

陕西子午岭森林植物群落种间联结性

王乃江¹, 张文辉^{1,*}, 陆元昌², 范少辉^{2,3}, 王 勇⁴

(1. 西北农林科技大学林学院 西部环境与生态教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100; 2 中国林业科学研究院, 北京 100091;
3. 国际竹藤网络中心, 北京 100102; 4 阿拉巴马农工大学自然资源与环境科学系, 美国 35762)

摘要:用方差比率(VR)和基于 2×2 联列表,通过 χ^2 统计量检验、共同出现百分率(PC)、联结系数(AC)的方法,对地处黄土高原中部的陕西子午岭森林植物群落乔木层12个树种、灌木层20个树种和草本层21种植物的种间联结性进行了研究。结果表明,乔木层、灌木层总体种间关联性表现为显著正关联,草本层为不显著正关联。乔木层主要种群表现出相互独立的特点,但辽东栎(*Quercus wutaishanica*)和油松(*Pinus tabulaeformis*),油松和茶条槭(*Acer ginnal*),茶条槭和白桦(*Betula platyphylla*),杜梨(*Pyrus betulaefolia*)与辽东栎、油松、茶条槭、白桦等7个种对存在一定正关联。正关联的种对数是副关联的2倍。灌木层南蛇藤(*Celastrus orbiculatus*)和悬钩子(*Rubus corchorifolius*)、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)和红瑞木(*Cornus alba*)、多花胡枝子(*Lespedeza floribund*)和华北丁香(*Syringa oblata*)之间存在极显著的正联结;华北绣线菊(*Spiraea fritschiana*)和野葡萄(*Vitis amurensis*)、冻绿(*Rhamnus utilis*)和栓翅卫矛(*Euonymus phellomanes*)、南蛇藤和野葡萄、南蛇藤和葱皮忍冬(*Lonicera ferdinandii*)之间存在显著的正联结。正关联和副关联种对数相当。草本层种间联结表现出较为松散的特征,无关联的种对数多达21个。正副关联的种对数约为3:2。最好将多个指标配合使用能更好地说明种间联结程度。

关键词:种间联结;子午岭;黄土高原;天然次生林

Interspecific association among the plants communities in the forest at Ziwouling Area in Shaanxi Province

WANG Naijiang¹, ZHANG Wenhui^{1,*}, LU Yuanchang², FAN Shaohui³, WANG Yong⁴

1 College of forestry, Northwest A&F University, Key Laboratory of Environment and Ecology of Education Ministry in West China, Yangling, Shaanxi 712100, China

2 Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China

3 International Centre of Bamboo and Rattan, Beijing 100102, China

4 Department of Nature Resources and Environmental Science, Alabama A&M University, Normal, Alabama, USA 35762

Abstract: We examined interspecific association of 12 tree species, 20 shrub species, and 21 herbaceous species of the natural secondary forests at Ziwouling. Based on the use of variance ratio (VR), χ^2 test and 2×2 contingency table, the overall interspecific association of the main 12 tree species, 20 shrub species and 21 herb species of natural secondary forest at Ziwouling were studied. There were positive associations among tree species and among shrub species. No relationship was detected among the herb species. The result showed that the interspecific association in tree layer or shrub layer were significantly positive while not significantly positive in herb layer. Among the tree species, seven pairs of species including The primary species in the tree layer were independent from each other, whereas seven pairs of species like *Quercus wutaishanica* and *Pinus tabulaeformis*, *P. tabulaeformis* and *Acer ginnal*, *A. ginnal* and *Betula platyphylla*, *Pyrus betulaefolia* and *Q. wutaishanica*, *P. tabulaeformis*, *A. ginnal*, and *B. platyphylla* showed had positive associations; the number of species pairs having of positive association was twice two times that showing of negative association. in number. In shrub layer, three pairs of species including such as *Celastrus orbiculatus* and *Rubus corchorifolius*, *Cotoneaster multiflorus*

基金项目:国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD09B03-03);陕西省自然科学基金资助项目(2005C120);西北农林科技大学科研专项资助项目;中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-05)

收稿日期:2008-08-09; 修订日期:2009-11-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zwhekh@163.com

and *Cornus alba*, and *Lespedeza floribunda* and *Syringa oblata* had highlyextremely significantly positive association; , and four pairs of shrub species including like *Spiraea frischiana* and *Vitis amurensis*, *Rhamnus utilis* and *Euonymus phellomanes*, *C. orbiculatus* and *Vitis amurensis*, and *C. orbiculatus* and *Lonicera ferdinandii* had were in significantly positive association. The number of pairs of species having The species pairs of positive association were approximately equivalent to those having of that of negative association. The associations among In herbaceous species were weak and inconsistent. layer, the interspecific association showed the dispersive feature, Twenty-one21 species pairs had nowwithout interspecific associations, and the The ratio of species pairs of having positive association to species pairs of having negative association was 3:2. The The several indicators applied together were proved proven to be more rational for describing the interspecific association.

Key Words: interspecific association; Ziowuling; the Loess Plateau; natural secondary forest

种间联结是指不同物种在空间分布上的相互关联性,通常是由于群落生境的差异影响了物种分布而引起的,是对各个物种在不同生境中相互影响、相互作用所形成的有机联系的反映^[1-2],它表示种间相互吸引或排斥的性质。通常是以物种是存在与否为依据,即局限于物种存在与否的二元数据^[3]的种间关联程度分析。研究不同物种个体在空间上的联结程度对了解种间的相互作用和群落的组成及动态有一定的意义,它是植物群落重要的数量和结构特征之一,对正确认识群落结构、功能和分类有重要的指导意义,并能为植被的经营管理、自然植被恢复和生物多样性保护提供理论依据^[3]。子午岭林区地处黄土高原中部,以辽东栎(*Quercus wutaishanica*)为主的天然次生林,在黄土高原水土保持和生态环境建设中发挥着极其重要的作用。有关黄土高原的群落研究主要集中在森林草原和草原植被上,子午岭林区的基础研究还比较薄弱,有关该地区天然次生林种间联结性的研究仅见于油松(*Pinus tabulaeformis*)^[4],其它树种未见报道。本文对子午岭林区天然次生林种间联结特征进行了初步研究,研究结果对黄土高原地区植物群落演替、天然植被的人工促进恢复和人工林树种选择等研究具有重要的参考价值。

1 研究区自然条件

研究区地处陕西黄土高原黄龙山腹地,位于黄河壶口瀑布西南 30km 处,东经 109°38'49"—110°12'47",北纬 35°28'49"—36°02'01",是子午岭林区森林植被保存最好的地区之一。气候属大陆性暖温带半湿润气候类型,也是暖温带半湿润与半干旱气候的过度区,为典型的黄土丘陵地貌,海拔在 1000—1300m 之间。年平均气温 8.6℃,极端最高气温 36.7℃,极端最低气温 -23.7℃,≥10℃的积温 2583—3621℃,年日照时数 2770h,无霜期 126—186d,年平均降雨量 611.8mm,多集中在 7、8、9 月份。土壤属黄土和褐土地带性土壤,以褐土和灰褐土分布最广。

该林区属暖温带落叶林地带、北部落叶阔叶栎林亚地带,植被以栎类天然次生林为主,天然植被覆盖率 84.6%,植物种类丰富,有乔木 100 余种,藤本 30 余种,灌木 130 余种,草本 320 余种。森林植物群落高 10—16m,可分为乔木、灌木和草本 3 层结构。乔木层高 6m 以上,主要建群种有辽东栎、油松、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)等;灌木层高 1.0—2.5m,常见有多花多花胡枝子(*Lespedeza floribunda*)、胡颓子(*Elaeagnus umbellata*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、华北绣线菊(*Spiraea frischiana*)、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、山桃(*Prunus davidiana*)、山杏(*Prunus armeniaca*)、栓翅卫茅(*Euonymus phellomanes*)、刺五加(*Acanthopanax senticosus*)等。草本高 0.5m 以下,常见有披针苔草(*Carex lanceolata*)、山野豌豆(*ViciaLinn amoena*)、紫菀(*Aster tataricus*)、香青(*Dracocephalum moldavica*)、细叶柴胡(*Bupleurum scorzonifolium*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、野棉花(*Urena lobata*)、黄芩(*Scutellaria baicalensis*)、卷叶黄精(*Polygonatum cirrhifolium*)等。

2 研究方法

2.1 样方设置

在子午岭林区森林植被保存较为完整的桥榆沟以辽东栎为主的天然次生林中,分别在阴坡、阳坡不同立

地中设置调查样地 68 个。样地面积 10m × 10m, 调查记录乔木的种类、数量、高度、胸径、冠幅, 灌木和草本的种类、数量、高度、盖度, 同时调查记录各样地的海拔、坡度、坡向等立地因子。调查植物 142 种, 其中乔木 22 种, 灌木 52 种, 草本 68 种。全部野外工作于 2005 年 7—8 月份完成。

由于植物种类较多, 将每种植物按照在样地中出现的频率由大到小排序, 为了计算方便, 筛选出现频率较高的植物种类进行种间联结性的计算和分析, 参加分析的物种乔木 12 种, 灌木 20 种, 草本 21 种。

2.2 总体联结性测定

建立 2 × 2 联列表^[3,5], 进行总体关联程度检验, 用由零关联模型导出的方差比率法 (VR)^[6-7] 确定整个群落的总体关联性, 用 W 检验关联的显著性^[8-9]。计算公式为:

$$\begin{aligned}\delta_T^2 &= \sum_{i=1}^s P_i(1 - P_i), \quad P_i = n_i/N \\ S_T^2 &= 1/N \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \\ VR &= S_T^2 / \delta_T^2 \\ W &= N \cdot VR\end{aligned}$$

式中, S 为总物种数, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的物种总数, n_i 为物种 i 出现的样方数, t 为样方中种的平均数。

$VR > 1$ 表示物种间总体上表现为正关联, $VR < 1$ 表示物种间总体上表现为负关联。采用统计量 W 来检验 VR 值偏移 1 的显著程度。若种间不显著关联, 则 $\chi_{0.95}^2 < W < \chi_{0.05}^2$ 的概率有 90%。

2.3 种间联结性测定

以 χ^2 统计量为基础, 以共同出现百分率 PC 和联结系数 AC 确定物种间联结性^[3,5,10]。

2.2.1 χ^2 统计量的计算及检验

由于取样为非连续性取样, 原始数据为事件存在与否的二元数据, 因此非连续性数据的 χ^2 值用 Yates 的连续校正公式计算^[11-12]:

$$\chi^2 = \frac{N \left[|ab - cd| - \frac{1}{2}N \right]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (a)$$

式中, N 为取样总数。当 $\chi^2 < 3.841$ 时, 种间联结独立; 当 $\chi^2 > 6.635$ 时, 种间有显著的生态联结; 当 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ 时, 种间有一定的生态联结。如果 $ad > bc$, 两个种之间呈正联结, 如果 $ad - bc < 0$, 两个种之间呈负联结^[3,5,13-15]。其关联性程度可与 χ^2 表中自由度 $n = 1$ 时 $P_{0.05}$ 和 $P_{0.01}$ 的值进行比较, 得到各种对联结性的显著性检验^[3]。

2.2.2 共同出现百分率 PC

用来测度物种间正联结程度

$$PC = \frac{a}{a+b+c} \quad (b)$$

PC 的大小在 0 和 1 之间变动, 其值越接近 1, 关联程度越大, 表明该种对的正联结越紧密^[5,13-14], 无关联时为 0^[16]。

2.2.3 联结系数 AC

联结系数 AC 用来进一步检验由 χ^2 所测出的结果及说明种间联结程度。

$$\text{若 } ad \geq bc \text{ 则 } AC = (ad - bc) / [(a+b)(b+d)] \quad (c)$$

$$\text{若 } bc > ad \text{ 且 } d \geq a \text{ 则 } AC = (ad - bc) / [(a+b)(a+c)] \quad (d)$$

$$\text{若 } bc > ad \text{ 且 } d < a \text{ 则 } AC = (ad - bc) / [(b+d)(d+c)] \quad (e)$$

AC 的值域为 $[-1, 1]$ 。 AC 值越趋近于 1, 表明物种间的正联结性越强, AC 值越趋近于 -1, 表明物种间

的负联结性越强; AC 值为 0,物种间完全独立^[5,13-14,17]。

3 结果与分析

3.1 子午岭林区主要种群间总体关联分析

由表 1 可以看出,子午岭林区天然次生林植物群落乔木、灌木和草本 3 个层次种对的关联性存在较为明显的差异。乔木层和灌木层方差比率 VR 分别为 1.37 和 1.31,种间总体关联性都表现为显著正关联,草本层 VR 接近 1,表现为不显著正关联。

乔木层种间关联不明显,在 66 个种对中,达到极显著和显著关联的种对数为 0;不显著关联的种对数为 64 个,其中正关联 43 个,占总种对数的 65.15%,负关联 21 个,占总种对数的 23.60%;无关联种对数 2 个,占总种对数的 1.27%。

灌木层 210 个种对中,共有 11 个种对达到极显著或显著的联结性水平,占总种对数的 3.33%,其中极显著正关联种对数 3 个,占总种对数的 1.43%;显著正关联 4 个,占总种对数的 1.90%;极显著和显著负关联种对数均为 2 个,各占总种对数的 0.95%;5 个种对无关联;大多数种群的关联度不显著,不显著关联的种对数达到 194 个,占总种对数的 92.38%,其中正关联 99 个,负关联 95 个,正关联和负关联种对数相当。

草本层 190 个种对中,共有 11 个种对达到极显著或显著的联结性水平,占总种对数的 5.79%,其中极显著正关联种对数 6 个,占总种对数的 3.16%,显著正关联 3 个,占总种对数的 1.58%;显著负关联 2 个,占总种对数的 1.05%;种间无关联的成分多,无关联种对数多达 21 个;关联不显著的种对 158 个,占总种对数的 83.16%,其中正关联 97 个,负关联 61 个,正负关联之比约为 3:2,正关联种对数明显多于负关联。

表 1 子午岭林区主要种群间总体关联性
Table 1 The overall association among dominant populations in Ziwuling area

层次 Layer	方差比率 VR	检验统计量 W	χ^2 临界值 ($\chi^2_{0.95 \cdot N}$, $\chi^2_{0.05 \cdot N}$)	测度结果 Result	极显著和显著 关联的种对数 Species pairs being most significant and significant association		不显著关联 的种对数 Species pairs being no significant association		无关联的种对数 Species pairs being no association
					正关联 Positive	负关联 Negative	正关联 Positive	负关联 Negative	
乔木层 Tree layer	1.37	93.37	(50.89, 89.39)	显著正关联	0	0	43	21	2
灌木层 Shrub layer	1.31	90.41	(50.89, 89.39)	显著正关联	3/4 *	2/2	99	95	5
草本层 Herb layer	1.03	69.92	(50.89, 89.39)	不显著正关联	6/3	0/2	97	61	21

* 斜线上数字表示极显著关联种对数,斜线下数字表示显著关联种对数

3.2 子午岭林区主要种群种对的关联性分析

3.2.1 乔木种群种对关联性分析

黄龙山天然次生林乔木种群间 χ^2 统计量数阵、共同出现百分率(PC)半矩阵图以及联结系数(AC)半矩阵图分别见图 1 和表 2。

由表 1、表 2 可以看出,乔木层种群间无显著关联,种群间 χ^2 统计量值均小于 3.841,关联度均未达到显著水平。根据 χ^2 检验的基本原理,说明乔木层主要种群间联结独立,表现出相互独立的特点,种群间无关联。这些种群都是子午岭林区森林植物群落的优势种和伴生树种,也是该地区森林顶极植物群落的主要组成成分,在自然分布中可以独自作为优势种形成纯林,也可以经常混生形成混交林。在森林演替过程中,它们又以建群种的形式,在森林植物群落发育和演替中发挥着重要的作用。但从种间联结性的角度来看,表现出了相互独立的分布特点,说明了乔木种群间联结关系较为松散,物种的分布有一定的独立性,表现出关联性不显著的特性。

虽然 χ^2 统计量值比较客观准确地判断种对联结的显著性,但是,共同出现百分率(PC)和联结系数(AC)却能体现出 χ^2 检验不显著种对的联结性及其大小^[13]。所以,在种间联结性研究中都是以 χ^2 检验为基础,结合共同出现百分率 PC 和联结系数 AC 来检验植物群落种间联结性^[15-16,18-19]。

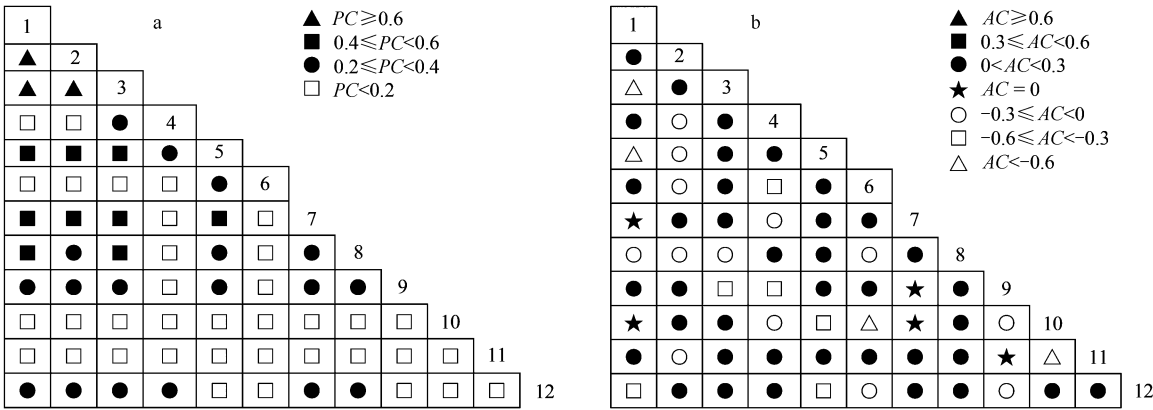


图1 子午岭林区乔木种群间联结性半矩阵图

Fig.1 Semimatrrices diagrams of interspecific association of dominant tree populations of natural secondary forest in Ziwuling area

a: PC 值;b:AC 值,1:辽东栎 *Q. wutaishanica*; 2:油松 *P. tabulaeformis*; 3:茶条槭 *A. ginnal*; 4:山杨 *P. davidiana*; 5:白桦 *B. platyphylla*; 6:榆树 *Ulmus pumila*; 7:杜梨 *P. betulaefolia*; 8:野山楂 *C. cuneata*; 9:山荆子 *M. baccata*; 10:山杏 *P. armeniaca*; 11:柳树 *S. matsudana*; 12:漆树 *T. verniciflua*; 下同

表2 子午岭林区乔木种群间 χ^2 统计量数据阵

Table 2 Data matrix of interspecific association χ^2 value of dominant tree populations of natural secondary forest in Ziwuling area

1												
+0.01	2											
-0.05	+0.22	3										
+0.08	-0.01	+2.11	4									
-0.35	-0.62	+2.54	+0.38	5								
+0.12	-0.00	+0.25	-0.15	+1.00	6							
+0.52	+0.34	+0.38	-0.10	+0.95	+0.00	7						
-0.35	-0.15	-0.07	+0.43	+0.64	-0.12	+0.00	8					
+0.02	+0.34	-3.28	-0.52	+0.11	+0.84	+0.07	+1.62	9				
+0.35	+0.06	+0.00	-0.01	-0.42	-0.66	+0.14	+0.42	-0.01	10			
+0.17	-1.14	+1.51	+0.06	+0.53	+0.01	+1.06	+0.00	+0.11	-0.52	11		
-0.01	+0.33	+0.07	+2.02	-2.44	-0.00	+0.34	+0.95	-0.00	+0.06	+0.06	12	

由图1可以看出,在66个乔木种对中,仅有辽东栎、油松和茶条槭(*Acer ginnal*)3个种对的共同出现百分率 $PC \geq 0.6$,它们与白桦、杜梨(*Pyrus betulaefolia*),白桦与杜梨、野山楂(*Crataegus cuneata*)与辽东栎、茶条槭的共同出现百分率 PC 也在0.4以上。山杏和柳树(*Salix matsudana*)与其它树种间的共同出现百分率 PC 均在0.2以下,榆树(*Ulmus pumila*)和漆树(*Toxicodendron verniciflua*)与一般种群的共同出现百分率 PC 也在0.2以下。结合 χ^2 统计量,可以说明辽东栎和油松,油松和茶条槭,茶条槭和白桦,杜梨与辽东栎、油松、茶条槭、白桦等7个种对存在正联结。另外,榆树和山杏、柳树和山杏间的共同出现百分率 $PC = 0$ 或联结系数 AC 接近-1,说明它们之间无关联。

从由图1还可以看出,辽东栎与茶条槭、白桦的联结系数 $AC < -0.6$,辽东栎与漆树,茶条槭与山荆子(*Malus baccata*),山杨(*Populus davidiana*)与榆树、山荆子,白桦与山杏、漆树等6个种对存在负关联。另外,辽东栎与榆树、山荆子,杜梨与野山楂、山荆子,山荆子和柳树等5个种对的联结系数 $AC = 0$,这些种对完全独立。

油松和辽东栎是黄土高原最主要的地带性植被植物,松栎林是最为常见的森林植物群落之一。油松和辽东栎之间的这种正联结性可以说明,它们之间存在一定的相互依赖联系,可以为对方的生存提供有利条件。在油

松和白桦林下,经常有茶条槭的存在;杜梨常常分布在在油松、辽东栎和白桦的林中空地,反映出它们之间的正联结性,说明乔木层的这些种群具有相同或相似的生态学习性和生物学特点,对生境的适应能力基本相同。

3.2.2 子午岭林区灌木种群种间联结

子午岭林区灌木种群种间 χ^2 统计量、共同出现百分率(PC)半矩阵图以及联结系数(AC)半矩阵图分别见图2和表3。

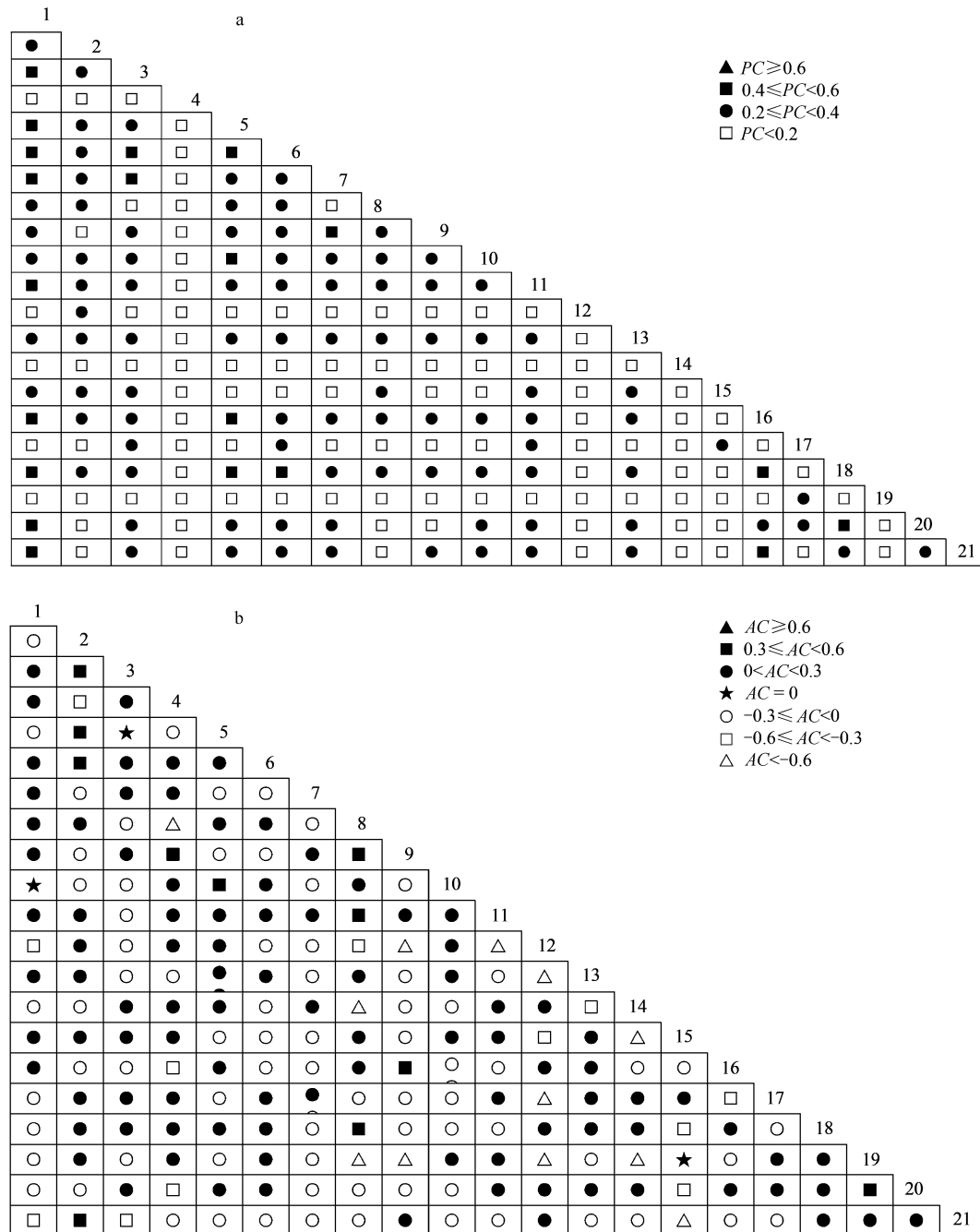


图2 子午岭林区灌木种群种间联结性半矩阵图

Fig. 2 Semimatrix diagrams of interspecific association of dominant shrub populations of natural secondary forest in Ziwanling area
a: PC 值; b: AC 值; 1: 华北绣线菊 *S. frischiana*; 2: 冻绿 *R. utilis*; 3: 栓翅卫矛 *E. phellomanes*; 4: 连翘 *F. syzypensae*; 5: 南蛇藤 *C. orbiculatus*; 6: 胡颓子 *E. umbellata*; 7: 水栒子 *C. multiflorus*; 8: 野葡萄 *V. amurensis*; 9: 红瑞木 *C. alba*; 10: 悬钩子 *R. corchorifolius*; 11: 多花胡枝子 *L. floribund*; 12: 狼牙刺 *S. viciifolia*; 13: 毛樱桃 *C. pseudcerasus*; 14: 山桃 *P. davidiana*; 15: 刺五加 *A. senticosus*; 16: 陕西莨菪 *V. schenisanum*; 17: 华北丁香 *S. oblate*; 18: 葱皮忍冬 *L. ferdinandii*; 19: 沙棘 *H. rhamnoides*; 20: 黄蔷薇 *R. hugonis*; 21: 虎榛子 *O. davidiana*; 下同

由表 3 和图 2 可以看出,南蛇藤(*Celastrus orbiculatus*)和悬钩子(*Rubus corchorifolius*)、水栒子和红瑞木(*Cornus alba*)、多花胡枝子和华北丁香(*Syringa oblata*)之间存在极显著的正联结性;华北绣线菊和野葡萄(*Vitis amurensis*)、冻绿(*Rhamnus utilis*)和栓翅卫矛(*Euonymus phellomanes*)、南蛇藤和野葡萄、南蛇藤和葱皮忍冬(*Lonicera ferdinandii*)之间存在显著的正联结性。陕西荚迷(*Viburnum schensianum*)和华北丁香、刺五加和虎榛子之间显示极显著的负联结性;栓翅卫矛和虎榛子、刺五加和黄蔷薇之间则存在显著的负联结性。

南蛇藤、悬钩子、野葡萄为藤本状灌木,生态学习性极为相似,它们与水栒子和红瑞木、南蛇藤和葱皮忍冬以及华北绣线菊、冻绿、栓翅卫矛和葱皮忍冬等都较喜欢阴湿和弱光环境,多出现于林下,是中性或耐阴性树种,多数情况下它们常常伴在一起具有相似的生存环境。这些树种中,只有多花胡枝子和华北丁香为阳性树种,多共同分布于干旱的立地,这一结果比较符合实际状况。

从图 2 可以看出,共同出现百分率 PC 均未达到 0.6 以上, $0.4 \leq PC < 0.6$ 的种对共有 20 个,其中仅有 3 个种为显著和极显著联度。由此可见,经 χ^2 检验,关联度不显著的种对中,关联度相对较弱。在其它 17 个种对中,华北绣线菊和栓翅卫矛、胡颓子、水栒子;栓翅卫矛和胡颓子、水栒子;南蛇藤和胡颓子;陕西荚迷和华北绣线菊、南蛇藤、葱皮忍冬、虎榛子;葱皮忍冬和胡颓子、黄蔷薇存在一定的正关联。连翘(*Forsythia suspensa*)、狼牙刺(*Sophora viciifolia*)和山桃与其它种群的正关联度较小,即存在微弱的关联性。另外,连翘和野葡萄;狼牙刺和华北丁香;沙棘和野葡萄、狼牙刺、山桃种间无关联。

从图 2 还可以看出,野葡萄和连翘、山桃,红瑞木和沙棘,狼牙刺和红瑞木、多花胡枝子、毛樱桃(*Cerasus pseudocerasus*)、华北丁香、沙棘,刺五加和山桃、虎榛子,毛樱桃和沙棘共有 12 个种对的联结系数 $AC < -0.6$,说明这些种群间存在较为明显的负关联关系。另外,华北绣线菊和悬钩子、栓翅卫矛和南蛇藤、刺五加和沙棘的联结系数 $AC = 0$,显示它们处于完全独立的状态。除此之外,仍有相当一部分种对联结系数 AC 在 0 上下波动,关联较为松散。

灌木植物在个体生长发育和群落演替过程中,除受土壤、水分等环境因子影响外,还要受到来自乔木诸如遮荫、化感作用等多方面的影响,灌木之间,也要进行激烈的竞争。从以上分析可以看出,灌木层主要种群的种间联结性发生了极大的变化,种间关联的显著性有所增加,出现了 5 个极显著关联种对和 6 个显著关联种对,完全独立的种对数相对较少,灌木之间的依赖性比乔木大。

可以认为,在相同的生境和竞争条件下,其生态学习性相似或相近,经常一起出现在相同的森林植物群落中,其种间表现为极显著的正联结性,如南蛇藤、悬钩子、野葡萄等藤本状灌木以及耐阴性较差的多花胡枝子和华北丁香。而生态学习性差异较大的灌木种间往往表现为显著或极显著的负联结性。如陕西荚迷的耐阴性较好,为油松和辽东栎林下的主要灌木之一,而华北丁香的耐阴性极差,经常分布在光照较好和干旱的立地上,它们之间的一定表现为显著的负联结性。

3.3 子午岭林区草本种群种间联结

子午岭林区草本种群种间 χ^2 统计量、共同出现百分率(PC)半矩阵图以及联结系数(AC)半矩阵图分别见表 4 和图 3。

由表 4 和图 3 可以看出,披针苔草与羊茅(*Festuca ovina*),紫菀与火绒草(*Leontopodium leontopodioides*),银背风毛菊(*Saussurea nivea*)与细叶柴胡、铁杆蒿,荇草(*Arthraxon hispidus*)和翻白萎陵菜(*Potentilla discolor*),四叶葎(*Galium bungeri*)与异叶败酱(*Patrinia heterophylla*)之间存在极显著正联结,野豌豆与香青,香青和翻白萎陵菜,糙苏(*Phlomis umbrosa*)与龙牙草(*Agrimonia pilosa*)之间存在显著正联结;细叶柴胡与野棉花,天名精(*Carpesium abrotanoides*)与铁杆蒿之间存在显著的副联结。披针苔草和羊茅是子午岭林区分布最为广泛的草本种类,在林下到处都有分布,而且它们经常混生在一起。紫菀和火绒草、野豌豆和香青、荇草和翻白萎陵菜、四叶葎和异叶败酱的耐阴性较差,常常出现在郁闭度较小的林内或林中空地;细叶柴胡、银背风毛菊和铁杆蒿的耐旱性较强,对立地要求不是很严,多分布在林中空地和较干旱的立地。糙苏和龙牙草喜水湿,经常共同出现在土壤水分较好的林下或水湿地。但细叶柴胡和野豌豆、天名精和铁杆蒿的生态学特性均有明显的差异,

表 4 子午岭林区草本种群间 χ^2 统计量数据阵

Table 4 Data matrix of interspecific association χ^2 value of dominant Herb populations of natural secondary forest in Ziwuling area

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
0.03	2																		
0.68	-0.82	3																	
0.33	4.30*	-0.65	4																
0.25	0.00	-0.04	0.04	5															
8.08**	-0.05	1.82	-1.82	0.55	6														
0.21	-0.06	2.94	-2.94	-0.69	1.79	7													
0.17	0.14	1.00	-0.26	0.01	-0.08	0.05	8												
0.11	0.26	0.60	0.05	6.78**	0.16	0.00	0.03	9											
0.69	0.00	-0.04	3.25	0.13	-0.74	-0.08	-3.35	0.01	10										
0.36	0.48	-1.82	0.35	2.35	0.25	-1.79	-0.08	3.72	0.15	11									
0.97	2.53	-1.21	4.12*	1.54	-0.01	-0.20	0.27	2.40	0.00	7.76**	12								
0.03	-1.25	8.98**	-1.43	-0.06	0.01	2.95	3.44	0.02	-0.83	-1.10	-0.35	13							
3.57	-0.01	0.38	0.68	-0.29	0.36	-0.21	-0.17	-0.14	0.50	-0.36	-0.97	-0.03	14						
0.13	-0.51	-0.07	0.07	-0.04	0.05	0.48	-1.48	-0.06	0.17	0.05	+0.79	-2.01	-0.13	15					
0.26	-0.16	0.05	-0.05	-0.09	0.26	-0.01	-0.00	0.01	0.24	-0.26	+0.04	-1.39	6.97**	0.00	16				
0.14	2.94	-2.94	0.05	1.21	0.16	-4.20*	1.40	11.81**	-0.01	3.72	+2.40	-1.20	-0.14	-0.19	0.67	17			
0.36	-0.05	0.83	0.35	-5.10*	-0.25	-0.04	-0.24	-1.38	-0.15	0.25	-0.01	0.01	0.36	-0.63	0.26	-0.14	18		
0.11	0.01	-2.94	0.05	-0.16	-0.14	0.23	-0.03	-0.02	2.35	0.14	+0.35	-0.23	-0.14	5.18*	-0.01	-0.44	-0.16	19	
0.13	-0.51	0.07	-0.07	-0.72	-0.05	0.48	-0.02	-1.25	-0.45	-0.63	+0.14	-0.36	-0.13	0.05	1.08	-0.19	-0.05	0.06	20

1: 披针苔草 *C. lanceolata*; 2: 野豌豆 *V. amoena*; 3: 紫菀 *A. tataricus*; 4: 香青 *D. moldanica*; 5: 细叶柴胡 *B. scorzonifolius*; 6: 羊茅 *F. ovina*; 7: 天名精 *C. abrotanoides*; 8: 艾蒿 *A. princeps*; 9: 银背凤毛菊 *S. nivea*; 10: 沙参 *A. potaninii*; 11: 芎藭 *A. hispidus*; 12: 翻白萎陵菜 *P. discolor*; 13: 火绒草 *L. leontopodioides*; 14: 糙苏 *P. umbrosa*; 15: 四叶葎 *G. bungeri*; 16: 龙牙草 *A. pilosa*; 17: 铁杆蒿 *A. gmelinii*; 18: 野棉花 *U. lobata*; 19: 异叶败酱 *P. heterophylla*; 20: 黄芩 *S. baicalensis*; 下同

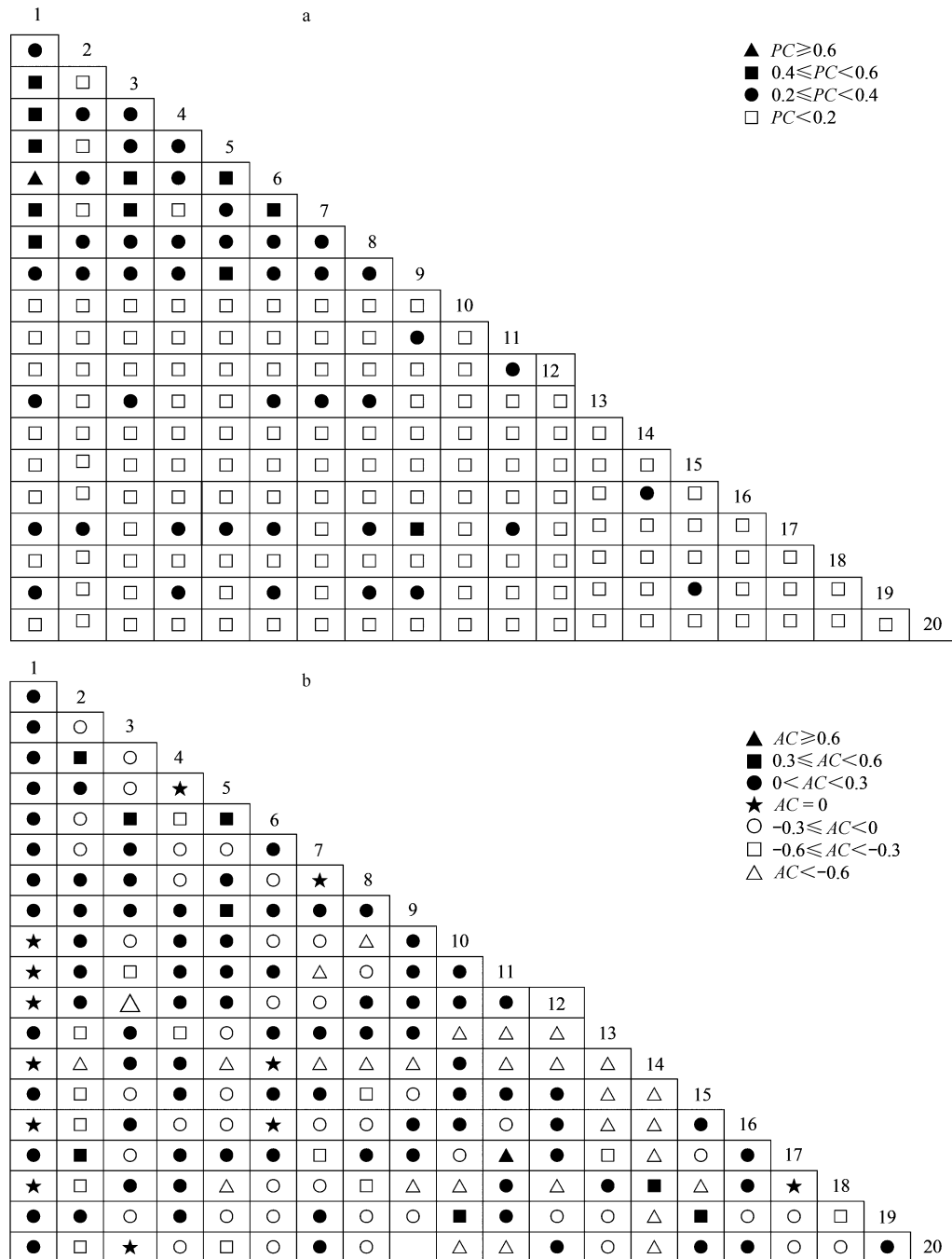


图3 子午岭林区草本种群种间联结性半矩阵图

Fig.3 Semimatrices diagrams of interspecific association of dominant herb populations of natural secondary forest in Ziwouling area

a: PC值;b:AC值

细叶柴胡、铁杆蒿是黄土高原荒草坡比较典型的草本植物群落,分布广泛,适应性强,有极强的抗旱性,多分布于干旱的立地。野棉花和天名精耐旱性差,野棉花极耐水湿,喜阴湿环境,多分布于水沟或阴湿的林下,天名精不耐干旱,较喜水,多分布在郁闭度较高的林内。以上植物群落种间联结性的特点很准确地反映了它们的生态学特性,与自然分布特点较为吻合。

由表4和图3可以看出,在众多种对中,仅有披针苔草与羊茅,银背凤毛菊和细叶柴胡,银背凤毛菊和铁杆蒿的共同出现百分率PC在较高的水平上,说明它们的正联结性较强,这与 χ^2 检验的结果一致。除 χ^2 检验联结性显著的种对外,披针苔草与紫菀、香青、细叶柴胡、天名精、艾蒿(*Artemisia princeps*),紫菀和羊茅、天名

精、羊茅和细叶柴胡、天名精、山棉花等 10 个种对也有一定的正关联。同时,糙苏与野豌豆、细叶柴胡、天名精、艾蒿、银背凤毛菊、苈草、四叶律、铁杆蒿、异叶败酱、黄芩(*Scutellaria baicalensis*),翻白萎陵菜与火绒草、糙苏、野棉花,火绒草与苈草、糙苏、四叶律、龙牙草,野棉花与紫菀、沙参(*Adenophora potaninii*),艾蒿与沙参,黄芩与沙参、苈草,苈草与火绒草,四叶律和野棉花等 24 个种对的 $PC = 0$,说明它们无关联。

由表图 3 还可以看出,天名精和苈草,火绒草与沙参,糙苏与龙牙草,黄芩和糙苏,翻白萎陵菜和火绒草、糙苏,野棉花和细叶柴胡、银背凤毛菊等 8 个种对的联结系数 $AC < -0.6$,说明它们之间存在一定的负关联。另外, $PC = 0$ 的种对其联结系数 AC 均为 -1 ,说明完全独立的种对其副联结性达到极限值,更进一步对用共同出现百分率 PC 做出的结论进行了补充。另外,披针苔草与沙参、苈草、糙苏、翻白萎陵菜、龙牙草、野棉花,香青与细叶柴胡,羊茅与糙苏、龙牙草,天名精与艾蒿,铁杆蒿与野棉花的联结系数 $AC = 0$,说明这些种对完全独立,草本层完全独立的种对数要明显高于乔木层和灌木层。

在林下,草本基本位于乔木和灌木的庇护下,最容易受到环境的影响。郁闭度、长期降雨或干旱等环境的改变都会引起草本种群数量的增减和分布的变化,从而引起种间联结性的变化。比如,长期的干旱可能会使生长在湿润环境中的喜湿性强的草本植物首先消失,而雨季的到来或局部地下水位的上升有可能使得这类植物率先在这里定居,这种变化就会很直观地反应在草本植物的种间联结性上,同时出现或同时消失的草本种群间联结性往往比较显著或极显著。例如,当遇到干旱的气候,原来比较湿润的地方就会长出以披针苔草与羊茅为代表的耐旱植物,它们之间当然是显著或极显著的正关联关系。

另外,由于林下光照不均,水分、土壤等生活因子分异明显,为了适应环境的变化,草本植物就会选择适合它们生态学习性和生物学特点的地方生长,这样就会出现不同生境下的草本种类各不相同,导致林下草本层无关联和独立的种对数明显高于乔木层和灌木层。

4 结论与讨论

陕西子午岭林区乔木、灌木和草本 3 个结构层次的主要种群总体上都表现为正关联,乔木层和灌木层多物种间总体关联较为显著,草本层总体关联不显著。

乔木层主要种群联结性均未达到显著或者极显著关联状态,主要种群间表现出相互独立的特点。灌木层中仅有少数种群联结性均达到显著和极显著关联水平;草本层种间无关联或独立的种对数相对较多,达到极显著正关联程度的种对数有所增加,个别草本植物具有较强的依赖性。灌木层和草本层主要种群间处于一种松散的关联状态。

根据森林植物群落种间联结性的特点,可以认为子午岭植物群落种间关系和谐,森林生态系统稳定的基础依然存在。在该地区进行森林经营时,采用间伐、择伐等抚育方法和低价值林分改造不会对森林造成太大的影响。在森林作业中,凡与油松和辽东栎有显著正关联的树种应该作为经营目标树加以保留;相反,负关联的树种可以伐除。在对地带性植被进行改造或经营时,要充分考虑植物群落种间联结性,有目标地选择性进行间伐作业。

在进行种间联结性研究时,不宜根据单一指标作出结论,最好多个指标配合使用,以说明种间联结程度。有必要先对主要种群进行总体关联度检验,然后再进行 χ^2 检验、联结系数(AC)和各种指数的关联度检验。草本层的方差比率 $VR \approx 1$,说明种间总体上无关联性的可能性大,印证了联结系数(AC)的检验结果,无关联的种对数高达 21 个,占总种对数的 11.05%。研究发现,在乔木、灌木和草本 3 个层次中,共同出现百分率 $PC = 0$,则 AC 一定等于 -1 , χ^2 统计量和 AC 的符号相同。3 个指标配合使用可以准确地反映种群种对的联结性。在灌木层中,共有 11 个种对的 χ^2 大于 3.841,说明有 11 种对的关联性达到了显著和极显著水平,其中 PC 和 AC 值都较大的并不多,再用 VR 值来确定种对关联性的正负号,最终确定出具体的 11 个具有显著关联性的植物种对。在乔木层中,虽然 χ^2 值均小于 3.841,但这只能说明种对关联性不显著。对关联不显著的种对只能通过 PC 和 AC 二个指标来作进一步的判断。

References:

- [1] Wang B S, Li M G, Peng S L. Acta population. Guangzhou: Sunyatseni University Press, 1989.
- [2] Greig-Smith P. Quantitative plant ecology. 3rd ed Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983:105-128.
- [3] Zhang J T. Quantitative ecology. Beijing: Science Press, 2004.
- [4] Yang J L, Wang H, Wang B, Sun D Y. Spatial distribution pattern and interspecific association of main tree species in *Pinus tabulaeformis* Forest in Ziuling Mountains. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin, 2007, 27(4): 0791-0796.
- [5] Wang, B. S, Peng S. L. Studies on the measuring techniques of interspecific association of the lower subtropical evergreen-broadleaved forest. I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1985, 9(4): 274-285.
- [6] Schluter D. A variance test for detecting species association with some example applications. Ecology, 1984, 65(3):998-1005.
- [7] Jgone A, James F. Li Y Z translate. Statistic Biology. Huhehaote: Mengolia University Press, 1990: 80-93
- [8] Zhou X Y, Wang B S, Li M G, Zhan Q J. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(3):332-339.
- [9] Jin Z X. Studies of Yukeng forest community characteristics in Xianju of Zhejiang. Chinese Journal of Ecology, 2001, 20(1):22-25.
- [10] Zhang Q M, Chen B G, Gou G Y. Interspecific association of the dominant species in two typical communities in Dinghushan, South China. Journal of South of China Agricultural University, 2006, (27)1:80-83.
- [11] Ludwig J, Reynolds J. Statistical ecology. NewYork: Academic Press, 1991.
- [12] Zhang J T. Review in communities. Rural Eco-Environment, 1997, 13(4):48-53.
- [13] Guo Z H, Zhuo Z D, Chen J, Wu M F. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broad-leaved forest in Lushan Mountain. Acta Phytocologica Sinica, 1997, 21(5):424-432.
- [14] Whittaker R H. Wang B S translate. Plant community taxis. Beijing: Science Press, 1986.
- [15] Shi Z M, Liu S R, Cheng R M, Jiang Y X. Interspecific association of plant populations in deciduous broad-leaved forest in Bao Tianman. Chinese Journal of Scientia Silvae Sinica, 2001, 37(2):29-35.
- [16] Lin C S, Li Y Y, Zuo J H, Liao W. Inter-specific association of dominant tree species in rare plant dipentodon sinicus communities of Yushe National foresr park, Guangzhou Province. Chinese Journal of Ecology, 2008, 27(2):178-184.
- [17] Hurbert H. A coefficient of interspecific association. Ecology, 1971, 50:1-9.
- [18] Cao P J, Ding B Y, Li W C, Ai J G, Jin X F. Study on the interspecific association of dominant populations of *Fokienia hodginsii* communities in Fengyang Mountain. Journal of Zhejiang University (Science Edition). 2006. 33(6): 666-671.
- [19] Peng L J. Changes in inter specific association of the climatic climax vegetation from 1984 to 2006 in Dinhusan, Guangdong, China. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(11):3732-3739.

参考文献:

- [1] 王伯荪, 李明光, 彭少麟著主编. 植物种群学, 广州: 中山大学出版社, 1989.
- [3] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [4] 杨君珑, 王辉, 王彬, 孙栋元. 子午岭油松林灌木层主要树种的空间分布格局和种间关联性研究. 西北植物学报, 2007, 27(4):791-796.
- [5] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究 I. 种间联结测定的探讨与修正. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4):274-285.
- [7] Jgone A, 拉德维格, James F. 篮诺兹. 李育中, 等译. 统计生物学. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1990: 80-93.
- [8] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 咎启杰. 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, 2000, 24(3): 332-339.
- [9] 金则新. 浙江仙居俞坑森林群落特征研究. 生态学杂志, 2001, 20(1):22-25.
- [10] 张倩媚, 陈北光, 周国逸. 鼎湖山主要林型优势树种种间联结性的计算方法研究. 华南农业大学学报, 2006, (27), 1:80-83.
- [12] 张金屯. 群落中物种多度格局的研究综述. 农村生态环境, 1997, 13(4):48-54.
- [13] 郭志华, 卓正大, 陈洁, 吴梅凤. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究. 植物生态学报, 1997, 21(5):424-43.
- [14] Whittaker R H 著. 王伯荪译. 植物群落排序. 北京: 科学出版社, 1986.
- [15] 史作民, 刘世荣, 程瑞梅, 蒋有绪. 宝天曼落叶阔叶林种间联结性研究. 林业科学 2001, 37(2):29-35.
- [16] 林长松, 李玉英, 左经会, 廖雯. 珍稀植物十齿花群落乔木优势种群种间联结性. 生态学杂志, 2008, 27(2):178-184.
- [18] 曹培健, 丁炳扬, 李伟成, 袁建国, 金孝锋. 凤阳山福建柏群落主要种群种间联结性研究. 浙江大学学报(理学版). 2006. 33(6):666-671.
- [19] 彭立簪. 鼎湖山气候顶极群落种间联结变化. 生态学报, 2006, 26(11):3732-3739.