生态学杂志 Chinese Journal of Ecology 2017,36(4):892-901 DOI: 10.13292/j.1000-4890.201704.020

中亚热带南酸枣林优势种群的种间联结性

潘 高[1,2] 张合平[1*] 潘 登[1,2]
([1]中南林业科技大学生命科学与技术学院,长沙 410004; [2]南方林业生态应用技术国家工程实验室,长沙 410004)

摘 要 基于方差比率法、χ^2检验、Pearson 相关和 Spearman 秩相关检验对中亚热带南酸枣林 13 个乔木树种、14 种灌木、16 种草本植物的种间联结性进行定量研究。结果表明:乔木层、灌木层、草本层总体种间关系分别为不显著负关联、显著负关联和不显著正关联;χ^2检验乔木层、灌木层、草本层均为负关联种对占较大优势,分别占总种对数的 80.77%、80.22%和 83.33%,正关联种对数次之,分别占总种对数的 16.67%、18.68%和 16.67%,无关联种对数为 2 对;Pearson 相关检验乔木层有正关联种对 41 对、负关联种对 37 对、正负关联比为 1.11,灌木层有正关联种对 34 对、负关联种对 57 对、正负关联比为 0.60,草本层有正关联种对 43 对、负关联种对 77 对、正负关联比为 0.56;Spearman 秩相关检验乔木层有正关联种对 40 对、负关联种对 37 对、无关联种对 1 对、正负关联比为 1.08,灌木层有正关联种对 35 对、负关联种对 55 对、无关联种对 1 对、正负关联比为 0.64,草本层有正关联种对 45 对、负关联种对 74 对、无关联种对 1 对、正负关联比为 0.61。

关键词 中亚热带森林; 南酸枣; 种间联结; 方差比率法; 相关检验

Interspecific associations of dominant plant populations in a mid-subtropical *Choerospondias axillaris* forest. PAN Gao[1,2], ZHANG He-ping[1*], PAN Deng[1,2] ([1]*College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry & Technology, Changsha* 410004, *China*; [2]*National Engineering Laboratory for Applied Technology of Forestry & Ecology in South China, Changsha* 410004, *China*).

Abstract: A number of statistic methods (variance ratio method, χ^2 test, Pearson's correlation coefficient test and Spearman's rank correlation coefficient test) were used to characterize interspecific associations of 13 overstory tree species, 14 shrub species and 16 herbaceous species in a secondary natural forest of *Choerospondias axillaris* in mid-subtropical region at Qingyanghu National Forest Park, Hunan Province. The overall interspecific associations were non-significantly negative, significantly negative and non-significantly positive correlations among dominant plant populations in overstory, shrub and herbaceous layers, respectively. The χ^2 test showed that the species-pairs of negative correlation were dominant in the three layers, accounting for 80.77%, 80.22% and 83.33% of the total species-pairs in overstory, shrub and herbaceous layers, respectively; followed by species-pairs of positive correlation, which accounted for 16.67%, 18.68% and 16.67% in the three layers, respectively. There were few species-pairs of no correlations in the plant community. The Pearson's correlation coefficient test showed that the number of species-pairs in positive association was 41, the number of species-pairs in negative association was 37, and the association ratio was 1.11 in overstory layer; the corresponding values were 34, 57 and 0.60, and 43, 77 and 0.56 in shrub and herbaceous layers, respectively. The Spearman's rank correlation coefficient test showed that the number of species pairs in positive association was 40, the number of species pairs in negative association was 37, the number of species pairs in

国家林业公益性行业科研专项项目(201204512)、湖南省水利厅水土保持专项(20132130310)和中南林业科技大学研究生科技创新基金项目(CX2015A03)资助。
收稿日期: 2016-08-17 接受日期: 2017-01-16
* 通讯作者 E-mail: hepzhang@sina.com

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

non-association was 1, and the association ratio was 1.08 in overstory layer; the corresponding values were 35, 55, 1 and 0.64, and 45, 74, 1 and 0.61 in shrub and herbaceous layers, respectively.

Key words: mid-subtropical forest; *Choerospondias axillaris*; interspecific association; variance ratio method; correlation test.

植物种间关系是物种在群落生境中的空间分布及其个体之间相互作用、相互影响的体现,是物种个体特征、物种间和环境条件综合作用等生态学过程共同作用的结果,也是影响群落动态变化以及生物多样性格局的重要因素(Sterner *et al.*,1986; 张俊艳等,2014)。了解群落中物种间的联结性与相关性是群落生态学研究的基础(Bruno *et al.*,2003; 王文进等,2007; 张明霞等,2015),根据其反映的物种分布特征、生态习性以及对生境的要求来推导群落结构的构建和环境变化过程对物种生长、繁殖、死亡所产生影响的生态学过程和机制,进而预测植物群落演替的趋势(奇凯等,2010; Suzuki *et al.*,2012)。

湖南青羊湖国家森林公园地处雪峰山余脉东缘,保存着中亚热带典型的落叶阔叶林群落,是湘北丘陵区重要的水源涵养地; 该区还是长沙市的生活用水水源地,在维护城市安全等方面发挥着生态屏障的作用。长期以来,由于自然因素与人类活动的共同作用,该区域以南酸枣(*Choerospondias axillaris*)为代表的阔叶林群落呈衰退趋势(金则新,2001),森林植被的生存环境及其健康状态亟待改善。南酸枣为漆树科(Anacardiaceae)南酸枣属落叶乔木,其树体高大挺拔、生长迅速、适应性强,是目前中亚热带低山丘陵区主要的落叶阔叶树种之一。近年来,许多学者对南酸枣的研究主要集中在遗传多样性(叶金山等,2015)、碳氮磷贮量(胡瑞彬等,2016)及其经济价值与药用价值(李长伟等,2008)等方面,但对其群落结构与群落更新特征研究较少(易好等,2014),对于南酸枣阔叶林群落种间联结性的研究尚属空白。本研究基于数量生态学方法,采用方差(*VR*)分析、χ^2检验、Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数检验,研究中亚热带南酸枣林各层次主要种群的种间联结性与相关程度,探讨优势物种之间及其对环境因子的适应性,以揭示植物群落构建及其组成分化背后的生态学过程,旨在为进一步研究中亚热带落叶阔叶林生物多样性的形成与群落维持机制及其保育措施提供理论参考。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况

研究地位于湖南青羊湖国家森林公园,地理坐标为 111°54′ E—112°05′ E、28°07′ N—28°14′ N。该区域地处雪峰山余脉东缘,属典型低山丘陵地貌,海拔高度在 50~326 m。气候为中亚热带季风湿润气候,年均气温 17.6 ℃,年均降水量 1471.3 mm,年日照时数 1737.6 h,全年无霜期 273 d。土壤主要为板页岩发育而成的红壤,其他类型有黄红壤、黄棕壤,质地以壤粘土为主。受人为活动的影响,公园内大部分原生植被均遭受不同程度的破坏,现存植被主要为次生林和人工林。南酸枣天然次生林内主要混交树种和伴生树种有马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)等针叶树种及青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、槲栎(*Quercus aliena*)、枫香(*Liquidambar formosana*)等阔叶树种,灌木层主要种类为山茶(*Camellia japonica*)、海桐(*Pittosporum tobira*)、白栎(*Quercus fabri*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)和檵木(*Loropetalum chinensis*)等,草本层主要种类为狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)、鳞毛蕨(*Dryopteris* sp.)、三穗苔草(*Carex tristachya*)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、崖豆藤(*Millettia* sp.)、崖爬藤(*Tetrastigma obtectum*)和海金沙(*Lygodium japonicum*)等。

1.2　样地设置与植被调查

于 2015 年 6 月中旬在湖南青羊湖国家森林公园进行野外调查。以南酸枣天然次生林为研究对象,共设置 8 块 20 m×30 m 的标准地,样地间的缓冲距离为 10 m,样地基本特征见表 1。将每块标准地进一步划分为 5 个 120 m^2 的乔木小样方,在每个乔木样方内随机设置 1 个 5 m×5 m 的灌木样方和 1 个 1 m×1 m 的草本样方,共建立 40 个样方,分别对乔木层、灌木层、草本层进行逐株调查,并记录物种名称、株数、高度、胸径、盖度等指标。

1.3　数据处理

1.3.1　重要值计算　采用重要值(*IV*)作为测度植

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表1 样地的基本特征
Table 1 Stand characteristics in the study site

样地	林龄(a)	海拔(m)	坡度(°)	坡向	坡位	密度(株·hm^{-2})	郁闭度
1	27	245	45	西北	下坡	683	0.90
2	27	243	42	北	下坡	618	0.85
3	27	289	36	北	中坡	705	0.90
4	27	238	45	南	中坡	602	0.85
5	27	272	38	西北	下坡	697	0.85
6	27	213	28	东北	中坡	526	0.80
7	27	210	30	西	下坡	751	0.85
8	27	217	30	西南	中坡	743	0.85

物在群落中优势程度的综合数量指标，计算所有样方内乔木、灌木、草本植物的重要值，选择重要值>1.5的物种作为本文进行种间联结与相关性分析的主要种群。计算公式为(孙儒泳等，2002)：

乔木重要值:

$IV=$(相对多度+相对高度+相对优势度)/3

灌木、草本重要值:

$IV=$(相对密度+相对频度+相对盖度)/3

1.3.2 总体关联性分析 采用Schluter(1984)提出的零联结模型导出方差比率(VR)法检验多物种间的总体关联性，可说明群落中出现的多个物种间是否存在显著的联结性。计算公式为:

$$\delta_T^2=\sum_{i=1}^{S}P_i(1-P_i)$$

$$S_T^2=(1/N)\sum_{j=1}^{N}(T_j-t)^2$$

$$P_i=n_i/N$$

$$VR=S_T^2/\delta_T^2$$

式中，$\delta_T{}^2$为所有物种出现频率的方差，$S_T{}^2$为所有样方物种数的方差，P_i为物种i出现的频率，S为物种总数，N为总样方数，T_j为样方j内出现的物种数，t为各样方内物种数的平均值，n_i为物种i出现的样方数。

VR为群落内植物种间的总体关联指数，当$VR>1$，即物种间的总体关联性为正关联；当$VR<1$，即物种间的总体关联性为负关联；当$VR=1$，即物种间的总体关联性为无关联。采用统计量$W=N\times VR$检验VR偏离1的显著程度，当物种间的总体关联性不显著，则W落入χ^2分布界限($\chi^2_{0.95}<\chi^2_{0.05}$)内的概率为90%。

1.3.3 种间关联性分析 采用χ^2统计量检验对种间联结性进行定性研究，由于取样为非连续性取样，故非连续性数据χ^2用Yates的连续性校正公式计算(Dice，1945；张金屯，2004)。

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

式中，a为2个物种共同出现的样方数，b、c为仅有1个物种出现的样方数，d为2个物种均未出现的样方数。种间关联性一般有2种类型：当$ad>bc$时，种间关联性为正联结；当$ad<bc$时，种间关联性为负联结。通常当$\chi^2<3.841$，即$P>0.05$，认为种间联结性不显著；当$3.841<\chi^2<6.635$，即$0.01<P<0.05$，认为种间联结性显著；当$\chi^2>6.635$时，即$P<0.01$，认为种间联结性极显著。

1.3.4 Pearson相关分析和Spearman秩相关分析 采用定量数据(重要值)对乔木层、灌木层、草本层优势种群的种间相关性进行Pearson相关系数和Spearman秩相关系数检验。Pearson相关系数检验要求物种数据服从正态分布，但绝大多数物种难以满足这一条件；而秩相关系数属于非参数检验，对物种应服从哪种分布没有具体要求(刘珏宏等，2010)。因此，将Pearson相关系数和Spearman秩相关系数检验结合应用，对研究种间协变更为科学、合理。计算公式为(简敏菲等，2009)：

Pearson相关系数:

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

Spearman秩相关系数:

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

式中，$r_s(i,j)$为Spearman秩相关系数，$d_k=(x_{ik}-x_{jk})$，d_k为每个种的秩，x_{ik}和x_{jk}分别为种i和种j在第k个样方中的重要值，$\bar{x}_i$和$\bar{x}_j$分别为第k个样方中种i和种j重要值的平均值，N同上。

2 结果与分析

2.1 总体关联性

乔木层13个树种的总体关联性检验结果显示(表2)：$VR=0.97<1$，表明乔木层总体种间关系为负关联，$W=38.80$，落入界限$\chi^2_{0.95}<W<\chi^2_{0.05}$，说明13个乔木树种间的总体负关联不显著；灌木层$VR=0.64<1$，表明灌木层总体种间关系为负关联，$W=25.60$，未落入界限$\chi^2_{0.95}<W<\chi^2_{0.05}$，说明14个灌木树种间的

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 2　南酸枣群落各层次主要种群种间的总体关联性

Table 2　Overall interspecific associations among dominant plant populations of different hierarchical levels

层次	方差比率 (VR)	检验统计量 (W)	χ^2临界值 ($\chi^2_{0.95}$,$\chi^2_{0.05}$)	检验结果
乔木层	0.97	38.80	(26.51,55.76)	不显著负关联
灌木层	0.64	25.60	(26.51,55.76)	显著负关联
草本层	1.02	40.80	(26.51,55.76)	不显著正关联

总体负关联显著; 草本层 $VR=1.02>1$,表明草本层总体种间关系为正关联,$W=40.80$,落入界限$\chi^2_{0.95}<W<\chi^2_{0.05}$,说明 16 个草本植物间的总体正关联不显著。

2.2　种间关联性

2.2.1　乔木层种群种间关联性　χ^2检验统计显示(图 1),78 对乔木层主要种对中,正关联种对数为 13 对,负关联种对数为 63 对,无关联种对数为 2 对,分别占总种对数的 16.67%、80.77%、2.56%,正负关联比为 0.21。负关联占较大优势,其中,极显著负关联种对数为 12 对,分别为南酸枣与槲栎、马尾松、杉木、青冈、枫香、油茶(*Camellia oleifera*)、山茶、盐肤木(*Rhus chinensis*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)和香樟(*Cinnamomum camphora*),青冈与杉木、山茶,说明它们之间存在显著的种间竞争,一个物种与另一个物种之间相互排斥,或它们对环境的需求各不相同,生态位分离的情况较明显; 显著负关联种对数有 6 对,即为南酸枣与臭椿(*Ailanthus altissima*)、棕榈(*Trachycarpus fortunei*),杉木与槲栎、油茶,青冈与马尾松、香樟,说明乔木层优势物种间具有较强的相互独立性,该群落处于演替中期。

2.2.2　灌木层种群种间关联性　χ^2统计检验显示(图 2),91 对灌木层优势种对中,正关联种对数为 17 对,负关联种对数为 73 对,无关联种对数为 1 对,分别占总种对数的 18.68%、80.22%、1.10%,正负关联比为 0.23。负关联占较大优势,显著负关联种对数为 5 对,占总种对数的 5.49%,分别为山茶与白栎、槲栎、黄檀、檵木,青冈与海桐,说明山茶与白栎、槲栎、黄檀、檵木对生境的要求存在明显的差异,且物种间的相互依赖程度不高,导致白栎、槲栎、黄檀、檵木与山茶呈显著负关联。

2.2.3　草本层种群种间关联性　χ^2统计检验显示(图 3),120 对草本层优势种群种对中,正关联种对数为 20 对,负关联种对数为 100 对,分别占总种对数的 16.67%、83.33%,正负关联比为 0.20。负关联占较大优势,极显著负关联种对数为 2 对,分别为狗脊蕨与鳞毛蕨、苔草,说明它们相互之间具有较强的独立性; 显著负关联种对数为 8 对,即为狗脊蕨与淡竹叶、崖豆藤、崖爬藤、乌敛莓(*Cayratia japonica*),鳞毛蕨与苔草、崖豆藤,淡竹叶与崖豆藤,蛇葡萄(*Ampelopsis sinica*)与酢浆草(*Oxalis corniculata*),说明物种间生态位分离情况显著。

2.3　Pearson 相关和 Spearman 秩相关系数

2.3.1　乔木层Pearson相关和Spearman秩相关分

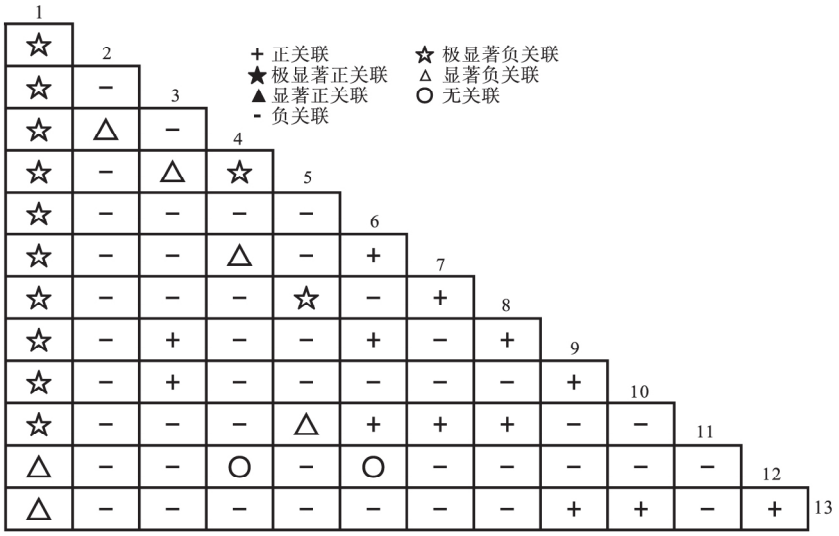

图 1　乔木层 13 个优势种间χ^2检验半矩阵图

Fig.1　Semi-matrix of interspecific association χ^2 correction test of 13 dominant species in overstory layer

1.南酸枣 *Choerospondias axillaris*, 2.槲栎 *Quercus aliena*, 3.马尾松 *Pinus massoniana*, 4.杉木 *Cunninghamia lanceolata*, 5.青冈 *Cyclobalanopsis glauca*, 6.枫香 *Liquidambar formosana*, 7.油茶 *Camellia oleifera*, 8.山茶 *Camellia japonica*, 9.盐肤木 *Rhus chinensis*, 10.甜槠 *Castanopsis eyrei*, 11.香樟 *Cinnamomum camphora*, 12.臭椿 *Ailanthus altissima*, 13.棕榈 *Trachycarpus fortunei*。

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

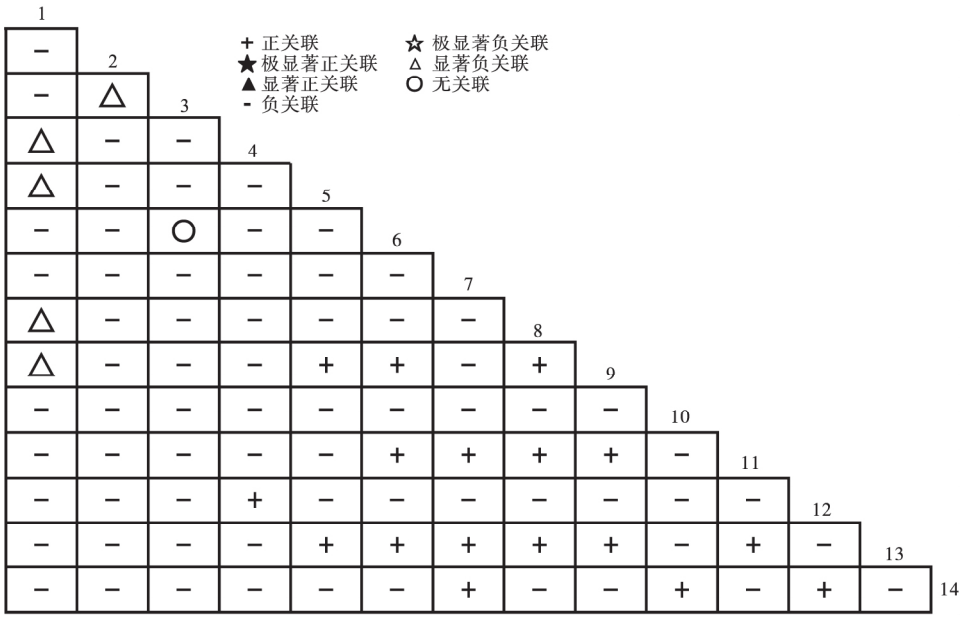

图2 灌木层14个优势种间χ^2检验半矩阵图

Fig.2 Semi-matrix of interspecific association χ^2 correction test of 14 dominant species in shrub layer

1.**山茶** *Camellia japonica*，2.**青冈** *Cyclobalanopsis glauca*，3.**海桐** *Pittosporum tobira*，4.**白栎** *Quercus fabri*，5.**槲栎** *Quercus aliena*，6.**杉木** *Cunninghamia lanceolata*，7.**南酸枣** *Choerospondias axillaris*，8.**黄檀** *Dalbergia hupeana*，9.**檵木** *Loropetalum chinensis*，10.**柃木** *Eurya japonica*，11.**拔契** *Smilax china*，12.**蔷薇** *Rosa*，13.**山莓** *Rubus corchorifolius*，14.**忍冬** *Lonicera japonica*。

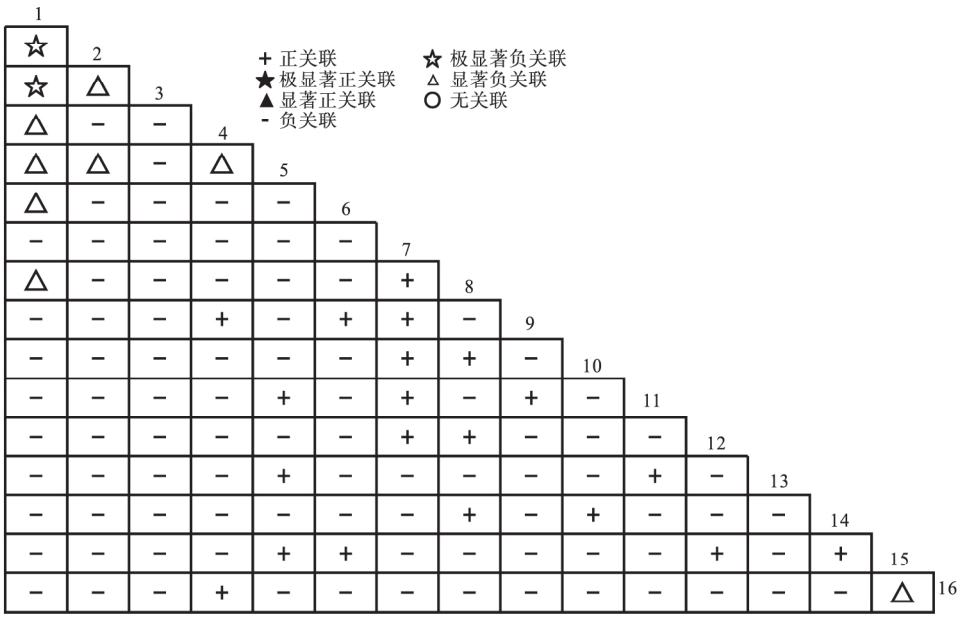

图3 草本层16个优势种间χ^2检验半矩阵图

Fig.3 Semi-matrix of interspecific association χ^2 correction test of 16 dominant species in herbaceous layer

1.**狗脊蕨** *Woodwardia japonica*，2.**鳞毛蕨** *Dryopteridaceae*，3.**苔草** *Carex tristachya*，4.**淡竹叶** *Lophatherum gracile*，5.**崖豆藤** *Millettia Wight*，6.**崖爬藤** *Tetrastigma formosanum*，7.**海金沙** *Lygodium japonicum*，8.**乌敛莓** *Cayratia japonica*，9.**金毛耳草** *Hedyotis Chrysotricha*，10.**芒萁** *Dicranopteris dichotoma*，11.**斑茅** *Saccharum arundinaceum*，12.**乌蕨** *Stenoloma chusanum*，13.**碗蕨** *Dennstaedtia scabra*，14.**薯蓣** *Dioscorea polystachya*，15.**蛇葡萄** *Ampelopsis sinica*，16.**酢浆草** *Oxalis corniculata*。

析 Pearson 相关检验显示(图4)，78对乔木层主要种群种对中，正关联的种对数为41对，占总种对数的52.56%，其中呈极显著正关联的种对有2对，呈显著正关联的种对有1对，总共有3对；负关联种对有37对，占总种对数的47.44%，其中呈显著负关联的种对有2对，正负关联比为1.11，检验显著率为6.41%。Spearman 秩相关检验中(图4)，正关联的种对数为40对，占总种对数的51.28%，其中呈极显

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

+ 正关联 ★ 极显著正关联 ▲ 显著正关联 - 负关联 ☆ 极显著负关联 △ 显著负关联 ○ 无关联

1	+	−	−	+	−	−	○	−	△	−	−	−
+	2	−	+	+	−	+	−	△	−	△	−	−
−	−	3	+	△	−	+	+	+	▲	+	−	+
−	+	+	4	+	+	+	△	−	+	−	−	−
+	+	△	+	5	+	−	−	−	△	−	−	−
−	+	−	−	+	6	+	−	+	+	+	−	−
−	+	+	+	−	+	7	−	−	+	+	+	+
+	−	+	−	−	−	−	8	+	+	+	+	+
−	△	+	+	−	+	−	+	9	+	+	+	+
−	−	+	+	−	−	+	+	+	10	+	+	+
−	−	+	−	−	+	+	+	+	+	11	+	★
−	−	−	−	−	−	+	+	+	+	▲	12	★
−	−	+	−	−	−	+	+	+	+	★	★	13

图 4　乔木层 13 个优势种间的 Pearson 相关分析和 Spearman 秩相关分析半矩阵图

Fig.4　Semi-matrix of interspecific association Pearson's correlation coefficients and Spearman's rank correlation for 13 dominant species in overstory layer

对角线上方为 Spearman 秩相关分析半矩阵图,对角线下方为 Pearson 相关分析半矩阵图。

著正关联的种对有 2 对,呈显著正关联的种对有 1 对,总共有 3 对; 负关联种对有 37 对,占总种对数的 47.44%,呈显著负关联的种对有 6 对; 无关联的种对有 1 对,正负关联比为 1.08,检验显著率为 11.54%。在乔木层 Pearson 相关和 Spearman 秩相关检验中,呈极显著正关联的是棕榈与香樟、臭椿。棕榈和香樟多喜光,同时生于光照较好的疏林中,故种群间的联结性与其自身的生长习性存在一定的关系。呈显著负关联的分别为槲栎与盐肤木、马尾松与青冈。盐肤木较槲栎对土壤要求更高,喜深厚、疏松肥沃的土壤; 青冈喜生于微碱性石灰岩土壤,而马尾松则更适宜于微酸性土壤。

2.3.2　灌木层 Pearson 相关和 Spearman 秩相关分析　Pearson 相关检验显示(图 5),91 对灌木层主要种群种对中,正关联的种对数为 34 对,占总种对数的 37.36%,其中呈显著正关联的种对有 2 对; 负关联种对有 57 对,占总种对数的 62.64%,其中呈极显著负关联的种对有 2 对,显著负关联的种对有 1 对,总共有 3 对,正负关联比为 0.60,检验显著率为 5.49%。Spearman 秩相关检验中(图 5),正关联的种对数为 35 对,占总种对数的 38.46%,未能体现出呈显著、极显著正关联的种对; 负关联种对有 55 对,占总种对数的 60.44%,呈极显著负关联和显著负关联的种对均为 1 对; 无关联的种对有 1 对,正负关联比为 0.64,检验显著率为 2.20%。青冈与檵木在 Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验中均呈极显著负关联; 山茶与檵木在 Pearson 相关检验中呈极显著负关联,而在 Spearman 秩相关检验中呈显著负关联。檵木、山茶和青冈均为中性喜阳植物,但檵木只适宜于肥沃、湿润的微酸性土壤,而山茶和青冈则主要生长在微碱性或中性石灰岩土壤上。

2.3.3　草本层 Pearson 相关和 Spearman 秩相关分析　Pearson 相关检验显示(图 6),120 对草本层主要种群种对中,正关联的种对数为 43 对,占总种对数的 35.83%,其中呈极显著正关联的种对有 5 对,呈显著正关联的种对有 2 对,总共有 7 对; 负关联种对有 77 对,占总种对数的 64.17%,显著负关联的种对有 1 对,正负关联比为 0.56,检验显著率为 6.67%。Spearman 秩相关检验中(图 6),正关联的种对数为 45 对,占总种对数的 37.50%,其中呈极显著正关联的种对有 1 对,呈显著正关联的种对有 7 对,总共有 8 对; 负关联种对有 74 对,占总种对数的 61.67%,极显著负关联的种对有 1 对; 无关联的种对有 1 对,正负关联比为 0.61,检验显著率为 7.50%。碗蕨(*Dennstaedtia scabra*)与苔草、崖豆藤在 Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验中均呈显著正关联; 蛇葡萄与苔草、崖豆藤,乌敛莓与芒萁(*Dicranopteris dichotoma*),乌蕨(*Stenoloma chusanum*)

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

+正关联 ★极显著正关联 ▲显著正关联 - 负关联 ☆极显著负关联 △显著负关联 ○无关联

1	+	+	+	−	−	−	−	△	+	−	−	−	+
+	2	−	+	−	−	−	−	☆	−	−	+	−	+
+	−	3	−	−	−	−	○	+	+	−	−	−	+
+	+	−	4	+	−	−	−	−	+	+	+	−	−
−	−	−	+	5	−	−	+	+	+	−	−	+	−
−	−	−	−	−	6	+	−	+	−	+	+	+	−
−	−	−	△	+	+	7	−	+	−	−	+	+	−
+	−	+	−	−	−	−	8	+	−	−	−	−	+
☆	☆	−	−	+	+	+	−	9	−	+	−	+	−
+	−	+	▲	+	−	−	−	−	10	+	+	−	−
−	−	−	+	−	+	−	−	+	+	11	+	+	−
−	+	−	+	−	+	−	−	−	+	+	12	−	−
−	−	−	−	+	+	+	−	+	−	+	−	13	−
+	+	+	−	−	−	−	▲	−	−	−	−	−	14

图5 灌木层14个优势种间的Pearson相关分析和Spearman秩相关分析半矩阵图

Fig.5 Semi-matrix of interspecific association Pearson's correlation coefficients and Spearman's rank correlation for 14 dominant species in shrub layer

+正关联 ★极显著正关联 ▲显著正关联 - 负关联 ☆极显著负关联 △显著负关联 ○无关联

1	−	−	+	−	−	+	−	+	−	+	−	−	−	−	+
−	2	−	+	−	−	−	+	−	+	−	−	−	▲	−	−
−	−	3	☆	+	+	+	−	−	−	−	+	▲	+	▲	−
−	+	△	4	−	−	−	+	+	+	+	−	−	−	−	−
−	−	★	−	5	+	−	−	−	−	○	+	▲	−	▲	+
−	−	+	−	+	6	−	−	−	−	+	+	+	−	+	−
+	−	−	−	−	−	7	−	+	−	−	−	−	−	−	+
−	+	−	+	−	−	−	8	−	▲	−	+	+	+	+	−
+	−	−	+	−	−	+	−	9	−	+	−	−	−	−	+
−	+	−	+	−	−	−	★	−	10	−	−	−	+	−	−
−	−	+	+	+	+	−	−	+	−	11	+	+	−	−	−
−	−	+	−	+	−	−	+	−	−	+	12	▲	−	+	−
−	−	▲	−	▲	+	−	+	−	−	+	★	13	−	★	−
−	+	+	−	+	+	−	+	−	+	−	−	−	14	+	−
−	−	★	−	★	+	−	−	−	−	−	+	+	+	15	−
+	−	−	−	−	−	+	−	+	−	−	−	−	−	−	16

图6 草本层16个优势种间的Pearson相关分析和Spearman秩相关分析半矩阵图

Fig.6 Semi-matrix of interspecific association Pearson's correlation coefficients and Spearman's rank correlation for 16 dominant species in herbaceous layer

与碗蕨在Pearson相关检验中呈极显著正关联，在Spearman秩相关检验中呈显著正关联；苔草与淡竹叶在Pearson相关检验中呈显著负关联，而在Spearman秩相关检验中呈极显著负关联。在2种相关检验中，达到显著水平的正关联种对数均明显多于负关联，这是因为林下草本植物大部分为阴性植物，多生于疏林、灌丛以及林下阴湿环境中。

3 讨 论

3.1 不同检验方法的比较

χ^2检验、Pearson相关以及Spearman秩相关检验所呈现的种间联结性与相关程度具有一致性，同时

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

也存在一些差异。本研究中χ^2检验的显著率高于Spearman秩相关与Pearson相关检验,且蛇葡萄与苔草、崖豆藤以及乌敛莓与芒萁、乌蕨与碗蕨在Pearson相关检验中呈极显著正关联,而在Spearman秩相关检验中呈显著正关联,这与胡贝娟(2013)、郭俊兵(2015)等研究表明Spearman秩相关检验的灵敏度明显高于Pearson相关与χ^2检验的结论不一致。另外,香樟、臭椿与棕榈在Pearson相关和Spearman秩相关检验中均呈极显著正关联,苔草与淡竹叶在Pearson相关检验中呈显著负关联,而在Spearman秩相关检验中呈极显著负关联,在一定程度上也体现了Pearson相关和Spearman秩相关检验的可靠性以及对χ^2检验不足的补充。郭志华(1997)与李刚(2008)等的研究表明,取样面积为100 m^2,能更全面地反映主要种群的种间联结性。而赵则海(2003)则认为,当样方面积为25 m^2,样方数为50时,χ^2检验正负关联比最接近1,能较好地反映东灵山辽东栎林植物群落的种间联结性以及物种间的相互关系。因此,在对中亚热带南酸枣林优势种群种间联结性的研究中,样方面积与数目是影响物种正负关联比以及Pearson相关与Spearman秩相关检验灵敏度的重要因素,如何更科学、合理地确定取样面积与样方数目还有待进一步研究。

3.2　种间联结性与相关性

本研究结果与张明霞等(2015)的结论有相似之处。张明霞等(2015)对秦岭华山松天然次生林优势种群χ^2检验的结果显示,华山松与乔木层13个优势种的种间联结性呈极显著负关联。对于华山松在群落中的优势地位如何保持,比较合理的解释是大多数物种的存在对于其他物种是有利的,但有利的程度并不明显。华山松次生林中乔木多,遮荫程度较高,多数物种能够适应并与华山松共享资源,且可利用的资源较丰富,有利于群落稳定性的维持。在本研究中,南酸枣的分布面积广,郁闭度高,不利于马尾松、臭椿、枫香、盐肤木等阳性喜光树种的生长,故种间联结性呈显著负关联。而香樟、棕榈、甜槠、青冈等中性较耐阴的树种对南酸枣林下的荫蔽环境较为适应,但由于资源的有限性与南酸枣产生竞争和排斥,因而多数种对关系松散,独立性较强。

中亚热带南酸枣林乔木层总体种间关系表现为不显著负关联,表明物种间的联结关系较为松散,具有一定的独立性,群落尚不成熟且稳定性较差,正处在不断发展演替阶段,同时也说明了该群落的次生性与年轻性,与缙云山栲树林的种间联结性相似(杜道林等,1995)。南酸枣、青冈、枫香和马尾松、杉木作为中亚热带南酸枣群落的建群种形成纯林或混交林,其中,南酸枣的重要值最大,分布面积广,郁闭度通常也较高,不利于其他植物尤其是阳性树种的生长,故与马尾松、杉木、枫香、油茶等树种的种间关联性呈极显著负关联。马尾松与乔木层内大多数树种呈正关联,且与甜槠的种间关联性达到显著水平,表明其作为中亚热带森林的先锋树种和乡土树种,通过与阔叶树种的混交逐步提高土壤肥力并改良土壤性质,为甜槠等阔叶树种的生存、定居以及生长发育提供了良好的条件,这一结论与程瑞梅(2013)等的研究结果一致。

灌木层总体种间关系表现为显著负关联,表明现有植物群落发育不成熟,加之与乔木树种对光照、土壤养分、水分的竞争以及人类活动等外界因素的干扰,使灌木群落处于不稳定状态。在Pearson相关和Spearman秩相关检验中,青冈和檵木均呈极显著负关联,这可能是由于2个树种对群落微生境的需求不一致,青冈为喜光树种且主要生长在微碱性或中性石灰岩土壤中,而檵木虽为中性喜阳植物,但只适宜于肥沃、湿润的微酸性土壤,故2个树种分布区域环境因子差异较大,物种生态位重叠的机会小,为了争夺有限的资源和生存空间而相互竞争、排斥,因而表现出显著负联结。此外,海桐和黄檀在Spearman秩相关检验中表现为无关联,可能是因为2个树种均属蔷薇目,具有相同的生态位空间且生态学特性极为相似。

相比之下,草本层总体种间关系表现为不显著正关联,且Pearson相关和Spearman秩相关检验中正关联的显著率均高于负关联,表明草本层结构基本趋于稳定,草本植物间的联结关系较为松散,仍存在独立的分布格局。χ^2检验、Pearson相关和Spearman秩相关检验中大多数种对的种间联结性未达到显著程度,说明该层的物种组成基本稳定,各物种大都占据有利于自己的生态位,相互间的依赖程度以及对资源环境的竞争程度不强,符合总体种间关系检验中草本层结构相对稳定这一结论。

3.3　群落演替与种间联结

目前,许多学者普遍认为,物种间的相互作用在群落发育初期趋于随机性,未形成特定的种间关系。随着演替时间的推移,群落中相互作用的物种数量及其作用的强度随演替进程的推进而发生复杂变

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

化，具体表现为较强的正关联或负关联(王乃江等，2010; 白玉宏等，2012)。有的学者则不支持以上观点，李育中(1991)对内蒙古温带半干旱羊草草原植物群落不同演替阶段种间关联性的测定结果显示，总的演替趋势是朝种间关系最不明显的无关联方向发展。徐松鹤等(2008)对黄河源区退化高寒草地黑土滩植物群落的种间关联性研究表明，草地的退化使物种间的总体关联性由显著负关联过渡到无关联，相同生活型的物种由互生转为竞争。

理论上讲，随着群落演替的进行，物种间正负关联比将逐渐>1，即正关联的比例将占绝对优势，特别是当群落演替进行到顶级阶段时，群落总体种间关系呈显著正关联，群落结构及其各组成成分处于与环境因子相适应的稳定状态(康冰等，2006; 胡文强等，2013)。本文分别对中亚热带南酸枣林乔木层、灌木层、草本层主要种群的种间联结程度和显著性进行测度，研究发现: 负关联种对占有较大优势，种间关系较为松散，群落处于不稳定的演替阶段且表现出明显的次生性与年轻性。另外，本研究区域所处的青羊湖国家森林公园长期受人为活动的影响，公园内大部分原生植被均遭到不同程度的破坏，加之林区道路建设等因素造成生物多样性下降、生境破碎化，从而可能导致群落出现逆行演替的趋势。由于南酸枣为阳性树种，可适当地去除群落内某些衰老木、枯死木以及风倒木以增大林内的透光量。同时，选取种间联结程度呈显著正联结的物种作为中亚热带南酸枣林植被恢复与重建的主要物种，深入研究其自身的生态学特性，推动群落朝着有利于物种稳定与共存的方向发展。

4 结 论

中亚热带南酸枣天然次生林群落总体结构为针阔混交林，乔木层、灌木层、草本层优势种群种对间均为负关联种对占较大优势，物种间的相对独立性较强，群落处在不断发展的演替阶段。乔木层总体种间关系表现为不显著负关联，树种间的联结关系松散，存在一定的独立性，群落处于不稳定的演替阶段; 灌木层植物发育不成熟，处于不稳定状态; 草本层结构基本趋于稳定。在乔木层主要种群78个种对、灌木层优势种群91个种对、草本层优势种群120个种对中，绝大多数种群间的种间联结性未达到显著水平，说明中亚热带南酸枣群落具有明显的次生性与年轻性。在明确物种生态学习性和生物学特点的基础上，选择正联结较强的物种作为中亚热带南酸枣天然次生林植被恢复与重建的主要物种，有利于阔叶林生物多样性的形成和群落稳定性的维持。

参考文献

白玉宏，毕润成，张钦弟. 2012. 山西五鹿山自然保护区辽东栎群落木本植物种间数量关系. 生态学杂志，**31**(8): 1942-1948.

程瑞梅，王瑞丽，刘泽彬，等. 2013. 三峡库区栲属群落主要乔木种群的种间联结性. 林业科学，**49**(5): 36-42.

杜道林，刘玉成，李 睿. 1995. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究. 植物生态学报，**19**(2): 149-157.

郭俊兵，狄晓艳，李素清. 2015. 山西大同矿区煤矸石山自然定居植物群落优势种种间关系. 生态学杂志，**34**(12): 3327-3332.

郭志华，卓正大，陈 洁，等. 1997. 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，**21**(5): 33-41.

胡贝娟，张钦弟，张 玲，等. 2013. 山西太岳山连翘群落优势种种间关系. 生态学杂志，**32**(4): 845-851.

胡瑞彬，方 晰，项文化，等. 2016. 中亚热带南酸枣落叶阔叶林土壤磷素空间变异及其影响因素. 应用生态学报，**27**(3): 705-715.

胡文强，黄世能，李家湘，等. 2013. 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，**32**(10): 2665-2671.

简敏菲，刘琪景，朱 笃，等. 2009. 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，**33**(4): 672-680.

金则新. 2001. 浙江天台山落叶阔叶林优势种群结构与动态分析. 浙江林学院学报，**18**(3): 29-35.

康 冰，刘世荣，温远光，等. 2006. 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，**30**(6): 931-940.

李 刚，朱志红，王孝安，等. 2008. 子午岭辽东栎群落乔木种间联结与取样面积. 生态学杂志，**27**(5): 689-696.

李育中. 1991. 三种类型草地植物种间关联的测定与比较. 生态学杂志，**10**(6): 8-12.

李长伟，崔承彬，蔡 兵，等. 2008. 南酸枣的研究进展. 解放军药学学报，**24**(3): 231-234.

刘珏宏，高 慧，张丽红，等. 2010，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. 植物生态学报，**34**(9): 1016-1024.

奇 凯，张春雨，侯继华，等. 2010. 赤峰市沙地油松林草本植物多样性及种间关联动态. 生态学报，**30**(18): 5106-5112.

孙儒泳，李庆芬，牛翠娟，等. 2002. 基础生态学. 北京: 高等教育出版社.

王乃江，张文辉，陆元昌，等. 2010. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报，**30**(1): 67-78.

王文进，张 明，刘福德，等. 2007. 海南岛吊罗山热带山地雨林两个演替阶段的种间联结性. 生物多样性，**15**(3):

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

257-263.

徐松鹤，尚占环，马玉寿，等. 2008. 黄河源区退化高寒草地植物种间联结性分析. 西北植物学报，**28**(6): 1222-1227.

叶金山，李万和，龚　斌，等. 2015. ISSR-PCR 反应体系的建立及优化. 南方林业科学，**43**(2): 6-9，16.

易　好，邓湘雯，项文化，等. 2014. 湘中丘陵区南酸枣阔叶林群落特征及群落更新. 生态学报，**34**(12): 3463-3471.

张金屯. 2004. 数量生态学. 北京: 科学出版社.

张俊艳，成克武，臧润国. 2014. 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性. 生物多样性，**22**(2): 129-140.

张明霞，王得祥，康　冰，等. 2015. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学，**51**(1): 12-21.

赵则海，祖元刚，杨逢建，等. 2003. 东灵山辽东栎林木本植物种间联结取样技术的研究. 植物生态学报，**27**(3): 396-403.

Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**: 119-125.

Dice LR. 1945. Measure of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, **26**: 297-302.

Schluter D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, **65**: 998-1005.

Sterner RW, Ribic CA, Schatz GE. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, **74**: 621-633.

Suzuki RO, Numata S, Okuda T, *et al*. 2012. Species associations among dipterocarp species co-occurring in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **28**: 281-289.

作者简介　潘　高，男，1991 年生，博士研究生，主要从事森林生态学研究。E-mail: windypg@126.com

责任编辑　张　敏

?1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net