

云贵鹅耳枥群落演替中乔木树种间协变的研究

梁士楚

(广西红树林研究中心, 北海 536000)

Q949.736.2

A 摘要 采用 Spearman 秩相关系数探讨了贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥群落演替中 16 种常见乔木树种间的协变, 并对这些乔木树种间的协变关系及其对群落的性质、结构和动态的影响进行了分析。

关键词 云贵鹅耳枥群落; 演替; 种间协变; Spearman 秩相关系数

植物群落, 桦木科

STUDIES ON THE INTERSPECIFIC COVARIATION OF 16 COMMON TREE SPECIES IN THE SUCCESSION OF PUBESCENT HORNBEAM COMMUNITY

Liang Shichu

(Guangxi Mangrove Research Center, Beihai 536000)

Abstract In this paper, the interspecific covariations of 16 common tree species in the succession of pubescent hornbeam community on the karst mountain of Guiyang were measured by Spearman rank correlation coefficient. The interspecific covariation relationships of these tree species and their influence on the character, structure and dynamics of the community were analysed.

Key words Pubescent hornbeam community; succession; interspecific covariation; Spearman rank correlation coefficient

植物群落中的种间关系是植物种群间相互联系和相互影响的综合反映。植物种间的关系极其复杂, 它们相互惠利、排斥或彼此影响不大等等⁽¹⁾。当两个植物种共同出现时, 它们完全关联, 但它们的多度、密度或盖度等数量因子可因一个种的增加而另一个种减少, 这就是种间协变^(2, 3)。研究植物种间协变, 有利于了解植物种间的相互作用及其与环境的关系以及群落的动态等。云贵鹅耳枥 (*Carpinus pubescens*) 群落是贵州中亚热带喀斯特森林的主要类型之一^(4, 5), 研究其演替过程中乔木树种间的协变, 可揭示它们之间的替代关系, 为喀斯特森林合理地经营和管理提供科学依据。

1 研究地点与植被概况

本研究在贵阳喀斯特山地进行。根据云贵鹅耳枥群落的演替特点和现状, 该群落现有的演替阶段及其演替的方向为: 云贵鹅耳枥群落→云南樟、云贵鹅耳枥群落。因此, 研究样地就设在这些具有代表性的群落中。

1.1 云贵鹅耳枥群落: 群落盖度 70% ~95%。乔木层分为 2 层, 第一亚层高 15.22 m, 以云贵鹅耳枥为主; 第二亚层高 5 ~10 m, 由灯台树 (*Cornus controversa*)、朴树 (*Celtis sinensis*)、女贞 (*Ligustrum lucidum*)、椴木 (*Photinia davidsoniae*)、柃木 (*Eurya japonica*) 等组成。灌木层高 1 ~3 m。盖度 30% ~85%, 由月月青 (*Itea ilicifolia*)、六月雪 (*Serissa foefida*)、臭牡丹 (*Clerodendrum bunge*) 等种类组成。草本层高 0.4 ~1 m, 盖度 30% ~70%, 由黑色鳞毛蕨 (*Dryopteris fuscipes*)、萁草 (*Arthraxon hispidus*)、显子草 (*Phaenosperma globosa*) 等种类组成。

1. 2 云南樟、云贵鹅耳枥群落：群落盖度 75% ~ 90%。乔木层分为 2 层，第一亚层高 15 ~ 25m，由云南樟 (*Cinnamomum glanduliferum*)、云贵鹅耳枥、枫香 (*Liquidamber formosana*)、白栎 (*Quercus fabri*) 等种类组成；第二亚层高 5 ~ 12m，由山矾 (*Symplocos stelarior*)、桫欏、杨梅 (*Myricarubra*) 等组成。灌木层高 2 ~ 3m，盖度 40% ~ 85%，由油茶 (*Camellia oleifera*)、木姜子 (*Lindera sp.*)、南烛 (*Lyonia ovalifolia*) 等种类组成。草本层高 0.5 ~ 1m，盖度 30% ~ 90%，由黑色鳞毛蕨、扁竹兰 (*Iris confusa*)、排草 (*Lysimachia paridiformis*)、荇草等种类组成。

2 研究方法

2.1 野外取样

植物群落演替是一个长期的过程。故难于追踪群落整个演替过程来分析其组成种类间的协变。这里采用空间差异代替时间变化的方法^(5, 6)，根据云贵鹅耳枥群落演替的时序变化⁽⁵⁾及其种类组成特点。共选择了 6 个群落样地。取样的面积为 1600 m²，采用 16 个 10 m × 10 m 相邻格子样方法^(5, 7)进行取样，测定样方内所有乔木树种的株高、胸径、冠幅等测树因子特征。

2.2 数据处理

2.2.1 种的重要值

重要值 = 相对密度 + 相对频度 + 相对优势度

2.2.2 Spearman 秩相关系数

当种的取样数据为数量数据时，如盖度、多度、密度或种的综合性数量指标——重要值等，即可计测种间的协变，其测度系数常用 Pearson 积矩相关系数和 Spearman 秩相关系数^(2, 3)。设种 i 和 k 在 N 个取样中的数量数据分别用向量 $y_i = [Y_{i1}, Y_{i2}, \dots, Y_{iN}]$ 和 $y_k = [Y_{k1}, Y_{k2}, \dots, Y_{kN}]$ 表示，则种 i 和种 k 间的 Pearson 积矩相关系数为：

$$r(i, k) = \frac{\sum y_i y_k}{\sqrt{\sum y_i^2 \sum y_k^2}} \quad (1)$$

其中：

$$\sum y_i y_k = \sum_{j=1}^N Y_{ij} Y_{kj} - \left[\left(\sum_{j=1}^N Y_{ij} \right) \left(\sum_{j=1}^N Y_{kj} \right) / N \right]$$

$$\sum y_i^2 = \sum_{j=1}^N Y_{ij}^2 - \left[\left(\sum_{j=1}^N Y_{ij} \right)^2 / N \right]$$

$$\sum y_k^2 = \sum_{j=1}^N Y_{kj}^2 - \left[\left(\sum_{j=1}^N Y_{kj} \right)^2 / N \right]$$

式中， Y_{ij} 为第 j 个术方中第 i 种的数量数据， Y_{kj} 为第 j 样方中第 k 种的数量数据， N 为取样总数。

由于 Pearson 积矩相关系数要求 Y_i 和 Y_k 的取样数据属于正态分布，而且当数据中有许多 0 时它可能产生假相关。植物群落取样中种的数量数据符合正态分布的较少，因此，普遍采用非参量的 Spearman 秩相关系数来计测植物种间协变⁽³⁾。先将种的数量数据向量秩化，即在数量数据向量中，按其值从大到小规定序号，然后以秩化值代替数量数据值代入公式 (1) 计测，即种 i 和种 k 间的 Spearman 秩相关系数为：

$$r(i, k) = \frac{\sum y_i (\text{秩化}) y_k (\text{秩化})}{\sqrt{\sum y_i^2 (\text{秩化}) \sum y_k^2 (\text{秩化})}} \quad (2)$$

本文选取云贵鹅耳枥群落演替过程中常见的 16 种乔木树种的重要值作为测定种间协变的数量数据 (表 1)。

表 1 16 种常见乔木树种的重要值
Table 1 The important values of 16 common trees species

种 名	样 地 编 号					
	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6
1 云贵鹅耳枥 <i>Carpinus pubescens</i>	163.54	162.93	210.12	257.72	37.38	66.70
2 柃 木 <i>Eurya japonica</i>	56.45	4.37			14.53	13.53
3 云南樟 <i>Cinnamomum glanduliferum</i>	19.59	21.23			24.69	40.98
4 灯台树 <i>Cornus controversa</i>	3.09	24.10			11.08	10.51
5 女 贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	8.73	5.72	17.24	10.04	5.67	11.37
6 朴 树 <i>Celtis sinensis</i>	6.11	4.2	10.24	16.94		1.92
7 栲 木 <i>Photinia davidsoniae</i>	18.68	11.82			23.46	3.8
8 红豆树 <i>Ormosia saxatilis</i>	4.11	7.61				3.92
9 光皮桦 <i>Betula luminifera</i>	4.18	1.81			18.04	4.59
10 杉 木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	3.31				13.67	8.59
11 杨 梅 <i>Myrica rubra</i>		7.74			9.68	2.03
12 白 栎 <i>Quercus fabri</i>		5.61			10.17	27.12
13 枫 香 <i>Liquidamber formosana</i>		6.89			26.06	52.13
14 栲 桐 <i>Firmiana simplex</i>			28.71	3.12	13.14	6.70
15 山 矾 <i>Symplocos candata</i>					23.79	2.14
16 珊瑚朴 <i>Celtis juliana</i>					20.23	8.74

3 结果与讨论

云贵鹅耳枥群落是亚热带喀斯特山地的原生性落叶阔叶群落, 它具有多元性演替的特点^(4, 5)。贵阳的喀斯特山地上, 处于不同的演替阶段的云贵鹅耳枥群落分布普遍。在岩石露头相对较少、土层较厚的地段上, 云贵鹅耳枥群落具有向云南樟、云贵鹅枥群落演替的性质⁽⁵⁾。在这一演替过程中, 根据种的重要值, 采用公式 (1) 和 (2), 测得的 16 种常见乔木树种间的 Spearman 秩相关系数如表 2, 并据此绘出它们的半矩阵图 (图 1)。从表 2 和图 1 可知, 云贵鹅耳枥群落演替中的 16 种常见乔木树种之间关联比较明显的有 38 对, 占总种对数的 31.6%, 其中, 正、负协变的各有 19 对, 各占 15.8%。

云贵鹅耳枥和朴树是好钙性的阳生树种, 它们之间存在着显著的正协变。云贵鹅耳枥的存在和发展有利于朴树的存在和发展, 同时, 朴树对云贵鹅耳枥的生存和发展亦具有促进的作用, 如根据种的重要值, 云贵鹅耳枥和朴树之间的回归方程为: $y = -3.7630 + 0.0690x$, $r = 0.9350$, $p < 0.01$ 。但它们与云南樟、光皮桦、杉木、杨梅、白栎、枫香、山矾以及珊瑚朴等树种之间却呈显著的负协变, 说明它们之间具有排斥性的亲合作用, 即云贵鹅耳枥和朴树的存在和发展对云南樟、光皮桦、杉木、杨梅、白栎、枫香、山矾以及珊瑚朴等树种的侵入、定居和发展具有抑制性用, 从而影响到云贵鹅耳枥群落的演替进程。而后 8 种, 特别是

云南樟等常绿树种的存在和发展, 对前2种具有较强的排斥性作用, 甚至会产生替代的现象。如根据种的重要值, 常绿树种与云贵鹅耳枥和朴树之间的回归方程分别为: 云贵鹅耳枥, $y = 248.7872 - 1.4432x$, $r = -0.8722$, $p < 0.05$; 朴树, $y = 13.6032 - 0.1025x$, $r = -0.8394$, $p < 0.05$ 。云贵鹅耳枥群落中, 云贵鹅耳枥占绝对优势, 但随着群落内环境发育适合其它树种, 特别是云南樟等常绿树种的侵入、定居和发展时, 云贵鹅耳枥会因基础生态位被多树种竞争性占据而逐渐衰退, 从而导致群落的性质和结构发生改变, 具体体现在云贵鹅耳枥群落向以云南樟等常绿树种为共建种的常绿、落叶阔叶混交群落的进展演替上。这些树种之间产生竞争性抑制、排斥或替代的动力主要是对光资源竞争引起的它疏作用。云贵鹅耳枥和朴树是阳生性树种, 随着群落的演替进程, 常绿树种进入林冠层, 使郁闭度增加, 它们在林冠下的生长不良, 自然更新受阻而逐渐被淘汰, 如Q1中, 云南樟、桉木、榕木等常绿树种是乔木层第二亚层的主要组成种类, 覆盖度约40%, 加上灌木层中油茶的覆盖度达80%以上, 群落内环境比较荫蔽, 云贵鹅耳枥幼苗的密度仅 19 n/hm^2 , 而且缺乏幼树。因此, 在云贵鹅耳枥群落演替中发生负协变的树种间的相互关系是以云贵鹅耳枥和朴树等树种被抑制和削弱, 而云南樟、白栎、枫香等树种得以发展, 从而改变群落的性质和结构为特征。

云南樟与光皮桦、白栎和枫香, 桉木与榕木和光皮桦, 灯台树与杨梅, 光皮桦与榕木和山矾以及杉木、白栎和枫香与山矾和珊瑚朴等树种间呈显著的正协变, 这些树种多数是在云贵鹅耳枥群落演替后期逐渐占据优势或新出现的树种, 从16种树种的主分量排序图中亦说明了这一点(图2)。在演替的后期, 由于群落内的环境条件, 特别是土壤理化性质的变化, 适生的资源位增多。同时, 植物种间的竞争关系以及外来树种的不断侵入, 资源空间的再划分, 使群落内容纳更多的树种, 它们各自占据其适生的资源位而构成了一个相对和谐的有机整体。这些呈正协变的树种除了某些互惠互利外, 它们或是选择不同的小生境而避免对相同的有限资源产生排斥性竞争, 或是对资源的利用具有互补的性质。如白栎、枫香、光皮桦、灯台树和珊瑚朴等是阳生性树种, 它们生长在群落的上层或局部比较空隙的地方, 因为荫蔽的环境条件不利

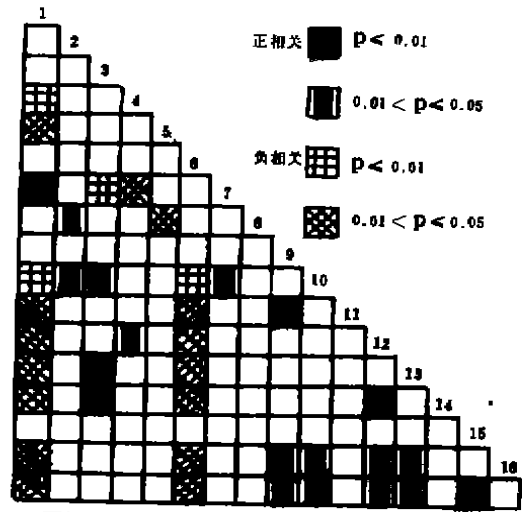


图1 16种常见乔木树种间Spearman相关半矩阵图
Fig. 1 The semi-matrix diagram of Spearman rank correlation of 16 common tree species

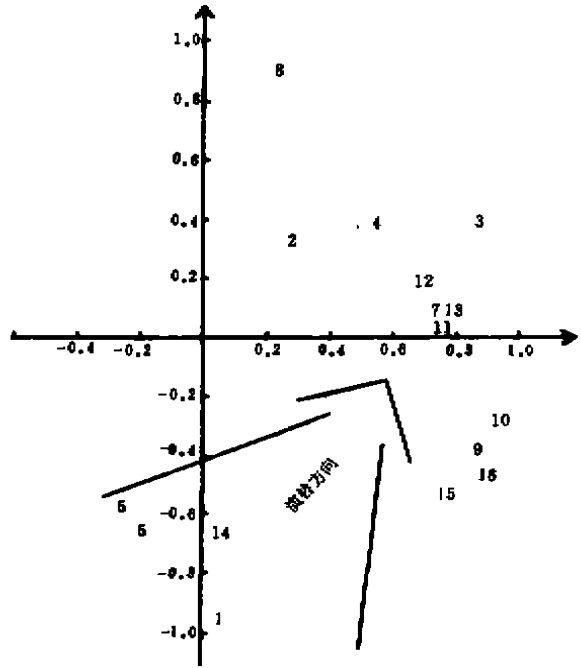


图2 16种常乔木树种的主分量分析的二维排序图
Fig. 2 The two-dimensional diagram of PCA ordination of 16 common tree species

于它们的生长和更新。柃木和山矾等是荫生性树种, 它们生长在群落的下层, 上层树种的荫蔽, 不但对其无害, 反而是一种惠利, 同时, 对光等资源的利用具有互补的性质, 此外, 由于它们的存在常可起着辅助的作用等等。云贵鹅耳枥群落演替过程中这些呈正协变的树种间的相互关系基本上是属于常绿树种与落叶树种间的关系, 它们作为云贵鹅耳枥群落演替后期的替代群落——云南樟、云贵鹅耳枥群落的主要组成树种, 反映出了亚热带喀斯特山地常绿、落叶阔叶群落组成树种混交的性质。另外这些树种与群落的结构密切相关, 如云南樟、白栎、枫香等树种是乔木层第一亚层的组成树种, 构建了乔木层第一亚层的基本结构。山矾、桫欏、杨梅等树种是乔木层第二亚层的组成树种, 构建了乔木层第二亚层的基本结构。因此, 在云贵鹅耳枥群落演替中发生正协变的树种间的相互关系是以它们作为云贵鹅耳枥群落演替后期的替代群落——云南樟、云贵鹅耳枥群落的主要组成树种, 决定着群落的性质和结构为特征。

表 2 16 种常见乔木树种间 Spearman 秩相关系数

Table 2 The semi-matrix of Spearman rank correlation of 16 common tree species

树种	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1																
2	-0.638															
3	-0.928*	0.588														
4	-0.812*	0.471	0.725													
5	0.543	-0.551	-0.377	-0.725												
6	1.000**	-0.638	-0.928*	-0.812*	0.543											
7	-0.754	0.882*	0.588	0.706	-0.841*	-0.754										
8	-0.213	0.400	0.339	-0.585	-0.273	-0.213	0.339									
9	-0.928*	0.824*	0.882*	0.647	-0.551	-0.928**	0.824*	0.154								
10	-0.820*	0.770	0.770	0.400	0.395	-0.820*	0.708	-0.097	0.955**							
11	-0.880*	0.339	0.770	0.893*	-0.698	-0.880*	0.647	0.161	0.708	0.548						
12	-0.880*	0.339	0.955**	0.708	0.273	-0.880*	0.400	0.161	0.770	0.677	0.806					
13	-0.880*	0.339	0.955**	0.708	0.273	-0.880*	0.400	0.161	0.770	0.677	0.806	1.000**				
14	-0.116	-0.324	-0.029	-0.324	0.406	-0.116	-0.265	-0.801	0.029	0.216	0.062	0.154	0.154			
15	-0.845	0.446	0.789	0.446	-0.338	-0.845*	0.514	-0.287	0.857*	0.898*	0.718	0.826*	0.826*	0.446		
16	-0.845	0.446	0.789	0.446	-0.338	-0.845*	0.514	-0.287	0.857*	0.898*	0.718	0.826*	0.826*	0.446	1.000**	

注: 树种编号同表 1, 下同。* 在 5% 概率水平上; ** 在 1% 概率水平上显著。

参 考 文 献

- 1 周纪纶, 郑师章, 杨 持. 植物种群生态学, 高等教育出版社, 1993: 160 ~ 168
- 2 杜道林, 刘玉成. 缙云山常绿阔叶林优势乔木树种间协变研究. 西南师范大学学报, 1993, 18(4): 472 ~ 478
- 3 Jhon A, 拉德维格, James F. 蓝诺兹著; 李育中, 王 伟, 裴 浩译. 统计生态学. 内蒙古大学出版社, 1990: 80 ~ 100
- 4 梁士楚, 李久林, 乔明华. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥群落特征初探. 贵州农学院学报, 1990, 9(2): 81 ~ 88
- 5 梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构与动态初探. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(2): 108 ~ 117
- 6 张全发等. 湖北宜昌大老岭栎、柃、栗类林演替研究. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 110 ~ 118
- 7 陆 阳. 粤西黑石顶森林植物种群的空间分布格局. 生态科学, 1987, (1,2): 82 ~ 95