南岭国家级自然保护区不同保护条件下 优势种群的种间联结性分析

贺立静1,2,张 璐1,苏志尧1

(1 华南农业大学 林学院,广东 广州 510642;2 琼州学院 生物科学与技术学院,海南 三亚 572022)

摘要:运用 2×2 列联表,通过方差分析、 χ^2 检验、联结系数、Jaccard 系数对广东南岭国家级自然保护区 3 个不同保护条件群落中优势种群的种间联结性进行了分析. 研究结果表明:关于群落的总体种间关联性,受干扰最多的群落 I 表现为不显著的负联结,中等保护的群落 II 表现为接近"无关联",保护强度最高的群落 II 表现出显著性正联结主要种对间显著性联结较少,显著性负联结只在群落 I 内有 3 对,显著性正联结在 3 个群落内各有 1 对. 从群落 I 到群落 II 物种间共同出现的几率逐步增加,联结系数也从较为分散转变为主要集中在正联结范围.

关键词:南岭国家级自然保护区;保护条件;优势种群;种间联结

中图分类号:Q948

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2011)01-0073-05

Interspecific Associations of Dominant Plant Populations Under Different Protection Regimes in Nanling National Nature Reserve, Guangdong Province

HE Li-jing^{1,2}, ZHANG Lu¹, SU Zhi-yao¹

(1 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;

2 College of Bioscience and Biotechnology, Qiongzhou University, Sanya 572022, China)

Abstract: A series of techniques including the analysis of variance, χ^2 test, association coefficient (AC) and Jaccard coefficient (or probability of co-occurrence, PC) were measured based on the 2×2 contingency table in order to analyze the interspecific associations of dominant plant species in three communities under different protection regimes in Nanling National Nature Reserve, Guangdong Province. The results indicated that the overall association of all species showed no significantly negative correlation in community I located at the experimental area, no correlation in community II located at the buffer area and a significantly positive correlation in community II located at the core area. There were 3-paired significant negative correlations in community I 1,1-paired significant positive correlation in three communities, respectively. With the transition from community I to community II, the probability of co-occurrence (PC) increased and AC changed from negative to positive.

Key words: Nanling National Nature Reserve; protection regime; dominant population; interspecific association

种间联结是指不同物种的相互吸引或排斥的性质,通常是由群落生境的差异影响了物种的分布引起的^[1].依据群落内共同出现的物种对生境选择上的异同及相互间的吸引或排斥状况,可将种间关系

分成正相关、负相关或不相关 3 种类型^[2]. 物种的联结性与相关性是植物群落重要的数量和结构特征之一,它们作为 2 个物种相似性的一种尺度,对于正确认识群落的结构、功能和分类有着重要的指导意义,

收稿日期:2010-03-01

作者简介: 贺立静(1976—), 女, 博士; 通信作者: 苏志尧(1963—) 男, 教授, 博士, E-mail: zysu@ scau. edu. cn

基金项目:广东省生态公益林效益补尝资金(省统筹部分)财政专项"森林生态科技研究和推广"(2009);广东省自然科学基金(9451064201003716);华南农业大学校长基金(4400-K09197)

并能为植被的经营管理、自然植被恢复和生物多样性保护提供理论依据^[34]. 种间联结分析也可用于植物群落演替的研究,为群落演替指明发展趋势^[56].

南岭国家级自然保护区位于广东省北部,是广东省天然的绿色屏障. 自 20 世纪 80 年代开始,对南岭国家级自然保护区的植物区系组成、群落结构、生物多样性以及保护管理等方面已有大量的研究. 而对不同保护程度下森林群落变化的研究相对较少. 本文对南岭国家级自然保护区分别位于试验区、缓冲区、核心区 3 种不同保护程度的群落类型优势种群的种间联结性进行了探讨,为保护区森林资源的保护和恢复提供一定的科学依据.

1 研究方法

1.1 研究区域自然概况

本研究地点位于广东省南岭国家级自然保护区内(24°37′~24°57′N,112°30′~113°04′E). 南岭国家级自然保护区地处南岭山脉中心地带,该区总面约53 368.4 hm²,目前是广东省陆地森林面积最大的国家级自然保护区,该区森林覆盖率达97%,至今仍保存着大面积的原生林和原生性较强的天然常绿阔叶林. 主要以保护亚热带常绿阔叶林和珍稀动植物为目的. 气候属典型的中亚热带温湿气候,地势高又具山地气候特色. 年均气温约为17.7 $^{\circ}$ C,最冷月(1月)平均气温7.1 $^{\circ}$ C,最热月(7月)平均气温26.2 $^{\circ}$ C;年均降水量约为1705 mm,每年3—8月降水量约占全年的80%;年日照约为1234 h,年相对湿度84% $^{\circ}$ [7].

1.2 取样方法

在全面踏查的基础上,采用典型样地取样法,选择南岭国家级自然保护区内3个不同保护条件的山地森林群落作为调查点.取样点分别为乳源大桥镇石回寨(试验区,海拔370 m,简称群落 I)、林业局后山五里坑(缓冲区,海拔600 m,简称群落 II)、南岭小黄山对坡(核心区,海拔1300 m,简称群落 III)、干扰程度分别为较严重干扰、中等干扰和较少干扰.每样地取样面积为3000 m²,即在3个调查点中分别设置30个10 m×10 m的样方.在每个样方内进行每木调查,测定胸径≥3 cm 所有立木的种类.

1.3 数据处理

1.3.2 总体相关性检验 用 Schluter^[8]提出的由零关联模型导出的方差比率(VR)来检验多物种间的总体相关性,可以说明在某地出现的多个物种间是否存在显著的关联. 先作零假设,即优势种群间无显著关联,按下列公式计算检验统计量:

$$VR = S_T^2 / \delta_T^2, \qquad (1)$$

式(1) 中, δ_T^2 为总体样本方差, $\delta_T^2 = \sum_{i=1}^s P_i(1 - P_i)$; S_T^2 为总种数方差, $S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)$, 其中 $P_i = n_i/N$, n_i 为第 i 物种出现的样方数,N 为总样方数,S 为总物种数, T_j 为样方 j 内出现的所研究的物种总数,t 为样方中种的平均数. VR 值为群落内植物种间的总体联结指数:VR = 1,接受零假设,即所有种间无关联;VR > 1 或 VR < 1,否定零假设,VR > 1,表明种间表现出净的正关联(即正联结), VR < 1,表明种间表现出净的负关联(即负联结).

计算时采用统计量 $W = VR \times N$ 来检验 VR 值偏离 1 的显著程度,如果种间无显著关联,则 W 落入由 χ^2 分布给出的界限内,即落入 $\chi^2_{0.95,(N)} < W < \chi^2_{0.05,(N)}$ 的概率为 90%.

1.3.3 χ^2 值 由于取样为非连续性取样,因此非连续性数据的 χ^2 值用 Yates 的连续校正公式计算^[3]:

$$\chi^{2} = \frac{N\left[|ad - bc| - \frac{1}{2}N\right]^{2}}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}, \quad (2)$$

式(2)中a、b、c、d 和 N 所代表的含义同 1. 3. 1 所述. 若 P > 0.05,即 $\chi^2 < 3.841$ 时,认为 2 个种独立分布,即中性联结; 0.01 < P < 0.05,即 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ 时,认为种间联结显著; P < 0.01,即 $\chi^2 > 6.635$ 时,认为种间联结极显著. 通过比较观测值 α 和估计值 α '的大小判断是正联结还是负联结, α ' = $(\alpha+b)(\alpha+c)/N$,当 $\alpha>\alpha$ '时为正联结, $\alpha<\alpha$ '为负联结.

1.3.4 种间联结系数 植物种间联结系数(Association coefficient,AC)^[9]用来说明种间联结程度,计算公式如下:

AC =
$$(ad - bc)/(a + b)(b + d)$$
, $ad \ge bc$ (3)
AC = $(ad - bc)/(a + b)(a + c)$, $ad < bc \perp d \ge a$
(4)

AC =
$$(ad - bc)/(b+d)(c+d)$$
, $ad < bc \perp d < a$

$$(5)$$

式中 $a \ b \ c$ 和 d 值所代表的含义同 1.3.1 所述. AC 的值域为 [-1,1], AC 值越趋近于 1, 表明物种间的正联结性越强, 说明一个种的存在对另一个种有利,或是这 2 个种对环境的差异有相似的反应; 相反, AC

值越趋近于 – 1,表明物种间的负联结性越强,说明这 2 个种所需的环境条件不同或是一个种存在对另一个种不利而排斥它; AC 值为 0,物种间完全独立. 1.3.5 Jaccard 系数 采用 Jaccard 系数或称共同出现百分率(Probability of co-occurrence, PC)计算种间关联度 $^{[3,10]}$,计算公式如下:

$$I = a/(a+b+c), (6)$$

式(6)中a、b 和 c 值所代表的含义同 1. 3. 1 所述,I 代表关联指数(即 PC 值),该指数的变化幅度为 0 ~ 1,越接近 1 表明种对正联系越紧密.

3 结果与分析

3.1 总体相关性分析

根据文献[11]报道的 30 种植物的重要值,通过式(1)得到 3 个不同保护程度群落内优势植物种间的总体关联统计结果(表 1). 由表 1 可知,群落II种间总体关联性的平均方差比率 VR=0.941 2,接近 1,表现为无相关性;群落I的 VR<1,总体上表现为净的负关联,W值落人 $\chi^2_{0.05,(N)}< W<\chi^2_{0.05,(N)}$ 范围内,即 VR 偏离 1,是不显著的;群落II植物的总体相关性指数 VR>1,总体上表现为净的正关联,W值未落入 $\chi^2_{0.95,(N)}< W<\chi^2_{0.05,(N)}$ 范围内,表明 VR 偏离 1,是显著的,即群落 III内的 10 个树种总体上存在显著的正联结关系.

表 1 不同保护条件下优势种群的种间总体关联性
Tab. 1 Overall interspecific association among dominant populations under different protection regimes

群落	方差比率	检验统计量 ₩	χ² 临界值	测度结果		
I	0.8016	24.048 2	(18.493,43.773)	负关联		
I	0.9412	28.236 3	(18.493,43.773)	无关联		
II	1.955 6	58.669 2	(18.493,43.773)	显著正关联		

3.2 种间联结分析

根据公式(2)~(6)分别计算 3 个群落各自 10 个优势树种间 χ^2 值(表 2)、AC 值和 PC 值,并按一定的规则进行分类,结果见图 1.

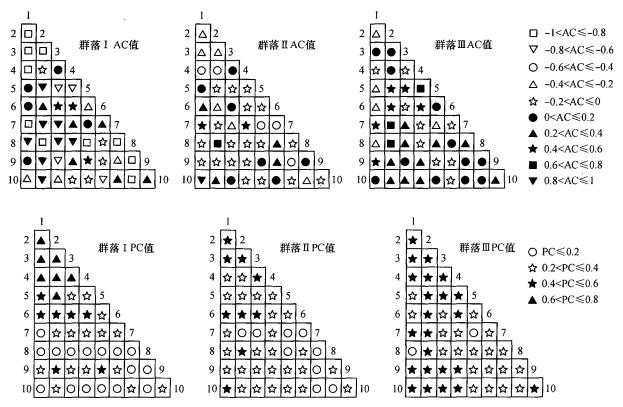
3.2.1 主要种对的关联性分析 在3个不同保护程度群落的各自45个种对中,正关联种对数所占比例分别为48.9%、33.3%和68.9%,负关联种对数所占比例分别为44.4%、55.6%和26.7%(表2),无关联种对数所占比例分别为6.7%、11.1%和4.4%.在核心区保护较好的群落Ⅲ里正关联的种对较多;在群落Ⅰ和Ⅲ里正关联的种对都没有超过一半,群落Ⅰ内正、负种对所占比例较接近;群落Ⅲ里无关联种对较多,这与上述总体关联性的检验结果基本一致,群落Ⅱ内的植物种间总体正关联.

表 2 不同保护条件下优势种群种间关联 χ^2 统计 Tab. 2 χ^2 statistics of interspecific association of dominant populations under different protection regimes

群落	显著关联的种对数		不显著关联的种对数:		无关联的
研浴	正关联	负关联	正关联	负关联	种对数
I	1	3	21	17	3
${ m I\hspace{1em}I}$	1	0	14	25	, 5
Ш	1	0	30	12	2

3.2.2 种间联结系数 AC 值分析 AC 值用来测度 种间联结程度,值域为[-1,1]. AC 的值越接近于 1,表明2个物种共同出现和共同不出现的可能性越 大;相反,AC 值越接近于-1,表明 2 个物种单独出 现的可能性越大. 从图 1 可知, 群落 I 内 AC ≤ -0.8 的种对有 10 对,即 1-2(青冈 - 青檀)、1-3(青冈 - 小栾树)、1-4(青冈-毛果巴豆)、1-7(青冈-圆 叶乌桕)、2-3、2-8(青檀-圆果化香树)、5-8(大 叶蚊母树 - 圆果化香树)、7 -8、8 -9(圆果化香树 -藤金合欢)、8-10(圆果化香树-蚊母树);-0.8≤ AC≤-0.6的有4对,3-5、3-9、4-5和6-10(鸡 皮果 - 蚊母树),其中1-7极显著负联结,2-8和 5-8显著负联结;0.6 < AC ≤ 0.8 的种对没有,0.8 < AC≤1的种对有8对,分别是1-8、2-5、2-7、2-9、2-10、3-7、3-8和4-8,其中2-5显著正联结. 在群落 II 内, AC 值都大于 -0.6, 其中: -0.4 < AC ≤ 0.4的种对有 36 对,占 80%; -0.2 < AC ≤ 0的种对 有 19 对,占 42.2%;0.6 < AC ≤ 0.8 的种对只有 2-8 (米碎花-拟赤扬);0.8 < AC ≤ 1 的种对只有 1-10 (红背锥-黄樟),且1-10是显著正联结.在群落Ⅲ 内,AC 值都大于 -0.4,其中: -0.4 < AC ≤ 0.4 的种对 有 36 对, 占 80%; 0 < AC ≤ 0.2 的种对有 12 对, 占 26.7%; 0.6 < AC ≤ 0.8 的种对有 3 对, 分别是 2-7(五 列木 - 粤北鹅耳枥)、2 - 8(五列木 - 广东五针松)和 4 -5(石壁杜鹃-甜锥),其中4-5是显著正联结.

3.2.3 Jaccard 系数分析 Jaccard 系数也可称为共同出现百分率(PC),用来说明物种间的联结程度,可以避免联结系数 AC 受 d 值影响大而造成的偏差.从图 1 可以看出,群落 I 里 PC \geqslant 0.6 的种对有 7 对,即 1 -2、1 -3、1 -4、2 -3、2 -4、2 -5 和 3 -4,说明这些种对在该地区共同出现的几率都比较高,联结较紧密,对环境有着相似的要求.其中 1 -2、1 -3、1 -4、2 -3、2 -4 和 3 -4 的 AC 值很小,前 4 对主要是因为 d 值为 0,后 2 对 AC 值小的原因主要是 d 值为 1,也很小. 2 -5 是显著正联结,在 2 种检验方法中都呈现出较高的联结系数.总体来看 $0.4 < PC \leqslant 0.6$ 的种对有7对, $0.2 < PC \leqslant 0.4$ 的种对有15对, $PC \leqslant 0.6$



群落 I 中,1:青冈 Cyclobalanopsis glauca;2:青檀 Pteroceltis tatarinowii;3:小栾树 Boniodendron minus;4:毛果巴豆 Croton lachnocarpus;5:大叶蚊母树 Distylium macrophyllum;6:鸡皮果 Clausena anisum-olens;7:圆叶乌柏 Sapium rotundifolium;8:圆果化香树 Platycarya longipes;9:藤金合欢 Acacia sinuata;10:蚊母树 Distylium racemosum. 群落 II 中,1:红背锥 Castanopsis fargesii;2:米碎花 Eurya chinensi;3:华鼠刺 Itea chinensis;4:中华楠 Machilus chinensis;5:甜锥 Castanopsis eyrei;6:虎皮楠 Daphniphyllum oldhamii;7:马尾松 Pinusm assoniana;8:拟赤扬 Alniphyllum fortunei;9:日本杜英 Elaeocarpus japonicus;10:黄樟 Cinnamomum porrectum. 群落 II 中,1:白锥 Castanopsis fabri;2:五列木 Pentaphylax euryoides;3:疏齿木荷 Schima remotiserrata;4:石壁杜鹃 Rhododendron bachii;5:甜锥 Castanopsis eyrei;6:马尾松 Pinusm assoniana;7:粤北鹅耳枥 Carpinus chuniana;8:广东五针松 Pinus kwangtungensi;9:羊角杜鹃 Rhododendron moulmainense;10:大果马蹄荷 Exbucklandia tonkinensis.

图 1 不同群落种间联结 AC 值和种群 Jaccard 系数(PC 值)的半矩阵图

Fig. 1 Half-matrix diagram of interspecific association coefficients and Jaccard coefficient (PC value) in different communities

0.2 的种对有16对,其中物种8(圆果化香树)与其 他 9 个物种的 PC 都小于 0.2, 物种 10(蚊母树) 与 6 个物种的 PC < 0.2, 另外 1 - 7 的 PC < 0.2.1 - 8、3 -8 和 4 - 8 的 AC 值很高,主要是因为 b 值为 0 引起. 另外 2-7、2-10 和 3-7 的 AC 值很高,但 PC 值低, AC 值高也是由 b 值为 0 引起. 其余种对间 AC 值和 PC 值表现较为一致. 群落 II 中, PC \leq 0. 2 的有 9 对, 0.2 < PC ≤ 0.4 的有 27 对, 占总体的 60%, 0.4 < PC≤0.6 的也有9对.PC 值高,而AC 值低的种对有 1-2(红背锥-米碎花)、1-3(红背锥-华鼠刺)、 2-3和2-6(米碎花-虎皮楠), AC 值低的主要原 因是 d 值很小,都为 2. 其余的种对相对较为对应. 群 落Ⅲ中, $PC \le 0.2$ 的有 2 对, $0.2 < PC \le 0.4$ 的有 20 对,占总体的 44.4%, $0.4 < PC \le 0.6$ 的也有 23 对, 占总体的 51.1%. PC 值高, 而 AC 值低的种对有 1-2(白锥 – 五列木) ,AC 值低的主要原因是 d 值很小, 为 2. 其余的种对相对较为对应.

4 讨论与结论

总体的种间联结性可以反映群落的稳定性. 随着植被群落演替的进展, 群落结构及其种类组成将趋于完善和稳定, 种间关系也将趋向于正相关, 以求得物种间的稳定共存[12]. 在不同保护条件下, 3 个群落的优势种表现出不同的物种联结关系. 从干扰程度来分析, 干扰程度较严重的群落 I, 由于群落随时受到人为干扰, 导致群落结构破坏, 植物成分不稳定, 物种竞争相对较为激烈, 所以总体的种间关联性表现为不显著的负关联, 是种间关系较不稳定的阶段; 受中等干扰的群落 II, 群落结构相对较为稳定, 优势种群处于"无关联"状态, 说明正处在演替更新的中期阶段; 受较少干扰的群落 III, 优势种间表现为显著正联结, 该群落受到保护程度较高, 使得群落内各种植物可以通过长期协同进化, 达到密切共存的相互关系. 种间总体联结性的结论与杜道林[12]、邢福

和^[13]和李刚^[14]的结论基本一致,都是随着群落的演替,种间总体联结性由负联结或者无关联过渡为正关联.

群落 I 内,种间共同出现的几率(PC值)比较分散,在4个范围都有分布,最多的种对是在 PC≤0.2 范围内,有16 对;群落 II 主要集中在3个范围,最多的是在0.2 < PC≤0.4 范围内,有27 对,占总体的60%;群落 II 主要集中在2个范围,最多的是在0.4 < PC≤0.6 范围内,有23 对,占总体的51.1%.种间联结系数 AC值也有同样的变化趋势,在群落 I 里分布范围大,极端负值和极端正值都有,并且显著负联结较多;群落 II 负联结值增大;群落 III 内的种对间 AC值更趋向于正联结,而且相对更为集中.从 AC值和 PC值可以看出,随着演替的进行,物种间共同出现的几率增高,联结较为集中在正联结范围.

联结系数以二元数据表明种间联结关系,所以当物种对在所有样方中共同不出现,即 d 值为 0 时,联结系数总为 -1,会使联结出现偏颇,虽共同出现的几率很高,但计算出负联结的情况;当 ad > bc 时,如果 b 值为 0 ,会使联结系数增大,即共同出现的几率很低,但计算出高正联结的情况。即使把 $a \ b \ c$ 和 d 值为 0 时加权为 $1^{[15]}$ 都会出现共同出现几率高,但为负联结的情况。所以用联结系数 AC 计算物种的联结性时还要用 PC 值进行检验,二者共同使用,以减少误差。

对该区森林群落进行生态管理时,可以使用群落中树木种群之间的正联结关系作为植被恢复的重要依据,对当地植被进行恢复时,可以把正关联性较强的树种当作主要的伴随树种.

不同保护条件下群落种间总体联结性不同,保护强度最高的群落Ⅲ,表现出显著正联结,稳定性最高;中等保护的群落Ⅱ接近"无关联",稳定性中等;受干扰最多的群落Ⅰ为不显著的负联结.

显著负联结只在群落 I 内有 3 对,极显著负联结是 1-7(青冈-圆叶乌桕),显著负联结是 2-8(青檀-圆果化香树)和5-8(大叶蚊母树-圆果化香树).显著正联结在 3 个群落内各有 1 对,群落 I 内是 2-5(青檀-大叶蚊母树);群落 II 内是 1-10(红背锥-黄樟),群落 II 内是 4-5(石壁杜鹃-甜锥).

从 AC 值和 PC 值可以看出,随着演替的进行,物种间共同出现的几率增高,联结较为集中在正联结范围.

对南岭国家级自然保护区不同保护条件下的优势种群进行种间联结分析时,以 χ^2 检验为基础,结合 AC 值和 PC 值来测定,才能得到较好的结果.

参考文献:

- [1] GREIG-SMITH P. Quantitative Plant Ecology [M]. 3rd ed. Oxford; Blackwell Science Publications, 1983;105-112.
- [2] HUBALEK Z. Coefficient of association and similarity basedon binary data; An evaluation [J]. Biological Reviews, 1982,57(3):669-689.
- [3] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京:科学出版社,2004:98-109.
- [4] 林伟强,刘惠明,张璐.广东帽峰山次生林主要种群种间联结性研究[J].生态科学,2004,23(1):42-46.
- [5] MYSTER R W, PICKETT S T A. Dynamic of association between plants in ten old fields during 31 years of succession [J]. Journal of Ecology, 1992, 80:291-302.
- [6] 周先叶,王伯荪,李鸣光,等.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[J]. 植物生态学报,2000,24(3):332-339.
- [7] 黄少敏,龙志强,张金泉.广东南岭自然保护区地貌 [M]//庞雄飞.广东南岭国家级自然保护区生物多样 性研究.广州:广东科技出版社,2003:14-27.
- [8] SCHLUTER D. A variance test for detecting species association with some example applications [J]. Ecology, 1984, 65(3):998-1005.
- [9] 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从刊,1985,9(4):274-285.
- [10] KADMON R, PULLIAM H. Island biogeography: Effect of geographical isolation on species composition [J]. Ecology, 1993, 74:977-981.
- [11] 赖树雄,区余端,苏志尧,等. 南岭国家级自然保护区不同保护条件下林分的组成和立木结构[J]. 热带亚热带植物学报,2008,16(4);315-320.
- [12] 杜道林,刘玉成,李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群 种间联结性研究[J]. 植物生态学报,1995,19(2):149-157.
- [13] 邢福和,郭继勋. 糙隐子草草原 3 个放牧演替阶段的种间联结对比分析[J]. 植物生态学报,2001,25(6):693-698.
- [14] 李刚,朱志红,王孝安,等. 子午岭乔木群落演替过程中 种间联结性分析[J]. 东北林业大学学报,2008,36 (11):25-28.
- [15] 张倩媚,陈北光,周国逸. 鼎湖山主要林型优势树种种·间联结性的计算方法研究[J]. 华南农业大学学报,2006,27(1):79-83.

【责任编辑 李晓卉】