

# 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局

刘翔宇<sup>1,2,3</sup> 何 东<sup>1,2,3</sup> 田文斌<sup>4</sup> 宋彦君<sup>1,2,3</sup> 尹 芳<sup>1,2,3</sup> 许洛山<sup>1,2,3</sup> 程浚洋<sup>1,2,3</sup>  
阎恩荣<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; <sup>2</sup>浙江普陀山森林生态系统定位观测研究站, 浙江舟山 316100; <sup>3</sup>上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241; <sup>4</sup>普陀山公用事业管理中心, 浙江舟山 316100

**摘 要** 种间关联不仅反映种间的生态关系, 而且能在一定程度上启示群落构建过程与机制。该研究以浙江普陀山森林群落中的93种木本植物为对象, 基于二元数据的物种×样方矩阵检验了种对间的关联性。结果显示: 在10 m × 10 m和20 m × 20 m两种空间尺度下, 普陀山森林群落物种的空间分布总体上有显著的协变关系, 但是所观察到的4 278个物种对(93个物种的两两组合)中绝大部分不显著关联, 这在一定程度上支持了物种独立性假说。常见种之间的关联强度大于稀有种之间的关联强度, 表明物种多优度是种间关联特征的影响因子, 同时表明随机因素对物种共存有一定的影响。种间关联随机性检验发现, 反映实际群落种间关联特征的方差比率、显著比均落在随机群落(假定物种随机聚合)期望值的2.5%–97.5%阈限之外, 证明生态位过程在普陀山森林物种共存格局中也起一定作用。总体而言, 植物群落物种成分并不一定是特定物种的组合, 物种间的不关联或负关联也并不一定是生态位分化的结果, 物种多优度是影响物种空间关联的重要因素。

**关键词** 种间关联强度; 海岛; 多优度; 随机因素; 生态位过程

**引用格式:** 刘翔宇, 何东, 田文斌, 宋彦君, 尹芳, 许洛山, 程浚洋, 阎恩荣 (2017). 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局. 植物生态学报, 41, 1219–1227. doi: 10.17521/cjpe.2017.0170

## Patterns of species associations in woody plants in forest communities of Putuoshan Island, Zhejiang, China

LIU Xiang-Yu<sup>1,2,3</sup>, HE Dong<sup>1,2,3</sup>, TIAN Wen-Bin<sup>4</sup>, SONG Yan-Jun<sup>1,2,3</sup>, YIN Fang<sup>1,2,3</sup>, XU Ming-Shan<sup>1,2,3</sup>, CHENG Jun-Yang<sup>1,2,3</sup>, and YAN En-Rong<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; <sup>2</sup>Putuo Forest Ecosystem Research and Observation Station, Zhoushan, Zhejiang 316100, China; <sup>3</sup>Shanghai Key Laboratory for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, Shanghai 200241, China; and <sup>4</sup>Putuoshan Center of Public Utility Management, Zhoushan, Zhejiang 316100, China

### Abstract

**Aims** Interspecific associations can reflect how species are assembled into communities. The objectives of this study were to examine the patterns of woody species co-occurrence and to determine how species' abundance would affect species associations.

**Methods** Data from a total of 23 plots were used to test the interspecific associations of 93 woody plant species in forest communities of Putuoshan Island in Zhejiang Province. We compared the observed species associations with the expected patterns at random, and correlated interspecific association intensities with co-dominance propensity of species pairs.

**Important findings** Species distribution co-varied among plots at the spatial scale of either 10 m × 10 m or 20 m × 20 m, but the majority of the 4 278 species pairs were not significantly associated. Interspecific association intensities were positively correlated with co-dominance propensity of species pairs, indicating that species abundance is a key factor affecting the interspecific co-occurrence. The observed values of variance ratio and the proportion of significantly associated species pairs consistently fell outside of the 2.5th–97.5th percentiles of random expectations (i.e. randomly permuting species across plots), suggesting that deterministic processes also play a role in species associations on the Putuoshan Island. We conclude that the pattern of woody species co-occurrence on Putuoshan Island are structured by both niche and stochastic processes.

**Key words** species association intensities; sea island; co-dominance propensity of species pairs; stochastic factors; niche processes

收稿日期Received: 2017-06-29 接受日期Accepted: 2017-10-23

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: eryl@des.ecnu.edu.cn)

**Citation:** Liu XY, He D, Tian WB, Song YJ, Yin F, Xu MS, Cheng JY, Yan ER (2017). Patterns of species associations in woody plants in forest communities of Putuoshan Island, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1219–1227. doi: 10.17521/cjpe.2017.0170

种间关联是指不同物种在空间分布上的相互关联性(Dice, 1945; Sørensen, 1948; Sfenthourakis *et al.*, 2006)。物种空间关系是植物群落的重要结构要素, 往往是群落构建的结果。研究种间关联不仅有助于理解种间相互关系、生态种组的分化, 而且在一定程度上可启示群落构建过程与机制(Diamond, 1975; Pacala & Levin, 1997; Gotelli & McCabe, 2002)。

生态位理论认为, 群落构建是来自区域物种库的系列物种经过特定环境过滤和种间相互作用在局域生境中定居和共存的过程(Keddy, 1992)。通过特定环境筛的两个物种往往表现出相同的生境偏好和相似的生态习性, 进而可能在空间分布上表现为正关联。如果两个物种的生态位过度重叠进而产生强烈的竞争关系或对环境资源需求完全不同, 就会在空间分布上表现为负关联(Connor & Simberloff, 1983; Wiegand & Moloney, 2004)。然而, 中性理论认为物种共存与生态位分化无关, 物种在扩散限制的边界内随机聚合形成群落(Hubbell, 2001, 2005)。近年来, 有证据表明机会事件对塑造物种共存格局有一定的作用(Lieberman & Lieberman, 2007; Perry *et al.*, 2014)。尽管生态位理论和中性理论对物种共存的认识存在争议, 但是当代群落生态学的一个广泛共识是必须通过构建适当的物种共存的零模型去寻求生态位过程和机会事件在群落构建中的证据(Gotelli & McGill, 2006)。

根据Gleason (1926)的观点, 物种在扩散限制的边界内随机定殖, 并且任意物种的空间分布独立于其他物种。基于此, 就种间关联而言, 我们可以有以下预期: 第一, 在物种多样性足够丰富的给定区域内, 若物种分布的空间变异彼此独立, 则物种数的空间变异等于给定物种相对频度下的期望值; 第二, 大多数物种对不是显著的正关联或负关联, 而是随机关系, 即不显著关联; 第三, 常见种的种间关联性大于稀有种, 即种间关联在一定程度上是由物种多度决定的。与之相反, Clements (1916)的超有机体理论认为, 植物群落是生境条件和种间关系所限定的有机物种组合。若按照此观点, 则上述预期均不成立。至今, 关于这一问题的争议是开放性的, 有待于深入的事实检验和概念探讨。

海岛植物群落具有明显的边界, 在一定程度上提供了讨论物种扩散限制的合适背景, 从而可避免以往在大陆连续地理空间上研究种间关联时, 由取样而导致的物种扩散边界难以把握的问题。浙江普陀山岛是我国东部一个植被资源保存最完整的天然海岛, 分布着亚热带气候影响下的地带性植被类型, 物种多样性较高。本研究以浙江普陀山森林群落为研究对象, 主要探讨3个科学问题: (1)普陀山森林群落木本植物具有怎样的种间关联特征? 即物种的空间分布是否具有显著的协变关系? (2)正、负关联物种对的相对比例如何? (3)种间关联强度与物种多度有何关系? 常见种之间是否表现出更强的正关联? 本研究旨在通过回答以上问题, 研究随机过程对种间关联格局的影响, 利用物种在空间分布上的关联性来推断群落构建的动因, 从而推动种间关联机制和海岛森林群落构建过程的研究。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

普陀山(29.97°–30.03° N, 122.38° E)位于杭州湾南缘、舟山群岛东部海域, 西南距沈家门渔港6.5 km, 面积约12.5 km<sup>2</sup>, 海岸线长32.7 km。该地区气候属于季风海洋性气候, 年平均气温16 °C, 最热月8月平均气温25.8–28.0 °C, 最冷月1月平均气温5.2–5.9 °C。年降水量927–1 620 mm, 年平均相对湿度80%, 年无霜期251–303天。在中国植被区划中, 普陀山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*)林区中的天台、括苍山山地丘陵、岛屿植被片(中国植被编辑委员会, 1980)。由于较早的人类活动干扰, 普陀山原始植被破坏较为严重, 仅在寺庙周围和比较偏远的地段保存着典型常绿阔叶林的不同群落类型。经过近30年的封山育林保护, 普陀山恢复了大面积的次生植被, 目前处于常绿阔叶林演替的中前期阶段(阎恩荣等, 2018)。

### 1.2 样地设置与调查

在对普陀山植被进行全面踏查的基础上, 选取典型森林群落作为研究对象, 设置了以青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、香樟(*Cinnamomum*

*camphora*)、马尾松 (*Pinus massoniana*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、台湾蚊母树 (*Distylium gracile*)、天竺桂 (*Cinnamomum japonicum*) 等为优势种的群落样地共 23 个, 这些群落基本上涵盖了普陀山的自然、半自然森林类型。样地分布位置和群落类型见图 1。样地建设完成后, 采用统计样方法对每个样方的基本群落学特征进行调查, 调查内容包括高度大于 1.3 m 以上的植物的名称、高度、基(胸)径及其空间坐标。

### 1.3 种间关联性度量

首先根据 Schluter (1984) 的方差比率法 (*VR*) 检验物种空间分布的独立性。将 *VR* 定义如下:

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i) \quad (1)$$

$$P_i = n_i / N \quad (2)$$

$$S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (3)$$

$$VR = S_T^2 / \delta_T^2 \quad (4)$$

式中, *S* 为总物种数, *N* 为总样方数, *T<sub>j</sub>* 为样方 *j* 内出现的总物种数, *n<sub>i</sub>* 为物种 *i* 出现的样方数, *t* 为样方中物种的平均数, 即  $t = (T_1 + T_2 + \cdots + T_n) / N$ 。在独立性假设条件下, *VR* 的期望值是 1。当 *VR* > 1 时, 物种间的空间分布为正协变关系; 当 *VR* < 1 时, 种间为负协变关系; 当 *VR* = 1 时, 符合所有种无关

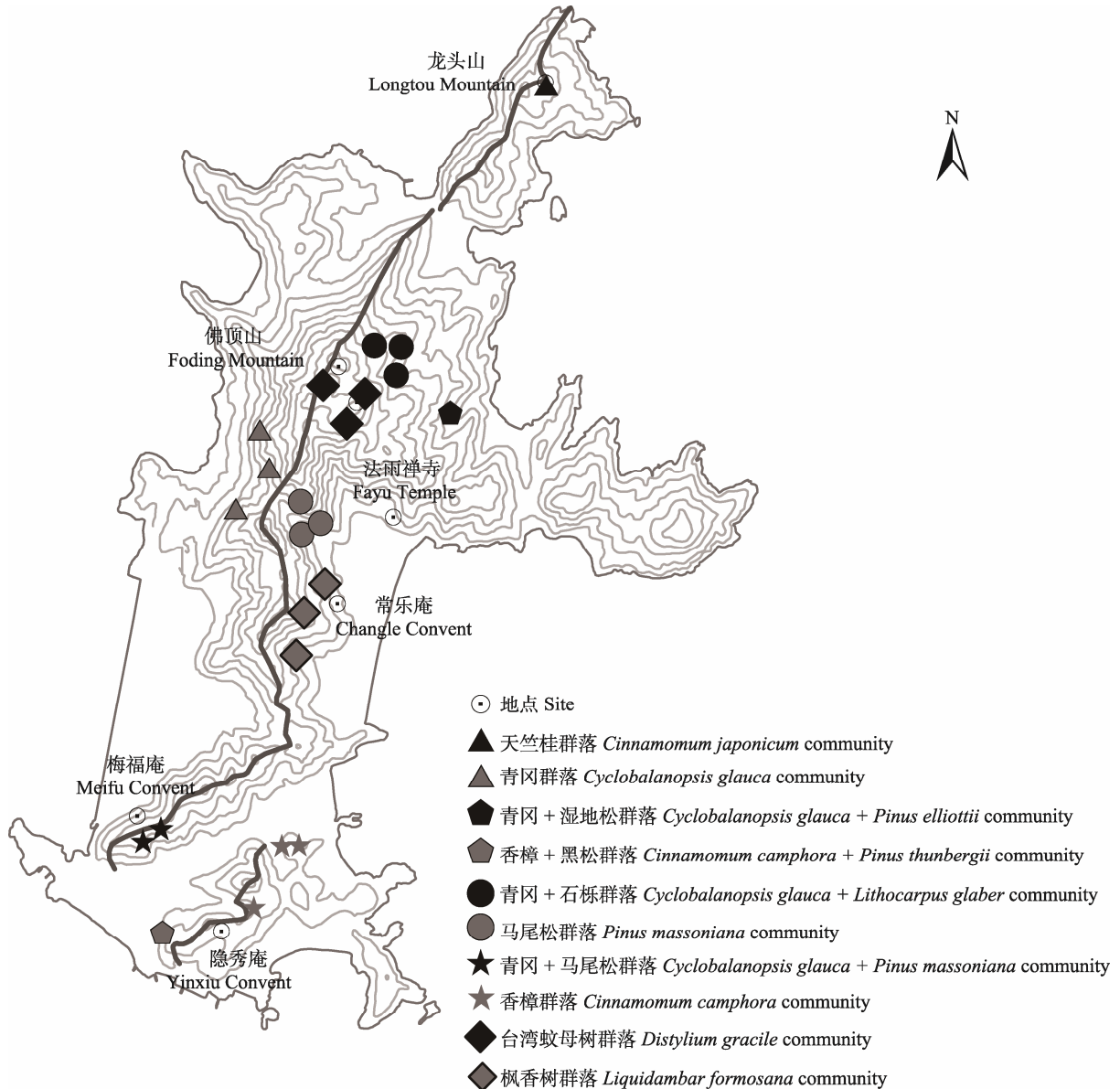


图 1 普陀山森林群落类型和样地位置。

Fig. 1 Locations and types of the forest communities studied on Putuoshan Island.

联的零假设。采用统计量  $W = VR \times N$  检验  $VR$  值偏离 1 的显著程度, 若种间关联不显著, 则  $\chi^2_{0.95N} < W < \chi^2_{0.05N}$  的概率有 90%。

种间关联是依赖于空间尺度的(Wiegand *et al.*, 2012)。本研究同时在两种空间尺度计算种间关联, 不仅直接使用 20 m × 20 m 的样方为分析单位, 又将 23 个样方划分为 92 个 10 m × 10 m 的子集, 对群落中出现的所有 93 种木本植物进行种间关联分析。选用联结系数  $AC$  (Yule, 1912) 量化种间关联强度,  $AC$  的计算公式如下:

$$\text{当 } ad \geq bc \text{ 时 } AC = (ad - bc) / (a + b)(b + d) \quad (5)$$

$$\text{当 } ad < bc, d \geq a \text{ 时 } AC = (ad - bc) / (a + b)(a + c) \quad (6)$$

$$\text{当 } ad < bc, d < a \text{ 时 } AC = (ad - bc) / (b + d)(d + c) \quad (7)$$

式中:  $a$  为两个物种同时出现的样方数,  $b$ 、 $c$  分别为仅有一个物种出现的样方数,  $d$  为两个种均未出现的样方数。 $AC$  值域为  $[-1, 1]$ ,  $AC$  值越趋近于 1, 表明种间正关联程度越强;  $AC$  值越趋近于 -1, 表明种间负关联程度越强;  $AC = 0$ , 物种间相对独立。然后根据  $2 \times 2$  列联表的  $\chi^2$  统计量检验成对物种间关联的显著性, 由于取样为非连续性取样, 因此非连续性数据的  $\chi^2$  值用 Yates (1934) 的连续性校正公式计算, 见公式(8)。

$$\chi^2 = [(|ad - bc| - N/2)^2 \times N] / [(a + b)(b + d)(c + d)(a + c)] \quad (8)$$

式中:  $N$  为总样方数,  $a$ 、 $b$ 、 $c$ 、 $d$  的意义与种间关联强度计算公式中相同。若  $\chi^2 < 3.841$  ( $p > 0.05$ ), 表示种间关联不显著; 若  $3.841 < \chi^2 < 6.635$  ( $0.01 < p < 0.05$ ), 则表示种间关联显著; 若  $6.635 < \chi^2$  ( $p < 0.01$ ), 则表示种间关联极显著。

为了进一步反映整个群落中物种的种间关联特征, 统计所有可能的物种对中正关联对数出现的比例, 定义为正关联比( $PPA$ ); 正关联对数与负关联对数的比例定义为正负比( $PNR$ ); 显著关联对数出现的比例定义为显著比( $PSA$ )。

#### 1.4 种间关联的零模型

为了回答种间关联是否为确定性过程驱动的结果, 假设物种是随机聚合的, 限定各物种的频度和各样方中的物种数, 随机置换各物种所出现的样地, 重复 1 000 次。然后计算 1 000 个随机群落正负关联比( $PNR$ )、正关联比( $PPA$ )、显著比( $PSA$ )和方差比( $VR$ )等种间关联特征。最后对比实际群落的种间关联特征值是落在随机群落相应特征值的 95% 阈限之

内还是之外。

#### 1.5 物种间关联强度与共优度的关系检验

$H$  指数是由 Hirsch (2005) 提出的评估研究人员学术产出数量与水平的指标, 基本上可以度量个体在社会或团体中的影响力。本研究引入  $H$  指数来代表物种的数量特征——多优度, 当一个物种的多优度为  $h$  时, 指该物种至少出现在  $h$  个样方中, 且每个样方中其多度至少达到  $h$ 。一个物种的  $H$  指数越高, 多优度越大, 代表该物种在样方中出现的频度越高, 多度也越高, 是群落中的优势种和区域上的广布种。将物种两两之间多优度的乘积定义为物种对的共优度, 用以反映两个种同时占优势的倾向。

普陀山森林群落种间关联强度与物种共优度的关系检验, 用 Mantel 相关性检验完成。以上数据分析通过 R.3.3.3 中 *ade4* (Dray & Dufour, 2007)、*spaa* 程序包(Zhang, 2013) 计算完成。

## 2 结果

### 2.1 普陀山森林群落的种间关联特征

参与分析的 93 个物种中, 在 20 m × 20 m 尺度, 多优度低于 5 的有 87 个, 占全部物种的 93.55%; 在 10 m × 10 m 尺度上, 多优度低于 5 的有 84 个, 占全部物种的 90.32%。两种空间尺度多优度均较高( $H > 5$ )的物种有: 枫香(*Liquidambar formosana*)、桫欏(*Eurya japonica*)、欏木(*Loropetalum chinense*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、柯(又称石栎)(*Lithocarpus glaber*)以及青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)。

对于 93 个物种 4 278 物种对而言, 在 20 m × 20 m 尺度上呈正关联的有 1 412 对(33.01%), 但具有统计显著性的不到 2% (即出现在同一群落的概率高于给定物种相对频度情况下的期望值), 绝大部分物种对(86.37%)不关联; 不过物种在不同群落间的分布表现为正协变关系( $VR = 2.84$ ,  $W = 65.33 > \chi^2_{0.05}$ ), 即各群落间的物种数变异度高于给定物种相对频度情况下的期望值(表1)。在 10 m × 10 m 尺度上, 物种在不同群落间的分布也有显著的协变关系( $VR = 1.33$ ,  $W = 124.92 > \chi^2_{1-0.05}$ ), 呈正关联的有 922 对(21.55%), 负关联的有 3 356 对(78.45%), 正负关联比( $PNR$ )为 27%。其中呈显著关联的种对有 625 个(14.61%), 包括 131 个物种对呈显著正关联, 494 个物种对呈显著负关联, 大部分物种对无显著

表 1 浙江普陀山岛不同空间尺度森林群落木本植物种间关联特征  
Table 1 Characteristics of species associations in forest communities at different spatial scales on Putuoshan Island, Zhejiang Province

	20 m × 20 m	10 m × 10 m
正负比 Ratio of positive to negative associations (PNR) (%)	49.00	27.00
正关联比例 Proportion of positive associations (PPA) (%)	33.01	21.55
负关联比例 Proportion of negative associations (PNA) (%)	66.99	78.45
显著比 Proportion of significant associations (PSA) (%)	13.63	14.61
显著正关联比例 Proportion of significant positive associations (%)	1.87	3.06
显著负关联比例 Proportion of significant negative associations (%)	11.76	11.55

关联(表 1)。

2.2 种间关联强度与物种共优度的相关性

在两种空间尺度下, 种间关联强度均与物种的共优度呈极显著正相关关系。在20 m × 20 m尺度, 对物种对的共优度做对数变换后, 解释度达到了10.36%; 在10 m × 10 m尺度, 当对物种对的共优度作对数变换后, 解释度达到了13.88% (图2)。此结果表明, 物种对的种间关联性在一定程度上是由于物种的频度和多度决定的。当物种对的共优度较高时, 联结系数更接近于1, 即物种对更倾向表现出强的正关联; 相反, 当物种对的共优度较低时, 代表两个物种是群落中的稀有种, 联结系数更接近于-1, 物种对更倾向表现出强的负关联。

2.3 种间关联与随机过程关系

在20 m × 20 m尺度,  $VR = 2.84$ 与 $PSA = 13.63\%$

的实际观察值均高于随机期望值的上限(97.5%); 正负关联比和正关联比的实际观察值 $PNR = 49.00\%$ 、 $PPA = 33.01\%$ 均落在随机群落期望值的2.5%–97.5%阈限内(图3)。在10 m × 10 m尺度, 代表物种总体关联性的 $VR$ 实际观察值为1.33, 代表物种显著关联对数出现比例的 $PSA$ 实际观察值为14.61%, 均落在随机期望值的上限(97.5%)之外; 正负关联比和正关联比的实际观察值 $PNR = 27.00\%$ 、 $PPA = 21.55\%$ 均低于随机群落期望值的下限(2.5%)(附录I)。

3 讨论

长期以来, 群落生态学和生物多样性研究的一个核心问题就是解释物种共存和群落构建机制。本研究在普陀山森林群落中发现: 93个物种组成4 278个物种对, 其中在10 m × 10 m尺度, 有625个物种对表现出显著的关联, 占总对数的14.61%; 在20 m × 20 m尺度, 有583个物种对表现出显著的关联, 占总对数的13.63%。这表明普陀山森林群落大部分物种是彼此无关的, 种对间的独立性较强, 与九连山常绿阔叶林乔木优势种种间关联性(简敏菲等, 2009)和井冈山栲属群落优势种的种间关联性(邓贤兰等, 2003)表现一致。这些结果在一定程度上支持 Gleason的物种独立性假说(Gleason, 1926)。值得强调的是, 我们的取样设计聚焦于典型群落, 而不是完全随机取样, 在此情形下我们仍然发现大多数物种是不显著关联的, 这更充分地说明: 即使看来“典

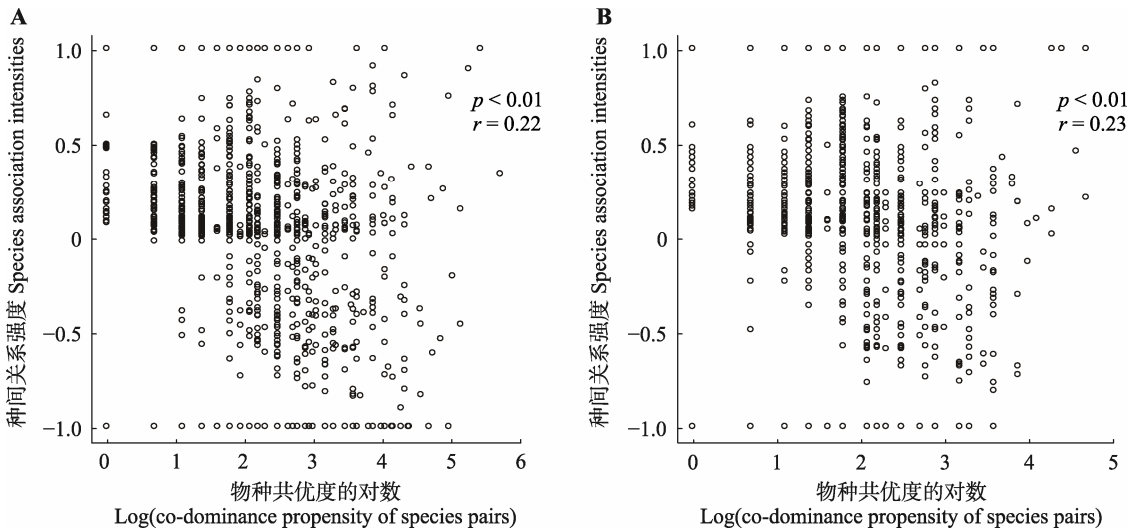


图 2 不同尺度物种共优度(对数化)与种间关联程度(AC)相关性。A, 10 m × 10 m尺度。B, 20 m × 20 m尺度。  
Fig. 2 The correlation between co-dominance propensity of species pairs (logarithmically transformed) and species association intensities (AC) at different spatial scales. A, 10 m × 10 m scale. B, 20 m × 20 m scale.



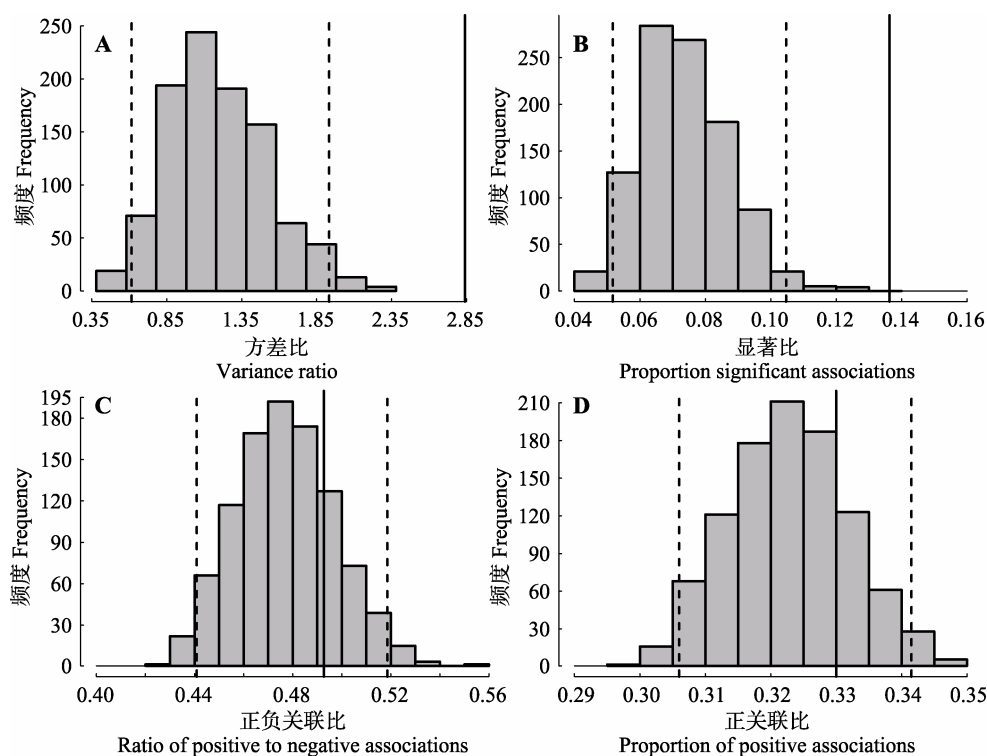


图3 20 m × 20 m尺度森林群落种间关联特征实际观察值与随机群落期望值。A, 方差比。B, 显著比。C, 正负关联比。D, 正关联比。实线代表实际观察值, 虚线为随机群落期望值的2.5%下限和97.5%上限。

**Fig. 3** Comparisons of observed species associations and expected species associations by chance in the 20 m × 20 m plots. A, Variance ratio. B, Proportion of significant associations. C, Ratio of positive to negative associations. D, Proportion of positive associations. Solid lines represent the observed values, and dash lines represent expected values in randomized communities with 2.5th–97.5th percentiles.

型”的群落, 也并不必然是有机的物种组合。

以往认为物种的生态习性和生境要求, 以及在局域尺度上物种生态位的分化是决定种间关联的主要因素(张峰和上官铁梁, 2000; 张金屯和焦蓉, 2003; Queenborough *et al.*, 2007; 周刘丽等, 2015)。然而, 本研究在不同空间尺度均发现物种的共优度与种间关联强度呈极显著的正相关关系, 表明种间关联在一定程度上受物种多度的影响。与此类似, Lieberman和Lieberman (2007)在美洲热带森林的研究中发现, 任意物种对成为最近邻体的频率可由物种的多度预测, 多数物种对的发生频率并不偏离随机期望。何东(2016)对黑石顶常绿阔叶林的研究也有同样的结果。这些研究结果与群落随机几何模型的预测相符(Gotelli & McGill, 2006; Wiegand *et al.*, 2012), 表明物种共存与否在一定程度上是随机扩散与定殖的结果。这对于我们解释物种共存具有重要意义。物种间的负关联并不完全是生境偏好差异或种间排斥作用的结果, 稀有种的有限扩散也可以导致空间分布上的相互隔离(即其在大部分群落中都不出现)。反之, 假如说物种间的正关联是生境偏

好一致以及种间促进作用的结果, 那么这种正关联也可以视为生态位作用对常见种之间高重叠概率的净效果。

我们发现, 在两种空间尺度, 普陀山森林群落正关联的物种对均远远低于负关联。一方面这显然与稀有种数量极大有关, 大量的负关联物种对数来自稀有种的扩散限制。稀有种在一定程度也是地理分布上的狭域种(Brown, 1984), 其空间分布本身是彼此隔离的, 这自然导致了负关联的物种对占有数量优势。另一方面, 普陀山许多森林群落处于人为干扰后的次生演替阶段, 在此阶段物种之间潜在的相关联系可能尚未建立。周先叶和王伯荪(2000)即认为当群落结构趋于稳定时, 正负关联比越高。

不过, 我们也发现在两种空间尺度下, 物种的空间分布是有一定协变关系的( $VR > 1$ )。而且, 假定物种在随机聚合的条件下生成随机群落后, 实际群落方差比( $VR$ )与显著比( $PSA$ )等种间关联特征值均落在1 000次随机群落期望值2.5%–97.5%阈限之外, 表明从种间关联角度来看, 生态位主导的确定性过程在普陀山森林群落构建过程中也起着一定作用。

群落构建过程中随机过程与确定性过程的相对重要性是依赖于空间尺度的, 有假说认为小尺度上随机性因素占主导而大尺度上生态位过程将凸显(Chase, 2014)。我们的确发现, 物种空间分布的协变程度在 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 尺度上更大( $VR = 2.84 > 1.33$ , 表1)。不过, 我们同时发现实际群落正负关联比( $PNR = 0.49$ )和正关联比( $PPA = 0.33$ )落在随机群落期望值2.5%–97.5%阈限之内, 就种间关联层面呈现出的随机性比 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 更明显。这可能是由于空间尺度扩大令物种间的频度差异减弱、潜在正关联的物种对数目提高所导致。就此而言,  $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 尺度上正负关联和正关联比低于随机期望更可能是这种小尺度恰恰凸显了物种间的频度差异使得潜在正关联的物种对数目下降所致, 并不必然是种间排斥作用主导的结果。

本研究中发现物种共优度, 即物种分布的频度和多度与种间关联程度存在极显著的正相关, 即常见种两两之间更容易表现强的正关联, 因此可以认为, 强的正关联在一定程度上是由于两个物种多度较高导致, 而并非完全由于它们具有生境趋同性或者正的相互作用。同时, 两个物种强的负关联或不关联也可能是由于稀有种的分布域有限造成了空间隔离, 而并非通常所认为的生境适应性存在差异或强烈竞争所致。综上所述, 除了物种的生态习性、生境需求和种间关系, 物种多度也是影响种间关联的重要因素。我们认为, 基于生态位理论无法单独解释普陀山森林群落构建和种间关联格局, 本研究也从种间关联角度证明了物种独立性和随机几何因素在普陀山森林物种共存格局中的重要作用。

**基金项目** 国家自然科学基金(31670438)和海洋公益性行业科研专项(201505009)。

**致谢** 感谢华东师范大学周刘丽、赵延涛、张晴晴、朱丹妮等同学在数据收集和野外收集数据中给予的帮助。

## 参考文献

- Brown JH (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 255–279.
- Chase JM (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25, 319–322.
- Clements FE (1916). *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Connor EF, Simberloff D (1983). Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: Null models and the evaluation of evidence. *Oikos*, 41, 455–465.
- Deng XL, Liu YC, Wu Y (2003). Interconnection among dominant plant populations of *Castanopsis* community in Jinggang Mountain Nature Reserve. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 531–536. (in Chinese with English abstract) [邓贤兰, 刘玉成, 吴杨 (2003). 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. 植物生态学报, 27, 531–536.]
- Diamond J (1975). Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 342–344.
- Dice LR (1945). Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, 26, 297–302.
- Dray S, Dufour AB (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical*, 22, 1–20.
- Gleason HA (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7–26.
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002). Species co-occurrence: A meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- Gotelli NJ, McGill BJ (2006). Null versus neutral models: What's the difference? *Ecography*, 29, 793–800.
- He D (2016). *Plant Functional Trait Variation and Community Assembly: A Case Study in a Subtropical Evergreen Forest*. PhD dissertation, Sun Yat-sen University, Guangzhou. (in Chinese with English abstract) [何东 (2016). 植物功能性状变异与群落构建:以黑石顶常绿阔叶林为例. 博士学位论文, 中山大学, 广州.]
- Hirsch JE (2005). An index to quantify an individual's scientific research output. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 16569–16572.
- Hubbell SP (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Science*, 293, 1772.
- Hubbell SP (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166–172.
- Jian MF, Liu QJ, Zhu D, You H (2009). Inter-specific correlations among dominant populations of tree layer species in evergreen broad-leaved forest in Jiulianshan Mountain of subtropical China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 33, 672–680. (in Chinese with English abstract) [简敏菲, 刘琪璟, 朱笃, 游海 (2009). 九连山常绿阔叶林乔木优势种群的种间关联性分析. 植物生态学报, 33,

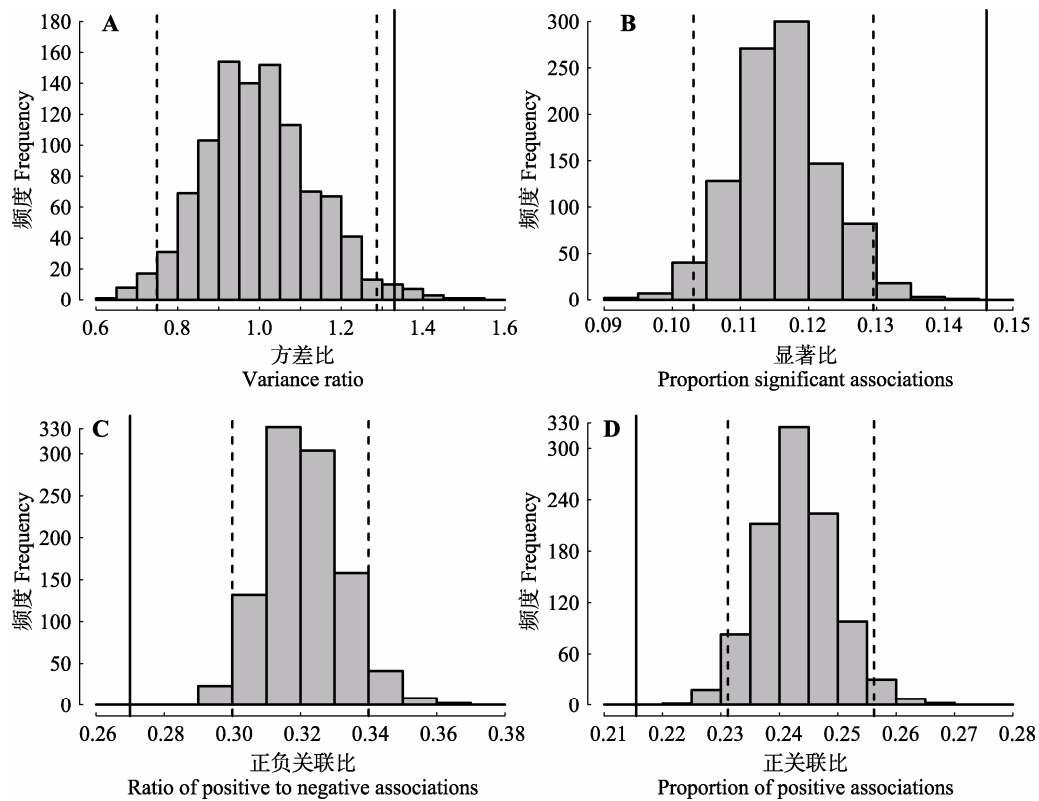
- 672–680.]
- Keddy PA (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Lieberman M, Lieberman D (2007). Nearest-neighbor tree species combinations in tropical forest: The role of chance, and some consequences of high diversity. *Oikos*, 116, 377–386.
- Pacala SW, Levin SA (1997). Biologically generated spatial pattern and the coexistence of competing species. In: Tilman D, Kareiva PM eds. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton, USA. 204–232.
- Perry GL, Miller BP, Enright NJ, Lamont BB (2014). Stochastic geometry best explains spatial associations among species pairs and plant functional types in species-rich shrublands. *Oikos*, 123, 99–110.
- Queenborough SA, Burslem DF, Garwood NC, Valencia R (2007). Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, 192, 193–207.
- Schluter D (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65, 998–1005.
- Sfenthourakis S, Tzanatos E, Giokas S (2006). Species co-occurrence: The case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 39–49.
- Sørensen T (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*, 5, 1–34.
- The Editorial Committee of Vegetation of China (1980). *Vegetation of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国植被编辑委员会 (1980). 中国植被. 科学出版社, 北京.]
- Wiegand T, Gunatilleke S, Gunatilleke N (2007). Species associations in a heterogeneous Sri Lankan dipterocarp forest. *The American Naturalist*, 170, E77–E95.
- Wiegand T, Huth A, Getzin S, Wang X, Hao Z, Gunatilleke CS, Gunatilleke IN (2012). Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 3312–3320.
- Wiegand T, Moloney K (2004). Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 104, 209–229.
- Yan ER, Zhao CL, Hu JF (2018). *Vegetation in Putuo Island—Type, Structure, Function and Management*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [阎恩荣, 赵慈良, 胡军飞 (2018). 普陀山植被——类型、结构、功能、管护. 科学出版社, 北京.]
- Yates F (1934). Contingency table involving small numbers and the  $\chi^2$  test. *Journal of the Royal Statistical Society*, 1, 217–235.
- Yule GU (1912). On the methods of measuring association between two attributes. *Journal of the Royal Statistical Society*, 75, 579–652.
- Zhang F, Shangguan TL (2000). Numerical analysis of interspecific relationships in an *Elaeagnus mollis* community in Shanxi. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 351–355. (in Chinese with English abstract) [张峰, 上官铁梁 (2000). 山西翅果油树群落种间关系的数量分析. 植物生态学报, 24, 351–355.]
- Zhang JL (2016). spaa: Species Association Analysis. R package version 0.2.2. <https://cran.r-project.org/web/packages/spaa/index.html>. Cited: 2016-06-09.
- Zhang JT, Jiao R (2003). Interspecific association between woody plants in Shenweigou of Guandi Mountains, Shanxi Province. *Bulletin of Botanical Research*, 23, 458–463. (in Chinese with English abstract) [张金屯, 焦蓉 (2003). 关帝山神尾沟森林群落木本植物种间联结性与相关性研究. 植物研究, 23, 458–463.]
- Zhou LL, Zhang QQ, Zhao YT, Xu MS, Cheng JY, Zhu DN, Song YJ, Huang HX, Shi QR, Yan ER (2015). Species association and correlation between vertical layers in *Liquidambar formosana* community in Tiantong Region, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1136–1145. (in Chinese with English abstract) [周刘丽, 张晴晴, 赵延涛, 许洛山, 程浚洋, 朱丹妮, 宋彦君, 黄海侠, 史青茹, 阎恩荣 (2015). 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. 植物生态学报, 39, 1136–1145.]
- Zhou XY, Wang BX (2000). An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 332–339. (in Chinese with English abstract) [周先叶, 王伯荪 (2000). 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. 植物生态学报, 24, 332–339.]

责任编辑: 张金屯 责任编辑: 王 薇



附录I 10 m × 10 m尺度森林群落种间关联特征实际观察值与随机群落期望值的差异

Appendix I Differences between observed species associations and expected species associations by chance at the 10 m × 10 m scale



**A**, 方差比。 **B**, 显著比。 **C**, 正负关联比。 **D**, 正关联比。 实线代表实际观察值, 虚线为随机群落期望值的 2.5% 下限和 97.5% 上限。

**A**, Variance ratio. **B**, Proportion of significant associations. **C**, Ratio of positive to negative associations. **D**, Proportion of positive associations. Solid lines represent the observed values, and dash lines represent expected values in randomized communities with 2.5th–97.5th percentiles.



扫码向作者提问