

井冈山植物群落优势种空间分布格局与种间关联

魏识广¹, 李林^{1*}, 许睿¹, 黄忠良², 曹洪麟²

(1. 桂林电子科技大学生命与环境科学学院, 广西 桂林 541004; 2. 中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 为了解井冈山植物群落优势种的生存现状, 对其空间格局和种间关系进行研究, 并探讨保护策略。结果表明, 重要值排名前 4 位的优势物种, 马银花(*Rhododendron ovatum*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、黄丹木姜(*Litsea longate*)和石木姜(*L. longate* var. *faberi*)的径级结构不同, 垂直空间分布也存在明显差异。在检测的大部分尺度上, 马银花、黄丹木姜和石木姜呈显著聚集分布, 而甜槠呈随机分布。林冠上层物种甜槠只对林冠下层物种马银花在小尺度上(<6 m)存在正相关作用, 甜槠在一定范围内为马银花的生长提供了庇护场所。大部分个体处于林冠中层的黄丹木姜和石木姜, 在树冠能够接触到的范围内呈明显的竞争关系, 在尺度 9~13 m 呈显著负相关分布。因此, 井冈山植物群落优势种间不存在显著竞争作用, 若采取合理保护措施, 植物群落的多样性水平还会继续提高。

关键词: 空间格局; 种间关系; 井冈山; 相对邻体密度指数

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.01.011

Spatial Pattern and Interspecific Relationship of Dominant Species in Plant Community in Jinggang Mountain

WEI Shi-guang¹, LI Lin^{1*}, XU Rui, HUANG Zhong-liang², CAO Hong-lin²

(1. School of Life and Environmental Science, Guilin University of Electronic Technology, Guilin 541004, China; 2. South China Botany Garden, Chinese Academy of Science, Guangzhou 510650, China)

Abstract: In order to understand the survival situation of plant community in Jinggang Mountain, the spatial patterns and interspecific relationship of dominant species were studied, and the protection strategy was discussed. The results showed that four dominant species with top importance value, such as *Rhododendron ovatum*, *Castanopsis eyrei*, *Litsea elongate* and *L. elongata* var. *faberi*, had different size structures, as well as in vertical distribution. Based on relative neighborhood density index (Ω_r) analyses, the spatial distribution of *Rhododendron ovatum*, *Litsea elongate* and *L. elongata* var. *faberi* showed significantly aggregated distribution at most scales, while that of *Castanopsis eyrei* was random distribution. The upper canopy species *Castanopsis eyrei* had only significant positive correlation with under canopy species *Rhododendron ovatum* at small scale (<6 m), and *Castanopsis eyrei* provide refuge for *Rhododendron ovatum* within a certain range. However, most *Litsea elongate* and *L. elongata* var. *faberi* individuals in the middle canopy had obvious competitive relationship, which the two species showed significantly negative correlation at 9–13 m scale. Therefore, there were no significant competition among dominant species in Jinggang Mountain communities. If taking reasonable and scientific protection, the diversity of plant community will continue to improve.

Key words: Spatial pattern; Interspecific relation; Jinggang Mountain; Relative neighborhood density index

收稿日期: 2014-04-21

接受日期: 2014-06-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(31200412, 31200326, 31460155)资助

作者简介: 魏识广, 博士, 副教授。主要研究方向为数量生态学。E-mail: weishig@mails.ucas.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lilin@163.com

物种的空间分布格局是植物种群的最基本特征,对物种空间格局的研究有助于我们认识其生态过程和物种与生境的相互关系^[1-2],一直受到生态学家的关注。近年来全球范围内大型森林监测样地的逐渐设立,其中种群的空间分布格局和种间关系也成为研究热点^[3-4]。目前,用于检测格局和种间关系类型的方法很多,对格局的空间统计和随机化检验方法采用不同的统计模型及空间取样方式。传统的空间格局统计主要采用样方法和距离法^[5],目前国际上认同度较高的是空间点格局法^[5-6],它是基于个体坐标位置,由数学模型得到有关引起随机格局的内部基本机理的方法。其中普遍使用的是基于圆形取样的L方程和环形取样法的G方程,以及近年来Condit提出的基于环形取样的相对邻体密度法^[7]。空间点格局法若得出物种属于聚集分布,则表示该种群个体之间相互有利的生态关系;空间均匀分布格局表示个体间的距离趋于均匀;随机分布代表种群个体间不存在明确的作用关系。

井冈山地形地貌复杂,沟壑纵横,特有的地质地貌和结构,形成了多样的生境和丰富的生态系统类型,孕育出井冈山丰富的植物资源。近年来,对井冈山植物群落的研究集中在生态系统与生物多样性关系^[8]、保护区内野生植物资源分布等方面^[9],对于井冈山植物群落多样性分布格局的研究未见报道。本文采用相对邻体密度和多元点格局分析法,对4个目标物种进行分布格局和种间关联统计,以期了解井冈山植物群落优势种的空间分布规律及其种间关系,从优势种格局和形成方面揭示井冈山植物群落物种共存和维持机制,为其种群的保护和发展提供理论依据。

1 研究地概况

井冈山自然保护区位于江西省西南部,地处湘赣两省交界的罗霄山脉中段,西与湖南交界,境内峰峦叠嶂,海拔多在800 m以上,最高峰海拔1841 m。井冈山属亚热带季风气候,四季分明,雨量充沛,年均温为14.2℃,一月为最冷月,平均温度为3.2℃,七月为最热月,平均温度仅为23.9℃,极端最高温也只有34.8℃;年均降雨量达1856.3 mm,年均降雨日为213 d,年均日照1511 h,年均雾日96 d^[10]。

样地位于保护区下庄三级电站附近,约北纬26°23',东经114°11',海拔450~580 m的东南坡面,

坡度较陡,平均30°~40°,样地内土壤为发育于石英砂岩母质的山地红壤,土层较深厚,有机质含量中等,约为2.35%,土壤呈酸性,pH约为5.5,样地内常有巨石裸露。下庄的年均温为15.4℃,最冷月(1月)均温为4.7℃,最热月(7月)均温为24.8℃,年均降雨量约为1800 mm。

井冈山上林木繁茂,有植物3800多种,地带性植被类型为中亚热带常绿阔叶林,组成种类主要有壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、山茶科(Theaceae)、金缕梅科(Hamamelidaceae)、木兰科(Magnoliaceae)、冬青科(Aquifoliaceae)、山矾科(Symplocaceae)等植物。由于受到人为干扰等影响,保护区现状植被以次生性植被为主,大部分为马尾松(*Pinus massoniana*)针阔叶混交林,局部还夹杂有毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)。样地所处地段植被类型为保护较好的常绿阔叶林,属于地带性植被的典型代表。

2 方法

2.1 样地设置和调查

2002年10月,用相邻格子法设置20 m×20 m的样方,共50个,样地面积2 hm²,每个样方再细分成16个5 m×5 m的小样方。样方角桩以罗盘仪定位,并用PVC-U管作永久性标桩。对样地内的木本植物(DBH≥1 cm)进行每木检尺,记录其种名、胸径、树高、枝下高、冠幅等,测定其在小样方中的坐标并编号挂永久标牌(丛生株用A、B、C……表示)。

2.2 数据统计

本文采用重要值对样地中的物种进行排序,选取重要值前4位的物种:马银花(*Rhododendron ovatum*),甜槠(*Castanopsis eyrei*),黄丹木姜(*Litsea elongata*),石木姜(*L. elongata* var. *faberi*)作为研究对象。物种空间分布格局用Condit新近提出的相对邻体密度指数 Ω_r 进行表征^[7],当 Ω_r 值曲线在上包迹线上方时表明该物种为显著聚集分布,在上包迹线和下包迹线之间时为随机分布,在下包迹线下方时表明该物种为显著均匀分布。种间关系则采用多元点格局 g_{12} 方程进行计算^[11],并采用Monte-Carlo随机排列999次得到99%置信区间来计算上下包迹线^[12],当 g_{12} 值曲线在上包迹线上方时为显著正相关,在上下包迹线内时为不相关,下包迹

线之下为显著负相关。取样采取环形和圆形取样法,为了尽量减小边缘效应,本研究分析用到的取样尺度 r 最大值为样地边长的 $1/5$ (20 m)。 Ω_r 值和 g_{12} 值及它们的上下包迹线使用 R 平台(R 核心开发小组, 2008, www.R-project.org)编程计算和作图。

3 结果和分析

3.1 物种组成

在井冈山 2 hm^2 样地中共有 135 种植物,总度数为 6386。重要值前 10 位的物种的个体总数为 2827, 占有物种个体数的 44.3%。样地中小乔木数量较多,马银花(*Rhododendron ovatum*)的重要值最大,数量也最多,其次是甜槠(*Castanopsis eyrei*)、黄丹木姜(*Litsea elongata*)和石木姜(*L. elongata* var. *faberi*) (表 1 和图 1)。

3.2 径级分布结构

以 2 cm 区段为单位进行植株径级结构统计,从图 2 可见,4 物种的径级结构不同。马银花的胸

径(DBH)集中在 3~10 cm,小树居多,呈单峰近似正态分布。甜槠的大径级个体明显多于其它 3 物种,最大个体的 DBH 超过 60 cm,径级分布呈反 J 型。黄丹木姜和石木姜的径级分布格局类似,同为单峰型分布,大部分个体的 DBH 都小于 10 cm,黄丹木姜最大个体的 DBH 为 16.7 cm,而石木姜最大的 DBH 为 32 cm,其余都小于 20 cm。4 物种中,甜槠为林冠上层种,黄丹木姜和石木姜为中层种,而大部分马银花个体处于林下层。

3.3 空间格局

Ω_r 统计结果表明,4 优势种空间分布格局类型随尺度变化而不同。从图 3 可见,马银花除了尺度小于 2 m 和大于 16 m 为随机分布外,其余尺度均表现为聚集分布格局。甜槠在尺度 20 m 内明显为随机分布格局。黄丹木姜在尺度小于 7 m 时为显著聚集分布,大于 7 m 时以随机分布为主。石木姜在小尺度(2.5 m 内)为随机分布,其它尺度为显著聚集分布格局。

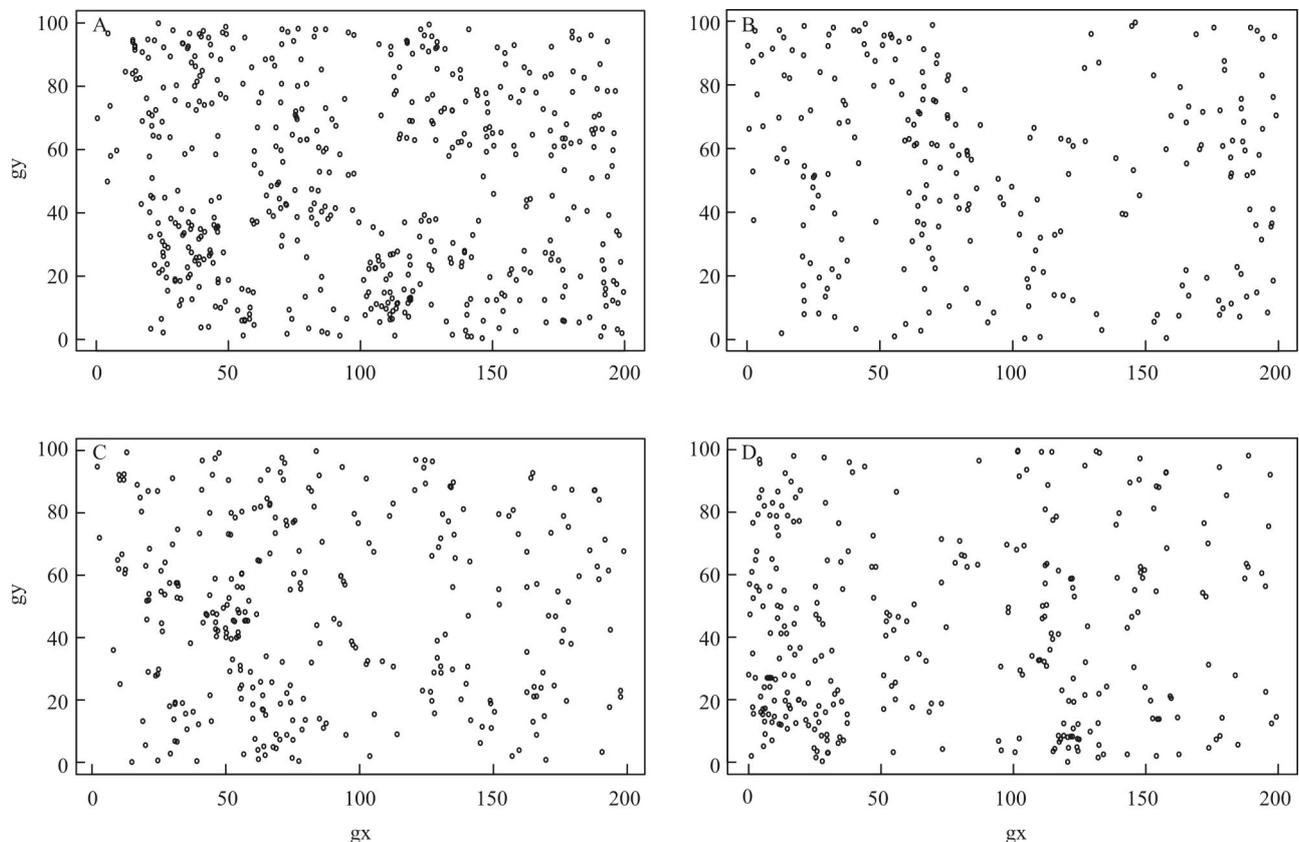


图 1 物种在样地中的空间分布。A: 马银花; B: 甜槠; C: 黄丹木姜; D: 石木姜。

Fig. 1 Spatial distribution of four species in plots. A: *Rhododendron ovatum*; B: *Castanopsis eyrei*; C: *Litsea elongata*; D: *L. elongata* var. *faberi*.

表 1 样地中重要值前 10 位的物种

Table 1 Top ten species of importance values in plots

序号 No.	植物 Species	多度 Abundance	重要值 Importance value	生活型 Life form
1	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	680	19.0	灌木或小乔木 Shrub or small tree
2	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	304	16.7	乔木 Tree
3	黄丹木姜 <i>Litsea elongata</i>	351	10.7	小乔木 Small tree
4	石木姜 <i>L. elongata</i> var. <i>faberi</i>	309	9.7	小乔木 Small tree
5	尖萼厚皮香 <i>Ternstroemia luteoflora</i>	516	8.6	小乔木 Small tree
6	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	165	8.4	乔木 Tree
7	黄瑞木 <i>Adinandra millettii</i>	118	4.5	灌木 Shrub
8	绒楠 <i>Machilus velutina</i>	183	4.0	乔木 Tree
9	罗浮栲 <i>Castanopsis fabri</i>	48	3.9	乔木 Tree
10	深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	153	3.9	乔木 Tree
	合计 Total	2827		

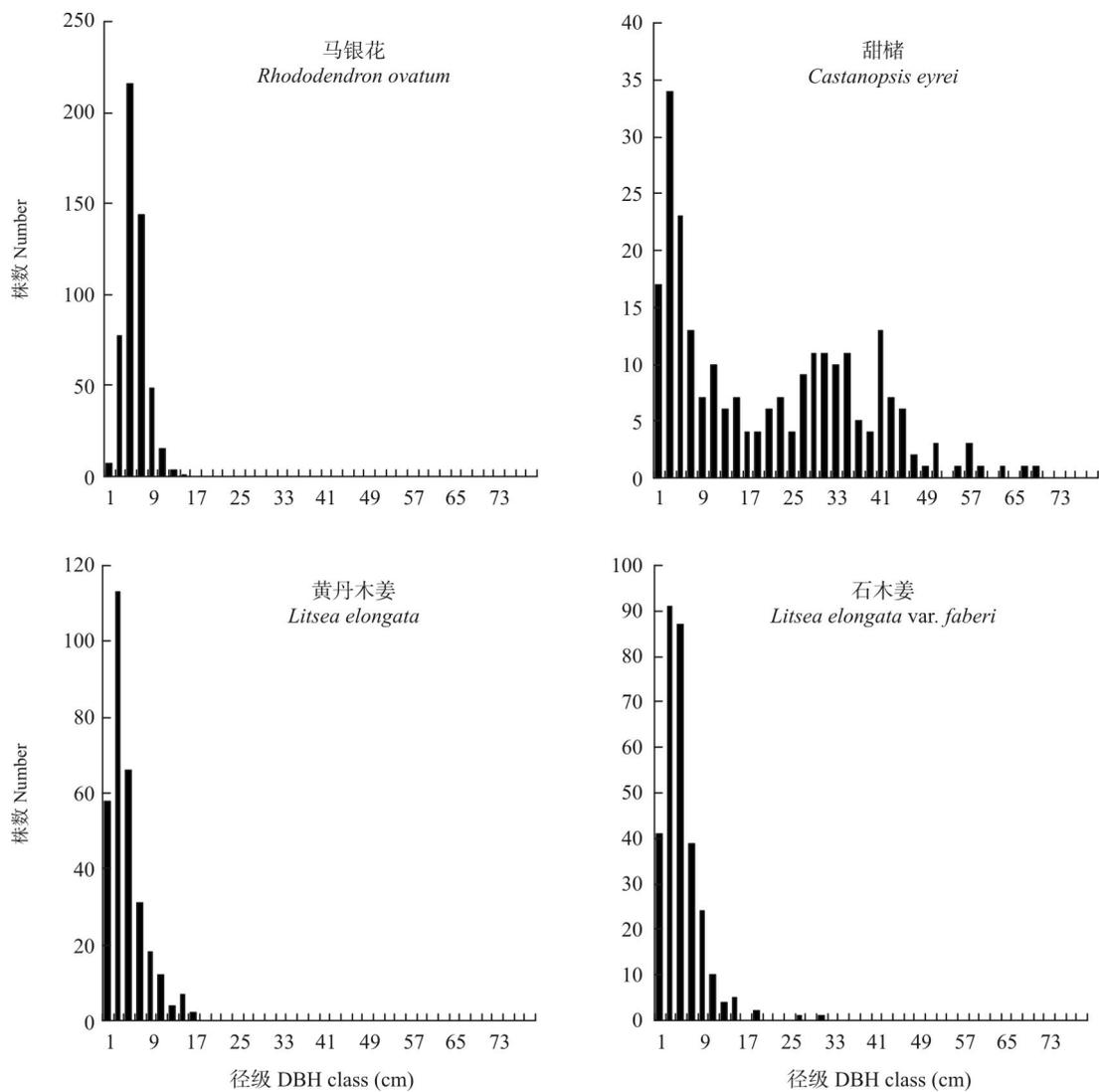


图 2 物种的径级分布

Fig. 2 DBH class distribution of four species

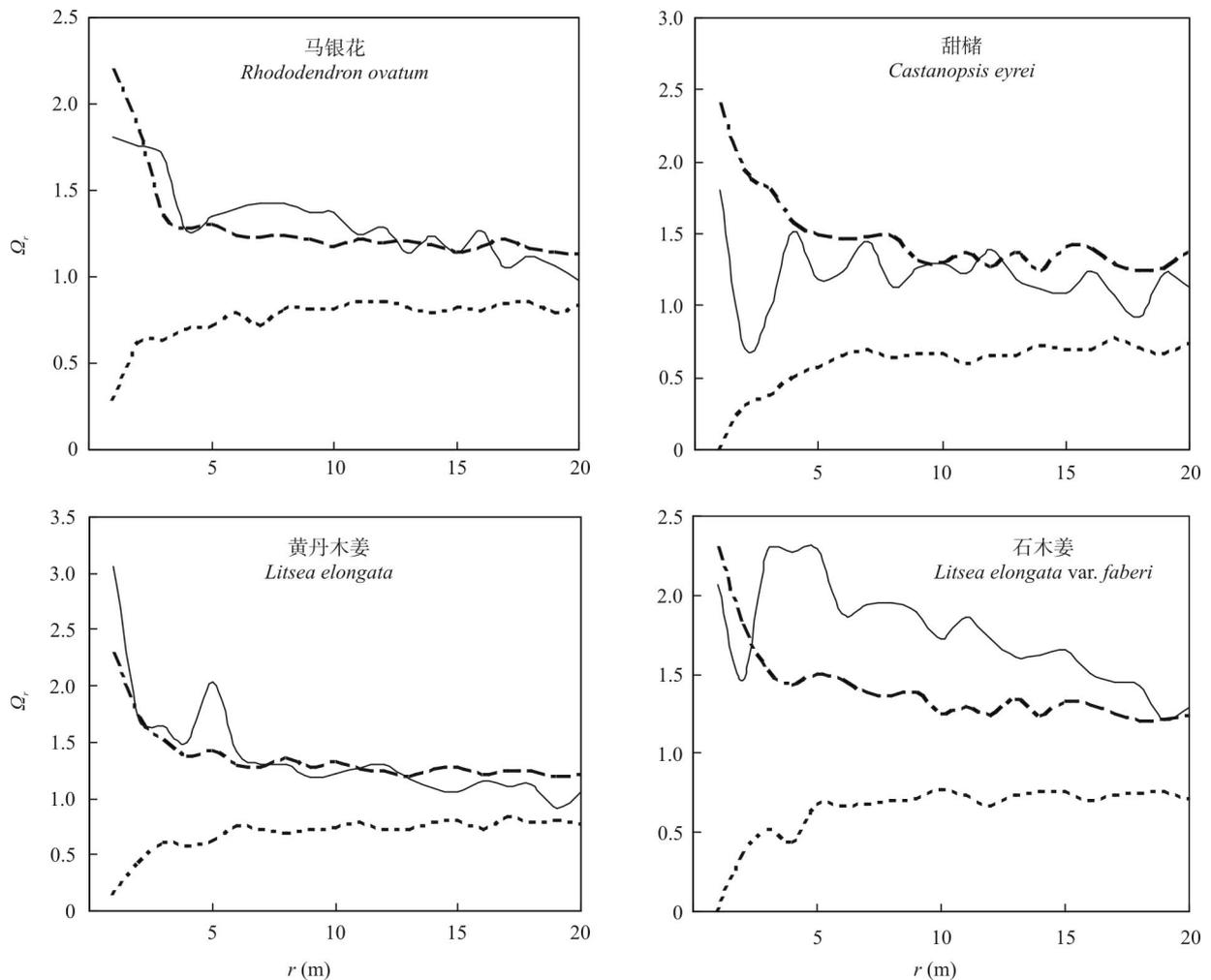


图3 物种的点格局分析。虚线为 Ω_r 的上下包迹线。 Ω_r : 相对邻体密度指数; r : 尺度。

Fig. 3 Point pattern analysis for four species on plots. Dashed-lines correspond the upper and lower envelopes of Ω_r . Ω_r : Relative neighborhood density index; r : Scale.

3.4 种间关系

采用 G 方程检测 4 优势种的种间关系,从图 4 可见,优势种间以独立不相关性占主导地位,只在个别尺度上有特殊表现。林下层物种马银花与上层种甜槠在尺度小于 6 m 时表现为显著正相关分布,其余尺度为独立不相关分布。两中层物种黄丹木姜与石木姜在 9~13 m 内表现出显著负相关分布,其余尺度为独立不相关分布。而马银花与黄丹木姜、马银花与石木姜、甜槠与黄丹木姜,以及甜槠与石木姜间都是独立不相关分布。

4 结论和讨论

研究表明,井冈山植物群落在演替过程中 4 优势物种表现出不同的生存策略,在垂直空间分

布上存在明显分化。4 优势种分别在林冠的不同高度发挥优势作用,它们的径级结构分布格局也不同(图 1)。马银花在样地中以多度获得优势地位,分布在林下层。黄丹木姜和石木姜共同在林冠中层发挥优势作用,而甜槠以大径级个体取得优势,占据林冠最上层空间。

垂直空间分布的差异性,可以很好地避免强烈的种间竞争。种间关系的检测结果也表明,优势种两两之间在多数尺度上表现为独立不相关作用(图 4)。而林冠上层物种甜槠只对林冠下层物种马银花在小尺度上(<6 m)存在正相关作用,且甜槠在一定范围内为马银花的生长提供了庇护场所。上层物种甜槠与两中层优势物种间不存在明显作用关系,中层优势种与下层种马银花之间同样不存在明显作用关系。同科同属物种黄丹木姜和石木姜,仅

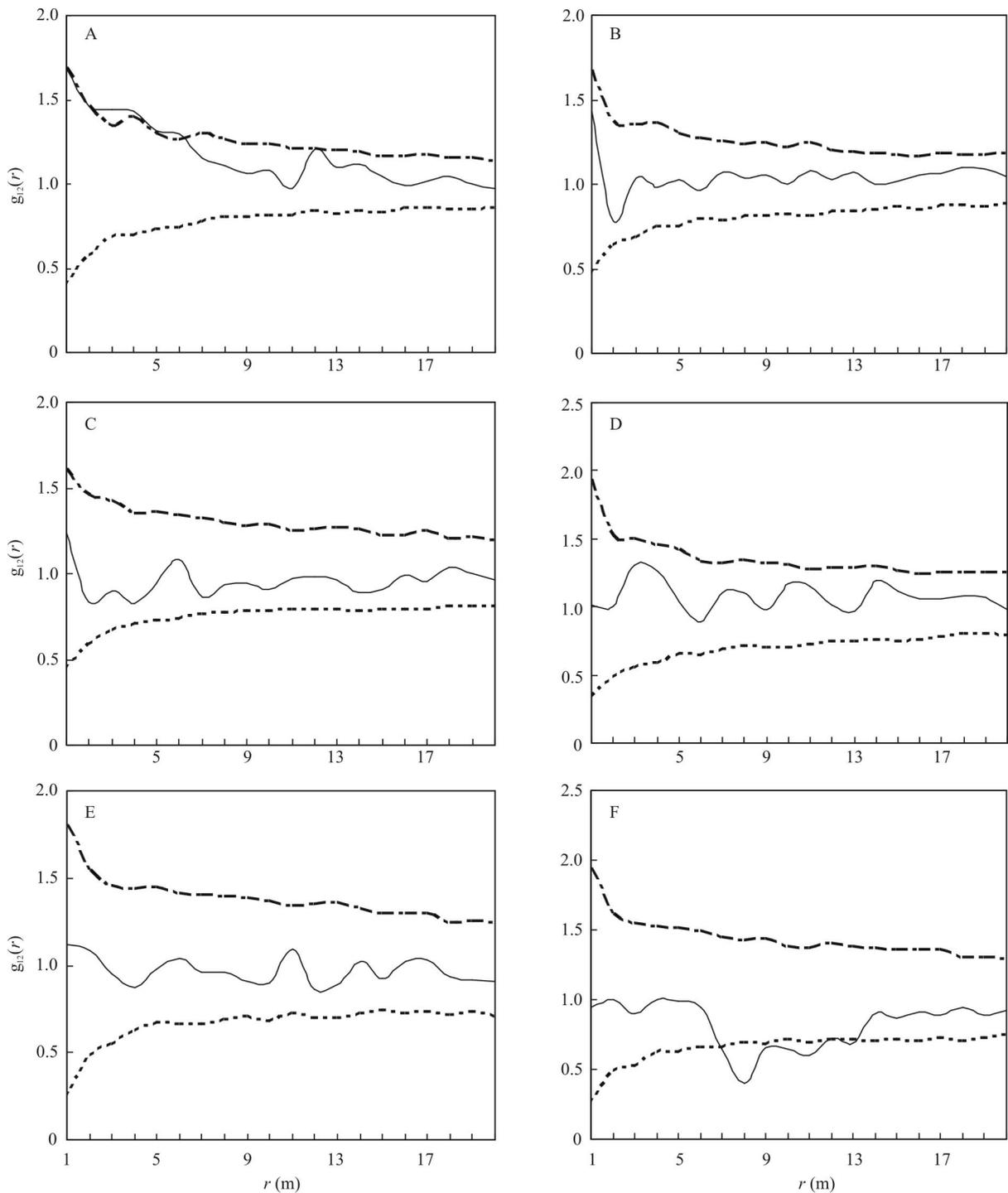


图4 物种的种间关系。虚线为 Ω_r 的上下包迹线。A: 马银花 vs. 甜槠; B: 马银花 vs. 黄丹木姜; C: 马银花 vs. 石木姜; D: 甜槠 vs. 黄丹木姜; E: 甜槠 vs. 石木姜; F: 黄丹木姜 vs. 石木姜。

Fig. 4 Specific relation of four species in plots. Dashed-lines correspond to the upper and lower envelopes of Ω_r . A: *Rhododendron ovatum* vs. *Castanopsis eyrei*; B: *Rhododendron ovatum* vs. *Litsea elongate*; C: *Rhododendron ovatum* vs. *Litsea elongata* var. *faberi*; D: *Castanopsis eyrei* vs. *Litsea elongate*; E: *Castanopsis eyrei* vs. *Litsea elongata* var. *faberi*; F: *Litsea elongata* vs. *L. elongata* var. *faberi*.

在尺度 9~13 m 出现显著负相关分布,表明大部分个体同处林冠中层,为了生存空间,在树冠能够接触到的范围内存在明显的竞争关系。亲缘后代通

常具有许多表型上和生态上相似的特征,因此会利用相似的资源。如果要在有限的资源下生存,就会产生竞争排斥^[13]。

聚集分布是自然界普遍存在的分布类型,特别是在物种丰富的热带区域^[14-15],井冈山森林群落中的优势种也具有这种现象(图 2,3)。马银花、黄丹木姜和石木姜基本上都为显著聚集分布,只有甜槠为随机分布。物种的聚集程度会随着径级增大而减弱,甚至变为非聚集分布。大径级物种的分布区域与聚集分布同样也会受到生境条件的影响。井冈山生境类型非常丰富,这与生态系统类型的多样性密切相关^[8],为物种分布提供了多样化场所,也是聚集分布形成的主要原因。空间分布格局也对尺度具有依赖性^[16],研究表明优势种的分布格局会随着尺度增大而变化,原因可能是不同尺度涵盖的生境信息不同,且物种的生物学特征也不同,所以不同物种的分布格局随尺度变化的规律也不同。

群落中优势种的分布格局和物种的径级结构特点反映出井冈山群落在现阶段的生长状态良好,主要优势种在不同空间(垂直和水平)占优势地位。丰富的生境类型为物种共存提供了良好条件,优势物种间没有显著的竞争作用,尤其处于林冠不同垂直空间的物种间也能很好地互利共存。由此可以推断,在采取合理科学保护的前提下,井冈山植物群落的多样性水平还会继续提高。但是南方地区近年来自然灾害不断,气候变化影响加剧,生物多样性保护任务严峻。因此,急需开展新一轮的生物多样性踏察,加快建设监测平台,制定并完善适合井冈山植物资源多样性保护的策略。

参考文献

- [1] Zhang J T. Quantitative Ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004: 243-297.
张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004: 243-297.
- [2] Wang B Y, Yu S X. Multi-scale analyses of population distribution patterns [J]. Acta Phytoecol Sin, 2005, 29(2): 235-241.
王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析 [J]. 植物生态学报, 2005, 29(2): 235-241.
- [3] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus rubur* in two spruce-dominated forests [J]. Ecoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [4] Hu Y H, Sha L Q, Blanchet F G, et al. Dominant species and dispersal limitation regulate tree species distributions in a 20-ha plot in Xishuangbanna, southwest China [J]. Oikos, 2012, 121(6): 952-960.
- [5] Li M H, He F H, Liu Y, et al. Analysis methods of stand spatial distribution pattern [J]. Ecol Sci, 2003, 22(1): 77-81.
李明辉, 何风华, 刘云, 等. 林分空间格局的研究方法 [J]. 生态科学, 2003, 22(1): 77-81.
- [6] Diggle P J. Statistical Analysis of Spatial Point Patterns [M]. New York: Academic Press, 1983: 32-46.
- [7] Condit R, Ashton P S, Baker P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 2000, 288(5470): 1414-1418.
- [8] Chen B M, Lin Z G, Li Z, et al. Ecosystem diversity in Jinggangshan area, China [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32(20): 6326-6333.
陈宝明, 林真光, 李贞, 等. 中国井冈山生态系统多样性 [J]. 生态学报, 2012, 32(20): 6326-6333.
- [9] Kong L J, Chen C Q, Luo H L, et al. Wild orchid diversity in Jinggangshan Nature Reserve, China [J]. J Plant, 2012, 30(6): 584-590.
孔令杰, 陈春泉, 罗火林, 等. 井冈山自然保护区野生兰科植物资源分布及特点 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(6): 584-590.
- [10] Lin Y. The Research of Jinggang Mountains Nature Reserve [M]. Beijing: Xinhua Publishing House, 1990: 32-42.
林英. 井冈山自然保护区考察研究 [M]. 北京: 新华出版社, 1990: 32-42.
- [11] Stoyavn D, Stoyan H. Fractals, Random Shapes and Point Fields: Methods in Geometrical Statistics [M]. Chichester: Wiley, 1994: 112-130.
- [12] Goreaud F, Pélissier R. Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function: Population independence vs. random labeling hypotheses [J]. J Veget Sci, 2003, 14(5): 681-692.
- [13] Mooney K A, Jones P, Agrawal A A. Coexisting congeners: Demography, competition, and interactions with cardenolides for two milkweed-feeding aphids [J]. Oikos 2008, 117(3): 450-458.
- [14] Plotkin J B, Potts M D, Manokaran N, et al. Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests [J]. J Theor Biol, 2000, 207(1): 81-99.
- [15] Li L, Huang Z L, Ye W H, et al. Spatial distributions of tree species in a subtropical forest of China [J]. Oikos, 2009, 118(4): 495-502.
- [16] Wang B Y, Yu S X, Wang Y F. Anisotropy analyses of population distribution pattern [J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni, 2006, 45(2): 83-87.
王本洋, 余世孝, 王永繁. 种群分布格局的各向异性分析 [J]. 中山大学学报: 自然科学版, 2006, 45(2): 83-87.