

鼎湖山主要林型优势树种种间联结性的

计算方法研究

张倩媚¹, 陈北光², 周国逸¹

(¹中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; ²华南农业大学林学院, 广东 广州 510642)

摘要: 应用9种计算方法, 对鼎湖山自然保护区2种主要林型——针阔叶混交林和南亚热带常绿阔叶林的种间联结关系进行了分析。结果表明: 先用方差比率法(VR)验证整个群落的总体关联性, 再以 χ^2 统计量来确定物种间联结性, 然后与种间联结系数(AC)和成对物种间匹配系数(OI)等方法共同分析南亚热带森林的种间关系效果会较好。南亚热带常绿阔叶林研究的结果比针阔叶混交林更精确。对种间联结系数AC出现+1、-1的情形, 把a、b、c、d为0的都加权为1后的结果, 便于在2个林型间进行比较, 更能体现出种间关系的动态变化和延续性, 而不是种间关系的突变。

关键词: 种间联结; 南亚热带常绿阔叶林; 针阔叶混交林; 鼎湖山

中图分类号: Q145.1 文献标识码: A 文章编号: 1001-411X(2006)01-0079-05

Interspecific Association of the Dominant Species in Two

Typical Communities in Dinghushan, South China

ZHANG Qian-mei¹, CHEN Bei-guang², ZHOU Guo-yi¹

(¹ South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

² College of Forestry, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China)

Abstract: A series of techniques which included the analysis of variance, χ^2 test, the association coefficient, Ochiai, Dice, Jaccard, point correlation coefficient, a new formula of interspecific association measurement and the t-test of correlation coefficients, together with a 2 x 2 contingency table, was used to analyze the interspecific association of dominant species of lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest and coniferous broad-leaved mixed forest at Dinghushan, south China. The analysis of variance, the χ^2 test, the association coefficient and Ochiai are suitable techniques for the measurement of interspecific association for several different forest communities at Dinghushan. If AC is +1 or -1, then a, b, c and d values must be weighted as 1, the result will be even better.

Key words: interspecific association; lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest; coniferous broad-leaved mixed forest; Dinghushan

森林生物多样性保护是当前世界研究热点之一, 要研究生物多样性维持机制, 必然涉及森林的结构、功能和动态研究。森林在演替过程中会在物种组成、群落结构以及生态功能上发生持续的变化。种间

联结是指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物种的分布而引起, 它的客观测定, 对研究两个物种的相互作用及群落组成和动态很有意义, 并提供了一个客观认识自然

收稿日期: 2004-12-07

作者简介: 张倩媚(1970-), 女, 助理研究员, 硕士研究生, E-mail: zqm@scbg.ac.cn

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KSCX2-SW-120); 广东省科技计划项目(2003C32201); CERN 网络监测项目

种群的方法^[1]。种间联结程度受取样面积、取样数目和计算方法的影响,所以种间联结测定技术的研究,有助于更精确有效地反映客观规律。对植物来说,要说明种间相互关系的过程,必需有序地取有时间间隔的、同一样地的种间联结测定值进行比较^[2]。以前的研究多基于群落演替某一特定时刻的一次性调查或短期研究,且通常只考虑少数几个种,或样方面积及取样数量不够多,或使用的计算方法较少等。本研究用多种计算方法对鼎湖山2种主要林型——针阔叶混交林(以下简称针阔林)和南亚热带常绿阔叶林(以下简称季风林),不同年份数据(以下简称99针、99季、92季)进行种间联结性的对比分析,以期筛选出最适用于这些林型的种间联结分析方法,进而为处于各演替阶段的群落状态的种间关系及森林生态系统结构与功能的动态研究提供本底依据,并为研究森林的演替、森林经营、人工植被建立以及森林生态系统的恢复与重建提供参考。

1 研究地自然概况

鼎湖山自然保护区位于广东省肇庆市,东距广州86 km。位于东经112°30′39″~112°33′41″,北纬23°09′21″~23°11′30″,总面积1 155 hm²。区内大部分属山地丘陵地貌,海拔200~500 m。本区属南亚热带季风湿润气候,年均温20.9℃,年均降雨约1 900 mm,年相对湿度81.5%。鼎湖山的马尾松林、针阔叶混交林和南亚热带季风常绿阔叶林构成了植被演替系列^[3]。

季风林I号永久样地位于保护区核心区内三宝峰,坡向东北,海拔270~330 m,坡度26~30°,局部可达40°。植被类型为南亚热带地区较为典型的常绿阔叶林,有近400年的历史。群落外貌常绿,结构复杂。乔木可分3~4层,灌木和苗木草本各1层^[4]。

针阔林II号永久样地位于保护区缓冲区内的飞天燕,为人工种植的由马尾松林因阔叶树种入侵而自然形成的针阔叶混交林。坡向南,海拔约250 m,坡度30°,群落的乔木层外貌浓绿,高约12 m^[5]。

2 研究方法

2.1 样地设置

1992年建立季风林永久样地1 hm²,对DBH≥1 cm,高度≥1.3 m的木本植物每木测量,内容包括种名、胸径、树高、枝下高、冠幅、坐标和生长状态等,并作永久标记。针阔林1 hm²永久样地建于1999年,设置方法与季风林相同,5年将重复1次调查。本文选用的是1992、1999年季风林和1999年针阔林样地的调查数据。

2.2 数据处理

计算种间联结的最适取样数目和面积是30~50个50~100 m²^[2],样方数目越多,种间联结性的测定结果越精确^[6]。本研究拟把1 hm²样地分成100个100 m²进行种间联结计算。

重要值(IV)计算采用IV=(相对多度RA+相对频度RF+相对优势度RP)/3,其中用胸高断面积来表示相对优势度。

种间联结系数主要以频度计算,通过重要值排序及与频度关系分析,以及各物种在不同林型、不同调查年份出现的状况,本研究的季风林、针阔林计算分别选择了34和22个优势树种,分别占该林型重要值的92.5%和94.0%。

种间联结定量性研究始于概率论与数理统计学科开创后的20世纪初,陆续提出了十几种计算方法,均是以2×2联列表计算物种在样方中出现的情况,部分公式忽略了两个物种都缺失的情况,改进或修正过的公式多是从种出现与否来分析,也有人提出可用种在样方中出现的个体数来计算种间联结^[7],本研究初选了9种计算方法。

2.2.1 多物种间联结性 采用方差比率(VR)法来同时测定多物种间的关联性质,并用统计量W来检验多物种间的关联程度,可以判定一个群落中各主要种群是否存在显著的联结性^[8]。

$$Q_r^2 = \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} (1 - \frac{n_i}{N}), S_r^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2, \\ VR = \frac{S_r^2}{Q_r^2}, W = N \times VR, \quad (1)$$

式中,S为待测种群总数,N为总样方数, n_i 为种群*i*出现的样方数, T_j 为样方*j*内出现的种群数, t 为样方中种群的平均数, $t = (t_1 + t_2 + \dots + t_N)/N$ 。

2.2.2 种间联结系数 种间联结系数(AC)的测定,通常把取样数据排成2×2联列表^[1]:

		A种		
		有	无	
B种	有	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a+b</i>
	无	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>c+d</i>
		<i>a+c</i>	<i>b+d</i>	<i>T</i>

其中*T*为总样方数,*a*为成对种共同出现的样方数,*d*为成对种都不出现的样方数,*b*、*c*分别为仅*B*、*A*种出现的样方数,为确保*a+c>a+b*,本文计算时都以*A*种>*B*种。

$$\text{当 } ad \geq bc \quad AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)},$$

$$\text{当 } bc > ad \text{ 且 } d \geq a \quad AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)},$$

$$\text{当 } bc > ad \text{ 且 } d < a \quad AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(d+c)}. \quad (2)$$

2.2.3 χ^2 统计量 以定性数据为基础,从表层角度揭示种间关系,揭示出种对联结的性质和显著程度,校正后公式^[2]:

$$\chi^2 = \frac{N[|ad - bc| - (N/2)]^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}. \quad (3)$$

关联有正负2种,若 $a > (a+b)(a+c)/(a+b+c+d)$ 为正,反之为负;种间联结强弱由 χ^2 决定,若 $\chi^2 \geq 3.841$ ($0.01 < P < 0.05$),表示种间联结显著,若 $\chi^2 \geq 6.635$ ($P < 0.01$),表示种间联结极为显著^[2].

2.2.4 成对物种间匹配系数^[2] Jaccard (JI) 系数,即共同出现百分率 PC (percentage co-occurrence):

$$JI = a/(a+b+c), \quad (4)$$

Dice 系数 (DI), 即重合指数 (coincidence index):

$$DI = 2a/(2a+b+c), \quad (5)$$

Ochiai 系数 (OI):

$$OI = a/\sqrt{(a+b)(a+c)}. \quad (6)$$

2.2.5 点相关系数^[2]

$$PCC = \frac{(ad - bc)}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}. \quad (7)$$

2.2.6 用样方中出现的个体数测算联结值 (I)

$$I = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{n_1 - n_2}{n_1 + n_2}, \quad (8)$$

N 为样方数, n_1 和 n_2 分别代表甲乙2物种在某一样方中出现的个体数. I 值取值区间为 $[0, 1]$, I 值越大,联结关系越小,反之,则相反. 此法能有助于解释一些特例,与取样面积关系较大^[7].

2.2.7 种间相关系数 相关系数 (correlation coefficient, r) 的测定是定性、定量数据相结合的方法^[9].

$$r = \frac{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2 \sum_{i=1}^N (y_i - \bar{y})^2}}, \quad (9)$$

其中, x_i, y_i 为种 x, y 在 i 样方中出现的株数, $\bar{x}, \bar{y}$ 为种 x, y 在全部样方中出现的平均株数, N 为样方数. 算出的 r 为 $+1$ 和 -1 之间的任何值,正值表示正相关,负值表示负相关. 并可由自由度为 $(N-2)$ 相关系数表查出其显著度,本研究查表可得 $t_{98,0.05} = 1.984, t_{98,0.01} = 2.623$.

3 结果与分析

3.1 不同计算结果比较分析

从多物种间联结性来看,若 $W \geq \chi_{0.01,100}^2 =$

135.81 为极显著关联, $W \leq \chi_{0.05,100}^2 = 124.34$ 为显著关联,在两者间为不显著关联. 所算得 VR 值都大于 1, W 值都大于 135.81, 因此两林型都是极显著正关联. 且 99 针 < 99 季 < 92 季, 针阔林小于季风林, 说明针阔林为演替的前期阶段, 较年轻, 不成熟.

χ^2 统计量为不显著、显著、极显著的种对占总种对的比例分别是: 99 针为 93.9%、3.5%、2.6%, 92 季为 85.7%、7.8%、6.4%, 99 季为 88.4%、6.1%、5.5%. 说明联结性大小是: 99 针 < 99 季 < 92 季, 多数乔木优势种群间不表现出明显的联结, 只有少数为正或负联结.

以联结系数 AC 分析正、负种对的比例来看, 99 针、92 季、99 季分别为 1.26、1.76、1.56, 联结性大小是: 99 针 < 99 季 < 92 季, 这与 VR 和 χ^2 统计量结果相同.

PCC 计算结果与 AC 值相接近, 一般小于 AC, PCC 值与 χ^2 吻合得很好.

成对物种间匹配系数 (OI、DI、JI) 都忽略了 d 值的存在, 计算结果都是 $OI > DI > JI$, 本文以 OI 作分析, 频度大的种对间的 OI 一般都较大, 即共同出现机率大, 但并不意味着显著联结. 对于正联结, OI 值越大, 表示正联结越紧密, 对于负联结, OI 值越小, 则负联结越紧密. 从 OI 为最大和最小的种对在 92 季、99 季、99 针的结果来看, 它们的 AC、 χ^2 、PCC 也并不都显示联结性强, 所以仅用 OI 不能说明种间关系的强弱. 而以 χ^2 为极显著的部分种对来分析 χ^2 、AC、PCC 与 OI 的关系, 则可证明先由 χ^2 或 AC、PCC 等确定种间联结强度, 再看它们共同出现的机率大小是可行的.

I 值在本研究中没有为 0 或 1 的种对. I 值 ≤ 0.2 的种对在 99 针、92 季、99 季中分别占总种对的 2.6%、2.3%、4.3%, 说明南亚热带森林优势树种种间联结性不强. 由于南亚热带森林群落内物种数较多, 大多数物种个体数较少, 特别是分散在 100 个样方中, 且因为物种在样方中出现频率与种在样方中出现的多度并不都成一对对应关系, 所以此公式在本研究中只能对一些特例做出补充解释.

种间相关性 r 计算较复杂, 以 99 季看, $P_{0.05}$ 水平下的正负种对分别有 231、148 对, 正负联结种对比值为 1.56, 显示单独分布的有 182 对; 这与 VR、 χ^2 、AC 等计算的结果相符, 都是正联结多于负联结, 但与 χ^2 的分析结果仍存在差异. 此系数虽基于定性和定量数据基础上, 从更深层次揭示出种间关系的实质, 即 2 个种共同出现的事实, 有助于对种群发展动态的更深刻认识, 但也只能得出 2 个种联结的定性

分析,如单独分布、负联结、正联结^[7]。

3.2 方法筛选

通过各种计算方法的分析,并根据与现实群落种间联结特征是否相一致的原则,分析了3组数据 χ^2 为极显著的正负种对,AC、PCC都较高,OI共同出现机率也较大。说明 χ^2 与AC、PCC、OI等方法在指示极显著和显著联结的种对时基本一致,尤其是 χ^2 与PCC拟合最好,两者选其一即可,说明这些方法对于南亚热带森林是有效的,且应用于季风林的效果比针阔林好。 χ^2 以二元数据即样方内出现的物种有无来作为联结判断的标准,丧失了种间相关的多度信息,只能作定性判断。 χ^2 无正负之分,并且其正负联结的抵消可能使其失去准确性,对物种间的相互关系没有揭示,但其分析较简单,有明确的指标($P < 0.01$ 和 $P < 0.05$),能比较准确客观地表现种间联结性。

I 值虽利用了多度信息,似乎比传统上只以种在样方中出现与否单一指标更为全面,但其也没有什么分级标准,且受取样面积的影响会更大。南亚热带森林物种数多,如在季风林中仅云南银柴一个种就占了总株数的30%,其他每一种的个体数就相对少了,本文计算的是100个10 m × 10 m样方,则每一个样方中的每一个物种的株数就更少了,只能协助解释一些特例,且计算复杂。采用多态数据的相关系数 t 检验,是在假定物种1与物种2是正态分布样本,并且 r 值多度间是线性相关的,使其使用也受到限制。

AC与OI、DI、JI等能体现出那些由 χ^2 检验证明不显著的联结性,能反映种间联结性的相对强弱,但对联结性强弱的等级划分缺少统一的标准,并且在物种出现次数少,特别是当 $a = 0$ 时,都会夸大物种间的联结性,甚至会得出不同结论。在种数较多和取样数目较大时,OI、DI、JI能避免高 d 值所导致的AC偏高的缺点,但OI、DI、JI仅能较准确地反映物种间的正联结性的强弱,而在 a 较小时,忽略 d 的存在,就夸大了 a 、 b 、 c 的作用,而夸大了负联结性的强度。

综合上述分析,本研究认为,先用方差比率法(VR)验证整个群落的总体关联性,再以 χ^2 统计量来确定物种间联结性,然后与AC和OI等方法来共同分析南亚热带森林的种间关系效果会较好,且应用于季风林的效果比针阔林好。以个体数测算种间联结值(I)和相关系数 t 检验在南亚热带森林中都不太适用。

3.3 关于加权问题

本文计算过程中均按频度大小排列种对,保证了 $c \geq b$,所以 c 不可能为0,本计算中没有出现频度

为100%的种,季风林中没有出现 $d = 0$ 的现象,针阔林中偶有 $d = 0$ 。王伯荪^[2]认为当频度为100%,即 b, d 同时为0时要加权,本研究未有此现象,但均有 $b = 0$ 的现象,即某种从不单独出现,但也不能说明它与其他种就一定显著正联结,可能是由于它的数量太少而已。 $b = 0$ 使 $bc = 0, ad > bc, AC = 1$,必然为正联结,这种解释并不合理,如果 c 远大于 b 时, $ad < bc$,是负联结,即两种对环境适应性不同反而更合理。对此本文作了一些分析:

99针中 $AC = -1$ 的有16对,其中 $a = 0$ 的有8对,OI、DI、JI等都为0,表示这些物种负联结最紧密,但它们的 χ^2 都为不显著联结,这就产生了矛盾。这些种的频度不大,在10%~27%之间,它们从不共同出现,即指它们有不同的适生环境,即两种间彼此没有影响。把 a 加权为1后,AC仍为负值,但 $|AC|$ 大都在0.30以上,原频度越小的两个种间的AC值也变得越小。OI、DI、JI等都由0变为0.1以下,仍可表示这些种间有些负联结性,但不是最强的会产生竞争意义的负联结。 $d = 0$ 的有8对, χ^2 都不显著联结,是由于荷木、锥栗等频度很大(都为97%)而与其他频度大于42%以上的种间产生的负联结,两个物种经常共同出现于同一样方中,可能会产生对资源的利用性竞争,或因空间生态位的不同而互惠共生,在此不好解释。而把 d 加权为1后,AC大多仍为负值,但变化幅度较大,频度较大的种对间转为了正联结(如荷木+锥栗AC变为0.22,与92季的0.30接近,这倒更好地解释了这两个种在演替后期,朝着两个种对环境有相同的适应性,并各得其所而导致的少许正联结关系。荷木+豺皮樟AC变为0.11,可解释这两个物种常相伴出现,竞争激烈,最终趋势是豺皮樟竞争失败,到了季风林阶段已消失,而荷木继续成长为优势种)。

99针中 $AC = 1$ 的有16对,即 $b = 0$,某种从不单独出现,这大多出现在频度较大的种对间, χ^2 显著的2对,其他均为不显著,把 b 加权为1后,AC变为9负7正,9对变为负值的 $|AC|$ 大都在0.16以下,表示联结并不显著, χ^2 也都变为不显著。99针 $|AC|$ 平均为0.35,加权后的 $|AC|$ 平均为0.26,这一数据对整个群落的联结性强弱影响较大。 $|AC| > 0.7$ 的有33对,加权后就只有3对了,大大减少了显著联结的情况,这个结果是否更接近实情,还有待进一步验证。

92季、99季 $AC = 1$ 的分别有16和17对,大多是由频度较大的种如云南银柴、黄果厚壳桂、柏拉木、九节、罗伞树等与其他一些频度不大的种对形成的,其 χ^2 为极显著的才1对,说明 $AC = 1$ 的大多数

种对间并不具显著联结性,共同出现的机率也不大,是因 $b=0$ 而夸大了种间联结性. b 加权为 1 后,原来 χ^2 为显著以上的,其 AC 加权后也仍为 0.7 以上,说明正联结性仍较强. 而原 χ^2 为不显著的,AC 加权后为负值,但绝对值小于 0.15,只说明有少许联结关系了. 通过对两年数据的对比分析,发现加权后的数值更便于比较两年间的差异. 这些种对中共有 13 对在 92 季、99 季 AC 同时为 1 的,加权后,两值相比差距不大,能看出几年间的一些变化,如云南银柴 + 荷木,加权后 92 季、99 季 AC 分别为 0.4 和 0.3,可知随着荷木数量减少,两者间联结性更弱. 在 92 季、99 季 AC 不同时为 1 的种对中,更易做出比较,如云南银柴 + 谷木,92 季 AC = 1,加权后变为 -0.5,与 99 季的 -0.8 较接近,又如云南银柴 + 红皮紫椴,92 季 AC 为 -0.09,与 99 季加权后的 0.07 较接近,说明这些物种并不是在显著联结与不显著联结间突然转化的,因为两物种株数和频度在几年间不可能变化很大.

彭少麟等^[10]比较了 1984 年和 1999 年厚壳桂群落的种对 |AC|,看出随着群落的演替,1999 年群落的种间联结强度比 1984 年趋于缓和,高联结值的种对减少(|AC| > 0.5 的 1984 年有 15 对,1999 年有 5 对),完全正或负联结的种对也减少,一般联结的种对大为增加,联结值 < 0.4 的,1984 年为 1/2 强,1999 年为 3/4 弱. 本研究的结果是高联结值的种对增加了,|AC| > 0.5 的由 92 季的 111 对增加为 99 季的 121 对;完全正或负联结的种对,即 |AC| = 1 的,92 季有 12 负 16 正,共 28 对,99 季有 25 负 17 正,共 42 对;一般联结的种对即联结值 < 0.3 的,92 季为 338 对,99 季为 329 对,反而减少了. 与彭少麟等^[10]的结果不符,这大多是由于 AC = 1 或 -1 导致结果的差异,把 a 、 b 、 c 、 d 凡是为 0 的都加权为 1,其结果就完全不同了:加权后的 |AC| > 0.5 的由 92 季的 100 对减少为 99 季的 95 对,加权后 |AC| < 0.3 的,则由 92 季的 348 对增加为 99 季的 351 对,与彭少麟等^[10]结果相符.

4 结论

通过比较 9 个计算方法的结果,用各种方法都得出正联结多于负联结的结论,且在指示具极显著

和显著联结性的种对时, χ^2 统计量、种间联结系数 AC、点相关系数 PCC,成对物种间匹配系数 OI 的结果较接近. 本研究认为:先用方差比率法(VR)验证整个群落的总体关联性,再以 χ^2 统计量来确定物种间联结性,然后与 AC 和 OI 等方法来共同分析南亚热带森林的种间关系效果会较好,且对季风林研究的效果比针阔林更好.

本研究认为,对种间联结系数 AC 出现 +1, -1 的情形,把 a 、 b 、 c 、 d 为 0 的都加权为 1 后的结果,便于在两个林型或同一林型不同调查年份间进行比较,似乎更能体现种间关系的动态变化和延续性,而不是种间关系的突变.

致谢:外业调查得到鼎湖山定位站全体人员的支持,特此致谢!

参考文献:

- [1] COX G W. 普通生态学实验手册[M]. 蒋有绪,译. 北京:科学出版社,1979:106-109.
- [2] 王伯荪,彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究:I 种间联结测式的探讨与修正[J]. 植物生态学与地植物学丛刊,1985,9(4):274-285.
- [3] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京:科学出版社,1996:1-444.
- [4] 王铸豪,何道泉,宋绍敦,等. 鼎湖山自然保护区的植被[J]. 热带亚热带森林生态系统研究,1982(1):77-141.
- [5] 张倩媚,黄忠良,刘世忠,等. 鼎湖山锥栗-荷木-马尾松针阔叶混交林的群落结构[J]. 热带亚热带森林生态系统研究,2002(9):18-27.
- [6] 王国梁,刘国彬. 黄土丘陵沟壑区铁杆蒿群落种间联结性研究[J]. 中国草地,2002,24(3):1-6.
- [7] 吴大荣. 一种新的植物种间联结测定公式的探讨[J]. 东北林业大学学报,1997,25(5):74-80.
- [8] 杜道林,刘玉成,李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究[J]. 植物生态学报,1995,19(2):149-157.
- [9] CHAPMAN S B. 植物生态学的方法[M]. 阳含熙,等译. 北京:科学出版社,1980:80.
- [10] 彭少麟,周厚诚,黄忠良,等. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究[J]. 植物学报,1999,41(11):1 239-1 244.

【责任编辑 李晓卉】