

中国特有植物——华南五针松群落的种间关系

张 璐, 苏志尧*, 陈北光

(华南农业大学林学院, 广东, 广州 510642)

摘要:采用连续样带取样法, 在分析广东南岭华南五针松群落结构的基础上, 测定了优势种群的种间协变系数, 并将典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)和聚类分析(Cluster Analysis)相结合, 探讨了华南五针松与群落中其它种群的种间相互关系。结果表明: (1) 广东南岭华南五针松群落以 A 级频度占绝对优势, 华南五针松在主林层占据显著地位, 但在演替层和更新层中的优势远不及其他优势种群; (2) Spearman 秩相关分析和相关分析的计算结果基本一致, 华南五针松群落优势种群正协变种对数显著多于负协变的种对数, 且 Spearman 秩相关比相关分析具有更高的灵敏度。华南五针松与长叶木姜存在显著负协变, 与其它优势种群种间协变关系不明显; (3) 海拔高度、坡度、坡位、坡形、腐殖质层厚度以及枯枝落叶层厚度与 3 个排序轴都有较强的相关性, 环境因子在第一和第二排序轴的位置明显反映其生态特点。105 个乔木种类沿第一排序轴的分类完全与物种的性状特征相符。海拔高度是影响华南五针松分布的主导因素; (4) 华南五针松群落种间关系揭示了群落内不同乔木种类因受小生境因子影响而体现在空间分布上的差异。典范对应分析和聚类分析结果共同揭示环境因子影响物种的分布, 并通过生态习性表达出来。

关键词:种群结构; 种间协变; 排序; 聚类; 珍稀濒危植物

文章编号: 1000-0933(2006)04-1063-10 **中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A

Interspecific relationships in the forest community dominated by *Pinus kwangtungensis*, a Chinese native species

ZHANG Lu, SU Zhi-Yao*, CHEN Bei-Guang (College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1063 ~ 1072.

Abstract: *Pinus kwangtungensis*, is a rare and endangered pine species native to China. Interspecific relationships in a natural forest of *Pinus kwangtungensis* were studied based on inventory data from a 7200 m²-plot area in Nanling National Nature Reserve. This study was aimed to quantitatively analyze the relationships of *Pinus kwangtungensis* to other species in the forest community and to their habitat. The continuous transect sampling method was employed to investigate interspecific relationships in the forest community dominated by *Pinus kwangtungensis*. A horizontal transect (10 m × 120 m) was placed at an 100 m altitudinal interval along the elevation from 1100 m to 1600 m a.s.l., which represents the altitudinal range of *Pinus kwangtungensis* in Nanling National Nature Reserve. The contiguous grid quadrat sampling method was used for the inventory in each transect, which consisted of 12 quadrats (10 m × 10 m). All of the vascular plants were tallied by quadrat. Both Canonical Correspondence Analysis (CCA) and Cluster Analysis were used to detect the interspecific relationships. The results show (1) the frequency of dominance of *Pinus kwangtungensis* in Nanling was ranked an A class by Raunkiaer's law of frequency. *Pinus kwangtungensis* dominated in the canopy more than in the subcanopy and understory. (2) Both Spearman rank correlation (SRC) coefficients and

基金项目: 中国香港特别行政区嘉道理农场暨植物园资助项目(4400-G04001)

收稿日期: 2005-04-02; **修订日期:** 2006-03-05

作者简介: 张 璐(1973~), 女, 贵州习水人, 博士生, 主要从事森林生态学研究. E-mail: zhanglu@scau.edu.cn

致谢: 华南农业大学林学院李镇魁副教授, 森林生态研究室硕士生杨加志、杨沅志、夏杰、张中峰、吴华荣, 乳阳林业局八宝山管理站游章平、杨辉以及何仲坚参加了外业调查工作, 外业调查得到了南岭国家级自然保护区的大力协助, 谨此致谢

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zysu@scau.edu.cn

Foundation item: The project was supported by the Kadoorie Farm and Botanic Garden, Hong Kong Special Administrative Region, China (No. 4400-G04001)

Received date: 2005-04-02; **Accepted date:** 2006-03-05

Biography: ZHANG Lu, Ph.D. candidate, mainly engaged in forest ecology. E-mail: zhanglu@scau.edu.cn

Pearson correlation coefficients indicated that the number of positive covariation couplets was significantly higher than those negative covariation couplets in the forest community, although SRC appeared to be more sensitive than Pearson correlation analysis. Except the negative covariation with *Litsea elongate*, *Pinus kwangtungensis* exhibited no significant correlations with other dominant species. (3) The altitude, slope, slope aspect, slope shape, thickness of humus layer and litterfall all had significant correlations with the three axes in CCA plot, and the environmental factors in the first two axes defined the ecological conditions of the community. The categorization of 105 plant species found in the canopy was made according to the characteristics of the species along the first axis. Altitude was the most effective factor influencing the distribution of *Pinus kwangtungensis*. (4) The difference in spatial distribution among 105 tree species was influenced by the microenvironment. The results of Canonical Correspondence Analysis and Cluster Analysis indicated that environmental factors influenced the distribution and ecological characteristic of the plant species in the forest community dominated by *Pinus kwangtungensis*.

Key words: population structure; interspecies covariation; ordination; cluster analysis; rare and endangered plant

种间关系(interspecific relationship)指异种种群之间的相互关系。生物群落中不同物种个体间的相互关系既有互助性的,也存在对抗性的^[1]。有关种间关系的研究已有上百年的历史,就植物个体或种群水平而言,国内外对种间联结^[2~5]、种间结合^[6]、种间分离^[7,8]和种间协变^[9]等都曾先后开展过研究,但结合排序和聚类方法定量研究种间关系,以及种间相互关系机制的探讨甚少。华南五针松(*Pinus kwangtungensis*)属松科松属常绿乔木,因其五针一束而得名,又由于主要见于南岭山地,所以又名广东松。为中国特有二级保护植物^①,目前已处于渐危状态^[10]。我国学者曾对华南五针松的生理特性^[11]、种群动态^[12]、群落特征^[13,14]、以及邻体干扰^[15]作了初步研究。然而,目前国内外尚无有关华南五针松种间关系的报道。因此本研究旨在通过实地群落调查数据,定量研究华南五针松与其他树种间的相互关系,不仅可为研究松属分类和分布提供科学依据,对于探讨华南五针松的群落动态以及群落中各主要树种间的相互关系,以及华南五针松的保护也具有重要意义。

1 研究区概况

华南五针松为我国分布最南的五针松树种,位于广东粤北乳源瑶族自治县和阳山县交界处的南岭国家级自然保护区石坑尾(24°30'28"~24°48'9" N, 112°56'8"~113°4'18" E)1300多hm²的华南五针松林,是目前国内发现的面积较大、株数较多、保存得较为完好的华南五针松群落。该区气候属典型的亚热带季风气候。年均气温17.7℃,年均降水量1705mm,多集中于8月份,年日照时数约1234h,年相对湿度84%^[16]。水平地带性土壤为红壤,分布的土壤类型随海拔高度的不同而异^[17]。该群落植物生活型以高位芽为主,乔灌木垂直层次明显,乔木层主要种类有华南五针松、五列木(*Pentaphylax euryoides*)、罗浮锥(*Castanopsis fabri*)等,灌木层则以射毛玉山竹(*Yushania actinoseta*)、箬竹(*Indocalamus tessellatus*)、北江莞花(*Wikstroemia monnuli*)等占优势,光里白(*Diplopterygium laevissimum*)、芒(*Miscanthus sinensis*)、乌毛蕨(*Blechnum orientale*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)是草本层常见种类。另外还有巴戟(*Morinda officinalis*)、薯蓣(*Dioscorea batatas*)、异叶爬山虎(*Parthenocissus heterophylla*)等藤本植物贯穿于整个群落。

2 研究方法

2.1 取样方法

在线路勘察的基础上,采用连续样带取样法,在华南五针松分布比较集中的南岭石坑尾从山脚(海拔1100m)到山顶玉兔峰(海拔1600m)以样带形式设置样地。海拔每升高100m设置一条水平样带,共6条样带,每条120m长,10m宽,分为12个10m×10m的样方单元。共计调查了7200m²。在每个10m×10m样方单元内进行每木调查,测定胸径(DBH)≥3cm的所有立木的种名、胸径、树高、冠幅和枝下高,并记录样

① 国家重点保护野生植物名录. 第一批. 国务院. 1999. 4

方内所有维管束植物。另外,在每个样方单元的四角和中心布设 5 个 2 m×2 m 小样方,在每个 2 m×2 m 小样方中进行:①林下植物调查,记录植物种名、株数和盖度;②更新频度调查,记录乔木树种在主林层、演替层和更新层的株数和高度。3 层的划分以 DBH 为标准:主林层 DBH>7.5 cm,演替层 2.5 cm≤DBH≤7.5 cm,更新层 DBH<2.5 cm;同步分别用手持式 GPS、气压式海拔表、坡度计、郁闭度测定仪等实测样方的地理坐标、海拔、坡度、坡向、郁闭度、土壤腐殖质层厚度和枯枝落叶层厚度等环境因子;同时目测坡位和坡形。坡向处理采取每 45°为一个区间的划分等级制的方法,以数字表示各等级。以朝东为起点(0°),逆时针方向旋转,1 表示东坡(337.5~22.5°),2 表示东北坡(22.5~67.5°),3 表示北坡(67.5~112.5°),4 表示西北坡(112.5~157.5°),5 表示西坡(157.5~202.5°),6 表示西南坡(202.5~247.5°),7 表示南坡(247.5~292.5°),8 表示东南坡(292.5~337.5°)。从谷底到坡顶脊分 5 级量化坡位,赋值 1~5,分凸、平、凹 3 级量化坡形,分别赋值 1~3。

2.2 数据分析

根据调查样地 72 个样方单元以及优势种群在样方中的分布数据在 Statistica^[18] 中进行 Spearman 秩相关系数和 Pearson 相关系数(以下简称相关系数)的测算^[7,19]。采用典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)在 PC-ORD^[20] 中分析 DBH (3 cm 的 105 个种群及其在 72 样地中的分布状况与海拔高度、坡度、坡向、坡位、坡形、腐殖质层厚度、枯枝落叶层厚度以及郁闭度等 8 个环境因子的相互关系。在进行 CCA 排序前用对数转化法对次数据集的环境变量进行标准化,选择变量最优的方式排序,并进行蒙特卡罗检验 Monte Carlo Test,同时计算环境变量之间的相关性和环境变量与乔木种类排序轴之间的相关系数^[21]。然后选用 Correlation 距离系数,利用 PC-ORD 的组平均法(unweighted pair-group method using arithmetic average, UPGMA)对样地内 DBH≥3cm 的所有种群进行聚类。

3 结果与分析

3.1 群落结构

按照 Raunkiaer 的划分,将频度分为 5 级,即 1%~20%为 A 级、21%~40%为 B 级、41%~60%为 C 级、61%~80%为 D 级、81%~100%为 E 级^[21]。华南五针松群落以 A 级频度占绝对优势,为 90.1%,B 级 7.7%,C 级 1.6%,E 级 0.6%,D 级为 0,表现为 A>B>C>D<E,与 Raunkiaer 的频度定律(A>B>C≥D<E)基本一致。五列木、广东松、罗浮锥、大果马蹄荷等是群落中频度较高的种群。

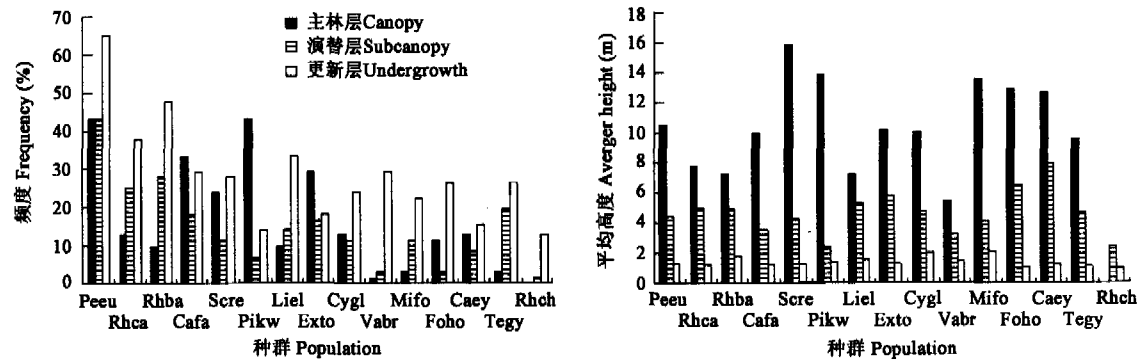


图1 华南五针松群落优势种群分层频度和平均高度

Fig.1 Frequency and average height of dominant population at different layers in a natural forest of *Pinus kwangtungensis*
种群代码见表 3 the species code is given in Table 3

华南五针松在主林层出现频度最大,平均高度也占明显优势。阔叶树种五列木、罗浮锥和大果马蹄荷(*Exbucklandia tonkinensis*)等也具有明显的高度优势(图 1)。远看华南五针松群落,颜色灰绿,立木壮观挺拔,林冠不连续,冠形广阔平展,重重叠叠,与中亚热带典型常绿阔叶林连续而微波状起伏的林冠有明显区别。虽然华南五针松在主林层中占据显著地位,但在演替层和更新层中的优势远不及其他优势种群。群落更新层中以五列木、石壁杜鹃以及长叶木姜等阔叶种群出现较多,表明强阳生性的针叶树种华南五针松^[13]在演替初期

长势良好,但随着阔叶种群的逐步入侵,华南五针松的幼树和幼苗在其自身和其他种群的荫蔽下,种群数量和更新都受到一定限制。此外,羊角杜鹃 (*Rhododendron cavaleriei*) 和石壁杜鹃 (*Rhododendron bachii*) 不仅是群落演替层和更新层的常见种类,而且出现于主林层中,这或许是由物种自身的种群特性所决定的,或许还有别的原因,但至少表明了在南岭中高海拔的山地,一些常为灌木的种类在华南五针松群落中也占有一定的优势地位,甚至长成大树而进入主林层中。

3.2 种间协变

种间协变指以物种的数量特征为依据,研究种对间相对数量变化的趋势和程度。Spearman 秩相关分析的结果表明(表 1),华南五针松群落优势种群 15 个种对呈极显著正协变,1 个种对呈极显著负协变,还有 1 个种对呈显著正协变,3 个种对呈显著负协变。

表 1 华南五针松群落优势种群协变

Table 1 Parameters of covariant among dominant populations in a natural forest of *Pinus kwangtungensis*

	Peeu	Rhca	Rhba	Cafa	Scre	Pikw	Liel	Exto	Cygl	Vabr	Mifo	Foho	Caey	Tegy	Rhch
Peeu		0.17	0.32**	0.1	0.07	-0.02	-0.02	0.36**	0.43**	0.23	0.25*	0.04	0.46**	0.14	-0.06
Rhca	0.11		0.23	0.07	0.09	-0.22	0.16	0.19	0.11	0.28*	0.18	-0.11	-0.09	0.16	-0.06
Rhba	0.42**	0.27*		-0.03	-0.06	-0.2	0.25*	0.18	0.24*	0.28*	0.36**	0.08	0.07	0.2	0.1
Cafa	0.15	0.27*	0.1		-0.16	0.35**	0.01	-0.06	-0.11	-0.16	0.1	-0.12	-0.26*	0.27*	-0.07
Scre	0.21	0.16	0.03	-0.11		-0.11	-0.03	-0.05	-0.09	0	0.09	0.03	0.15	-0.07	0.08
Pikw	0.22	-0.26*	-0.11	0.02	0.08		-0.25**	-0.18	0.05	0	-0.21	-0.03	0.02	0.13	-0.09
Liel	0.13	0.29	0.46**	0.18	-0.01	-0.29*		-0.03	0.15	0.04	0.13	-0.03	0.01	0.21	-0.05
Exto	0.55**	0.12	0.29*	-0.04	0.13	-0.05	0.05		0.17	0.40**	0.26*	0.07	0.25*	0.05	0.1
Cygl	0.35**	0.01	0.31**	-0.14	-0.03	0.02	0.15	0.37**		0.23*	-0.05	0.05	0.36**	0.25*	0.25*
Vabr	0.21	0.03	0.17	-0.18	0.03	0.2	0.13	0.08	0.06		0.12	-0.1	0.40**	0.04	-0.04
Mifo	0.30**	0.20*	0.31**	0.09	0.25*	-0.17	0.31**	0.30*	0	0.23		0.02	0.15	0.13	-0.06
Foho	0.1	-0.25*	0.23*	-0.23	-0.01	-0.04	0.01	0.16	0.24*	-0.13	0.03		-0.07	-0.1	0.15
Caey	0.39**	-0.18	0.31**	-0.47**	0.1	0.13	0.07	0.41**	0.38*	0.42**	0.12	0.09		-0.08	0.07
Tegy	0.17	0.24*	0.18	0.23	0	0.07	0.15	0.14	0.35**	-0.03	0.17	-0.15	-0.01		-0.04
Rhch	-0.01	-0.09	0.15	-0.11	0.17	-0.12	-0.07	0.14	0.22	-0.06	-0.06	0.27*	0.18	-0.04	

对角线上为相关系数,下为 Spearman 秩相关系数 correlation coefficients above diagonal, spearman rank correlation coefficients under diagonal; *, ** 分别表示在 5%, 1% 概率水平上相关显著 * and ** noted a significant correlation at level of $p = 0.05$ and $p = 0.01$, respectively; 物种代码见表 3 the species code is given in Table 3

其中,以五列木和大果马蹄荷种对间协变程度最高,秩相关系数达 0.55,说明两者互相适应,共同促进。协变程度较高的种对还有石壁杜鹃和长叶木姜 (*Litsea elongate*),五列木和石壁杜鹃,乌饭树 (*Vaccinium bracteatum*) 和甜槠 (*Castanopsis eyrei*) 以及大果马蹄荷和甜槠,且都为正协变。表明这些种对具有相近的生物学特性,对生境具有相似的生态适应性,一方的多度增加将使另一方的多度随之而增加。罗浮锥和甜槠是南岭华南五针松群落唯一显著负协变的种对,二者皆为中上层乔木,具有相同的环境要求,生态位重叠,都表现出对上层乔木所创造的荫蔽条件的依赖,两者表现出的显著负协变是相互竞争的结果。相关分析的结果也显示出 9 个种对呈极显著正协变,11 个种对呈显著正协变。2 个种对呈显著负协变,没有呈极显著负协变的种对。Spearman 秩相关分析和相关分析的计算结果基本一致,二者正协变种对数都显著多负协变的种对数。但 Spearman 秩相关分析以其专门针对非正态分布样本的非参量计算而比假定向量取自正态分布样本的相关分析具有更高灵敏度,所以 Spearman 秩相关检验的正负极显著协变种对数均高于相关系数检验的种对数。两种协变系数都显示华南五针松与长叶木姜呈显著负协变关系,表明华南五针松与长叶木姜二者共存不利而互斥。但仅用数理统计公式测定的结果不能说明种间相关的原因,最好将之与环境因子分析相结合。

3.3 物种与环境因子的相互关系

排序是分析植物群落分布与环境关系的常用方法。典范对应分析 (Canonical Correspondence Analysis, CCA)能够在同一排序图上展示植物种类与环境因子的关系,是当今生态学应用最广泛的直接梯度排序方

法^[22,23]。南岭华南五针松群落典范对应分析(CCA)三个排序轴的特征根值分别为 0.676,0.363 和 0.245,群落与环境因子 3 个排序轴的相关系数各为 0.940,0.892 和 0.871,且特征根和优势种群与环境因子的相关系数都通过蒙特卡罗检验, P 值皆为 0.01,说明排序效果理想。8 个环境因子与 3 个排序轴均有不同程度的相关性(表 2)。按绝对值大小排序,腐殖质层厚度与第一排序轴的相关性最大,其次为海拔高度,再次为坡度。坡向、坡形以及郁闭度与第一排序轴的相关性较小,三者相关系数的绝对值都小于 0.35。与第二排序轴相关性比较大的环境因子是坡位、海拔高度和坡度,郁闭度几乎与第二排序轴没有相关性。与第一排序轴和第二排序轴相比,除了坡形与第三排序轴有较强的相关性以外,其余环境因子与第三排序轴的相关性明显地弱。说明第一和第二排序轴与环境因子的关系比第三排序轴与环境因子的关系显著,环境因子在第一、第二排序轴的位置明显反映其生态特点。在 8 个环境因子中,海拔与坡位存在着很强的正相关性,腐殖质层厚度和枯枝落叶层厚度也存在较强的正相关性,而坡度和腐殖质层厚度则有较强的负相关性。郁闭度除了与腐殖质层厚度有正相关关系外,与其余环境因子的相关关系都不明显。华南五针松群落与环境因子的 CCA 二维排序图较好的解释了 105 个乔木种类的生态分布与 8 个环境因子的相关性(图 2)。

表 2 环境因子与排序轴以及环境因子之间的相关系数
Table 2 Correlation coefficients for environmental variables and axes

环境因子 Environmental factors	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis 2	排序轴 3 Axis 3	海拔 Altitude	坡度 Slope	坡向 Aspect	坡形 Slope	坡位 Slope position	腐殖质层厚度 Thickness of humus	枯枝落叶 层厚度 Litterfall	郁闭度 Cover
1	0.689	0.649	0.205	1							
2	-0.622	0.626	0.297	0.043	1						
3	-0.237	0.368	0.279	-0.030	0.260						
4	0.574	0.651	0.206	0.855	0.096	0.116	1				
5	-0.251	0.466	0.801	0.342	0.624	0.438	0.290	1			
6	0.739	-0.553	0.258	0.196	-0.663	0.351	0.032	-0.260	1		
7	0.549	-0.507	-0.016	0.044	-0.572	0.442	-0.093	-0.446	0.704	1	
8	0.310	-0.060	0.058	0.125	-0.158	0.114	-0.078	-0.043	0.346	0.166	1

图 2 中实心圆点代表乔木种类(名录见表 3),实线长度表示环境因子与乔木种类的相关性大小,实心圆点与实线的相对位置解释了乔木种类与环境因子的相关性。

105 个乔木种类沿第一排序轴可以大致分为两大类,一类分布于第一排序轴的左侧,另一类主要集中于排序轴的右侧,表现出与物种性状相关的特征。第一排序轴左侧的这些物种基本上都是落叶树种,多分布在低海拔山地,而且频度较小。而右侧的物种多为常绿树种,除了小果冬青(*Ilex micrococca*)和毒八角(*Illicium toxicum*)与其它种相隔较远外,其余的种群都集中于第一排序轴的周围。小叶冬青是分布于第一排序轴右侧的唯一落叶物种,而毒八角仅分布于海拔 1700 m 和 1800 m 的高海拔地区,二者适应生境的能力与其它物种相比差异较大,负相关性较强。表 4 列出了 15 个优势种群在 3 个排序轴的终值和加权值,结合图 2 可看出,华南五针松位于第一排序轴的右上方,与第二排序轴联系较为密切(终值达 1.062755)。而其余的 14 个优势种群除了罗浮锥位于第一排序轴的上方外,都位于第一排序轴的下方(与第二排序轴的终值都为负值)。说明华南五针松与海拔高度、坡位和坡度的正相关性较强,在海拔 1100~1600 m 的范围内,随着海拔高度的增加,华南五针松在样方中出现的几率也增大。这合理解释了华南五针松在样地中的实际分布状况,说明海拔高度作为诸多环境因子的综合反映,是影响华南五针松分布的主导因素。

3.4 物种的聚类分析

群落内乔木的生态习性存在着差异,其种间关系揭示了群落不同种类因受小生境因子影响而体现在空间分布上的差异。以种间距离系数作为划分标准,对南岭华南五针松群落 $DBH \geq 3\text{cm}$ 的乔木种类进行了划分(图 3)。聚类图形象地表达了 105 种乔木的种间亲疏关系。当距离系数为 14 时,105 个乔木种可分为 3 类,青榨槭(*Acer davidii*)、枫香(*Liquidambar formosana*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)、广东大青(*Clerodendron*

表 3 华南五针松群落乔木种类植物名录

Table 3 List of the tree species in a natural forest of *Pinus kwangtungensis*

代码 Code	植物名称 Names of species	序号 Code	植物名称 Names of species
Aoda	青榨槭 <i>Acer davidii</i>	Iltu	厚叶冬青 <i>Ilex tutcheri</i>
Acme	南岭槭 <i>Acer metcalfii</i>	Ilto	毒八角 <i>Illicium toxicum</i> [^]
Actu	岭南槭 <i>Acer tutcheri</i>	Lifo	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>
Adgl	毛杨桐 <i>Adinandra glischroloma</i>	Libr	岭南石栎 <i>Lithocarpus brevicaudata</i>
Admi	杨桐 <i>Adinandra millettii</i>	Lico	容叶烟斗石栎 <i>Lithocarpus corneus</i>
Alfo	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	Life	华南石栎 <i>Lithocarpus fenestratus</i>
Alch	阿丁枫 <i>Altingia chinensis</i>	Ligl	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>
Arde	黄毛楤木 <i>Aralia decaisneana</i>	Liac	尖脉木姜子 <i>Litsea acutivena</i>
Beau	华南桦 <i>Betula austro-sinensis</i>	Lieu	山苍子 <i>Litsea cubeba</i>
Brpa	构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>	Liel	长叶木姜 <i>Litsea elongata</i>
Busi	黄杨 <i>Buxus sinica</i>	Ligl	潺槁木姜 <i>Litsea glutinosa</i>
Cach	粤北鹅耳枥 <i>Carpinus chuniana</i>	Mapa	刨花润楠 <i>Machilus pauhoi</i>
Cavi	雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i>	Maph	硬叶楠 <i>Machilus phoenicis</i>
Caca	白锥 <i>Castanopsis carlesii</i>	Maro	粗壮润楠 <i>Machilus robusta</i>
Caey	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	Math	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>
Cafa	罗浮锥 <i>Castanopsis fabri</i>	Mafo	木莲 <i>Manglietia fordiana</i>
Cafr	红背栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	Mayu	乳源木莲 <i>Manglietia yuyanensis</i>
Cala	鹿角栲 <i>Castanopsis lamontii</i>	Meol	红枝柴 <i>Meliosma oldhamii</i>
Ceci	假肉桂 <i>Celtis cinnamomea</i>	Mesq	樟叶泡花树 <i>Meliosma squamulata</i>
Ciri	卵叶桂 <i>Cinnamomum rigidissimum</i>	Mexy	陀螺果 <i>Melliodendron xylocarpum</i>
Clkw	广东大青 <i>Clerodendron kwangtungense</i>	Mifo	金叶含笑 <i>Michelia foveolata</i>
Creu	野山楂 <i>Crataegus cuneata</i>	Mima	深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>
Cych	岭南青冈 <i>Cyclobalanopsis championi</i>	Mipa	布渣叶 <i>Microcos paniculata</i>
Cygl	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	Neau	新木姜 <i>Neolitsea aurata</i>
Cyje	大叶青冈 <i>Cyclobalanopsis jensenniana</i>	Nekw	广西新木姜 <i>Neolitsea kwangsiensis</i>
Dama	交让木 <i>Daphniphyllum macropodum</i>	Neze	南亚新木姜 <i>Neolitsea zeylanica</i>
Daol	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	Palo	乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria lotungensis</i>
Deho	香港四照花 <i>Dendrobenthamia hongkongensis</i>	Peeu	五列木 <i>Pentaphylax euryoides</i>
Dede	树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	Phpr	桃叶石斑 <i>Photinia prunifolia</i>
Dika	野柿 <i>Diospyros kaki</i>	Pikw	华南五针松 <i>Pinus kwangtungensis</i>
Elde	杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>	Pima	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
Elja	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	Plam	苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i>
Elsy	山杜英 <i>Elaeocarpus sylvestris</i>	Rain	春花 <i>Raphiolepis indica</i>
Enfe	少叶黄杞 <i>Engelhardtia fenzelii</i>	Rhba	石壁杜鹃 <i>Rhododendron bachii</i>
Enro	黄杞 <i>Engelhardtia roxburghiana</i>	Rhea	羊角杜鹃 <i>Rhododendron cavaleriei</i>
Erca	野枇杷 <i>Eriobotrya cavaleriei</i>	Rheh	刺毛杜鹃 <i>Rhododendron championae</i>
Erku	东方古柯 <i>Erythroxylum kunthianum</i>	Rhkw	广东杜鹃 <i>Rhododendron kwangtungense</i>
Eudi	二列叶柃 <i>Eurya distichaophylla</i>	Rhsi	南华杜鹃 <i>Rhododendron simiarum</i>
Euja	野鸦椿 <i>Euscaphis japonica</i>	Rheh	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>
Euja	柃木 <i>Euyra japonica</i>	Scre	疏齿木荷 <i>Schima remotiserrata</i>
Evle	密棘吴茱萸 <i>Evodia lenticellata</i>	Scsu	木荷 <i>Schima superba</i>
Evme	棘叶吴茱萸 <i>Evodia meliaeifolia</i>	Stod	芬芳安息香 <i>Styrax odoratissima</i>
Exto	大果马蹄荷 <i>Exbucklandia tonkinensis</i>	Sycr	厚皮灰木 <i>Symplocos crassifolia</i>
Falo	水青冈 <i>Fagus longipetiolata</i>	Syla	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>
Foho	福建柏 <i>Fokienia hodginsii</i>	Syra	多花山矾 <i>Symplocos ramosissima</i>
Gych	肥皂荚 <i>Gymnocladus chinensis</i>	Sybu	赤楠蒲桃 <i>Syzygium buxifolium</i>
Hama	银钟花 <i>Halesia macgregorii</i>	Tegy	厚皮香 <i>Ternstroemia gymnanthera</i>
Havi	广东舟柄茶 <i>Hartia villosa</i>	Tien	两广椴 <i>Tilia endochrysea</i>
lled	凸脉冬青 <i>Ilex eduticostaata</i>	Tosu	野漆树 <i>Toxicodendron succedaneum</i>
Ilia	大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	Tsch	南方铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>
Ilmi	小果冬青 <i>Ilex micrococca</i>	Tslo	长苞铁杉 <i>Tsuga longibracteata</i>
Ilpu	冬青 <i>Ilex purpurea</i>	Vabr	乌饭树 <i>Vaccinium bracteatum</i>
Ilro	铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>		

kwangtungense)、楝叶吴茱萸(*Evodia meliaefolia*) 以及华南桦(*Betula austro-sinensis*) 等落叶种群紧密联系在一起,可划归为第一大类;白锥、岭南石栎(*Lithocarpus brevipendula*)、南方铁杉、小果冬青、南华杜鹃(*Rhododendron simiarum*) 以及华南五针松聚为另一类,为第二大类;其余种群,绝大部分为常绿阔叶树种,聚为第三大类。15 个优势种群中唯有华南五针松属于第二大类,其余 14 个优势种群都属于第三大类。聚类图所划分的 3 大类在排序图上有规律地分布,第一大类居于排序图的左侧,第二大类位于排序图右上方,而第三大类主要集中于坐标原点的周围。聚类分析与 CCA 排序共同揭示环境因子影响物种的分布,并通过生态习性表达出来,可以说生态习性是研究种间关系的重要指标。

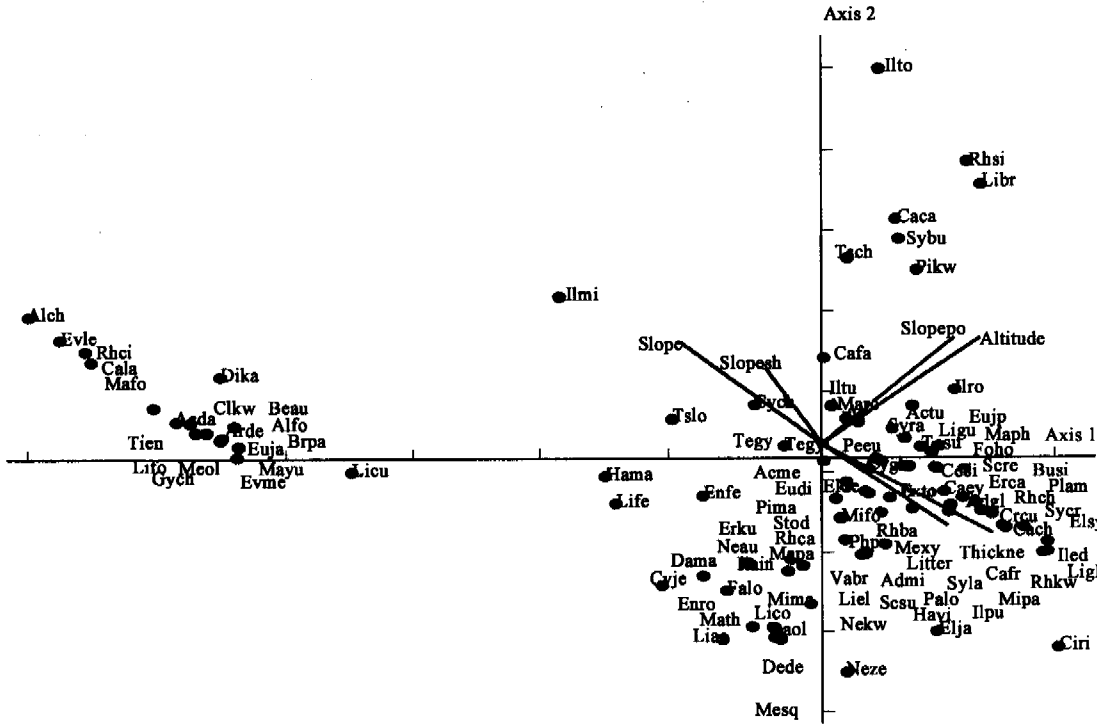


图2 华南五针松群落乔木种类与环境因子的 CCA 二维排序图

Fig.2 CCA two-dimensional scatter ordination diagram of plant species of canopy in a natural forest of *Pinus kwangtungensis*

环境因子代码:slope 坡度, slopesh 坡形, Slopepo 坡形, Altitude 海拔, Thickli 枯枝落叶层厚度, Thickhu 腐殖质层厚度。The environment factors codes: Slope, slope; Slopes, slope shape; Slopepo, slope position; Altitude, altitude; Litter, litterfall; Thickhu, thickness of humus. 物种代码见表 3 the species code is given in Table 3

表 4 优势种群在排序轴的最终值和加权值

Table 4 Final scores and raw data totals (weights) for 15 dominant species

种群 Species	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis 2	排序轴 3 Axis 3	加权值 Weights	物种 Species	排序轴 1 Axis 1	排序轴 2 Axis 2	排序轴 3 Axis 3	加权值 Weights
Peeu	0.227646	-0.091160	-0.195824	446.0000	Cygl	0.250551	-0.103643	0.196833	71.0000
Rhca	-0.092303	-0.746102	0.260245	138.0000	Vabr	0.189669	-0.291750	-0.591067	34.0000
Rhba	0.070674	-0.460547	0.393840	152.0000	Mifo	0.079045	-0.460223	0.010698	24.0000
Cafa	-0.000005	0.526643	0.078637	130.0000	Foho	0.469241	-0.053077	0.730613	30.0000
Scre	0.485871	-0.147089	-0.246631	87.0000	Caey	0.527276	-0.293135	-0.912792	63.0000
Pikw	0.404929	1.062755	0.003157	183.0000	Tegy	-0.167896	-0.010581	0.038959	8.0000
Liel	0.183366	-0.675227	0.501190	39.0000	Rhch	0.551631	-0.380838	1.046602	1.0000
Exto	0.290052	-0.334693	0.028648	65.0000					

种群代码见表 3 the species code is given in Table 3

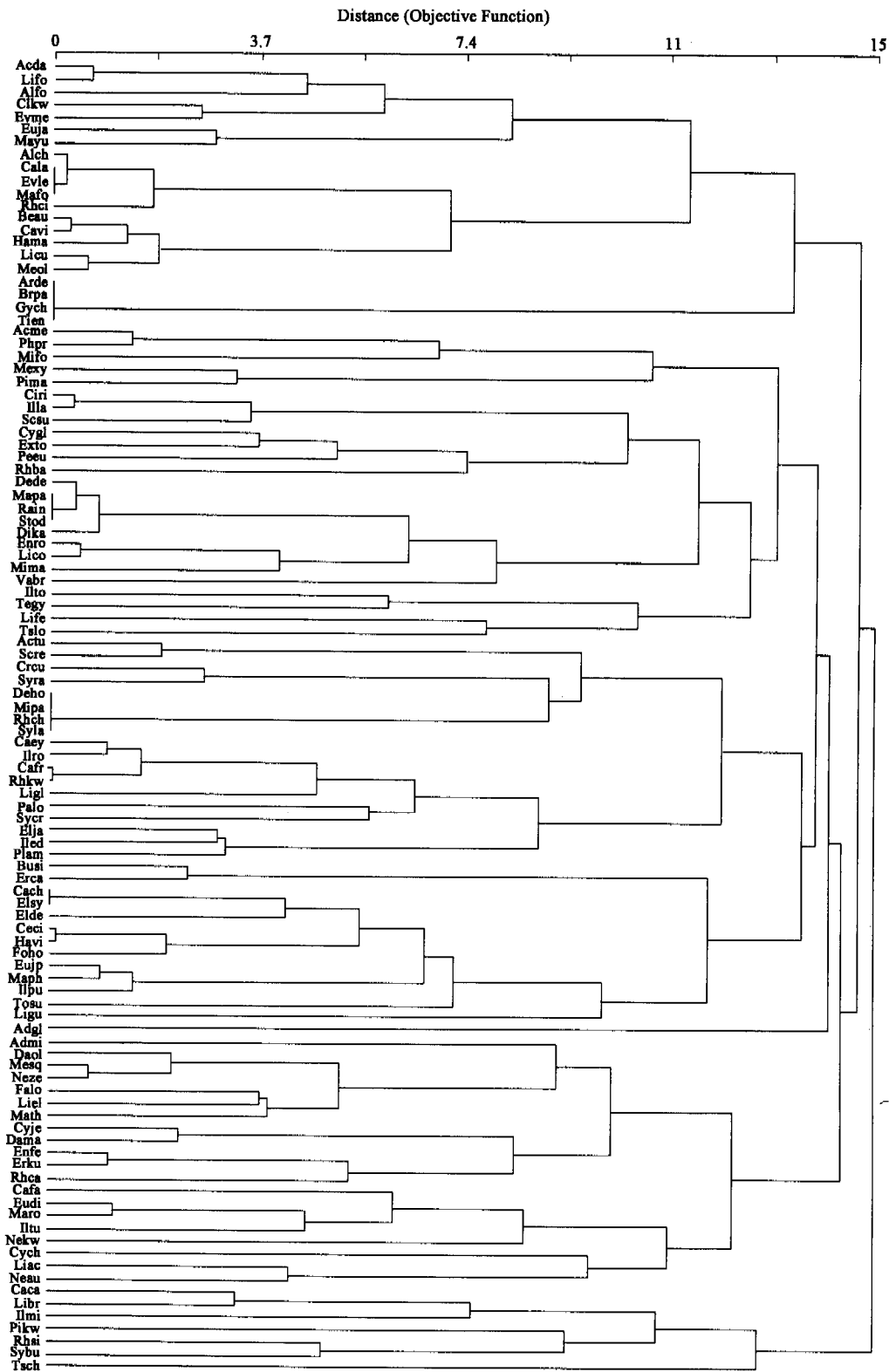


图3 华南五针松群落乔木种聚类分析

Fig.3 Cluster analysis of arbor in a natural forest of *Pinus kwangtungensis*
种群代码见表3 the species code is given in Table 3

4 结论与讨论

南岭华南五针松群落正协变种对数显著多余负协变的种对数,华南五针松在群落中占据绝对优势地位。

海拔高度、坡度、坡位、坡形、腐殖质层厚度以及枯枝落叶层厚度与 3 个排序轴都有较强的相关性,105 个乔木层植物种类沿第一排序轴的分类完全与物种的性状特征相符,海拔高度是影响华南五针松分布的主导因素。华南五针松群落种间关系揭示了群落内不同乔木种类因受小生境因子影响而体现在空间分布上的差异。典范对应分析和聚类分析结果共同揭示环境因子影响物种的分布,并通过生态习性表达出来。

一定的植物种类组成及其结构是群落生存和发展的基础,群落内种间复杂的相互关系对种群动态、种群的数量调节以及群落的结构和演替都将发生重大影响。最初的种间联结测定主要是应用基于存在与不存在的二元数据,近年来有采用定量数据进行研究的趋势。自 Forbes S A^[2]首次通过两物种间出现频度定量开展种间联结测定以来,作为阐明物种之间可能存在的相互作用的一种诊断方法,种间联结的测定与分析一直为生态学家尤其是群落生态学家所青睐。但 Forbes 仅仅提供了一个松散的联结定义,而且其后诸多的种间联结研究结论互相矛盾,以致有众多的修正公式先后出现^[24]。我国学者^[6]提出的种间结合从某种意义上来说等同于种间联结,因为二者都以确定群落的基本成分,以及认识群落的整体结构和功能等为目的。而随后的种间分离(Interspecific segregation)和种间协变(Interspecies covariation)与种间联结存在较大差异。种间联结的测定结果受样方面积大小和样方数目多少的影响很大^[25]。种间协变在一定程度上克服了二元数据分析的不足,也避免了出现偏离种的缺陷^[9]。但无论是种群结构,还是种间协变还是排序和聚类分析,都只是从种群自身现状或从环境因子这一角度揭示种群之间相互关系以及对环境需求和反应,不能剖析其过程。种间关系的进一步深入研究,仅用样方调查数据进行数学分析是不够的。在运用常规的群落调查方法对植物个体或种群本身进行长期定位研究的基础上,结合定量的实验生态学方法,如应用植物生理和分子生物学手段开展光合作用的种间差异^[26]以及种间基因序列比较研究^[27,28]才能进一步揭示物种间的相互关系。

保护濒危植物最关键的手段之一就是保护其生境,华南五针松群落所处的南岭石坑尾居于广东南岭国家级自然保护区的核心地带,人为活动对生境的干扰和破坏得以避免,群落结构基本维持现状。但仅仅简单的就地保护远远不够,应开展保存种源和抚育工作,同时加强保护区的植物引种工作,以期逐步实现“以资养区”的目标,确保华南五针松群落稳定发展和自然资源持续利用的双赢效益。

References:

- [1] Krebs C J. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 5th edition. Beijing: Science Press, 2003. 179 ~ 279.
- [2] Forbes S A. On the local distribution of certain Illinois fishes. An essay in statistical ecology. Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist., 1907, 7: 273 ~ 303.
- [3] Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. 3rd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. 105 ~ 128.
- [4] Li X R. Interspecific association and correlation of shrub layer in the coniferous-broad leaved mixed geobotanical zone of Russia plain. Acta Ecology Sinica, 1999, 19(1): 55 ~ 60.
- [5] Kang B, Liu S R, Cai D X, et al. Species composition and correlation of understorey woody plants in Chinese fir plantation in the lower subtropical area. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (9): 2173 ~ 2179.
- [6] Peng M C, Dang C L. Studies on interspecific association of both *Castanopsis orthacantha* and *Castanopsis delavayi* communities at Jizu mountain, Yunnan province. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18 (2): 158 ~ 166.
- [7] Pielou E C. Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest neighbour relations. Journal of Ecology, 1961, 49: 255 ~ 269.
- [8] Dai X H, Yu S X, Lian J U. Interspecific segregation in a tropical rain forest at Bawangling Nature Reserve, Hainan island. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27 (3): 380 ~ 387.
- [9] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, et al. Interspecies covariation analysis of dominant tree species in secondary succession of forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15 (3): 367 ~ 371.
- [10] Edition Committee of Red book of plant in China. Red book of plant in China-rare and endangered plant. First volume. Beijing: Science Press, 1991, 94.
- [11] Zhou Y X, Duan X P. The seed dormancy physiology of *Pinus kwangtungensis*. Journal of Central-South Forestry College, 1993, 13 (2): 122 ~ 127.
- [12] Du D L, Liu Y C, Su J A. Preliminary study on the structure and danamic of *Pinus kwangtungensis* population in Karst mountain of Maolan, China. Acta Phytocologica Sinica, 1996, 20 (2): 159 ~ 166.
- [13] Wang X P, Li X X. The study of the phytocoenological features of *Pinus kwangtungensis* forest in Huanjiang county, Gunagxi. Bulletin of Botanical Research, 1989, 9 (3): 77 ~ 86.

- [14] Gu Y K, Xiao M Y, Lin S N. The virgin forest structural characters and dynamic analysis for *Pinus kwangtungensis*, and *Tsuga longibracteata* growing in subtropical mountain in Ruyang area, Guangdong Province. Journal of South China Agricultural University, 1993, 14 (2): 84 ~ 90.
- [15] Ding Z J, Xiao C W, Wu Y J, et al. A study of neighborhood interference intensity of *Pinus kwangtungensis* in maolan Karst mountain forest. Journal of Guizhou Normal University, 2000, 18 (2): 13 ~ 16.
- [16] Guangdong Forest Survey and Design Institute. General planning of Nanling National Nature Reserve, Guangdong (1999 ~ 2010). 1999, 1 ~ 2.
- [17] Zhang J Q. Guangdong Nature Reserves. Guangzhou: Guangdong Tourism Press, 1997, 255 ~ 258.
- [18] Statsoft, Inc. STATISTICA for Windows (Computer Program Manual). Tulsa: Statsoft, Inc. 1997.
- [19] Zhang F, Zhang J T, Han G Y. Interspecific relationships and environmental interpretation Of the main tree species in the forest communities of Zhuweigou in Lishan mountain Nature Reserve. Acta Phytocologica Sinica. 2002, 26 (Suppl.): 52 ~ 56.
- [20] McCune B, Mefford M J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.20. Gleneden Beach: MjM Software Design. 1999.
- [21] Ter Braak C J F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, 1986, 67: 1167 ~ 1179.
- [21] Department of Biology. Plant Ecology, Beijing: People's Education Publishing House, 1980. 192 ~ 195.
- [22] Palmer M W. Putting things in even better order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. Ecology, 1993, 74: 2215 ~ 2230.
- [23] Makarenkov V, Legendre P. Nonlinear redundancy analysis and canonical correspondence analysis based on polynomial regression. Ecology, 2001, 83: 1146 ~ 1161.
- [24] Cole L M. The measurement of interspecific association. Ecology, 1949, 30: 411 ~ 424.
- [25] Chapman S B. (translated by Yang H X). Methods in plant ecology. Beijing: Science Press, 1980.
- [26] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. Journal of Plant Research, 2004, 117: 481 ~ 494.
- [27] Gaston K J, Warren P H. Interspecific abundance-occupancy relationships and the effects of disturbance: a test using microcosms. Oecologia, 1997, 112: 112 ~ 117.
- [28] Javadi F, Yamaguchi H. Interspecific relationships of the genus *Cicer* L. (Fabaceae) based on *trnT-F* sequences. Theoretical and Applied Genetics. 2004, 109: 317 ~ 322.

参考文献:

- [4] 李新荣. 俄罗斯平原针阔混交林群落的灌木层植物种间相关研究. 生态学报, 1999, 19 (1): 55 ~ 60.
- [5] 康冰, 刘世荣, 蔡道雄, 等. 南亚热带人工杉木林灌木层物种组成及主要木本种间联结性. 生态学报, 2005, 25 (9): 2173 ~ 2179.
- [6] 彭明春, 党承林. 云南鸡足山元江栲群落和高山栲群落的植物种间结合研究. 生态学报, 1998, 18 (2): 158 ~ 166.
- [8] 戴小华, 余世孝, 练琨. 海南岛霸王岭热带雨林的种间分离. 植物生态学报, 2003, 27 (3): 380 ~ 387.
- [9] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落主要种的种间协变分析. 应用生态学报, 2004, 15 (3): 367 ~ 371.
- [10] 中国植物红皮书编委会. 中国植物红皮书——稀有濒危植物. 第1册. 北京: 科学出版社, 1991. 94.
- [11] 周佑勋, 段小平. 华南五针松种子休眠生理的研究. 中南林学院学报, 1993, 13 (2): 122 ~ 127.
- [12] 杜道林, 刘玉成, 苏杰. 茂兰喀斯特山地广东松种群结构和动态初步研究. 植物生态学报, 1996, 20 (2): 159 ~ 166.
- [13] 王献溥, 李信贤. 广西环江县石灰岩山地广东松林群落学特点的研究. 植物研究, 1989, 9(3): 77 ~ 86.
- [14] 古炎坤, 肖绵韵, 林书宁. 广东乳阳山地广东松、长苞铁杉原生林的结构特征和动态分析. 华南农业大学学报, 1993, 14 (2): 84 ~ 90.
- [15] 丁忠江, 肖春旺, 吴云江, 等. 茂兰喀斯特山地华南五针松邻体干优强度研究. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2000, 18 (2): 13 ~ 16.
- [16] 广东省林业勘测设计院. 广东南岭国家级自然保护区总体规划 (1999 ~ 2010), 1999. 1 ~ 2.
- [17] 张金泉. 广东省自然保护区. 广州: 广东省旅游出版社, 1997. 255 ~ 258.
- [19] 张峰, 张金屯, 韩广业. 历山自然保护区猪尾沟森林群落树种种间关系及环境解释. 植物生态学报, 2002, 26 (增刊): 52 ~ 56.
- [21] 云南大学生物系. 植物生态学. 北京: 人民教育出版社, 1980. 192 ~ 195.