

亚热带常绿阔叶林种子性状对木本植物聚集格局的影响

姚蓓¹ 余建平² 刘晓娟¹ 米湘成^{1*} 马克平¹

¹ (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

² (古田山国家级自然保护区管理局, 浙江开化 324300)

摘要: 种子的特征如种子的重量、大小和传播方式直接影响物种的扩散能力, 从而影响物种空间分布的聚集强度。作者以古田山亚热带常绿阔叶林24 ha样地中89种木本植物为研究对象, 分析了它们的种子大小、重量和扩散方式与物种聚集强度的关系。结果表明: 在20 m范围内, 样地内90%的物种为聚集分布, 聚集强度随着尺度的增大而减弱, 稀有种的聚集强度大于常见种。用系统发育独立比较(phylogenetically independent contrasts)方法排除了系统发育影响后, 物种的多度与聚集强度呈显著相关(在15 m尺度, $R^2 = 0.32$, $P < 0.001$); 种子大小与物种聚集强度的相关性较弱($R^2 = 0.05$, $P < 0.05$), 而种子重量与物种聚集强度之间的相关性相对较强($R^2 = 0.14$, $P < 0.05$)。种子的传播方式显著地影响物种的聚集强度: 无助力扩散物种的聚集强度显著地高于有助力扩散物种的聚集强度($F_{1, 87} = 4.439$, $P = 0.038$), 即长距离扩散导致物种的聚集强度减弱。可见, 在亚热带森林中, 种子性状通过影响种子扩散而引起物种聚集强度的变化, 是影响物种空间分布格局的重要生态因素。

关键词: 种子大小, 种子重量, 扩散方式, 空间分布格局, 系统发育独立比较, 聚集强度, 扩散限制

Effect of seed traits on spatial aggregation of trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest

Bei Yao¹, Jianping Yu², Xiaojuan Liu¹, Xiangcheng Mi^{1*}, Keping Ma¹

¹ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

² Gutianshan National Nature Reserve Administrative Bureau, Kaihua, Zhejiang 324300

Abstract: The spatial distribution of species provides basic information for the study of species coexistence. Seed traits such as size, weight and dispersal syndromes influence the spatial distribution of species through various species-specific seed dispersal. In this study, we collected data on seed size, seed mass and seed dispersal syndromes of 89 woody trees in the Gutianshan subtropical evergreen broad-leaved forest. The relationship between seed size, seed mass, seed dispersal syndromes, and conspecific aggregation intensity were examined. Results showed that most of the species (~90%) were significantly aggregated across scales up to 20 m. The strength of spatial aggregation decreased with increasing spatial scales. Rare species were more aggregated than common species. Species abundance was significantly correlated with aggregation intensity (at spatial scale of 15 m, $R^2 = 0.32$, $P < 0.001$) after removing the phylogenetic relationship among species using PIC (phylogenetically independent contrasts). Seed size was weakly associated with aggregation intensity ($R^2 = 0.05$, $P < 0.05$), but seed mass was strongly correlated ($R^2 = 0.14$, $P < 0.05$). Seed dispersal syndromes significantly influenced species aggregation intensity: ballistically dispersed species were more significantly aggregated than assisted-dispersed species ($F_{1, 87} = 4.439$, $P = 0.038$). Long-distances dispersal may lead to a reduction in aggregation intensity. In conclusion, species-specific seed traits and dispersal ability were ecologically significant factors impacting the spatial pattern of species distribution.

收稿日期: 2014-01-08; 接受日期: 2014-05-09

基金项目: 国家自然科学基金(31170401)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: mixiangcheng@ibcas.ac.cn

Key words: seed size, seed mass, dispersal syndromes, spatial distribution, phylogenetically independent contrasts, aggregation intensity, dispersal limitation

物种空间分布格局是多个生态学过程与物种的生物学特性相互作用的结果(Condit *et al.*, 2000; Montoya *et al.*, 2009)。群落中物种分布格局很早就引起了生态学者的兴趣, 最早的研究可以追溯到19世纪80年代英国博物学家华莱士(1853)对热带雨林空间分布格局的观测(Condit *et al.*, 2000)。他发现在热带雨林局部范围内很难找到同种的两个个体, 因此认为在热带雨林中物种空间分布是非常发散的(Condit *et al.*, 2000)。然而, Hubbell (1979)和Condit等(2000)分别通过统计学的手段研究了全球不同地区的热带雨林, 发现热带雨林中大多数物种的空间分布格局是聚集的。基于我国长白山、古田山、鼎湖山以及西双版纳大样地的物种空间格局研究表明, 在温带、亚热带和热带森林中物种的空间分布均呈聚集格局(Wang *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2009)。

物种空间分布格局与多种群落生态格局密切相关。如: 物种的空间聚集强度影响种-面积曲线, 物种的空间分布越聚集, 群落的种-面积曲线的变化速率就越小(Plotkin *et al.*, 2000; He & Legendre, 2002; Shen *et al.*, 2009)。此外, 物种的空间聚集强度也影响群落的beta多样性格局和物种-多度分布格局(Plotkin & Muller-Landau, 2002; Morlon *et al.*, 2008)。

由群落生态学格局可以推导出驱动其形成的生态过程(Cale *et al.*, 1989)。物种的空间分布格局既携带着过去生态过程的信息, 又是将来的生态过程发生的基础(Law *et al.*, 2009), 因而探讨不同生态过程对物种空间分布格局的影响成为目前生态学研究热点问题之一(Law *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010)。已有研究表明, 影响物种空间分布格局的生态过程主要包括扩散限制(dispersal limitation) (Hubbell, 2001; Dalling *et al.*, 2002; Seidler & Plotkin, 2006)、生境异质性(habitat heterogeneity) (Getzin *et al.*, 2008)和负密度制约(negative density dependence) (Janzen, 1970; Connell, 1971)等。其中基于中性理论的扩散限制受到生态学家的广泛关注(Hubbell 1979; Plotkin *et al.*, 2000; Dalling *et al.*, 2002; Seidler & Plotkin, 2006; Réjou-Méchain *et al.*,

2011)。

种子扩散是植物定居新的生境, 减少种内、种间竞争, 以及远离与母树有关联的病原菌、捕食者的主要途径(Jordano *et al.*, 2011)。因此, 种子扩散是物种空间分布格局的模板(Rand, 2000; Nathan & Muller-Landau, 2000)。种子扩散通常用种子雨来描述(Janzen, 1970), 即种子从单个或多个母体(种源)向周围扩散所形成的空间分布。种子雨由母树的繁殖能力(如种子数量)和种子扩散到特定距离的概率密度分布来决定, 物种的扩散能力影响种子聚集程度(Clark *et al.*, 1998, 1999, 2004)。例如, 由于扩散限制的作用, 物种在幼苗阶段表现为聚集分布格局(Dalling *et al.*, 2002)。

种子扩散不仅受到种子大小、重量、扩散方式(dispersal syndrome)、产量和树高等自身因素的制约, 而且也受到风力、动物、水、地形等外界因素的影响(Greene & Johnson, 1995; Medellín & Gaona, 1999; Nystrand & Granström, 2000)。种子的性状, 如大小、重量和扩散方式等直接影响其扩散能力, 导致了种子扩散距离在种间的差异。

尽管扩散限制引起的物种分布格局最终还受到生境异质性、负密度制约强度等其他因素的影响, 但是在同一生境内, 我们可以假设短距离扩散物种的聚集强度较强, 长距离扩散物种的聚集强度较弱, 甚至为随机分布(Seidler & Plotkin, 2006)。依据种子性状对扩散距离的直接作用情况, 我们给出3种假设: (1)依据动物扩散的物种其种子大小与扩散距离呈正相关关系(Muller-Landau *et al.*, 2008), 假设物种聚集强度随着种子大小的增加而减弱(假设I); (2)依据种子重量与扩散距离呈负相关关系(Muller-Landau *et al.*, 2008), 假设聚集强度随着种子重量的增大而增强(假设II); (3)假设无助力扩散物种的聚集强度大于有助力扩散物种的聚集强度(假设III)。根据上述假设, 不同扩散方式的物种间其聚集强度由强到弱依次为: 喷射扩散(ballistic dispersal)、风力扩散(wind dispersal)、动物扩散(animal dispersal) (Seidler & Plotkin, 2006; Réjou-Méchain *et al.*, 2011)。

我们利用古田山24 ha森林动态监测样地的数据来检验以上3个假设, 分析种子大小、重量、扩散方式与物种聚集强度的关系, 从而了解种子性状对物种空间分布格局的影响, 探讨亚热带森林中扩散限制对维持生物多样性的重要性。

1 材料与方法

1.1 样地概况

研究样地位于浙江古田山国家级自然保护区(29°10'19.4"—29°17'41.4" N, 118°03'48.7"—118°11'12.2" E)的柏树坑。保护区总面积为8,107 ha, 保存着完好的中亚热带典型常绿阔叶林, 共有种子植物155科689属1,375种(于明坚等, 2001)。

古田山属我国亚热带季风气候区, 具有温暖湿润、雨量充沛的气候特点。年平均降雨量1,963.7 mm, 年平均温度15.3℃, 最高气温为38.1℃, 最低气温为-6.8℃, 无霜期约250 d。土壤类型主要有红壤、黄红壤、红黄壤和沼泽土4大类。

古田山样地具体位置为29°15'6.1"—29°15'20.6" N, 118°07'6.0"—118°07'24.0" E, 面积为24 ha (600 m × 400 m)。样地内地形起伏变化较大, 最高海拔为714.9 m, 最低海拔为446.3 m; 平均坡度为37.5°。样地植被以甜槠(*Castanopsis eyrei*)、木荷(*Schima superba*)为优势种, 群落垂直结构基本可分为乔木层、灌木层和草本层, 林下植物分布较为稀疏, 是典型的亚热带常绿阔叶林(祝燕等, 2008)。

1.2 数据收集方法

1.2.1 样地调查

根据CTFS (Center for Tropical Forest Science) 固定样地调查方法, 对样地内胸径大于1 cm的个体进行调查, 记录每个个体的物种名称、胸径、坐标和生长状况等。共调查140,700个个体, 分属于49科104属159种。

1.2.2 种子性状

在样地内或者样地附近, 每个树种选择至少5个个体, 收集其30–200个成熟且新鲜的种子, 测量种子长轴的长度, 并在80℃条件下烘干48 h得到干重, 再计算每个物种的种子大小和种子重量的平均值(Liu *et al.*, 2012)。用种子的长轴长表示种子大小, 用种子干重表示种子重量。

根据种子或者果实的形态将古田山样地的树种分为以下几种类型: (1)喷射扩散型, 也称为无助

力扩散物种, 如金缕梅科的灰白蜡瓣花(*Corylopsis glandulifera* var. *hypoglauca*), 其果实为蒴果, 果实开裂即完成种子的扩散; (2)风力扩散型, 如槭树科的紫果槭(*Acer cordatum*), 其果实为翅果, 借助风力作用扩散; (3)动物扩散型, 如浆果通常通过鸟类取食并排泄传播, 坚果通常通过小型哺乳类动物搬运而传播。根据种子大小将动物扩散型物种进一步分为3种类型: 小于6 mm; 6–12 mm; 大于12 mm (Seidler & Plotkin, 2006; Du *et al.*, 2012), 分别记为动物扩散A1, A2和A3(表1)。

1.3 点格局分析

Ripley(1977)提出用点格局的方法来分析物种的空间格局, 常用的表示物种聚集强度的函数有K函数(Ripley's K function)和g函数(pair-correlation function)。由于g(r)函数消除了记忆效应, 同时能够清晰地反映不同尺度的空间格局, 因此本文选择g(r)函数来分析物种空间分布格局。g(r)函数的公式为:

$$g(r) = \frac{1}{2\pi r} \cdot \frac{dK(r)}{dr}$$

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{A} \sum_{i=1}^n \sum_{j \neq i} \frac{w_{ij}}{\lambda^2} I(d_{ij} \leq r)$$

式中A为样方面积, λ 为模型估计参数, 即样方内同种个体的密度, w_{ij} 为边界效应修正, d_{ij} 指两随机点间的距离, I 为指示函数(Baddeley & Turner, 2005)。

当 $g(r) = 1.0$ 时, 同种个体的空间分布为完全随机分布; $g(r) > 1.0$ 时为聚集分布; $g(r) < 1.0$ 时为均匀分布 (Wiegand & Moloney, 2004)。由于统计分析对样本量的限制, 我们只对个体数大于20的物种进行了分析。利用Monte-Carlo方法模拟99次, 得到95%的置信区间。

1.4 统计分析

1.4.1 功能性状的系统发育信号分析

采用通过分子系统发育关系重建方法建立的古田山样地156个物种的系统发育树(张金龙, 2011), 应用K值法来检测连续型功能性状的系统发育信号的强弱(Blomberg *et al.*, 2003)。Blomberg's K用布朗运动模型(Brownian motion model)模拟功能性状在进化过程中的动态变化。首先计算系统发育树末端物种性状数据的均方误差(MSE0), 再计算基于系统发育树的方差-协方差矩阵(variance-covariance

表1 不同扩散方式中种子或果实的性状
Table 1 Seed or fruit characteristics of species within each dispersal syndrome

扩散方式 Dispersal syndrome	果实类型 Fruit type	传播者 Disperser	物种数 No. of species	比例 %
喷射扩散 Ballistic dispersal	开裂蒴果 Explosive capsule	无 No	4	4.49
风力扩散 Wind dispersal	蒴果、荚果、翅果 Capsule, pod, and winged nut	风力 Wind	15	16.85
动物扩散 Animal dispersal				
A1 (< 6 mm)	浆果、核果、蒴果 Berry, drupe, and capsule	动物 Animal	36	40.45
A2 (6–12 mm)	浆果、核果、蒴果 Berry, drupe, and capsule	动物 Animal	23	25.84
A3 (>12 mm)	浆果、核果、蒴果 Berry, drupe, and capsule	动物 Animal	11	12.40

matrix)的均方误差(MSE), MSE0/MSE比值的实际值与期望值之比即为 K 值。与以布朗运动模型模拟的进化方式作比较, 若 K 值大于1, 则性状表现出较强的系统发育信号; 若 K 值小于1, 则性状表现出较弱的系统发育信号。再应用零模型来检验系统发育信号是否显著。以功能性状的进化与系统发育无关为零假设, 即随机交换系统进化树上的物种, 模拟999次, 生成零假设下功能性状进化 K 值的零分布, 从而获得 K 统计量95%的置信区间(Blomberg, 2003; 金冬梅, 2010)。

1.4.2 系统独立比较(phylogenetically independent contrasts, PIC)

物种的部分性状与系统进化历程有关: 在系统发育保守假设下, 亲缘关系越近的物种, 其性状差异就越小。自变量的样本独立是应用线性回归模型的基本要求。因此, 研究种子性状、物种多度与聚集强度的关系时, 必须通过系统独立比较的方法排除系统发育的影响。Felsenstein(1985)提出的独立比较方法采用布朗运动模型, 假设性状的分歧程度与进化时间成正比, 依据系统关系的拓扑结构通过数学方法处理 N 个原始性状, 将其转化为 $N-1$ 个相互独立且属于同一总体分布的差值。其差值在理论上是系统独立的, 可以进行相关分析和线性回归分析(金冬梅等, 2008)。

1.4.3 方差分析

应用单因素方差分析(one-way analysis of variance)来检验聚集强度在不同的扩散方式间是否存在显著性差异。

古田山样地共有159种木本植物, 其中通过种子雨收集器收集到可获取种子性状的物种有127种。点格局分析对于样本量有一定要求, 一般选择多度大于20的物种, 样地内有104种。综合两个方面

表2 古田山24 ha森林动态监测样地不同尺度上分布格局呈显著聚集分布的树种的百分比

Table 2 The proportion of tree species with significantly aggregated distribution pattern in 24-ha Gutianshan Forest Dynamics Plot at different scales

尺度 r (m)	聚集分布 Aggregated distribution	随机分布 Random distribution	规则分布 Regular distribution
(0, 5]	94%	6%	0
(5, 10]	95%	5%	0
(10, 15]	94%	6%	0
(15, 20]	92%	8%	0

的要求, 古田山样地中满足要求的物种共有89种。

以上计算应用R软件完成。其中物种的空间分布格局通过spatstat包(Baddeley & Turner, 2005)分析, 系统发育信号应用picante包(Kembel *et al.*, 2010)检验, 系统独立比较通过ape包(Paradis *et al.*, 2004)分析。

2 结果

2.1 物种空间分布格局

古田山亚热带常绿阔叶林24 ha森林动态监测样地中, 物种的空间分布为聚集格局(表2, 图1), 在20 m的范围内有90%以上的物种为聚集分布(表2)。以杨梅(*Myrica rubra*)为例, 大约在40 m范围内, $g(r)$ 的函数值大于1, 表明其空间分布格局是聚集分布(图2)。在不同的尺度上, 物种的聚集强度呈现出一定的规律。随着尺度增大, $g(r)$ 的函数值逐渐减小, 表明聚集强度逐渐减弱, 因此物种的空间分布格局是尺度依赖的。函数 $g(r)$ 在表现不同尺度范围内空间分布格局的差异方面具有一定的优势。

2.2 物种多度和聚集强度的关系

物种的空间聚集强度随着物种多度的增加而

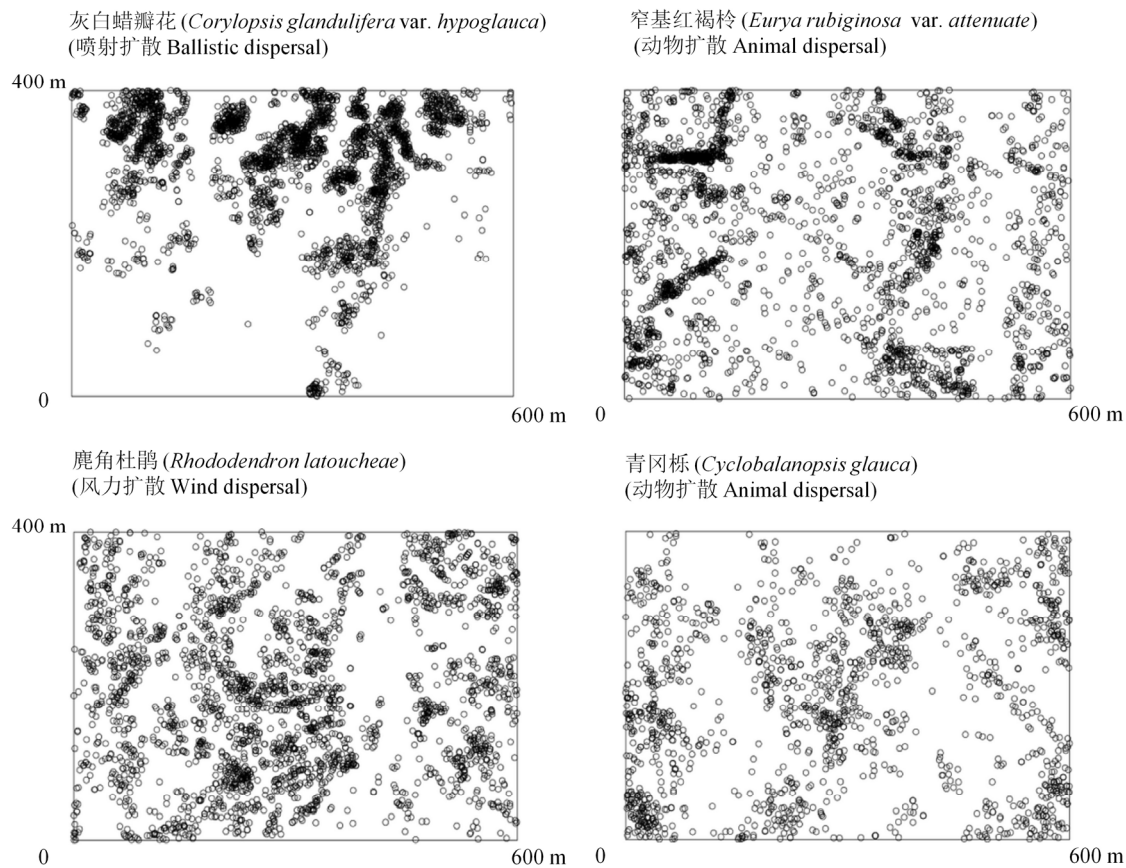


图1 古田山24 ha森林动态监测样地中具有不同种子传播方式的4个树种的空间分布
Fig. 1 Spatial distribution maps of four species with different seed distribution modes in 24-ha Gutianshan Forest Dynamics Plot

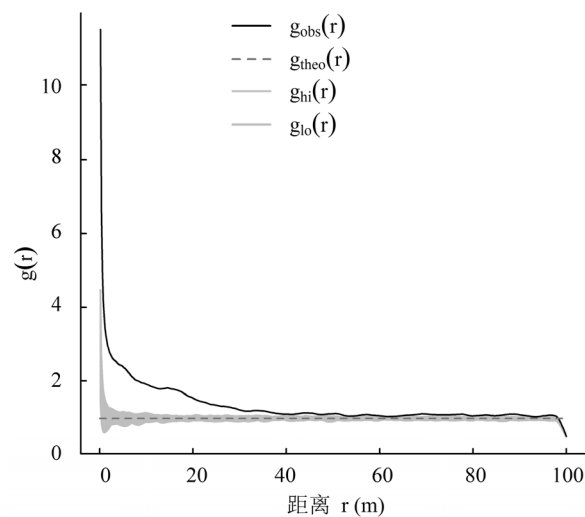


图2 杨梅在不同尺度的聚集强度 $g(r)$
Fig. 2 The aggregation intensity $g(r)$ of *Myrica rubra* at different scales

减弱(图3)。不同尺度上聚集强度的系统发育信号分析表明, 聚集强度在25 m范围内表现出显著的系统发育信号, 同时物种多度也表现出显著的系统发育信号(表3)。无论是否排除系统发育信号, 物种的空

表3 古田山24 ha森林动态监测样地中种子性状和其他参数的系统发育信号分析
Table 3 Phylogenetic signal analysis of seed traits and other parameters in 24-ha Gutianshan Forest Dynamics Plot

参数 Parameters	K	P
Log (seed size)	0.549	0.001
Log (seed mass)	0.657	0.001
Log (species abundance)	0.216	0.001
$g(r = 5)$	0.372	0.070
$g(r = 10)$	0.423	0.028
$g(r = 15)$	0.454	0.017
$g(r = 20)$	0.363	0.007
$g(r = 25)$	0.224	0.051
$g(r = 30)$	0.144	0.227

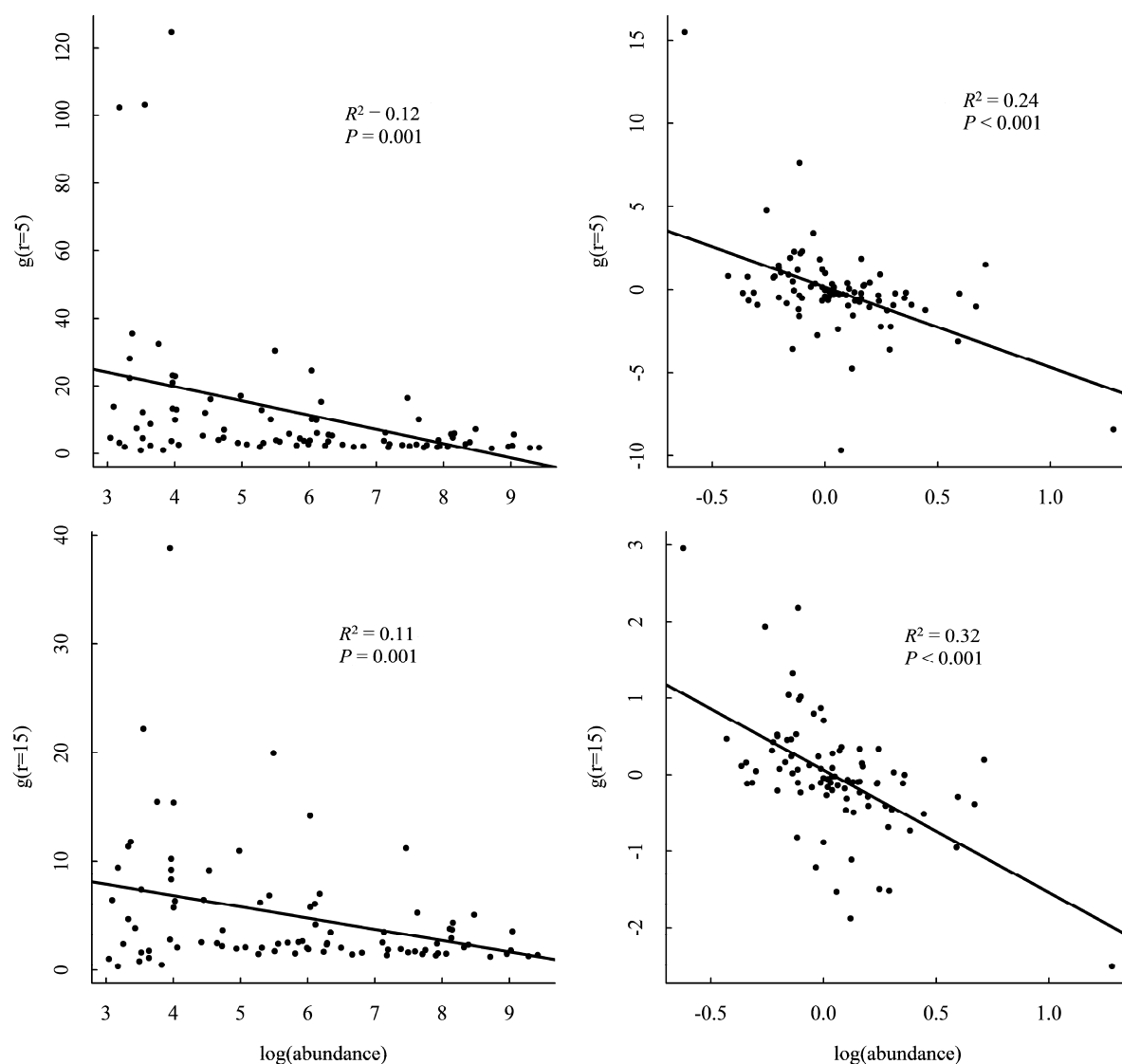


图3 物种多度和聚集强度在5 m或15 m范围内的关系。上面两图表示5 m尺度范围;下面两图表示15 m尺度范围。左侧两图未考虑系统发育信号;右侧两图用PIC方法排除了系统发育信号。

Fig. 3 The relationships between species abundance and aggregation intensity within ranges of 5 meters or 15 meters. The upper panels show relationships between species abundance and aggregation intensity in 5 meters, and the lower panels show relationships in 15 meters. The left panels show relationships between species abundance and aggregation intensity without considering phylogenetic relationship among species. The right panels show relationships between species abundance and aggregation intensity after accounting for the phylogenetic relationship among species.

间聚集强度都随着物种多度的增加而减弱(图3)。同时应用PIC方法排除系统发育信号后,在同一尺度下物种多度和聚集强度的相关性增加,如:在尺度为15 m时,物种多度和聚集强度的相关系数(R^2)由0.11增加到0.32。而在25 m范围内,虽然聚集强度也表现为显著的系统发育信号,但是用PIC方法排除系统发育信号后,只能在5 m和15 m尺度得到物种多度和聚集强度显著的负相关关系。因此,本文重

点比较了5 m和15 m尺度下系统发育对物种多度与聚集强度之间相关关系的影响。

2.3 种子性状和空间聚集强度的关系

2.3.1 种子大小、种子重量

古田山样地的种子大小、种子重量以及聚集强度均表现出较强的系统发育信号(表3),因此进一步应用PIC方法来检验种子大小、种子重量分别与聚集强度的关系。结果显示:古田山样地的所有物种

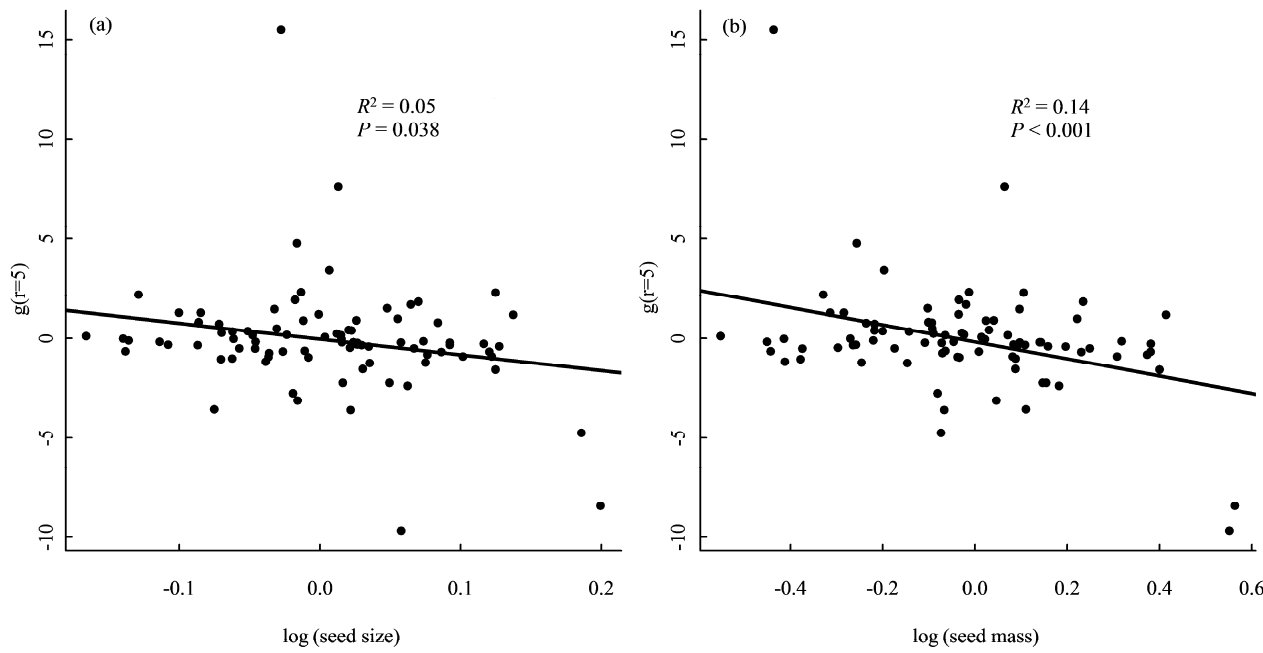


图4 种子大小(a)和种子重量(b)在5 m范围内分别与聚集强度的关系
Fig. 4 Seed size (a) and seed mass (b) are associated with aggregation intensity of 5 m scale.

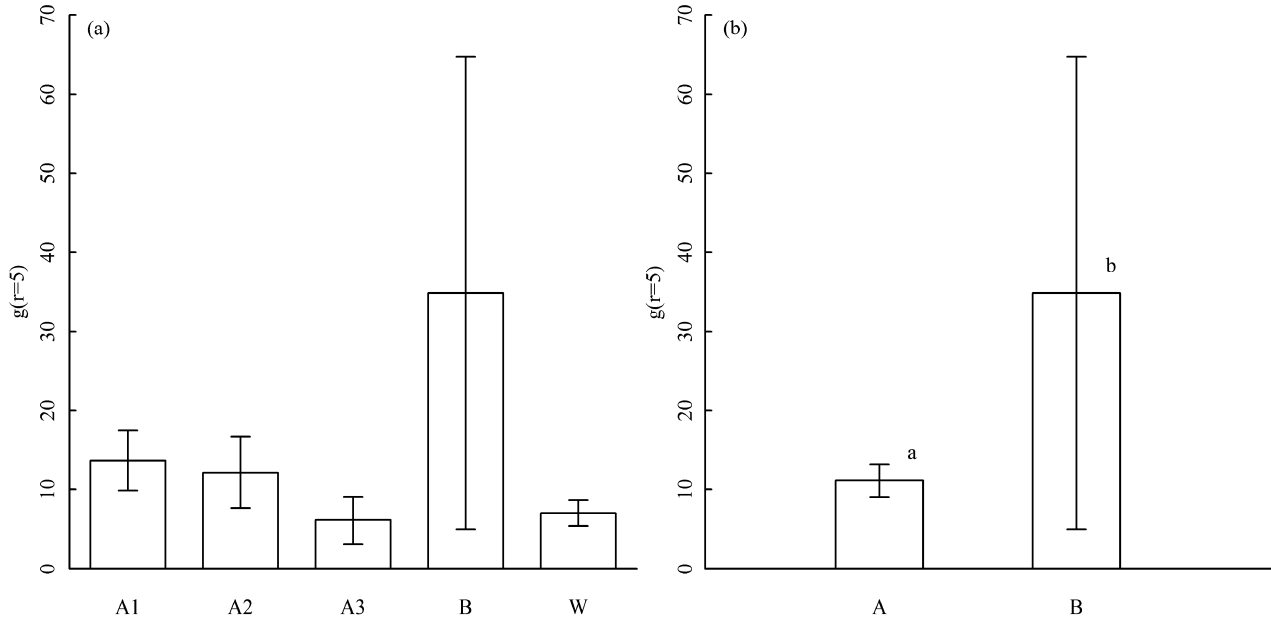


图5 不同扩散方式的树种在5 m范围内平均聚集强度的变化(平均值 \pm SD)。(a)图所示5种扩散方式的物种间聚集强度无显著差异($F_{4,84} = 1.497$, $P = 0.21$); (b)图显示聚集强度在无助力扩散物种和有助力扩散物种这两组扩散方式间差异显著($F_{1,87} = 4.439$, $P = 0.038$)。A1: 动物扩散< 6 mm; A2: 动物扩散6–12 mm之间; A3: 动物扩散> 12 mm; B: 喷射扩散(无助力扩散); W: 风力扩散; A: 有助力扩散。

Fig. 5 The variation of mean aggregation intensity of tree species among dispersal syndromes at 5 m scale (mean \pm SD). The left panel (a) shows that aggregation intensity is not significantly different among five dispersal syndromes ($F_{4,84} = 1.497$, $P = 0.21$), while the right panel (b) shows that aggregation intensity is significantly different between two dispersal syndromes (ballistically dispersed species vs assisted dispersal species) ($F_{1,87} = 4.439$, $P = 0.038$). A1, Animal dispersal, < 6 mm; A2, Animal dispersal, 6–12 mm; A3, Animal dispersal, > 12 mm; B, Ballistic; W, Wind dispersal; A, Assisted-dispersal.

组合中,在5 m范围内的聚集强度都随着种子大小和种子重量的增大而减弱,但与种子大小的相关性($R^2 = 0.05$, $P < 0.05$)弱于与种子重量的相关性($R^2 = 0.14$, $P < 0.05$) (图4)。

2.3.2 扩散方式

在古田山树种的5种扩散方式中,喷射扩散的物种聚集强度最大,其余类型由强到弱依次为动物扩散(A1)、动物扩散(A2)、风力扩散(W)和动物扩散(A3),而不同扩散方式之间没有显著性差异($F_{4,84} = 1.497$, $P = 0.21$) (图5a)。如果根据有无扩散者将古田山样地的树种分为有助力扩散物种(Assisted-dispersal species)和无助力扩散物种(Ballistically dispersed species)两大类,那么,无助力扩散物种的聚集强度显著高于有助力扩散物种($F_{1,87} = 4.439$, $P = 0.038$) (图5b)。

3 讨论

3.1 物种空间聚集格局的普遍性

在古田山亚热带常绿阔叶林中,聚集格局在物种空间分布格局中占主导地位,这与在热带雨林、亚热带森林、温带森林的研究结果一致(Condit *et al.*, 2000; Li *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010)。同种个体的空间聚集分布能够减少种间的竞争排斥,使得种内竞争大于种间竞争,有利于物种共存,增加群落的物种多样性。此外,聚集强度又随着距离的增加而减弱,也就是说物种空间分布格局是尺度依赖的,故在研究物种空间分布格局时必须考虑尺度。

3.2 物种多度影响物种空间聚集强度

在植物群落中,多度反映了物种对资源的占有和利用能力,物种多度越大表明该物种在群落中占有的资源就越多(Grime, 1998; Condit *et al.*, 2000)。本研究中,物种多度和空间聚集强度呈负相关关系(图3),表明稀有种的聚集强度大于常见种。以上结论与Condit等(2000)和Li等(2009)的研究结果一致。常见种多度较大,适应性强,在群落中分布广,因此聚集强度较小;稀有种的多度小,对资源需求的特异性强,分布范围窄,因此稀有种的聚集强度要高于常见种。

3.2 种子性状影响物种空间聚集强度

3.2.1 种子大小和种子重量

种子大小和种子重量与聚集强度均呈显著的

负相关关系(图4)。其中种子大小与聚集强度的负相关关系支持假设I,与本文的预测结果一致,但是相关关系较弱;而种子重量与聚集强度呈负相关关系,否定假设II,与本文的预测结果相反。造成上述结果的可能原因是:在古田山89种木本植物中有78.65%是动物扩散型物种,因此,动物行为直接影响种子的扩散:大型的哺乳动物或鸟类通常取食较大的种子或果实(Muller-Landau *et al.*, 2008),并且其领域范围较广,能将种子扩散到较远的地方(Seidler & Plotkin, 2006)。古田山生境异质性高,不仅影响了动物传播行为,尤其是水流、山脊、沟谷等会影响小型哺乳动物的觅食范围,而且造成了不同生境中种子的成活率存在差异。因此,生境异质性是影响物种空间分布格局的潜在因素。

3.2.2 扩散方式影响聚集强度

在古田山样地中,不同扩散方式的物种其聚集强度没有显著性差异($F_{4,84} = 1.497$, $P = 0.21$),即5组扩散方式对物种聚集强度均没有显著的影响。但是,本研究中无助力扩散物种的聚集强度显著大于有助力扩散物种($F_{1,87} = 4.439$, $P = 0.038$),支持本文的假设III(图5),这与在热带森林中的研究结果一致(Seidler & Plotkin, 2006; Réjou-Méchain *et al.*, 2011)。Seidler和Plotkin (2006)研究发现,扩散方式显著地影响物种的聚集强度,且聚集强度在不同扩散方式中由强到弱依次为:喷射扩散的物种,风力扩散的物种以及动物扩散的物种。在动物扩散的物种中,聚集强度由强到弱依次为:种子 < 20 mm的物种,种子20–50 mm的物种,种子 > 50 mm的物种。但他们研究的马来西亚样地地势平缓,而古田山样地的生境异质性较大,有可能阻碍了哺乳类动物对大种子扩散的范围,使得部分动物扩散物种(A3)的聚集强度小于风力扩散物种。因此,生境异质性可能是影响古田山常绿阔叶林物种空间分布格局的重要因素。

本研究中,我们从种子自身的扩散能力出发,分析了种子性状(种子大小、种子重量、扩散方式)对物种空间分布格局的影响,发现扩散方式能够较好地反映扩散限制对聚集强度的影响,而种子大小、种子重量本身与聚集强度之间的相关关系微弱。由此可见,在亚热带森林中,种子的性状通过影响种子扩散能力进而引起物种聚集强度的变化,是影响物种空间分布格局的重要生态因素。

参考文献

- Baddeley A, Turner R (2005) Spatstat: an R package for analyzing spatial point patterns. *Journal of Statistical Software*, **12**(6), 1–42.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717–745.
- Cale WG, Henebry GM, Yeakley JA (1989) Inferring process from pattern in natural communities. *BioScience*, **39**, 600–606.
- Clark JS, LaDeau S, Ibanez I (2004) Fecundity of trees and the colonization-competition hypothesis. *Ecological Monographs*, **74**, 415–442.
- Clark JS, Macklin E, Wood L (1998) Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, **68**, 213–235.
- Clark JS, Silman M, Kern R, Macklin E, HilleRisLambers J (1999) Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, **80**, 1475–1494.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, LaFrankie JV, Lee HS, Losos E, Manokaran N, Sukumar R, Yamakura T (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418.
- Connell JH (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Populations* (eds den Boer PJ, Gradwell GR), pp. 298–312. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen.
- Dalling JW, Muller-Landau HC, Wright SJ, Hubbell SP (2002) Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology*, **90**, 714–727.
- Du YJ, Mi XC, Ma KP (2012) Comparison of seed rain and seed limitation between community understory and gaps in a subtropical evergreen forest. *Acta Oecologica*, **44**, 11–19.
- Felsenstein J (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, **125**, 1–15.
- Getzin S, Wiegand T, Wiegand K, He FL (2008) Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands. *Journal of Ecology*, **96**, 807–820.
- Greene DF, Johnson EA (1995) Long-distance wind dispersal of tree seeds. *Canadian Journal of Botany*, **73**, 1036–1045.
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902–910.
- He FL, Legendre P (2002) Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*, **83**, 1185–1198.
- Hubbell SP (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**, 1299–1309.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hu ZH (胡正华), Yu MJ (于明坚) (2005) Niche characteristics of dominant populations in *Cyclobalanopsis glauca* forest in Gutian Mountain. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), **24**, 1159–1162. (in Chinese with English abstract)
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Jin DM (金冬梅), Li Y (李妍), Sun SC (孙书存) (2008) Principles and applications of phylogenetic comparative methods: an overview. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **28**, 1247–1256. (in Chinese with English abstract)
- Jin DM (金冬梅) (2010) *Leaf Traits of Woody Species in East China Forests and Their Relationships with Climate* (中国东部森林木本植物的叶性状及其与气候的关系). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Jordano P, Forget PM, Lambert JE, Böhning-Gaese K, Traveset A, Wright SJ (2011) Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters*, **7**, 321–323.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Law R, Illian J, Burslem DFRP, Gratzer G, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN (2009) Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory. *Journal of Ecology*, **97**, 616–628.
- Li L, Huang ZL, Ye WH, Cao HL, Wei SG, Wang ZG, Lian JY, Sun IF, Ma KP, He FL (2009) Spatial distribution of tree species in a subtropical forest of China. *Oikos*, **118**, 495–502.
- Liu XJ, Swenson NG, Wright SJ, Zhang LW, Song K, Du YJ, Zhang JL, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS ONE*, **7**, e34767.
- Medellin R, Gaona O (1999) Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitat of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, **31**, 478–485.
- Montoya D, Purves DW, Urbietta IR, Zavala MA (2009) Do species distribution models explain spatial structure within tree species ranges? *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 662–673.
- Morlon H, Chuyong G, Condit R, Hubbell S, Kenfack D, Thomas D, Valencia R, Green JL (2008) A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, **11**, 904–917.
- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderon O, Condit R, Hubbell SP (2008) Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology*, **96**, 653–667.
- Nathan R, Muller-Landau HC (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278–285.
- Nystrand O, Granström A (2000) Predation on *Pinus sylvestris* seeds and juvenile seedlings in Swedish boreal forest in relation to stand disturbance by logging. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 449–463.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.

- Plotkin JB, Muller-Landau HC (2002) Sampling the species composition of a landscape. *Ecology*, **83**, 3344–3356.
- Plotkin JB, Potts MD, Leslie N, Manokaran N, LaFrankie J, Ashton PS (2000) Species-area curves, spatial aggregation, and habitat specialization in tropical forests. *Journal of Theoretical Biology*, **207**, 81–99.
- Rand TA (2000) Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *Journal of Ecology*, **88**, 608–621.
- Réjou-Méchain M, Flores O, Bourland N, Doucet JL, Feteke RF, Pasquier A, Hardy OJ (2011) Spatial aggregation of tropical trees at multiple spatial scales. *Journal of Ecology*, **99**, 1373–1381.
- Seidler TG, Plotkin JB (2006) Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, **4**, 2132–2137.
- Shen GC, Yu M, Hu XS, Mi X, Ren H, Sun IF, Ma K (2009) Species-area relationships explained by the joint effects of dispersal limitation and habitat heterogeneity. *Ecology*, **90**, 3033–3041.
- Wang X, Hao Z, Ye J, Zhang J, Li B, Yao X (2008) Spatial pattern of diversity in an old-growth temperate forest in Northeastern China. *Acta Oecologica*, **33**, 345–354.
- Wang XG, Wiegand T, Hao ZQ, Li BH, Ye J, Lin F (2010) Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, **98**, 674–686.
- Wiegand T, Moloney KA (2004) Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, **104**, 209–229.
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Okuda T (2007) Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. *Ecology*, **88**, 3088–3102.
- Yu MJ (于明坚), Hu ZH (胡正华), Yu JP (余建平), Ding BY (丁炳扬), Fang T (方腾) (2001) Forest vegetation types in Gutianshan Nature Reserve in Zhejiang. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)* (浙江大学学报农业与生命科学版), **27**, 375–380. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JL (张金龙) (2011) *Plant Phylogenetic Diversity Patterns and Their Environmental Determinants: From Local to Regional Scales* (植物系统发育多样性格局及其环境解释: 从群落到区域). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y (祝燕), Zhao GF (赵谷凤), Zhang LW (张俐文), Shen GC (沈国春), Mi XC (米湘成), Ren HB (任海保), Yu MJ (于明坚), Chen JH (陈建华), Chen SW (陈声文), Fang T (方腾), Ma KP (马克平) (2008) Community composition and structure of Gutianshan forest dynamics plot in a mid subtropical evergreen broad-leaved forest, east China. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), **32**, 262–273. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 王绪高 责任编辑: 周玉荣)