

舟山群岛次生林优势种群的生态位与种间联结

高浩杰^{1*}, 袁佳², 高平仕²

(1. 浙江省舟山市农林科学研究院, 浙江 定海 316000; 2. 浙江省岱山县农林水利围垦局, 浙江 岱山 316200)

摘要: 为探讨舟山群岛次生林优势种群的关系, 对桃花岛 1 hm² 固定样地进行调查, 分析了 15 个优势种群的生态位特征和种间联结性。结果表明, 豹皮樟(*Litsea coreana* var. *sinensis*)、红楠(*Machilus thunbergii*)和野梧桐(*Mallotus japonicus*)具有较大的生态位宽度, 其 Levins 生态位宽度分别为 1.3563、1.3170、1.3097, Hurlbert 生态位宽度分别为 0.8572、0.7373、0.7154, 而朴树(*Celtis sinensis*)、柘(*Maclura tricuspidata*)和楝木(*Cornus macrophylla*)的生态位宽度较小。生态位相似比例大于 0.5 的种对有 39 对, 占总对数的 37.1%。生态位宽度大的种群之间相似比例较大, 生态位宽度大的种群与生态位宽度小的种群也可能产生较大的重叠值, 而生态位宽度小的种群一般不会与生态位宽度大的种群产生较大的重叠值。15 个优势种群间总体呈现不显著负关联性, χ^2 检验和联结系数结果均表明, 负联结的种对较正联结的种对多。因此, 舟山群岛次生林优势种群种间联结相对松散, 具有一定独立性, 但独立程度较低, 群落尚不成熟, 处于动态演替的不稳定阶段。阳性先锋树种天仙果处于衰退阶段, 次生林将逐渐恢复成豹皮樟和红楠占优势的地带性常绿阔叶林。

关键词: 舟山群岛; 次生林; 优势种; 生态位; 种间联结

doi: 10.11926/jtsb.3620

Niche and Interspecific Association of Dominant Species in Secondary Forest of Zhoushan Islands

GAO Hao-jie^{1*}, YUAN Jia², GAO Ping-shi²

(1. Zhoushan Academy of Agriculture and Forestry Sciences of Zhejiang, Dinghai 316000, Zhejiang, China; 2. Daishan Agri-forest and Water Conservancy Bureau of Zhejiang, Daishan 316200, Zhejiang, China)

Abstract: The aim was to understand the relationship among dominant species in secondary forest of Zhoushan islands. Based on investigation of 1 hm² fixed plot in Taohua island, the niche characteristic and interspecific association of 15 dominant species were studied. The results showed that the niche breadth of *Litsea coreana* var. *sinensis*, *Machilus thunbergii*, *Mallotus japonicus* were broader than other species, with Levins and Hurlbert' niche breadth values of 1.3563, 1.3170, 1.3097 and 0.8572, 0.7373, 0.7154, respectively, while *Celtis sinensis*, *Maclura tricuspidata*, *Cornus macrophylla* had narrow niche breadths. There were 39 species pairs with niche proportional similarity more than 0.5, accounting for 37.1% of the total pairs. The broader niche of two species has, the bigger of their niche proportional similarity is. The species with broad niche could have big niche overlap with another species with narrow niche. On the contrary, the species with narrow niche could have low niche overlap with another species with broad niche. There were not significant negative associations overall among 15 dominant species. The χ^2 test and association coefficient showed that species pairs with negative association were more than that with positive association. Therefore, the interspecific association of dominant species in secondary forest of Zhoushan islands was relatively loose with certain independent at low extent. The community was not

收稿日期: 2016-05-03 接受日期: 2016-06-13

基金项目: 舟山市科技计划项目(2013C31074)资助

This work was supported by the Science and Technology Plan Projects of Zhoushan City (Grant No. 2013C31074).

作者简介: 高浩杰(1985~), 男, 硕士, 工程师, 主要从事植物生态学研究

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: gaohaojie@sina.com

mature and in the unstable stage of dynamic succession. The pioneer species *Ficus erecta* was in decline stage. The secondary forest will gradually recover to zonal evergreen broad-leaved forest, which is dominant by *Litsea coreana* var. *sinensis* and *Machilus thunbergii*.

Key words: Zhoushan islands; Secondary forest; Dominant species; Niche; Interspecific association

生态位是物种在特定尺度下特定环境中的功能单位,包括物种对环境的要求和环境对物种的影响两个方面及其规律,是物种属性的特征表现^[1]。种间联结是指不同物种的相互吸引或排斥的性质,通常是由群落生境的差异影响了物种的分布引起的^[2]。研究种群的生态位特征和种间联结性,对认识森林群落中各种群的地位和作用,了解各种群之间的相互关系,揭示植物群落物种共存机制和演替动态具有十分重要的意义。

近年来,已对各气候带植物种群生态位特征和种间联结性进行了很多研究^[3-13],但这些研究大部分都在山地区域,对岛屿地区的研究并不多见,尤其是东海近陆岛屿次生林优势种群生态位与种间联结的研究还未见报道。华东地区岛屿众多,这些岛屿多处在我国对外开放的前沿地带,虽然经济发展速度快,但也是我国生态环境比较脆弱的地区之一。由于人为破坏严重,舟山群岛的常绿阔叶林原始林几乎丧失殆尽,尚存的山地丘陵植被以林相残破、林分质量差的次生林为主。海岛自然条件差,立地条件恶劣,风害、干旱、盐雾、土壤贫瘠四大自然因素制约海岛树种生长,导致大面积的次生林和人工林存在演替更新困难。桃花岛次生林是东海近陆岛屿发育最为典型的岛屿森林群落,其植被性质在华东沿海地区众多岛屿中具有一定的代表性^[14-15]。对该次生林的生态位宽度、生态位相似比例、生态位重叠和种间联结性等进行分析,可以为华东沿海地区岛屿次生林的植被恢复、地带性植物群落重建及生物多样性保护提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于浙江省舟山市,处于长江口南侧、杭州湾外缘的东海洋面上。桃花岛地理位置为 29°46'~29°51' N, 122°13'~122°19' E, 岛呈菱形,东西长约 11.5 km,南北宽约 6.5 km,区域面积 41 km²,为舟山群岛第七大岛。全岛地势由东南向西北倾斜,位于岛东南部的对峙山为舟山群岛最高峰,海拔 544.4 m。桃花岛属北亚热带南缘海洋性季风气

候,年平均气温 16.1℃,最冷月(1月)平均气温 5.5℃,最热月(8月)平均气温 26.9℃,常年日照时数 2150.7 h,≥10℃年积温 5009.6℃,无霜期 235 d,年均降水量 1200 mm,雨季主要集中在 4~9 月。桃花岛植被属“中亚热带常绿阔叶林北部亚地带”的浙闽山丘甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)林区中天台、括苍山山地丘陵、岛屿植被片,该岛是浙江海岛植被资源最丰富的地区之一。桃花岛次生林样地位于海拔 30~120 m 的面海山坡中下部,坡向为西南坡,坡度为 25°~35°,郁闭度为 0.8~0.9。在 1 hm² 样地中胸径≥1 cm 的木本植物有 23 科 34 属 35 种。

2 研究方法

2.1 样地设置和调查

于 2015 年 5 至 8 月在舟山群岛次生林,选择保存相对完好的地段,设置面积为 100 m×100 m 的固定样地,将样地划分为 100 个 10 m×10 m 的样方,对样方内胸径≥1 cm 的木本植物进行每木调查,测量并记录种名、坐标、胸径、树高、冠幅、分枝或萌条状况。每株需要测量的植株在树高 1.3 m 处涂上油漆,并进行挂牌编号。同时记录样地的经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位等基本信息。

2.2 方法

生态位宽度 Levins 生态位宽度用 $B_{sw} = -\sum_{j=1}^r P_{ij} \log P_{ij}$ 计算,式中, P_{ij} 为物种 i 对第 j 个资源的利用占该物种对全部资源利用的比例, $P_{ij} = n_{ij}/N_i$, $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$, n_{ij} 为物种 i 在第 j 样方的重要值, r 为资源位数也即样方数, B_{sw} 的值域为 $[0, \log r]$ ^[8-9,11]。Hurlbert 生态位宽度用 $B_a = (B_i - 1)/(r - 1)$ 计算,式中, $B_i = 1 / \sum_{j=1}^r P_{ij}^2$, B_a 的值域为 $[0, 1]$ ^[1,9]。

生态位相似比例 生态位相似比例用 $C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{hj}|$ 计算,式中, C_{ih} 表示物种 i 与物

种 h 的生态位相似程度, 且 $C_{ih}=C_{hi}$, C_{ih} 的值域为 $[0,1]$, P_{ij} 和 P_{hj} 分别为物种 i 和物种 h 在资源 j 上的重要值百分率^[3,16]。

生态位重叠 生态位重叠公式 $L_{ih}=B_{(L)i} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj}$, $L_{hi}=B_{(L)h} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj}$, 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, $B_{(L)i}=1/(\sum_{j=1}^r P_{ij}^2)$,

P_{ij} 和 P_{hj} 分别为物种 i 和物种 h 在第 j 个样方的重要值占该物种在全部样方重要值总和的比例, r 为样方数, L_{ih} 和 L_{hi} 的值域都为 $[0,1]$ ^[3,16]。

总体关联性检验 利用方差比率 (VR) 计算作为多物种间总体关联性检验的方法^[4,17], 即 $VR=S_T^2/\delta_T^2$, 式中, $S_T^2=\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j-t)^2$, S_T^2 为总物种数方差, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的研究物种总数, t 为样方中物种的平均数, $t=(T_1+T_2+\cdots T_n)/N$; $\delta_T^2=\sum_{i=1}^S P_i(1-P_i)$, $P_i=n_i/N$, δ_T^2 为总样方数

方差, S 为总物种数, P_i 为物种 i 出现的频度, n_i 为物种 i 出现的样方数。此公式是以种间无联结的零假设为基础的。在独立性零假设条件下, $VR=1$ 表示物种间无关联; $VR>1$ 表示物种间正关联; $VR<1$ 表示物种间负关联。由于物种间的正关联和负关联可以相互抵消, 通过计算统计量 $W=VR \times N$ 来检验物种关联的显著性。若物种间关联性不显著, 则 W 落入 X^2 分布界限 $X_{0.95}^2(N)<W<X_{0.05}^2(N)$ 内的概率为 90%。

种间联结性分析 根据 2×2 列联表的统计量测定种间联结性, 采用矫正系数公式计算^[13,18-19], 即 $X^2=n(|ad-bc|-0.5n)^2/[(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)]$, 式中,

a 为物种 A 与物种 B 同时出现的样方数, b 为只有物种 B 出现的样方数, c 为只有物种 A 出现的样方数, d 为物种 A 与物种 B 都不出现的样方数, n 为样方总数, $n=a+b+c+d$ 。根据 X^2 查表, 当 $P>0.05$, 即 $X^2<3.841$ 时, 种间联结独立; 当 $0.01 \leq P \leq 0.05$, 即 $3.841 \leq X^2 \leq 6.635$ 时, 种间联结显著; 当 $P<0.01$, 即 $X^2>6.635$ 时, 种间联结极显著。因为 X^2 没有负值, 种间正负联结根据 ad 与 bc 值来判断, 当 $ad>bc$ 时为正联结, $ad<bc$ 时为负联结。

种间关联程度测定 采用联结系数 (AC) 来表示种间联结程度^[19], 当 $ad \geq bc$ 时, $AC=(ad-bc)/[(a+b)(b+d)]$; 当 $ad<bc$ 且 $d \geq a$ 时, $AC=(ad-bc)/[(a+b)(a+c)]$; 当 $ad<bc$ 且 $d<a$ 时, $AC=(ad-bc)/[(b+d)(d+c)]$ 。式中, AC 的值域为 $[-1,1]$, 其值越趋近于 1, 表明种间正联结性越强, 其值越趋近于 -1, 表明种间负联结性越强, $AC=0$, 表示物种间相对独立^[7]。

3 结果和分析

3.1 生态位宽度

选取舟山群岛次生林重要值排名前 15 位的优势种群, 即天仙果(*Ficus erecta*)、柃木(*Eurya japonica*)、野梧桐(*Mallotus japonicus*)、红楠(*Machilus thunbergii*)、豹皮樟(*Litsea coreana* var. *sinensis*)、滨柃(*Eurya emarginata*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、普陀樟(*Cinnamomum japonicum* var. *chenii*)、朴树(*Celtis sinensis*)、鸡桑(*Morus australis*)、椿叶花椒(*Zanthoxylum ailanthoides*)、柟木(*Cornus macrophylla*)、柘(*Maclura tricuspidata*)和日本女贞(*Ligustrum japonicum*)进行生态位宽度计

表 1 舟山群岛次生林优势种群的生态位宽度

Table 1 Niche breadth of dominant species in secondary forest of Zhoushan islands

编号 No.	植物 Species	B_{sw}	B_a	编号 No.	植物 Species	B_{sw}	B_a
1	天仙果 <i>Ficus erecta</i>	1.2781	0.6151	9	普陀樟 <i>Cinnamomum japonicum</i> var. <i>chenii</i>	1.1940	0.4587
2	柃木 <i>Eurya japonica</i>	1.2829	0.6870	10	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	0.8102	0.1522
3	野梧桐 <i>Mallotus japonicus</i>	1.3097	0.7154	11	鸡桑 <i>Morus australis</i>	1.0767	0.3444
4	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	1.3170	0.7373	12	椿叶花椒 <i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	1.0734	0.3928
5	豹皮樟 <i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i>	1.3563	0.8572	13	柟木 <i>Cornus macrophylla</i>	1.0393	0.3386
6	滨柃 <i>Eurya emarginata</i>	1.2954	0.7211	14	柘 <i>Maclura tricuspidata</i>	1.0311	0.2830
7	海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	1.2180	0.5437	15	日本女贞 <i>Ligustrum japonicum</i>	1.1662	0.4576
8	黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	1.0850	0.3910				

算。由表 1 可知, Levins 和 Hurlbert 两种生态位宽度(即 B_{sw} 和 B_a)的计算结果基本一致。豹皮樟、红楠、野梧桐、滨桉和桉木的生态位宽度较大, 朴树、柘和栎木的生态位宽度较小。总的来说, 重要值大的物种, 其生态位宽度也大, 重要值小的物种, 其生态位宽度也小。但天仙果和日本女贞并不符合上述规律, 天仙果的重要值是 15 个优势种群中最大的, 日本女贞的重要值是 15 个优势种群中最小, 他们的生态位宽度却处于中等水平。

3.2 生态位相似比例

由表 2 可见, 舟山群岛次生林优势种群的生态位相似比例平均值为 0.4602, 其中生态位相似比例大于 0.5 的有 39 对, 占总比例的 37.1%, 说明物种间的生态位相似比例较大。在全部 105 个种对中, 桉木与滨桉、红楠与豹皮樟、红楠与滨桉、豹皮樟与滨桉、桉木与豹皮樟等种对的生态位相似比例较大, 朴树与栎木、朴树与柘等种对的生态位相似比例较低。

豹皮樟作为生态位宽度最大的种群, 其与生态位宽度较大的红楠、野梧桐、滨桉、桉木 4 树种的生态位相似比例较大, 其与生态位宽度较小的朴树、柘、栎木 3 树种的生态位相似比例较小。可见在同一资源位中, 生态位宽度大的种群间生态位相似比例较大, 而与生态位宽度小的种群相似比例较小。生态位宽度值排在后 3 位的朴树、柘、栎木之间的生态位相似比例较小, 表明生态位宽度小的种

群间生态位相似比例往往也较小。

3.3 生态位重叠

由表 3 可知, 在次生林中各优势种群的生态位重叠值 L_{ih} 在 0.0013~0.0398, L_{hi} 在 0.0026~0.0383, 表明物种间的生态位重叠程度不高。豹皮樟与生态位宽度大的红楠、野梧桐、滨桉、桉木 4 树种的 L_{ih} 和 L_{hi} 值都较高, 说明生态位宽度大的种群之间生态位重叠值也大。豹皮樟与生态位宽度小的朴树、柘、栎木 3 树种的 L_{ih} 值较高, L_{hi} 值较低, 可见生态位宽度大的种群与生态位宽度小的种群也能产生较大的重叠值, 而生态位宽度小的种群一般不会与生态位宽度大的种群产生较大的重叠值。朴树与柘、栎木的 L_{ih} 和 L_{hi} 值都较低, 说明生态位宽度小的种群之间生态位重叠值也小。

3.4 种间联结性

计算多物种间的总体关联性, $VR=0.82<1$, 说明物种间总体为负关联。 $W=81.54$, 查表得 $X^2_{0.95}(100)=77.93$, $X^2_{0.05}(100)=124.34$, W 处于 $X^2_{0.95}(100)$ 与 $X^2_{0.05}(100)$ 之间, 说明该次生林优势种群之间的总体关联性不显著。

15 个优势种群的种间联结 X^2 检验结果见图 1。在全部 105 个种对中, 具有显著正联结或负联结的种对有 12 对, 占总数的 11.4%, 弱联结的种对有 93 对, 占总数的 88.6%。其中桉木与滨桉间达极显著正联结, 桉木与海桐、滨桉与海桐达显著正联结,

表 2 舟山群岛次生林优势种群的生态位相似比例

Table 2 Niche proportional similarity of dominant species in secondary forest of Zhoushan islands

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1		0.4529	0.5934	0.5546	0.5837	0.4657	0.4728	0.5962	0.6111	0.3404	0.5500	0.3139	0.5325	0.5399	0.4306
2			0.6893	0.7079	0.7412	0.8070	0.5645	0.3007	0.4669	0.2886	0.3977	0.5593	0.3371	0.3760	0.5599
3				0.7202	0.6683	0.7236	0.5461	0.4068	0.4747	0.2622	0.4306	0.4719	0.4454	0.4222	0.5534
4					0.7676	0.7571	0.5763	0.4541	0.5727	0.2500	0.3381	0.4956	0.4972	0.4152	0.5055
5						0.7486	0.7048	0.3975	0.6422	0.3549	0.4714	0.5218	0.4204	0.4409	0.6168
6							0.6153	0.3532	0.4881	0.2916	0.3535	0.5263	0.3720	0.3811	0.5233
7								0.2880	0.5978	0.3235	0.4400	0.5083	0.3906	0.3806	0.5292
8									0.4744	0.2830	0.3355	0.3126	0.5500	0.3815	0.2991
9										0.3141	0.3990	0.3853	0.4165	0.5255	0.4160
10												0.2696	0.1005	0.2420	0.3028
11													0.3236	0.3909	0.5802
12														0.2579	0.4236
13															0.3314
14															0.4064
15															

1~15 见表 1。以下图表同。

1~15 see Table 1. The same is following Table and Figure.

柃木与黄檀、野梧桐与栎木、豹皮樟与朴树、豹皮樟与栎木、滨柃与黄檀、滨柃与普陀樟、普陀樟与鸡桑、鸡桑与栎木、栎木与日本女贞等 9 种间对达显著负联结。次生林中负联结的种对多于正联结的种对, 这与物种间总体为负关联的结果一致。种对间弱联结的种对很多, 说明舟山群岛次生林优势种群种间联结相对松散, 物种分布具有一定的独立性。

表 3 舟山群岛次生林优势种群的生态位重叠

Table 3 Niche overlap of dominant species in secondary forest of Zhoushan islands

L_{hi}	L_{jh}														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1		0.0169	0.0219	0.0198	0.0202	0.0174	0.0190	0.0385	0.0315	0.0334	0.0355	0.0131	0.0397	0.0361	0.0191
2	0.0187		0.0291	0.0289	0.0310	0.0360	0.0292	0.0151	0.0187	0.0135	0.0217	0.0333	0.0178	0.0173	0.0322
3	0.0252	0.0302		0.0314	0.0276	0.0313	0.0283	0.0252	0.0187	0.0182	0.0258	0.0297	0.0280	0.0229	0.0301
4	0.0235	0.0309	0.0323		0.0324	0.0336	0.0296	0.0288	0.0308	0.0140	0.0170	0.0352	0.0286	0.0292	0.0297
5	0.0276	0.0383	0.0328	0.0374		0.0381	0.0398	0.0257	0.0350	0.0319	0.0287	0.0354	0.0258	0.0307	0.0392
6	0.0202	0.0377	0.0316	0.0329	0.0324		0.0311	0.0207	0.0199	0.0164	0.0177	0.0330	0.0209	0.0189	0.0285
7	0.0169	0.0234	0.0219	0.0222	0.0259	0.0239		0.0133	0.0241	0.0189	0.0207	0.0266	0.0186	0.0205	0.0244
8	0.0254	0.0090	0.0144	0.0160	0.0124	0.0117	0.0099		0.0198	0.0213	0.0151	0.0151	0.0282	0.0240	0.0086
9	0.0240	0.0128	0.0124	0.0198	0.0195	0.0131	0.0206	0.0229		0.0279	0.0200	0.0164	0.020	0.0376	0.0156
10	0.0099	0.0036	0.0047	0.0035	0.0069	0.0042	0.0063	0.0096	0.0108		0.0171	0.0070	0.0013	0.0035	0.0078
11	0.0208	0.0115	0.0131	0.0084	0.0123	0.0089	0.0137	0.0135	0.0154	0.0340		0.0095	0.0179	0.0082	0.0186
12	0.0087	0.0199	0.0170	0.0196	0.0171	0.0188	0.0197	0.0152	0.0143	0.0156	0.0107		0.0122	0.0081	0.0165
13	0.0230	0.0093	0.0141	0.0139	0.0109	0.0104	0.0121	0.0248	0.0152	0.0026	0.0177	0.0107		0.0210	0.0097
14	0.0178	0.0077	0.0098	0.0122	0.0111	0.0081	0.0114	0.0180	0.0244	0.0058	0.0069	0.0060	0.0179		0.0121
15	0.0145	0.0221	0.0199	0.0191	0.0217	0.0186	0.0208	0.0099	0.0156	0.0200	0.0241	0.0189	0.0127	0.0185	

3.5 种间关联度

从图 1 可见, 有 3 个种对的联结系数 AC 值大于 0.6, 占总数的 2.9%; 16 个种对为 0.2~0.6, 占 15.2%; 38 个种对为-0.2~0.2, 占 36.2%; 26 个种

对为-0.6~-0.2, 占 24.8%; 22 个种对小于-0.6, 占 20.9%。AC 值大于 0.8 的种对有柃木-滨柃和柃木-海桐, 说明他们对环境的要求相似, 或是一种的存在对另一种有利, 同时出现在同一生境下的可能性

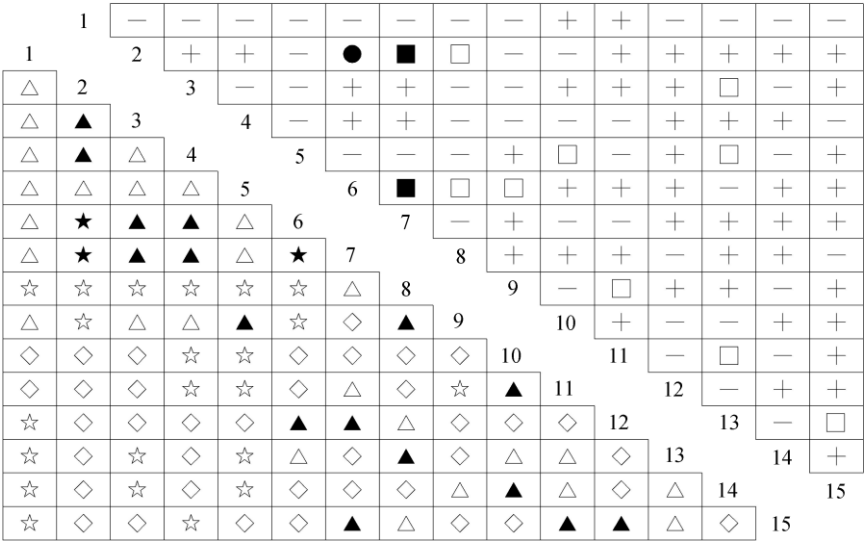


图 1 舟山群岛次生林优势种群种间联结系数和 χ^2 检验半矩阵。★: $AC \geq 0.6$; ▲: $0.2 \leq AC < 0.2$; ◇: $-0.2 \leq AC < 0.2$; △: $-0.6 \leq AC < -0.2$; ☆: $AC < -0.6$; ●: 极显著正联结; ■: 显著正联结; +: 不显著正联结; □: 显著负联结; —: 不显著负联结。

Fig.1 Semi-matrix of interspecific association coefficient and χ^2 test of dominant species in secondary forest of Zhoushan islands. ★: $AC \geq 0.6$; ▲: $0.2 \leq AC < 0.2$; ◇: $-0.2 \leq AC < 0.2$; △: $-0.6 \leq AC < -0.2$; ☆: $AC < -0.6$; ●: Extremely significant positive association; ■: Significant positive association; +: Non significant positive association; □: Significant negative association; —: Non significant negative association.

相对较大。AC 值小于-0.8 的种对有桉木-黄檀、豹皮樟-朴树、滨桉-黄檀、滨桉-普陀樟、普陀樟-鸡桑,说明这些种对间有强烈竞争关系,或是对生长环境的需求有所不同,同时出现在同一生境下的可能性相对较小。

对比图 1 的上半矩阵和下半矩阵可知,从 X^2 检验和联结系数得到的种间关系基本一致。此外,联结系数能够测定出 X^2 检验不显著的种间联结。经 X^2 检验没有显著联结性的 93 个种对中,仍有部分种对之间存在着正或负的联结性,虽然他们之间的联结关系不显著。这意味着舟山群岛次生林优势种群虽然具有一定独立性,但独立程度较低。

4 结论和讨论

舟山群岛次生林及其优势种群是东海近陆岛屿极具特色的森林群落和树种。豹皮樟和红楠均为生态位宽度较大的乔木树种,适用于华东沿海地区次生林的恢复和人工林的改造,滨桉和桉木均为生态位宽度较大的灌木树种,适用于次生灌丛、灌草丛的恢复和重建。

舟山群岛次生林优势种群之间的相似性比例较高,这与典型的中亚热带常绿阔叶林生态位相似比例高的特点一致^[16]。种对之间生态位相似比例、生态位重叠与其生态位宽度大小有一定的关系。一般生态位宽度大的种群之间往往伴随着较高的生态位相似比例和较高的生态位重叠,生态位宽度小的种群之间生态位相似比例和生态位重叠较小^[20]。但实际观测到的情况并非都如此,本研究生态位宽度较小的鸡桑与生态位宽度同样较小的朴树间生态位重叠达 0.0340,说明生态位宽度小的种对间也可能有较大的生态位重叠。此外,生态位宽度大的种群与生态位宽度小的种群也可能产生较大的重叠值,而生态位宽度小的种群一般不会与生态位宽度大的种群产生较大的重叠值。

多物种间总体关联性在一定程度上反映了群落的稳定性。一般来说,群落处于演替初期,物种间的关联程度往往较低,甚至会出现较大程度的负关联,种间竞争较为激烈^[21]。随着群落演替的进展,群落结构及其种类组成将逐渐趋于完善和稳定,种间关系也将逐渐趋向于正关联,以求得种群间的稳定共存^[22-23]。本研究表明,舟山群岛次生林总体关联性表现为不显著负关联,这意味着该次生林群落

尚不成熟,处于动态演替的不稳定阶段。这与“广东南澳岛华润楠群落”特点相似^[24]。舟山群岛桃花岛次生林多为 20 世纪 80-90 年代砍伐后封山育林形成的植物群落,群落恢复和演替时间相对较短,林龄只有 30~40 年,与地带性顶级群落尚有差距,因此 15 个优势种群间总体表现为不显著负关联。

在 105 个种对中,有 3 个种对具有显著正联结,9 个种对具有显著负联结,正负联结比率为 0.3。19 个种对的 AC 值大于 0.2,48 个种对的 AC 值小于 -0.2,正负联结比率为 0.396。可见 X^2 检验和联结系数 2 种方法所得结论基本一致,均表现为负联结种对多于正联结种对,这也进一步反映了总体的负关联。种间的正联结说明它们所需的生长环境条件相似,反之则表明对生长环境条件的需求有所不同^[25-26],这一规律在本研究结果中得到了证实。例如,桉木、滨桉、海桐为抗风耐盐碱性树种,3 树种的生态习性相似,因此在 X^2 检验和联结系数测定中,桉木与滨桉、桉木与海桐、滨桉与海桐均表现为显著正联结。而抗风耐盐碱的树种与不抗风不耐盐碱的树种,例如桉木与黄檀、滨桉与黄檀、普陀樟与鸡桑、日本女贞与栎木等,它们对环境要求及资源利用差别大,物种间均表现为显著负联结。

天仙果喜光,对土壤条件要求低,是舟山群岛次生林的先锋树种。本研究中天仙果在次生林中的重要值虽然最大,但其生态位宽度处于中等水平,说明天仙果在各资源位中分布范围和频度较小且分布不均匀。联结系数结果表明,天仙果与 12 个优势种群具有显著负联结,与 2 个种群无联结,说明天仙果和大部分优势种群有强烈竞争关系。通过调查,天仙果由于衰老死亡和自我更新能力差,种群处于衰退阶段。综合分析舟山群岛次生林的群落结构、种类组成、优势种群生态位及种间联结等因素,可以确定该次生林处于天仙果占优势的常绿落叶混交林向豹皮樟、红楠占优势的常绿阔叶林演替的阶段。可以预测天仙果等阳性树种的地位将进一步弱化,次生林将恢复成为豹皮樟、红楠占优势的地带性常绿阔叶林,但这仍然是一个长期而复杂的过程。

今后在舟山群岛地带性常绿阔叶林恢复和重建的过程中,需要针对不同的植被现状进行人工干预和规划。对于一些天仙果占绝对优势的落叶林,在管理过程中,可以考虑适度人工疏伐天仙果,减缓种间竞争,如缺乏常绿树种,可以在其中补植豹

皮樟、红楠等地带性植被的优势树种, 让其演替为常绿阔叶林。有些天仙果群落看上去是常绿落叶混交林, 若群落中储备了地带性常绿阔叶林的优势树种, 则没有必要进行大规模改造, 可以通过封山育林促成植被恢复。

参考文献

- [1] HURLBERT S H. The measurement of niche overlap and some relatives [J]. *Ecology*, 1978, 59(1): 67–77. doi: 10.2307/1936632.
- [2] GREIG-SMITH P. Quantitative Plant Ecology [M]. Oxford: Blackwell Science Publications, 1983: 105–112.
- [3] LI Y D. Study on the niche characteristics of main tree populations in tropical mountain rain forest at Jianfengling, Hainan Island [J]. *For Res*, 1994, 7(1): 78–85.
李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林主要种群生态位特征研究 [J]. *林业科学研究*, 1994, 7(1): 78–85.
- [4] DU D L, LIU Y C, LI R. Studies on the interspecific association of dominant species in a subtropical *Castanopsis fargesii* forest of Jinyun Mountain, China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1995, 19(2): 149–157.
杜道林, 刘玉成, 李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究 [J]. *植物生态学报*, 1995, 19(2): 149–157.
- [5] SU Z Y, CHEN B G, GU Y K. Studies on the niche breadth and overlap of dominant populations in the forest communities of Babaoshan, Guangdong [J]. *J S China Agri Univ*, 1996, 17(1): 47–52.
苏志尧, 陈北光, 古炎坤. 广东八宝山森林群落优势种群的生态位研究 [J]. *华南农业大学学报*, 1996, 17(1): 47–52.
- [6] SUN Z W, ZHAO S D. Interspecific association and correlation of lime-broad leaved Korean pine forest on the northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1996, 7(1): 1–5.
孙中伟, 赵仕洞. 长白山北坡椴树阔叶红松林群落木本植物种间联结性与相关性研究 [J]. *应用生态学报*, 1996, 7(1): 1–5.
- [7] GUO Z H, ZHUO Z D, CHEN J, et al. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1997, 21(5): 424–432.
郭志华, 卓正大, 陈洁, 等. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群间联结性研究 [J]. *植物生态学报*, 1997, 21(5): 424–432.
- [8] SHI Z M, CHENG R M, LIU S R. Niche characteristics of plant populations in deciduous broad-leaved forest in Baotianman [J]. *Chin J Appl Ecol*, 1999, 10(3): 265–269.
史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 宝天曼落叶阔叶林种群生态位特征 [J]. *应用生态学报*, 1999, 10(3): 265–269.
- [9] CHEN J H, LIU X L, HE F, et al. Niche characteristics of dominant woody populations in *Quercus aquifolioides* shrub community in Balangshan mountain in Wolong Nature Reserve [J]. *Sci Silv Sin*, 2010, 46(3): 23–28.
陈俊华, 刘兴良, 何飞, 等. 卧龙巴朗山川滇高山栎灌丛主要木本植物种群生态位特征 [J]. *林业科学*, 2010, 46(3): 23–28.
- [10] CHEN Y K, YANG X B, LI D H, et al. Interspecific associations among dominant populations in the communities with *Alseodaphne hainanensis* in Bawangling, Hainan Island [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(3): 237–244. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.008.
陈玉凯, 杨小波, 李东海, 等. 海南霸王岭油丹所在群落的优势种群间联结性研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(3): 237–244. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.008.
- [11] TANG J M, AI X R, YI Y M, et al. Niche dynamics during restoration process for the dominant tree species in montane mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests at Mulinzi of southwest Hubei [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(20): 6334–6342. doi: 10.5846/stxb201202260255.
汤景明, 艾训儒, 易咏梅, 等. 鄂西南木林子常绿阔叶阔叶混交林恢复过程中优势树种生态位动态 [J]. *生态学报*, 2012, 32(20): 6334–6342. doi: 10.5846/stxb201202260255.
- [12] WU Z L, CHEN J T, ZHOU X N, et al. Effects of selective cutting intensities on niche of six dominant species populations on arbor layer in natural secondary forest [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2013, 21(2): 161–167. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.02.010.
巫志龙, 陈金太, 周新年, 等. 择伐强度对天然次生林乔木层 6 种优势种群生态位的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2013, 21(2): 161–167. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.02.010.
- [13] ZHOU L L, ZHANG Q Q, ZHAO Y T, et al. Species association and correlation between vertical layers in the *Liquidambar formosana* community in Tiantong Region, Zhejiang Province [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2015, 39(12): 1136–1145. doi: 10.17521/cjpe.2015.0110.
周刘丽, 张晴晴, 赵延涛, 等. 浙江天童枫香树群落不同垂直层次物种间的联结性与相关性 [J]. *植物生态学报*, 2015, 39(12): 1136–1145. doi: 10.17521/cjpe.2015.0110.
- [14] ZHANG R H, ZHOU S L, XU Y L, et al. A preliminary survey of forest plants on Taohua Isle and Zhujiajian Isle [J]. *J Zhejiang For Coll*, 1988, 5(2): 145–166.
张若蕙, 周世良, 徐耀良, 等. 桃花岛及朱家尖岛森林植物的初步调查 [J]. *浙江林学院学报*, 1988, 5(2): 145–166.
- [15] LI G Y, ZHOU S L, ZHANG R H, et al. Natural vegetation on Taohua Isle in Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 1989, 6(3): 243–254.
李根有, 周世良, 张若蕙, 等. 浙江舟山桃花岛的天然植被类型 [J]. *浙江林学院学报*, 1989, 6(3): 243–254.
- [16] HU Z H, QIAN H Y, YU M J. The niche of dominant species populations in *Castanopsis eyrei* forest in Gutian Mountain National

- Nature Reserve [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29(7): 3670–3677. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.027.
- 胡正华, 钱海源, 于明坚. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位 [J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3670–3677. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.07.027.
- [17] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations, with some example applications [J]. Ecology, 1984, 65(3): 998–1005. doi: 10.2307/1938071.
- [18] DICE L R. Measures of the amount of ecologic association between species [J]. Ecology, 1945, 26(3): 297–302. doi: 10.2307/1932409.
- [19] WANG B S, PENG S L. Studies on the measuring techniques of interspecific association of lower-subtropical evergreen broad-leaved forests: I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association [J]. Acta Phytoecol Geobot Sin, 1985, 9(4): 274–285.
- 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究: I. 种间联结测式的探讨与修正 [J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 274–285.
- [20] LIU J F, HONG W. A study on the community ecology of *Castanopsis kawakamii*: Study on the niche of the main tree population in *Castanopsis kawakamii* community [J]. Acta Ecol Sin, 1999, 19(3): 347–352. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.1999.03.010.
- 刘金福, 洪伟. 格氏栲群落生态学研究——格氏栲林主要种群生态位的研究 [J]. 生态学报, 1999, 19(3): 347–352. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.1999.03.010.
- [21] GUO Z L, MA Y D, ZHENG J P, et al. Biodiversity of tree species, their populations' spatial distribution pattern and interspecific association in mixed deciduous broadleaved forest in Changbai Mountains [J]. Chin J Appl Ecol, 2004, 15(11): 2013–2018.
- 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2013–2018.
- [22] YANG Y C, ZHUANG P, LI X R. Ecological studies on the forest community of *Castanopsis platyacantha*-*Schima sinensis* on Emei Mountain [J]. Acta Phytoecol Sin, 1994, 18(2): 105–120.
- 杨一川, 庄平, 黎系荣. 峨眉山峨眉栲、华木荷群落研究 [J]. 植物生态学报, 1994, 18(2): 105–120.
- [23] DENG X L, LIU Y C, WU Y. Interconnection among dominant plant populations of *Castanopsis* community in Jinggang Mountain Nature Reserve [J]. Acta Phytoecol Sin, 2003, 27(4): 531–536.
- 邓贤兰, 刘玉成, 吴杨. 井冈山自然保护区栲属群落优势种群的种间联结关系研究 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 531–536.
- [24] TAN Y B, ZHAN C A, YANG H D, et al. Inter-specific associations among main tree species in *Machilus chinensis* communities in Nan'ao Island, Guangdong Province [J]. J CS Univ For Techn, 2012, 32(11): 92–99.
- 谭一波, 詹潮安, 杨海东, 等. 广东南澳岛华润楠群落主要树种种间联结性 [J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(11): 92–99.
- [25] HURLBERT S H. A coefficient of interspecific association [J]. Ecology, 1969, 50(1): 1–9. doi: 10.2307/1934657.
- [26] LI J M, XIE F, CHEN C J, et al. Interspecific association of dominant species in *Betula luminifera* natural forest communities of Shaowu, Fujian Province [J]. Chin J Appl Ecol, 2001, 12(2): 168–170.
- 李建民, 谢芳, 陈存及, 等. 光皮桦天然林群落优势种群的种间联结性研究 [J]. 应用生态学报, 2001, 12(2): 168–170.