

历山自然保护区猪尾沟森林群落树种间关系及环境解释

张峰^{1,2} 张金屯² 韩广业³

(1 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室,北京 100093)

(2 山西大学黄土高原研究所,太原 030006)

(3 山西大学分子科学研究所,太原 030006)

摘要 采用 2 × 2 列联表的 Fisher 精确检验、Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数检验研究山西省历山自然保护区猪尾沟森林群落树种间关系。结果表明:1) 秩相关检验的正负相关种对数均高于相关系数检验的种对数,说明秩相关系数比相关系数灵敏度要高。2) 物种之间正相关,主要是由于它们对生境具有相似的生态适应性,而物种之间负相关,则主要是由于它们对生境具有不同的生态适应性,种间关系的环境解释很好地验证了这一点。3) 依据测定结果,将该区乔木层树种划分为 4 个生态种组,生态种组的划分为进一步研究群落的结构、功能、动态、演替提供了重要的理论依据。

关键词 森林群落 种间关系 环境解释 生态种组

INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS AND ENVIRONMENTAL INTERPRETATION OF THE MAIN TREE SPECIES IN THE FOREST COMMUNITIES OF ZHUWEIGOU IN LISHAN MOUNTAIN NATURE RESERVE

ZHANG Feng^{1,2} ZHANG Jin-Tun² and HAN Guang-Ye³

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Institute of Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

(3 Institute of Molecular Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract The interspecific relationships of the main tree species in the forest communities were studied using Fisher's exact test for a 2 × 2 contingency table, Pearson's correlation coefficient, Spearman's rank correlation coefficient. 1) The number of species-pairs having positive or negative correlation for Spearman's rank correlation coefficient test was higher than that of Pearson's correlation coefficient. Compared with Pearson's correlation coefficient, Spearman's rank correlation coefficient test was more sensitive. 2) Similar ecological adaptability to habitats led to positive correlation between species, and different ecological adaptability resulted in negative correlation, which was proved with environmental interpretation of interspecific relationships. 3) Based on the results, 18 tree species in the communities were divided into four ecological groups, serving as an important theory basis for studying forest structure, function, dynamics and succession.

Key words Forest community, Interspecific relationships, Environmental interpretation, Ecological group

种间联结或称种间联结性是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的分布而引起的(Greig-Smith, 1983; 郭志华等, 1997; 彭少麟等, 1999)。森林群落中植物种之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,在群落学中占有重要的地位。

近年来,联结分析作为阐明物种之间可能存在的相互作用的一种诊断方法,一直为生态学家尤其

是群落生态学家的青睐(王伯荪等, 1985; 彭少麟, 1996; 黄世能等, 2000)。国内学者纷纷采用不同的研究方法,针对不同植被类型,主要有南亚热带常绿阔叶林,常绿落叶、阔叶混交林,天然针阔叶混交林等,从不同的研究角度对种间联结或相关性进行了深入研究。但总体来讲,主要是应用基于存在与不存在的二元数据,从样方大小对种间测度的影响以及种间联结性与生态位重叠的关系(彭少麟等, 1985; 郭志华等, 1997)、群落演替(彭少麟等, 1999;

收稿日期: 2001-09-26 接受日期: 2002-06-14

基金项目: 国家重点基础研究规划项目(G2000018607)和国家自然科学基金(30070140)

E-mail: zhangfeng @ns. ibcas. ac. cn

黄世能等,2000;周先叶等,2000)等几个方面来研究种间关系,而对于采用数量数据研究种间关系,以及关于种间相互关系的机制探讨甚少。

历山自然保护区是以保护暖温带落叶阔叶林为主,森林群落保存较为完整,种类丰富、结构复杂,成为该区群落最为突出的特点。已有的研究工作主要是从植被带的划分(张金屯等,1997)、植物资源考查(刘天慰等,1984)、植物区系分析(傅志军等,1994;茹文明等,2000;上官铁梁等,2000)等方面开展的,而缺乏运用定量的数学分析手段对历山森林群落进行深入、细致的研究。因而,本文作为研究项目的专题之一,将对历山森林群落乔木层主要树种的种间关系进行定量分析,并给以环境解释,以期阐明历山森林群落的结构及其发展规律,为森林经营、恢复自然植被和生物多样性保护提供理论依据。

1 研究地区自然概况

研究地设在历山是国家级自然保护区,位于山西省南部中条山东段,地处 111°05'43"E ~ 111°56'29"E, 35°29'07"N ~ 35°23'10"N 之间,主峰舜王坪海拔 2358 m。其自然概况见参考文献张峰等(2002)。

2 研究方法

2.1 样地调查

2000年7月在历山自然保护区内,以猪尾沟为研究地,从海拔 1400 m 开始,以间隔垂直距离 100 m 设置样地,开展调查。样地设置情况和调查记录内容见参考文献张峰等(2002)。

2.2 数据处理

对每个样方分别计算乔木、灌木和草本植物的重要值:

乔木重要值 = (相对盖度 + 相对高度 + 相对优势度) / 300

灌木重要值 = (相对盖度 + 相对高度) / 200

草本重要值 = 相对盖度 / 100

式中,相对优势度指的是胸高断面积的相对值,在历山森林群落中,树高是决定树木在群落中地位的重要因子,所以在计算林木重要值时,选择相对高度这个因子。

2.3 数据分析

我们在 58 × 178 的原始数据矩阵中选取 18 个主要的乔木种(表 1)进行种间关系研究,即组成 58 × 18 的数据矩阵。

表 1 乔木种名及种号

Table 1 Name and No. of tree species

种号 No.	种名 Name of species
1	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>
2	小叶鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i> var. <i>stipulata</i>
3	脱皮榆 <i>Ulmus lamellosa</i>
4	青榨槭 <i>Acer davidii</i>
5	花楸 <i>Sorbus pohuashanensis</i>
6	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>
7	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>
8	白桦 <i>Betula platyphylla</i>
9	红桦 <i>Betula albo-sinensis</i>
10	华山松 <i>Pinus amandii</i>
11	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>
12	山柳 <i>Salix pseudotangii</i>
13	山杨 <i>Populus davidiana</i>
14	漆树 <i>Toxicodendron vernicifluum</i>
15	五角枫 <i>Acer mono</i>
16	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>
17	蒙椴 <i>Tilia mongolica</i>
18	槲栎 <i>Quercus aliena</i>

2.3.1 2 × 2 列联表的 Fisher 精确检验

首先将 58 × 18 的原始数据矩阵转化为 0、1 形式的二元数据矩阵,然后分别构造 18 个种对间的 2 × 2 列联表,共 153 个,对这些列联表分别进行 Fisher 精确检验(吴仲贤,1993)。对任一列联表其精确检验的表达式如下:

$$P(1) = \frac{(a+b)! (a+c)! (b+d)! (c+d)!}{N! a! b! c! d!}$$

如果 $ad > bc$, 称为正关联; 如果 $ad < bc$, 则称为负关联。

2.3.2 Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析

采用 18 个乔木种的重要值作为 Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析(Legendre & Legendre, 1983)的数量指标。

Pearson 相关系数(以下简称相关系数)如下:

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

Spearman 秩相关系数(以下简称秩相关系数),属于非参数检验,其表达式如下:

$$r_s(i, j) = 1 - \frac{6 \sum_{k=1}^p d_k^2}{p^3 - p}$$

式中, p 为样方数, $d_k = (x_{ik} - x_i)(x_{jk} - x_j)$, x_{ik} 为每个种的秩。

2.3.3 种间关系的环境解释

本文排序采用 Braak(1988)设计的 CANOCO 软件包标准程序中的 DCCA(张金屯,1995)。环境数据包括 12 个环境因子,即海拔、坡度、坡向、全磷、土

壤有机质、土壤全氮、电导率、土壤 pH、Cu、Mn、Zn 和 K,因而组成 58 ×12 的环境因子数据矩阵。

3 结果与分析

3.1 种间关系分析结果

图 1 为基于 0、1 二元数据的 Fisher 精确检验、基于数量数据的 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数检验结果的星座图。Fisher 精确检验:有显著关联的种对数共 22 对,其中极显著正关联种对为 5 对、极显著负关联 6 对、显著正关联 8 对、显著负关联 3 对;Pearson 相关分析:有显著相关的种对数共 20 对,其中极显著正相关种对为 2 对、极显著负相关 1 对、显著正相关 7 对、显著负相关 10 对;Spearman 秩相关分析:有显著相关的种对数为 35 对,其中极显著正相关的种对数为 6 对、极显著负相关的种对数为 7 对、显著正相关的种对数为 8 对、显著负相关的种对数为 14 对。结果明显反映出,秩相关检验结果的极显著正负相关、显著正负相关种对数均高于相关系数的种对数。

物种之间的正关联和正相关是由它们具有相近的生物学特性,对生境具有相似的生态适应性和生态位分化所致。而物种之间的负关联和负相关,主要是由于种对间物种不同的生物学特性以及对生境具有不同的生态适应性和生态位重叠所导致(张峰等,2000)。

群落中生态习性相似的种可以联合为一生态种组。在历山森林群落中,其乔木种群的生态习性是不一致的。而群落内的种间关系揭示了群落中不同种类因受小生境因子影响而体现在空间分布上的相

互关系。这样,按照其相关性关系,以负相关性作为划分种组的界限,同一种组内的种两两之间有尽可能大的正相关性原则,综合 3 种检验方法,对历山森林群落乔木种进行生态种组划分:

第一生态种组:红桦(*Betula alba-sinensis*, 9)、华山松(*Pinus armandi*, 10)、山柳(*Salix pseudotangii*, 12)、山杨(*Populus davidiana*, 13)和辽东栎(*Quercus liaotungensis*, 6)。它们两两之间有着极显著的正相关关系:红桦和华山松($r_s = 0.331, p < 0.01$),红桦和山柳($r_s = 0.408, p < 0.01; r_p = 0.346, p < 0.01$),红桦和山杨($r_s = 0.324, p < 0.01$),山杨和辽东栎($r_s = 0.322, p < 0.01$)等。

第二生态种组:小叶鹅耳枥(*Carpinus turczanowii* var. *stipulata*, 2)、漆树(*Toxicodendron verniciflumum*, 14)和白桦(*Betula platyphylla*, 8),3 个树种间有显著的正相关关系,同时小叶鹅耳枥和漆树与其它物种间有着不同程度的负相关。小叶鹅耳枥与白桦($r_s = 0.321, p < 0.01; r_p = 0.237, p < 0.05$)、小叶鹅耳枥与漆树($r_s = 0.290, p < 0.05; r_p = 0.367, p < 0.01$)均呈显著正关联。

第三生态种组:油松(*Pinus tabulaeformis*, 11)和野核桃(*Juglans cathayensis*, 7)。由星座图可明显反映出这两个物种与其它物种间有着极显著或显著的负相关关系。

第四生态种组:鹅耳枥(*Carpinus turczaninowii*, 1)、青榨槭(*Acer davidii*, 4)、五角枫(*Acer mono*, 15)、花楸(*Sorbus pohuashanensis*, 5)、盐肤木(*Rhus chinensis*, 16)、脱皮榆(*Ulmus lamellosa*, 3)、蒙栎(*Tilia mongolica*, 17)和槲栎(*Quercus aliena*, 18)。种组内

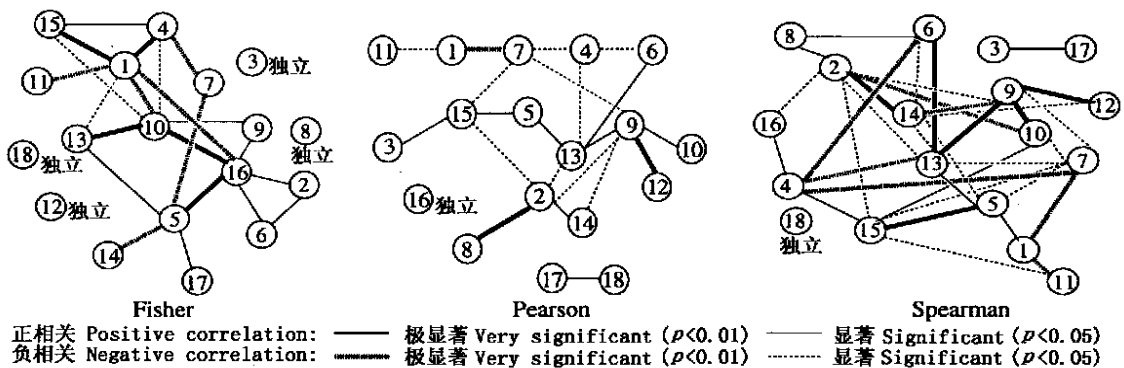


图 1 历山猪尾沟森林群落 18 个乔木种对间 2 ×2 列联表的 Fisher 精确检验、Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数星座图
Fig. 1 The constellation diagram of Fisher's exact test for 2 ×2 contingency tables, Pearson's correlation coefficients and Spearman's rank correlation coefficients between species in forest communities of Lishan Mts.

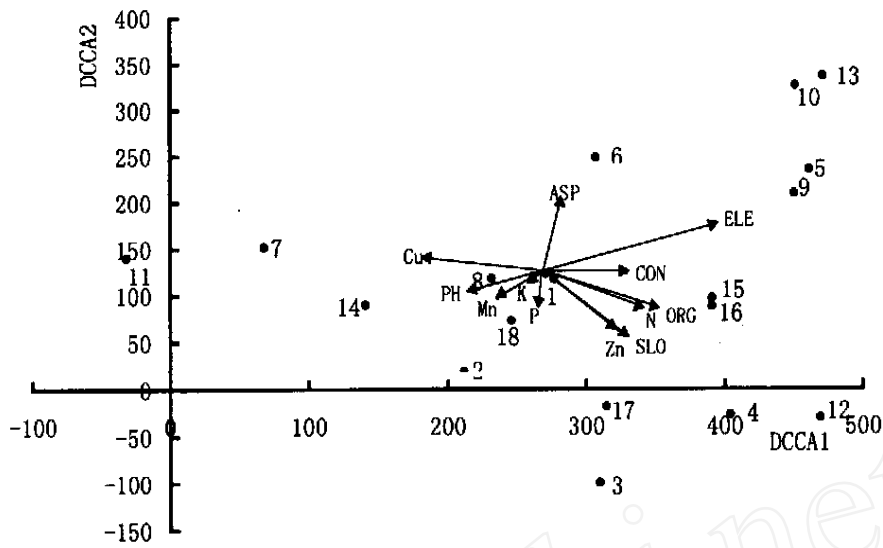


图2 历山猪尾沟森林群落优势树种的DCCA二维排序

Fig.2 Two-dimensional DCCA ordination diagram of the main tree species in Lishan Mts.

图中,箭头表示环境因子,箭头连线的长短表示植物种的分布与该环境因子相关性的大小,箭头连线在排序中的斜率表示环境因子与排序轴相关性的大小,箭头所处的象限表示环境因子与排序轴之间相关性的正负。The arrow represents environmental variables. The length shows the correlation between species distribution and their environmental factors. The slope denotes the correlation of environmental factors and ordination axes, and the quadrant of the arrow reflects positive or negative

两两之间表现为弱的关联性,具有相当大的独立性。

3.2 种间关系的环境解释

图2为18个乔木树种的DCCA二维排序图。

从排序轴来看,第一轴基本上反映各植物种所在环境的海拔梯度,即沿DCCA第一轴从左到右,海拔逐渐升高(海拔与DCCA第一轴相关系数为0.866);第二轴基本上表现出植物种所在环境的坡度、坡向的变化趋势(坡向与第二轴相关系数为0.594,坡度与第二轴的相关系数为-0.530),即沿DCCA第二轴从下到上,坡度渐缓、向阳。图中可看出,海拔梯度是所有因子中对植物种分布起决定性作用的环境因子。同时,种的DCCA排序图也很好地反映出各植物种所在生态环境的土壤营养状况。

从图2中还可明显反映出植物种之间的相关性。对于油松(11)和野核桃(7),与其它种在排序图中相隔较远,位于排序图的最左端,说明二者分别与其它种对生境的适应性差异性较大、负相关性较强。如红桦(9)、华山松(10)、山柳(12)、山杨(13)和辽东栎(6)位于排序图右上部,呈小团块分布,相互之间关系紧密,这是由其对生境相近的适应性所决定的,它们之间正相关性较强,而同时也说明其生境条件异于其它物种。

从生态种组来看,各生态种组在排序图上有规律地分布。生态种组一:红桦(9)、华山松(10)、山柳(12)、山杨(13)和辽东栎(6),该生态种组位于排序图右上端,其生境处于海拔较高处,湿润、向阳,几个

种常常混交形成群落的共建优势种。生态种组二:小叶鹅耳枥(2)、漆树(14)和白桦(8),该生态种组位于排序图左端,其生境处于中低海拔高度,喜温暖湿润而不耐严寒。生态种组三:油松(11)和野核桃(7),该生态种组位于排序图最左端,这主要是由于这两种群落类型对生境具有显著不同的生态适应性所致,二者均喜温暖因而处于较低海拔处,油松耐干旱而野核桃喜湿润,多生于沟谷和山脚地带。其余树种属于生态种组四,鹅耳枥、青榨槭、五角枫和花楸在群落中起着重要作用,它们不仅数量多、而且分布广,生态幅度大,占据较宽的生态位,尤其是鹅耳枥为猪尾沟落叶阔叶林的主要建群种之一。而其余几个种虽具有较宽的生态位,但数量相对要少一些。

4 讨论

种间联结测定有多种方法,主要有²检验、方差比率法、联结系数、共同出现百分率、点相关系数、相关系数、分布相似性百分率等(彭少麟等,1999)。传统的种间关联研究中,首先要构造2×2列联表,而²检验的结果往往会偏大,如果采用Fisher的精确检验则可提高检验精度,其次,由于种对的关联分析仅能了解两个物种是否同时存在或不存在,而无法了解随着某个种的数量指标(多度、重要值、盖度等)的变化,另一个种的数量指标是如何变化的,相关系数和秩相关系数两种检验方法恰可弥补不足(张峰等,2000)。

因而本文采用基于 2×2 列联表的 Fisher 精确检验、基于数量数据的 Pearson 相关和 Spearman 秩相关检验 3 种方法进行分析,并取得较好的结果,将历山猪尾沟森林群落 18 个乔木树种客观地划分为 4 个生态种组,从而为人们正确地认识和研究群落的结构、功能以及演替等提供理论依据。

通常,种间的联结性被认为是由于下列几个因素:1)相似(正联结)与不相似(负联结)的环境需要;2)一个种为另外一个种创造了定居条件或者前者对后者施加了压力造成了正联结;3)两者在竞争资源中互相排斥造成负联结;4)两者在根系中通过物理的或化学的因素互相影响也可造成正联结或负联结(Greig-Smith, 1983; Kershaw & Looney, 1985; 周先叶等, 2000)。

总体来讲,物种之间的种间关系是十分复杂的,其结合既有不完全受环境条件制约的一面,也有随环境条件变化的一面。尺度对植物群落中种间关系的格局具有重要的决定性作用,在较大尺度内,环境的异质性对种间关联性起主要作用,而在较小尺度内,种间竞争则起主导作用(Jonsson & Moen, 1998)。

本文只是从环境梯度这一因素来对种间关系进行剖析,而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,只有在此基础上,与定量的实验生态学方法结合起来,才能进一步深刻了解物种间相互关系的机制。

参 考 文 献

- Fu, Z. J. (傅志军) & X. T. Zheng (郑雪婷). 1994. The characteristics of flora in the Zhongtiao Mountain. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **14**: 148 ~ 152. (in Chinese)
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3rd ed. Oxford: Blackwell Science Publications. 105 ~ 112.
- Guo, Z. H. (郭志华), Z. D. Zhuo (卓正大), J. Chen (陈洁) & M. F. Wu (吴梅凤). 1997. Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **21**: 424 ~ 432. (in Chinese)
- Huang, S. N. (黄世能), Y. D. Li (李意德), T. S. Luo (骆士寿) & B. S. Wang (王伯荪). 2000. Dynamics of association between tree species in a secondary tropical montane rain forest at Jianfengling on Hainan Island. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 569 ~ 574. (in Chinese)
- Jonsson, B. G. & J. Moen. 1998. Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 327 ~ 332.
- Kershaw, K. A. & J. H. Looney. 1985. *Quantitative and dynamic plant ecology*. 3rd ed. London: Edward Arnold Limited. 78 ~ 94.
- Legendre, L. & P. Legendre. 1983. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier Scientific Publishing Company. 205 ~ 207.
- Liu, T. W. (刘天魁), Z. B. Zeng (曾昭玢), X. L. Sha (沙心苓), Q. J. Meng (孟清杰) & J. Y. Yue (岳建英). 1984. A preliminary report of investigation of the natural plant resource of seventy-two Hungou at the Zhongtiao Mountains, Shanxi province. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **2**: 259 ~ 266. (in Chinese)
- Peng, S. L. (彭少麟) & B. S. Wang (王伯荪). 1985. The measured technique of interspecific association of the lower-subtropical evergreen-broadleaved forests. II. Sample technique. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem* (热带亚热带森林生态系统研究), **4**: 167 ~ 173. (in Chinese)
- Peng, S. L. (彭少麟). 1996. Dynamics of lower-subtropical forest communities. Beijing: Science Press. 160 ~ 180. (in Chinese)
- Peng, S. L. (彭少麟), H. C. Zhou (周厚诚), S. C. Guo (郭少聪) & Z. L. Huang (黄忠良). 1999. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**: 1239 ~ 1244. (in Chinese)
- Ru, W. M. (茹文明) & F. Zhang (张峰). 2000. On the flora of seed plants in the eastern segment of Zhongtiao Mountains, Shanxi. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)* (山西大学学报(自然科学版)), **23**: 82 ~ 87. (in Chinese)
- Shangguan, T. L. (上官铁梁), F. Zhang (张峰) & L. S. Fan (樊龙锁). 2000. Analysis on the flora of xylophyta in Zhongtiao Mountains, Shanxi. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **20**: 143 ~ 155. (in Chinese)
- Wang, B. S. (王伯荪) & S. L. Peng (彭少麟). 1985. The measured technique of interspecific association of the lower-subtropical evergreen-broadleaved forests. I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), **9**: 274 ~ 285. (in Chinese)
- Wu, Z. X. (吴仲贤). 1993. *Biostatistics*. Beijing: Beijing Agricultural University Press. 393 ~ 395. (in Chinese)
- Zhang, J. T. (张金屯). 1995. *The methods in plant quantitative ecology*. Beijing: Chinese Science and Technology Press. 10 ~ 25. (in Chinese)
- Zhang, F. (张峰) & T. L. Shangguan (上官铁梁). 2000. Numerical analysis of interspecific relationships in an *Elaeagnus mollis* community in Shanxi. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 351 ~ 355. (in Chinese)
- Zhang, F. (张峰), J. T. Zhang (张金屯) & T. L. Shangguan (上官铁梁). 2002. Plant diversity of forest community in Zhuweigou of Lishan Mountain Nature Reserve. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26** (Supp.): 46 ~ 51. (in Chinese)
- Zhou, X. Y. (周先叶), B. S. Wang (王伯荪), M. G. Li (李明光) & Q. J. Zan (詹启杰). 2000. An analysis of interspecific association in secondary succession forest communities in Heishiding Nature Reserve, Guangdong province. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **24**: 332 ~ 339. (in Chinese)

责任编辑:周玉荣