

俄罗斯平原针阔混交林群落的
灌木层植物种间相关研究*

李新荣

(中国科学院 兰州沙漠研究所 兰州 730000)
(林业部)

摘要 灌木层植物种类丰富、成层明显、结构复杂是俄罗斯平原针阔混交林群落的突出特点。应用 X^2 检验和 Pearson 相关系数 r 公式研究了灌木层植物种间联结和相关性。对测定结果的生态学意义进行了分析。依据测定结果,将形成灌木层的植物划分为4个生态联结种组:俄罗斯金雀花+蒙古栎、欧洲白蜡+欧洲白榆、疣枝卫矛+欧洲荚蒾+黄忍冬+欧榛子+黑茶藨子+稠李+欧洲赤杨。生态种组的划分为整个群落的结构和动态研究及植被的恢复和重建提供了重要的理论基础。

关键词 针阔混交林群落, 灌木层, 种间联结, 相关, 群落结构。

INTERSPECIFIC ASSOCIATION AND CORRELATION OF SHRUB LAYER IN THE CONIFEROUS-BROAD LEAVED MIXED GEOBOTANICAL ZONE OF RUSSIA PLAIN

LI Xin-Rong

(Institute of Desert Research, Chinese Academy of Sciences and the Ministry of Forestry, Lanzhou, 730000, China)

Abstract The abundant shrub species, obvious stratifications and complex shrub layer structures, which are the most outstanding characteristics in the coniferous-broad mixed forest in the Russia plain. X^2 and r formulae are used on studying the interspecific association and correlation of shrub layer. Based on analytical results of X^2 and r formulae, plants of shrub layer can be divided to 4 ecological species groups: *Cytisus fish* + *Juniperus communis*, *Fraxinus excelsior* + *Ulmus laevis*, *Euonymus verrucosus* + *Viburnum opulus* + *Lonicera xylosteum* + *Corylus avellana* and *Ribes migrum* + *Padus racemosa* + *Alnus glutinosa*. This kind of classification will provide an important theory basis on studying structure and dynamics of forestry community, and vegetation recover and restoration.

Key words coniferous-broad forestry community, shrub layer, interspecific, association and correlation, community structure.

生物群落的特征主要取决于物理因素,但同样也取决于生物种之间的相互作用。森林群落中植物种之

* 本研究得到了莫斯科大学生物系地植物教研室的大力支持和 B. H. Давыдов 教授的指导,特此致谢。

收稿日期:1996-08-22,修改稿收到日期:1997-12-05。

间的联结性是群落的重要数量和结构指标,是群落结构形成和演化的重要基础,也是群落分类的依据,其在群落学中占有重要的地位。针阔混交林在俄罗斯平原中部得到良好的发育,尤其灌木成层明显,种类丰富、结构复杂是该群落最为突出的特点之一。灌木层植物种间联结性的分析研究,对研究针阔混交林群落的演替、森林经营管理和人工植被建立以及全球性的受损森林生态系统的恢复和重建具有重要的意义。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

根据阿略兴植被地理区划系统^[1],俄罗斯平原针阔混交林带,主要有欧洲云杉(*Picea abies* Karst)、欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)与心叶榉(*Tilia cordata* Mill)、欧洲山杨(*Populus tremula* L.)、瘤桦(*Betula verrucosa* Scop.)、尖叶槭(*Acer platanoides* L.)、欧洲白榆(*Ulmus laevis* Pall)、欧洲白蜡(*Fraxinus excelsior* L.)和英国栎(*Quercus robur* L.)的混交林,林下灌木成层明显。土壤以壤土和有机质含量较低的沙壤土为主^[1],其气候属于温带大陆性气候,年均温3.7℃,年均降水量550~600 mm。最冷月(1月)均温为-10℃,最热月(6月)+18℃,大部分降水集中在温暖季节(6,7,8月)^[1]。地形以平原为主,间或丘陵和山岗^[4],高地与低平原交错分割,河流以莫斯科-伏尔加河和奥卡河等为主。

1.2 研究方法

1.2.1 样地调查 样地调查在莫斯科以西50 km的兹维尼格勒(Звенигорода)和以南100 km的普希拉地区(Окрестность Г. Пушкина)进行。考虑到样方面积的大小对计测结果的影响及研究区域内物种及植被的变化幅度,共设置样方50个(10 m×50 m),每个样方又由5个小样方(10 m×10 m)组成,该调查法被认为在研究俄罗斯平原针阔混交林群落中是可行的^[5,6]。调查记录每个样方(10 m×10 m)内所有乔灌木和草本植物的种类和数量,将树高<3 m,胸径<6 m的乔木幼树归入灌木层植物统计,选取23个主要的植物种(在250个10 m×10 m的样方内频度>8%,表1)进行分析。

表1 灌木层测试种及其在250个100m²样方中的频度

Table 1 The species in shrub layer and their frequency in 250 samples of 100m²

序号 No.	植物种 Plant species	频度 Frequency (%)	序号 No.	植物种 Plant species	频度 Frequency (%)
1	疣枝卫矛 <i>Euonymus verrucosa</i>	72.0	13	璎珞柏 <i>Juniperus communis</i>	8.3
2	欧接骨木 <i>Sambucus racemosa</i>	84.8	14	俄罗斯金雀花 <i>Cytisus fish</i>	8.3
3	欧瑞香 <i>Daphne mezereum</i>	17.2	15	欧洲云杉 <i>Picea abies</i>	60.4
4	黄忍冬 <i>Lonicera xylosteum</i>	70.7	16	心叶榉 <i>Tilia cordata</i>	70.0
5	欧洲荚蒾 <i>Viburnum opulus</i>	53.5	17	尖叶槭 <i>Acer platanoides</i>	70.7
6	泄鼠李 <i>Frangula alnus</i>	58.6	18	英国栎 <i>Quercus robur</i>	56.9
7	欧榛子 <i>Corylus avellana</i>	80.3	19	欧洲山杨 <i>Populus tremula</i>	50.0
8	欧洲花楸 <i>Sorbus aucuparia</i>	86.2	20	瘤桦 <i>Betula verrucosa</i>	19.0
9	稠李 <i>Padus racemosa</i>	75.9	21	欧洲赤杨 <i>Alnus glutinosa</i>	29.3
10	黑茶藨子 <i>Ribes nigrum</i>	13.8	22	欧洲白蜡 <i>Fraxinus excelsior</i>	9.2
11	西洋苹果 <i>Malus silvestris</i>	17.2	23	欧洲白榆 <i>Ulmus laevis</i>	8.6
12	洋梨 <i>Pyrus communis</i>	13.8			

1.2.2 数据分析处理 群落中的种间联结关系是十分复杂的,用 X^2 统计量作种间联结的测定公式,可以避免联结系数因两个种均不出现的样方数(d 值)较多使联结系数偏高的弊病,又能弥补共同出现率只有正联结的不足,较适合不同森林类型关联值的计算^[7]。 X^2 检验结合相关系数 r 公式分析法已被许多学者所采用,并在计测过程中取得了较理想的结果^[8,9],测定结果具有较好的指示生态联结和相关的作用^[6]。首先将

成对物种的定性数据列入 2×2 列联表。计算出: a (两个种都有的样方数)、 b (只含有 B 种的样方数)、 c (只含有 A 种的样方数)和 d (两个种都没有的样方数)的值,样方总数 $n=a+b+c+d$ 。将它们代入 X^2 显著性检验。

$$X^2 = (|ad - bc| - 0.5n)^2 / n[(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)]$$

然后再将物种的定量数据(种的个体数)代入相关系数 r 公式,计算种间相关性。并由自由度为 $n-2$ 相关系数表中查出其显著程度。

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{X})(y_i - \bar{Y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{X})^2 \sum_{i=1}^n (y_i - \bar{Y})^2}}$$

式中, x_i, y_i 为两个物种的数量, $\bar{X}, \bar{Y}$ 为其平均值, n 为样方数。

2 测定结果

X^2 和 r 公式侧得23个物种种间相关关系而绘制的种间相关的 X^2, r 半矩阵图和星座图见图1~2。

3 结果分析

综合比较 X^2 和 r 公式测定结果,对群落中灌木层植物种间相关关系的反映有较为相似的结果,正相关的植物种对有25对, X^2 测定负相关的植物种有24对,而 r 测定负相关有16对,具体计算结果上的差异是由于两种测定公式的不同所致, X^2 公式是用定性数据计算, r 公式则是定量数据计算的结果,但相对而言,两种计测结果较接近。

植物种对的正联结体现了植物利用资源的相似性和生态位的重叠性,而其高度的差别,体现了生态位空间分异,这是森林群落演替的必然结果,也是群落结构的一种标志^[3]。植物种对的负联结体现了植物间的排斥性,是植物长期适应微环境,利用不同资源空间的结果,也是生态位分离的反映。由图1可见,俄罗斯平原针阔混交林群落灌木层植物中极显著正联结的种对有6对,它们是疣枝卫矛(图中序号为1)与黄忍冬(序号4)、欧洲荚迷(序号5)与稠李(序号9)、欧洲花楸(序号8)与泄鼠李(序号6)、要路柏(序号13)与俄罗斯金雀花(序号14)、欧洲白蜡(序号22)与欧洲白榆(序号23)、欧洲荚迷(序号5)与黑茶藨子(序号10)。这些种对对综合环境条件的要求相似,生态习性相近。在一定程度上体现了它们生态位的重叠。在灌木层植物中欧洲花楸和泄鼠李、稠李、欧洲白蜡和欧洲白榆等构成了群落灌木层的最上层,而疣枝卫矛和黄忍冬、欧洲荚迷及黑茶藨子等种对形成了灌木层的一个中间层次,要路柏和俄罗斯金雀花则是灌木层的下级层次的主要组成种^[10],这种结构分化是生态位空间分离的表现。

从这些联结种对及实际调查可以看出,对正联结的种对来说,它们的生态习性都比较相近,如俄罗斯金雀花与要路柏主要分布在乔木层以欧洲赤松、欧洲云杉和瘤桦为主的桦-松林或桦-云杉群落中,林地土壤贫瘠、干燥,草本层稀少。欧洲花楸与泄鼠李在俄罗斯平原针阔混交林群落中均有分布(在样方中频率较高,表1)。喜阳,在郁闭度较低的样方内其生长良好,并能正常开花结果,在灌木层中处于优势地位,但在乔木层以阔叶树种为主、郁闭度高及土壤湿度较大的林分中生长较差,不能完成正常的生活史。疣枝卫矛和黄忍冬耐阴性均强^[12],在郁闭度较高的样方内生长良好并正常开花结实,形成较大的盖度(40%~45%)。欧洲荚迷、黑茶藨子、稠李等灌木种喜湿。一些乔木幼树如欧洲白榆和欧洲白蜡适宜在相对较温暖的气候条件下生长。在调查中发现:这些阔叶成分的幼树均出现在同一类型森林群落的普希拉地区的样方之中(普希拉地区的年均温比兹维尼格勒高出3~4℃,物候期提前10d,生长期延长15d^[11])。此外,其余17对较显著正联结的种对中也反映出了生态位的重叠性,如欧瑞香与泄鼠李、黑茶藨子与欧洲赤杨等。负联结的种对如心叶槲与瘤桦、欧榛子与瘤桦、泄鼠李与俄罗斯金雀花、泄鼠李与欧洲荚迷、欧洲花楸与黑茶藨子等可能由于它们所需的资源空间的环境不同,表现出物种间的排斥性,也可能存在着他感作用的影响,其机制有等于进一步探讨。但是,种间联结测定和样地实际调查表明,灌木层中的两种对当处于正联结时,两个物种都能完成正常的生活史,而处于强负联结的物种,其中至少有一个种的生长发育受到了影响。

r 公式测定结果(图1,B)也基本类似,在调查的样方内正联结种对的两两者之间的株数成正相关,而一些广生境要求的种之间多呈相关,如欧洲花楸和黄忍冬等。显著负相关的植物种对中如欧洲云杉与黑茶藨子、欧洲云杉与欧榛子及欧洲白榆与欧榛子等由于灌木层中幼树的高密度、高盖度而使灌木种生长分布受

到抑制,因而显示出负相关。而俄罗斯金雀花和璎珞柏与其它灌木层植物之间的负相关是由于两者的生态位与其它灌木种的生态位分化较大的结果。

r 公式测定在一定程度上是对 X^2 计测的补充,例如经 r 公式测定,欧洲云杉和尖叶槭、欧洲云杉和欧洲白榆呈显著负相关,这与实际情况十分吻合;欧洲云杉幼树耐阴性较强,而尖叶槭和欧洲白榆喜阳,且云杉幼树在灌木层中多呈集团状分布^[10,12],盖度较大,在样方内对后两者的生长发育有抑制作用。

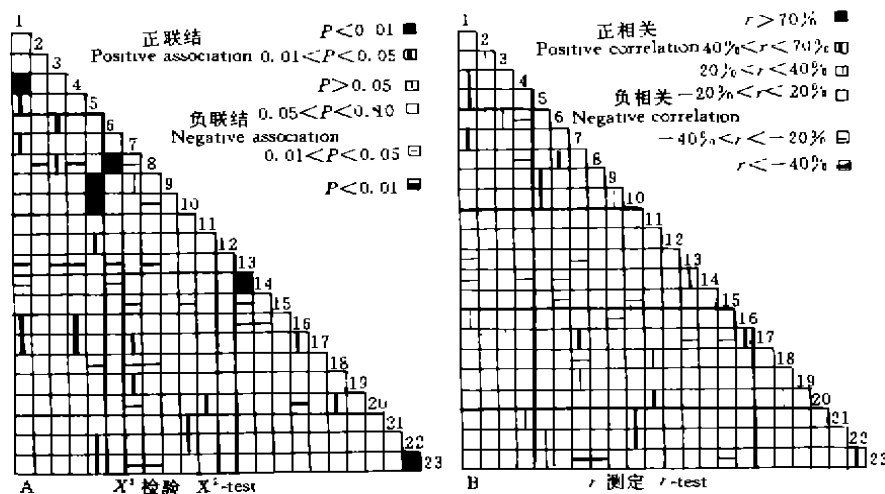


图1 针阔混交林灌木层植物相关测定半矩阵图(种的序号同表1)

Fig. 1 Half-matrix diagram of interspecific correlation in the shrub layer in the coniferous-broad leaved mixed forestal community (species number as table 1)

图2的特点是显示了组间联系及种间的亲和力。一些物种将存在于一个特殊的群落并具有很强的亲和力,如上所述的俄罗斯金雀花和璎珞柏及欧洲白蜡和欧洲白榆;又有一些物种在整个研究区域内均有发现,且与其它物种或组别无强关联,如节骨木等。

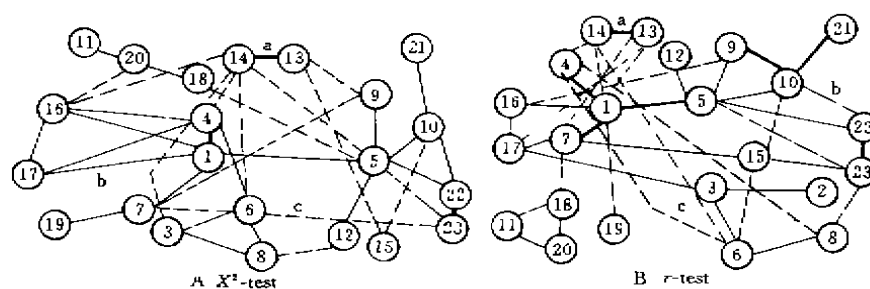


图2 针阔混交林灌木层植物 X^2 检验和 r 测定星座图(种的序号同表1)

Fig. 2 Constellation diagram of X^2 -test and r -test of interspecific correlation in the coniferous-broad leaved mixed forestal community (species number as table 1)

a, 极显著正联结 very significant positive association, b, 显著正联结 significant positive association, c, 显著负联结 significant negative association

按组间联系及种间的亲和力,俄罗斯平原针阔混交林带森林群落的灌木层植物可分为4个亲和力强的种组:Ⅰ.俄罗斯金雀花和璎珞柏;Ⅱ.欧洲白蜡和欧洲白榆;Ⅲ.疣枝卫矛、欧洲荚蒾、黄忍冬、欧榛子;Ⅳ.黑茶藨子、稠李和欧洲赤杨。前两组的植物之间的亲和力较强,而后两组的较弱。4种生态种组的灌木层植物基本代表了该地区针阔混交林群落中灌木层组成成分植物的生态习性;种组Ⅰ如上文所述,具有耐瘠薄和干旱的土壤,主要分布在乔木层以针叶树欧洲云杉和欧洲赤松,特别是欧洲赤松为优势种的群落中;种组Ⅱ主要为乔木层中针叶树被砍伐或阔叶树(欧洲山杨、英国栎、欧洲白榆等)占优势的群落中,群落中因针叶树稀少而郁闭度较低,欧洲白蜡和欧洲白榆幼树很快成为灌木层中的优势种;种组Ⅲ是整个俄罗斯针阔混交林群落中最常见的灌木层植物,它们可以出现在各种类型的针阔混交林中,但灌木层这些植物占优势的群落往往是人为干扰较小的针阔混交林,如栎-槲-云杉林。最后一种组主要在丘陵低凹地或冲积沟下部等土壤水分条件较好的群落的灌木层中占优势。

灌木层植物生态联结组的划分对该地区针阔混交林类型划分、群落演替和森林经营管理具有重要的意义,可以根据各联结生态种组的特点、结合群落的其它特征,判断一个群落在演替序列中的地位,如果一个群落中灌木层的优势种为以上种组Ⅰ的种,则被认为该群落是一个不稳定的过渡类型,最终会发展成以这些种为优势的稀疏的阔叶林。灌木层以种组Ⅲ为优势的群落是在该地区气候条件下的相对稳定针阔混交林群落。而灌木层以种组Ⅰ为优势的群落则是乔木层以针叶树为主的针叶林向针阔混交林的过渡类型,一经破坏,易发展成以瘤桦、心叶槲等为主的稀疏阔叶林群落^[4,12]。

4 结论与讨论

4.1 χ^2 检验方法和 r 公式能够较好的反映出俄罗斯平原针阔混交林带森林群落灌木层植物种间联结关系的特点。植物种间联结的测定中,样方效应十分明显,样方大则正联结的种对偏高,负联结的种对偏少。反之样方太小则找不出联结关系,祝宁等^[13]曾建议把植物种结合测定的矩阵图中 χ^2 检验合格的正联结与负联结的种对占全部种对的百分率相等时的样方面积作为野外样方的最小面积。在俄罗斯针阔混交林带,由于森林群落的地形、地貌等环境条件变化较大,因此选用10m·10m的样方面积,样方总数250个。从测定的结果来看,正联结种对略有偏高(25对,负联结种对24个),但仍较好地反映了植物种间的联结关系,较客观的指示了联结种对在灌木层植物空间结构中的格局。

4.2 从种群结构出发,俄罗斯平原针阔混交林带森林群落的灌木层结构乃是4个不同生态组台的结构组分组成。灌木层植物生态结合种组的划分,可以作为这一区域森林群落类型划分和研究群落演替的重要依据。如灌木层中以生态种组Ⅰ(俄罗斯金雀花和璎珞柏)为优势组成成分的森林群落是针叶林向针阔混交林过渡的类型,群落中乔木层以欧洲云杉、欧洲赤松为主,草本层多以针叶林成分为主^[14],这类群落一经破坏,易演变为以瘤桦和心叶槲等为主的稀疏阔叶次生林;灌木层中以生态种组Ⅱ(欧洲白蜡和欧洲白榆)为优势组成成分的群落多为阔叶树种为建群种群落;灌木层中以生态种组Ⅲ(疣枝卫矛、欧洲荚蒾、黄忍冬、欧榛子)为优势相对稳定的针阔混交林;灌木层中以生态种组Ⅳ(黑茶藨子、稠李和欧洲赤杨)为优势组成成分的群落多为分布在土壤水分条件较好立地条件的以欧洲赤杨、瘤桦为优势乔木种的针阔混交林。

4.3 灌木层植物生态种组的划分有利于人们正确地认识和研究群落的结构和功能,对营造人工林、受破坏的植被生态系统的恢复和重建具有重要的参考价值。

4.4 植物种之间的这种联结关系十分复杂,其结合既有不完全受环境条件制约的一面(负联结),也有随环境条件变化的一面(正联结),而处于正联结的种对由于生态位在一定程度上的重叠,它们之间避免竞争的生态对策或进行竞争以及负联结种对之间的生态位分化或排斥关系等,仅用样方调查数据进行数学分析是不够的,只有在此研究的基础上、与定量的实验生态学方法结合起来,才能进一步了解物种间相互关系的机制。

参 考 文 献

1. Алексин В. В. Растительность и фауна лесов разных московской и соседних областей. М.: Изд. МГУ. 1947.
2. Тимофеев В. П. Лес. Московской области. Лес. СССР. Т. 2. Москва. 1966.

- 3 Московская область, Атлас 2-й Изд. перераб. ТУТК, Москва, 1979
- 4 Растительность и флора ЗБС МГУ, пособие, Изд. МГУ, 1986
- 5 Алексеево Е., Карпухина Е. А., Прилепский Н. Г. Растительный покров окрестностей Пушкино. Изд. Пушкино, 1992
- 6 Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М Наука 1990
- 7 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林中间联结测定技术研究 I 中间联结测式的探讨与修正. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 274~285
- 8 王译荣, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林种间相关的研究. 应用生态学报, 1994, 5(2): 113~119
- 9 孙中伟, 赵士洞. 长白山北坡椴树阔叶红松林群落木本植物中间联结性与相关性研究. 应用生态学报, 1996, 7(1): 1~5
- 10 李新荣. 莫斯科州针阔混交林带森林群落的灌木层结构分析. 植物学通报, 1997, 14(4): 39~47
- 11 Приокско-террасный государственный заповедник Изд. Москва, 1974
- 12 Ли Синьжун. Характер структуры кустарникового яруса в разных лесных фитоценозах в Еловое-широколиственной геоботанической зоне, Вестник Московского университета, серия биол. 1996, 16(3): 49~56
- 13 祝宁, 邵彬等. 原始红松林下木本植物种间结合性初探. 东北林业大学学报, 1988, 16(2): 1~9