

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2016.09.014

金佛山喀斯特山地巴山榧树灌丛群落 优势灌木种群的种间关系^①

周先容¹, 汪建华¹, 尚进¹, 江波¹, 王霞²

1. 长江师范学院生命科学与技术学院, 重庆涪陵 408100; 2. 重庆金佛山国家级自然保护区, 重庆南川 408400

摘要: 基于 2×2 列联表, 采用方差比率法、 χ^2 检验、Jaccard 指数和 Spearman 秩相关系数检验等数量分析方法对金佛山巴山榧树灌丛群落中优势灌木种群的种间关系进行定量研究. 结果表明: 17 个优势灌木种群间的总体关联性呈显著正关联; 66 个种对呈正关联, 54 个种对呈负关联, 正负关联比为 1.22; 104 个种对的 Jaccard 指数(I)值介于 $0.2 \leq I \leq 0.6$ 之间, 表明大多数种对间的联结程度居中, 关系紧密的种对较少; 正相关 81 个种对, 负相关 55 个种对, 正负相关比为 1.47. 绝大多数种对间的联结性和相关性均不显著, 种对间关系松散, 独立性相对较强.

关键词: 巴山榧树灌丛群落; 灌木种群; 种间联结; 种间相关; 金佛山

中图分类号: Q948.15; Q949.66⁺1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-9868(2016)09-0088-07

种间关系是群落结构形成和演替的重要基础, 研究植物群落的种间关系不仅有助于认识群落生境类型, 而且有助于阐明群落结构及群落演替趋势, 对于生物多样性保护和植被恢复与重建具有重要意义^[1-3]. 近年来, 植物群落中优势种群的种间关系已成为群落生态学的研究热点之一^[4-11], 对珍稀濒危植物群落的种间关系也有不少报道^[2, 12-15].

巴山榧树 *Torreya fargesii* Franch. 隶属于红豆杉科 Taxaceae 榧树属 *Torreya*, 是中国特有裸子植物, 零星分布于我国亚热带山区^[16-18]. 其木材坚硬, 结构细致, 可作家具、农具等用; 种子可榨油, 具有较高的经济价值. 同时, 也是我国亚热带山区森林更新和荒山造林优良树种. 在 1999 年国家林业局和农业部颁布的《国家重点保护野生植物名录(第一批)》中, 巴山榧树被列为Ⅱ级重点保护野生植物; 2004 年被中国环境与发展国际合作委员会(CCICED)评定为易危物种(VU). 以往对巴山榧树的研究主要集中在地理分布、资源和遗传多样性等方面^[16-18], 有关巴山榧树群落生态学特征的研究很少^[19-20]. 本研究以金佛山喀斯特山地的巴山榧树灌丛群落为对象, 采用方差分析、 χ^2 检验、Jaccard 指数和 Spearman 秩相关系数检验, 探讨优势灌木种群的种间关系, 为金佛山巴山榧树群落的保护及喀斯特山地退化生态系统的植被恢复提供理论依据.

1 研究区概况

研究区位于重庆市南川区境内的金佛山国家级自然保护区, 地理坐标为 $107^{\circ}00' - 107^{\circ}22' \text{ E}$, $28^{\circ}50' -$

① 收稿日期: 2015-03-27
基金项目: 国家自然科学基金(31470568); 重庆市自然科学基金(CSTC2012jjA00006); 长江师范学院科研创新团队建设计划资助项目(2014XJTD06).
作者简介: 周先容(1968-), 男, 四川渠县人, 教授, 主要从事植物资源与植物生态学研究.

29°20′ N, 最高海拔 2 251 m^[19-20]. 金佛山的地形地貌兼具四川盆地与云贵高原的特点, 为典型的石灰岩喀斯特地貌^[20], 气候特点和土壤类型见文献[20-22].

2 研究方法

2.1 样地调查及数据统计

在对金佛山巴山榧树群落分布状况全面考察的基础上, 选择巴山榧树分布较集中的周家石窖、石人峡为样地, 采用典型取样方法在不同海拔设置 30 个 5 m×5 m 的灌木样方. 调查项目包括灌木种名、数量、盖度和高度等; 同时测定海拔、坡向、坡度等环境因子. 统计内容包括各样方出现的物种数、多度、密度、盖度、频度及种对间的出现关系. 利用重要值表示物种在群落中的优势程度, 根据样方统计计算物种的重要值, $IV(\text{重要值})=(\text{相对密度}+\text{相对频度}+\text{相对盖度})/3$. 本文选取巴山榧树灌丛群落中重要值较高的 17 个灌木种群进行种间关系分析(表 1).

表 1 优势种种名及编号

种号	种名	种号	种名
1	巴山榧树 <i>Torreya fargesii</i>	10	火棘 <i>Pyracantha fortuneana</i>
2	插田泡 <i>Rubus coreanus</i>	11	金山荚蒾 <i>Viburnum chinshanense</i>
3	平枝栒子 <i>Cotoneaster horizontalis</i>	12	金丝桃 <i>Hypericum monogynum</i>
4	小蜡 <i>Ligustrum sinense</i>	13	冻绿 <i>Rhamnus utilis</i>
5	扬子铁线莲 <i>Clematis ganpiniana</i>	14	水麻 <i>Debregeasia orientalis</i>
6	异叶花椒 <i>Zanthoxylum ovalifolium</i>	15	香花崖豆藤 <i>Millettia dielsiana</i>
7	贝叶越桔 <i>Vaccinium conchophyllum</i>	16	掌叶梁王茶 <i>Nothopanax delavayi</i>
8	棣棠花 <i>Kerria japonica</i>	17	无柄卫矛 <i>Euonymus subsessilis</i>
9	菝葜 <i>Smilax china</i>		

2.2 总体关联性检验

总体种间相关性采用方差比率(VR)法^[23]检验, 按照以下公式计算检验统计量.

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S p_i(1 - p_i) \quad p_i = n_i/N$$
$$S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad VR = S_T^2/\delta_T^2$$

式中, δ_T^2 为总样方数方差; S 为总物种数; n_i 为第 i 物种出现的样方数; N 为样方总数; S_T^2 为总物种数方差; T_j 为第 j 样方中的物种数; t 为所有样方物种的平均数; VR 为全部物种的关联指数. 当 $VR > 1$ 时表明物种间存在净的正关联; $VR < 1$ 时则表明物种间存在净的负关联; $VR = 1$ 即符合物种间无关联的零假设^[1-3]. VR 偏离 1 的显著性用统计量 $W=(VR \times N)$ 来检验, 若种间无关联, 则 W 落在 $\chi^2_{0.95(N)}$ 与 $\chi^2_{0.05(N)}$ 之间的概率就为 90%^[23].

2.3 种间联结性分析

根据 2×2 列联表, 先计算出 136 个种对的 a,b,c,d 值, 然后利用 χ^2 检验各种对间的联结性. χ^2 值用 Yates 的连续性校正公式计算^[24].

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

当 $\chi^2 < 3.841$ 时, 认为 2 个物种独立分布, 种间联结独立; $\chi^2 > 6.635$ 则认为种间联结极显著; $3.841 < \chi^2 <$

6. 635 认为种间联结显著; 若 $ad > bc$ 为正联结, 反之则为负联结^[3].

种间联结程度采用 Jaccard 指数测定^[24].

$$I = \frac{a}{a + b + c}$$

2.4 秩相关系数测定

应用 Spearman 秩相关系数 $r(i, k)$ 对 2 个物种间的线性关系做定量分析, 分析 2 个物种间同时出现的可能性^[24].

Spearman 秩相关系数 $r(i, k)$ 公式为

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

式中, N 为样方数; $d_j = (x_{ij} - x_{kj})$, x_{ij} 和 x_{kj} 分别为种 I 和种 k 在样方 j 中的秩(多度顺序). 将计算值 $r(i, k)$ 与相关系数表中的临界值进行比较, 查验其显著程度.

3 结果与分析

3.1 种间总体关联分析

计算总体种间相关性得到全部物种的关联指数 $VR = 1.765 > 1$, 表明 17 个优势灌木种群间相关关系表现为净的正关联. VR 偏离 1 的显著性 $W = 52.95$, 查卡方分布临界值表^[25]得相应的 χ^2 值: $\chi^2_{0.95(30)} = 18.49$, $\chi^2_{0.05(30)} = 43.77$. 由于 W 不落在 $\chi^2_{0.95(30)}$ 与 $\chi^2_{0.05(30)}$ 之间, 所以 VR 值偏离 1 显著. 17 个优势灌木种群间存在显著的正关联, 反映了该灌丛群落现阶段处于相对稳定的状态.

3.2 种间关联分析

图 1 是根据各种对的原始定性数据计算所得的 χ^2 检验值绘制的半矩阵图. χ^2 检验结果显示, 136 个种对中正关联 66 对, 负关联 54 对, 分别占总对数的 48.53%, 39.71%, 正负比为 1.22, 优势种总体上正关联种对数略多于负关联种对数. 呈极显著和显著关联的种对共有 3 对, 占总对数的 2.21%, 所占比例低, 其中正关联 2 对, 即种 5(扬子铁线莲 *Clematis ganpiniana*) 和种 8(棣棠花 *Kerria japonica*)、种 13(冻绿 *Rhamnus utilis*) 和种 16(掌叶梁王茶 *Nothopanax delavayi*); 负关联 1 对, 即种 13(冻绿) 和种 14(水麻 *Debregeasia orientalis*). 这说明大多数优势灌木种群之间联结性较弱, 关系松散. 扬子铁线莲和棣棠花、冻绿和掌叶梁王茶的联结关系分别达到极显著和显著正关联水平, 这是由于它们在长期的演替过程中相互依赖性增强, 对综合环境条件具有相同或相似的需求与适应. 冻绿和水麻的联结关系达到显著负关联水平, 这可能是它们长期适应不同的微环境, 在光照、养分等资源维上有了分化.

由于巴山榧树出现在所有样方中, 它与其他物种的关系仅有 2 种情况, 一是 2 个物种都存在, 二是只有巴山榧树存在而其他物种不存在, 因此无法应用 Yates 校正公式进行检验.

图 2 是根据各种对的 Jaccard 指数值绘制的半矩阵图. 结果表明在 136 个种对中, $I > 0.6$ 和 $I < 0.2$ 的有 32 对, 占总对数的 23.53%; $0.2 \leq I \leq 0.6$ 的有 104 对, 占总对数的 76.47%. 这表明 17 个优势灌木种群中关系紧密的种对较少, 大多数种对间的联结程度居中, 这与 χ^2 检验的结果基本一致. 具体来说, 扬子铁线莲和棣棠花的 χ^2 检验结果为极显著正关联, 其对应的 Jaccard 指数值为 0.917, 为 Jaccard 指数的最大值; 冻绿和掌叶梁王茶的 χ^2 检验结果为显著正关联, 其对应的 Jaccard 指数值为 0.625; 冻绿和水麻的 χ^2 检验结果为显著负关联, 其对应的 Jaccard 指数值为 0. 在巴山榧树与其他物种组成的 16 个种对中, $I > 0.6$ 的有 7 对, 即巴山榧树分别和种 2(插田泡 *Rubus coreanus*)、种 3(平枝栒子 *Cotoneaster horizontalis*)、种 4(小蜡 *Ligustrum sinense*)、种 5(扬子铁线莲)、种 6(异叶花椒 *Zanthoxylum ovalifolium*)、种 7(贝叶越桔

Vaccinium conchophyllum)及种 8(棣棠花), 占 43.75%; 其余种对的 Jaccard 指数值大多在 0.4~0.6 之间, 说明巴山榧树与群落中其他主要灌木种群之间的联结程度较高。

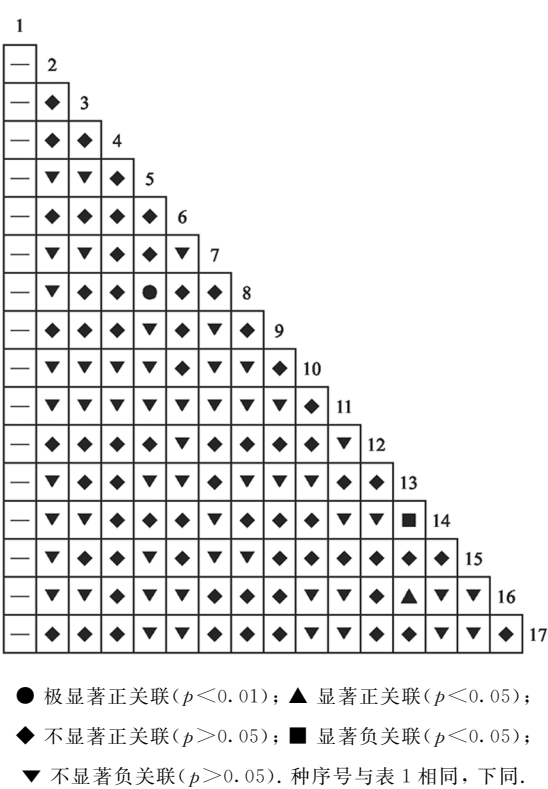


图 1 χ^2 检验半矩阵图

3.3 种间相关分析

Spearman 秩相关的测定结果如图 3 所示, 正相关 81 对, 负相关 55 对, 分别占总对数的 59.56%, 40.44%, 正负比为 1.47, 因此 17 个优势灌木种群总体上仍呈现出正相关趋势。呈极显著和显著相关的种对共有 24 对, 占总对数的 17.65%, 其中正相关和负相关各 12 对, 前者如种 5(扬子铁线莲)和种 7(贝叶越桔)、种 5(扬子铁线莲)和种 8(棣棠花)、种 12(金丝桃 *Hypericum monogynum*)和种 13(冻绿)等, 这些种对在个体数量上存在强的正相关, 即一个物种的多度随另一个物种多度的增加而增加, 这与它们对环境变化有相似的反应有关; 后者如种 1(巴山榧树)和种 11(金山茱萸 *Viburnum chinshanense*)、种 1(巴山榧树)和种 14(水麻)、种 6(异叶花椒)和种 16(掌叶梁王茶)等, 它们在多度上存在强的负相关, 在样方中一个物种的个体数量随另一个物种个体数量的增加而减少。与 χ^2 检验相比, 显著与极显著

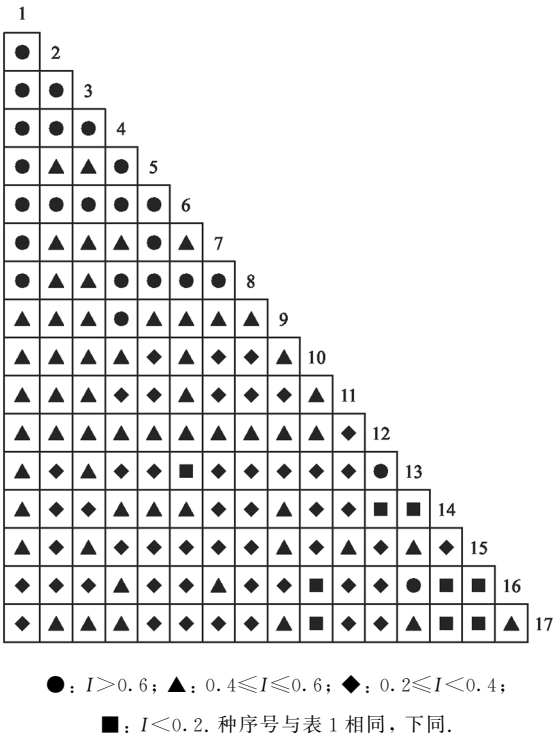


图 2 Jaccard 指数半矩阵图

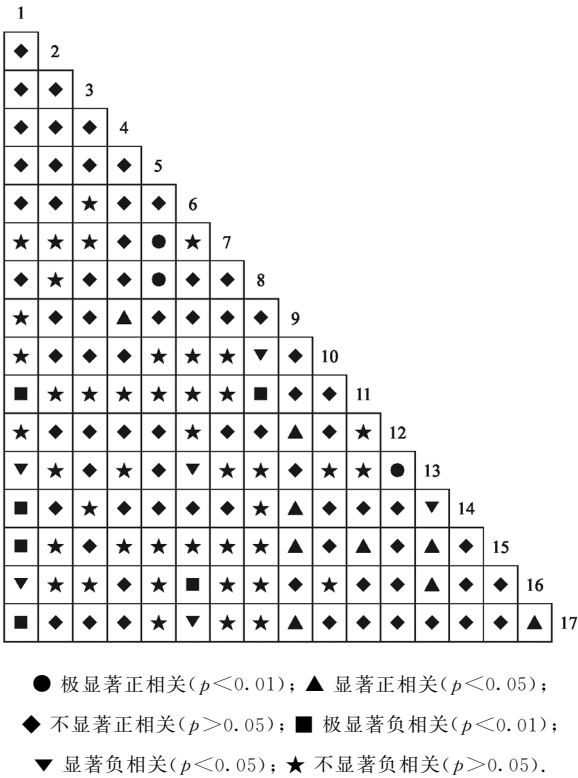


图 3 Spearman 秩相关系数半矩阵图

相关的种对虽然明显增多,但仍有 112 对未达到显著相关程度,说明这些种对的多度格局之间的相关性较小,无显著的协变关系.

4 讨 论

4.1 测度方法比较分析

已有研究指出,种间关系的不同测度方法各有优缺点,综合运用各种测度方法才能够得出可靠的结论^[1, 5-6]. 在本研究中,由于巴山榧树出现在所有样方中,虽然无法应用 Yates 校正公式检验巴山榧树与其他物种的联结性,但 Jaccard 指数显示巴山榧树与其他主要优势灌木种群之间的联结程度相对较高,这是因为 Jaccard 指数能体现出那些由 χ^2 检验证明不显著或无法检验的种对间的联结性^[24]. 而对于 Jaccard 指数值极低的种对,如冻绿和水麻($I=0$),此时可能会被认为种间无关联,但 χ^2 检验却为显著负关联,这是因为 Jaccard 指数值仅能较准确地反映物种间正联结的强弱^[1, 6]. 种间相关测定是以物种的定量(多度、盖度等)数据为依据,能够反映种群间数量变化的趋势及程度. 因此,这种定量分析与种间关联测度截然不同,种间关联只以物种出现与不出现数据为根据,若 2 个物种都存在于所有样方中(绝对关联),关联指数就不适用^[5, 26]. 从本文的 Spearman 秩相关测定结果可以看出,极显著与显著相关的种对数量较种间关联测度的结果多;同时在相关和关联的正负方向上两者也存在截然不同的情况,如种 15(香花崖豆藤 *Millettia dielsiana*)和种 16(掌叶梁王茶)间的秩相关测定结果为正相关,而 χ^2 检验结果却为负关联. 这反映出 2 种测度方法的差异性,也表明种间相关和种间关联并没有必然的内在联系,只有将二者结合起来分析,才能完整地反映种间的亲和性及其程度^[5].

4.2 金佛山巴山榧树灌丛群落种间关系特点

金佛山巴山榧树灌丛群落是森林破坏后演替形成的次生植被. 17 个优势灌木种群在总体上存在显著的正关联,暗示该群落现阶段处于相对稳定的状态. 136 个种对中,多数种对间的联结性和相关性均不显著,总体上呈现出正关联和正相关趋势. 一方面,由于优势灌木种群在群落演替过程中发生着不同程度的种内、种间竞争,生态位逐渐分化,各个物种相互依赖和相互竞争大为降低和减弱,所以多数种对的联结性和相关性均不强,关系松散;另一方面,由于不少优势灌木种群具有相近的生物学特性,其生态位重叠程度较高^[20],因此正关联和正相关的种对所占比例较高. 此外,喀斯特山地的生态环境十分脆弱,生境异质性高,植物对生境的生态适应性不尽相同,加之受人为因素的干扰,引起巴山榧树灌丛群落优势种相关关系的波动,使得对喀斯特山地生境有不同适应性的种群之间竞争加剧,因此负关联和负相关的种对占有一定的比例.

Jaccard 指数测定显示巴山榧树与群落中其他主要灌木种群之间的联结程度较高,说明巴山榧树与其他优势种联系广泛且密切. Spearman 秩相关测定结果表明,巴山榧树与冻绿、掌叶梁王茶、金山荚蒾、水麻和香花崖豆藤等种群间存在较为激烈的种间竞争. 因此,在保护这一珍稀濒危植物种群时,应特别注意来自种间的竞争,尤其要防止其他优势种群对其幼树造成较大的竞争影响. 群落中植物的种间关系十分复杂,种间关联与相关分析只能揭示群落的现状,但不易阐明种间关系的内因^[15]. 因此,要切实保护这一珍稀濒危植物群落,必须深入研究该群落的内部环境和巴山榧树与群落中其他物种间的关系,在保护巴山榧树的同时加强对其生长发育有利物种的保护,为其繁殖、生存和发展创造良好的环境. 目前该地区受开矿、樵采、放牧等人为因素的干扰,群落生境出现了一定程度的退化,直接影响到巴山榧树群落的自然更新. 因此,加强巴山榧树的科学研究与自然保护十分迫切.

致谢:野外调查得到西南大学刘玉成教授的指导,谨表谢忱!

参考文献:

- [1] 汪建华, 赵群芬, 李旭光, 等. 南川金佛山甑子岩灌丛群落优势种群间关系研究 [J]. 西南农业大学学报, 2001, 23(4): 293—296.
- [2] 李先琨, 黄玉清, 苏宗明. 南方红豆杉群落主要树种种群间联结关系初步研究 [J]. 生态学杂志, 1999, 18(3): 10—14.
- [3] 姜 俊, 赵秀海. 吉林蛟河针阔混交林群落优势种群间联结性 [J]. 林业科学, 2011, 47(12): 149—153.
- [4] 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.
- [5] 刘 庆, 包维楷, 乔永康, 等. 岷江上游茂县半干旱河谷灌丛优势种间关系的研究 [J]. 应用与环境生物学报, 1996, 2(1): 36—42.
- [6] 邓贤兰, 刘玉成, 吴 杨. 井冈山自然保护区栲属群落优势种群的种间联结关系研究 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 531—536.
- [7] 闫美芳, 上官铁梁, 张金屯, 等. 五台山蓝花棘豆群落优势种群的种间关系分析 [J]. 生态学杂志, 2006, 25(4): 354—358.
- [8] 孙 澜, 苏智先, 严贤春, 等. 金城山植物群落优势种群的种间关系 [J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(3): 314—318.
- [9] 钟 宇, 张 健, 杨万勤, 等. 巨桉人工林灌木层优势种的种间联结性分析 [J]. 生态环境学报, 2010, 19(3): 631—636.
- [10] 张忠华, 胡 刚. 喀斯特山地青冈栎群落优势种的种间关系分析 [J]. 生态环境学报, 2011, 20(8/9): 1209—1213.
- [11] 白玉宏, 毕润成, 张钦弟. 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 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(8): 1942—1948.
- [12] 胡贝娟, 张钦弟, 张 玲, 等. 山西太岳山连翘群落优势种种间关系 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(4): 845—851.
- [13] 肖宜安, 何 平, 李晓红, 等. 长柄双花木分布群落中优势种群间联结性研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2003, 28(6): 952—957.
- [14] 尚 进, 李旭光, 石胜友. 重庆涪陵磨盘沟杪栲群落主要种群间联结性研究 [J]. 西南农业大学学报(自然科学版), 2003, 25(6): 471—474.
- [15] 朱利君, 苏智先, 胡进耀, 等. 珙桐群落种间关系的研究 [J]. 广西植物, 2006, 26(1): 32—37.
- [16] 周先容, 张 薇, 何兴金, 等. 巴山榧树(*Torreya fargesii*)资源及其保护研究 [J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(2): 42—46.
- [17] 周先容, 余 岩, 周颂东, 等. 巴山榧树地理分布格局及潜在分布区 [J]. 林业科学, 2012, 48(2): 1—8.
- [18] 周先容, 周颂东, 何兴金, 等. 大娄山区巴山榧树遗传多样性的 RAPD 分析 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(2): 24—27.
- [19] 汪建华, 周先容, 何兴金, 等. 金佛山巴山榧树灌丛群落的种类组成及结构分析 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2013, 35(7): 32—38.
- [20] 汪建华, 周先容, 尚 进, 等. 金佛山巴山榧树灌丛群落主要木本植物种群生态位特征 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1135—1141.
- [21] 周先容. 金佛山自然保护区珍稀濒危植物评价体系初探 [J]. 西南农业大学学报(自然科学版), 2005, 27(5): 664—667.
- [22] 周先容. 金佛山自然保护区珍稀濒危植物调查研究 [J]. 西华师范大学学报(自然科学版), 2005, 26(1): 32—35.
- [23] SCHLUTER D. Avariance Test for Detecting Species Association with Some Example Applications [J]. Ecology, 1984, 65(3): 998—1005.
- [24] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [25] 杜荣骞. 生物统计学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [26] 张金屯. 植被数量生态学方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995.

Interspecific Relationships Among Dominant Shrub
Populations of *Torreya fargesii* Shrub Community
in Karst Mountain Area of Jinfo Mountains

ZHOU Xian-rong¹, WANG Jian-hua¹, SHANG Jin¹,
JIANG Bo¹, WANG Xia²

1. College of Life Science and Technology, Yangtze Normal University, Fuling Chongqing 408100, China;
2. Chongqing Jinfoshan National Nature Reserve, Nanchuan Chongqing 408400, China

Abstract: Based on the 2×2 contingency table, and by adopting variance ratio (VR), χ^2 -test, Jaccard as-
sociation index and Spearman's rank correlation coefficient were conducted on the interspecific relationships
among the 17 dominant shrub species in *Torreya fargesii* shrub communities in karst mountain area of Jin-
fo Mountains. It was found that the overall association between 17 dominant species was significantly posi-
tive association. There were 66 species pairs showed positive association, and 55 species pairs revealed neg-
ative association, with the association ratio being 1.22. The Jaccard index values for 104 species pairs was
between 0.2 and 0.6, which indicated that most species pairs had the middle level of association degree,
only a few species pairs existed a close relationship. There were 81 species pairs indicated positive correla-
tion, and 55 species pairs exhibited negative correlation, with the correlation ratio being 1.47. The inter-
specific association and correlation were not significant in most species pairs, there was a loose relation-
ships and stronger independence between 17 dominant shrub species in *T. fargesii* shrub community.

Key words: *Torreya fargesii* shrub community; shrub populations; interspecific association; interspecific
correlation; Jinfo Mountains

责任编辑 夏娟

