,韦博良,等 (7819)

不同生境和去趋势方法下的祁连山柏径向生长对气候的响应 张瑞波,袁玉江,魏文寿,等 (7827)

资源与产业生态

大小兴安岭生态资产变化格局 马立新,覃雪波,孙 楠,等 (7838)

生态环境移动数据采集系统研究与实现 申文明,孙中平,张 雪,等 (7846)

城乡与社会生态

城市遥感生态指数的创建及其应用 徐涵秋 (7853)

研究简报

大明竹属遗传多样性 ISSR 分析及 DNA 指纹图谱研究 黄树军,陈礼光,肖永太,等 (7863)

干旱胁迫下 4 种常用植物幼苗的光合和荧光特性综合评价 卢广超,许建新,薛 立,等 (7872)

基于 ITS2 和 16S rRNA 的西施舌群体遗传差异分析 孟学平,申 欣,赵娜娜,等 (7882)

两种浒苔无机碳利用对温度响应的机制 徐军田,王学文,钟志海,等 (7892)

北京山区侧柏林冠层对降雨动力学特征的影响 史 宇,余新晓,张建辉,等 (7898)

学术信息与动态

景观生态学研究:传统领域的坚守与新兴领域的探索——2013 厦门景观生态学论坛述评
..... 杨德伟,赵文武,吕一河 (7908)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 296 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 33 * 2013-12



封面图说: 黄土丘陵农牧交错带——黄土丘陵是中国黄土高原的主要地貌形态,由于黄土质地疏松,加之雨季集中,降水强度较大,地表流水冲刷形成很多沟谷,斜坡所占的面积很大。这里千百年来的农牧交错作业,地表植被和生态系统均遭受了严重的破坏。利用高精度影像对小流域景观的研究表明,这里耕地、林地和水域景观相对比较规则简单,荒草地和人工草地景观比较复杂。农牧交错带小流域景观形态具有分形特征,各类景观斑块的分维数对粒度变化的响应不同,分维数随粒度的增大呈非线性下降趋势。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@ 163.com

DOI: 10.5846/stxb201306201742

袁志良, 陈云, 韦博良, 张斌强, 汪东亚, 叶永忠. 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(24): 7819-7826.

Yuan Z L, Chen Y, Wei B L, Zhang B Q, Wang D Y, Ye Y Z. Species habitat correlation analysis in temperate-subtropical ecological transition zone. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(24): 7819-7826.

暖温带-北亚热带生态过渡区物种生境相关性分析

袁志良¹, 陈 云¹, 韦博良¹, 张斌强², 汪东亚¹, 叶永忠^{1,*}

(1. 河南农业大学 生命科学学院, 郑州 450002; 2. 三门峡市陕州公园管理处, 三门峡 472000)

摘要:物种生境相关性分析有利于更好的理解群落构建机制。以暖温带-北亚热带过渡区的宝天曼自然保护区 1 ha 固定监测样地调查数据为依托, 选择胸径 (DBH) ≥ 1 cm、个体数 ≥ 5 的 43 种木本植物作为分析对象, 选择 4 个地形因子和 15 个土壤因子作为两类环境因子, 用典范对应分析 (CCA) 研究了地形因子和土壤因子对物种分布的影响, 用 Torus-translation 检验来分析物种与不同生境的关联。结果如下: (1) CCA 分析表明地形因子对物种分布的解释量为 7.3%, 土壤因子对物种分布的解释量为 16.2%。(2) Torus-translation 检验结果表明, 被检验的 43 个物种中, 23.3% 的物种与地形 4 个生境关联, 其中正相关物种数最多的是山脊, 占正相关数的 57%; 46.5% 的物种与土壤 6 个生境关联, 正相关物种数最多的是两个主分量中的高浓度区, 占正相关数的 52.6%, 明显高于中浓度区和低浓度区正相关的物种数, 负相关物种数最多的仍是高浓度区, 占负相关数的 42.8%, 其次为低浓度区, 占 26.3%。结果表明, 土壤生境分化对暖温带-北亚热带过渡区物种的空间分布有着重要作用; 样地内大部分物种存在生境分化, 这不仅是对地形生境分化的利用, 而且更多的是对土壤生境分化的利用; 研究结果支持物种共存机制中的生态位理论, 地形和土壤生境分化是宝天曼暖温带-北亚热带过渡区物种共存的重要机制之一, 在一定程度上解释了该区物种多样性的维持机制。

关键词:生境关联; 地形; 土壤; 物种分布; 生态位理论

Species habitat correlation analysis in temperate-subtropical ecological transition zone

YUAN Zhiliang¹, CHEN Yun¹, WEI Boliang¹, ZHANG Binqiang², WANG Dongya¹, YE Yongzhong^{1,*}

1 College of life sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

2 Management Department of Shanzhou Park, Sanmenxia 472000, China

Abstract: Species habitat correlation analysis is important for understanding the mechanism behind community assemblages. The relationship between environmental factors and species distribution have important implications for developing optimal strategies for conservation of species diversity, sustainable management and utilizing plant resources. Baotianman Nature Reserve (BNR) is located in the warm temperate and subtropical transition zone. Due to the geographic location, there are complex communities and high species richness. BNR is the most well preserved natural broad-leaved forest areas in east China. However, studies on species and environmental correlation have not been reported in the warm temperate and subtropical transition zone. In the following study, 43 wood species with ≥ 5 individuals and diameter at breast height (DBH) ≥ 1.0 cm were selected in a 1-hm² plot to study the correlation of species distribution and environmental factors including four topographic factors and 15 soil factors. Topographic factors included mean elevation, mean slope, mean aspect, mean convexity and soil factors included Al, Cu, Fe, Mg, Mn, S, Zn, Ca, pH, MO, C, TN, P, K, JN. Canonical Correspondence Analysis (CCA) was used to explore the influence of topographic and soil factors on species

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目 (2008BAC39802)

收稿日期: 2013-06-20; 修订日期: 2013-10-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yeyzh@163.com

spatial distribution. Torus-translation test was employed to test the significance of the species-topography and species-soil association. CCA analysis showed that the topographic factors explained 7.3%, and soil factors explained 16.2% of the species distribution. Torus-translation test showed that 23.3% of species showed significant associations with the four habitats of topographical environment. Ridge habitat had the most positive species association, accounting for 57% of the positive association number. Forty seven percent of species showed significant associations with the six habitats of soil environment. High concentration habitat had the most positive species association accounting for 52.6% of the positive association number, and was significantly higher than the medium concentration and low concentration habitat. High concentration habitat also had the most negative association number accounting for 42.8% of the negative association number, followed by low concentration habitat, which accounted for 26.3%. The above results suggest that soil habitat has significant effects on the spatial distribution of species in the warm temperate and subtropical transition zone. Species-topographic associations also contribute to species distribution but to a lesser extent. The results support the ecological niche theory as an important mechanism of species coexistence in the warm temperate and subtropical transition zone.

Key Words: habitat association; topographic; soil; species distribution; niche theory

物种如何在有限空间内共存一直是群落生态学研究的核心内容^[1-4],所有物种共存理论中,生态位理论和群落中性理论目前最受关注^[5-9]。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,从而表现出一定的生境相关性^[10-14]。然而中性理论主导的群落物种与各类生境间则没有明显的相关性存在^[15-16]。因此,物种生境关联研究有助于加深对物种共存机制的理解和认识。

近年来,国内外森林样地中陆续开展了一系列有关物种生境关联的研究工作,但多集中在单一气候带内,如热带^[17-19]、亚热带^[20-21]和温带^[22],相邻气候带间生态过渡区内的此类研究则少有报道。而生态过渡区群落不仅具有相邻区域的一些特性,而且具有独特性和较高的丰富度,加之其对全球气候变化反应的敏感性,使生态过渡区物种的研究在全球物种共存机制研究中占有非常重要的地位。

宝天曼国家级自然保护区地处典型的暖温带-北亚热带过渡区,以及我国第二级地貌阶梯向第三级地貌阶梯过渡的边缘,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^[23],复杂多样的气候、地形条件促进了不同植物区系的交汇和融合,使得本区成为我国同纬度生态结构保存最完整的地区,同时也是我国十大生物多样性分布区之一。对其物种共存机制的研究将有助于进一步理解生态过渡区物种分布和共存特点,对实施物种多样性保护具有重要意义。

许多研究表明地形对物种形成不同的格局有着重要的作用^[24-26],然而土壤是作用于植物的直接因素,地形是间接因素^[21],因此本研究选取地形与土壤两类环境因子,研究了生态过渡区内主要物种生境相关性,探讨(1)物种生境特化在暖温带-北亚热带过渡区森林生态系统生物多样性维持的作用;(2)对比地形因子和土壤因子对物种空间分布影响;(3)样地中树种与各类生境的相关性怎样,哪类生境在样地中发挥更重要的作用?

1 材料及研究方法

1.1 研究区概况

宝天曼国家级自然保护区位于河南省西南部,地处秦岭东段,伏牛山南坡,地理坐标为 111°46'55"—112°03'32"E,33°35'43"—33°20'12"N,南北长 24.3 km,东西宽 25.9 km,总面积 23198 hm²。山体呈东南西北走向,最高峰宝天曼海拔 1830 m。年均气温 15.1℃,年均降水量 885.6 mm,年均蒸发量 99.6 mm。土壤可划分为山地棕壤、山地黄棕壤和山地褐土 3 种,土壤 pH 值为 6.5 左右。

1.2 样地调查

2008 年至 2009 年的 6—10 月间,在保护区的核心区内选取群落保护较好的区域,参照 BCI 50 hm² 样地

(CTFS)的技术规范^[27],建立了本样地(100 m×100 m)(图1)。用全站仪将样地分成25个20 m×20 m的样方,每个样方又进一步分为16个5 m×5 m的小样方。测量样方内所有胸径≥1 cm的木本植物的胸径和坐标,定位并挂牌。测量每个5 m×5 m的小样方的4个顶点的海拔高度,以计算样地微地形。

参照CTFS的土壤采样方案进行土壤采样^[28]: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 m或10 m的样点,共有72个土壤采集点,样品带回实验室,参照《土壤农化分析》^[29]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。

1.3 数据分析

选择样地内胸径≥1 cm、个体数≥5的43种木本植物作为研究对象。选择4个地形因子和15个土壤因子作为两类环境因子。用典范对应分析CCA分别研究两类环境因子对树种分布的影响差异,并用随机化排列检验^[30]来分析两类环境因子对树种分布影响的显著性;用Torus-translation检验分别研究树种对两类环境下不同生境的选择差异。数据分析采用R2.15.3软件实现。

1.3.1 环境因子对树种分布的影响

CCA分析中的物种矩阵由每个树种在10 m×10 m样方中的多度组成。通过样点的土壤因子对整个样方的土壤因子用克里格^[31]进行插值估计,得到每个10 m×10 m样方土壤因子的估计值,作为土壤因子矩阵。用调查得到的海拔数据计算每个10 m×10 m样方的平均海拔、凹凸度、坡度和坡向4个生境指标作为地形因子矩阵。

样方平均海拔是样方4个顶点海拔的平均值^[17,32];从样方4个顶点取3个顶点组成一个平面,4个顶点可以组合成4个不同的平面,这4个平面与样方投影面夹角的平均值和与正北方向角度的平均值分别为样方的坡度与坡向值^[33];样方的凹凸度是样方的平均海拔减去与该样方相邻的8个样方平均海拔的平均值,处于样地边缘样方的凹凸度为样方中心的海拔减去4个顶点海拔的平均值^[34]。

1.3.2 生境分类

在物种—地形生境相关性分析过程中,选取4个地形因子,结合地形图的识别,利用多元回归树^[35]作为地形生境划分的辅助方法,把宝天曼1 hm²样地分为沟谷、缓坡、陡坡和山脊4种生境类型(图2),其所占的样方数分别为28、46、13和13个,总面积分别为2800、4600、1300 m²和1300 m²。

15个土壤因子之间存在很大相关性,为了压缩和

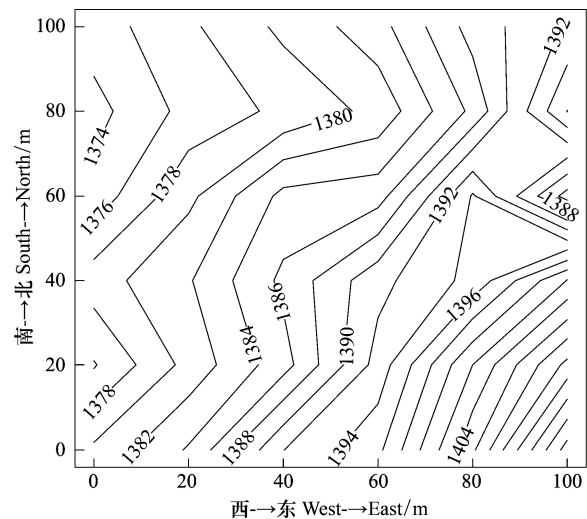


图1 样地等高线图

Fig.1 Contour map of the sample plot

3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
1	1	1	1	1	1	1	3	1	4
1	1	1	1	1	1	1	3	1	4
1	1	3	3	3	3	3	2	3	4
1	3	3	2	2	3	3	3	2	4
3	1	3	2	2	2	3	3	4	4
2	2	2	2	2	3	3	3	4	4
1	1	1	1	3	3	3	2	4	4
1	3	1	1	1	3	3	4	3	4
3	3	3	3	3	3	3	4	3	4

图2 宝天曼1 hm²样地100个样方4类地形生境分类后图示

Fig.2 The 100 quadrats of the 1-hm² plot in Baotianman divided into four habitat types

不同颜色的方块及数字代表不同的生境类别:1:沟谷;2:山脊;3:缓坡;4:陡坡

提取出土壤因子的主要的信息,本研究对土壤因子进行主成分分析,从而获得代表土壤因子大部分信息的主分量,并将其代表土壤生境状况。本文提取的前两个主分量代表 99% 土壤因子的信息,其中第一主分量 (PC1) 代表总体信息的 92%,第二主分量 (PC2) 代表 7%。因此,第一主分量为最重要的主分量,这一主分量与有效铝、有效铁具有正相关关系,与有效钙、有效镁有负相关关系。第二主分量与有效铜、有效锰、有效硫、全碳、全氮、pH 具有正相关关系。两个主分量的空间异质性如图 3 所示。两主分量空间变化趋势明显,结合此图,以两个主分量的中值划分生境的方法^[19,36],把两主分量分别划为高浓度区,中浓度区和低浓度区 3 个生境,具体生境参数如表 1 所示。

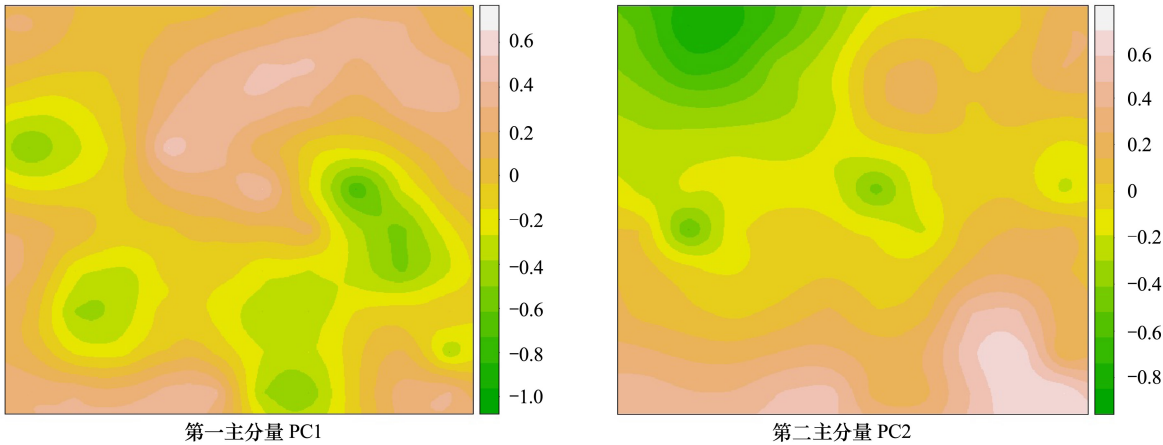


图 3 宝天曼 1 hm² 样地土壤因子 2 个主分量空间分布图
Fig.3 Maps of 2 PCs at Baotianman plot

表 1 宝天曼 1 hm² 样地中几类土壤生境参数统计

Table 1 The physical parameters of several soil habitat categories in the 1 hm ² Baotianman plot				
主分量 Principal components	生境类型 Habitat types	样方数 Number of quadrat	浓度 Concentration	总面积 Total area/m ²
PC1	高浓度 High concentration	34	[0.198689, 0.65485]	3400
	中浓度 Medium concentration	60	[-0.48978, 0.198689)	6000
	低浓度 Low concentration	6	[-0.96477, -0.48978)	600
PC2	高浓度 High concentration	25	[0.190416, 0.690843]	2500
	中浓度 Medium concentration	66	[-0.40511, 0.190416)	6600
	低浓度 Low concentration	9	[-0.85179, -0.40511)	900

1.3.3 树种与两类环境下不同生境的关联分析

Torus-translation 检验是目前最常用的检验物种与生境关联的方法^[12,19,36-38]。和常规的方法不同,这种方法的优点在于能够较大程度上排除生境和物种分布的空间自相关,从而使检验更加敏感^[17]。其基本思想是计算出一个物种在每个生境中的真实分布在随机分布条件下的概率,通过概率确定一个物种是否与某一类生境显著相关。

2 结果分析

2.1 两类环境因子对树种分布的影响

以 CCA 的结果进行 Monte Carlo 检验,分析 4 个地形因子和 15 个土壤因子对物种分布的解释量,显著性都小于 1,说明排序的结果可以接受环境因子对物种分布的解释量。用随机化排列检验对两类环境因子前 2 个排序轴进行检验,排序轴较好的体现了生境梯度。

物种和两类环境不同生境排序结果及特征值分别见图 4 和表 2,第 1 轴 (CCA1) 为水平轴,第 2 轴 (CCA2) 为垂直轴。地形因子对树种分布的解释量为 7.3%,4 个轴依次解释了 13.1%、4.3%、2.8%和 2.3%的

变异。可解释的树种分布与土壤因子的关系为 16.1%,第一轴解释了 14.1%,第二轴解释了 10.3%。物种在排序轴上的分布基本反映了群落空间分布特征随环境梯度的变化趋势。

2.2 树种与两类环境下不同生境的关联

基于 Torus-translation 检验表明,在被检验的 43 个物种中,23.3%的物种与地形 4 个生境关联,46.5%的物种与土壤 6 个生境关联。与两类环境因子下不同生境关联的物种数占总物种数的比例如图 5 所示。

正相关关系中,与高浓度区、中浓度区和低浓度区正相关物种数最多的是两个主分量中的高浓度区,占正相关数的 52.6%,明显高于中浓度区和低浓度区正相关物种数,而在地形生境中,正相关物种数最多的是山脊,占正相关数的 57%。负相关关系中,与土壤生境负相关物种数最多的仍是高浓度区,占负相关数的 42.8%,其次为低浓度区,占 26.3%,在地形 4 类生境中表现负相关的物种很少,只有 4 种。

表 2 物种 CCA 排序结果及其特征值
Table 2 Results of CCA and eigenvalues of species

环境类型 Environment type	生境因子解释的 总变异 Variation explained by factors	限制性轴特征值 Eigenvalues for constrained axes									
		CCA1	CCA2	CCA3	CCA4	CCA5	CCA6	CCA7	CCA8	CCA9	CCA10
地形 Topographic	0.22353 (7.3%)				0.1306	0.0429	0.0271	0.0229			
土壤 Soil	0.4936 (16.2%)	0.1414	0.1028	0.0668	0.0510	0.0384	0.0332	0.0217	0.0178	0.0105	0.0099

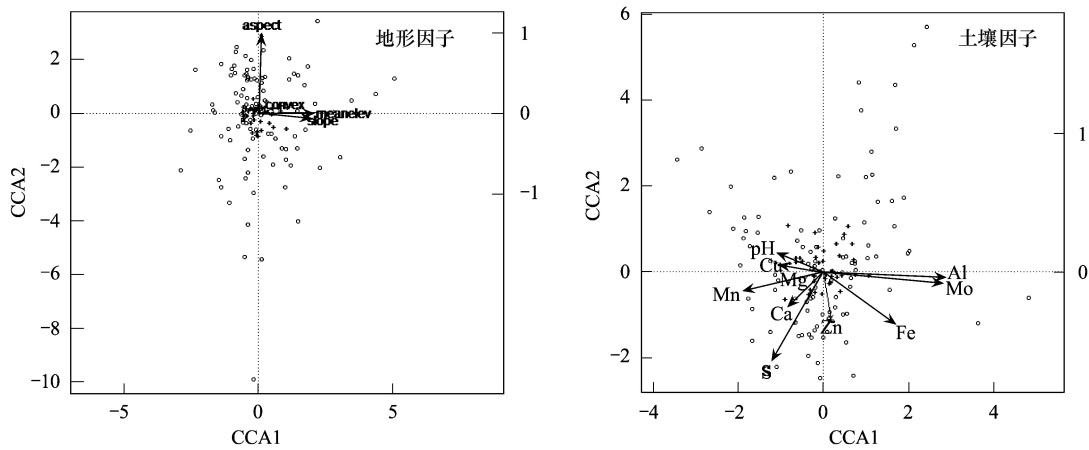


图 4 43 种木本植物和地形因子与土壤因子 CCA 排序图
Fig.4 CCA biplot of the 43 species and topographic factors and soil factors

3 讨论

3.1 土壤生境分化对暖温带-北亚热带过渡区物种空间分布有重要作用

通过对样地土壤因子进行主成分分析,提取出来的前两个主分量不能作为一个严格的土壤生境分类方法^[21],但是总体上反映了不同土壤因子特征。Torus-translation 检验表明,有 30.2%的物种空间分布与第一主分量显著相关,说明第一主分量中有效铝、有效铁、有效钼、全碳、全氮、有效磷、有效钾、有效氮的空间异质性对样地物种空间分布影响明显。其他微量元素的空间异质性主要表现在第二主分量,虽然只代表了所有土壤因子信息的 7.6%,却对物种空间分布的作用不小,有 30.2%的物种与其显著相关。由此可以看出,微量元素虽然含量少,但其空间异质性对于物种空间分布具有重要的作用^[39]。

共有 46.5%的物种空间分布与两个主分量显著正相关或显著负相关,所以样地土壤生境分化影响着物种的空间分布。John 等分析了土壤因子空间异质性对热带森林 3 个大样地物种空间分布的影响^[28](50 hm² BCI

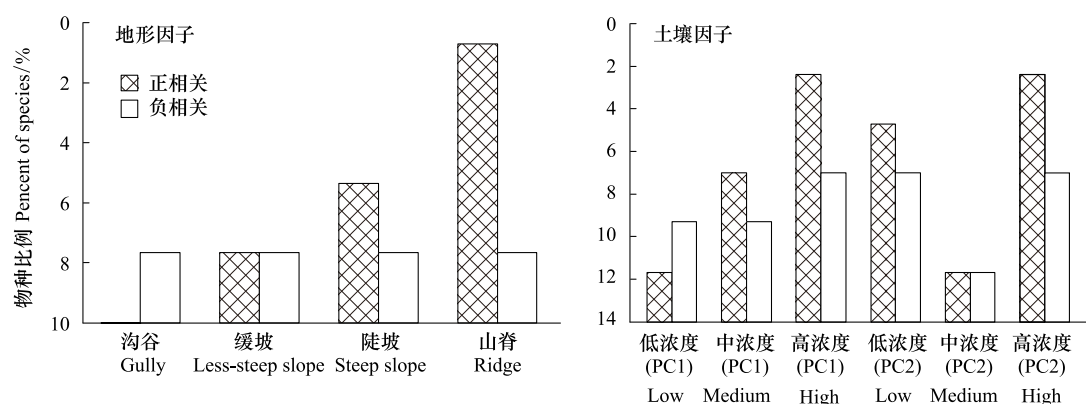


图5 43种木本植物与地形因子和土壤因子不同生境相关联

Fig.5 43 species of woody plants are associated in different habitats with topographic factors and soil factors

样地、25 hm² La Planada 样地和 25 hm² Yasuni 样地), 分别有 40%、36%、51% 的物种空间分布和土壤因子存在显著相关, 证实了土壤养分在热带雨林中对物种空间分布起到重要的作用。张俪文分析了土壤因子空间异质性和对亚热带古田山大样地物种空间分布的影响, 发现有 88.2% 的常见种的空间分布表现出与四个主分量有相关性, 得出古田山样地土壤因子的空间异质性影响着物种的空间分布^[21]。宝天曼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, 所以有理由推断土壤生境分化对暖温带-北亚热带过渡区物种的空间分布也有着重要作用。

3.2 土壤因子与地形因子对物种分布影响比较

CCA 分析显示 4 种地形因子对物种空间分布的解释量为 7.3%, 15 种土壤因子解释量为 16.1%。通过 Torus-translation 方法与生境的相关性进行检验, 23.3% 的物种至少与地形中一类生境类型显著相关, 46.5% 的物种至少与土壤中一类生境类型显著相关。从 CCA 分析和 Torus-translation 检验结果可以发现, 土壤因子对物种分布的影响要远远大于地形因子对物种分布的影响。这可能是因为样地面积相对于其它样地较小, 地形变化不大, 没能显现出地形对所有物种分布的影响。然而, 很多物种与地形生境关联性研究都表明地形作为环境因子只能解释部分原因^[20,40]。土壤的空间异质性和地形是密切相关的, 地形造成了土壤中可获取的水分和养分的梯度^[41-43], 但土壤因子是作用于植物的直接因素, 地形是间接因素。

通过对比 4 类地形生境划分图(图 2)与土壤因子 2 个主分量空间分布图(图 3), 可发现第一主分量高浓度区主要分布在低海拔沟谷与缓坡生境, 低浓度区主要分布在高海拔山脊和陡坡。也就是说沟谷、缓坡养分含量相对于山脊、陡坡更丰富, 这与 Clark 等研究结果相似^[44-45]; 而第二主分量高浓度区主要分布在高海拔陡坡, 低浓度区主要分布在低海拔沟谷和缓坡, 这是因为第二主分量所包含的元素主要都属于微量元素, 含量都特别低。15 个土壤因子不仅反应了样地地形部分信息, 还反应了很多土壤因素信息。本文从更直接的角度证实了宝天曼 1 hm² 样地内大部分物种存在生境分化, 这不仅是对地形生境分化的利用, 而且更多的是对土壤生境利用的分化, 这与古田山张俪文研究结果一致^[21]。

3.3 物种生境选择差异与物种共存

由 Torus-translation 检验表明, 地形和土壤生境分化是本区物种共存的主要机制之一。在 4 类地形生境表现显著正相关的物种中, 85.7% 的物种与山脊和陡坡正相关, 而对沟谷和缓坡也没有明显的排斥作用。因为样地处于北坡, 接受的阳光相对较少, 相对于氮、磷、钾等资源, 光照成为样地的限制因子, 这可能是大部分物种会选择在山脊和陡坡生境中生长的原因。

在土壤生境中, 表现显著正相关或负相关的物种主要集中在两个主分量的高浓度区或低浓度区, 与两个高浓度区显著正相关的物种占到所有与土壤生境相关物种数的 50%, 与低浓度区负相关的物种数占到所有相关物种数的 25%; 而与高浓度区表现负相关的物种占到所有相关物种数的 30%, 与低浓度区显著正相关的物种

种占有所有相关物种数的 25%。这说明物种对生境的选择差异主要集中在土壤高浓度与低浓度区。其中与高浓度区表现负相关的物种有:鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*)、锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acutiserrata*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba* var. *obtusiloba*)、白檀(*Symplocos paniculata*)、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)、四照花(*Dendrobenthamia japonica* var. *chinensis*)、与低浓度区表现正相关的物种有:柳叶卫矛(*Euonymus cornutus* Hemsl.)、白檀(*Symplocos paniculata*)、大叶朴(*Celtis koraieri*)、桦叶荚蒾(*Viburnum betulifolium*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)。高浓度区有着丰富的植物生长所需的营养元素,如全碳、全氮、有效磷、有效钾、有效氮、有效铝等,这在一定程度上能够解释为什么树种会更偏好在高浓度区,这与本文的假设相符;但有一部分物种倾向于选择在低浓度区,并且主要是与第二主分量低浓度正相关,这部分物种在样地内大部分属于优势种,耐受性强,生态位宽度大,并且可能与有效铜、有效锰、有效硫等微量元素以及 pH 有关。

4 结论

本文对地形因子和土壤因子在暖温带-北亚热带过渡区物种多样性的维持机制进行研究,结果支持物种共存机制中的生态位理论,地形和土壤生境分化是宝天曼暖温带-北亚热带过渡区物种共存的重要机制之一,在一定程度上解释了该区物种多样性的维持。研究结果将有助于进一步理解生态过渡区物种分布和共存特点,对实施物种多样性保护具有重要意义。

然而,CCA 分析表明了土壤因子和地形因子只能解释物种分布和共存的部分原因,其它的环境因素,如水分、光照等对物种分布和共存的影响都有待进一步研究。此外,本文主要从物种整体水平上研究了与各类生境关联情况,如果考虑到物种本身的特性对生境选择的差异影响,生态位理论可能解释更多的物种共存机制。

致谢:中国科学院植物研究所赖江山博士帮助写作,British Columbia 大学 Alison Beamish 润色英文摘要,特此致谢。

References:

- [1] Bengtsson J, Fagerstrom T, Rydin H. Competition and Coexistence in Plant-Communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9:246-250.
- [2] Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16:205-210.
- [3] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, 2002, 130:1-14.
- [4] Wilson W G, Lundberg P, Vazquez D P, Shurin J B, Smith M D, Langford W, Gross K L, Mittelbach G G. Biodiversity and species interactions: extending Lotka-Volterra community theory. *Ecology Letters*, 2003, 6: 944-952.
- [5] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199:1302-1310.
- [6] Leigh E G. *Tropical Forest Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 1999: 1-260.
- [7] Hubbell, Stephen P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Vol. 32. Princeton University Press, 2001: 1-390.
- [8] Whitfield J. Ecology: neutrality versus the niche. *Nature*, 2002, 417:480-481.
- [9] Potts M D, Davies S J, Bossert W H, Tan S, Supardi M N N. Habitat heterogeneity and niche structure of trees in two tropical rain forests. *Oecologia*, 2004, 139: 446-453.
- [10] Hubbell S P, Foster R B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (eds Sutton S L, Whitmore TC, Chadwick AC). Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983: 25-41.
- [11] Tilman D, Pacala S. The maintenance of species richness in plant communities//Ricklefs R E, Schluter D, eds. *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago: University of Chicago Press, 1993: 13-25.
- [12] Debski I, Burslem D F R P, Palmiotto P A, Lafrankie J V, Lee H S, Manokaran N. Habitat preferences of *Aporosa* in two Malaysian forests: Implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 2002, 83: 2005-2018.
- [13] Potts M D, Ashton P S, Kaufman L S, Plotkin J B. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*, 2002, 83:2782-2797.
- [14] Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzakim M, Palmiotto P A, Lafrankie J V, Ashton P S, Lee H S. Importance of topography and soil texture in the spatial distribution of two sympatric dipterocarp trees in a Bornean rain forest. *Ecological Research*, 2003, 18:307-320.
- [15] Hubbell S P, Foster R B. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In: *Community Ecology*. Harper & Row, New York, 1986: 314-319.
- [16] Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, Harms K E, Condit R, Wechsler B, Wright S J, de Lao S L. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*, 1999, 283:554-557.
- [17] Harms K E, Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-hm² neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 2001, 89:947-959.

- [18] Svenning J C. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*, 1999, 87:55-65.
- [19] Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Esufali S, Harms K E, Ashton P M S, Burslem D F R P, Ashton P S. Species-habitat associations in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Journal of Tropical Ecology*, 2006, 22:371-384.
- [20] Lai J S, Mi X C, Ren H B, Ma K P. Species-habitat associations change in a subtropical forest of China. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20: 415-423.
- [21] Zhang L W. The Effect of Spatial Heterogeneity of Environmental Factors on Species Distribution and Community Structure[D]. Beijing: Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 2010.
- [22] Liu H F, Sang W G, Xue D Y. Topographical habitat variability of dominant species populations in a warm temperate forest. *Chinese Journal of Ecology*, 2013, 32(4):795-801.
- [23] Shang F D, Wang P J, Feng G P, Zeng Y, Wang Z D. Study on the Characteristics and causes of formation of plant diversity in the Funiushan Transition Region. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 1998, 28(1):54-60.
- [24] Ohsawa M. Habitat differentiation and the ecological niche in vegetation. *Physiological Ecology*, Japan, 1987, 24:s15-s27.
- [25] Kikuchi T, Miura O. Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 1993, 106: 147-154.
- [26] Sakai A, Ohsawa M. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research*, 1994, 9: 269-280.
- [27] Condit R. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Springer, 1998: 1-224.
- [28] John R, Dalling J W, Harms K E, Yavitt J B, Stallard R F, Mirabello M, Hubbell S P, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M, Foster R B. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104: 864-869.
- [29] Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis. Agriculture Publication, Beijing, 2000: 355-356.
- [30] Wan Y, Cohen J, Guerra R. A permutation test for the robust sib-pair linkage method. *Annals of Human Genetics*, 2005, 61:79-87.
- [31] Su S, Li A W, Liu Q H. Ordinary Kriging Algorithm Applied for Interpolation. *Journal of Southern Yangtze University(Natural Science Edition)*, 2004, 3(1):19-21.
- [32] Valencia R, Foster R, Villa G, Condit R, Svenning J C, Hernandez C, Romoleroux K, Losos E, Magard E, Balslev H. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: a large plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 214-229.
- [33] Nee S. The neutral theory of biodiversity: do the numbers add up?. *Functional Ecology*, 2005, 19: 173-176.
- [34] Yamakura T, Kanzake M, Itoh A, Ohkubo T, Ogino K, Chai E O K, Lee H S, Ashton P S. Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 1995, 5: 41-56.
- [35] De'ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 2002, 83:1105-1117.
- [36] Yamada T, Tomita A, Itoh A, Yamakura T, Ohkubo T, Kanzaki M, Tan S, Ashton P S. Habitat associations of Sterculiaceae trees in a Bornean rain forest plot. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17: 559-566.
- [37] DeWalt S J, Ickes K, Nilus R, Harms K E, Burslem D F R P. Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecology*, 2006, 186:203-216.
- [38] Comita L S, Condit R, Hubbell S P. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 482-492.
- [39] Sollins. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*, 1999, 79(1): 23-30.
- [40] Wang W, Luo Z R, Zhou R F, Xu D M, Ai J G, Ding B Y. Habitat associations of woody plant species in Baishanzu subtropical broad-leaved evergreen forest. *Biodiversity Science*, 2011, 19(2): 134-142.
- [41] Zak D R, Hairston A, Grigal D F. Topographic influences on nitrogen cycling within an upland pin oak ecosystem. *Forest Science*, 1991, 37: 45-53.
- [42] Enoki T, Kawaguchi H, Iwatsubo G. Nutrient-uptake and nutrient-use efficiency of *Pinus thunbergii* Parl., along a topographical gradient of soil nutrient availability. *Ecological Research*, 1997, 12: 191-199.
- [43] Hirobe M, Tokuchi N, Iwatsubo G. Spatial variability of soil nitrogen transformation patterns along a forest slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *European Journal of Soil Biology*, 1998, 34: 123-131.
- [44] Clark D B, Clark D A, Read J M. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 101-112.
- [45] Clark D B, Palmer M W, Clark D A. Edaphic factors and the landscape scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 1999, 80: 2662-2675.

参考文献:

- [21] 张俐文.环境空间异质性对物种空间分布和群落结构的影响[D].北京:中国科学院植物研究所,2010.
- [22] 刘海丰,桑卫国,薛达元.暖温带森林优势种群的地形生境变异性.生态学报,2013,32(4): 795-801.
- [23] 尚富德,王磐基,冯广平,曾颖,王正德.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(1): 54-60.
- [29] 鲍士旦.土壤农化分析,第三版.北京:中国农业出版社,2005: 355-356.
- [31] 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(1): 19-21.
- [40] 王伟,骆争荣,周荣飞,许大明,袁建国,丁炳扬.百山祖常绿阔叶林木本植物的生境相关性分析.生物多样性,2011, 19(2): 134-142.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.33, No.24 Dec., 2013 (Semimonthly)

CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- The problems in red soil ecosystem in southern of China and its countermeasures ZHAO Qiguo, HUANG Guoqin, MA Yanqin (7615)
- Fundamentals of Ecology: promoting ecology from tradition to modern: To Commemorate The 100th Anniversary of E. P. Odum's Birthday BAO Qingde, ZHANG Xiufen (7623)
- Food chain length theory: a review ZHANG Huan, HE Liang, ZHANG Peiyu, et al (7630)

Autecology & Fundamentals

- Foraging and bed site selection of Tianshan argali (*Ovis ammon karelini*) in Central Tianshan Mountains in Summer LI Ye, YU Yuqun, SHI Jun, et al (7644)
- Inhibition of pine coneworm, larvae *Dioryctria pryeri*, on herbivore-induced defenses of *Pinus tabulaeformis* ZHANG Xiao, LI Xiuling, LI Xingang, et al (7651)
- Response of periphyton to nutrient level and relationships between periphyton and decay degree of *Potamogeton crispus* WEI Hongnong, PAN Jianlin, ZHAO Kai, et al (7661)
- Correlative study between chemical constituents and ecological factors of *Notopterygii Rhizoma* Et Radix of endangered plateau plant HUANG Linfang, LI Wentao, WANG Zhen, et al (7667)
- Induced changes in soil microbial transformation of nitrogen in maize rhizosphere by 4-year exposure to O₃ WU Fangfang, ZHENG Youfei, WU Rongjun, et al (7679)
- Changes of digestive enzyme activity of *Tegillarca granosa* exposed to cadmium and copper CHEN Xiaoxiao, GAO Yetian, WU Hongxi, et al (7690)

Population, Community and Ecosystem

- Population dynamics and density of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) in different habitats ZHENG Sining (7699)
- Litter fall production and nutrient dynamic of *Cinnamomum camphora* and *Pinus massoniana* mixed forests in subtropics China LI Zhongwen, YAN Wende, ZHENG Wei, et al (7707)

Landscape, Regional and Global Ecology

- Assessing the spatial representativeness of eddy covariance flux observation stations of terrestrial ecosystems in China WANG Shaoqiang, CHEN Diecong, ZHOU Lei, et al (7715)
- The coupling relationship between variations of NDVI and change of aeolian sandy land in the Yarlung Zangbo River Basin of Tibet, China LI Haidong, SHEN Weishou, CAI Bofeng, et al (7729)
- Effects of higher resolution image and spatial grain size on landscape pattern in a small watershed of the farming-pastoral zone ZHANG Qingyin, FAN Jun (7739)
- The changes of soil organic carbon and carbon management index in alpine steppe CAI Xiaobu, YU Baozheng, PENG Yuelin, et al (7748)
- Spatial heterogeneity of soil organic carbon and total nitrogen at small scale in subalpine meadow and *Picea meyeri* forest in Luya Mountain WU Xiaogang, GUO Jinping, TIAN Xuping, et al (7756)
- Active pools of soil organic carbon in subtropical forests at different successional stages in Central Hunan, China SUN Weijun, FANG Xi, XIANG Wenhua, et al (7765)
- The impact of sheet and gully erosion on soil aggregate losses in the black soil region of Northeast China JIANG Yiliang, ZHENG Fenli, WANG Bin, et al (7774)
- Net nitrogen mineralization in soils of Napahai wetland in Northwest Yunnan XIE Chengjie, GUO Xuelian, YU Leichao, et al (7782)

- Variation of soil fertility in *Eucalyptus robusta* plantations after controlled burning in the red soil region and its ecological evaluation YANG Shangdong, WU Jun, TAN Hongwei, et al (7788)
- The spatio-temporal variations of vegetation cover in the Yellow River Basin from 2000 to 2010 YUAN Lihua, JIANG Weiguo, SHEN Wenming, et al (7798)
- Long-term dynamic simulation on forest landscape pattern changes in Mount Lushan LIANG Yanyan, ZHOU Nianxing, XIE Huiwei, et al (7807)
- Species habitat correlation analysis in temperate-subtropical ecological transition zone YUAN Zhiliang, CHEN Yun, WEI Boliang, et al (7819)
- Responses of Qilian junipers radial growth of different ecological environment and detrending method to climate change in Qinghai Province ZHANG Ruibo, YUAN Yujiang, WEI Wenshou, et al (7827)
- Resource and Industrial Ecology**
- The pattern of ecological capital in Daxiaoxinganling, Heilongjiang Province, China MA Lixin, QIN Xuebo, SUN Nan, et al (7838)
- Research and implementation of mobile data collection system for field survey of ecological environment SHEN Wenming, SUN Zhongping, ZHANG Xue, et al (7846)
- Urban, Rural and Social Ecology**
- A remote sensing urban ecological index and its application XU Hanqiu (7853)
- Research Notes**
- Genetic diversity and DNA fingerprint of *Pleioblastus* by ISSR HUANG Shujun, CHEN Liguang, XIAO Yongtai, et al (7863)
- Comprehensive evaluation on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of 4 drought resistance species LU Guangchao, XU Jianxin, XUE Li, et al (7872)
- Stock difference of *Coelomactra antiquata* based on nuclear (ITS2) and mitochondrial (16S rRNA) DNA sequence and secondary structure MENG Xueping, SHEN Xin, ZHAO Nana, et al (7882)
- The mechanism of the characters of inorganic carbon acquisition to temperature in two *Ulva* species XU Juntian, WANG Xuwen, ZHONG Zhihai, et al (7892)
- Research on changes of dynamic characteristics of rainfall though *Platycladus Orientalis* plantation canopy in Beijing Mountain Area SHI Yu, YU Xinxiao, ZHANG Jianhui, et al (7898)

《生态学报》2014 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于 1981 年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科工作者,探索生态学奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任副主编 丁 平

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 33 卷 第 24 期 (2013 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 24 (December, 2013)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	王如松	Editor-in-chief	WANG Rusong
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail: journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010)64034563 E-mail: journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add: P.O.Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元