

DOI: 10.5846/stxb202105061175

涂洪润, 农娟丽, 朱军, 赵佳佳, 杨婉琳, 朱琪琪, 谢彦军, 刘润红. 桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性. 生态学报, 2022, 42(9): 3688-3705.

Tu H R, Nong J L, Zhu J, Zhao J J, Yang W L, Zhu Q Q, Xie Y J, Liu R H. Interspecific associations of main species and community stability of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwestern China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3688-3705.

桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性

涂洪润¹, 农娟丽², 朱 军³, 赵佳佳², 杨婉琳², 朱琪琪², 谢彦军⁴, 刘润红^{5,*}

1 柳州铁道职业技术学院建筑技术学院, 柳州 545616

2 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541006

3 贵州省气候中心, 贵阳 550002

4 河池学院化学与生物工程学院, 宜州 546300

5 广西大学林学院, 南宁 530004

摘要: 研究群落内主要物种的种间关联及群落稳定性, 有助于正确地认识种间关系和物种共存机制, 进而能为植被的恢复与重建以及生物多样性保护等提供理论依据。然而桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性仍不明确。基于群落调查数据, 采用方差比率法 (VR) χ^2 检验、Pearson 相关检验、Spearman 秩相关检验和 M. Godron 稳定性等方法, 对该群落主要物种的种间关联及群落稳定性进行研究。结果表明: (1) 该群落乔木层、灌木层和草本层主要物种间的总体关联性均呈显著负关联; (2) χ^2 检验结果显示, 各层次绝大部分种对均无显著关联, 种间关联较松散, 各物种间呈独立分布格局; (3) Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验发现, 各层次绝大部分种对均呈不显著相关, 种间相关性较弱; (4) M. Godron 稳定性结果表明, 整个群落及其各垂直层次的稳定性测定结果均远离 20/80, 皆处于不稳定状态。研究显示桂林岩溶石山密花树群落种间关联较松散, 各物种呈相对独立分布格局, 群落处于不稳定的演替早期阶段。因此, 在岩溶地区植被恢复与重建过程中, 应将资源利用方式、生物学特征和生态学习性相近, 对生境要求相似的优势乡土物种搭配在一起。此外, 可采取适当的抚育措施, 调节种间关系, 提高群落稳定性。

关键词: 桂林; 岩溶石山; 密花树群落; 种间关联; 群落稳定性

Interspecific associations of main species and community stability of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwestern China

TU Hongrun¹, NONG Juanli², ZHU Jun³, ZHAO Jiajia², YANG Wanlin², ZHU Qiqi², XIE Yanjun⁴, LIU Runhong^{5,*}

1 School of Architecture Technology, Liuzhou Railway Vocational Technical College, Liuzhou 545616, China

2 College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541006, China

3 Climate Center of Guizhou Province, Guiyang 550002, China

4 College of Chemistry and Bioengineering, Hechi University, Yizhou 546300, China

5 College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China

Abstract: Exploring the interspecific associations of main species and community stability of plant community will help to better understand the interspecific relationship and the mechanism of species coexistence, and thereby provide theoretical

基金项目: 柳青发[2021]8号(LGY202105)

收稿日期: 2021-05-06; 网络出版日期: 2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hnlrh1992@sina.com

basis for the restoration and reconstruction of vegetation, biodiversity protection, and sustainable utilization of the plant community. However, little is known about the interspecific associations of main species and community stability of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwestern China. To investigate the interspecific associations of main species and community stability of *M. seguinii* community, a total of 30 plots were set up and studied by using a series of quantitative analysis methods including the variance ratio (*VR*), Chi-square test (χ^2 test), Pearson's correlation coefficient test, Spearman's rank correlation coefficient test, and M. Godron stability analysis. The results showed that: (1) the overall interspecific associations among the main species in the tree layer, shrub layer and herb layer of the community showed significantly negative associations. (2) The results of the Chi-square test indicated that there was no significant association among most species pairs in each vertical layer, reflecting a weak association among the various species pairs, and most of the species showed an independent distribution pattern. (3) Pearson's correlation coefficient and Spearman's rank correlation tests showed that most species pairs in each vertical level were not significantly correlated, and the correlation among species was weak. (4) M. Godron stability analysis indicated that the ratios of cumulative inverse of species number to the cumulated relative frequency ratios of species in tree layer, shrub layer, herb layer and the whole community were 27.93/72.07, 30.40/69.60, 29.05/70.95 and 27.52/72.48, respectively, distinctly different from the stability point (20/80), indicating that the whole community and each vertical layer of the community were in an unstable state. These findings showed that the community was at the early stage of succession, with loose interspecific association and independent species distribution pattern. Therefore, the dominantly native species with similar resource utilization patterns, similar biological and ecological characteristics and similar habitat requirements should be planted together in the process of vegetation restoration and reconstruction in Karst areas. In addition, appropriate human management measures could be adopted to optimize interspecific relationships to improve community stability.

Key Words: Guilin; karst hill; *Myrsine seguinii* community; interspecific association; community stability

植物群落是由共存物种共同组成的有机结合体,群落内各物种之间并不是孤立存在的,而是彼此联系、相互依存、相互促进、相互制约、协同进化并与生境相互作用,使得群落处于相对稳定的状态^[1-3]。种间关联是群落内各物种在生境中相互作用和相互影响所形成的有机联系,其是各物种自身演化到群落稳定与否的表现形式^[2-5]。而群落稳定性作为群落结构与功能的综合性特征,是外部条件发生变化或存在扰动时群落维持自身稳定性的能力^[6-7]。因此,综合研究群落内主要物种的种间关联及群落稳定性,有助于全面地认识群落的类型、结构、演替趋势以及生物多样性维持机制^[8],进而为植被恢复与重建、森林经营与管理以及生物多样性保护等提供理论基础^[9-10]。

近年来,国内外学者对群落内主要物种的种间关联及群落稳定性进行了许多卓有成效的研究,结果表明种间关联性与群落稳定性密切相关^[11-13]。一般而言,群落内各物种间正关联程度越高,群落越稳定;负关联程度越高,物种间相对独立,群落越不稳定^[14-15]。随着群落由稳定性较差的先锋群落正向演替为稳定性较高的顶极群落,群落内各物种间的正关联关系逐渐增强,以求得物种间的稳定共存^[16-20],在植被的恢复过程中也存在类似的规律^[21-23]。相反,在遭受生物入侵和退化的生态系统中,群落内各物种间的正关联关系减弱,负关联关系增强^[2,24-27]。此外,处于相对稳定环境条件下的群落内各物种间的正关联关系更强,反之,处于多变环境条件或经常遭受较强干扰的群落,各物种间的正关联关系较弱,负关联关系较强^[28-29]。然而,上述研究结论会因所研究的生态系统类型、群落类型、群落所处的演替阶段、取样面积、样方数量、物种数量以及时间和空间尺度等诸多因素而异^[30],未来仍需要从以上方面进行深入研究,以揭示其普适性规律。此外,在先前的绝大部分研究中,群落内主要物种的种间关联研究的研究对象主要侧重于群落某一垂直结构层次中的物种之间^[31-33],整个群落的优势物种之间^[34-36]以及群落内某一珍稀濒危物种或外来入侵物种与共存物种之间^[24,37-39]。与之相比,关于群落内不同垂直层次(乔木层、灌木层和草本层)内优势物种之间的种间关联研究

相对较少,尤其是针对桂林岩溶石山次生演替早期阶段植物群落内主要物种的种间关联及其群落稳定性的研究尚鲜见报道。

作为桂林岩溶石山地区次生演替早期阶段典型群落之一的密花树(*Myrsine seguinii*)群落,由于其特殊的石灰岩地质地貌背景和复杂多样的生境类型,形成了丰富的物种组成、特殊的区系成分和复杂的群落结构,为研究植物种间关联及群落稳定性提供了良好的研究对象。但是,前人关于密花树的研究主要集中在种子萌发以及移栽技术等方面^[40],而关于其群落内主要物种的种间关联特征及群落稳定性尚未见报道。桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联特征和群落稳定性如何?该群落主要物种的种间关联特征与群落稳定性有何关系?这些都有待揭示。对处于次生演替早期的桂林岩溶石山密花树群落而言,其群落内各物种生态位重叠严重,对资源竞争激烈,尤其在垂直结构上对光照存在强烈竞争,因而此时群落内物种共存尚不稳定。基于此假设:(1)桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关系松散,表现出较低的种间关联程度,各物种多呈独立分布格局;(2)该群落处于不稳定状态;(3)种间关联性与群落稳定性密切关联,群落内各物种间负关联程度越高,物种间相对独立,群落越不稳定。为了检验以上科学假说,本研究以桂林岩溶石山密花树群落为研究对象,采用方差比率法(VR)、基于2×2列联表的 χ^2 检验、Pearson相关检验、Spearman秩相关检验以及M. Godron稳定性测定等数量分析方法,对密花树群落内主要物种的种间关联特征及其群落稳定性进行分析,旨在深入认识该群落的结构特征及其演替趋势,进而为该地区的植被恢复与重建、森林经营与管理以及生物多样性保护等提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于桂林市灵川县大圩镇桐子园村,地理坐标为110°22'E,25°13'N,海拔约为132—220 m。该地区地表形态复杂多样,岩溶地貌分布广泛且发育典型,地貌类型主要是由碳酸盐岩溶蚀作用为主形成的峰丛洼地和峰林谷地,峰林峰丛密集,基岩裸露,地形复杂而破碎。研究区位于典型的中亚热带湿润季风气候区,气候温和,雨量充沛,无霜期长,光照充足,热量丰富,夏长冬短,四季分明且雨热基本同期。年平均气温为18—19℃,其中,最冷月(1月)和最热月(7月)平均气温分别为7.9℃和28℃;年降水量为1814—1941 mm,降水量年内分配不均,春夏湿润多雨(多集中在4—7月,占全年的60%,秋冬季干燥少雨,年平均蒸发量约为1490—1905 mm,年平均相对湿度为73%—79%^[41]。全年光照充足,年日照时数为1670 h,全年无霜期约309 d,风向以偏北风为主,平均风速为2.2—2.7 m/s,平均气压为99.49 kPa。该区域的基岩主要为石灰岩,土壤类型以黄棕色或黑色石灰土为主,具有岩石裸露率高,成土速度慢,土层浅薄且分布不连续,厚度分布不均匀,钙镁含量高,保水保肥能力差等特征。密花树群落层次结构相对简单,成层现象明显,可明显划分为乔木层、灌木层和草本层等层次。其中,乔木层物种较少,主要物种有密花树(*Myrsine seguinii*)、化香树(*Platycarya strobilacea*)、光蜡树(*Fraxinus griffithii*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、鸡仔木(*Sinoadina racemosa*)、薄叶润楠(*Machilus leptophylla*)、阴香(*Cinnamomum burmanii*)等;灌木层物种组成较丰富,主要物种有密花树(*Myrsine seguinii*)、欆木(*Loropetalum chinense*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、刺叶冬青(*Ilex bioritsensis*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)和柃木(*Eurya japonica*),以及化香树和阴香等乔木幼树;草本层物种较少,盖度较低,主要物种有阔鳞毛蕨(*Dryopteris championii*)、褐果薹草(*Carex brunnea*)、山麦冬(*Liriope spicata*)、刺齿半边旗(*Pteris dispar*)和刺头复叶耳蕨(*Arachniodes aristata*),以及化香树和密花树等乔、灌木幼苗。

1.2 群落学调查

于2020年7—8月,在全面踏查的基础上,根据密花树群落的类型、结构以及演替的现状与趋势等特点,在桂林市灵川县大圩镇桐子园村选取受人为干扰较轻的密花树群落,建立了30个大小为20 m×20 m的样方,各样方的基本情况如表1所示。其中,乔木层样方大小为20 m×20 m,在此基础上,在每个样方的四角和中心各设置1个5 m×5 m的灌木层样方,并在样方内随机设置5个1 m×1 m的草本层样方。对乔木层调查样方

中所有 $DBH \geq 1 \text{ cm}$ 乔木植株进行调查,记录种名、相对坐标、胸径、高度、枝下高、冠幅和生长状况等指标;灌木层调查对象包括灌木物种以及未满足乔木层测量标准的更新幼树,记录种名、相对坐标、高度、基径和冠幅等指标;草本层记录种名、株数、平均高度和盖度等指标。同时记录每个样方的经纬度、海拔、坡向、坡位、坡度、土壤类型、土壤厚度、岩石裸露率和干扰程度等生境特征信息。

表 1 各样方基本情况

Table 1 Basic information of habitat in different plots

样方号 No. of sample	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	土壤厚度/cm Soil thickness	岩石裸露率/% Exposure rate of rock
P ₁	110°22'52.01"	25°13'19.13"	147	38	38
P ₂	110°22'51.81"	25°13'14.50"	132	27	35
P ₃	110°22'39.05"	25°13'23.01"	163	29	45
P ₄	110°22'52.65"	25°13'14.88"	133	24	31
P ₅	110°22'51.39"	25°13'13.19"	158	22	40
P ₆	110°22'50.80"	25°13'59.04"	142	28	40
P ₇	110°22'54.02"	25°13'14.73"	181	42	35
P ₈	110°22'51.08"	25°13'12.71"	187	28	40
P ₉	110°22'52.92"	25°13'14.50"	163	27	53
P ₁₀	110°22'53.31"	25°13'14.22"	196	51	45
P ₁₁	110°22'53.52"	25°13'14.30"	206	79	55
P ₁₂	110°22'51.89"	25°13'10.04"	193	39	45
P ₁₃	110°22'53.74"	25°13'13.59"	219	81	48
P ₁₄	110°22'55.80"	25°13'15.14"	198	38	46
P ₁₅	110°22'56.66"	25°13'13.86"	211	42	35
P ₁₆	110°22'56.29"	25°13'13.36"	201	52	45
P ₁₇	110°22'56.69"	25°13'12.07"	197	67	21
P ₁₈	110°22'57.79"	25°13'13.39"	165	38	37
P ₁₉	110°22'55.26"	25°13'11.77"	207	29	32
P ₂₀	110°22'54.72"	25°13'11.07"	210	49	29
P ₂₁	110°22'57.29"	25°13'14.67"	197	63	27
P ₂₂	110°22'57.45"	25°13'15.35"	187	50	48
P ₂₃	110°22'58.59"	25°13'15.37"	193	42	30
P ₂₄	110°22'55.06"	25°13'12.25"	207	63	45
P ₂₅	110°22'56.12"	25°13'15.01"	198	30	35
P ₂₆	110°22'57.01"	25°13'15.48"	195	42	42
P ₂₇	110°22'57.18"	25°13'18.02"	172	32	40
P ₂₈	110°22'57.86"	25°13'14.77"	192	51	24
P ₂₉	110°22'54.78"	25°13'10.35"	147	34	48
P ₃₀	110°22'55.61"	25°13'11.05"	201	63	32

1.3 统计与分析

1.3.1 重要值计算

根据 30 个样方的统计资料,共记录有 145 种植物,其中,乔木层植物 31 种,灌木层植物 69 种,草本层植物 45 种。在数据分析过程中考虑到物种过多和计算需要,本研究选取对群落结构和群落环境的形成具有较强影响的主要物种作为研究对象。为客观反映各物种在群落中的地位和作用,用重要值 (IV) 代表各物种的优势度,分乔木层、灌木层和草本层计算重要值,计算公式如下^[42]:

$$\text{乔木层物种重要值}(\%) = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对显著度}) / 3$$

灌木层和草本层物种重要值(%) = (相对多度+相对频度)/2

相对多度(RA) = (某一物种的多度/层片中所有物种多度总和)×100%

相对频度(RF) = (某一物种出现的频度/层片中所有物种频度总和)×100%

相对显著度(RD) = (某一物种的胸高断面积/层片中所有物种的胸高断面积总和)×100%

由于各层次物种重要值计算公式的差异,本研究分层选取乔木层、灌木层和草本层中重要值较高的 16、20 和 20 种植物(表 2)进行种间关联分析。

1.3.2 总体关联性检验

以物种在样方内是否出现的二元数据矩阵作为原始数据,采用 Schluter^[43]提出的方差比率法(VR)测定该群落各层次主要物种间的总体关联性,并通过统计量 W 检验总体关联性是否显著,计算公式如下:

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

式中, δ_T^2 为总体样本方差,即所有物种出现频度的方差, S_T^2 为所有样方物种数的方差, S 为总物种数, N 为总样方数, P_i 为物种 i 出现的频度, n_i 为物种 i 出现的样方数, T_j 为样方 j 中出现的物种数, t 为所有样方中物种的平均数,即 $t = (T_1 + T_2 + \dots + T_n)/N$ 。VR 为各层次主要物种间的总体关联指数,在独立性零假设条件下(物种间无显著关联),VR 期望值为 1;若 $VR=1$,接受零假设,表示物种间总体无关联;若 $VR>1$,则否定零假设,说明物种间总体上呈正关联;若 $VR<1$,则否定零假设,表明物种间总体上呈负关联^[44]。由于物种间的正负关联性可以相互抵消,因此还需要利用统计量 W 检验 VR 值是否显著偏离 1。若 $W > x_{0.05(N)}^2$ 或 $W < x_{0.95(N)}^2$,即 W 值落入 χ^2 分布阈值界限内的概率超过 90%,则表示物种间总体关联性显著($P<0.05$);反之,若 $x_{0.95(N)}^2 < W < x_{0.05(N)}^2$,则说明物种间总体关联不显著($P>0.05$)^[45]。

1.3.3 种间关联性分析

采用基于 2×2 列联表的 χ^2 统计量对种间关联性进行定性研究,以确定实测值与期望值之间偏差的显著程度。在进行 χ^2 检验前,首先需根据物种在 30 个样方中是否存在,将原始数据转换成 0 或 1 形式的二元数据矩阵,0 表示物种在样方中不存在,1 表示物种在样方中存在。然后根据上述二元数据矩阵,将主要种群所有种对的定性数据列入 2×2 联列表,计算 a 、 b 、 c 和 d 的值。由于本研究的取样方法为非连续性取样,因此非连续性数据 χ^2 统计量需采用 Yates 的连续校正公式进行计算^[45],其计算公式如下:

$$\chi^2 = \frac{N [|ad - bc| - 0.5N]^2}{(a+b)(b+d)(c+d)(a+c)}$$

式中, N 为样方总数, a 为 2 个物种同时出现的样方数, b 和 c 为 2 个物种单独出现的样方数, d 为 2 个物种均未出现的样方数。种间关联性通常分为正关联和负关联 2 类,设 $V = ((a+d) - (b+c))/(a+b+c+d)$,当 $ad > bc$ 时,则 $V > 0$,种间关联性为正关联;当 $ad < bc$ 时,则 $V < 0$,种间关联性为负关联。若 $\chi^2 < 3.841$ ($P > 0.05$),表明种对间呈不显著关联,种对间基本独立;若 $3.841 \leq \chi^2 \leq 6.635$ ($0.01 \leq P \leq 0.05$),表明种对间呈显著关联;若 $\chi^2 > 6.635$ ($P < 0.01$),表明种对间呈极显著关联^[42]。

1.3.4 种间相关性测定

χ^2 统计量仅能定性描述物种间的关联性是否显著,并不意味着那些 χ^2 检验不显著的种对间没有关联性,且其无法区分物种间的关联性强弱,故在一定程度上模糊了种间关联性之间的差异性^[28]。与之相比, Pearson 相关和 Spearman 秩相关系数检验则是基于数量数据,能够比较客观地反映物种间的线性关系,且较其他相关

表 2 乔木层、灌木层和草本层主要物种及其重要值
Table 2 The main species and their important value in the tree layer, shrub layer and herb layer of *Myrzine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

缩写 Abbreviation	乔木层物种 Species of tree layer	相对多度 Relative abundance/%	重要值 Important value/%	缩写 Abbreviation	灌木层物种 Species of shrub layer	相对多度 Relative abundance/%	重要值 Important value/%	缩写 Abbreviation	草本层物种 Species of herb layer	相对多度 Relative abundance/%	重要值 Important value/%
Ms	密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	26.91	76.97	Ms	密花树 <i>Myrsine seguinii</i>	50.02	169.99	Dc	阔鳞鳞毛蕨 <i>Dryopteris championii</i>	15.61	70.31
Lc	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	24.22	60.70	Lc	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	14.29	51.11	Cbr	褐果墓草 <i>Carex brunnea</i>	10.98	47.52
Ps	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	14.99	56.65	Cib	阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	2.43	10.00	Ls	山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	15.45	46.52
Fg	光蜡树 <i>Fraxinus griffithii</i>	10.82	39.69	Rs	杜鹃 <i>Rhododendron simsii</i>	2.39	6.08	Pd	刺齿半边旗 <i>Pteris dispar</i>	6.59	21.95
Qa	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	6.59	25.77	lh	细刺桐青 <i>Ilex hylonoma</i>	1.90	4.89	Aa	刺头复叶耳蕨 <i>Arachniodes aristata</i>	11.29	15.49
Sir	鸡仔木 <i>Sinoadina racemosa</i>	4.78	13.92	MI	薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>	1.20	4.80	Sm	江南卷柏 <i>Selaginella moellendorffii</i>	8.16	15.16
MI	薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>	2.58	6.99	Ib	刺叶冬青 <i>Ilex bitorisensis</i>	2.84	4.77	Pe	草胡椒 <i>Peperomia pellucida</i>	0.24	12.95
Cib	阴香 <i>Cinnamomum burmannii</i>	1.54	4.42	Alt	红背山麻杆 <i>Alchornea treviioides</i>	1.03	4.62	Ci	毛蕨 <i>Cyclosorus interruptus</i>	1.57	8.48
Ih	细刺桐青 <i>Ilex hylonoma</i>	1.26	4.18	Ej	柃木 <i>Eurya japonica</i>	1.16	4.15	Pm	井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	2.16	6.82
Cc	樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	0.16	1.48	Gj	梔子 <i>Gardenia jasminoides</i>	2.21	3.45	Ljy	海金沙 <i>Lygodium japonicum</i>	0.94	5.56
Aj	合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	0.33	1.15	Fg	光蜡树 <i>Fraxinus griffithii</i>	0.98	3.23	Jp	爵床 <i>Justicia procumbens</i>	0.51	4.87
Lf	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	0.16	0.95	Ft	斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i> subsp. <i>gibbosa</i>	0.32	2.44	Af	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellatum</i>	0.94	4.07
Fv	白饭树 <i>Flueggea virosa</i>	0.11	0.68	Sir	鸡仔木 <i>Sinoadina racemosa</i>	0.61	2.02	Lja	石松 <i>Lyopodium japonicum</i>	1.69	3.87
Alc	榿树 <i>Albizia chinensis</i>	0.33	0.65	Ach	八角枫 <i>Alangium chinense</i>	0.19	1.93	Wj	狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	0.55	3.35
Pim	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	0.05	0.64	Syg	轮叶蒲桃 <i>Syzygium grisei</i>	0.55	1.55	Tjy	络石 <i>Trachelospermum jasminoides</i>	2.94	3.23
Ib	刺叶冬青 <i>Ilex bitorisensis</i>	0.16	0.63	Ps	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	0.45	1.52	Sj	马蓝 <i>Strobilanthes japonica</i>	0.47	3.08
				Oh	花桐木 <i>Ormosia henryi</i>	0.78	1.40	Lg	淡竹叶 <i>Lophatherum gracile</i>	0.27	3.04
				Aj	合欢 <i>Albizia julibrissin</i>	0.43	1.36	Oc	乌蕨 <i>Odontosoria chusana</i>	1.22	2.81
				Qa	麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	0.89	1.33	Ea	紫花香薷 <i>Eiobolzia argyi</i>	0.39	2.26
				Cu	柱果铁线莲 <i>Clematis uncinata</i>	1.87	1.21	Asc	线裂软角蕨 <i>Asplenium coenobiale</i>	0.59	1.54

系数检验更灵敏,可以有效地弥补 χ^2 检验的不足^[30]。因此,本研究利用各层次主要物种的重要值作为 Pearson 相关和 Spearman 秩相关检验的数量指标,对种对间的线性关系进行定量分析它们同时出现的可能性^[45]。

Pearson 相关系数计算公式如下:

$$r_p(i,j) = \frac{\sum_{k=1}^N (x_{ik} - \bar{x}_i)(x_{jk} - \bar{x}_j)}{\sqrt{\sum_{k=1}^N (x_{ik} - \bar{x}_i)^2 \sum_{k=1}^N (x_{jk} - \bar{x}_j)^2}}$$

Spearman 秩相关系数计算公式如下:

$$r_s(i,j) = 1 - \frac{6 \sum_{k=1}^N (x_{ik} - x_{jk})^2}{N^3 - N}$$

式中, $r_p(i,j)$ 和 $r_s(i,j)$ 分别是物种*i*和物种*j*在样方*k*中的 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数,值域为 $[-1, 1]$,正值为正相关,负值为负相关; N 为样方总数; x_{ik} 和 x_{jk} 分别是物种*i*和物种*j*在样方*k*中的秩(按重要值计算); \bar{x}_i 和 \bar{x}_j 分别是物种*i*和物种*j*在所有样方中重要值的平均值。

1.3.5 群落稳定性分析

采用郑元润^[46]改进后的 M. Godron 贡献定律法对群落的稳定性进行分析。首先,将群落中所选取的主要物种按照频度由大到小的顺序排列,换算成相对频度后逐步累加,得到其累积相对频度;再将样地内出现的物种总数取倒数,按照上述植物排序逐个累加,累加结果乘以 100%得到物种累积倒数百分比。然后,以群落内物种累积倒数百分比为横坐标(x),物种累积相对频度为纵坐标(y),建立模糊散点平滑曲线模型。另外,做一条经过(0, 100)、(100, 0)的直线,该直线与平滑曲线的交点即为所求的群落稳定比值。其计算公式如下:

平滑曲线模拟方程:

$$y = ax^2 + bx + c$$

直线方程:

$$y = 100 - x$$

将直线方程代入平滑曲线模拟方程:

$$ax^2 + (b + 1)x + c - 100 = 0$$

交点坐标为:

$$x = \frac{-(b + 1) \pm \sqrt{(b + 1)^2 - 4a(c - 100)}}{2a}, y = 100 - x$$

式中, x 为群落内物种累积倒数百分比, y 为物种累积相对频度, a 、 b 和 c 为回归曲线模型参数。该方程有 2 个解,本研究取 0—100 的解(另一个解远大于 100,属于无效值)。 x/y 值和 20/80 的接近程度体现了群落的稳定性,越接近表示稳定性越好,反之则稳定性越差。此外,仅通过交点坐标无法直接反映群落稳定性的大小,故本研究采用群落交点坐标与稳定点坐标之间的欧式距离来表示群落稳定性的大小。

本研究所有统计分析制图均在 Excel 2019 和 R 4.0.4 (<http://cran.r-project.org/>)中完成。其中, χ^2 检验、Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数检验分别由 R 语言中 spaa 程序包^[47]的 sp.assoc()、sp.pair() 函数计算得出,Pearson 相关和 Spearman 秩相关显著性检验通过 R 语言中 psych 程序包的 corr.test() 函数完成。

2 结果与分析

2.1 总体关联性

桂林岩溶石山密花树群落各层次主要物种间的总体关联性如表 3 所示,群落乔木层、灌木层以及草本层主要物种间的总体关联性基本一致,总体关联性的方差比率(VR)均小于 1,且检验统计量(W)均没有落入 $\chi^2_{0.95(N)} < W < \chi^2_{0.05(N)}$ 中,表明该群落各层次主要物种间的总体关联性均呈显著负关联。

2.2 主要物种的种间关联性分析

2.2.1 乔木层主要物种的种间关联性

乔木层主要物种的 χ^2 检验结果表明(图 1 和表 4),在所有 120 个种对中,呈正关联的种对有 40 对,占总

种对数的 33.33%, 其中, 呈极显著、显著和不显著正关联的种对分别有 6、7 和 27 对, 分别占总种对数的 5.00%、5.83% 和 22.50%; 呈负关联种对为 72 对, 占总种对数的 60.00%, 其中, 呈极显著、显著和不显著负关联的种对分别有 11、12 和 49 对, 分别占总种对数的 9.17%、10.00% 和 40.83%; 正负关联种对的比值为 0.56, 负关联种对占优势。不显著关联和无关联种对有 84 对, 占总种对数的 70.00%, 种间关联较松散, 各物种间呈独立分布格局。

表 3 桂林岩溶石山密花树群落各层次主要物种间的总体关联性

Table 3 Overall interspecific associations among main species of different hierarchical levels of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

层次 Levels	方差比率 Variance ratio (VR)	检验统计量 (W) Test statistic (W)	χ^2 临界值 χ^2 threshold ($\chi^2_{0.95}, \chi^2_{0.05}$)	检验结果 Results
乔木层 Tree layer	0.00044	0.013	(18.49, 43.77)	显著负关联
灌木层 Shrub layer	0.0029	0.086	(18.49, 43.77)	显著负关联
草本层 Herb layer	0.0089	0.27	(18.49, 43.77)	显著负关联

2.2.2 灌木层主要物种的种间关联性

灌木层主要物种的 χ^2 检验结果表明 (图 2 和表 5), 在所有 190 个种对中, 呈正关联的种对有 57 对, 占总种对数的 30.00%, 其中, 呈极显著、显著和不显著正关联的种对数分别有 9、18 和 30 对, 分别占总种对数的 4.74%、9.47% 和 15.79%; 呈负关联种对有 124 对, 占总种对数的 65.26%, 其中, 呈极显著、显著和不显著负关联的种对分别有 20、32 和 72 对, 分别占总种对数的 10.53%、16.84% 和 37.89%; 正负关联种对的比值为 0.46, 负关联种对占优势。不显著关联和无关联种对有 111 对, 占总种对数的 58.42%, 种间关联较松散, 各物种呈独立分布格局。

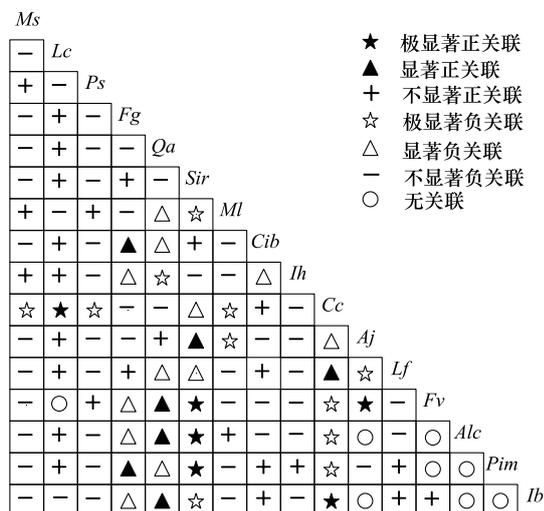


图 1 桂林岩溶石山密花树群落乔木层主要物种的 χ^2 检验半矩阵图

Fig.1 Semi-matrix diagram of interspecific association χ^2 test among main species in tree layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

Ms: 密花树 *Myrsine seguinii*; Lc: 榿木 *Loropetalum chinense*; Ps: 化香树 *Platycarya strobilacea*; Fg: 光蜡树 *Fraxinus griffithii*; Qa: 麻栎 *Quercus acutissima*; Sir: 鸡仔木 *Sinoadina racemosa*; ML: 薄叶润楠 *Machilus leptophylla*; Cib: 阴香 *Cinnamomum burmanii*; Ih: 细刺桐骨 *Ilex hylonoma*; Cc: 樟 *Cinnamomum camphora*; Aj: 合欢 *Albizia julibrissin*; Lf: 枫香树 *Liquidambar formosana*; Fv: 白饭树 *Flueggea virosa*; Alc: 榿树 *Albizia chinensis*; Pim: 马尾松 *Pinus massoniana*; Ib: 刺叶冬青 *Ilex bitorisensis*

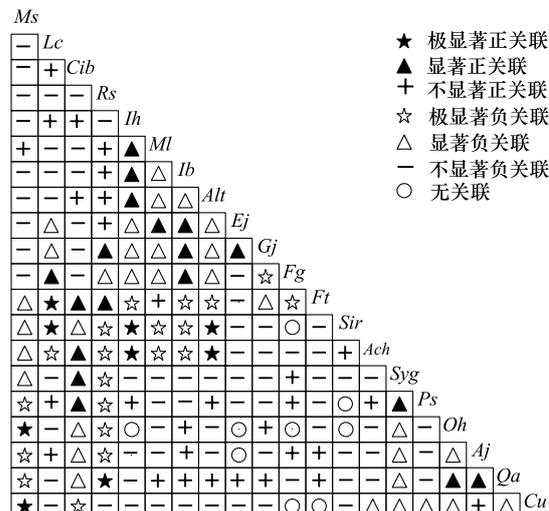


图 2 桂林岩溶石山密花树群落灌木层主要物种的 χ^2 检验半矩阵图

Fig.2 Semi-matrix diagram of interspecific association χ^2 test among main species in shrub layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

Ms: 密花树 *Myrsine seguinii*; Lc: 榿木 *Loropetalum chinense*; Cib: 阴香 *Cinnamomum burmanii*; Rs: 杜鹃 *Rhododendron simsii*; Ih: 细刺桐骨 *Ilex hylonoma*; ML: 薄叶润楠 *Machilus leptophylla*; Ib: 刺叶冬青 *Ilex bitorisensis*; Alt: 红背山麻杆 *Alchornea trewioides*; Ej: 柃木 *Eurya japonica*; Gj: 梔子 *Gardenia jasminoides*; Fg: 光蜡树 *Fraxinus griffithii*; Ft: 斜叶榕 *Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa*; Sir: 鸡仔木 *Sinoadina racemosa*; Ach: 八角枫 *Alangium chinense*; Syg: 轮叶蒲桃 *Syzygium grijsii*; Ps: 化香树 *Platycarya strobilacea*; Oh: 花桐木 *Ormosia henryi*; Aj: 合欢 *Albizia julibrissin*; Qa: 麻栎 *Quercus acutissima*; Cu: 柱果铁线莲 *Clematis uncinata*

表 4 桂林岩溶石山密花树群落乔木层主要物种的 χ^2 检验、Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验结果比较

Table 4 The comparison of χ^2 test, Pearson's correlation test and Spearman's rank correlation test among main species in tree layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

Table with 10 columns: Test methods, Positive association (correlation) sub-columns (Distinctly significant, Significant, Not significant, Sum), Negative association (correlation) sub-columns (Distinctly significant, Significant, Not significant, Sum), and No association (correlation). Rows include χ^2 test, Pearson's correlation, and Spearman's rank correlation.

表 5 桂林岩溶石山密花树群落灌木层主要物种的 χ^2 检验、Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验结果比较

Table 5 The comparison of χ^2 test, Pearson's correlation test and Spearman's rank correlation test among main species in shrub layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

Table with 10 columns: Test methods, Positive association (correlation) sub-columns (Distinctly significant, Significant, Not significant, Sum), Negative association (correlation) sub-columns (Distinctly significant, Significant, Not significant, Sum), and No association (correlation). Rows include χ^2 test, Pearson's correlation, and Spearman's rank correlation.

2.2.3 草本层主要物种的种间关联性

草本层主要物种的 χ^2 检验结果表明(图 3 和表 6), 在所有 190 个种对中,呈正关联的种对有 63 对,占总对数的 33.16%,其中,呈极显著、显著和不显著正关联的种对分别有 8、26 和 29 对,分别占总种对数的 4.21%、13.68%和 15.26%;呈负关联种对有 125 对,占总种对数的 65.79%,其中,呈极显著、显著和不显著负关联的种对分别有 26、32 和 67 对,分别占总种对数的 13.68%、16.84%和 35.26%;正负关联种对的比值为 0.50,负关联种对占优势。不显著关联和无关联种对有 98 对,占总种对数的 51.58%,种间关联较松散,各物种呈独立分布格局。

2.3 主要物种的种间相关性分析

2.3.1 乔木层主要物种的种间相关性

乔木层主要物种的 Pearson 相关检验结果表明(图 4 和表 4), 在所有 120 个种对中,呈正相关的种对有 42 对,占总对数的 35.00%,其中,呈极显著、显著和不显著正相关的种对数分别有 7、2 和 33 对,分别占总种对数的 5.83%、1.67%和 27.50%;呈负相关的物种有 76 对,占总种对数的 63.33%,其中,呈极显著、显著和不显著负相关的种对分别有 4、2 和 70 对,分别占总种对数的 3.33%、1.67%和 58.33%;不显著相关和不相关种对有

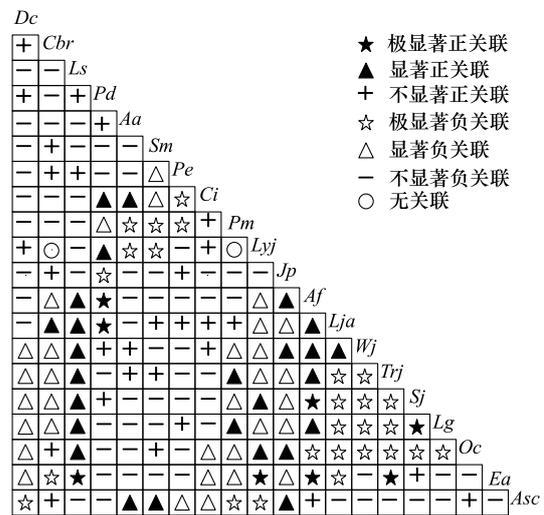


图 3 桂林岩溶石山密花树群落草本层主要物种的 χ^2 检验半矩阵图

Fig.3 Semi-matrix diagram of interspecific association χ^2 test among main species in herb layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

Dc: 阔鳞鳞毛蕨 Dryopteris championii; Cbr: 褐果薹草 Carex brunnea; Ls: 山麦冬 Liriope spicata; Pd: 刺齿半边旗 Pteris dispar; Aa: 刺头复叶耳蕨 Arachniodes aristata; Sm: 江南卷柏; Selaginella moellendorffii; Pe: 草胡椒 Peperomia pellucida; Ci: 毛蕨 Cyclosorus interruptus; Pm: 井栏边草 Pteris multifida; Lyj: 海金沙 Lygodium japonicum; Jpj: 爵床 Justicia procumbens; Af: 扇叶铁线蕨 Adiantum flabellulatum; Lja: 石松 Lycopodium japonicum; Wj: 狗脊 Woodwardia japonica; Trj: 络石 Trachelospermum jasminoides; Sj: 马蓝 Strobilanthes japonica; Lg: 淡竹叶 Lophatherum gracile; Oc: 乌蕨 Odontosoria chusana; Ea: 紫花香薹 Elsholtzia argyi; Asc: 线裂铁角蕨 Asplenium coenobiale

105 对,占总种对数的 87.50%,绝大部分种对为不显著相关,相关性不强。

表 6 桂林岩溶石山密花树群落草本层主要物种的 χ^2 检验、Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验结果比较

Table 6 The comparison of χ^2 test, Pearson's correlation test and Spearman's rank correlation test among main species in herb layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

检验方法 Test methods	正关联(相关)Positive association(correlation)				负关联(相关)Negative association(correlation)				无关联 (不相关) No association (correlation)
	极显著 Distinctly significant ($P \leq 0.01$)	显著 Significant ($P \leq 0.05$)	不显著 Not significant ($P > 0.05$)	总数 Sum	极显著 Distinctly significant ($P \leq 0.01$)	显著 Significant ($P \leq 0.05$)	不显著 Not significant ($P > 0.05$)	总数 Sum	
χ^2 检验 χ^2 test	8(4.21)	26(13.68)	29(15.26)	63(33.16)	26(13.68)	32(16.84)	67(35.25)	125(65.79)	2(1.05)
Pearson 相关 Pearson's correlation	4(2.11)	4(2.11)	53(27.89)	61(32.11)	0(0.00)	4(2.11)	122(64.21)	126(66.32)	3(1.58)
Spearman 秩相关 Spearman's rank correlation	3(1.58)	2(1.05)	74(38.42)	78(41.05)	2(1.05)	9(4.74)	98(51.28)	109(57.37)	3(1.58)

乔木层主要物种的 Spearman 秩相关检验结果表明(图 4 和表 4),在所有 120 个种对中,呈正相关的种对有 52 对,占总种对数的 43.33%,其中,呈极显著和显著正相关的种对均有 5 对,呈不显著相关的种对有 42 对,分别占总种对数的 4.17%和 35.00%;呈负相关的种对有 67 对,占总种对数的 55.83%,其中,呈极显著、显著和不显著负相关的种对分别有 4、3 和 60 对,分别占总种对数的 3.33%、2.50%和 50.00%;不显著相关和不相关种对有 103 对,占总种对数的 85.83%,绝大部分种对为不显著相关,相关性不强。

2.3.2 灌木层主要物种的种间相关性

灌木层主要物种的 Pearson 相关检验结果表明(图 5 和表 5),在所有 190 个种对中,呈正相关的种对有 59 对,占总种对数的 31.05%,其中,呈极显著、显著和不显著正相关的种对数分别有 7、7 和 45 对,分别占总种对数的 3.68%、3.68%和 23.68%;呈负相关的种对有 126 对,占总种对数的 66.32%,其中,呈极显著、显著和不显著负相关的种对分别有 3、8 和 115 对,分别占总种对数的 1.58%、4.21%和 60.53%;不显著相关和不相关种对有 165 对,占总种对数的 86.84%,物种的独立性较强。

灌木层主要物种的 Spearman 秩相关检验结果表明(图 5),在所有 190 个种对中,呈正相关的种对有 90 对,占总种对数的 46.84%,其中,呈极显著、显著和不显著正相关的种对分别有 7、5 和 77 对,分别占总种对数的 3.68%、2.63%和 40.53%;呈负相关的种对有 98 对,占总种对数的 51.58%,其中,呈极显著、显著和不显著负相关的种对分别有 3、9 和 85 对,分别占总种对数的 1.58%、4.74%和 45.26%;不显著相关和不相关种对有 166 对,占总种对数的 87.37%,物种之间的独立性较强。

2.3.3 草本层主要物种的种间相关性

草本层主要物种的 Pearson 相关检验结果表明(图 6 和表 6),在所有 190 个种对中,呈正相关的种对有 61 对,占总种对数的 32.11%,其中,呈极显著、显著和不显著正相关的种对数分别有 4、4 和 53 对,分别占总种对数的 2.11%、2.11%和 27.89%;呈负相关的种对有 126 对,占总种对数的 66.32%,其中,呈显著和不显著负相关的种对分别有 4 对和 122 对,占总种对数的 2.11%和 64.21%;不显著相关和不相关种对有 178 对,占总种对数的 93.68%,绝大部分种对相互独立。

草本层主要物种的 Spearman 秩相关检验结果表明(图 6 和表 6),在所有 190 个种对中,呈正相关的种对有 78 对,占总种对数的 41.05%,其中,呈极显著、显著和不显著正相关的种对分别有 3 对、2 对和 73 对,分别占总种对数的 1.58%、1.05%和 38.42%;呈负相关的种对有 109 对,占总种对数的 57.37%,其中,呈极显著、显著和不显著负相关的种对分别有 2 对、9 对和 98 对,分别占总种对数的 1.05%、4.74%和 51.58%;不显著相关和不相关种对有 174 对,占总种对数的 91.58%,绝大部分种对相互独立。

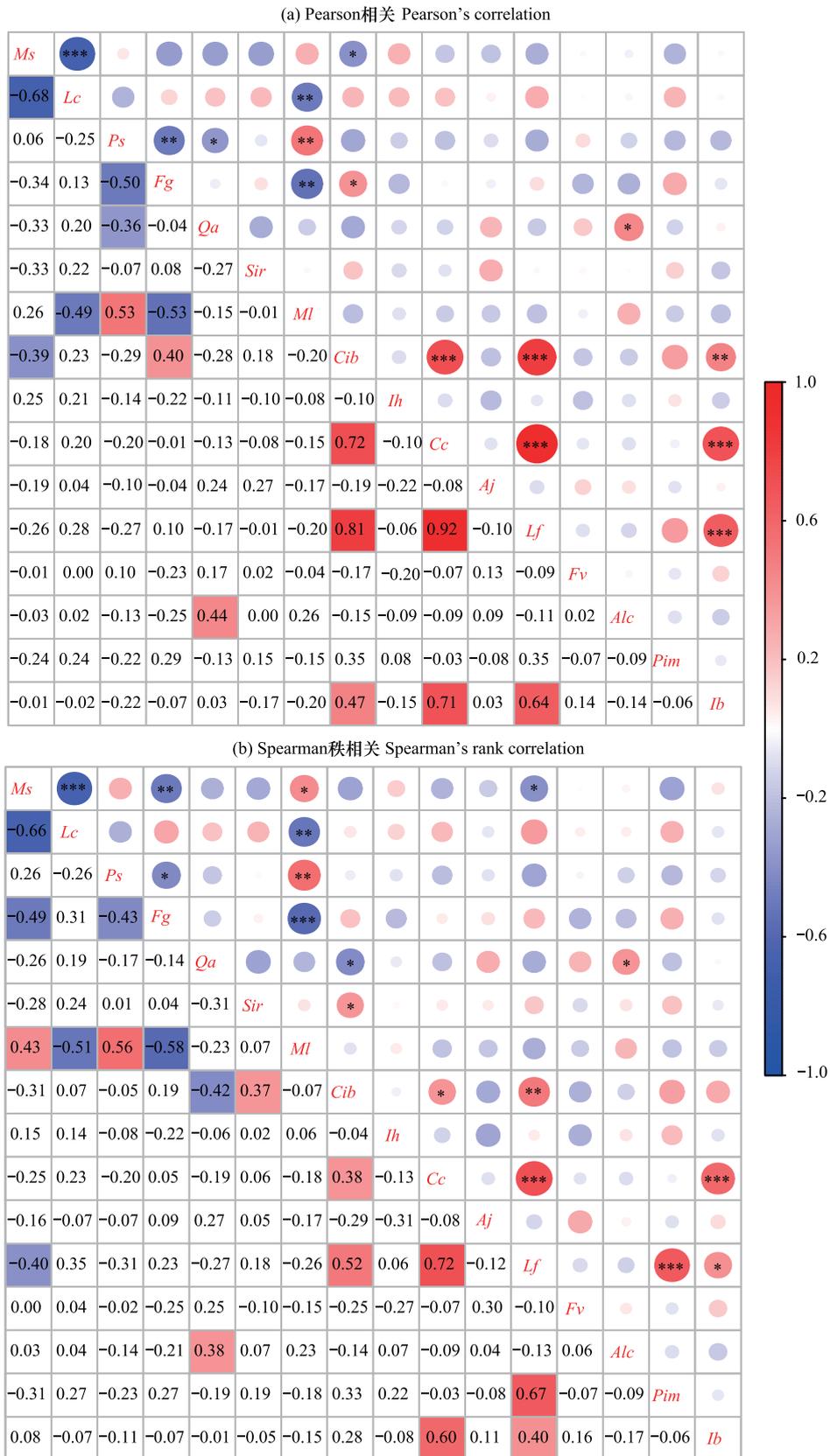


图4 乔木层主要物种的 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数半矩阵图

Fig.4 Semi-matrix diagram of Pearson's correlation coefficients and Spearman's rank correlation coefficients among main species in tree layer of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2.4 群落稳定性分析

群落稳定性分析结果表明(图 7 和表 7), 桂林岩溶石山密花树群落乔木层、灌木层和草本层以及群落整体的物种累积倒数百分比与累积相对频度比值分别为 27.93/72.07、30.40/69.60、29.05/70.95 和 27.52/72.48, 均远离 20/80, 表明桂林岩溶石山密花树群落无论是群落整体, 还是群落各垂直层次均处于不稳定状态。

3 讨论

3.1 桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联性

本研究利用 χ^2 检验、Pearson 相关系数检验和 Spearmen 秩相关系数检验 3 种方法对桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联性进行分析, 发现该群落乔木层、灌木层和草本层主要物种间的总体关联性均呈显著负关联, 绝大部分种对均呈不显著关联, 种间关联较松散, 相关性较弱, 各物种呈独立分布格局。上述研究结果基本上符合本研究提出的科学假说(1), 也同李帅锋等^[48]、俞筱桢等^[49]、史浩伯等^[50]和陈龙等^[51]分别对滇西北云南红豆杉群落、塔里木河下游植被、贵州茂兰国家级自然保护区四药门花群落和贵州北盘江石漠化区植物群落进行研究得到的结论一致, 却同涂洪润等^[52]和刘润红等^[53]分别研究同处于桂林岩溶石山的桂林岩溶石山顶极群落—青冈群落主要乔木和灌木物种的种间关联所得到的结论相反, 表明桂林岩溶石山密花树群落正处于动态演替过程中, 群落内各层次物种间分布较松散, 尚未形成密切联系, 群落处于不稳定状态。这可能是由于桂林岩溶石山密花树群落处于岩溶石山植被生态系统次生演替的早期阶段, 群落内各垂直层次的物种多以喜阳植物为主^[42,54], 它们的生物学特性和生态习性一致, 对生境的要求较为相似, 生态位互补性不明显, 对环境资源尤其是光照存在竞争, 因而乔木层、灌木层和草本层主要物种间的总体关联性不显著。与此同时, 由于次生演替早期群落内的物种组成复杂, 不同叶习性物种(喜阳和耐阴物种、常绿和落叶物种)共存, 某些物种对资源利用存在互补性差异, 而另一些物种之间不存在生态位互补, 其种间联结性并不一定呈现出显著正关联或负关联的特性, 而呈现出许多弱关联或无关联种对共存的现象, 故物种间分布较松散, 种间关联性较弱。然而, 随着植物群落演替的进行, 群落内物种组成会呈现出此消彼长的动态变化, 各物种的种间关系也会随之发生变化, 因此, 在群落演替中后期, 群落内不同垂直层次物种间将会呈现出何种关系尚待进一步研究。此外, 种间关联性揭示的仅仅是种间和种内竞争的结果或现状, 并不能揭示其背后的生态学过程与机制, 因此未来应在对该群落进行长期定位监测的基础上, 综合运用植物生理学、分子生态学和遗传学等学科的先进方法与技术, 深入揭示种间关联性形成的生态学机制。

表 7 桂林岩溶石山密花树群落各层次群落稳定性分析结果

Table 7 Results of community stability among main species of different hierarchical levels of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

层次 Levels	曲线类型 Type of curves	决定系数(R^2) Determination coefficient	P	交点坐标 Intersection coordinate		检验结果 Results
				Intersection coordinate		
				x	y	
乔木层 Tree layer	$y = -0.0147x^2 + 2.1405x + 23.759$	0.92	<0.001	27.93	72.07	不稳定
灌木层 Shrub layer	$y = -0.0136x^2 + 2.0975x + 18.403$	0.97	<0.001	30.40	69.60	不稳定
草本层 Herb layer	$y = -0.0131x^2 + 1.9862x + 24.303$	0.95	<0.001	29.05	70.95	不稳定
群落整体 Whole community	$y = -0.0131x^2 + 1.9365x + 29.106$	0.94	<0.001	27.52	72.48	不稳定

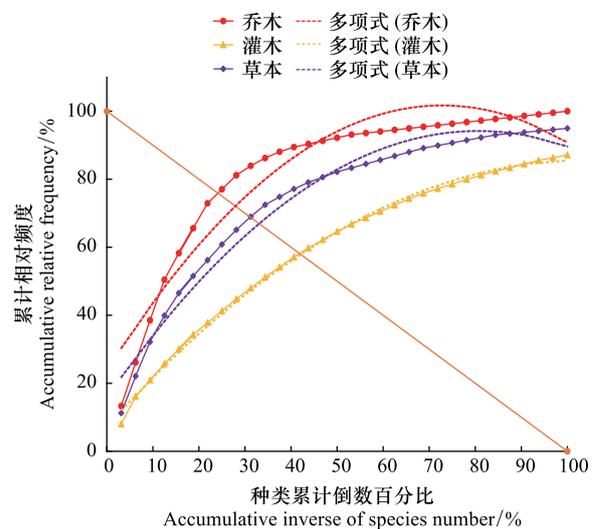


图 7 桂林岩溶石山密花树群落各层次群落稳定性

Fig. 7 The stability of different hierarchical levels of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwest China

种间关联性是不同物种在空间分布上的相互关联性,它反映了物种之间的相互关系及其对环境的适应性^[3,52]。若种对之间表现为正关联,说明它们的资源利用方式、生物学特征和生态学习性相近,对生境具有相似的生态适应性;而负关联则表明它们的资源利用方式、生物学特征和生态学习性不同,对生境具有不同的生态适应性或物种之间存在竞争,具有排斥性^[55]。本研究中,乔木层的樟和枫香树、樟和刺叶冬青、枫香树和马尾松、阴香和枫香树等,灌木层的刺叶冬青和麻栎、柃木和梾子、杜鹃和柃木等种对呈极显著或显著正相关,可能是由于这些物种是岩溶石山地区的适生植物,对生境适应性强,相似的生物学特性和生境适应性使得它们的种间关系呈现为极显著或显著正相关。与之相反,乔木层的密花树和欏木、化香树和光蜡树、密花树和阴香,灌木层的欏木和杜鹃、欏木和刺叶冬青等种对的种间关系呈现为极显著或显著负相关,这可能是由于这些物种的生物学特性差异较大,对生境具有不同的适应性所造成的。

3.2 桂林岩溶石山密花树群落的群落稳定性

本研究利用 M. Godron 法对密花树群落的乔木层、灌木层和草本层以及群落整体进行群落稳定性分析发现:该群落无论是各垂直层次还是群落整体均处于不稳定状态。上述结果基本上符合本研究的科学假说(2),也同周赛霞等^[5]、黄祥童等^[8]、张滋芳等^[14]和简小枚等^[56]分别研究对开蕨与其伴生物种、狭果秤锤树群落、重度退化的喀斯特天坑草地群落和矮牡丹生存群落得到的结论一致,说明该群落尚未发育到成熟阶段,物种组成与群落结构仍处于动态发展过程中,群落的结构和功能尚不稳定,仍需要漫长的时间才能演替成为顶级群落^[8,18]。群落稳定性受种内和种间竞争、环境压力以及人为活动干扰等生物因素和非生物因素的共同影响^[57]。本研究发现密花树群落稳定性较差,这一方面可能是由于该群落处于次生演替的早期阶段,群落内物种由于对光照等资源的争夺,各物种的种内和种间竞争较强,例如化香树和光蜡树等处于群落上层的树种对土壤养分和水分等资源利用的相似性导致竞争激烈,垂直层次内物种种对之间关联性较弱,使得该群落整体上呈显著负关联,群落稳定性较差。再者,这可能与桂林岩溶石山恶劣的生境条件有关,该地区地形复杂而破碎,岩石裸露率高,土层浅薄且分布不均,土壤蓄水能力差,水分和养分匮乏,植物为共享稀缺的资源,多倾向于聚集在局部适宜的生境斑块中,由于它们对土壤水分和养分等资源利用方式的相似性加剧了种内和种间竞争,导致群落稳定性较差。同时,我们在群落调查过程中发现密花树群落受到一定程度的人为活动干扰,如樵采和祭扫等,改变了物种之间的相互关系,从而对群落稳定性产生不利影响,故需加强对该群落的保护与管理,诱导其进行顺向演替更新,进而提高植物群落的稳定性。然而,本研究仅仅揭示密花树群落稳定性较差,尚不清楚其背后的生态学机制以及各机制的相对贡献,未来应深入研究各生态因子对该群落稳定性的影响及其潜在机制,从而为该地区的植被恢复与重建、森林经营与管理以及生物多样性保护等提供理论基础。

3.3 种间关联性与群落稳定性之间的关系

种间关联性与群落稳定性密切相关,物种间的总体关联性反映了群落的演替阶段及其稳定性,而群落稳定性则是种间关联性的表现形式^[53]。通常认为处于演替早期的群落,群落内各物种间的关联程度较低,正负关联比值偏低,群落稳定性较差;随着群落正向演替的进行,群落内物种组成和群落结构将逐渐趋于复杂化,各物种的种内和种间竞争强度逐渐减弱,种间关联性也将趋于以正关联为主,正负关联比值增大,无关联的比例也逐渐增加,使得群落内各种群能够稳定共存,群落稳定性也会逐渐提高^[14,48-49,57]。本研究利用种间关联性与 M. Godron 法对桂林岩溶石山密花树群落的种间关联及其群落稳定性进行研究,发现该群落种间关联性与群落稳定性密切相关,种间关联松散,各物种呈相对独立分布格局,群落处于不稳定的演替早期阶段。上述结果基本上符合本研究的科学假说(3),也同周赛霞等^[5]、张滋芳等^[14]和史浩伯等^[50]分别对狭果秤锤树群落、塔里木河下游植被和矮牡丹生存群落进行研究得到的结论一致。然而,种间关联性和群落稳定性会随演替阶段的不同而变化,随着植被演替的进行,种间关联性与群落稳定性之间的关系会如何变化?这就需要对密花树群落进行连续动态监测,因此,未来可以基于长期动态监测样地或采取空间序列代替时间序列的方法对桂林市岩溶石山密花树群落的种间关联性与群落稳定性进行研究,以揭示该群落在演替过程中种间关系及其群落稳定性的变化规律及其潜在的生态学机制。

此外,本研究发现种间关联性与 M. Godron 法测定结果一致,均表明该群落处于不稳定的演替早期阶段,说明这 2 种方法都适用于植物群落稳定性的研究,二者得出的结论能够相互印证。其中,种间关联测定结果可以清楚地反映物种之间的关系,然而却只能依据种间关联方向的正负以及关联强度的大小推测其群落稳定性。与之相比,M. Godron 法测定结果仅能反映群落是否稳定,无法评估种间关系。由此可见,种间关联性测定与 M. Godron 法测定结果各有优缺点,二者结合可以互相补充和完善。因此,在进行种间关联性测定后,可进一步利用 M. Godron 法测定其群落稳定性,从而全面地认识群落内各物种的种间关系及其群落稳定性。

3.4 桂林岩溶石山植被恢复与保护策略

研究桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性旨在全面地认识该群落的类型、结构、演替趋势以及生物多样性维持机制,从而为该地区的植被恢复与重建、森林经营与管理以及生物多样性保护等提供理论依据。从桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性来看,在桂林岩溶石山植被恢复与重建实践过程中,应将该生态系统所处退化阶段的天然植被作为参考系,根据生境条件的差异和各物种间的种间关系,有选择性地将该演替阶段内资源利用方式、生物学特征和生态学习性相近,对生境要求相似的优势乡土物种(种间正关联较强的乡土物种)搭配在一起,防止产生恶性种间竞争。此外,在岩溶石山植被的封育过程中,可采取适当的抚育措施,调节群落内各物种之间的种间关系,加强正关联性较强种对的保护和建立,同时适度伐除或控制同优势种负关联较强的物种,形成相对稳定的种间关系,诱导植被进行演替更新,从而促进岩溶植被快速恢复,提高群落的生物多样性和稳定性,改善岩溶植被生态系统多功能,增加其生态系统多服务。

4 结论

综上所述,桂林岩溶石山密花树群落内各垂直层次主要物种间的总体关联性均呈显著负关联,绝大部分种对均呈不显著关联,种间关联较松散,种间相关性较弱,各物种间呈相对独立分布格局,群落处于不稳定的演替早期阶段。因此,在岩溶地区植被恢复与重建过程中,应将资源利用方式、生物学特征和生态学习性相近,对生境要求相似的优势乡土物种搭配在一起。此外,在目前封山育林模式的基础上,可采取适当的抚育措施,调节种间关系,诱导植被进行正向演替,提高群落稳定性。

参考文献(References):

- [1] 郭道宇,张金屯,宫辉力,张桂莲. 安太堡矿区复垦地植被种间关系及土壤因子分析. 生物多样性, 2007, 15(1): 46-52.
- [2] 刘珏宏,高慧,张丽红,陈丽萍,赵念席,高玉葆. 内蒙古锡林郭勒草原大针茅-克氏针茅群落的种间关联特征分析. 植物生态学报, 2010, 34(9): 1016-1024.
- [3] 刘润红,姜勇,常斌,李娇凤,荣春艳,梁士楚,杨瑞岸,刘星童,曾惠帆,苏秀丽,袁海莹,傅桂焕,吴燕慧. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析. 生态学报, 2018, 38(19): 6881-6893.
- [4] 邓莉萍,白雪娇,李露露,牛沙沙,韩美娜,秦胜金,周永斌. 辽东山区次生林优势木本植物种间联结与相关分析. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1473-1479.
- [5] 周赛霞,彭焱松,丁剑敏,高浦新,李国梁,万萌,吕芳. 珍稀植物狭果秤锤树群落木本植物种间联结性及群落稳定性研究. 广西植物, 2017, 37(4): 442-448.
- [6] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. Ecology, 1955, 36(3): 533-536.
- [7] 于晓文,宋小帅,康峰峰,韩海荣. 冀北辽河源典型森林群落稳定性评价. 干旱区资源与环境, 2015, 29(5): 93-98.
- [8] 黄祥童,王绍先,黄炳军,尹航,崔凯峰,赵伟,范宇光,顾德峰. 珍稀植物对开蕨与其伴生物种的联结性及群落稳定性. 生态学报, 2015, 35(1): 80-90.
- [9] Rosenthal G. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2003, 98(1/3): 227-246.
- [10] Thevathasan N V, Gordon A M. Ecology of tree intercropping systems in the north temperate region: experiences from southern Ontario, Canada. Agroforestry Systems, 2004, 61(1/3), 257-268.
- [11] 邓贤兰,刘玉成,吴杨. 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, 2003, 27(4): 531-536.

- [12] 胡文强, 黄世能, 李家湘, 周光益, 王旭. 南岭石坑崆山顶矮林乔木优势种群的种间关联性. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2665-2671.
- [13] 张明霞, 王得祥, 康冰, 张岗岗, 刘璞, 杜焰玲, 于飞. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学, 2015, 51(1): 12-21.
- [14] 张滋芳, 毕润成, 张钦弟, 许强. 珍稀濒危植物矮牡丹生存群落优势种间联结性及群落稳定性. 应用与环境生物学报, 2019, 25(2): 291-299.
- [15] 李帅锋, 郎学东, 黄小波, 刘万德, 苏建荣, 徐崇华, 李智宏, 徐凡迪. 藤枣生境地木本植物种间关联性与群落稳定性. 生物多样性, 2020, 28(3): 350-357.
- [16] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 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.
- [17] Gu L, Gong Z W, Li W Z. Niches and interspecific associations of dominant populations in three changed stages of natural secondary forests on Loess Plateau, P.R. China. Scientific Reports, 2017, 7(1): 6604.
- [18] 康冰, 刘世荣, 温远光, 张跃进, 姜在民, 常建国. 广西大青山南亚热带次生林演替过程的种群动态. 植物生态学报, 2006, 30(6): 931-940.
- [19] 张岗岗, 王得祥, 张明霞, 刘文桢, 郭小龙. 秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究. 西北植物学报, 2015, 35(8): 1657-1668.
- [20] 张悦, 郭利平, 易雪梅, 曹伟, 王远遐, 吴培莉, 姬兰柱. 长白山北坡 3 个森林群落主要树种间联结性. 生态学报, 2015, 35(1): 106-115.
- [21] 王秀梅, 刘志民, 刘博, 闫守刚. 流动沙丘区和固定沙丘区丘间低地植物种间关联关系. 生态学杂志, 2010, 29(1): 16-21.
- [22] Yang Q W, Liu S J, Hu C H, Lin Y B, Zhang B, Luo M L, Peng H L. Ecological species groups and interspecific association of vegetation in natural recovery process at Xiejadian landslide after 2008 Wenchuan earthquake. Journal of Mountain Science, 2016, 13(9): 1609-1620.
- [23] Liu L T, Wang X D, Wen Q, Jia Q Q, Liu Q J. Interspecific associations of plant populations in rare earth mining wasteland in southern China. International Biodeterioration & Biodegradation, 2017, 118: 82-88.
- [24] 郭连金, 王涛. 空心莲子草入侵对乡土植物群落种间联结性及稳定性的影响. 中国生态农业学报, 2009, 17(5): 851-856.
- [25] 郭连金. 苏门白草对乡土植物群落种间联结性及稳定性的影响. 亚热带植物科学, 2011, 40(2): 18-23.
- [26] 钟军弟, 李先琨, 吕仕洪, 曾丹娟, 陈燕, 成夏岚. 桂西南喀斯特区域群落主要环境因子及稳定性对飞机草入侵的影响. 生态环境学报, 2011, 20(12): 1819-1826.
- [27] 龚容, 高琼, 王亚林. 围封对温带半干旱典型草原群落种间关联的影响. 植物生态学报, 2016, 40(6): 554-563.
- [28] 简敏菲, 刘琪璟, 朱笃, 游海. 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, 2009, 33(4): 672-680.
- [29] 简尊吉, 李堂中, 郭泉水, 秦爱丽, 马凡强, 裴顺祥, 肖文发. 三峡水库峡谷地貌区消落带主要植物种间关联性研究. 西北植物学报, 2016, 36(10): 2086-2093.
- [30] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [31] 张金屯, 焦蓉. 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, 2003, 23(4): 458-463.
- [32] 赵丽娟, 项文化. 中亚热带石栎-青冈群落优势种间关联研究. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(6): 88-93.
- [33] 罗梅, 郑小贤. 福建将乐林场常绿阔叶次生林主要种群种间联结性研究. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2016, 44(8): 135-141.
- [34] 张先平, 王孟本, 张伟锋, 肖扬. 庞泉沟自然保护区森林群落木本植物种间关系的分析. 植物研究, 2007, 27(3): 350-355, 371-371.
- [35] 王志高, 张中信, 段仁燕, 吴甘霖, 沈三保. 大别山多枝尖山区林下植物种间联结性研究. 生态环境学报, 2010, 19(9): 2066-2071.
- [36] 郑振宇, 龙翠玲. 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析. 林业资源管理, 2014, (4): 78-84, 91-91.
- [37] 张峰, 上官铁梁. 山西翅果油树群落种间关系的数量分析. 植物生态学报, 2000, 24(3): 351-355.
- [38] 柴勇, 孟广涛, 武力, 祁荣频, 李宁云. 馨香玉兰所在群落主要树种的种间联结性. 西北林学院学报, 2009, 24(5): 31-35.
- [39] 杨兆静, 张钦弟, 李豪, 白玉宏, 毕润成. 山西五鹿山自然保护区暴马丁香群落木本植物种间联结性分析. 植物科学学报, 2013, 31(1): 42-48.
- [40] 姜琴, 叶际库, 谷勤利, 陈遴, 郑九长, 陈莲莲, 吴立国. 密花树种子的萌发特性研究. 种子科技, 2014, 32(1): 38-40.
- [41] 周建超, 覃军干, 张强, 张春来, 蒋仕清. 广西桂林岩溶区中全新世以来的植被、气候及沉积环境变化. 科学通报, 2015, 60(13): 1197-1206.
- [42] 宋永昌. 植被生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2016.
- [43] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology, 1984, 65(3): 998-1005.
- [44] Rousset O, Lepart J. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). Journal of Ecology, 2000, 88(3): 401-412.
- [45] 张金屯. 数量生态学(第三版). 北京: 科学出版社, 2018.
- [46] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, 2000, 36(5): 28-32.

- [47] 张金龙, 马克平. 种间联结和生态位重叠的计算: spaa 程序包//马克平. 中国生物多样性保护与研究进展 X(第十届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集). 北京: 气象出版社, 2014: 165-174.
- [48] 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧. 滇西北云南红豆杉群落物种生态位与种间联结. 植物科学学报, 2012, 30(6): 568-576.
- [49] 俞筱押, 余瑞, 黄娟, 袁子勇, 杨芳, 韩国栋. 贵州茂兰国家级自然保护区四药门花群落各层次优势种群的种间联结性分析. 植物资源与环境学报, 2018, 27(2): 24-32.
- [50] 史浩伯, 陈亚宁, 李卫红, 孙桂丽. 塔里木河下游植被种间关系与稳定性分析. 干旱区研究, 2020, 37(1): 220-226.
- [51] 陈龙, 安明志, 任娇娇, 潘端云, 叶超, 崔兴勇, 黄郎, 金勇. 贵州北盘江石漠化区植物群落物种多样性及主要乔木种间联结性. 西南大学学报: 自然科学版, 2020, 42(5): 80-94.
- [52] 涂洪润, 李娇凤, 杨丽婷, 白金莲, 卢国琼, 利恒春, 梁士楚, 姜勇. 桂林岩溶石山青冈群落主要乔木树种的种间关联. 应用生态学报, 2019, 30(1): 67-76.
- [53] 刘润红, 陈乐, 涂洪润, 梁士楚, 姜勇, 李月娟, 黄冬柳, 农娟丽. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结. 生态学报, 2020, 40(6): 2057-2071.
- [54] 周刘丽, 张晴晴, 赵延涛, 许谔山, 程浚洋, 朱丹妮, 宋彦君, 黄海侠, 史青茹, 阎恩荣. 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, 2015, 39(12): 1136-1145.
- [55] 张忠华, 梁士楚, 胡刚. 桂林喀斯特石山阴香群落主要种群的种间关系. 山地学报, 2007, 25(4): 475-482.
- [56] 简小枚, 税伟, 王亚楠, 王前锋, 陈毅萍, 江聪, 项子源. 重度退化的喀斯特天坑草地物种多样性及群落稳定性——以云南沾益退化天坑为例. 生态学报, 2018, 38(13): 4704-4714.
- [57] Valencia E, de Bello F, Galland T, Adler P B, Lepš J, E-Vojtkó A, van Klink R, Carmona C P, Danihelka J, Dengler J, Eldridge D J, Estiarte M, García-González R, Garnier E, Gómez-García D, Harrison S P, Herben T, Ibáñez R, Jentsch A, Juergens N, Kertész M, Klumpp K, Louault F, Marrs R H, Ogaya R, Ónodi G, Pakeman R J, Pardo I, Pärtel M, Peco B, Peñuelas J, Pywell R F, Rueda M, Schmidt W, Schmiedel U, Schuetz M, Skálová H, Šmilauer P, Šmilauerová M, Smit C, Song M H, Stock M, Val J, Vandvik V, Ward D, Wesche K, Wisser S K, Woodcock B A, Young T P, Yu F H, Zobel M, Götzenberger L. Synchrony matters more than species richness in plant community stability at a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(39): 24345-24351.