

DOI: 10.5846/stxb201804030749

孙杰杰, 江波, 吴初平, 袁位高, 朱锦茹, 黄玉洁, 焦洁洁, 沈爱华. 浙江省檫木林生境与生态位研究. 生态学报, 2019, 39(3): - .

Sun J J, Jiang B, Wu C P, Yuan W G, Zhu J R, Huang Y J, Jiao J J, Shen A H. Study on the habitat and niche of *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl. in Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

浙江省檫木林生境与生态位研究

孙杰杰^{1,2}, 江 波², 吴初平², 袁位高², 朱锦茹², 黄玉洁², 焦洁洁², 沈爱华^{2,*}

1 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 杭州 311300

2 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023

摘要: 植被生境是群落乃至整个生态系统的物质基础, 生态位宽度、生态位重叠、种间关系在群落生态学研究领域也具有重要地位, 因此在植被生境基础之上展开的生态位、种间关系研究对了解生态系统功能具有重要意义。主成分分析表明: 土壤养分和海拔因子对檫木生长分布起着重要的限制性作用; 通过重要值对环境因子趋势拟合得出檫木在浙江省的典型生境为: 海拔 400—800 m, 坡度 20°—40°, 阴坡半阴坡, 土壤厚度大且肥沃的区域; 在出现檫木的 189 个监测样地中, 共出现的乔木树种有 149 种, 主要优势树种 (以重要值排序) 为杉木 *Cunninghamia lanceolata*、马尾松 *Pinus massoniana* Lamb.、木荷 *Schima superba*、枫香 *Liquidambar formosana* Hance、青冈 *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.、苦槠 *Castanopsis sclerophylla*、石栎 *Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai、檫木 *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl. 等。生态位宽度大小依次为杉木、檫木、马尾松、木荷、枫香、青冈、苦槠、板栗 *Castanea mollissima* 等, 可见杉木、檫木、马尾松、木荷对外部环境有较强的适应能力, 在各个资源位中出现较多, 对资源的利用优势比较明显, 檫木的生态位宽度达到了 61.65, 仅次于杉木的 89.64, 甚至大于马尾松的 57.28, 也说明檫木能在研究区拥有较好的群落地位; 檫木与野樱桃 *Cerasus serrula* (Franch.) Yüet L 的生态位重叠值高达 0.9 以上, 和浙江楠 *Phoebe chekiangensis* C. B. Shang、构树 *Broussonetia papyrifera*、鸡爪槭 *Acer palmatum* Thunb. 的生态位重叠值分别达 0.831、0.785、0.531, 说明檫木和野樱桃、浙江楠、构树、鸡爪槭对生境要求比较相近, 在生态资源充足的情况下可尝试混交造林; 通过监测样地中 11 个优势树种的种间联结分析, 显示檫木与杉木、马尾松、木荷的种间具有显著的正联结关系, 与枫香、苦槠和青冈也存在正联结关系, 可见在研究区内檫木能够与这些树种互相吸引。

关键词: 檫木; 生态位宽度; 生态位重叠; 种间联结; 生境

Study on the habitat and niche of *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl. in Zhejiang Province

SUN Jiejie^{1,2}, JIANG Bo², WU Chuping², YUAN Weigao², ZHU Jinru², HUANG Yujie², JIAO Jiejie², SHEN Aihua^{2,*}

1 School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

2 Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China

Abstract: Vegetation habitat is the material basis of communities and whole ecosystems. Niche breadth, niche overlap, and interspecific relationships play important roles in community ecology. Therefore, the study of niche and interspecific relationships based on the characteristics of vegetation habitat is fundamental to understanding ecosystem functions. A principal component analysis showed that soil nutrients and altitude played an important role in restricting the growth and distribution of *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl. Trend fitting to the environmental factors concluded that typical habitats of *S. tzumu* in Zhejiang Province included the regions with altitude of 400 - 800 m, shady slope of 20 - 40°, and thick and

基金项目: 浙江省省院合作项目 (2016SY08); 浙江省重点研发计划项目 (2017C02028)

收稿日期: 2018-04-30; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mailahshen@126.com

fertile soil. There were 149 tree species in the 189 monitoring plots of *S. tzumu*, and the dominant species were: *Cunninghamia lanceolata*, *Pinus massoniana* Lamb., *Schima superba*, *Liquidambar formosana* Hance, *Cyclobalanopsis glauca* (Thunb) Oerst, *Castanopsis sclerophylla*, *Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai, and *S. tzumu*. The niche breadth values of the community are arranged in size order: *C. lanceolata*, *S. tzumu*, *P. massoniana*, *S. superba*, *L. formosana*, *C. glauca*, *C. sclerophylla*, and *Castanea mollissima*. It can be seen that *C. lanceolata*, *S. tzumu*, *P. massoniana*, and *S. superba* have strong adaptability to the external environment, which appears higher with each environmental factor, and the advantage of resource utilization becomes more obvious. The niche breadth of *S. tzumu* was 61.65, which was second to 89.64 of *C. lanceolata*, and was followed by 57.28 of *P. massoniana*, which indicated that in total *S. tzumu* has a good community status in the research area. The niche overlap value of *S. tzumu* and *Cerasus serrula* (Franch) Yüet Li was as high as 0.9, and the overlap values of *Phoebe chekiangensis* C.B.Shang, *Broussonetia papyrifera*, and *Acer palmatum* Thunb. were 0.831, 0.785, and 0.531, respectively. This showed that the habitat requirements of *S. tzumu* are similar to those of *C. serrula*, *P. chekiangensis*, *B. papyrifera*, and *A. palmatum*. Therefore, in the case of abundant resources, mixed afforestation could be carried out. The interspecific analysis of 11 dominant species in the monitoring plots showed that *S. tzumu* and *C. lanceolata*, *P. massoniana* and *S. superba* had significant positive relationships (their *PC*-values were 0.75, 0.45, 0.42), and *L. formosana*, *C. sclerophylla*, and *C. glauca* had a positive relationship (their *PC*-values were 0.34, 0.25, 0.22). Moreover, it can have niche breadth close to those of *C. lanceolata* and *P. massoniana* in the community, indicating that *S. tzumu* is not likely to be easily replaced by the two tree species during community succession. It can be seen that *S. tzumu* could be attracted to each other in the study area.

Key Words: *Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.; niche breadth; niche overlap; interspecific connection; habitat

植被生境是植物生活的空间及其全部生态因子(光照、温度、水分、空气和土壤等因子)的总和,它是影响植物生长和决定植物群落类型的重要原因,在小区域内,海拔、坡度、坡位、坡向、土壤类型、腐殖质厚度、枯落物厚度等能够很大程度上决定光、温、水气、土等各个生态因子。主成分分析法作为一种广泛应用的研究手段^[1],可以对多个环境因子进行综合分析。数量分析是研究植物生态学的重要途径,其可以通过定量的数据准确客观地反映植物的生态学特性^[2],对群落中优势种的生态位进行探索,在明确植物分布特征、及其在群落内的地位等方面具有十分重要的意义。而除了立地条件等生境因子,群落中共生的物种之间的相互关系也是影响植物分布生长的重要因素,因此研究植物生境的同时探索其在群落内的种间关系是十分必要的^[3],对群落优势种的种间联结进行测定,可在一定程度上揭示群落内各个植物之间的种间关系从而进一步认识群落结构特征、功能,为森林群落经营管理、树种配置提供理论支撑。

檫木又名樟树、黄楸木,广泛分布于江苏、浙江、福建、安徽等省,具有很高的利用价值。是优良的造船、室内装修高档用材及园林绿化优质树种,也可作为香料资源,而且其生长速度也较一般珍贵树种快。因此也被国家林业局收录进中国主要栽培珍贵树种参考名录。世界上主要原木生产出口地区正积极开展珍贵阔叶树种推广的研究,国内关于楠木类、南方红豆杉等珍贵阔叶树种的生境适应研究已较为成熟,而檫木的研究主要集中于其遗传多样性^[4]、发育特征^[5]、叶片性状^[6]、光合特性^[7]、种子贮藏^[8]、组培^[9]等方面,对其生境及群落方面的研究未见报道。通常珍稀树种的生境条件具有较高的特异性,这也是以往檫木造林常常失败的原因^[10]。因此对其生境分析需要相较于一般的植被更细化。而以往对植被生境研究大多建立在气候分区和土壤分区的基础上,从而导致无法找出具有针对性的主导影响因子。研究的尺度多数以县域、镇域或村落为主,且空间定位的精度通常不高,得出的结论也较为笼统。孙洪刚等人有对海拔和坡向对北亚热带檫木天然次生林生长的影响进行初步探索^[10],但对于檫木生境(包括海拔、坡度、坡向、坡位、土壤厚度、枯落物厚度等)以及檫木的生态位宽度、生态位重叠、种间联结方面的研究尚存在空白。

本文以浙江省 189 个檫木所在的生态监测样地群落为研究对象,运用主成分分析法研究檫木所在样地在

浙江省分布的主要限制性因子,结合 GAM 探寻檫木在浙江省的典型生境,并在此基础上,运用数量生态学的方法对檫木所在群落进行生态位宽度、生态位重叠以及优势种的种间联结测算分析,探寻檫木在浙江省的生境特征、及其在生境群落中的优势程度和与檫木对生境要求相似的树种,探明能与檫木生长存在互相吸引的树种,为合理地进行珍贵树种经营和公益林的更新造林提供理论依据。

1 研究区概况

浙江省地处亚热带中部,属季风性湿润气候,气温适中,四季分明,光照充足,雨量充沛。年平均气温在 15—18℃ 之间,年日照时数在 1100—2200 h 之间,年均降水量在 1100—2000 mm 之间。因受海洋影响,温、湿条件比同纬度的内陆季风区优越,是我国自然条件较优越的地区之一。地理跨度为 118°—123°E, 27°—31°N,陆域面积 10.18 万 km²。浙江省地形复杂多样,湖泊和河流占 6.4%,盆地和平原占 23.2%,山地和丘陵占 70.4%,因此具有非常多样性的生境。浙江省自中生代晚期以来,长期处于相对稳定的亚热带气候控制下,从而孕育繁衍了多种多样的森林植物种类,拥有较多数量的特有种和单型属以及少型属,引种树种日益增多、区系内容更趋丰富。全省拥有维管束植物近 4000 种,其中木本植物种类约有 1300 余种,分隶于 109 科,423 属,其中裸子植物 8 科 25 属约 45 种,木本被子植物 101 科,398 属 1 260 余种,其中有不少我国特有种。

2 研究方法

2.1 样地调查

本文主要选取浙江省 2013—2016 生态监测样地为样本,涵盖中山、低山、丘陵、盆地等地形,包含上坡、中坡、下坡,且在 0—1 900 余米的海拔跨度上均有样地分布,从而保证了样地分布的合理性与可靠性。通过检索,在 7 个地级市下属共 25 个县中发现檫木群落的自然分布。样地分布在浙西地区淳安县(10 个)、余杭区(5 个)、桐庐县(11 个)、富阳区(14 个)、常山县(1 个)、开化县(1 个)共 42 个样地;浙南地区泰顺县(6 个)、景宁县(1 个)、松阳县(2 个)、云和县(2 个)和遂昌县(3 个)共 14 个样地;浙东地区黄岩区(11 个)、临海区(9 个)和仙居县(3 个)共 23 个样地;浙中地区武义县(20 个)、永康市(3 个)、东阳市(12 个)、义乌市(5 个)、磐安县(29 个)、兰溪市(1 个),共 70 个样地;浙北地区德清县(5 个)、安吉县(12 个)、慈溪市(8 个)、鄞州区(2 个)和新昌县(13 个)共 40 个样地,总计 189 个样地。由图 1 可知檫木在浙江省主要分布于浙中的大盘山脉、浙东天姥山一带,浙北的径山、莫干山脉、东天目山脉一带及周边区域,其中,大盘山和莫干山附近分布最为密集。每个调查样地为 20 m×20 m(水平),运用哈尔滨牌 DQL-12Z 型 12 倍正像森林罗盘仪进行打样地,闭合差控制在 1/200 之内。标定并调查所有样方内胸径大于 5 cm(DBH≥5 cm)的乔木。另外,记录样地的地理位置、地形地貌、土壤质地、土壤类型、海拔高度、坡度、坡位、坡向、群落结构、植被盖度、土层厚度和枯落物厚度等生态因子。

2.2 数据分析

2.2.1 生境数据处理

海拔、坡度、枯落物厚度、土壤厚度、腐殖质厚度、植被盖度以实际观测记录值表示,坡位、坡向、采用数字等级表示。坡位分为 3 个等级:上坡位为 1 级,中坡位为 2 级,下坡位为 3 级。坡向以数字等级表示,以北为 1,东北、西北为 2、3,东、西为 4、5,东南、西南为 6、7,南为 8。将土壤类型和土壤质地也依次分级。运用 SPSS20.0 软件,对分级好的矩阵数据进行主成分分析(PCA)进行相关性矩阵分析。

2.2.2 群落树种重要值计算

重要值常被用做衡量某个树种优势程度大小的指标^[11],研究区檫木重要值指标计算在 Excel 中完成。计算式为^[12]:

(1) 相对多度(RA)= 某一植物种类株数/所有植物种类株数;

(2) 相对显著度(RP)= 某一树种的胸径平方和/所有各树种的胸径平方和;

(3) 相对频度 (RF) = 某一树种的频度 / 所有各树种的频度;

(4) 重要值:

$$(IV) = \frac{RA + RP + RF}{3}$$

2.2.3 生态位宽度

生态位宽度不但反映物种对环境资源利用状况的尺度,也表征了物种的生态适应性和分布幅度。近年来对生态位宽度的研究也热度不减,本文生态位宽度采用关注最为广泛的 Levins 的生态位宽度计测公式:

$$B_i = 1 / (r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2)$$

式中, B_i 为物种 i 的 Levins (1968) 的生态位宽度; P_{ij} 是物种 i 利用第 j 资源占它利用全部资源位的比例; r 为资源位数^[13]。

2.2.4 生态位重叠

生态位重叠是指一定资源序列上,两个物种利用同等级资源而互相重叠的情况,其计测公式为^[14]:

$$L_{ih} = B_{(L)i} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj}$$

$$L_{hi} = B_{(L)h} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj}$$

式中, L_{ih} 为物种 i 重叠物种 h 的生态位重叠指数; L_{hi} 为物种 h 重叠物种 i 的生态位重叠指数; $B_{(L)}$ 为 Levins 的生态位宽度指数; $B_{(L)i}$ 和 $B_{(L)h}$ 具有值域 $[1/r, 1]$; L_{ih}, L_{hi} 具有值域 $[0, 1]$ 的特点, L_{ih} 越接近 0, 说明种 i 和种 h 之间重叠越小, L_{ih} 越接近 1, 说明种 i 和种 h 之间生态位重叠越大。运用 R 语言中的 Package “spaa” 程序包进行生态位宽度和生态位重叠的计算。

2.2.5 种间联结

以 χ^2 检验为基础,结合联结系数和共同出现百分率对研究区内 11 个优势种 (重要值 > 0.3) 进行种间联结分析。

(1) χ^2 检验是对两个物种间是否关联使用非连续性数据 Yates 连续校正 χ^2 值的计算:

$$\chi^2 = \frac{(|ad - bc| - 0.5n)^2 n}{(a + b)(a + c)(b + d)(c + d)}$$

式中, n 为样方总数, a 为 2 个物种均出现样方数, b, c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数, d 为 2 个物种均未出现样方数。当 $ad > bc$ 时,种对间为正联结关系;当 $ad < bc$ 时,种对间为负联结关系。若 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ ($0.01 < P < 0.05$),种对间联结性显著;若 $\chi^2 > 6.635$,种对间为极显著联结^[15]。

(2) 联结系数 AC 说明种对之间的联结程度。计算公式如下:

$$ad \geq bc, AC = \frac{ad - bc}{(a + b)(b + d)}$$

$$bc > ad \text{ 且 } d \geq a, AC = \frac{ad - bc}{(a + b)(a + c)}$$

$$bc > ad \text{ 且 } d < a, AC = \frac{ad - bc}{(b + d)(d + c)}$$

式中, a 为两个种都有分布的样方个数, b 为有种 1 没有种 2 的样方个数, c 为有种 2 没有种 1 的样方个数, d 为两者都没有分布的样方个数。 AC 的值域为 $[-1, 1]$ 。当 AC 值越趋近于 1 时,种对间的正联结性越强;当

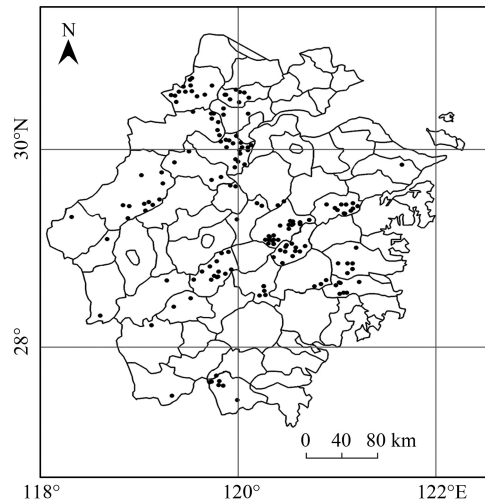


图 1 浙江省榿木样地分布图

Fig.1 The distribution map of *S. tzumu* plots in Zhejiang

AC 值越趋近于-1,物种间的负联结性越强;当 AC 值越趋近于 0 时,种对间的联结性越弱;当 AC 值为 0,种对间完全独立^[16]。

(3) 共同出现百分率 PC 测度物种间正联结程度。计算公式如下:

$$PC = \frac{a}{a + b + c}$$

式中, PC 值的大小在 0 和 1 之间变动,其值越接近 1,表明该种对的正联结越紧密;反之,其值越接近 0,则表明该种对的负联结越强。种间联结分析采用商天其^[17]等人自创的 Excel 透视表分类汇总批量操作处理算法进行计算。

3 结果分析

3.1 檫木林生境特征

由表 1 可知,研究区内檫木对生境的选择具有以下特征:84.10%的檫木分布在坡度为 25° — 45° 的范围内,一方面是由于研究区的地形起伏平地少,另一方面也说明檫木可以在陡坡良好生长;73.92%的檫木分布在海拔为 200—800 m 的范围内,800—1000 m 海拔范围内分布 7.66%,1000m 以上则只分布 2.69%;对于土壤条件,我们发现檫木喜爱生长在枯落物厚度为 0—5 cm、腐殖质厚度为 5—15 cm、土壤厚度为 40—85 cm 的红壤中。

表 1 研究区檫木主要分布区各生境因子的总体特征

Table 1 The overall characteristics of each environmental factor of The main distribution area of *S. tzumu* in the research area

环境变量 Environmental variable	分类 Class	数量百分比 Number percentage/%	环境变量 Environmental variable	分类 Class	数量百分比 Number percentage/%
坡位 Slope position	上坡	46.40	土壤质地 Soil texture	黏土	7.81
	中坡	21.90		壤土	62.50
	下坡	31.70		砂质壤土	0.22
坡度/($^{\circ}$) Slope	6° — 15°	4.90		砂土	29.46
	15° — 25°	9.90	枯落物厚度/cm Withered leaf layer	0—5	74.34
	25° — 35°	40.10		5—10	17.54
	35° — 45°	44		>10	8.11
	$\geq 45^{\circ}$	1	腐殖质厚度/cm Humus thickness	0—5	30.70
坡向 Slope direction	阴坡/半阴坡	69.76		5—15	60.30
	阳坡/半阳坡	30.23		>15	8.99
海拔高度/m Altitude	0—200	15.73	土壤厚度/cm Soil thickness	<10	2.41
	200—500	42.24		10—40	12.25
	500—800	31.68		40—85	83.59
	800—1100	7.66		>85	1.75
	≥ 1100	2.69	植被盖度 Total vegetation coverage	0.1—0.6	4.30
土壤类型 Soil type	红壤	91.02		0.6—0.9	40.99
	黄壤	8.97		0.9—1.0	54.71

探讨综合环境梯度对檫木分布的影响,有助于明确各环境因子对檫木分布的影响程度及主要限制因子。经主成分分析得出各主成分的特征向量及累积贡献率。由表 2 可以看出在 10 个生境因子中,前 4 个主成分的信息量分别占总信息量的 26.87%、22.75%、17.93%和 12.95%,其累积信息量达总信息量的 80.52%,故说明前 4 个主成分能反映影响檫木分布的主要生态因子信息。从表 2 中可以看出,第 1 主成分中腐殖质厚度和枯落物厚度这两个指标的负荷值最大分别达到 0.849 和 0.868,这两个指标均反映了土壤的肥力状况^[18]。因此第 1 主成分定义为“养分因子”。第 2 主成分中,海拔高度的负荷值较大。其中,海拔因子与山地温度有着密

切的关系,山地温度随着海拔的升高而降低,一般情况下,每增高 100 m,气温约下降 0.6°C [19];另外,土壤类型和土壤质地的负荷值也较大,这两个指标也影响着土壤本身的保温性能[20]。因此,第 2 主成分总体上集中反映了生境中的温度条件,可定义为“热量因子”。第 3 主成分中,坡度的负荷值较大,其次是土壤厚度,这两个指标均反映土壤的水分条件,其中坡度与土壤水分成反相关,山地中坡度越大地表径流越大[21],雨水下渗越少,故坡度越大土壤水分相对就越少。土层厚度对土壤水分的影响起着主导作用[22],因此不同厚度的土壤对水分保持能力也是不同的,厚度越大能储存越多水分。因此第 3 主成分集中反映了生境中的水分条件,可定义为“水分因子”。第 4 主成分中,负荷值最大的是坡向(0.756),坡向主要影响太阳辐射的时长和强度[23],因此第 4 主成分可定义为“光照因子”。

表 2 研究区檫木生境各主成分特征向量

Table 2 The principal component eigenvectors of *S. tzumu* habitats in the research area

变量 Variable	特征向量 Eigenvector			
	第 1 主成分 Component I	第 2 主成分 Component II	第 3 主成分 Component III	第 4 主成分 Component IV
坡位 Slope position	0.158	0.357	0.216	0.592
坡度 Slope	0.017	-0.379	0.579	0.004
坡向 Slope direction	-0.029	-0.002	-0.360	0.756
海拔高度 Altitude	-0.184	0.701	0.370	0.114
土壤类型 Soil type	-0.238	0.749	0.167	-0.007
土壤质地 Soil texture	-0.228	-0.525	0.338	0.413
腐殖质厚度 Humus thickness	0.849	-0.152	-0.098	0.089
枯落物厚度 Withered leaf layer	0.868	0.054	-0.019	0.096
土壤厚度 Soil thickness	-0.399	0.067	-0.699	0.058
植被盖度 Total vegetation coverage	-0.611	-0.403	0.081	0.153

3.2 檫木对生境因子的响应

基于主成分分析法得出的负荷值较大的坡度、坡向、海拔、土壤厚度、土壤质地、凋落层厚度这 6 个因子,对 189 个样地中檫木的重要值数据进行散点图绘制并拟合出趋势线,探讨群落中檫木对这 6 个因子的响应。

从图 2 可以看出檫木在众多样地中分布的檫木群落中的重要值随着坡度的增长而增长,在坡度 20° — 40° 区间内重要值都较大,峰值出现在坡度 32° 左右。说明檫木可以在这段坡度区间上良好生长,且能在群落中拥有一定的地位。坡向梯度上,1 为北坡,2、3 则为东北坡、西北坡,4、5 为东坡、西坡,6、7 为东南坡、西南坡,8 为南坡,在由阴坡转向阳坡的过程中,檫木在群落中的重要值主要表现为递减的趋势。在海拔 1000 m 内,檫木重要值总体上呈平缓增长趋势,且在 600—900 m 范围内重要值趋势达到最大。在土壤厚度梯度上,檫木在群落中的重要值随着土壤厚度增长而增长,且趋势较为明显,说明檫木分布对土壤的响应也较为明显,檫木适宜生长于土壤厚度大于 40 cm 的立地中。土壤质地分布梯度上,1 为黏土,2 为壤土,3 为砂质壤土,4 为砂土,檫木的重要值在壤土中呈现出最大,黏土中最小。腐殖质厚度梯度变化上,檫木在群落中的重要值呈现出随着腐殖质厚度增长而增长的趋势,说明拥有较高养分的土壤环境对檫木的生长有较为积极的作用。

3.3 檫木生态位宽度

在调查到的 189 个样地中,出现的其他的乔木树种共计 149 种,将重要值计算结果按大小顺序排列选取 11 个优势种。从表 3 可以看出其中杉木、马尾松、木荷、枫香、青冈、苦槠、石栎、檫木、板栗、野桐、迎春樱为群落中的主要优势树种。样地林分的平均胸径和平均树高分别为 9.98 cm (5—75.5 cm) 和 8.1 m (1.5—34.5 m),而檫木的平均胸径和平均树高分别为 13.99 cm (5—49.8 cm) 和 9.77 m (3.5—18 m),檫木的平均胸径和平均树高均大于所在样地的平均值,说明檫木基本生存于林分的中上层。由表 4 可见,群落主要树种的生态位宽度值大小依次为杉木、檫木、马尾松、木荷、枫香、青冈、苦槠、板栗,说明杉木、檫木、马尾松、木荷对外部环境有较强的适应能力,在各个资源位中有较多地出现,对资源的利用优势比较明显。由此可见檫木同杉木、马尾松、木荷在群落乔木层中具有很大的优势地位。

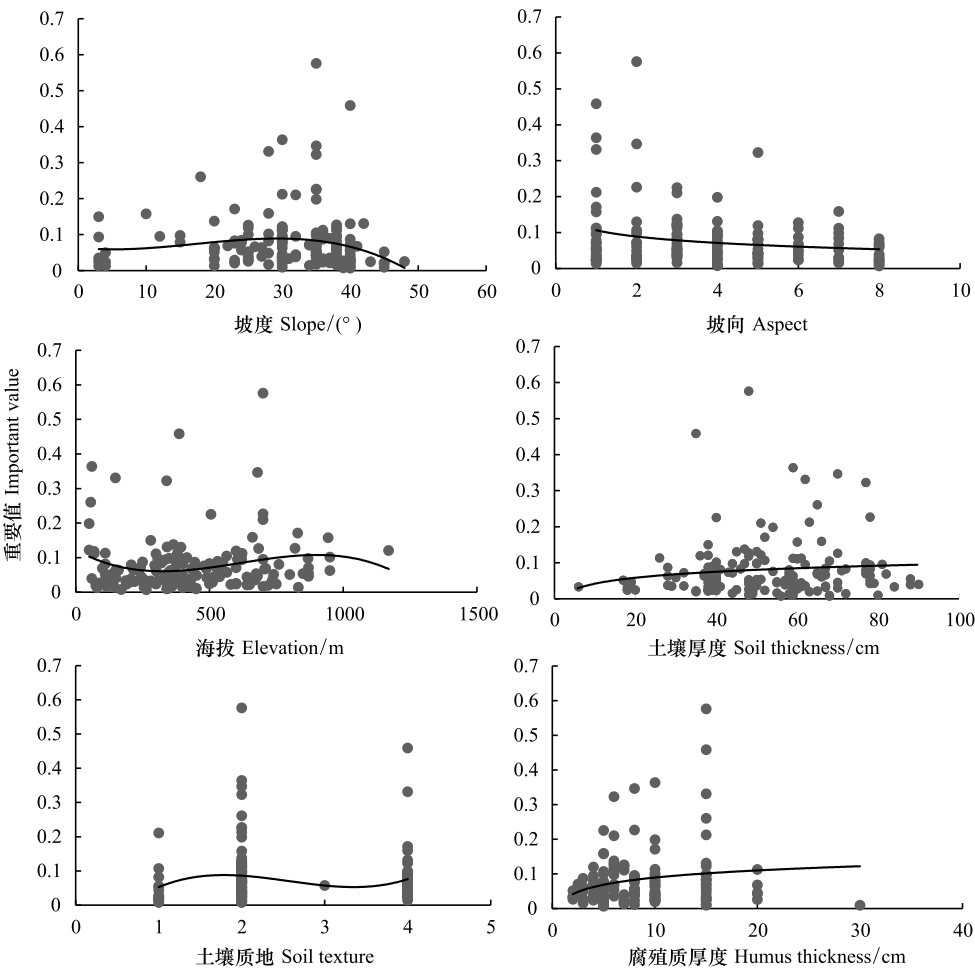


图2 檫木重要值对坡度、坡向、海拔、土壤厚度、土壤质地、腐殖质厚度梯度变化的响应

Fig.2 Responses of *S. tzumu* to gradient of slope, aspect, altitude, soil thickness, soil texture and humus thickness

表3 檫木所在样地优势种的重要值

Table 3 Important value and Shannon-Wiener index of the dominant species of *S. tzumu* plots

序号 Serial number	优势树种 Dominant species	重要值/% Improtance value	序号 Serial number	优势树种 Dominant species	重要值/% Improtance value
1	杉木 <i>C. lanceolata</i>	25.58	7	石栎 <i>L. glaber</i>	5.65
2	马尾松 <i>P. massoniana</i>	19.85	8	檫木 <i>S. tzumu</i>	5.61
3	木荷 <i>S. superba</i>	10.23	9	板栗 <i>C. mollissima</i>	4.58
4	枫香 <i>L. formosana</i>	8.07	10	野桐 <i>M. japonicus</i>	3.07
5	青冈 <i>C. glauca</i>	7.59	11	迎春樱 <i>C. discoidea</i>	3.19
6	苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	6.58			

表4 檫木所在样地优势种生态位宽度

Table 4 Niche breadth of dominant species in *S. tzumu* plots

序号 Serial number	优势树种 Dominant species	生态位宽度 Niche breadth	序号 Serial number	优势树种 Dominant species	生态位宽度 Niche breadth
1	杉木 <i>C. lanceolata</i>	89.64	5	枫香 <i>L. formosana</i>	28.97
2	檫木 <i>S. tzumu</i>	61.65	6	青冈 <i>C. glauca</i>	22.71
3	马尾松 <i>P. massoniana</i>	57.28	7	苦槠 <i>C. sclerophylla</i>	23.26
4	木荷 <i>S. superba</i>	46.21	8	板栗 <i>C. mollissima</i>	10.49

3.4 生态位重叠

从表 5 还可以发现, 檫木与野樱桃的生态位重叠值高达 0.9 以上, 和浙江楠、构树、鸡爪槭的生态位重叠值分别达 0.831、0.785、0.531, 说明檫木和野樱桃、浙江楠对生境要求比较相近, 由此可以知道这些树种对资源共享的趋势比较明显, 彼此之间对生境的要求较相似。

表 5 檫木与群落内各树种生态位重叠
Table 5 Niche overlap of *S. tzumu* and the the dominant species in the community

序号 Serial number	树种 Species	生态位重叠 Niche overlap	序号 Serial number	树种 Species	生态位重叠 Niche overlap
1	野樱桃 <i>C. serrula</i>	0.922	5	榆树 <i>Ulmus pumila</i>	0.528
2	浙江楠 <i>P. chekiangensis</i>	0.831	6	早竹 <i>Phyllostachys praecox</i>	0.522
3	构树 <i>B. papyrifera</i>	0.785	7	榉树 <i>Zelkova serrata Thunb.</i>	0.494
4	鸡爪槭 <i>A. palmatum</i>	0.531	8	乌桕 <i>Sapium sebiferum L.</i>	0.510

3.5 檫木所在样地优势种种间联结分析

χ^2 检验、联结系数(AC)、共同出现百分率(PC)值计算结果如表 6 所示。 χ^2 检验结果显示, 正联结种对有 23 对, 占总对数的 41.8%, 负联结种对有 22 对, 占总对数的 40%; 总体显著率(包括极显著)为 61.8%。极显著正相关的种对有: 马尾松对木荷, 马尾松对石栎, 马尾松对迎春樱板栗对枫香, 板栗对杉木, 板栗对野桐, 苦槠对马尾松, 苦槠对木荷, 青冈对迎春樱, 枫香对马尾松, 枫香对木荷, 枫香对杉木, 枫香对青冈, 枫香对石栎, 枫香对迎春樱, 枫香对苦槠, 木荷对石栎, 木荷对迎春樱, 木荷对青冈, 苦槠对青冈, 青冈对石栎, 苦槠对石栎, 野桐对迎春樱。显著负相关的种对有: 板栗对马尾松, 板栗对木荷, 板栗对苦槠, 板栗对青冈, 板栗对石栎, 板栗对迎春樱, 石栎对野桐, 石栎对迎春樱, 青冈对杉木, 青冈对野桐, 苦槠对杉木, 苦槠对野桐, 苦槠对迎春樱, 杉木对野桐, 杉木对迎春樱, 枫香对野桐, 杉木对石栎, 木荷对野桐, 马尾松对野桐, 木荷对杉木, 马尾松对青冈, 马尾松对杉木。

表 6 檫木所在样地 11 个优势种的卡方检验及联结系数(AC)和共同出现百分率(PC)

Table 6 Chi-squar test, association coefficient(AC) and percentage co-occurrence(PC) of 11 dominant species in the *S. tzumu* plots

检验方法 Test methods	正联结 Positive correlations			负联结 Negative correlations			无关联 None correlations
	$P<0.01$	$0.01<P<0.05$	$P>0.05$	$P<0.01$	$0.01<P<0.05$	$P>0.05$	ab=bc
χ^2 -test	6	2	15	5	0	17	10
AC	$AC\geq 0.40$	$0.20\leq AC<0.40$	$0.05\leq AC<0.20$	$AC<-0.60$	$-0.60\leq AC<-0.20$	$-0.20\leq AC<-0.05$	$-0.05\leq AC<0.05$
AC values	2	5	8	4	7	8	20
PC	$PC\geq 0.7$	$0.4\leq PC<0.7$	$0.2\leq PC<0.4$	—	—	—	$0\leq PC<0.2$
PC values	1	2	19	—	—	—	33

由图 3 和表 6 可知, 檫木所在样地中的 11 个优势种的 54 对种间联结共同出现百分率 PC 值结果中, 54 对值均大于 0, 均表现为正联结。其中极显著正关联的有 1 对(檫木与杉木), 占 1.85%。表现为显著正相关的有 2 对(檫木与马尾松, 檫木与木荷), 占 37%。表现为不显著正相关的有 19 对, 占比 35.19%。表现为无关联的有 33 对, 占比 61.11%。正联结对数比负联结多说明整个群落处于向上的发展态势。

4 讨论

对檫木分布样地的生境因子进行统计, 初步发现檫木所在样地较多分布在陡坡、阴坡半阴坡、200—800 m 海拔范围内, 这些样地土壤肥沃且林分郁闭度较高。既而采用主成分分析得出负荷值较大的坡度、坡向、海拔、土壤厚度、土壤质地、腐殖质这 6 个生境因子进行 GAM 模型拟合, 得到重要值对生境因子梯度变化的响应趋势, 檫木分布的典型生境为海拔 400—800 m, 坡度 20°—40°, 阴坡半阴坡, 土壤厚度大且肥沃的区域, 可为

日后浙江乃至周边省区檫木林营造、公益林更新造林地选择提供理论指导。

影响植物分布的不仅仅只有生境因子,与其所在群落的结构特征以及与其他物种之间的关系密不可分。生态位重叠可探寻群落中哪些物种与檫木在群落拥有相似的生境,生态位宽度则能表达檫木在群落中的地位与优势程度,而种间联结则能解释群落中种对间的互相吸引和互相排斥的特性。因此,我们在对生境特征进行探究的同时引入生态位宽度、生态位重叠、种间联结三大理论。生态位宽度越大说明该物种在群落中的地位高、分布广、资源利用率高且对所在环境具有较强的适应力^[2]。由于样地较多位于国有林场管辖范围附近,因此在列入浙江省公益林管理之前或多或少经历过人工经营。杉木、马尾松是森林经营的速生先锋树种,同时也是早期国有林场人工经营的目标树种,它们拥有 89.64 和 57.28 的生态位宽度在预料之中。檫木作为一个自然出现在样地中的树种,在没有人工抚育管理之下生态位宽度仍然能达到 61.65,在具有优势地位明显的

松、杉群落中占有如此高的生长优势、群落地位,可见其适应群落小生境能力和对小生境内资源利用能力具有优势^[2],同时,也说明该群落正由人工林群落向浙江的地带性植被(阔叶林群落)演替。浙江省全省的生态监测样地数据库显示全省共计 511 株檫木,说明其在样地的分布密度并不高,但在出现檫木的 189 个样地中其 61.65 的生态位宽度,足以说明檫木要么没出现在一个群落中,一旦出现在某个群落中它会占据较高群落优势地位,而又因其优良的用材特性,可将其作为浙江省新植一亿株珍贵树木行动中的选择之一。生态位重叠值较大的种对预示着这两个种可能具有相似的生态学和生物学特性或者对资源的需求有一定的互补性^[24]。檫木与野樱桃、浙江楠、构树、鸡爪槭、榆树、榉树等树种具有较高生态位重叠值,因此在资源充足的情况下,为檫木混交造林提供树种选择的参考。

在自然界中,虽然有一些植物种类由于生态因子需求相似、对单方或双方有利而分布在一起。然而有些物种虽然对生态因子的需求相似,但是由于竞争、他感作用而很少生长在一起,甚至相互回避,因此种间联结也一直在植物生境研究中常用的手段^[17]。植物群落中各种群之间的关系既有互助性,也有对抗性。种间联结是不同的物种在空间分布上的相互关联性^[25]。植物种间联结性的研究,可以确定植物的种间关系,预测种群的消长动态,它是植物群落重要的数量和结构特征之一,对正确认识群落结构、功能和分类有重要的指导意义^[2]。由于公式原因,檫木与其余 10 个优势种之间的联结系数 AC 值均为 0, χ^2 检验中由于分母为 0,因此不能测算檫木与其他 10 个优势种之间的 χ^2 值。公式中的 d 为两个树种都未出现的样地数, c 为有檫木对应的每个树种而没檫木的样地数, d 和 c 的值均为 0 导致计算结果中檫木与其他优势种的联结 AC 值均为 0,故而我们采用 PC 值对檫木与其他物种的种间关系进行计算。与此同时 χ^2 检验和联结系数 AC 的测算有助于我们了解檫木所在群落内其他优势种对间的关系,对探究这些群落的发展趋势具有一定意义。

以往浙江省公益林管理中常采取封山育林的传统方法,这导致浙江省公益林大多是以马尾松、杉木等为主的针叶林,然而这类针叶林群落稳定性差、易得病虫害,且大多以纯林为主,在立地条件一般的情况下马尾松、杉木纯林极易因为过度的种内竞争,群落提早进入退化阶段。近年来,对于大面积的松材线虫病肆虐,至今仍然没有良好的防治对策。另外,在 2018 年最新公布的《浙江省公益林和森林公园条例》中也提到允许对生态功能低下的林分采取更新性采伐和改造,因此马尾松、杉木这类质量较低群落稳定性较差遭受松材线虫

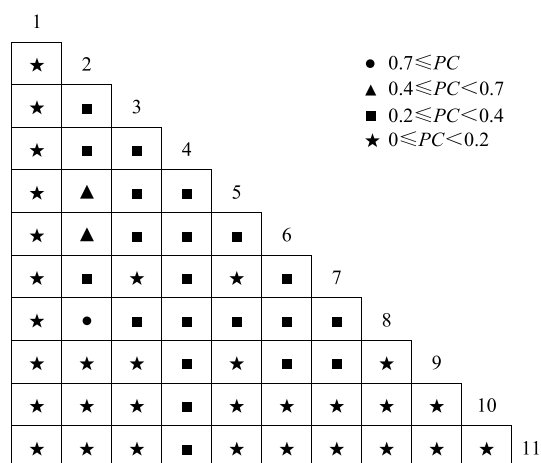


图3 檫木所在样地优势种种间联结 PC 值

Fig.3 The PC value of the dominant species of *S. tzumu* plots

1: 板栗, *C. mollissima*; 2: 檫木, *S. tzumu*; 3: 枫香, *L. formosana*; 4: 苦槠, *C. sclerophylla*; 5: 马尾松, *P. massoniana*; 6: 木荷, *S. superba*; 7: 青冈, *C. glauca*; 8: 杉木, *C. lanceolata*; 9: 石栎, *L. glaber*; 10: 野桐, *M. japonicus*; 11: 迎春樱, *C. discoidea*

病的针叶林急需得到一些间伐、择伐,进行针改阔的提升。而本文对檫木的种间联结分析中,檫木与杉木、马尾松都呈现极显著正联结,说明檫木能与这两个树种之间产生一定的互相吸引的效果。且能在群落中拥有与杉木、马尾松接近的生态位宽度,说明檫木没有在这些年的群落演替中被这两个树种所取代其重要的地位,而一般的珍贵的阔叶用材树种往往难以在杉木、马尾松林中获得较好的生长优势,因此,可在未来的针改阔行动中利用檫木这个优良的树种来进行更新造林,这将对浙江省森林的保护和经营、森林生态系统的多样性产生积极的影响。

5 结论

本文基于浙江省檫木分布的 189 个生态监测样地的调查数据,应用主成分分析法、GAM 模型模拟、生态位、种间联结等方法对浙江省檫木的生境特征及其所在群落的结构特征进行探索,主要结论如下:

(1)主成分分析表明:土壤养分和海拔因子对檫木生长分布起着重要的限制性作用,GAM 模型对环境因子趋势拟合得出檫木在浙江省的典型生境为:海拔 400—800 m,坡度 20°—40°,阴坡半阴坡,土壤厚度大且肥沃的区域。

(2)研究区内与檫木共同出现的乔木树种有 149 种,依据重要值排序群落的 11 个优势种依次为杉木、马尾松、木荷、枫香、青冈、苦槠、石栎、檫木、板栗、野桐、迎春樱。

(3)研究区群落中生态位宽度较大的依次为:杉木、檫木、马尾松、木荷、枫香、青冈、苦槠、板栗,可见这些树种在各个资源位中出现较多,且具有较强的外部环境适应能力,对资源利用优势明显。檫木的生态位宽度为 61.65,仅次于杉木的 89.64,这也说明檫木能在研究区总体上拥有很好群落地位。檫木与野樱桃的生态位重叠值高达 0.9 以上,和浙江楠、构树、鸡爪槭的生态位重叠值分别达 0.831、0.785、0.531,说明檫木和野樱桃、浙江楠、构树、鸡爪槭对生境要求比较相近,在资源充足的情况下可尝试混交造林。

(4)通过对研究区群落中 11 个优势树种的种间联结分析,显示檫木与杉木、马尾松、木荷的种间具有显著的正联结关系,与枫香、苦槠和青冈也存在正联结关系,可见在研究区内檫木能够与这些树种互相吸引。且能在群落中拥有与杉木、马尾松接近的生态位宽度,说明檫木在群落演替中不易被这两个树种所取代其重要的地位。目前,浙江省总体上存在大面积有待提升的杉木林和马尾松林,因此檫木能在接下来浙江省针改阔的行动中发挥重要作用。在这些纯林适当间伐、择伐的情况下使用檫木对针叶纯林进行补充更新,这将对浙江省森林质量的提升具有重大的意义。

参考文献(References):

- [1] 金恩惠,王耀民,毛笑,王广伟,吴媛媛,屠幼英. 基于主成分回归分析法的红茶审评评价模型构建. 中国食品学报, 2016, 16(12): 235-239.
- [2] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011: 123-127.
- [3] 管杰然,商天其,伊力塔,叶诺楠,余树全. 天目山常绿落叶阔叶混交林优势种生物量变化及群落演替特征. 生态学报, 2017, 37(20): 6761-6772.
- [4] 蒋艾平,姜景民,刘军. 天目山不同海拔檫木群体遗传多样性和遗传结构. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1829-1836.
- [5] 王馨,于芬,季春峰,龙春玲,杨光耀. 樟科檫木的大孢子发生和雌配子体发育. 江西农业大学学报, 2016, 38(1): 42-47.
- [6] 蒋艾平,刘军,姜景民. 檫木叶片秋季衰老时叶色、色素和营养元素的关系. 林业科学研究, 2016, 29(3): 362-368.
- [7] 姜霞,张喜,谢涛. 檫木苗期光合特性及水分利用效率研究. 贵州林业科技, 2016, 44(3): 19-23, 29-29.
- [8] 程勇,吴际友,唐春. 檫木种子贮藏试验. 湖南林业科技, 2014, 41(2): 28-30, 34-34.
- [9] 黄宝祥,符树根,朱培林. 檫木组培快繁试验. 江西林业科技, 2011, (6): 22-23.
- [10] 孙洪刚,姜景民,万志兵. 海拔和坡向对北亚热带檫木天然次生林生长、空间结构和树种组成的影响. 东北林业大学学报, 2017, 45(4): 8-13.
- [11] 蒋政权,洪剑明,胡东. 北京市杨镇湿地植物群落多样性及优势种重要值的研究. 湿地科学, 2004, 2(3): 213-219.
- [12] 白晓航,张金屯. 小五台山森林群落优势种的生态位分析. 应用生态学报, 2017, 28(12): 3815-3826.
- [13] 吴初平,邹慧丽,袁位高,黄玉洁,张骏,沈爱华. 浙江楠适生环境研究. 浙江林业科技, 2013, 33(2): 1-4.

- [14] 郝兴明, 李卫红, 陈亚宁. 新疆塔里木河下游荒漠河岸(林)植被合理生态水位. 植物生态学报, 2008, 32(4): 838-847.
- [15] 郭屹立, 卢训令, 丁圣彦. 伊洛河河岸带生态系统草本植物功能群划分. 生态学报, 2012, 32(14): 4434-4442.
- [16] 周小勇, 黄忠良, 欧阳学军, 李炯, 官丽莉, 徐国良, 张池. 鼎湖山季风常绿阔叶林原锥栗-厚壳桂-荷木群落演替. 生态学报, 2005, 25(1): 37-44.
- [17] 叶诺楠, 沈娜娉, 商天其, 高洪娣, 管杰然, 伊力塔. 浙江瑞安公益林群落结构及其与环境的相关性. 植物学报, 2017, 52(4): 496-510.
- [18] 米彩红, 刘增文, 李茜. 黄土丘陵区 3 种典型人工阔叶纯林枯落物分解对土壤性质极化的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2012, 40(7): 120-126.
- [19] 赵鸿, 李凤民, 熊友才, 张强, 王润元, 杨启国. 西北干旱区不同海拔高度地区气温变化对春小麦生长的影响. 应用生态学报, 2009, 20(4): 887-893.
- [20] 陶启威, 钱春桃, 戴新. 常熟地区春季连栋温室土壤温湿度日变化特征. 现代农业科技, 2017, (2): 174-176.
- [21] 冯宏, 邓兰生, 张承林, 郭彦彪. 地面坡度对滴灌水分入渗过程的影响. 灌溉排水学报, 2010, 29(2): 14-16, 57-57.
- [22] 徐飞, 赖晓明, 朱青, 廖凯华. 太湖流域丘陵区两种土地利用类型土壤水分分布控制因素. 生态学报, 2016, 36(3): 592-599.
- [23] 徐长林. 坡向对青藏高原东北缘高寒草甸植被构成和养分特征的影响. 草业学报, 2016, 25(4): 26-35.
- [24] Abrams P. Some comments on measuring niche overlap. Ecology, 1980, 61(1): 44-49.
- [25] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.