

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2020.05.011

贵州北盘江石漠化区植物群落物种多样性及主要乔木种间联结性

陈 龙^{1,2,3}, 安明态^{2,3}, 任娇娇², 潘端云^{2,3},
叶 超^{2,3}, 崔兴勇^{2,3}, 黄 郎^{2,3}, 金 勇^{2,3}

1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州大学 生物多样性与自然保护研究中心, 贵阳 550025;
3. 遵义市林业科学研究所, 贵州 遵义 563001

摘要: 以北盘江流域石漠化区现存植被进行样地调查, 采用物种丰富度指数、Shannon-Weiner 指数、Simpson 指数和 Pielou 均匀度指数分析北盘江强度石漠化区植物群落的多样性特征, 同时在 2×2 联列表基础上, 应用 X^2 检验、相似性指数、重合度指数、共同出现百分率及联结系数和种间共同出现的百分率研究了强度石漠化区乔木种群的种间联结性。结果表明: ① 维管植物共计 445 种, 隶属 102 科 288 属, 主要优势科为: 菊科、蔷薇科、禾本科、蝶形花科和大戟科; ② 样地内总体上来说, 尽管群落受高度异质性小生境的影响, 物种仍较为丰富, 群落各层物种丰富度和多样性各有不同。其中, 物种丰富度指数(R)从大到小依次为: 灌木层(4.19)、草本层(3.5)、乔木层(1.66), Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数、和 Pielou 均匀度指数变化规律均相差不大, 主要优势种为圆果化香树、复羽叶栎树、青檀、圆叶乌桕、南酸枣、栓皮栎、安顺润楠、岩樟、翅荚香槐和清香木; ③ X^2 检验结果显示, 样地内 15 个优势种 91 个树种对中仅有 4 个树种对之间存在显著的相关性, 说明群落种间关联极弱。从联结系数(AC)来看, 91 个树种对中正联结的种对有 42 对, 占总对数的比例为 46.15%, 负联结的有 49 对, 占总对数的比例为 53.85%。关联强度大部分集中在相对较低的水平, 表明该地区群落不稳定。

关键词: 石漠化; 植物区系; 物种多样性; 种间联结性; 贵州北盘江

中图分类号: Q948.12

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2020)05-0080-15

北盘江地处云贵高原的斜坡地带, 地形起伏大, 峡谷典型, 为东南季风与西南季风的交汇过渡区, 雨量充沛, 海拔低热量条件好, 生境极特殊, 是“中亚热带东部山地、山原湿性常绿阔叶林地区”和“中亚热带西部高原、山原偏干性常绿阔叶林地区”的重要交错地带^[1-3]。由于人为干扰严重, 植被退化, 加上喀斯特生境渗透性强, 保水能力弱, 生境残酷, 临时性干旱频繁, 土壤瘠薄, 土壤水分不足, 植被覆盖率低, 导致了现在的石漠化景观。

植物群落物种多样性是反映植物群落组成结构和稳定性的重要指标, 是物种丰富度和分布均匀性的综合反映, 能体现群落结构类型、组织水平、发展阶段、稳定程度和生境的差异^[4-5]。研究群落物种多样性和种间关系, 可对群落的组成、结构和功能与环境的关系有一个更好的认识, 为生物多样性的保护提供理论

收稿日期: 2019-05-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31960042); 贵州省林业科研课题(黔林科合[2016]05号)。

作者简介: 陈 龙(1993-), 男, 硕士研究生, 主要从事植物分类与保护生物学研究。

通信作者: 安明态, 副教授, 正高级工程师, 硕士研究生导师。

方(10 m×10 m)、灌木小样方(4 m×4 m)和草木小样方(2 m×2 m)进行调查。

2.1 物种多样性分析

重要值计算:

乔木层^[16]

$$\text{重要值 } I = (\text{相对密度} + \text{相对优势度} + \text{相对频度})/3$$

灌木层^[17]

$$\text{重要值 } I = (\text{相对密度} + \text{相对频度})/2$$

草本层^[18]

$$\text{重要值 } I = (\text{相对高度} + \text{相对盖度})/2$$

由于重要值考虑了频度和盖度等多个参数,因此采用重要值来测度 α 多样性指数^[19-20],包括物种丰富度、物种多样性和物种均匀度 3 种指数^[21]。

Gleason 丰富度指数:

$$R = \frac{S}{\ln A}$$

Simpson 多样性指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s (P_i \ln P_i)$$

Pielou 均匀度指数:

$$J = H / \ln S$$

式中: S 为物种数目; A 为单位面积; P_i 为 I_i/I , I_i 表示第 i 个种的重要值, I 表示物种 i 所在样地各物种的重要值之和。

2.2 种间关系分析

2.2.1 总体关联性分析

群落内种间总体关联性能有效地反映喀斯特群落植物在不同环境中的适应程度,并能充分表征植物群落的结构特征。采用零联结模型导出的方差比率法^[22]定量验证植物群落的总体关联性:

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^s P_i(1 - P_i) \quad S_T^2 = \left(\frac{1}{N}\right) \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$$

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad k_{VR} = \frac{S_T^2}{\delta_T^2}$$

式中: S 为总物种数; n_i 为物种 i 出现的样方数; N 为样方总数; P_i 为物种出现的频度; T_j 为样方 j 内出现的研究物种数; t 为全部样方中物种的平均数; δ_T 为所有物种出现频度的方差, S_T 为所有样方物种的方差, k_{VR} 为群落内物种间的总体关联指数。 $k_{VR} > 1$, 表示物种间总体表现为正关联; $k_{VR} = 1$, 表示所有植物种间无关联; $k_{VR} < 1$, 表示物种间总体表现为负关联。同时,采用统计量 W 来检验 k_{VR} 偏移 1 的显著程度, $W = k_{VR} \times N$, W 服从 X^2 分布 ($df = N - 1$)。若 $W < X_{0.95N}^2$ 或 $W > X_{0.05N}^2$, 则物种间总体关联显著 ($p < 0.05$); 反之,若 $X_{0.95N}^2 < W < X_{0.05N}^2$, 则物种间总体关联不显著 ($p > 0.05$)。

2.2.2 种间关联分析

根据原始数据建立 2×2 列联表,计算 a, b, c, d 值。以 X^2 检验为基础,检验种间关联性,并建立统计量,进一步判断关联的显著性。由于取样的非连续性,采用经 Yates 修正过的 X^2 统计量进行计算(表 1)。

表 1 两个物种存在关联与否的 2×2 列联表

		物种 A		
		出现的样方数	不出现的样方数	
物种 B	出现的样方数	a	b	$a + b$
	不出现的样方数	c	d	$c + d$
		$a + c$	$b + d$	$a + b + c + d = N$

$$X^2 = \frac{N[|ad - bc| - 0.5N]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中: N 为取样总数, a 表示两个物种均出现的样方数, b 表示物种 B 出现而物种 A 不出现的样方数, c 表示物种 A 出现而物种 B 不出现的样方数, d 表示两个物种均不出现的样方数. $X^2 < 3.841$ ($p > 0.05$), 表示种对联结不具有统计学意义, 呈独立分布; 若 $3.841 < X^2 < 6.635$ ($0.01 < p < 0.05$), 表示种间联结具有统计学意义; 若 $X^2 > 6.635$ ($p < 0.01$), 表示种对联结极具有统计学意义^[23]; 当 $ad > bc$ 时表示正联结, 反之为负联结.

相似性指数(Ochiai 指数, OI 指数)的计算:

$$k_{OI} = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$$

重合度指数(Dice 指数, DI 指数)的计算:

$$k_{DI} = \frac{2a}{2a + b + c}$$

共同出现百分率(Jaccard 指数, JI 指数)的计算:

$$k_{JI} = \frac{a}{a + b + c}$$

k_{OI}, k_{DI}, k_{JI} 这 3 个指数在无关联时为 0, 在最大关联式等于 1, 但不能区别出正负关联性. 因此再采用联结系数 k_{AC} 来进一步检验由 X^2 统计量测出的结果可以说明种间联结程度^[23], 其计算公式如下:

若 $ad \geq bc$, 则

$$k_{AC} = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$$

若 $bc > ad$ 且 $d \geq a$, 则

$$k_{AC} = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)}$$

若 $bc > ad$ 且 $d < a$, 则

$$k_{AC} = \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)}$$

式中: k_{AC} 的值域为 $[-1, 1]$. k_{AC} 值越趋近 1, 表明种间的正联结性越强; 而 k_{AC} 值越趋于 -1, 表明种间的负联结性越强; k_{AC} 值为 0, 则种间完全独立.

3 结果与分析

3.1 物种组成

根据统计, 研究区 78 个样地内共调查维管植物共计 445 种, 隶属 102 科 288 属(表 2). 其中, 按习性划分, 乔木 92 种, 灌木 185 种, 藤本 27 种, 草本 118 种, 蕨类 23 种. 按分类类群划分, 蕨类植物 9 科, 15 属, 23 种; 裸子植物 2 科, 3 属, 4 种; 被子植物 91 科, 270 属, 418 种. 其中, 单子叶植物 11 科, 42 属, 50 种; 双子叶植物 80 科, 228 属, 368 种.

表 2 北盘江流域石漠化区植物科、属、种统计表

类型	科	占科总数/%	属	占属总数/%	种	占种总数/%	
蕨类植物	9	8.82	15	5.21	23	5.17	
裸子植物	2	1.96	3	1.04	4	0.90	
被子植物	双子叶植物	80	78.43	228	79.17	368	82.70
	单子叶植物	11	10.78	42	14.58	50	11.24
合计	102	100.00	288	100.00	445	100.00	

3.1.1 科内属统计

科常被认为是植物分类学中较自然的演化单位,因而分析某一个区域植物区系的科是揭示该地区系特征的重要途径^[24].

根据野外调查及室内鉴定,北盘江流域石漠化区维管束植物中,菊科(Compositae)包含 19 属,是属最多的科,其次是蔷薇科(Rosaceae)(16 属),再次是禾本科(Gramineae)和蝶形花科(Papilionaceae)(14 属),往下是大戟科(Euphorbiaceae)(10 属).其中,含 10 属以上的仅有 5 科,占总科属的 4.90%,含 5~8 属的科共有 8 科,占总科数 7.84%,含 2~4 属的科共有 40 科,占总科数的 39.22%,而仅有 1 属的为 49 科,占总科数的 48.04%,寡属科占多数.具体统计结果见表 3.

表 3 科内属统计

所含属数/属	科数/种	占总科比例/%
10 以上	5	4.90
5~8	8	7.84
2~4	40	39.22
1	49	48.04
总计	102	100.00

3.1.2 科内种统计

北盘江流域石漠化区维管束植物中,蔷薇科含 35 种,是种最多的科,其次是菊科,含 25 种,再次是蝶形花科,含 23 种.往下含 10 种以上的分别是:禾本科(19 种),大戟科(19 种),桑科(Moraceae)(16 种),樟科(Lauraceae)(15 种),壳斗科(Fagaceae)(14 种),芸香科(Rutaceae)(11 种),唇形科(Labiatae)(10 种).含 10 种以上的科共有 10 科,占总科数的 9.80%,含 5~9 种的科共有 19 科,占总科数的 18.63%,含 2~4 种的科为 36 科,占总科数的 35.29%,而仅为 1 种的科有 37 科,占总科数的 36.27%,单种科占多数.具体统计结果见表 4.

表 4 科内种统计

所含种数/种	科数/科	占总科数比例/%
10 以上	10	9.80
5~9	19	18.63
2~4	36	35.29
1	37	36.27
总计	102	100.00

3.1.3 属内种统计

北盘江流域石漠化区维管束植物中,属内种数排第 1 的是悬钩子属(*Rubus*),所包含的种数为 11 种;第 2 是榕属(*Ficus*),为 10 种;第 3 是荚蒾属(*Viburnum*),为 9 种.含 10 种以上的属为 2 属,占总属数的比例有 0.69%;含 5~9 种的属为 5 属,占总属数的比例为 1.74%;含 2~4 种的属有 73 属,占总属数的比例为 25.35%;而仅含 1 种的属有 208 属,占总属数的比例有 72.22%,单种属占多数.具体统计结果见表 5.

表 5 属内种统计

所含种数/种	属数/属	占总属数比例/%
10 以上	2	0.69
5~9	5	1.74
2~4	73	25.35
1	208	72.22
总 计	288	100.00

3.1.4 生活型统计

北盘江石漠化区沿岸维管植物以灌木为主, 共有 185 种, 占总数的 40.66%; 其次为草本 118 种, 占总数的 25.93%; 再次是乔木 92 种, 占总数的 20.22%; 藤本和蕨类种稀少, 分别为 27 种和 23 种, 所占比例分别为 5.93% 和 5.05% (表 6). 从物种组成看, 乔木树种以榆科 (Ulmaceae)、桑科、樟科、漆树科 (Anacardiaceae)、大戟科、壳斗科以及蔷薇科等为主, 具有强烈的人为干扰特点; 以木本植物为主的群落组成, 表明石漠化生境对干扰、干旱胁迫或地貌异质性敏感, 植被更新较为缓慢.

表 6 生活型统计

类别及比例	生 活 型				
	乔木	灌木	藤本	草本	蕨类
种数/种	92	185	27	118	23
比例/%	20.22	40.66	5.93	25.93	5.05

3.2 区系特征分析

根据吴征镒等的世界种子植物科的分布区类型系统^[25] (蕨类植物通过《中国植物志》(第一卷中文版)), 可将研究区植物科可分为 7 个分布型和 4 个分布变型. 世界广布 (1)31 科, 占总数的 30.39%, 热带性质科 (2, 2-2, 3, 4, 5)79 科, 占总数的 77.45%, 温带性质科 (8, 8-4, 8-5, 8-6, 14)23 科, 占总数的 22.55% (表 7). 从科的地理成分分析看, 研究区植物物种组成以热带地区性质为主, 与北盘江石漠化区处于亚热带与热带的气候过渡带, 属湿润性的季风性气候直接相关.

表 7 北盘江流域植物科分布类型

分布区类型或变型	科数/科	比例/%
1 世界广布	31	30.39
2 泛热带	37	36.27
2-2 热带亚洲—热带非洲—热带美洲(南美洲)	1	0.98
3 东亚(热带、亚热带)及热带南美间断	7	6.86
4 旧世界热带	2	1.96
5 热带亚洲至热带大洋洲	1	0.98
8 北温带	9	8.82
8-4 北温带和南温带间断分布	11	10.78
8-5 欧亚和南美洲温带间断	1	0.98
8-6 地中海、东亚、新西兰和墨西哥—智利间断分布	1	0.98
14 东亚	1	0.98

288 属维管植物可划分为 14 个分布型和 8 个分布变型. 其中世界广布 (1)28 属, 占总数的 9.72%; 热带性质属 (2-7, 含变型)151 属, 占总数的 52.43%; 温带性质属 (8-14, 含变型)105 属, 占总数的 36.46%; 中国特有属 (15)4 属, 占总数的 1.39%. 热带性质占优势, 属级水平的聚类相比科级水平更能体现出纬度气候相近性, 体现出与气候带相匹配的植物地理成分组成特征.

属的 R/T 值分析, R/T 为 1.438 $1 > 1$, 表明北盘江沿岸石漠化区维管植物属表现出明显的热带性质, 与属的分布区类型分布特点相一致. 详细属分布见表 8.

表 8 北盘江流域植物属分布类型

分布区类型或变型	属数/属	比例/%
1 世界广布	28	9.72
2 泛热带分布	62	21.53
3 东亚(热带、亚热带)及热带南美间断	14	4.86
3b 热带、亚热带中美至南美(含墨西哥中部及西印度群岛)	2	0.69
4 旧世界热带	19	6.60
5 热带亚洲至热带大洋洲	14	4.86
6 热带亚洲至热带非洲	13	4.51
7 热带亚洲(印度—马来西亚)	11	3.82
7a 西马来(基本上在新华莱斯线以西,北达中南半岛或印度东北或热带喜马拉雅,南达苏门答腊)	11	3.82
7c 东马来(新华莱斯线以东,但不包括新几内亚及东侧岛屿)	1	0.35
7d 新几内亚特有	2	0.69
7e 西太平洋诸岛弧,包括新喀里多尼亚和斐济	2	0.69
8 北温带	40	13.89
8-5 欧亚和南美洲间断	1	0.35
9 东亚及北美间断	16	5.56
10 旧世界温带	20	6.94
11 温带亚洲	2	0.69
12 地中海区、西亚至中亚	1	0.35
12-2 地中海区至西亚或中亚和墨西哥或古巴间断	1	0.35
14 东亚	13	4.51
14SJ 中国—日本	11	3.82
15 中国特有	4	1.39

3.3 α 物种多样性分析

针对贵州北盘江中段典型强度石漠化区 5 个不同演替阶段,选择 15 个典型样地进行物种多样性分析,具体样地基本概况见表 9。

表 9 北盘江中段 5 个演替阶段 15 个样地基本概况表

样地编号	演替阶段	样地面积/m \times m	地形地貌	海拔/m	坡位	坡向	坡度/ $^{\circ}$
20180305-5	乔木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	926	上	西南	50
20180824-1	乔木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	948	中	南	70
20180825-3	乔木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	990	上	东	80
20180304-4	乔灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	624	下	西南	50
20180827-1	乔灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	998	中	西北	35
20180827-2	乔灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	1002	中	西	60
20180302-2	灌木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	740	中	西南	50
20180825-1	灌木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	936	上	北	70
20180825-2	灌木阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	955	上	东南	80
20180826-2	草灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	836	上	北	30
20180826-4	草灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	1210	中	东	30
20180303-3	草灌阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	833	下	西南	50
20180826-1	草本阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	862	上	南	20
20180826-3	草本阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	856	上	东南	18
20180301-1	草本阶段	20 \times 40	喀斯特石灰岩山地	864	上	西南	15

3.3.1 重要值分析

研究区样地内树种较为丰富(表 10), 重要值排在前 10 位的主要优势树种为圆果化香树(*Platycarya longipes*)、复羽叶栎树(*Koelreuteria bipinnata*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)、圆叶乌柏(*Sapium rotundifolium*)、南酸枣(*Choerospondias axillaries*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、安顺润楠(*Machilus cavaleriei*)、岩樟(*Cinnamomum saxatile*)、翅荚香槐(*Cladratis platycarpa*)和清香木(*Pistacia weinmannifolia*)。其中, 圆果化香树数量最多, 相对密度、相对频度和相对优势度分别为 0.82, 0.84 和 0.81, 占据着乔木群落中各项重要值指标的首位, 在样地中占明显优势, 这也与该地区以落叶树种为建群种的植被群落结构相一致。

表 10 样地重要值排前 10 位的树种

物种	相对密度	相对频度	相对优势度	重要值
圆果化香树	0.82	0.84	0.81	0.82
复羽叶栎树	0.76	0.62	0.94	0.77
青檀	0.54	0.55	0.73	0.60
圆叶乌柏	0.50	0.31	0.59	0.47
南酸枣	0.30	0.22	0.72	0.41
栓皮栎	0.46	0.32	0.46	0.41
安顺润楠	0.38	0.29	0.38	0.35
岩樟	0.41	0.29	0.29	0.33
翅荚香槐	0.17	0.18	0.46	0.27
清香木	0.24	0.09	0.43	0.25
合计	4.58	3.69	5.81	4.68

3.3.2 多样性指数分析

总体物种 Gleason 丰富度指数 R 从大到小依次为: 灌木层(4.19)、草本层(3.5)、乔木层(1.66)。乔木层物种 Gleason 丰富度指数 R 较高的主要集中在乔木阶段, 其次是灌乔阶段; Simpson 多样性指数 D 和 Shannon-Wiener 多样性指数 H 差异不大; Pielou 均匀度指数 J 以灌乔阶段略高, 其余相差不大(表 11)。

乔木层物种最丰富的是乔木阶段, 物种越丰富, 均匀度越低。这主要是由于乔木阶段的乔木优势种明显, 具有较强的竞争力, 占据了较多的光热条件, 使得下层树种不能得到充足的光热, 生长较为缓慢, 而处于灌乔阶段的乔木层物种较为丰富, 主要是灌乔阶段的群落还处于发育阶段, 乔木层树种优势不明显, 不具有较大的郁闭度, 对下层树种不造成明显的遮挡, 各乔木树种能接收到的光热条件相当; 同时, 下层树种还能够良好地生长, 从而使得整体乔木树种较丰富。

灌木层物种 Gleason 丰富度指数较高的主要集中在灌乔阶段和灌木阶段; Simpson 多样性指数较高的主要集中在灌乔阶段和灌木阶段, 其次是灌乔阶段; Shannon-Wiener 多样性指数较高的主要集中在灌乔阶段和灌木阶段; Pielou 均匀度指数较高的主要集中在灌木阶段。但灌木层物种多样性最大的还是集中在灌乔阶段和灌木阶段, 乔木阶段次之, 草灌阶段总体来说物种多样性最小, 这主要是因为, 演替阶段不同, 物种分布不同, 草灌阶段还处于演替的初级阶段。

草本层物种 Gleason 丰富度指数较高的主要集中在草本阶段和草灌阶段, 其次是乔木阶段, 而 Gleason 丰富度指数相对较低的主要是灌木阶段。其原因可能是因为在草本和草灌阶段, 没有太多的上层植被覆盖, 竞争力不强, 导致草本植物能够获取充足的养分, 进而物种丰富度较高, 多样性较丰富。而在灌木阶段, 竞争力较强, 草本植物和灌木生存空间相似, 且较为密集和紧凑, 所以灌木占据了较有利的生存空间, 草本植物的生长就不乐观, 所以灌木阶段的草本层物种丰富度相对较低; 同理, 在乔木阶段草本植物的生存空间相对灌木阶段较为空旷, 不如灌木阶段紧凑, 所以乔木阶段草本层植物物种相对灌木阶段就更为丰富。

表 11 群落各层物种多样性指数

演替阶段		R	D	H	J
乔木层	乔木阶段	1.94	0.76	1.86	0.72
	乔木阶段	1.94	0.88	2.26	0.88
	乔木阶段	1.80	0.82	1.99	0.80
	灌乔阶段	1.35	0.84	1.97	0.90
	灌乔阶段	1.30	0.78	1.67	0.97
灌木层	灌乔阶段	7.93	0.95	3.34	0.84
	灌木阶段	5.83	0.95	3.34	0.91
	乔木阶段	5.54	0.92	2.94	0.82
	灌木阶段	5.24	0.95	3.23	0.91
	灌乔阶段	5.09	0.93	3.00	0.85
	灌乔阶段	4.94	0.84	2.38	0.68
	乔木阶段	4.94	0.91	2.81	0.80
	草灌阶段	3.44	0.86	2.33	0.74
	灌木阶段	3.29	0.77	1.95	0.63
	草灌阶段	2.24	0.83	2.18	0.81
	草灌阶段	1.35	0.77	1.73	0.79
	乔木阶段	0.45	0.64	1.05	0.96
	灌乔阶段	6.73	0.91	2.93	0.77
	草灌阶段	6.28	0.87	2.64	0.71
草本层	草本阶段	5.54	0.92	2.93	0.81
	灌木阶段	5.24	0.88	2.61	0.73
	草本阶段	3.89	0.93	2.92	0.90
	草灌阶段	3.59	0.91	2.65	0.83
	乔木阶段	3.44	0.88	2.43	0.78
	乔木阶段	3.14	0.89	2.47	0.81
	乔木阶段	2.84	0.85	2.34	0.79
	灌木阶段	2.54	0.87	2.35	0.83
	灌木阶段	2.39	0.82	2.16	0.78
	草灌阶段	2.09	0.83	2.13	0.81
	灌乔阶段	1.94	0.84	2.10	0.82
	灌乔阶段	1.65	0.83	2.01	0.84
	草本阶段	1.20	0.71	1.50	0.72

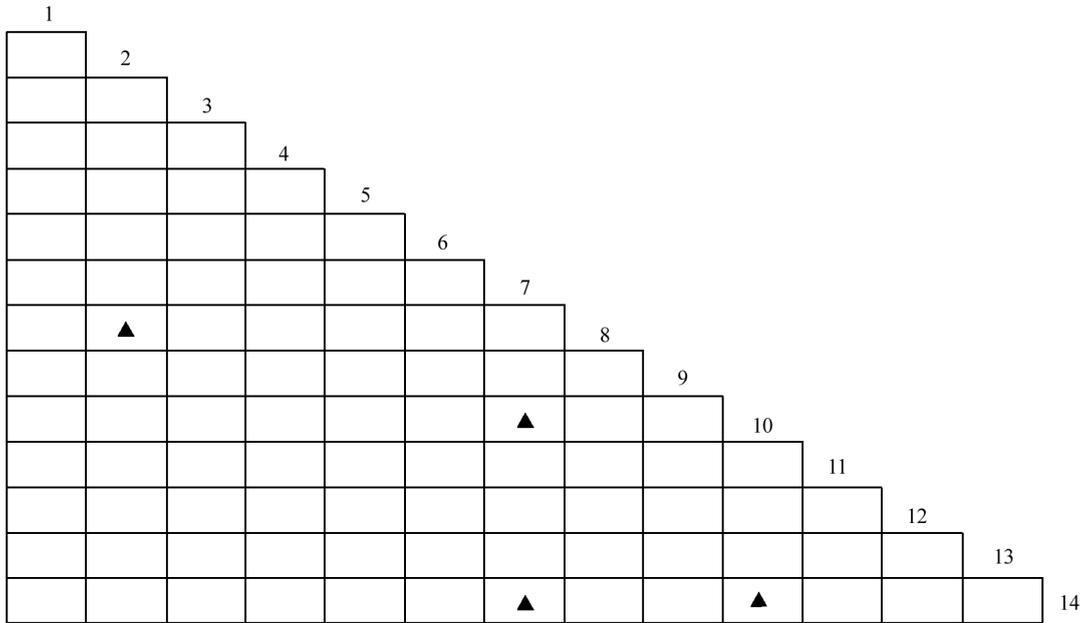
3.4 种间联结性

根据方差比率法的计算, 97 种乔木的总体关联指数 k_{VR} 为 $0.7912 < 1$, 因此, 乔木物种总体上表现为负关联。同时, 再采用统计量 W 来检验 k_{VR} 偏移 1 的显著程度, $W = k_{VR} \times N$, W 服从 X^2 分布 ($df = N - 1$)。计算出 W 为 $36.6459 > X_{0.05N}^2 = 33.92$, 则物种间总体关联显著 ($p < 0.05$)。

根据中段典型石漠化区 3 个乔木阶段样地中 14 种乔木建群种为基础数据, 计算并作图表分析其 X^2 值 (图 2)、OI 指数 (图 3)、DI 指数 (图 4)、JI 指数 (图 5) 和联结系数 (AC) (图 6)。

3.4.1 X^2 值

运用 X^2 检验可以客观的判断树种对之间联结的显著性, 对 14 种主要树种进行种对间 X^2 值的计算 (图 2 和表 12)。在所有 91 个种对中, 显著联结的种对有 4 对, 占总对数的 4.4%, 弱联结对数为 87 对, 占总对数的 95.6%。显著联结的 4 个种对分别是: 清香木和山麻杆 (*Alchornea davidii*), 黄葛树 (*Ficus virens*) 和鸡桑 (*Morus australis*), 黄葛树和广西密花树 (*Rapanea kwangsiensis*), 鸡桑和广西密花树。



▲显著负联结 $3.841 < X^2 < 6.635$. 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦槠木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*); 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

图 2 北盘江中段石漠化区 14 个乔木种对 X^2 值半矩阵

表 12 北盘江中段石漠化区主要乔木优势种 X^2 值测定矩阵表

树种编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1														
2	0.728 9													
3	0.056 6	2.402 2												
4	0.059 7	0.158 8	1.342 4											
5	0.059 7	0.158 8	0.006 5	0.039 9										
6	0.712 9	3.329 7	0.206 9	0.001 3	2.553 5									
7	0.018 1	0.310 0	0.002 0	1.258 9	1.258 9	0.773 8								
8	2.230 0	5.863 7	0.006 5	0.039 9	0.039 9	2.553 5	1.258 9							
9	2.230 0	0.158 8	1.342 4	0.039 9	0.039 9	0.001 3	1.258 9	0.039 9						
10	0.018 1	0.310 0	0.002 0	1.258 9	1.258 9	0.773 8	5.239 2	1.258 9	1.258 9					
11	0.304 3	0.001 3	0.457 4	0.276 1	0.276 1	0.088 3	2.246 5	0.276 1	0.276 1	2.246 5				
12	0.059 7	0.158 8	0.006 5	0.039 9	0.039 9	0.001 3	1.258 9	0.039 9	0.039 9	1.258 9	0.276 1			
13	0.885 7	0.001 3	0.457 4	0.276 1	0.276 1	0.088 3	2.246 5	0.276 1	0.276 1	2.246 5	0.733 4	0.276 1		
14	0.018 1	0.310 0	0.002 0	1.258 9	1.258 9	0.773 8	5.239 2	1.258 9	1.258 9	5.239 2	2.246 5	1.258 9	2.246 5	

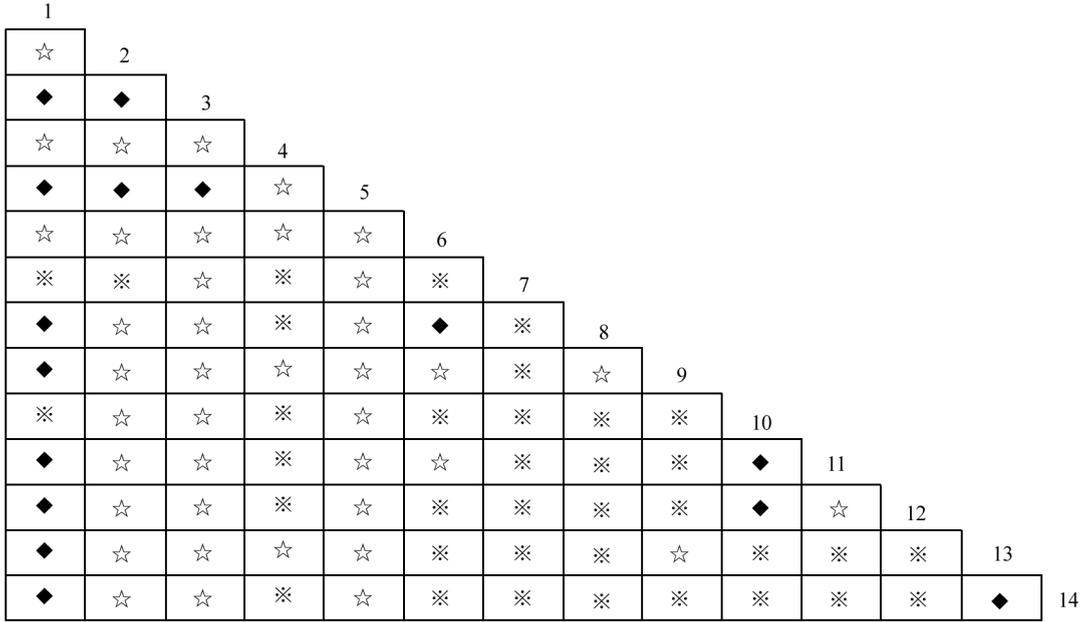
注: 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦槠木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)L 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

3.4.2 联结系数(AC)

群落中有 91 个种对, OI 指数, DI 指数和 JI 指数 3 个指数都为 0 的(即在本次调查中这些种对相伴出现的几率为 0, 表明这些种在同一生境中同时出现的机率很小), 占总对数的 23.08%; 3 个指数大于 0.5 的也比较少, OI 指数大于 0.5 的有 11 个种对, 占总对数的比例为 12.09%. DI 指数大于 0.5 的有 8 个种对, 占总对数比例为 8.80%. JI 指数大于 0.5 的只有 2 对, 占总对数的比例为 2.20%. 3 个指数都大于 0.5 的种对仅有 2 对.

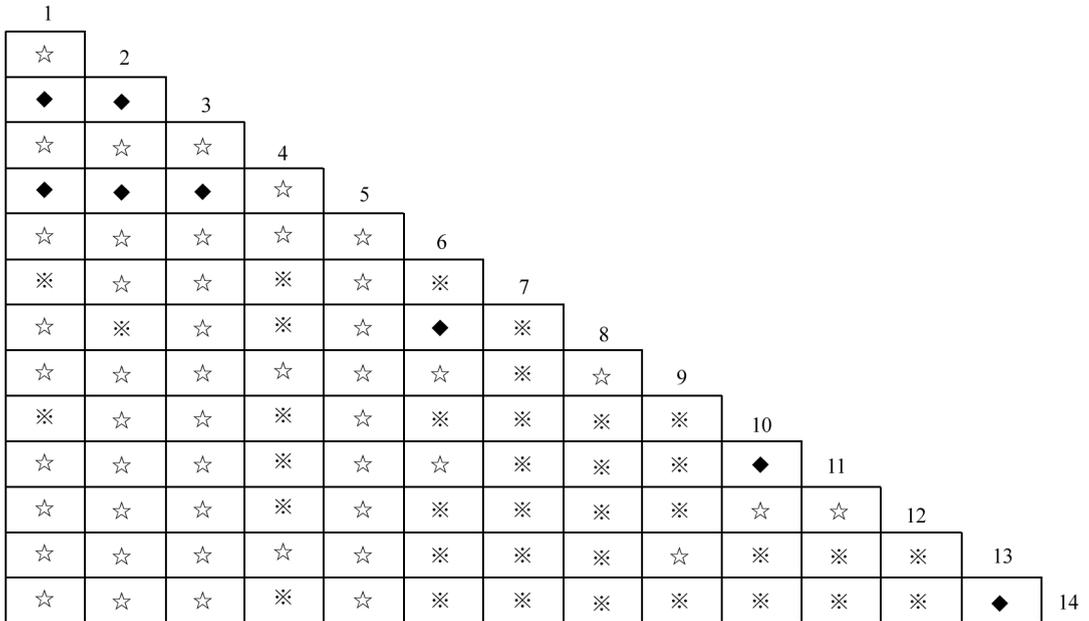
根据联结系数(AC)的计算结果, 在研究的 91 种对中, 表现为正联结的种对有 42 对, 占总对数的比例

为 46.15%；表现为一般负联结的有 13 对，占总对数的比例为 14.29%；表现为强负联结的种对有 32 对，占总对数的比例为 35.16%；显著负联结的有 4 对，占总对数的比例为 4.40%。种间联结性总体上表现为负联结，植物种对的负联结体现了物种之间的排斥性这是长期适应不同的微环境，利用不同资源空间的结果，也是生态位分离的反应^[26]。



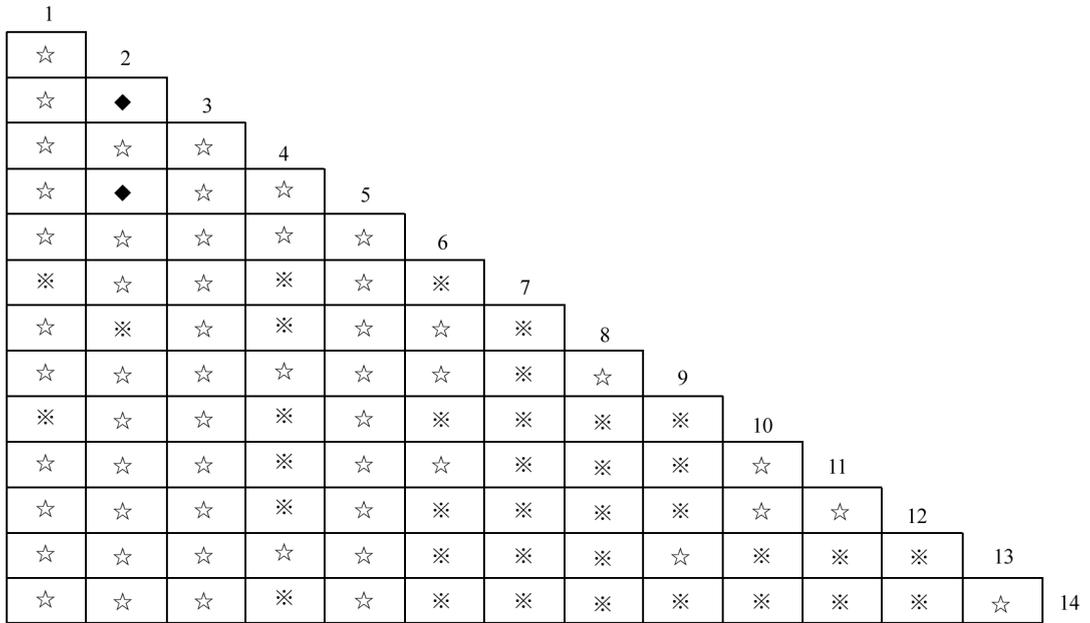
※=0, 0<☆<0.5, 0.5<◆<1. 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦枥木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)L 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

图 3 北盘江中段石漠化区 14 个乔木种对 OI 值半矩阵



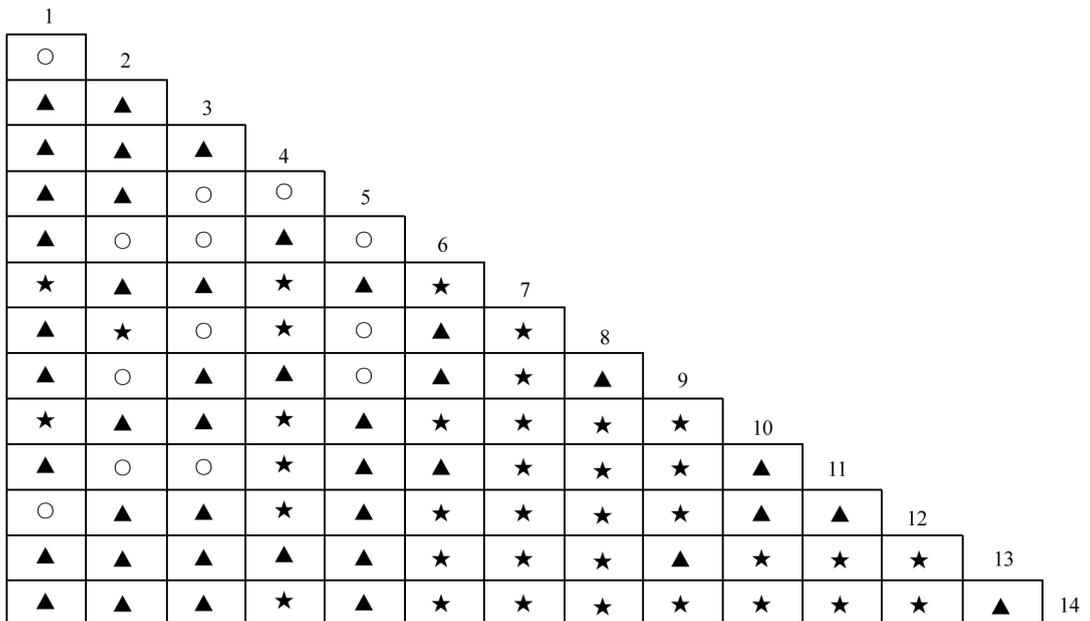
※=0, 0<☆<0.5, 0.5<◆<1. 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦枥木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)L 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

图 4 中段石漠化区 14 个乔木种对 DI 值半矩阵



※=0, 0<☆<0.5, 0.5<◆<1. 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦枥木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)L 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

图 5 中段石漠化区 14 个乔木种对 JI 值半矩阵



★=-1, -0.6<○<0, 0<▲<1. 1. 朴树(*Celtis sinensis*); 2. 清香木(*Pistacia weinmannifolia*); 3. 圆叶乌桕(*Sapium rotundifolium*); 4. 苦枥木(*Fraxinus insularis*); 5. 青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)L 6. 南酸枣(*Choerospondias axillaris*); 7. 黄葛树(*Ficus virens*); 8. 山麻杆(*Alchornea davidii*); 9. 粗糠柴(*Mallotus philippensis*); 10. 鸡桑(*Morus australis*); 11. 斜叶榕(*Ficus tinctoria*); 12. 灰毛浆果楝(*Cipadessa cinerascens*); 13. 青灰叶下珠(*Phyllanthus glaucus*); 14. 广西密花树(*Myrsine kwangsiensis*).

图 6 中段石漠化区 14 个乔木种对 AC 值半矩阵

4 结论与讨论

调查共计维管植物 445 种, 隶属 102 科 288 属. 生活型最多的是灌木. 以菊科和蔷薇科占据明显优势; 木本植物以悬钩子属占据明显优势, 蔷薇科悬钩子属植物和菊科植物在北盘江石漠化区具有较强的适应性. 此外, 樟科的樟属, 大戟科的乌柏属, 壳斗科的栲属、青冈属、栎属, 芸香科的花椒属, 桑科的榕属以及草本植物中黍亚科和唇形科等也同样具有较强的适应性. 乔木树种的总体关联性为负关联, 植被分布总体上呈现热带性质. 研究区现有植被不具明显的分层现象, 群落结构不稳定.

植物群落的乔木层、灌木层和草本层的 Gleason 物种丰富度指数、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数变化趋势基本一致, 除乔木 Pielou 均匀度指数从大到小依次为: 乔木层、灌木层、草本层, Simpson 多样性指数及 Shannon-Wiener 多样性指数从大到小依次都为: 灌木层、草本层、乔木层.

本研究区植物数量和物种丰富度与贵州茂兰喀斯特原生森林群落^[26]、广西木论喀斯特森林群落^[27]和广西弄岗喀斯特季雨林植物群落^[28]等未发生石漠化的喀斯特区相比差异不大, 与非石漠化地区相比, 北盘江中段石漠化地区现有生存较好的物种数量并不少, 表明北盘江中段石漠化恶劣生境下同样存在大量适应性较好的物种.

种间联结性能够反映群落的稳定状况^[29], 一般来讲, 群落稳定性越强, 种间联结越趋向于正联结; 反之, 群落越不稳定, 群落间的排斥性就越大, 种间联结越趋向于负相关^[30]. 本研究样地中乔木树种的总体关联性为负关联, 在 91 个种对中, 负联结种对数过半. 表明了群落仍处于不稳定阶段, 这也可能是由于这些种生态位重叠大, 具有相同的资源利用方式, 种间竞争较强导致排斥性较强.

综上所述, 基于北盘江流域石漠化区现有植被的样地调查, 表明该区群落处于演替的初级阶段, 物种相对较丰富, 植物区系主要以泛热带分布属占优, 植物区系的过渡性特征明显.

参考文献:

- [1] 袁道先. 全球岩溶生态系统对比: 科学目标和执行计划 [J]. 地球科学进展, 2001, 16(4): 461-466.
- [2] 袁道先. 地球系统的碳循环和资源环境效应 [J]. 第四纪研究, 2001, 21(3): 223-232.
- [3] 曹建华, 袁道先, 童立强. 中国西南岩溶生态系统特征与石漠化综合治理对策 [J]. 草业科学, 2008, 25(9): 40-50.
- [4] 茹文明, 张金屯, 张 峰, 等. 历山森林群落物种多样性与群落结构研究 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 4561-4566.
- [5] 郭连金, 张文辉, 刘国彬. 黄土丘陵区沙棘人工林发育过程中物种多样性及种间关联变化 [J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 9-15.
- [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] GLEASON H A. The Individualistic Concept of the Plant Association [J]. American Midland Naturalist, 1939, 21(1): 92-110.
- [8] 陈玉凯, 杨小波, 李东海, 等. 海南霸王岭海南油杉群落优势种群的种间联结性研究 [J]. 植物科学学报, 2011,

29(3): 278-287.

- [9] 彭少麟,周厚诚,郭少聪,等. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究 [J]. 植物学报, 1999(11): 1239-1244.
- [10] 张志勇,陶德定,李德铎. 五针白皮松在群落演替过程中的种间联结性分析 [J]. 生物多样性, 2003, 11(2): 125-131.
- [11] 徐满厚,刘敏,翟大彤,等. 植物种间联结研究内容与方法评述 [J]. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [12] 郭志华,卓正大,陈洁,等. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究 [J]. 植物生态学报, 1997, 21(5): 424-432.
- [13] 阳小成,钟章成. 绵阳官司河流域防护林优势种群间的联结性研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 1994, 19(3): 290-297.
- [14] 李宗发. 贵州喀斯特地貌分区 [J]. 贵州地质, 2011, 28(3): 177-181, 234.
- [15] 曹洋,熊康宁,董晓超,等. 关岭-贞丰石漠化治理示范区植被覆盖变化及其对气候因子的响应 [J]. 中国岩溶, 2018, 37(6): 850-858.
- [16] 黄康有,廖文波,金建华,等. 海南岛吊罗山植物群落特征和物种多样性分析 [J]. 生态环境, 2007, 16(3): 900-905.
- [17] 马丹炜,张果,王跃华,等. 青城山森林植被物种多样性的研究 [J]. 四川大学学报(自然科学版), 2002, 39(1): 115-123.
- [18] 张金屯,柴宝峰,邱扬,等. 晋西吕梁山严村流域撂荒地植物群落演替中的物种多样性变化 [J]. 生物多样性, 2000, 8(4): 378-384.
- [19] 贺金生,陈伟烈,李凌浩. 中国中亚热带东部常绿阔叶林主要类型的群落多样性特征 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 303-311.
- [20] 马克平,黄建辉,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II 丰富度、均匀度和物种多样性指数 [J]. 生态学报, 1995, 15(3): 268-277.
- [21] 薛建辉. 森林生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2012.
- [22] MCCULLOCH C E. Variance Tests for Species Association [J]. Ecology, 1985, 66(5): 1676-1681.
- [23] 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(4): 32-43.
- [24] 廖文波,张宏达,仲铭锦. 广东亚热带植物区系表征科的区系地理学分析 [J]. 生态科学, 1994, 13(1): 47-55.
- [25] 吴征镒,周浙昆,李德铎,等. 世界种子植物科的分布区类型系统 [J]. 云南植物研究, 2003, 25(3): 245-257.
- [26] 秦随涛,龙翠玲,吴邦利. 地形部位对贵州茂兰喀斯特森林群落结构及物种多样性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2018, 40(7): 18-26.
- [27] 兰斯安,宋敏,曾馥平,等. 木论喀斯特森林木本植物多样性垂直格局 [J]. 生态学报, 2016, 36(22): 7374-7383.
- [28] 黄甫昭,丁涛,李先琨,等. 弄岗喀斯特季节性雨林不同群丛物种多样性随海拔的变化 [J]. 生态学报, 2016, 36(14): 4509-4517.
- [29] 王乃江,张文辉,陆元昌,等. 陕西子午岭森林植物群落种间联结性 [J]. 生态学报, 2010, 30(1): 67-78.
- [30] 王加国,李晓芳,安明态,等. 雷公山濒危植物台湾杉群落主要乔木树种种间联结性研究 [J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 78-83.

Species Diversity of Plant Communities and Interspecific Connectivity of Main Trees in the Rocky Desertification Area of the Beipanjiang River in Guizhou Province

CHEN Long^{1,2,3}, AN Ming-tai^{2,3}, REN Jiao-jiao²,
PAN Duan-yun^{2,3}, YE Chao^{2,3}, CUI Xing-yong^{2,3},
HUANG Lang^{2,3}, JIN Yong^{2,3}

1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

2. Research Center for Biodiversity and Nature Conservation, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

3. Forestry Science Research Institute of Zunyi, Zunyi Guizhou 563001, China

Abstract: Based on a sample plot inventory of the existing vegetation in the rocky desertification zone of the Beipanjiang basin, the diversity characteristics of plant communities in the intensity rocky desertification zone were analyzed with species richness index, Shannon-Weiner index, Simpson index and Pielou evenness index. In addition, on the basis of 2×2 linked list, the interspecific coupling of arbor populations in the intensity rocky desertification zone was studied, using X^2 test and OI similarity index, DI coincidence index, joint occurrence percentage of JI, coupling coefficient AC and interspecific percentage of PC. The results showed that there were 445 kinds of vascular plants, belonging to 102 families and 288 genera, the dominant families being Compositae, Rosaceae, Gramineae, Papilionaceae and Euphorbiaceae. In general, although the communities were affected by the highly heterogeneous niches, the species richness in the sample plots remained fairly abundant. The species richness and diversity of the various layers of the communities were different. The species richness index (R) was 4.19, 3.50 and 1.66 for the shrub layer, the herbaceous layer and the arbor layer, respectively, and the three layers were not significantly different in their Simpson diversity index, Shannon-Wiener diversity index and Pielou evenness index. *Platycarya strobilacea*, *Koelreuteria bipinnata*, *Pteroceltis tatarinowii*, *Triadica rotundifolia*, *Choerospondias axillaris*, *Quercus variabilis*, *Machilus cavaleriesi*, *Cinnamomum saxatile*, *Cladrastis platycarpa* and *Pistacia weinmanniifolia* were the main dominant species. The results of X^2 test indicated that of the 91 species pairs involving the 15 dominant species in the sample plots only four pairs showed significant correlation, suggesting that the association between community species was very weak. According to the coupling coefficient (AC), 42 of the 91 tree species pairs were of the positive coupling type and 49 were of the negative coupling type, accounting for 46.15% and 53.85% of the total, respectively. The intensity of correlation was mostly concentrated at relatively low levels, indicating instability in the communities of the area.

Key words: rocky desertification; flora; species diversity; interspecific connectivity; the Beipanjiang River in Guizhou Province