doi: 10.11707/j.1001-7488.20201001

生境异质性和扩散限制对南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的相对作用*

李 林[1,2] 魏识广[2] 马姜明[2] 叶万辉[3,4] 练琚愉[3,4]

(1. 桂林电子科技大学 桂林 541004; 2. 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室 桂林 541006;
3. 华南植物园中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室 广州 510650;
4. 中国科学院核心植物园植物生态中心 广州 510650)

摘 要: 【目的】量化研究生境异质性和扩散限制对南亚热带常绿阔叶林群落物种多样性的相对作用,为进一步揭示鼎湖山南亚热带森林群落的多样性维持机制提供理论依据。【方法】以鼎湖山 20 hm^2 南亚热带常绿阔叶林群落的 71 333 株、195 种植物空间分布信息为基础,采用准确、可靠的空间统计模拟方法,系统比较物种多样性维持机制。采用均质泊松模型、异质性泊松模型、均质 Thomas 模型和异质性 Thomas 模型分别检验随机过程、扩散限制、生境异质性以及扩散限制和生境异质性的联合作用对种-面积关系(SAR)的影响。【结果】大多数种群在空间上都呈聚集分布;生境多样性假说中的生境异质性和和群落中性理论中的扩散限制,都对物种多样性分布格局产生显著影响;空间点格局模型模拟结果表明,相比于生境异质性和扩散限制的单独作用,它们的联合作用对 SAR 的解释更好;Cox 过程模拟物种分布过程的结果表明,生境异质性和扩散限制在鼎湖山样地中联合起作用的物种比例高于二者单独起作用的物种比例,43.75%的物种同时受 2 个过程的显著影响,二者单独起显著作用的比例表现为生境异质性(31.12%)高于扩散限制(25.13%)。【结论】生境异质性和扩散限制都是维持该地区物种多样性的主要驱动力,二者缺一不可。鼎湖山南亚热带森林群落中生境异质性的作用强于扩散限制作用。要进一步揭示鼎湖山南亚热带森林群落的多样性维持机制,有必要继续细化研究不同种组在不同尺度上的作用机制和贡献。

关键词: 生境异质性; 扩散限制; 南亚热带森林群落; 物种多样性; 维持机制

中图分类号: S718.5 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-7488(2020)10-0001-10

Relative Effects of Habitat Heterogeneity and Dispersal Limitation on Species Diversity Maintenance in South Subtropical Evergreen Broad-Leaved Forest

Li Lin[1,2] Wei Shiguang[2] Ma Jiangming[2] Ye Wanhui[3,4] Lian Juyu[3,4]

(1. *Guilin University of Electronic Technology* *Guilin* 541004; 2. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection* (*Guangxi Normal University*), *Ministry of Education* *Guilin* 541004; 3. *Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of South China Botanical Garden of Degraded Ecosystems*, *Chinese Academy of Sciences* *Guangzhou* 510650;
4. *Center of Plant Ecology*, *Core Botanical Gardens*, *Chinese Academy of Sciences* *Guangzhou* 510650)

Abstract: 【Objective】Quantitative analyses of the relative effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation on species diversity of subtropical evergreen broad-leaved forest community in south China were conducted to provide a theoretical basis for further revealing the mechanism of diversity maintenance in the southern subtropical evergreen broad-leaved forest community in Dinghu Mountain.【Method】Based on the information on spatial distribution of 71 333 plants and 195 species in a 20 hm^2 plot of the southern subtropical evergreen broad-leaved forest community of Dinghu Mountain, we systematically compared the mechanism of species diversity maintenance with an accurate and reliable spatial statistical simulation method. Four different models including homogeneous Poisson model, heterogeneous Poisson model, homogeneous Thomas model and heterogeneous Thomas model were used to test spatial processes of habitat association and seed dispersal, allowing us to evaluate the potential contribution of habitat heterogeneity and dispersal

收稿日期: 2019-05-10; 修回日期: 2020-09-07。

基金项目: 广西自然科学基金面上项目(2020GXNSFAA159108); 国家自然科学基金项目(32060305,31660197); 广西师范大学珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室研究基金项目(ERESEP2020Z06)。

* 魏识广为通讯作者。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

limitation to the formation of spatial patterns of tree species, and the combined effects on species-area relation (SAR) of species diversity pattern. 【Result】Most populations displayed a clustered spatial distribution, and both the habitat heterogeneity from the habitat diversity hypothesis and the dispersal limitation from the community neutral theory produced significant effects on species diversity pattern. The simulation of spatial point pattern model revealed that the combined effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation provided a better explanation of the SAR compared with their separate effects. At the same time, the simulation of distribution process of species with Cox process showed that the proportion of species affected jointly by habitat heterogeneity and dispersal limitation was higher than that affected separately by them in the same community. The effect of habitat heterogeneity (31.12%) was higher than that of dispersal limitation (25.13%), however, 43.75% of the detected species were significantly affected by both processes. 【Conclusion】Both habitat heterogeneity and dispersal limitation were the main driving forces to maintain species diversity in the study area, none of them can be ignored. In terms of separate effects, the habitat heterogeneity was stronger than the dispersal limitation in south subtropical forest community in Dinghu Mountain. In order to further reveal the mechanism of diversity maintenance, further specific studies are needed on the mechanism and contribution of different species groups at different scales.

Key words: habitat heterogeneity; dispersal limitation; subtropical forest community; species diversity; maintenance mechanism

生物多样性是全人类赖以生存的重要物质基础,目前正遭受到严重威胁。气候变化、人口激增、土地利用不当致使生境破坏严重,引起生物多样性丧失,严重损害到生态系统的功能和安全(Hooper *et al.*, 2012)。研究典型森林群落物种多样性维持机制,并量化其主要机制的作用大小,是多样性保护的前提,也是保护生态环境的基础。

目前有许多理论来解释群落中物种的共存和多样性的维持机制。基于竞争排斥理论之上的生态位分化理论,一直以来都在群落生态学研究领域占据着主导地位,用来解释物种多样性的分布格局和维持机制(周淑荣等, 2006)。生态位分化理论认为,当资源具有空间差异且每个物种的定居位置都具备竞争优势时,大量物种可以共存(Whittaker, 1965; Connell, 1978; Wilson, 1990)。空间异质性对物种分布格局的贡献强烈支持了生态位分化理论。但之后的研究证明,生态位理论还无法较好地解释拥有高物种多样性的热带森林的物种共存机制。Harms 等(2001)和 Valencia 等(2004)的研究表明生态位分化确实对热带雨林群落的物种多样性维持有一定贡献,但贡献很少。

Hubbell 等(1999)假设群落具有零和的生态漂变,忽略群落内的竞争,而强调物种形成与灭绝率、扩散限制在群落组装机制中的关键性,这就是群落学中性理论,这为建立宏观生态模式和解释物种组合提供了一个强有力的框架(He *et al.*, 2012),近年来引起了人们广泛关注,并围绕着中性理论提出了一系列不同的中性模型(Rosindell *et al.*, 2012),用于解释群落中物种共存和多样性维持机制。大量研究证明,扩散限制的确对森林群落物种多样性格局产生显著影响(Verheyen *et al.*, 2001; Etienne *et al.*, 2007)。有研究强调了生境条件以外的聚类过程(例如扩散限制)对于理解物种聚集分布的重要性(Shen *et al.*, 2013)。为了验证生境异质和扩散限制到底谁在起作用,一些文献中把二者割裂开来,视为相互排斥的假设,并分别进行测试,得到了不同的结论(Wiegand *et al.*, 2007a; 2007b)。Hubbell 等(1999)研究表明,Barro Colorado Island(BCI)样地存在较强的种子扩散限制。

近年来随着对大型森林动态样地数据的不断深入获取及空间统计方法的不断改进,对物种共存机制有了更深入研究。在海南岛霸王岭 2 个 1 hm^2 样地中,采用新的空间统计方法分析了物种多样性维持机制,研究发现对拟合植物物种空间格局最优模型的认可度由低到高分别是:异质泊松模型、异质 Thomas 模型、均质泊松模型和均质 Thomas 模型(黄运峰, 2013)。祝燕(2009)用异质泊松模型排除异质性效应的研究发现:59 种植物中有 58 种表现为聚集,同时还证明不管排除异质性与否,同种聚集分布格局在样地中都是主要分布格局。刘晓娟(2015)对古田山 24 hm^2 样地的研究表明,除生态位因素外,空间因子在解释物种性状分布中也占有重要地位,故扩散限制亦是古田山样地物种共存的重要机制之一。

有研究在使用空间点格局模型对扩散限制与环境异质性进行检验后指出:异质 Thomas 模型拟合

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

效果最优,表明物种多样性维持的主要机制是生境异质性和扩散限制的联合作用。在受人为控制的简单群落中,生境异质性和扩散限制的联合作用同样显著(Shen *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2009)。台湾的大样地研究也表明,森林群落物种空间格局的形成可能主要取决于生境异质性和扩散限制之间的交互作用(Lin *et al.*, 2011)。物种个体在群落中的空间分布格局是物种多样性的主要体现,因此量化生境异质性等过程对树种空间分布形成的影响,对探索不同群落物种多样性维持机制非常重要(Shen *et al.*, 2013)。本研究以鼎湖山 20 hm^2 南亚热带森林群落为对象,采用 4 种模型分别代表生境异质性、扩散限制、生境异质性和扩散限制的交互作用及随机过程,以检验它们对种-面积关系(species-area relation,SAR)的拟合效果和它们在物种分布格局形成中的作用,采用 Cox 过程来模拟物种分布过程,量化生境异质性和扩散限制对鼎湖山样地中不同类型物种的影响程度,以期为南亚热带常绿阔叶林生态系统多样性保护提供理论依据。

1　研究区概况

鼎湖山自然保护区位于广东省中部(112°30′39″—112°33′41″E,23°09′21″—23°11′30″N),面积1 155 hm^2,是我国第一个国家级保护区,也是联合国“人与生物圈”自然保护区网络的成员,亦是中国科学院属下唯一的自然保护区。中国科学院华南植物园在此设立了森林生态系统定位研究站,已持续开展了 40 多年定位观测,是科技部重点野外台站。呈东北—西南走向,山峰海拔 450~600 m,最高峰鸡笼山海拔 1 000.3 m,坡度为 30°~45°。有东沟和西沟 2 条水系,均发源于鸡笼山,在保护区西南端汇入西江。森林覆盖率达 78.8%。

自然保护区属季风湿润型气候,热量丰富,雨量充沛,有明显的干、湿季。年太阳总辐射 4 665 $MJ\cdot m^{-2}a^{-1}$,年均日照时数约 1 433 h,年均气温 21.0 ℃,极端最高气温 38.1 ℃,极端最低气温-0.2 ℃。年均降水量 1 956 mm,年均蒸发量 1 115 mm(黄忠良等, 1998)。保护区蕴藏有丰富的生物多样性,记载有被保护近 400 年的地带性森林植被——季风常绿阔叶林,以及其他保存完好的多种森林类型,在地球上绝无仅有,地带性独一无二。

2　研究方法

2.1　样地设置与调查

鼎湖山大样地面积为 20 hm^2,坡度 30°~50°,海拔 230~470 m,处于保护区中心地带,地形崎岖起伏。样地土壤主要是赤红壤,海拔 300 m 以上地段为山地黄壤。群落发育和保存较好,分布着典型植被——南亚热带常绿阔叶林(叶万辉等 2008)。

按 Center for Tropical Forest Science(CTFS)在热带森林进行生物多样性长期监测研究的方法对大样地进行调查和监测(Condit, 1998)。样地调查时,先划分 20 m×20 m 的样方,每个 20 m×20 m 的样方又划分成 4 m×4 m 的小样方。调查过程中每木检尺记录胸径大于 1 cm 的所有乔木和高度大于 1 m 的灌木的基本信息,主要包括: 树号、树种、胸径和位置坐标。鼎湖山大样地 2005 年完成第一次普查,每隔 5 年复查 1 次。生境因子调查包括各样方地形地貌因子(4 m×4 m 小样方的平均海拔、凹凸度、平均坡向和平均坡度)和各小样方土壤因子(包括土壤含水量、pH 值,N、P、K 含量)。选取 20 m×20 m 样方的植物个体密度作为生物参数。

2.2　模型选择

2.2.1　*均质泊松模型*　均质泊松模型是模拟各个点之间没有任何相互作用且所处位置完全随机的空间过程。本研究用均质泊松模型来验证随机放置假说。在二维的空间 S 中,若一个过程符合以下条件则可称为泊松模型: 对于任意 S 的子区域 B,此区域的点数 $N(B)$ 符合参数为 $\mu(B)$ 的泊松分布。且 B 区域内所有点都是相互独立的,点与点之间无任何相互作用,符合以下密度函数 $\rho(u)$:

$$\rho(u) = \alpha e^{z(u)\beta^{T}}。\qquad (1)$$

式中: $u \in B$; $\alpha>0$ 为待求参数; $z(u)$ 为已测的环境因子向量; β^{T} 为这些环境因子对应的回归系数的转置向量。如果 $\rho(u)$ 在任意 $u \in S$ 上都是常数,则称该过程为均质泊松模型。

2.2.2　*异质性泊松模型*　公式(1)中,如果 $\rho(u)$ 不是常数,而是 u 的函数,则此过程为异质泊松模型(Møller *et al.*, 2004)。异质泊松模型里虽然植株与植株间不考虑相互作用力(即不存在扩散限制效应),但这些植株的密度受外界因素如生境关联的影响。异质泊松模型可用以检验环境因素对物种空间分布的影响。

2.2.3　*均质 Thomas 模型*　实际森林群落中各个物种个体之间往往存在相互联系,因而本研究还使用 Thomas 模型来模拟这些植物个体之间的分布格局。该 Thomas 模型属于泊松模型与自疏过程的结合,Thomas 模型的密度函数可表示为:

$$\rho(u) = \alpha\kappa e^{z(u)\beta^{T}}。\qquad (2)$$

式中: κ 为母树泊松分布的密度。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

如果 $e^{z(u)\beta^T}$ 等于常数,则该过程为均质 Thomas 模型(Shen *et al.*, 2009)。该模型考虑了各植株之间的扩散限制效应,但不考虑植株与外界环境因子之间的相互关系。故可以用 Thomas 模型来模拟扩散限制效应对种-面积关系 SAR 的影响作用。

2.2.4 *异质性 Thomas 模型* 如果 $e^{z(u)\beta^T}$ 为位置 u 的函数,则该过程为异质 Thomas 模型(Shen *et al.*, 2009)。由于该过程同时考虑了生境异质性因素和点与点之间的相互作用,故本研究用该过程模型来模拟环境异质性和扩散限制共同起作用的情况。

2.3 生境异质性和扩散限制作用对物种多样性的贡献比例

本研究采用 Cox 过程模型来近似模拟植物物种的空间格局过程,Cox 过程是泊松模型的一个扩展,它能用以模拟泊松分布过程里未知晓的聚集信息(Møller *et al.*, 2004)。Cox 过程分布模型取决于随机密度函数 $\Lambda(u)$:

$$\log\Lambda(u) = \mu + \beta Z(u)^T + Y(u)。 \quad (3)$$

式中: μ 为常数; β 为 p 维的线性方程系数; $Z(u)$ 为环境向量在 u 位置的值; $Z(u)^T$ 为 $Z(u)$ 的转置向量; $Y(u)$ 为系统随机解释变量, $Y(u)$ 在空间上具有自相关特性,并由此导致了 Cox 过程中各个点之间产生相互关联。如果 $Y(u)$ 是正态随机量,那么公式(3)所表示的该过程就属于对数高斯 Cox 过程(Møller *et al.*, 2004)。若在异质性泊松模型模拟过程中,丢失重要环境变量的概率很小,则可以认为在 $Y(u)$ 中未能解释的植株之间的依赖性是由扩散限制引起的(John *et al.*, 2007)。

具有密度函数 $\Lambda(u)$ 并与公式(1)相同的 Cox 过程中一般有 3 类方差源。前 2 类分别为 $\tilde{Z}(u) = \beta Z(u)^T$ 和 $Y(u)$,第三类方差为给定一个随机密度函数 $\Lambda(u)$ 后产生的泊松噪音(Shen *et al.*, 2013)。在对数高斯 Cox 过程模型中, $\tilde{Z}(u)$ 和 $Y(u)$ 皆是高斯过程,故 $\sigma_{\tilde{z}}^2 = \mathrm{Var}\tilde{Z}(u)$ 和 $\sigma_Y^2 = \mathrm{Var}Y(u)$ 决定了 Cox 过程中非泊松模型方差 σ^2 的大小(Var 表示求方差),即 $\sigma_{\tilde{z}}^2$ 表征环境异质性的贡献, σ_Y^2 表征扩散限制的贡献。为测度 $\tilde{Z}(u)$ 和 $Y(u)$ 对 Cox 过程的相对贡献百分比,可分解 $\log\Lambda(u)$ 的方差:

$$\mathrm{Var}\log\Lambda(u) = \mathrm{Var}\tilde{Z}(u) + \mathrm{Var}Y(u) = \sigma_{\tilde{z}}^2 + \sigma_Y^2。 \quad (4)$$

生境异质性对 Cox 过程的贡献百分比 A 与扩散限制对 Cox 过程的贡献百分比 B 可分别用如下比值来计算:

$$A = \frac{\sigma_{\tilde{z}}^2}{\sigma_{\tilde{z}}^2 + \sigma_Y^2},\ B = \frac{\sigma_Y^2}{\sigma_{\tilde{z}}^2 + \sigma_Y^2}。 \quad (5)$$

对数高斯 Cox 过程中的参数 μ, β, σ_Y^2 可参考文献 Waagepetersen 等(2009)中使用的两步运算法获得。方差估计值 $\hat{\sigma}_{\tilde{z}}^2$ 可由下式计算:

$$\hat{\sigma}_{\tilde{z}}^2 = \frac{1}{n_I}\sum_{u\in I}(\hat{\tilde{Z}}(u) - \bar{Z})^2。 \quad (6)$$

式中: $\hat{\tilde{Z}}(u) = \hat{\beta}Z(u)^T$, $\hat{\tilde{Z}}(u)$ 为 $\tilde{Z}(u)$ 的参数估计值, $\bar{Z} = \frac{1}{n_I}\sum_{u\in I}\hat{\tilde{Z}}(u)$, $\hat{\beta}$ 为回归参数 β 的估计值, I 为观测到的 $Z(u)$ 值的序号(下标)。所有以上计算都在 R2.16 中编程实现,使用了 vegan、spatstat 包的一些函数,并参考了文献 Shen 等(2009)中的代码。

3 结果与分析

3.1 种-面积关系 SAR 模拟结果

3.1.1 *均质泊松模型* 在鼎湖山样地中,均质泊松模型模拟出的种-面积关系曲线在大部分尺度上显著高于实测 SAR(图 1)。图 1 左图清楚展示了均质泊松模型模拟的理论 SAR 值与实测 SAR 值的差异大于其他模型的模拟结果; 右图的偏差分析结果也佐证了均质泊松模型模拟的理论 SAR 值偏差最大。这些显著的差异显示随机放置过程(泊松模型)不适用于鼎湖山样地的 SAR。该均质泊松模型中假定每个植株在取样样方内是随机分布的,但以前研究表明,鼎湖山南亚热带常绿阔叶林群落内大多数物种在空间上都不是随机分布的。因此,在解释 SAR 形成机制时,有必要考虑非随机过程。

3.1.2 *异质泊松模型* 相比均质泊松模型,异质泊松模型模拟结果与实际的种-面积曲线更接近(图 1)。异质泊松模型内含 4 种地形环境参数(坡向、海拔、坡度、凸凹度)与植株密度。该模型的理论 SAR 在大部分研究尺度上,显著高估了 SAR 对应的值。异质泊松模型拟合曲线与均质泊松模型有显著区别,表明地形因素与植株密度在解释种-面积关系中具有一定的重要性,也表明在解释实际 SAR 随尺度变化的规律时,应更加细化考虑环境因素的影响。

3.1.3 *均质 Thomas 模型* 相比均质泊松与异质泊松模型,只考虑扩散限制的均质 Thomas 模型能更好地解释实际 SAR(图 1),这说明扩散限制是形成 SAR 的一个重要机制,与均质泊松模型的 SAR 拟合结果完全不同,均质 Thomas 模型在中段尺度显著低估了物种丰富度。图 2、3、4 都显示: 均质 Thomas 模型模拟的物种分布格局太过聚集。由此看出,只考虑扩散限制过程还不能较好地模拟实际 SAR,要明确聚集过程的形成机制,还需同时考虑环境异质性的作用。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

3.1.4　异质性 Thomas 模型　异质性 Thomas 模型引入了环境异质性因素,用来检验是否环境异质性和扩散限制共同决定了 SAR 的形成。异质性 Thomas 模型对 SAR 的模拟效果明显优于均质泊松模型和异质泊松模型,它也比均质 Thomas 模型的拟合结果更接近实际的 SAR (图 1 左)。异质性 Thomas 模型生成的理论 SAR 在大多数研究尺度上几乎与实际无显著差异(图 1 左); 异质性 Thomas 模型偏差最小,拟合效果在 4 个模型中最好(图 1 右)。图 2、3、4 都显示,异质 Thomas 过程比其他过程能更好地拟合几种不同多度和不同优势程度物种的空间特征。在 4 个模型中异质性 Thomas 模型最好地仿真了每个物种的空间分布图,从而最佳解释了各个物种的空间格局。

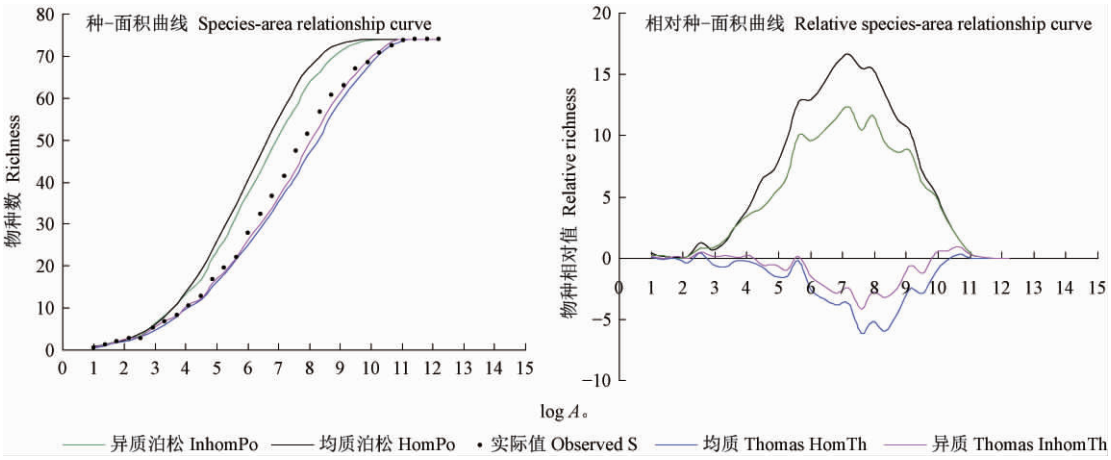

图 1　鼎湖山样地的实际 SAR 曲线及不同模型预测的种-面积曲线(A_0: 面积)

Fig.1　Different models predict species-area curve and actual species area curve of Dinghu Mountain plot(A_0: Area)

用 4 种分别代表完全随机过程、生态位分化过程、扩散限制作用过程、生态位与扩散限制共同作用过程的模型,分别模拟了样地中的种-面积关系。在拟合过程中存在一种假象: 在极小与极大这 2 个尺度中,上述 4 类模型拟合的 SAR 曲线都很接近实际。但若把极小尺度的曲线区间放大,会观察到 SAR 的模拟值与 SAR 的实际值之间还是存在差异的。在极大尺度上,由于尺度限制的缘故,模拟的 SAR 与实际相重合; 当拟合曲线的取样面积(X 轴)越靠近整块样地的面积时,模拟的 SAR 值和实际越接近,在取样尺度等于整块样地面积时则完全等于研究样地内的总物种数。

抛开最大和最小尺度,以上结果还显示: 只考虑个体密度的均质泊松模型与考虑个体密度和生态位因素的异质泊松模型,都显著高估了 SAR,模拟的 SAR 与实际相差甚大。而非均质 Thomas 模型综合了扩散限制和生态位分化作用, 其拟合的 SAR 最接近实际(图 1 左),物种偏差检测结果也显示其偏差最小(图 1 右)。这说明,鼎湖山南亚热带森林群落物种多样性分布是生态位和扩散限制的共同作用结果。

3.2　物种空间分布格局模拟结果

3.2.1　2 个优势种的多样性分布模拟结果　选取锥栗(*Castanopsis chinensis*)和黄杞(*Engelhardtia roxburghiana*)2 个冠层优势种,作为样地中高多度物种的代表,分别用前述 4 种模型来模拟其空间点格局分布,并与实际对比。图 2、3 显示: 均质泊松模型与异质泊松模型都不能很好地解释鼎湖山样地内冠层优势物种锥栗和黄杞的空间聚集分布格局,但均质 Thomas 模型比均质泊松模型模拟效果更好; 异质 Thomas 模型综合了扩散限制和生态位分化因素的空间分布过程,相对而言最符合 2 个冠层物种个体的实际空间点格局分布(图 2、3)。

3.2.2　一个中多度种的多样性分布模拟结果　以鸭脚木(*Schefflera octophylla*)代表中多度物种,使用前述 4 种模型模拟其空间格局,结果(图 4)表明: 完全随机过程均质泊松模型和非均质泊松模型的模拟结果都无法较好地解释实际分布格局; 均质 Thomas 模型模拟了不考虑生境因素的母树周围个体的分布,它仅考虑了扩散限制作用,因此该模型模拟出了较强的聚集分布格局。而非均质 Thomas 模型的模拟结果综合了扩散限制和生态位分化因素,最接近实际情况(图 4)。

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

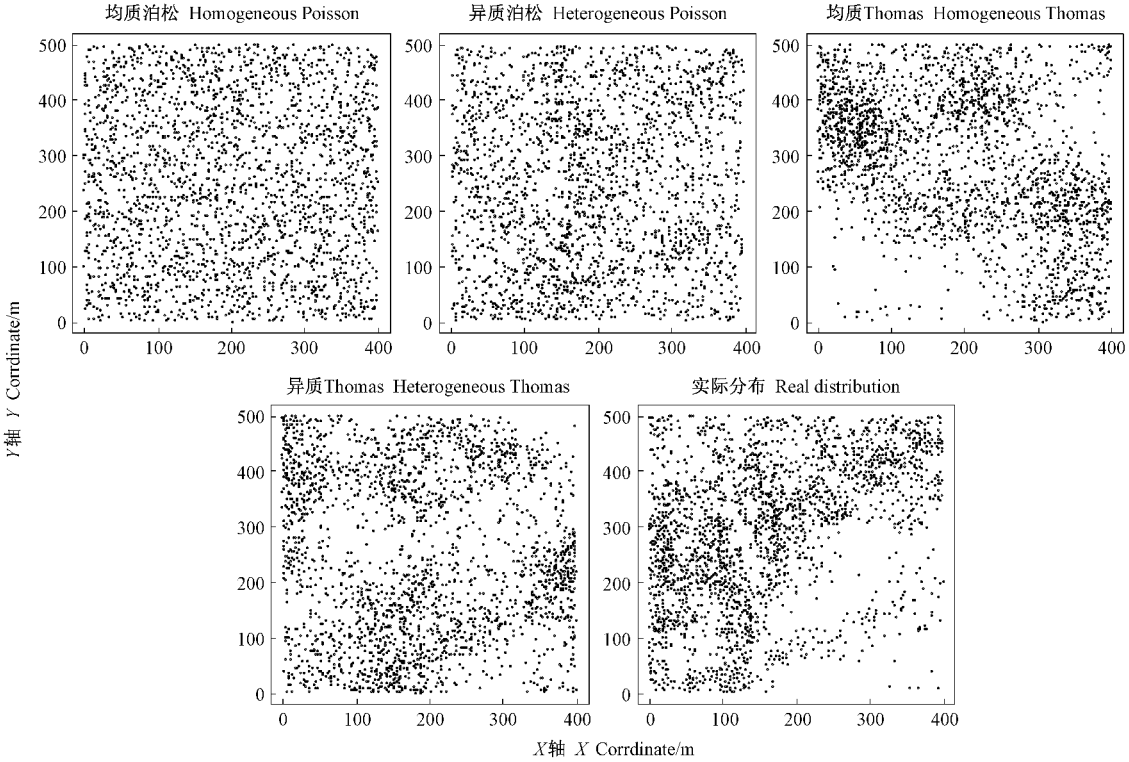

图2 锥栗空间分布格局的4种模型结果及其实际分布

Fig.2 Spatial distribution pattern of *C. chinensis* for four models and its actual spatial distribution pattern

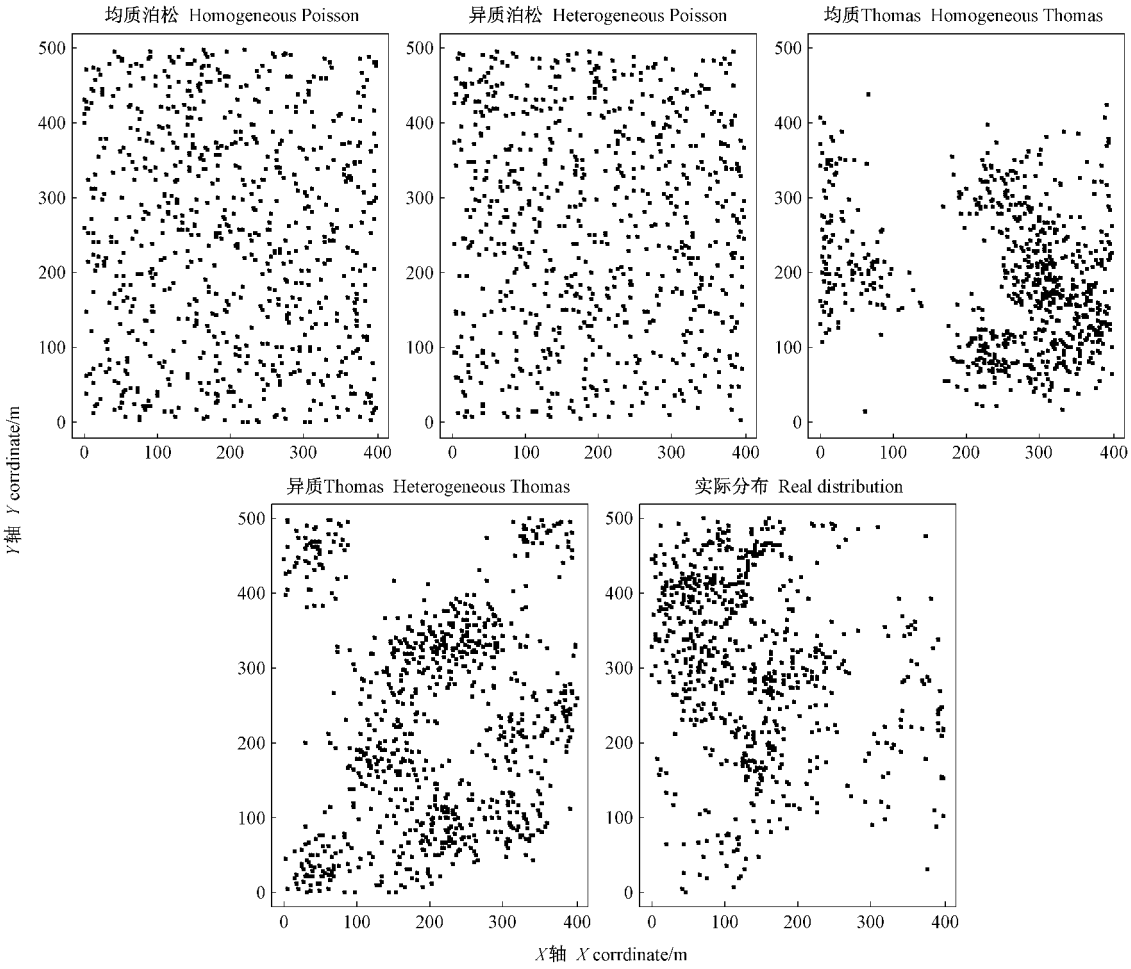

图3 黄杞空间分布格局的4种模型模拟结果及其实际分布

Fig.3 Spatial distribution pattern of *E. roxburghiana* for four models and its actual spatial distribution pattern

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

3.2.3　一个低多度种的多样性分布模拟结果　对以三叉苦(*Evodia lepta*) 为代表的低多度物种的 4 个模型模拟结果(图 5) 显示: 均质泊松模型和非均质泊松模型都无法较好地解释三叉苦的空间分布; 均质 Thomas 模型比均质泊松模型能更好地解释三叉苦的聚集分布格局; 非均质 Thomas 模型模拟的空间分布过程最吻合三叉苦的实际空间点格局分布情况。

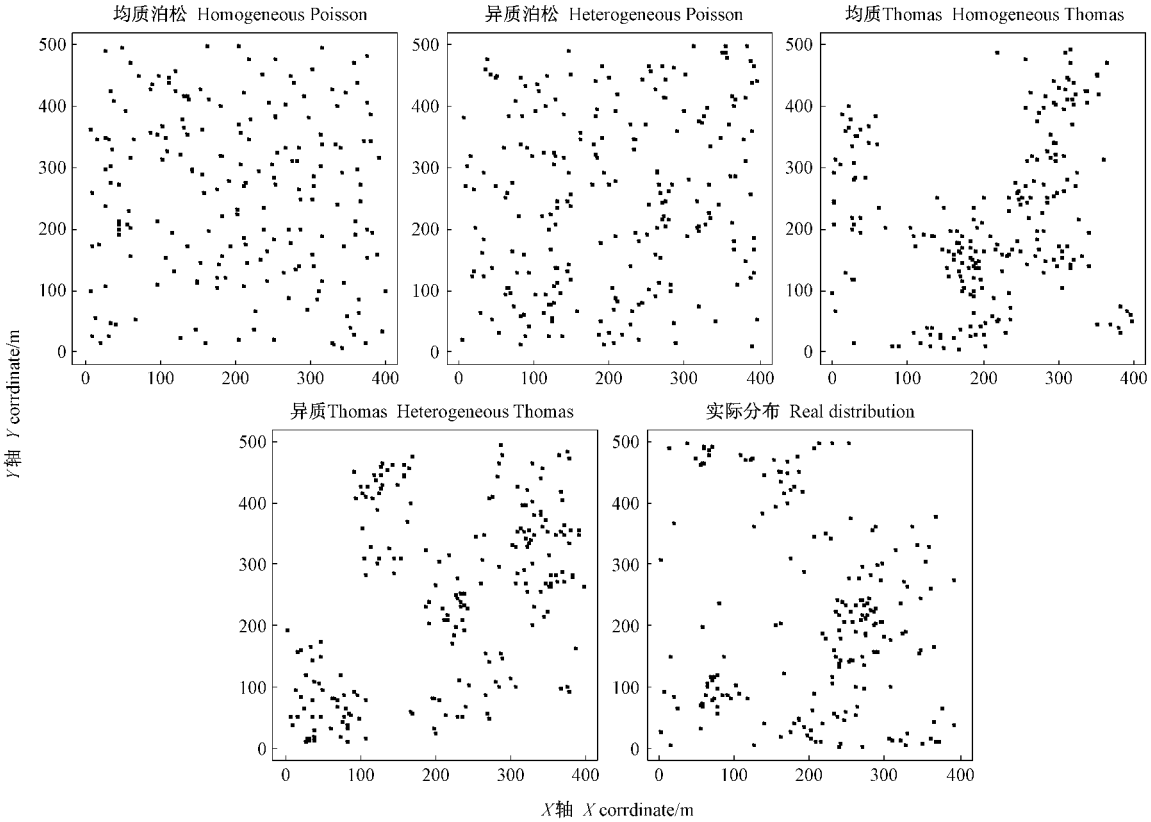

图 4　鸭脚木空间分布格局的 4 种模型模拟结果及其实际分布

Fig.4　Spatial distribution pattern of *S. octophylla* for four models and its actual spatial distribution pattern

3.3　生境异质性和扩散限制作用的贡献比例

图 6 显示,鼎湖山样地中所有检验物种都受生境异质性或扩散限制的显著影响。其中,74.87%的物种受生境异质性的显著影响,68.88%的物种受扩散限制的显著影响。生境异质性和扩散限制联合起作用的比例为 43.75%,高于生境异质性单独起显著作用的比例(31.12%) 和扩散限制单独起作用的比例(25.13%) 。说明生境异质性和扩散限制都是维持物种多样性的主要驱动力,二者缺一不可。从单独作用而言,鼎湖山南亚热带森林群落中生态位分化强于扩散限制。

4　讨论

森林群落中物种个体的空间分布格局受到多种形成机制的影响。本研究用代表不同点格局形成过程的模型对鼎湖山森林树种空间格局进行模拟,直观比较了生境异质性和扩散限制对群落多样性的潜在影响。在 4 个模型中,异质性 Thomas 模型对 SAR 模拟的结果偏差最小,拟合效果也最好。同时异质性 Thomas 模型还能更好地模拟几种不同多度和优势程度物种的空间分布特征,较好拟合了物种多样性的空间格局形成过程,证明环境异质性和扩散限制的联合作用对鼎湖山样地内 SAR 格局影响最大。与前人研究结论一致,即环境异质性和扩散限制的单独作用并不能完好地模拟物种空间格局,它们的联合作用才对群落 SAR 起决定作用(Shen *et al.*, 2009; Lin *et al.*, 2011) 。

在生态学中,分布格局与该格局形成过程之间很少有一对一的关系(Levin, 1992) ,因此不同植物群落维持物种多样性的主要机制并不相同。群落中的物种,由于其多度和扩散模式不同,其分布格局也存在差异。物种丰富度的差异可能源于物种的繁殖力和死亡率差异,而不同物种的繁殖力和死亡率又受密度依赖、栖息地选择和种间相互作用等的影响,这些导致物种丰富度不同的潜在机制,也可能作用于物种个体空间分布格局的形成过程中(Wiegand *et al.*, 2016) 。因此,用代表不同机制的模型来拟合群落中物种个体空间分布格局,也成为揭示群落多样

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

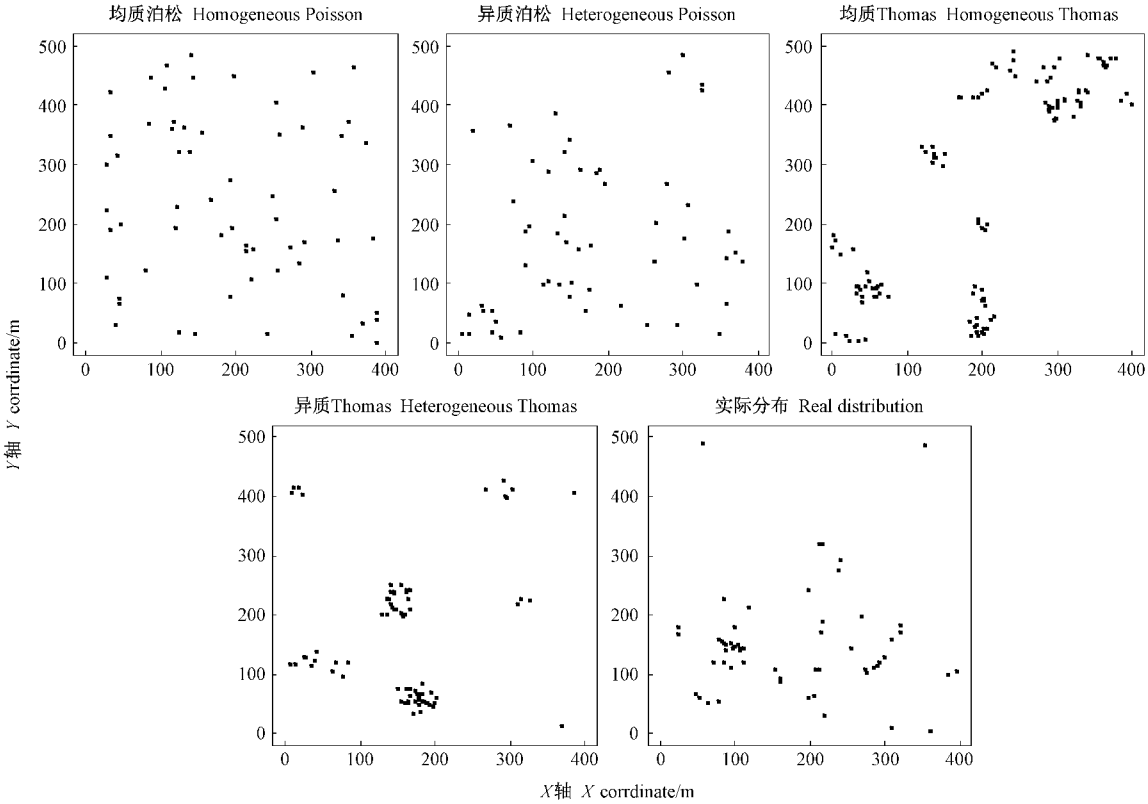

图5 三叉苦空间分布格局的4种模型模拟结果及其实际分布

Fig.5 Spatial distribution pattern of *Evodia lepta* for four models and its actual spatial distribution pattern

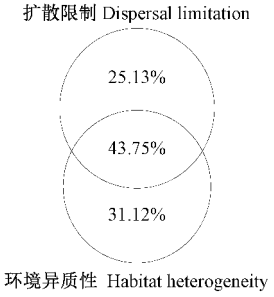

图6 鼎湖山样地扩散限制和生境异质性相对重要性

Fig.6 Relative importance of dispersal limitation and habitat heterogeneity in Dinghu Mountain plot

性维持机制的一个有效手段。

事实上,在许多森林群落中,生境异质性和扩散限制的共同作用是普遍存在的。Comita 等(2007)首先在巴拿马森林中发现了扩散限制和生境异质性关联的证据;随后古田山和 Barro Colorado Island (BCI)样地的相关研究,也证实了生境异质性和扩散限制对种-面积曲线的联合作用及其作用的重要性(Shen *et al*., 2009);继而台湾的莲花池和垦丁森林动态监测样地的研究表明,生境异质性和扩散限制的交互作用对森林群落树种空间格局的形成具有重要意义(Lin *et al*., 2011);暖温带次生林样地的检测结果表明,物种扩散与生态位分化过程的交互效应在局域尺度上是群落构建的主要动力,物种扩散作用要强于生态位分化过程(刘海丰等, 2014)。目前,鼎湖山样地的研究佐证了生境异质性和基于中性过程的扩散限制的交互作用会显著影响森林群落中树种空间格局的产生,二者单独作用的贡献都小于联合作用。在比较生境异质性和扩散限制的单独作用时,鼎湖山南亚热带森林群落中生态位分化(环境异质性)的影响强于扩散限制。这些不同纬度上的研究,共同揭示了生境异质性和扩散限制的联合作用对森林群落物种多样性维持的重要作用。

各群落类型生境异质性和扩散限制的联合作用强度差异明显(沈国春, 2010),如 BCI 样地二者的联合作用对该群落物种多样性的贡献比例为79.2%,古田山样地中的联合作用贡献比例为82.5%,比例都远高于二者联合作用在鼎湖山样地的贡献比例43.8%。不管是生境异质性还是扩散限制作用都会受到空间尺度效应和物种本身生物学特性的影响。当研究对象细分到不同径级和不同尺度的物种组时,不管是生境异质性和扩散限制的单独作用,还是二者联合作用的比例都发生明显变化(Lin *et al*., 2011; Shen *et al*., 2013)。中性过程与生态位过程对群落构建的相对贡献,也受到群落功能发育阶段的影响,群落构建的驱动力受到群落自身

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

功能的调节(刘海丰等, 2014) 。

5　结论

异质 Thomas 模型综合了生境异质性和扩散限制作用,其模拟的种-面积曲线最接近样地实际 SAR,拟合偏差最小。这说明,生境异质性和扩散限制都是维持该地区物种多样性的主要驱动力,二者缺一不可。

对不同类型物种空间分布点格局的拟合过程表明: 异质 Thomas 模型模拟的空间分布过程最吻合物种个体实际分布状态。生境异质性和扩散限制的联合作用对鼎湖山样地物种多样性的贡献比例高于二者的单独贡献比例, 且生境异质性作用高于扩散限制作用。为进一步揭示鼎湖山南亚热带森林群落的多样性维持机制,需要进一步细化研究不同种组在不同尺度上的作用机制,并量化各种机制的作用比例。

参　考　文　献

黄忠良, 孔国辉, 魏　平. 1998. 鼎湖山植物物种多样性动态. 生物多样性,6(2) : 116-121.

(Huang Z L, Kong G H, Wei P. 1998. Plant species diversity dynamics in Dinghu Mountain forests. Chinese biodiversity, 6(2) : 116-121. [in Chinese])

黄运峰. 2013. 海南岛热带低地雨林树种组成与格局动态. 北京: 中国林业科学研究院博士学位论文.

(Huang Y F. 2013. Study on dynamics of tree species composition and spatial pattern in the tropical lowland rainforest on Hainan Island, China. Beijing: PhD thesis of Chinese Academy of Forestry. [in Chinese])

刘海丰, 薛达元, 桑卫国. 2014. 暖温带森林功能发育过程中的物种扩散和生态位分化. 科学通报, 59(24) : 2359-2366.

(Liu H F, Xue D Y, Sang W G. 2014. Species diffusion and niche differentiation of the warm temperate deciduous broad-leaved forest in its functional development process. Science China Press, 59 (24) : 2359-2366. [in Chinese])

刘晓娟, 马克平. 2015. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45(4) : 325-339.

(Liu X J, Ma K P. 2015. Plant functional traits-concepts, applications and future directions. Scientia Sinica Vitae, 45(4) : 325-339. [in Chinese])

沈国春. 2010. 生境异质性和扩散限制对亚热带和热带森林物种多样性维持的作用. 杭州: 浙江大学博士学位论文.

(Shen G C. 2010. The effects of habitat heterogeneity and dispersal limitation on species diversity in subtropical and tropical forests. Hangzhou: PhD thesis of Zhejiang University. [in Chinese])

叶万辉, 曹洪麟, 黄忠良, 等. 2008. 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林 20 公顷样地群落特征研究. 植物生态学报, 32(2) : 274-286.

(Ye W H, Cao H L, Huang Z L, *et al.* 2008. Community structure of a 20 hm^2 lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Ding Hu Shan, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 32(2) : 274-286. [in Chinese])

周淑荣, 张大勇. 2006. 群落生态学的中性理论. 植物生态学报, 30(5) : 868-877.

(Zhou S R, Zhang D Y. 2006. Neutral theory in community ecology. Journal of Plant Ecology, 30(5) : 868-877. [in Chinese])

祝　燕. 2009. 古田山亚热带常绿阔叶林密度制约普遍性研究. 北京: 中国科学院植物研究所博士学位论文.

(Zhu Y. 2009. Density dependence is prevalent in Gutianshan in a subtropical forest. Beijing: PhD thesis of Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. [in Chinese])

Comita L S, Condit R, Hubbell S P. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. Journal of Ecology, 95(3) : 482-492.

Condit R. 1998. Tropical forest census plots: methods and results from Barro Colorado Island, Panama and a comparison with other plots. Berlin: Springer-Verlag.

Connell J H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science, 199(4335) : 1302-1310.

Etienne R S, Alonso D. 2007. Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. Journal of Statistical Physics, 128(1) : 485-510.

Harms K, Condit R, Hubbell S P, *et al.* 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. Journal of Ecology, 89 (6) : 947-959.

He F, Zhang D Y, Lin K. 2012. Coexistence of nearly neutral species. Journal of Plant Ecology, 5(1) : 72-81.

Hooper D U, Adair E C, Cardinale B J, *et al.* 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature, 486(7401) : 105-108.

Hubbell S P, Foster R B, O'Brien S T, *et al.* 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. Science, 283 (5401) : 554-557.

John R, Dalling J W, Harms K E, *et al.* 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(3) : 864-869.

Levin S A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology, 73(6) : 1943-1967.

Lin Y C, Chang L W, Yang K C, *et al.* 2011. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation. Oecologia, 165(1) : 175-184.

Møller J, Waagepetersen R P. 2004. Statistical inference and simulation for spatial point processes. New York: Chapman and Hall/CRC Press.

Rosindell J, Hubbell S P, He F, *et al.* 2012. The case for ecological neutral theory. Trends in Ecology & Evolution, 27 (4) : 203-208.

Shen G, He F, Waagepetersen R, *et al.* 2013. Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species. Ecology, 94(11) : 2436-2443.

Shen G, Yu M, Hu X S, *et al.* 2009. Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. Ecology, 90(11) : 3033-3041.

Valencia R, Foster R B, Villa G, *et al.* 2004. Tree species distributions

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. Journal of Ecology, 92 (2): 214-229.

Verheyen K, Hermy M. 2001. The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. Journal of Ecology, 89 (5): 829-840.

Waagepetersen R, Guan Y. 2009. Two-step estimation for inhomogeneous spatial point processes. Journal of the Royal Statistical Society, 71(3): 685-702.

Whittaker R H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science, 147 (3655): 250-260.

Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, *et al*. 2007a. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. Ecology, 88(12): 3088-3102.

Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N. 2007b. Species associations in a heterogeneous Sri Lankan Dipterocarp forest. The American Naturalist, 170(4): E77-E95.

Wiegand T, María Uriarte, Kraft N J B, *et al*. 2016. Spatially explicit metrics of species diversity, functional diversity, and phylogenetic diversity: insights into plant community assembly processes. Annual Review of Ecology Evolution & Systematics, 48(1): 1-23.

Wilson J B. 1990. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities. New Zealand Journal of Ecology, 13(1): 17-42.

Zhang Q G, Godfray A B C J. 2009. Quantifying the relative importance of niches and neutrality for coexistence in a model microbial system. Functional Ecology, 23(6): 1139-1147.

(责任编辑 于静娴)

(C)1994-2020 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net