

• 研究报告 •

宝天曼国家级自然保护区落叶阔叶林 密度制约效应对树木存活的影响

刘晓静¹ 任思远² 李鹿鑫² 叶永忠² 袁志良² 王 婷^{2*}¹ (河南宝天曼国家级自然保护区管理局, 河南内乡 474350)² (河南农业大学, 郑州 450002)

摘要: 密度制约对物种共存起着重要作用。随着密度制约效应研究的深入, 亲缘关系较近的物种间表现出的密度制约效应逐渐被人们认识。本研究基于2009和2014年对宝天曼1 ha落叶阔叶林样地的2次调查数据, 利用广义线性混合模型分析了重要值排名前11位的物种不同邻域尺度的密度制约效应对不同径级(小径级($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$)、中径级($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$)、大径级($\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$))目标个体存活的影响。研究表明: (1) 5年间样地中 $\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$ 的所有个体的年均死亡率和增员率分别为5.85%和0.27%; (2) 有5个物种的个体存活率与同种邻体个体数及同种邻体胸高断面积极显著负相关; (3) 小径级个体的存活在5 m的邻域范围内受同种密度制约和谱系密度制约的影响都很显著; 中径级个体在3个尺度上受到的密度制约和谱系密度制约的影响都不大; 大径级个体在7.5 m、10 m邻域范围内受谱系密度制约影响显著。结果表明, 同种密度制约和谱系密度制约效应对宝天曼落叶阔叶林不同生长阶段的树木个体影响不同。

关键词: 密度制约; 广义线性混合模型; 邻体分析; 谱系密度制约

Detecting density dependence on tree survival in a deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve

Xiaojing Liu¹, Siyuan Ren², Luxin Li², Yongzhong Ye², Zhiliang Yuan², Ting Wang^{2*}¹ Baotianman National Nature Reserve Administrative Bureau, Neixiang, Henan 474350² Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002

Abstract: It has been found that density dependence plays a crucial role in determination of species distribution and coexistence, and the effect of negative density dependence also plays an important part among phylogenetically related species. Based on two census datasets in 2009 and 2014 of the 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve, generalized linear mixed models (GLMMs) were used to examine the density dependence on individual survival of the top 11 species (with high important value) at different neighborhood scales and different DBH sizes ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$, $5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$, $\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$). The results showed that (1) mean annual mortality and recruitment rate of individuals ($\text{DBH} \geq 1\text{ cm}$) were 5.85% and 0.27%, respectively; (2) survival rate of 5 tree species was negatively correlated with abundance or neighbor conspecific basal area; (3) density dependence and phylogenetic diversity exerted significant effects on survival of small individuals (at 5 m neighborhood scale), whereas no significant influence on medium trees. With increasing tree size, phylogenetic diversity exerted important effect on large individuals at 7.5 m and 10 m neighborhood scales. In conclusion, density dependence and phylogenetic diversity play different roles on tree survival at different life stages and neighborhood scales in the deciduous broad-leaved forest in Baotianman National Nature Reserve.

收稿日期: 2015-05-19; 接受日期: 2016-02-15

基金项目: 国家自然科学基金(31270493)、中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室 2012 年开放课题(LVEC-2012kf06)和林业公益性行业科研专项“气候变化对森林水碳平衡影响及适应性生态恢复(201404201)”

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: tingwang01@126.com

Key words: density dependence; generalized linear mixed models (GLMMs); neighborhood analysis; phylogenetic density dependence

树木的死亡和更新是影响森林群落结构动态变化的重要因素(Lewis et al, 2004)。有研究认为, 扩散限制(Hubbell, 2001)、环境选择(Harms et al, 2001; John et al, 2007)、竞争(Tilman, 1994)、各种干扰(White & Pickett, 1985)等对森林群落中个体的更新、死亡、迁入、迁出等过程有一定影响。群落的动态变化对解释物种共存和生物多样性维持机制至关重要(Kembel & Hubbell, 2006), 有关物种的共存机制是群落生态学研究的重要问题之一(Bagchi et al, 2014)。关于物种共存的一个重要理论是Janzen-Connell假说, 该假说认为同种成熟个体距离越近, 其专性天敌的密度和同种后代的密度会越高, 天敌和种内竞争使同种邻体表现出较低的更新率和存活率, 从而导致同种个体间距变大, 使得和它有相似资源需求但天敌不同的其他物种的存活率提高(Connell, 1970; Janzen, 1970), 进而促进物种共存并提高物种多样性。

Hubbell (1980)通过模拟研究发现, 少数物种在小尺度上有密度制约发生, 但不能用密度制约解释热带森林为什么存在高的物种多样性。也有研究指出, 在幼苗和幼树阶段, 密度或胸高断面面积过大会导致同种个体存活概率降低(Peters, 2003; Pigot & Leather, 2008), 同种密度制约效应引起的死亡可能是维持森林群落物种多样性的一个重要机制(He & Duncan, 2000; Peters, 2003)。Harms等(2000)的观测数据证明了从种子到幼苗的更新阶段, 密度制约能极大地提高幼苗个体的物种多样性。在幼苗及幼树阶段, 邻体密度制约效应更有可能倾向于通过昆虫、真菌、病原体等植食或者侵染的方式使植物死亡而发生(Bagchi et al, 2010), 现有研究大多支持病原体等微生物在密度制约过程中的作用(Liu et al, 2012; Bagchi et al, 2014)。微生物和植物之间存在寄生-被寄生的关系, 且微生物的扩散距离比较短, 其更可能形成距离制约的格局(Matos et al, 1999)。

近年来, 有研究发现近缘种个体之间也存在密度制约现象。相关研究表明, 病原菌和病毒主要感染亲缘关系较近的物种, 随着谱系距离(一般理解为物种间亲缘关系的远近)的增加, 物种被感染的

几率会显著下降(Gilbert & Webb, 2007)。一些研究发现植株邻体近缘种对目标个体的存活有较大的影响(Metz et al, 2010; Liu et al, 2012), 但随着植株的生长, 这种效应逐渐降低。目前大多数邻体的谱系密度制约研究对象都是幼苗或者幼树(Gonzalez et al, 2010; Uriarte et al, 2010)。Zhu等(2015)的研究表明, 在BCI (Barro Colorado Island)样地中处于生长后期的树木, 其个体生存也受到谱系密度制约的影响。

研究邻域内物种对不同生长阶段目标个体的影响, 有助于了解森林群落中物种的种内和种间相互作用及其对物种多样性的影响。邻域内物种对目标个体生长的影响为长期的累积效应, 它能最终决定其适合度。宝天曼国家级自然保护区地处暖温带向北亚热带的过渡区, 物种丰富, 然而有关当地物种共存机制的研究较少。2009年我们曾在宝天曼建立1 ha落叶阔叶林固定样地并完成首次调查, 2014年进行了复查。本文拟通过这两次的调查资料, 用不同径级来代替树木的不同生长时期, 使用广义线性混合模型分析不同尺度邻域内同种个体密度制约和谱系密度制约对树木存活的影响, 以探讨这两种效应对不同生长时期个体存活的影响的差异, 进而了解宝天曼落叶阔叶林的群落动态和物种共存机制。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

宝天曼国家级自然保护区(33°20'12"-33°35'43" N, 111°46'55"-112°03'32" E)位于河南省南阳市内乡县境内, 地处暖温带向北亚热带的过渡区, 森林覆盖率达89%, 植被以针阔混交林、落叶阔叶林为主, 优势树种以栎类(*Quercus* spp.)、槭树(*Acer* spp.)类、鹅耳枥(*Carpinus* spp.)类以及油松(*Pinus tabulaeformis*)和华山松(*Pinus armandii*)为主(张志铭等, 2010), 是中原地带少有的保存较完整的森林和野生动物类型生态区, 也是我国同纬度天然阔叶林保存最为完好的地区。该区属季风性大陆气候, 四季分明, 年均温度15.1℃, 年降水量885.6 mm, 年蒸

表1 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地2009和2014年两次调查概况
Table 1 Summary data of two census in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve in 2009 and 2014

径级 DBH size	物种数		个体数		死亡数(死亡率)	新增数(增员率)
	Number of species		Number of individuals		Number of mortality (mortality rate, %)	Number of recruitment (recruitment rate, %)
	2009	2014	2009	2014		
小径级 Small DBH size (1 cm ≤ DBH < 5 cm)	54	46	1,538	1,091	482 (31.34)	35 (2.28)
中径级 Medium DBH size (5 cm ≤ DBH < 10 cm)	39	35	600	523	197 (32.83)	120 (20.0)
大径级 Large DBH size (DBH ≥ 10 cm)	22	24	417	381	68 (16.31)	32 (7.68)
总计 Total (DBH ≥ 1 cm)	58	53	2,555	1,995	747 (29.24)	187

发量 991.6 mm, 相对湿度 68%。岩石主要有花岗岩、石灰岩和砂岩。土壤可分为山地棕壤、山地黄棕壤和山地褐土 3 类, 土壤 pH 值约 6.5。

1.2 研究方法

1.2.1 调查取样

参照BCI 50 ha热带雨林样地建设的技术规范(Condit, 1995), 于2009年在宝天曼国家级自然保护区海拔1,350 m处建立一个100 m × 100 m的天然次生落叶阔叶林样地。用全站仪将样地分成25个20 m × 20 m的样方, 每个样方又进一步分为16个5 m × 5 m的小样方。逐一测量记录样方内所有胸径(DBH) ≥ 1 cm的木本植物的编号、名称、胸径、坐标和生长状况等, 并于2014年进行复查。利用上述两次调查资料, 把样地内植物个体按径级划分为3个不同生命阶段, 分别为小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中径级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)和大径级 (DBH ≥ 10 cm)。统计两次调查中不同径级的个体数以及年均死亡率和年均增员率(表1)。其中, 年均死亡率为死亡总数/2009年总个体数/5, 年均增员率为2009年后新增个体数/2009年总个体数/5。

1.2.2 谱系树建立

将2009年首次样地调查记录到的58个物种及其相关的科属信息输入到网页版PhyloMatic软件, 运用数据库R20120829构建物种系统的谱系树。以被子植物分类系统III (APGIII, Bremer et al, 2009)为基础, 输入物种后自动输出谱系树并构建物种的谱系拓扑结构(Webb & Donoghue, 2005), 应用Phylocom软件(Webb et al, 2008)中的BLADJ算法, 通过分子或者化石数据进行定年的物种地质年代数据库拟合谱系拓扑结构的分支长度, 得到谱系树(Webb et al, 2008) (图1), 进而利用谱系关系分析样地内谱系密度制约对不同生长期个体存活的影响。

影响。

1.2.3 统计分析

广义线性模型可用于分析不同物种个体的存活与邻域同种和异种个体密度、同种和异种邻体胸高断面积的关系(Zhu et al, 2015)。本文选取样地中重要值排名前11位的物种的所有个体, 计算目标个体半径5 m、7.5 m、10 m内的邻域个体对其的影响。计算时以2009和2014年两次调查的目标个体是否存活为因变量(存活记为1, 死亡记为0), 同种邻体个体数(conspecific number, CON)、同种邻体胸高断面积(conspecific basal area, CONBA)、异种邻体个体数(heterospecific number, HET)、异种邻体胸高断面积(heterospecific basal area, HETBA)等作为自变量。邻域超出样地边界的个体不作为目标个体, 不在计算范围之内。

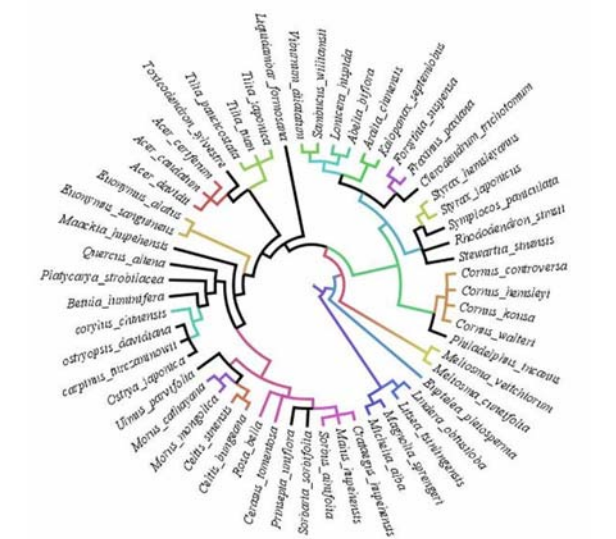


图1 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地木本植物物种的谱系关系
Fig. 1 Phylogenetic relationship among woody species in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

利用响应变量为二项分布的广义线性混合模型(generalized linear mixed models, GLMMs)来模拟重要值排名前11位的物种目标树个体邻域内同种密度、异种密度及谱系关系对该个体生存(存活/死亡)的影响。采用同种、异种邻体个体数和胸高断面面积作为模型的固定效应,因第一次调查的胸径对目标个体存活影响显著(Piao et al, 2013),故把该次数据进行对数转换后也作为模型的固定效应,不同物种对目标个体存活的影响作为模型的随机效应。使用邻域关联指数(neighborhood relatedness index, NRI)计算目标个体邻域内近缘种对该个体生存的影响(Metz et al, 2010),该NRI中的种间平均谱系距离用目标个体邻域内其他物种与该个体的谱系距离来描述,计算出每个目标个体邻域内谱系距离的平均值和标准差。

$$NRI = -1 \times (X_o - X_e) / X_{sd}$$

(1)

式中, X_o 为平均观测系统发育距离; X_e 为平均期望系统发育距离; X_{sd} 为平均期望系统发育距离标准差。

样地中邻域个体与目标树的系统发育距离平均谱系多样指数(average phylodiversity, APd)为 $-1 \times NRI$ 。

利用广义线性混合模型可以计算个体的生存几率:

$$y_{ij} \sim \text{binomial}(p_{ij})$$

(2)

$$\ln(-\ln(1-p_{ij})) = (\text{size}_{ij} + \text{CON}_{ij} + \text{HET}_{ij} + \text{HETBA}_{ij} + \text{CONBA}_{ij} + \text{NRI}_{ij})_{\text{fixed_part}} + (\beta)_{\text{random_part}}$$

(3)

式中, size为第一次调查的胸径, CON、CONBA、HET、HETBA、size作为模型的固定效应, β 为物种及样方编号作为模型的随机效应。其中, P_{ij} 为第j个树种第i株树的存活状态(存活记为1,死亡记为0),作为该模型的响应变量,对所有连续的解释变量进行标准化。

用AIC (Akaike's information criterion)对模型进行选择,模型拟合的AIC值越小,说明模型拟合度越好,如果模型的AIC值与最优模型的AIC值相差小于2,则表明二个模型差异不显著(Burnham & Anderson, 2002)。采用似然比(likelihood ratio test)检验随机效应变量是否显著。GLMMs模拟采用R软件中的lme4软件包完成。

2 结果

2.1 群落动态

2009–2014年的5年间,样地内DBH ≥ 1 cm的

树种由29科45属58种减少到28科40属53种,死亡个体数为747,新增小径级个体数为35个(表1)。小径级和中径级个体的死亡数较高,分别为482和197,死亡率分别为31.34%和32.83%,增员率分别为2.28%和20.0%,大径级个体的死亡率和增员率分别为16.31%和7.68%。总体来看,不同径级个体的死亡率都高于增员率,尤其是小径级个体较高的死亡率和较低的增员率,导致样地5年间产生较高的死亡率(29.24%)和较低的增员率(1.37%)。样地内不同物种的死亡情况也不同,因死亡率较高导致5年后消失的物种主要有海州常山(*Clerodendrum trichotomum*)、珍珠梅(*Sorbaria sorbifolia*)、美蔷薇(*Rosa bella*)、刚毛忍冬(*Lonicera hispida*)、毛楝(*Cornus walteri*)和接骨木(*Sambucus williamsii*)等6种。

根据两次调查数据得到样地内不同物种的重要值(表2)。2009年样地内重要值前3位($IV \geq 10$)

表2 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地重要值前20位物种的变化(2009–2014年)

Table 2 Importance value (IV) dynamics of top 20 species between 2009 and 2014 in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

物种 Species	拉丁名 Latin name	重要值 IV	
		2009	2014
槲栎	<i>Quercus aliena</i>	20.46	21.65
水榆花楸	<i>Sorbus alnifolia</i>	16.69	19.17
三桠乌药	<i>Lindera obtusiloba</i>	11.26	7.59
青榨槭	<i>Acer davidii</i>	9.62	10.88
野茉莉	<i>Styrax japonicus</i>	4.94	5.72
毛樱桃	<i>Cerasus tomentosa</i>	3.49	3.53
连翘	<i>Forsythia suspensa</i>	2.49	2.75
白檀	<i>Symplocos paniculata</i>	2.42	1.88
卫矛	<i>Euonymus alatus</i>	2.42	2.41
秦岭木姜子	<i>Litsea tsinlingensis</i>	2.38	
元宝槭	<i>Acer truncatum</i>	2.24	2.70
千金榆	<i>Carpinus cordata</i>	1.75	2.00
山梅花	<i>Philadelphus incanus</i>	1.59	1.35
暖木	<i>Meliosma veitchioru</i>	1.52	1.74
泡花树	<i>Meliosma cuneifolia</i>	1.44	1.59
马鞍树	<i>Maackia hupehensi</i>	1.55	
桦叶荚蒾	<i>Viburnum betulifolium</i>	1.32	1.59
四照花	<i>Dendrobenthamia japonica</i> var. <i>chinensis</i>	1.25	1.55
华东楸	<i>Tilia japonica</i>	1.06	
老鸱铃	<i>Styrax hemsleyanus</i>		1.02
灯台树	<i>Bothrocaryum controversum</i>		0.94
粉椴	<i>Tilia oliveri</i>		0.92
其他	Others	10.12	9.03

的树种为槲栎(*Quercus aliena*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia*)和三桠乌药(*Lindera obtusiloba*), 重要值分别为20.46、16.69和11.26; 而2014年重要值前3位的树种为槲栎、水榆花楸和青榨槭(*Acer davidii*), 重要值分别为21.65、19.17和10.88。5年间, 三桠乌药的重要值降低较多, 由11.26降为7.59; 而水榆花楸和青榨槭的重要值则增长较快, 分别由16.69和9.62增加到19.17和10.88。还有一些物种如老鸱铃(*Styrax hemsleyanus*)、灯台树(*Bothrocaryum controversum*)和粉椴(*Tilia oliveri*)的重要值增长较快, 5年间已成为样地内重要值前20位的重要物种。然而, 也有些物种因个体大量死亡导致重要值降低, 2014年没能出现在重要值前20位之列, 如秦岭木姜子(*Litsea tsinlingensis*)、马桉树(*Maackia hupehensis*)和华东椴(*Tilia japonica*)。

2.2 邻体分析

以样地中重要值排名前11位的物种个体存活状态为因变量, 进行邻体分析的结果见表3。从表3可以看出, 对同种邻体个体数(CON)来说, 水榆花楸的个体存活状态在各个尺度上与CON正相关, 三桠乌药在7.5 m和10 m尺度上与CON正相关, 野茉莉(*Styrax japonicus*)、毛樱桃(*Cerasus tomentosa*)、千金榆(*Carpinus cordata*)和暖木(*Meliosma veitchiorum*)分别在7.5 m和10 m尺度上与CON负相关。对同种邻体胸高断面积(CONBA)而言, 槲栎的个体存活状态在5 m和7.5 m尺度上与CONBA正相关, 水榆花楸、青榨槭、三桠乌药、野茉莉和白檀(*Symplocos paniculata*)在各尺度上与CONBA负相关, 元宝槭(*Acer truncatum*)和毛樱桃在10 m尺度上与CONBA负相关。

异种邻体个体数(HET)分析表明, 槲栎的个体存活状态在5 m和7.5 m尺度上与HET正相关, 水榆花楸、元宝槭和三桠乌药在各个尺度上与HET负相关; 对异种邻体胸高断面积(HETBA)而言, 槲栎的个体存活状态在各个尺度上均与HETBA负相关, 水榆花楸在各个尺度上与HETBA正相关, 野茉莉在5 m尺度上与HETBA正相关, 秦岭木姜子在5 m和7.5 m尺度上与HETBA正相关, 暖木在10 m尺度上与HETBA正相关。

2.3 邻域内同种和异种对不同生活阶段个体存活的影响

本研究所用模型可分为两类: (1)基本模型,

表3 宝天曼国家级自然保护区1 ha落叶阔叶林样地不同尺度下的邻体分析结果

Table 3 Result of neighborhood analysis for different scales with different species in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

种名 Species	参数 Parameter	邻体距离 Neighbourhood distance		
		5 m	7.5 m	10 m
槲栎 <i>Quercus aliena</i>	CON	0	0	0
	HET	+	+	0
	CONBA	+++	+	0
	HETBA	---	---	---
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	CON	+++	+++	+++
	HET	---	---	---
	CONBA	---	---	---
	HETBA	+++	+++	+++
青榨槭 <i>Acer davidii</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	---	---	---
	HETBA	0	0	0
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	CON	0	+	++
	HET	-	-	-
	CONBA	--	--	--
	HETBA	0	0	0
野茉莉 <i>Styrax japonicus</i>	CON	---	---	---
	HET	0	0	0
	CONBA	-	-	-
	HETBA	+	0	0
元宝槭 <i>Acer truncatum</i>	CON	0	0	0
	HET	--	-	--
	CONBA	0	-	--
	HETBA	0	0	0
毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	CON	--	--	-
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	-
	HETBA	0	0	0
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	-	--	--
	HETBA	0	0	0
秦岭木姜子 <i>Litsea tsinlingensis</i>	CON	0	0	0
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	++	+	0
千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	CON	0	-	--
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	0	0	0
暖木 <i>Meliosma veitchiorum</i>	CON	--	---	--
	HET	0	0	0
	CONBA	0	0	0
	HETBA	0	0	+

CON、CONBA、HET、HETBA分别表示同种邻体个体数、同种邻体胸高断面积、异种邻体个体数和异种邻体胸高断面积。0表示无显著相关性, +、++、+++分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著正相关, -、--、---分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著负相关。
CON, CONBA, HET and HETBA indicate conspecific number, conspecific basal area, heterospecific number and heterospecific basal area, respectively. 0 indicates non-significant relationships between survival and these variables. +, ++, +++ indicate significant positive correlations at $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$, respectively. -, --, --- indicate negative similar correlations at $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$ level, respectively.

把物种、样方编号、方位作为随机效应; (2)交互作用模型, 在基本模型的基础上, 把相互作用作为固定效应。通过比较两类模型的AIC值, 筛选出不同尺度下不同径级的最优模型(表4)。从表4中可以看出, 小径级个体在3个尺度上的最优模型均为交互作用模型, 中径级和大径级个体在3个尺度上的最优模型都为基本模型。

在不同尺度下不同径级的树木存活都受到了同种个体密度的影响(图2)。在5 m尺度下小径级个体受到的同种负密度制约效应的影响极显著, 随着尺度的增加, 负效应的影响降低, 在7.5 m和10 m尺度下大径级受到同种负密度制约效应影响(图2-CON)。同种胸高断面积在不同尺度对小径级(图3A1-3)和大径级(图3C1-3)个体的存活都表现出负效应; 异种个体密度在不同尺度对小径级个体的存活表现为极显著的正效应, 对中径级和大径级个体的存活表现出促进作用, 对大径级个体存活的影响在7.5 m和10 m尺度下达到显著(图2-HET)。异种胸高断面积在5 m尺度下对小径级个体的存活表现为极显著的正效应(图3A1), 对中径级(图3B1-3)和大径级(图3C1-3)个体存活表现出一定的负效应, 但这一效应并不显著; 5 m尺度下小径级个体存活受到亲缘关系较近的个体密度的正效应达到极显著,

大径级个体在7.5 m和10 m的尺度上受亲缘关系较近的个体密度的影响比较显著(图2-NRI)。

3 讨论

3.1 更新动态

通过对宝天曼落叶落叶林1 ha样地两次调查的数据分析, 发现5年间样地中DBH ≥ 1 cm的个体年均死亡率为5.85%, 增员率为0.27%。与2009年调查数据相比, 2014年样地中秦岭木姜子、马鞍树、华东椴等3个物种因个体大量死亡导致其重要值下降到20位之后。相关的固定样地调查结果发现, 多数样地都有一定的个体死亡率。如BCI样地中DBH > 1 cm的个体在1982–1995年间的年均死亡率为2.64%, 补员率为2.87%, 马来西亚Pasoh样地在1986–1996年间的年均死亡率为1.46%, 补员率为1.65% (Condit et al, 1999), 古田山样地2002–2007年间的年均死亡率为2.02%, 补员率为6.65% (汪殷华等, 2011)。比较不同固定样地的研究可以看出, 宝天曼样地个体(DBH > 1 cm)的年均死亡率(5.85%)较高, 而增员率(0.27%)较低。

与以上3个站点相比, 引起宝天曼样地中较高死亡率和较低补员率的一个可能原因是样地内资源不能满足部分物种的生态需求。树种个体大量死

表4 不同尺度下不同广义线性混合模型(GLMMs)的AIC值
Table 4 AIC values of different GLMMs (generalized linear mixed models) at three scales (r) in a 1-ha deciduous broad-leaved forest plot in Baotianman National Nature Reserve

模型类型 Model type		邻体距离 Neighbourhood distance								
		5 m			7.5 m			10 m		
		小 Small	中 Me- dium	大 Large	小 Small	中 Me- dium	大 Large	小 Small	中 Medium	大 Large
基本模型 Basic model	d+n+h+(sp+20s) _{random}	1,484.06	355.5304	380.3177	1,483.798	355.0877	372.4036	1,484.64	359.2236	373.3339
	d+c+b+(sp+20s) _{random}	1,480.921	355.6752	378.72	1,482.687	355.3472	371.565	1,479.719	355.676	371.266
	d+n+h+c+b+(sp+20s) _{random}	1,483.84	359.2017	381.6294	1,485.789	358.0195	370.1479	1,483.541	357.485	369.087
	d+n+h+c+b+i+(sp+20s) _{random}	1,485.83	356.6697	379.306	1,487.509	356.979	372.125	1,485.34	357.0264	370.084
交互作用 模型 Interaction model	d*(n+h) +(sp+20s) _{random}	1,484.249	359.3985	382.5019	1,485.738	358.9014	374.9681	1,486.79	358.066	375.3167
	d*(n+h+i) +(sp+20s) _{random}	1,488.12	359.3586	384.9341	1,489.323	362.611	378.8982	1,489.957	361.7479	378.8444
	d*(c+b) +(sp+20s) _{random}	1,475.82	358.6642	378.6484	1,479.193	357.8086	375.5305	1,481.48	359.2018	374.0463
	d*(c+b+i) +(sp+20s) _{random}	1,479.6	358.9814	380.8261	1,473.86	361.5722	379.2916	1,481.13	363.1487	377.7625
	d*(n+h+c+b) +(sp+20s) _{random}	1,480.32	366.2005	383.7345	1,475.386	365.396	377.4086	1,479.243	375.7429	375.7429
	d*(n+h+c+b+i) +(sp+20s) _{random}	1,474.3	366.2815	386.4617	1,474.083	369.1937	381.3527	1,480.58	368.7947	379.6699

c: CONBA, 同种邻体胸高断面积; b: HETBA, 异种邻体胸高断面积; d: 胸径(DBH); h: HET, 异种邻体个体数; i: NRI, 邻域关联指数; n: CON, 同种邻体个体数; sp为物种名; 20s为样方号。小、中、大分别表示小径级(1 cm ≤ DBH < 5 cm)、中径级(5 cm ≤ DBH < 10 cm)和大径级(DBH ≥ 10 cm)。
c, CONBA, conspecific basal area; b, HETBA, heterospecific basal area; d, diameter at breast height (DBH); h, HET, heterospecific number; i, NRI, neighborhood relatedness index; n, CON, conspecific number; sp, Species name; 20s, No. of sample plot. Small, medium and large indicate small DBH class (1 cm ≤ DBH < 5 cm), medium DBH class (5 cm ≤ DBH < 10 cm), and large DBH class (DBH ≥ 10 cm), respectively.

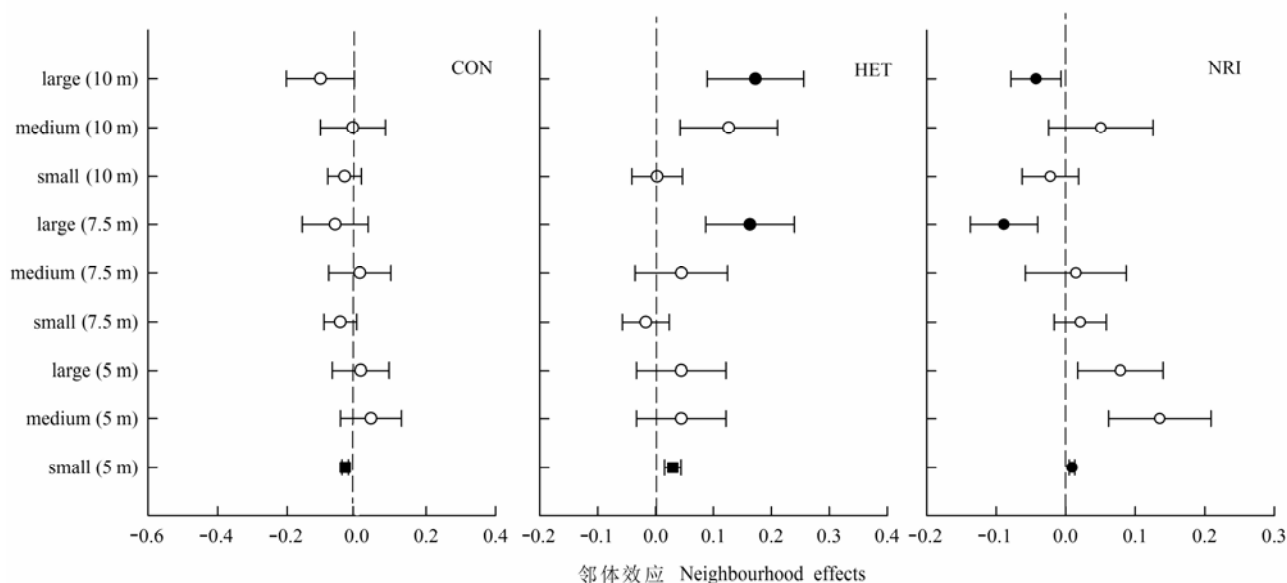


图2 邻域内同种个体数(CON)、异种个体数(HET)、邻域关联指数(NRI)对目标个体存活的影响

Fig. 2 Neighbourhood effects of conspecific neighbors (CON), heterospecific neighbors (HET) and neighborhood relatedness index (NRI) on individual survival

small, medium, large分别表示小径级($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$)、中径级($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$)和大径级($\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$); 5 m、7.5 m、10 m分别为不同邻域尺度; ○表示相关不显著($P > 0.05$), ●、■分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 水平上显著相关。

Small, medium and large indicate small DBH class ($1 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 5 \text{ cm}$), medium DBH class ($5 \text{ cm} \leq \text{DBH} < 10 \text{ cm}$) and large DBH class ($\text{DBH} \geq 10 \text{ cm}$), respectively. The 5 m, 7.5 m and 10 m indicate different neighbourhood scales. ○, ●, ■ indicate correlations at $P > 0.05$, $P < 0.05$ and $P < 0.01$ level, respectively.

亡是导致样地年均死亡率高的直接原因。除了与群落本身结构特征有关外, 动物对种子的啃食也是影响其增殖率的一个重要原因。在对重要值前11位的个体进行邻域分析时, 发现其中5个物种的个体在不同尺度上的存活状态与同种邻体胸高断面积显著负相关, 可能原因是同种个体间存在资源竞争。物种的生长都需要光照、水分和土壤养分, 但不同物种在不同时期对资源的需求不同, 相邻的不同物种通过促进或竞争相互影响, 当促进作用大于竞争时邻域物种间的相互影响是有利的。同种个体因对资源需求相同, 故相互间会产生抑制和竞争作用。

3.2 同种密度制约和谱系密度制约对个体存活的影响

大多数物种共存机制的预测模型结果均显示同种个体比异种个体对物种存活影响更大(Volkov et al, 2005)。通过广义线性混合模型(GLMMs)对重要值前11位的物种个体的存活进行邻域分析, 发现宝天曼落叶阔叶林中存在同种个体间密度制约效应, 如野茉莉、毛樱桃、千金榆和暖木在7.5 m和10

m尺度上都表现出同种个体密度制约效应。对本样地的全部物种分径级进行邻域效应分析时发现, 在5 m尺度下小径级个体表现出显著的同种个体密度制约效应, 而其他径级和尺度下密度制约效应不显著。究其原因, 本样地大部分物种为阳生喜光物种, 这一径级的种间竞争主要是对林窗等光源的竞争。

Bell等(2006)研究发现, 卵门菌的感染引起了热带乔木植物*Sebastiania longicuspis*幼苗的高死亡率。这可能是因为病菌对亲缘关系较近的物种会同时产生感染, 因此密度制约效应也会对亲缘关系较近的物种产生影响(Gilbert & Webb, 2007)。Webb等(2006)发现在BCI样地中, 谱系密度制约对幼苗的死亡率有影响, Zhu等(2015)对BCI样地不同生长阶段的树木研究发现, 谱系密度制约对幼苗有显著正效应, 对成年树有显著的负效应。本研究中, 在5 m尺度下小径级个体存活与异种个体密度影响和NRI表现为显著的正效应, 这可能是谱系距离相近的物种之间存在相互促进的竞争作用, 也有可能是亲缘关系较近的物种有相似的生境要求。

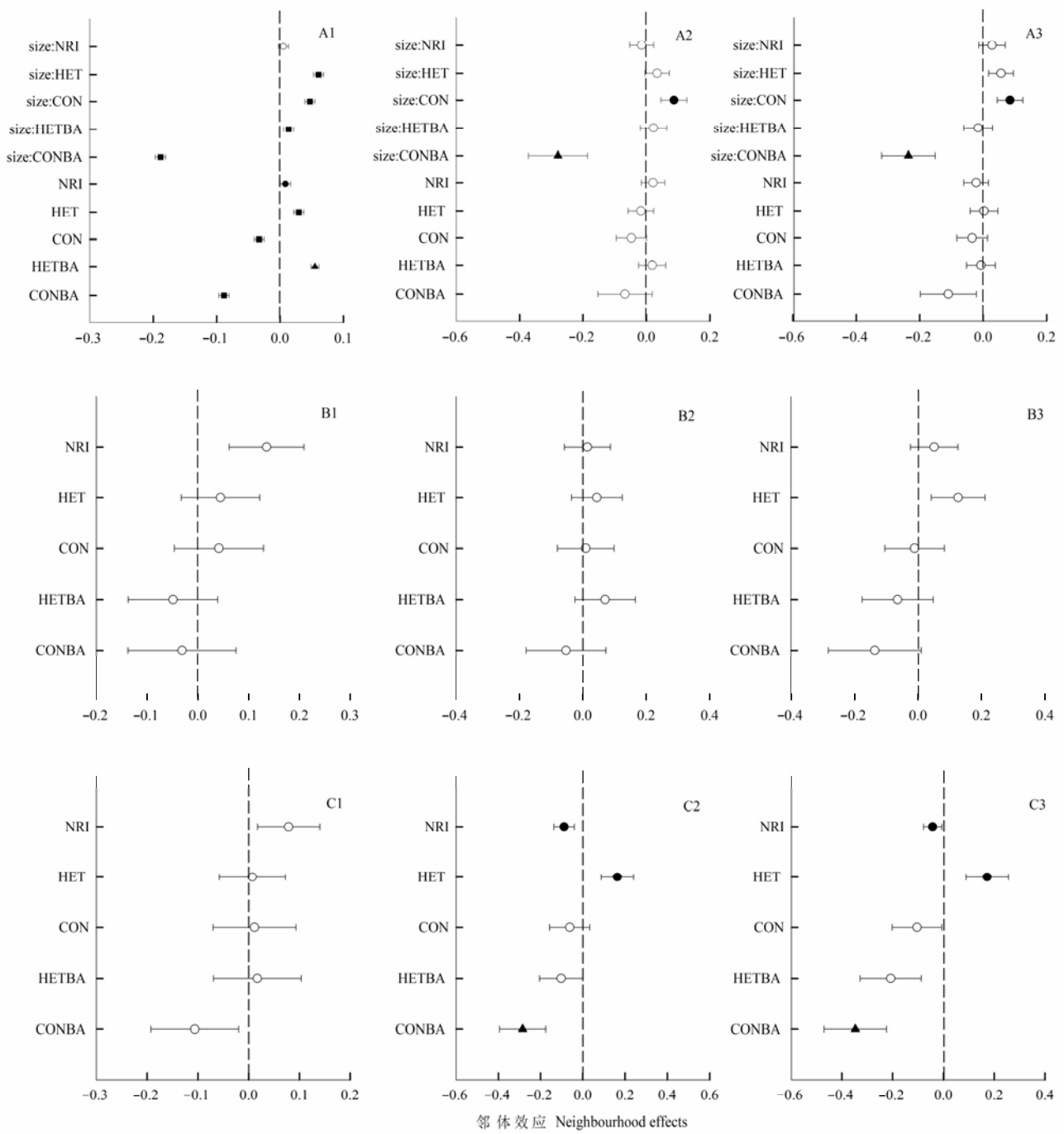


图3 不同尺度下不同径级树木个体的邻体效应对其存活的影响
Fig. 3 Neighbourhood effects of individual trees with different DBH size and different scales on survival
A、B、C分别表示小径级($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$)、中径级($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$)和大径级($10\text{ cm} \leq \text{DBH}$), 数字1、2、3分别表示5 m、7.5 m、10 m的邻域尺度。○为相关不显著, ●、▲、■分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平上显著相关。A, B and C mean different size with small ($1\text{ cm} \leq \text{DBH} < 5\text{ cm}$), medium ($5\text{ cm} \leq \text{DBH} < 10\text{ cm}$) and large ($\text{DBH} \geq 10\text{ cm}$) DBH, respectively. The number 1, 2, 3 indicate different neighbourhood scales of 5 m, 7.5 m and 10 m. ○ mean no significance correlation ($P > 0.05$), and ●、▲、■ indicate different significant correlations at p -vale as 0.05, 0.01 and 0.001, respectively.

小径级树木个体存活受到同种胸高断面积负效应的影 响表明本样地存在种内不对称竞争作用, 而异种胸高断面积对其存活的影响可以看作种间竞争作用。随着研究尺度的增加, 各种因子对小径

级个体存活的影响变弱,不同尺度的中径级个体存活受各种因子的影响不太显著,死亡个体数比较少,小径级个体同种密度制约效应比较显著。在7.5 m和10 m尺度下大径级个体存活受谱系密度制约的影响比较显著,异种个体密度对其存活的影响也为显著的正效应。样地内没有发现明显的病虫害现象,说明亲缘关系较近的大径级个体在这一尺度下可能存在一定的密度制约效应。

通过对样地两次调查数据的比较可以发现,宝天曼落叶阔叶林小径级个体间存在同种密度制约效应影响,大径级个体存活受谱系密度制约效应影响。但由于缺少幼苗($DBH < 1\text{ cm}$)的调查数据,本研究关于样地中谱系密度制约对小径级个体($1\text{ cm} \leq DBH < 5\text{ cm}$)存活与否影响的结果及原因并不完善。因此,建立固定样地对不同物种的不同生命阶段进行长期监测,是解决这一问题的的重要途径,也是研究森林物种密度制约效应和群落动态研究的有效方法。

参考文献

- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506, 85–88.
- Bagchi R, Press MC, Scholes JD (2010) Evolutionary history and distance dependence control survival of dipterocarp seedlings. *Ecology Letters*, 13, 51–59.
- Bell T, Freckleton RP, Lewis OT (2006) Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters*, 9, 569–574.
- Bremer B, Bremer K, Chase M, Fay M, Reveal J, Soltis D, Soltis P, Stevens P (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. *Journal of Wildlife Management*, 67, 606.
- Condit R (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 18–22.
- Condit R, Ashton PS, Manokaran N, LaFrankie JV, Hubbell SP, Foster RB (1999) Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 354, 1739–1748.
- Connell JH (1970) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. *Center Ag Publishing & Documentation Wageningen*, 298, 298–312.
- Gilbert GS, Webb CO (2007) Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 4979–4983.
- Gonzalez MA, Roger AI, Courtois EA, Jabot F, Norden N, Paine CET, Baraloto C, Thébaud C, Chave Jrm (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 98, 137–146.
- Harms KE, Wright SJ, Calderon O, Hernandez A, Herre EA (2000) Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404, 493–495.
- Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha Neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, 89, 947–959.
- He FL, Duncan RP (2000) Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88, 676–688.
- Hubbell SP (1980) Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, 35, 214–229.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (Vol. 32). Princeton University Press, Princeton.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104, 501–528.
- John R, Dalling JW, Harms KE, Yavitt JB, Stallard RF, Mirabello M, Hubbell SP, Valencia R, Navarrete H, Vallejo M (2007) Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104, 864–869.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86–S99.
- Lewis SL, Phillips OL, Sheil D, Vinceti B, Baker TR, Brown S, Graham AW, Higuchi N, Hilbert DW, Laurance WF, Lejoly J, Malhi Y, Monteagudo A, Vargas PN, Sonke B, Supardi N, Terborgh JW, Martínez RV (2004) Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, 92, 929–944.
- Liu XB, Liang M, Etienne RS, Wang Y, Staehelin C, Yu SX (2012) Experimental evidence for a phylogenetic Janzen-Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, 15, 111–118.
- Matos DMS, Freckleton RP, Watkinson AR (1999) The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*, 80, 2635–2650.
- Metz MR, Sousa WP, Valencia R (2010) Widespread density-dependent seedling mortality promotes species coexistence in a highly diverse Amazonian rain forest. *Ecology*, 91, 3675–3685.
- Peters HA (2003) Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters*, 6, 757–765.
- Piao TF, Comita LS, Jin GZ, Kim JH (2013) Density dependence across multiple life stages in a temperate old-growth

- forest of Northeast China. *Oecologia*, 172, 207–217.
- Pigot AL, Leather SR (2008) Invertebrate predators drive distance-dependent patterns of seedling mortality in a temperate tree *Acer pseudoplatanus*. *Oikos*, 117, 521–530.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2–16.
- Uriarte M, Swenson NG, Chazdon RL, Comita LS, Kress WJ, Erickson D, Forero-Montaña J, Zimmerman JK, Thompson J (2010) Trait similarity, shared ancestry and the structure of neighbourhood interactions in a subtropical wet forest: implications for community assembly. *Ecology Letters*, 13, 1503–1514.
- Volkov I, Banavar JR, He F, Hubbell SP, Maritan A (2005) Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, 438, 658–661.
- Wang YH, Mi XC, Chen SW, Li MH, Yu MJ (2011) Regeneration dynamics of major tree species during 2002–2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China. *Biodiversity Science*, 19, 178–189. (in Chinese with English abstract) [汪殷华, 米湘成, 陈声文, 李铭红, 于明坚 (2011) 古田山常绿阔叶林主要树种2002–2007年间更新动态. *生物多样性*, 19, 178–189.]
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87, S123–S131.
- White PS, Pickett ST (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. in: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds Pickett ST, White PS), pp. 3–13. Academic Press, London.
- Zhang ZM, Zhu XL, Ye YZ, Liu XJ, Yao S, Mei SX (2010) Studies on fine root biomass of the *Quercus* communities in Baotianman National Nature Reserve. *Journal of Henan Agricultural University*, 44, 210–216. (in Chinese with English abstract) [张志铭, 朱学灵, 叶永忠, 刘晓静, 姚松, 梅世秀 (2010) 宝天曼自然保护区栎类群落细根生物量的研究. *河南农业大学学报*, 44, 210–216.]
- Zhu Y, Comita LS, Hubbell SP, Ma KP (2015) Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 103, 957–966.

(责任编辑: 米湘成 责任编辑: 黄祥忠)