

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20170182

基于分层的典型中亚热带天然阔叶林的种间关联性

马志波¹ 黄清麟¹ 庄崇洋¹ 郑群瑞² 王 宏¹

(1 中国林业科学研究院资源信息研究所,国家林业局林业遥感与信息技术重点实验室 2 福建省建瓯万木林省级自然保护区管理处)

摘要:亚热带天然常绿阔叶林群落的乔木层普遍具有自然成层特征,通过划分林层,研究了两个典型中亚热带天然阔叶林群落各层组成种间的种间联结,以揭示各层林木间的关系。结果表明:两个群落树种丰富,乔木层分别有 65 和 53 个树种;乔木层都可划分为受光层和非受光层两个亚层,受光层对群落起控制作用;两个群落的受光层所有树种都是总体负关联,导致了乔木层的总体负关联;无论是乔木层还是两个亚层,各层林木均可结成数量可观的成对组合,但大多数树种两两之间关系松散或相互独立,只有个别树种与其他树种有显著的正或负关联,表明调查群落主要受随机过程控制。在生物多样性保护实践中需要关注猴欢喜和新木姜子,因为在包含这两个种的显著关联的种对中,前者与其他树种的均为负关联,后者则以正关联为主。

关键词:中亚热带;天然阔叶林;乔木层;成层性;种间联结

中图分类号:S718.5 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2017)12-0010-07

MA Zhi-bo¹; HUANG Qing-lin¹; ZHUANG Chong-yang¹; ZHENG Qun-rui²; WANG Hong¹. **Study on interspecific associations of typical mid-subtropical natural broadleaved forest based on stratification.** *Journal of Beijing Forestry University* (2017)39(12) 10-16 [Ch,37 ref.]

1 Research Institute of Forest Resource Information Techniques of Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forestry Remote Sensing and Information Technology of State Forestry Administration, Beijing, 100091, P. R. China;

2 Administrative Office of Wanmulin Provincial Nature Reserve, Jian'ou, Fujian, 353105, P. R. China.

Stratification of arbor layer is popular in subtropical natural evergreen broadleaved forests. Two typical natural broadleaved forest communities in mid-subtropical zone were studied to reveal the interspecific associations of arbor layer and its sub-layers. There were 65 and 53 species in the arbor layer of the two communities, respectively. Arbor layer of the two communities could be divided into two sub-layers, light receiving layer (LRL) and non-light receiving layer (NLRL), and LRL dominated the communities. All species in LRL of two communities were totally negative association, which resulted in the totally negative associationin of arbor layer. Whether arbor layer or the two sub-layers, species in each layer could form numerous combinations in pair-wise approach, but most species tended to be independent with each other and few species were significantly positive or negative associated with other species, suggesting that random processes dominated the two communities. Attention should be paid to *Sloanea sinensis* and *Neolitsea aurata* in biodiversity protection practice since the former was always negatively associated with other species, while the later was mainly positively associated with other species among those species pairs with significant association.

Key words mid-subtropical zone; natural broadleaved forest; arbor layer; stratification; interspecific association

收稿日期: 2017-05-16 修回日期: 2017-11-13
基金项目: 国家自然科学基金项目(31370633)。
第一作者: 马志波,博士,副研究员。主要研究方向:森林可持续经营。Email: mateco@sina.cn 地址:100091 北京市海淀区东小府1号 中国林业科学研究院资源信息研究所。
责任作者: 黄清麟,博士,研究员。主要研究方向:森林可持续经营。Email: huangql@caf.ac.cn 地址:同上。
本刊网址: http://j.bjfu.edu.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

自然界中植物种之间相互作用是广泛存在的^[1],并且随时空变化而变化^[2-5]。生物之间的相互作用在塑造不同时空尺度生物群落的装配(assembly)和动态中发挥着关键作用^[6],研究生物之间的相互关系是群落生态学的主要任务之一,不仅具有理论意义,还能为环境治理^[7]、森林经营^[8-10]和珍稀物种保育^[11]与外来物种管理^[12-13]提供参考。

我国亚热带常绿阔叶林是世界罕见的植被类型^[14],生物多样性仅次于热带雨林^[15]。针对我国亚热带常绿阔叶林种间联结已做了较多研究^[2,8,10,16-18],但是亚热带常绿阔叶林分布范围大、面积广、结构复杂^[20-22],不同群落类型的研究仍有待于不断的补充。除了乔、灌、草和层间植物的层次划分,我国亚热带常绿阔叶林乔木层本身还可分为2~3个亚层^[20,22],这种自然成层特性体现了林木高生长策略的差异、代表着林木在光资源竞争中的地位,为研究生长在不同林层的林木间的关联性提供了天然分组,但是相关研究开展较少。调查取得物种出现或者不出现资料、选择某(几)个统计指标判断物种间的关联性(随机的、正的或负的关联)是研究种间关联性的一般步骤^[2,8,10,16-18],近期研究者提出了概率模型方法^[23],以克服常见指标易发生两类错误(第I类错误,将相互关系为随机的误判为正或负关联的;第II类错误,把正或负关联的误判为随机的)的不足,但该方法在森林群落研究中的应用不多。

本研究选择福建省建瓯市万木林自然保护区内两个典型中亚热带天然阔叶林群落为对象,主要采用概率模型方法^[23]研究乔木层及各亚层组成种之间的关联性,目的是为当地的生物多样性保育实践提供理论依据。

1 研究区概况

建瓯万木林省级自然保护区(27°02'28"~27°03'32" N、118°08'22"~118°09'23" E)位于福建省北部建瓯市境内,是1956年林业部划定的全国首批19个天然林禁伐区之一,至今已经有600多年有记载的封禁保护史^[24]。保护区位于闽北武夷山和鹫峰山之间,面积189 hm²,属中亚热带季风气候,年均气温18.7℃,年降水量1670 mm,相对湿度81%,全年无霜期277 d,日照时数1812.7 h,保护区属低海拔丘陵山地,海拔230~556 m,土壤为花岗岩发育的红壤。根据历次调查统计,现有已鉴定的维管束植物168科618属1331种(含68个亚/变种)。其中木本植物559种(乔木树种253种),半木本植物10种,草本植物762种;蕨类植物34科63属151

种,种子植物134科555属1180种(裸子植物7科13属15种,被子植物127科542属1165种)。

2 研究方法

2.1 数据收集

在保护区内选择较平坦的典型天然林群落地段,设置面积为50 m×100 m的长方形样地2块,它们满足中亚热带天然阔叶林理想结构特征的量化指标^[25],其中1号样地为木荷(*Schima superba*)-栲类(*Castanopsis*)群落,2号样地为浙江桂(*Cinnamomum chekiangense*)-木荷群落。将每块样地划分为50个100 m²的样方,对胸径≥5 cm的木本植物进行每木调查,测定与记录种名、胸径、树高和冠幅;按最大受光面法^[26]现场判断并记录林木的层次归属。

2.2 数据分析

首先,根据最大受光面法^[26]将样地乔木层划分为上下两个亚层,上层为受光层(light receiving layer, LRL:由树冠可接受到垂直光照的林木组成),下层为非受光层(non-light receiving layer, NLRL:由树冠接受不到垂直光照的林木组成),根据实测树高数据和现地林层判断结果,确定受光层与非受光层间的临界高度。然后,使用方差比率法^[27]分析各层(乔木层整体,和乔木层的两个亚层—受光层和非受光层)组成种的总关联性,使用概率模型法^[23,28]分析各层成对树种之间关联性,公式如下:

1) 方差比率法

$$\sigma_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i)$$
$$S_T^2 = (1/N) \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$$
$$VR = S_T^2 / \sigma_T^2$$

式中: σ_T^2 表示物种相对频率的方差, P_i 为物种*i*(*i*=1, 2, ..., *S*)的相对频率, $P_i = n_i / N$, n_i 为物种*i*出现的样方数,*N*为总样方数,*S*为总物种数; S_T^2 表示物种数的方差, T_j (*j*=1, 2, ..., *N*)表示每个样方内的物种总数,*t*表示所有样方的平均物种数^[27]。

VR即为方差比率,当VR=1时,表示相互独立,如果VR>1则总关联性为正,VR<1则总关联性为负。可通过*W*统计量($W = VRN$)检验VR是否显著大于或者小于1。若总体无关联,则*W*以90%的概率落在区间($\chi^2_{(f=N,0.95)}, \chi^2_{(f=N,0.05)}$)内。

2) 概率模型法

$$P_j = \frac{\binom{N_1}{j} \binom{N - N_1}{N_2 - j}}{\binom{N}{N_2}}$$

式中: N_1 表示出现物种 1 的样方数, N_2 表示出现物种 2 的样方数, N 表示总样方数。 $\binom{N_1}{j}$ 表示在所有样方中有 N_1 个出现物种 1 的样方情况下选出 j 个 ($j=1,2,\cdots,N_1$) 这种样方的取法, $\binom{N-N_1}{N_2-j}$ 表示有 $N-N_1$ 个出现物种 2 但不出现物种 1 的样方情况下,从中选出 N_2-j 个这种样方的取法。公式的分子(即 $\binom{N_1}{j}\binom{N-N_1}{N_2-j}$)表示选出 j 个含有物种 1 和物种 2 的样方的取法;分母 $\binom{N}{N_2}$ 表示从总数 N 个样方中选出 N_2 个出现物种 2 样方的取法,从而 P_j 表示在两个物种一起出现在 j 个样方情况下,在 N_2 个出现物种 2 的样方中同时出现物种 1 的样方的比例。使用 R 软件的 cooccur 软件包,分析同时出现的频率

大于 1 的成对树种的关联性^[28]。

3 结果与分析

3.1 群落基本特征

两块样地受光层与非受光层分界面高度分别为 16.5 和 16.0 m,受光层内林木数量不及非受光层林木数量的 1/2,但受光层林木个体更为高大、冠幅更宽、蓄积量也远大于非受光层(表 1)。1 号样地乔木层、受光层和非受光层的丰富度及多样性均高于 2 号样地相应的层次(表 1)。1 号样地中胸径最大的单株为观光木(*Tsoongiodendron odorum*),直径 109.2 cm(高 30.0 m),最高的为乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis*),树高 40.0 m(直径 108.3 cm);2 号样地中胸径最大的为 1 株木荷,直径 81.5 cm(高 33.5 m),最高的为另一株木荷,树高 38.0 m(直径 80.8 cm)。

表 1 群落基本特征
Tab.1 Basic characteristics of the communities

样地 Sample plot	林层 Forest layer	密度/ (株·hm ⁻²) Density/ (tree·ha ⁻¹)	林分平均 直径 Stand mean DBH/cm	林分平均 树高 Stand mean height/m	平均冠幅 Mean crown width/m	蓄积量/ (m ³ ·hm ⁻²) Volume/ (m ³ ·ha ⁻¹)	丰富度 Richness	Shannon 指数 Shannon index
1	乔木层 Arbor layer	1 012	23.8	26.10	—	513.359 7	65	5.04
1	受光层 Light receiving layer (LRL)	280	41.9	28.52	8.25	473.180 0	33	4.34
1	非受光层 Non-light receiving layer (NLRL)	732	10.7	12.05	3.79	40.179 7	56	4.86
2	乔木层 Arbor layer	1 056	22.6	24.93	—	468.140 2	53	4.59
2	受光层 LRL	304	39.2	27.08	6.96	433.851 9	30	3.63
2	非受光层 NLRL	752	10.0	11.53	3.36	34.288 3	47	4.41

3.2 种间关联性

3.2.1 总关联性

因为方差比率(VR)值为 0.792<1,且 $\chi^2_{0.95}<W=39.587<\chi^2_{0.05}$,所以 1 号样地 65 个树种总体为

不显著负关联(表 2)。根据 VR 值和 W 统计量计算结果(表 2),2 号样地 53 个树种总体也是不显著负关联。

由于受光层林木树体高大、树冠连续、几乎覆盖

表 2 整体关联性
Tab.2 Total species association

样地 Sample plot	层次 Forest layer	方差比率 VR	W 统计量 W statistic	关联性 Association	VR 偏离 1 VR deviated from 1
1	乔木层 Arbor layer	0.792	39.587	负 Negative	否 None significance
1	受光层 LRL	0.702	35.110	负 Negative	否 None significance
1	非受光层 NLRL	1.252	62.588	正 Positive	否 None significance
2	乔木层 Arbor layer	0.938	46.922	负 Negative	否 None significance
2	受光层 LRL	0.562	28.099	负 Negative	是 Significant
2	非受光层 NLRL	0.996	49.792	负 Negative	否 None significance

注 Notes: $\chi^2_{(\alpha=0.95,f=50)}=34.764$, $\chi^2_{(\alpha=0.05,f=50)}=67.505$ 。

整个群落,与非受光层林木相比,受光层林木在光资源竞争中占有明显的竞争优势,而且受光层蓄积量占乔木层总蓄积量的 90% 以上(表 1),对整个群落起控制作用。因此乔木层的总体关联性类型主要取决于受光层:1、2 号样地乔木层总关联性的类型与受光层的总关联性类型一致,均为负关联(表 2)。

在 1 号样地,受光层的总关联强度应强于非受光层,否则 1 号样地乔木层的总关联性类型将与非受光层一致,而不是与受光层的关联性类型一致;在 2 号样地,受光层总体关联性显著而非受光层总体关联性不显著,也说明受光层总关联性强度较非受光层强。可见,调查群落乔木层总体关联性的强度也主要取决于受光层,但是非受光层林木组成更丰富、数量更多(表 1)、对受光层具有一定“稀释”作用,既降低了受光层对乔木层的决定作用。

3.2.2 种对间的关联性

在两块样地的乔木层、受光层和非受光层中,同时出现的频率小于 1 的种对都占较大的比例(79.3%~94.3%),而且在剩余用于分析关联类型与显著性的种对中,大部分种对是相互独立的,只有少量种对(占分析种对数的 1.9%~6.7%)有显著或极显著关联,具体分析如下:

1)1 号样地。该样地乔木层共有 65 个树种,可组成 2 080 个成对树种组合,简称“种对”(下同),其中有 1 790 个种对(占总数的 86.1%)出现在同一样方的频率小于 1,关系松散,因此只分析其余 290 个种对。在 290 个种对中,只有 17 对(占 5.9%)有显著或极显著关联,包括 9 对正关联和 8 对负关联(表 3),其余 273 对两两相互独立。1 号样地受光层有 33 个树种、组成 528 个种对,同样原因舍弃 498 对(占总数的 94.3%)、只取 30 个种对用于分析,30 对中只有 2 对(占 6.7%)有显著负关联(表 3),其余 28 对两两相互独立;非受光层 56 个树种可组成 1 540 个种对,舍弃 1 385 对(占 89.9%)、只取 155 对用于分析,155 对中只有 8 对(占 5.2%,含 7 对正关联、1 对负关联)显著关联(表 3),147 对两两相互独立。

1 号样地乔木层中显著或极显著关联的种对中,新木姜子(*Neolitsea aurata*)出现了 7 次,出现次数最多,且多数(5 对)为正关联(表 3)。按《中国植被》(1980)中生活型系统^[20]的划分,新木姜子为中乔木,在样地中为伴生树种,与其显著关联的也以在群落中居从属地位的乔木(如香冬青(*Ilex suaveolens*))或灌木(如细枝桉(*Eurya loquiana*))为主(表 3);此外,新木姜子在受光层、非受光层关联显著或极显著的种对中也出现次数最多的种,

且同样以正关联为主(6 对)。木姜子(*Litsea pungens*)在乔木层显著或极显著关联的种对中出现 4 次(正、负各 2 对),排在新木姜子之后(表 3)。木姜子为落叶小乔木,它分别与罗浮柿(*Diospyros morrisiana*)和新木姜子极显著正关联,与红皮树(*Styrax suberifolius*)和福建山矾(*Symplocos fukienensis*)显著负相关。细枝桉与细齿叶桉(*Eurya nitida*)为同属的、近中生性灌木(或小乔木),两者与新木姜子均为显著正关联,但前者与样地中的优势种木荷显著正相关,后者与木荷显著负相关(表 3),考虑到木荷为大乔木且后期喜光,推测细枝桉或细齿叶桉与木荷应为正关联或相互独立。猴欢喜(*Sloanea sinensis*)为中乔木,在样地中数量(82 株)和频度(37)均为最大,分别与灌木黄瑞木(*Adinandra millettii*)、大乔木香冬青(*Ilex suaveolens*)、中乔木新木姜子显著负关联。

受光层显著正、负关联的种对数之比为 0:2(表 3),与受光层总体关联为负的结果(表 2)一致;非受光层显著正、负关联的种对数之比为 7:1(表 3),与非受光层总体关联为正的结果(表 2)一致。

2)2 号样地。该样地乔木层 53 个树种可组成 1 378 个种对,同样原因舍弃 1 093 对(占 79.3%),只取其中 285 对用于分析,285 个种对中只有 10 对(占 3.5%,正、负关联的均为 5 对)有显著关联,其余 275 对两两相互独立。受光层 30 个树种可组成 435 个种对,舍弃 409 对(占 94.0%)、剩余 26 对用于分析,26 对中只有 1 对显著负关联(占 3.8%),其余 25 对两两相互独立。非受光层 47 个树种组成 1 081 个种对,舍弃 924 对(占 85.5%)、取剩余 157 对用于分析,157 个种对中只有 3 对(占 1.9%,含 1 对正关联、2 对负关联)显著或极显著关联(表 4),其余 154 对两两相互独立。

2 号样地显著或极显著关联的种对数较 1 号样地少,乔木层中显著正关联和显著负关联的种对数均为 5 对,其中木姜子和山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*)出现次数较多,分别是 3 次和 2 次,其余树种只出现 1 次(表 4)。乔木层中的优势种浙江桂、木荷分别与香冬青、猴欢喜显著负关联。在受光层,浙江桂与猴欢喜显著负关联。在非受光层,山杜英与灌木弯蒴杜鹃(*Rhododendron henryi*)显著正关联,与小乔木光叶山矾(*Symplocos lancifolia*)负关联,光叶山矾与猴欢喜也为负关联(表 4)。

受光层显著正、负关联的种对数之比为 0:1,显著负关联的种对中包括群落共建种浙江桂(表 4),与受光层总体负关联的结果(表 2)一致。非受光层显著正、负关联的种对数之比为 1:2,显著正关联的

种对为山杜英(共 29 株,频度为 17)—弯蒴杜鹃(共 3 株,频度为 3),显著负关联的为山杜英—光叶山矾和猴欢喜—光叶山矾,其中光叶山矾 13 株、频度为 11,猴欢喜 30 株、频度为 18,因此非受光层总关联为负(表 2)。

表 3 1 号样地各层中显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$) 关联的种对

Tab.3 Species pairs with significant ($P<0.05$) and very significant ($P<0.01$) association in sample plot 1

层次	物种 1	物种 2	关联性	P 值	层次	物种 1	物种 2	关联性	P 值
Layer	Species 1	Species 2	Association	P value	Layer	Species 1	Species 2	Association	P value
乔木层 Arbor layer	罗浮柿	木姜子	正 Positive	0.009 2	乔木层 Arbor layer	毡毛泡花树	福建山矾	负 Negative	0.028 2
乔木层 Arbor layer	细枝柃	新木姜子	正 Positive	0.016 9	乔木层 Arbor layer	新木姜子	猴欢喜	负 Negative	0.023 7
乔木层 Arbor layer	细枝柃	木荷	正 Positive	0.022 6	乔木层 Arbor layer	新木姜子	光叶山矾	负 Negative	0.004 0
乔木层 Arbor layer	庆元冬青	新木姜子	正 Positive	0.023 7	受光层 LRL	猴欢喜	香冬青	负 Negative	0.046 3
乔木层 Arbor layer	香冬青	桂北木姜子	正 Positive	0.029 7	受光层 LRL	猴欢喜	新木姜子	负 Negative	0.046 3
乔木层 Arbor layer	三花冬青	新木姜子	正 Positive	0.049 9	非受光层 NLRL	米楮	福建山矾	正 Positive	0.042 6
乔木层 Arbor layer	木姜子	新木姜子	正 Positive	0.004 1	非受光层 NLRL	新木姜子	细枝柃	正 Positive	0.048 8
乔木层 Arbor layer	桂北木姜子	红皮树	正 Positive	0.040 0	非受光层 NLRL	新木姜子	庆元冬青	正 Positive	0.030 4
乔木层 Arbor layer	毡毛泡花树	新木姜子	正 Positive	0.021 3	非受光层 NLRL	新木姜子	木姜子	正 Positive	0.015 1
乔木层 Arbor layer	黄瑞木	猴欢喜	负 Negative	0.014 6	非受光层 NLRL	新木姜子	笔罗子	正 Positive	0.048 8
乔木层 Arbor layer	浙江桂	野含笑	负 Negative	0.046 0	非受光层 NLRL	新木姜子	红皮树	正 Positive	0.048 8
乔木层 Arbor layer	细齿叶柃	木荷	负 Negative	0.046 4	非受光层 NLRL	新木姜子	尖叶水丝梨	正 Positive	0.041 6
乔木层 Arbor layer	木姜子	红皮树	负 Negative	0.049 7	非受光层 NLRL	新木姜子	光叶山矾	负 Negative	0.033 7
乔木层 Arbor layer	木姜子	福建山矾	负 Negative	0.039 4					

注 Notes:物种名 Species name; 罗浮柿 *Diospyros morrisiana*; 细枝柃 *Eurya loquaiana*; 细齿叶柃 *E. nitida*; 庆元冬青 *Ilex qingyuanensis*; 香冬青 *I. suaveolens*; 三花冬青 *I. triflora*; 木姜子 *Litsea pungens*; 桂北木姜子 *L. subcoriacea*; 新木姜子 *Neolitsea aurata*; 毡毛泡花树 *Meliosma rigida* var. *pannosa*; 黄瑞木 *Adinandra millettii*; 浙江桂 *Cinnamomum chekiangense*; 木荷 *Schima superb*; 红皮树 *Styrax suberifolius*; 猴欢喜 *Sloanea sinensis*; 野含笑 *Michelia skinneriana*; 福建山矾 *Symplocos fukienensis*; 光叶山矾 *S. lancifolia*; 米楮 *Castanopsis carlesii*; 笔罗子 *Meliosma rigida*; 尖叶水丝梨 *Sycopsis dunnii*.

表 4 2 号样地各层中显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$) 关联的种对

Tab.4 Species pairs with significant ($P<0.05$) and very significant ($P<0.01$) association in sample plot 2

层次	物种 1	物种 2	关联性	P 值	层次	物种 1	物种 2	关联性	P 值
Layer	Species 1	Species 2	Association	P value	Layer	Species 1	Species 2	Association	P value
乔木层 Arbor layer	米楮	乐东拟单性木兰	正 Positive	0.030 42	乔木层 Arbor layer	庆元冬青	木姜子	负 Negative	0.043 84
乔木层 Arbor layer	拉氏栲	山黄皮	正 Positive	0.031 76	乔木层 Arbor layer	木荷	猴欢喜	负 Negative	0.018 62
乔木层 Arbor layer	山杜英	木姜子	正 Positive	0.026 55	乔木层 Arbor layer	猴欢喜	光叶山矾	负 Negative	0.024 83
乔木层 Arbor layer	三花冬青	木姜子	正 Positive	0.047 70	受光层 LRL	浙江桂	猴欢喜	负 Negative	0.025 99
乔木层 Arbor layer	毡毛泡花树	野含笑	正 Positive	0.048 26	非受光层 NLRL	山杜英	弯蒴杜鹃	正 Positive	0.034 69
乔木层 Arbor layer	浙江桂	香冬青	负 Negative	0.048 81	非受光层 NLRL	山杜英	光叶山矾	负 Negative	0.005 18
乔木层 Arbor layer	山杜英	光叶山矾	负 Negative	0.024 83	非受光层 NLRL	猴欢喜	光叶山矾	负 Negative	0.034 54

注 Notes:物种名 Species name; 米楮 *Castanopsis carlesii*; 拉氏栲 *C. lamontii*; 山杜英 *Elaeocarpus sylvestris*; 香冬青 *Ilex suaveolens*; 三花冬青 *I. triflora*; 庆元冬青 *I. qingyuanensis*; 毡毛泡花树 *Meliosma rigida* var. *pannosa*; 浙江桂 *Cinnamomum chekiangense*; 乐东拟单性木兰 *Parakmeria lotungensis*; 山黄皮 *Randia cochinchinensis*; 木姜子 *Litsea pungens*; 野含笑 *Michelia skinneriana*; 光叶山矾 *Symplocos lancifolia*; 木荷 *Schima superb*; 猴欢喜 *Sloanea sinensis*; 弯蒴杜鹃 *Rhododendron henryi*.

4 讨 论

在调查群落中,由于受光层林木与非受光层林木的光资源竞争为不对称的或一边倒的(one-sided)

竞争^[29],受光层林木在竞争中优势地位明显,而且受光层蓄积量占乔木层的 90% 以上(表 1),因此受光层对整个群落具有控制作用,受光层的总关联性影响整个乔木层的总关联性——调查群落的受光层

都是总体负关联,导致乔木层总关联性也为负(表 2)。

本研究中,调查样地为生境相对均匀的局域群落,是大样地研究^[30-31]的一种补充。两群落的组成种都较为丰富(表 1),各层(乔木层整体、受光层或非受光层)成对树种的组合数量众多,但是至少 79% 的种对同时出现的样方数小于 1,这些树种之间的关系是松散的;剩余种对中,大多数(93% ~ 98%)相互独立,只有少量种对表现出显著关联(表 3、4),暗示两个群落都是受随机作用控制,与 Bruelheide 等^[32]对古田山常绿阔叶林次生演替系列的研究结果一致,他们的研究发现局地物种丰富性和物种组成的主要成因是扩散迁移;Both 等^[33]乔木树种幼苗的研究结果也支持随机过程塑造群落的结论。调查群落乔木层或两个亚层中的大部分组成种间无特定关联或相互独立的现象,可以用随机稀疏效应解释——物种丰富的群落,随机作用可稀释物种之间的关联性,导致物种与物种之间趋于相互独立^[34-35],因为物种越丰富,每一个物种的密度就越低,从而降低一个物种出现在另一物种周围的机会^[36-37]。

5 结 论

受光层对调查的典型群落具有控制作用,受光层为总体负关联,引起了乔木层的总体负关联。乔木层中约 80% 的组成树种不出现在同一样方,剩余树种的种间关联又以相互独立为主,只有个别树种之间有显著或正或负的关联,暗示调查的两个典型中亚热带天然阔叶林群落内都是随机作用占主导。

新木姜子和猴欢喜在调查群落显著关联的种对中出现较多,新木姜子与其他树种主要为正关联,猴欢喜与其他树种全部为负关联。这种统计学意义的显著关联性是否具有生物学意义,是否对群落水平的生物多样性保护和以天然林为模板的近自然经营实践有所启发,有待于进一步的深入研究予以解答。

参 考 文 献

[1] CALLAWAY R M, WALKER L R. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities [J]. Ecology, 1997, 78 (7) : 1958-1965.

[2] 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, 41 (11) : 1239-1244.

PENG S L, ZHOU H C, GUO S C, et al. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan [J]. Acta Botanica Sinica, 1999, 41 (11) : 1239-1244.

[3] CALLAWAY R M, BROOKER R W, CHOLER P, et al. Positive interactions among alpine plants increase with stress [J]. Nature, 2002, 417 : 844-848.

[4] CHAMBERLAIN S A, BRONSTEIN J L, RUDGERS J A. How context dependent are species interactions? [J]. Ecology Letters, 2014, 17 (7) : 881-890.

[5] PATERNO G B, SIQUEIRA FILHO J A, GANADE G. Species-specific facilitation, ontogenetic shifts and consequences for plant community succession [J]. Journal of Vegetation Science, 2016, 27 (3) : 606-615.

[6] MORIN P J. Community ecology [M]. 2nd ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2011 : 29-67, 185, 205.

[7] 孙祯元,郜超,贾艳梅,等. 榆林沙地植物种间联结及共生利害辨析 [J]. 北京林业大学学报, 2015, 37 (11) : 41-47.

SUN Z Y, GAO C, JIA Y M, et al. Analysis of mutual benefit and damage of interspecific association of plant species in sandy area in Yulin, Shaanxi of western China [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37 (11) : 41-47.

[8] 洪伟,陈鸣煊. 闽北主要阔叶树种种间联结测定及其应用 [J]. 林业科学, 1990, 26 (3) : 175-181.

HONG W, CHEN M X. Calculation and application of interspecific association of broad-leaved trees in the north Fujian [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1990, 26 (3) : 175-181.

[9] BERGOTTINI V M, HERVÉ V, SOSA D A, et al. Exploring the diversity of the root-associated microbiome of *Ilex paraguariensis* St. Hil. (Yerba Mate) [J]. Applied Soil Ecology, 2017, 109 : 23-31.

[10] 罗梅,郑小贤. 福建将乐林场常绿阔叶次生林主要种群种间联结性研究 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2016, 44 (8) : 135-142.

LUO M, ZHENG X X. Inter-specific correlation of main populations in evergreen broad-leaved secondary forest in Jiangle Forest Farm [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2016, 44 (8) : 135-142.

[11] 胡理乐,江明喜,党海山,等. 从种间联结分析濒危植物毛柄小勾儿茶在群落中的地位 [J]. 植物生态学报, 2005, 29 (2) : 258-265.

HU L L, JIANG M X, DANG H S, et al. Community studies on the status of the endangered plant *Berchemiella wilsonii* var. *pubipetiolata*, using interspecific association analysis [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2005, 29 (2) : 258-265.

[12] WALKER L R, VITOUSEK P M. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii [J]. Ecology, 1991, 72 (4) : 1449-1455.

[13] KUEBBING S E, NUÑEZ M A. Negative, neutral, and positive interactions among nonnative plants: patterns, processes, and management implications [J]. Global Change Biology, 2015, 21 (2) : 926-934.

[14] 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究 [M]. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988 : 4-7.

ZHONG Z C. Ecology study on evergreen broadleaved forest [M]. Chongqing: Southwest China Normal University Press, 1988 : 4-7.

[15] 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.

HE J S, CHEN W L, LI L H. Community diversity of the main

- types of the evergreen broad-leaved forest in the eastern part of the middle subtropical China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(4): 303-311.
- [16] 王伯荪, 彭少麟. 鼎湖山森林群落分析 II: 物种联结性[J]. 中山大学学报(自然科学版), 1983(4): 29-35.
WANG B S, PENG S L. Analysis on the forest communities of Dinghushan (II): species association [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1983(4): 29-35.
- [17] 谢亮秀, 游水生, 吴启奎. 米槠群落优势种群间联结性研究[J]. 内蒙古林学院学报(自然科学版), 1999, 21(2): 31-34.
XIE L X, YOU S S, WU Q L. Research of interspecific association on the dorminant 15 populations of *Castanopsis carlesii* community in Fujian Wupin [J]. *Journal of Inner Mongolia Forestry College*, 1999, 21(2): 31-34.
- [18] 黄云鹏. 武夷山米槠林主要树种种间关联性[J]. 山地学报, 2008, 26(6): 692-698.
HUANG Y P. Studies on the relationship of dominant species in the *Castanopsis carlesii* forest in Wuyishan Scenery District [J]. *Journal of Mountain Science*, 2008, 26(6): 692-698.
- [19] 金俊彦, 覃文更, 谭卫宁, 等. 濒危植物单性木兰群落主要种群种间联结性研究[J]. 西部林业科学, 2013, 42(3): 86-94.
JIN J Y, QIN W G, TAN W N, et al. Interspecific association among dominant populations in endangered plant *Kmeria septentrionalis* communities [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2013, 42(3): 86-94.
- [20] 中国植被编委会. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 279-306.
Vegetation of China Editorial Committee. *Vegetation of China* [M]. Beijing: Science Press, 1980: 279-306.
- [21] 陈灵芝, 陈清朗, 刘文华. 中国森林多样性及其地理分布[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 132-159.
CHEN L Z, CHEN Q L, LIU W H. Forest diversity and its geographical distribution in China [M]. Beijing: Science Press, 1997: 132-159.
- [22] 黄清麟, 李元红. 中亚热带天然阔叶林可持续经营的若干问题[J]. 福建林学院学报, 2000, 20(1): 1-4.
HUANG Q L, LI Y H. Several problems about sustainable management of natural broad-leaved forest in the mid-subtropical zone [J]. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2000, 20(1): 1-4.
- [23] VEECH J A. A probabilistic model for analysing species co-occurrence [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(2): 252-260.
- [24] 何友钊. 建瓯县万木林保护区史事考 [M] // 中国林学会林业史学会. 林史文集(第一辑). 北京: 中国林业出版社, 1990.
HE Y Z. Examining for the historical events in Wanmulin Nature Reserve [M] // Society of Forestry Historiography of Chinese Society of Forestry. *Corpus of Forestry Historiography I*. Beijing: China Forestry Publishing House, 1990.
- [25] 黄清麟, 李志明, 郑群瑞. 福建中亚热带天然阔叶林理想结构探讨[J]. 山地学报, 2003, 21(1): 116-120.
HUANG Q L, LI Z M, ZHENG Q R. A discussion on the ideal structure of natural broad-leaved forest in the mid-subtropical zong of Fujian Province [J]. *Journal of Mountain Science*, 2003, 21(1): 116-120.
- [26] 庄崇洋, 黄清麟, 马志波, 等. 中亚热带天然阔叶林林层划分新方法: 最大受光面法 [J]. *林业科学*, 2017, 53(3): 1-11.
ZHUANG C Y, HUANG Q L, MA Z B, et al. A new method of storey identification of natural broad-leaved forests in mid-subtropical zone: maximum light receiving plane [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(3): 1-11.
- [27] SCHULTER D. A variance test for detecting species associations with some example applications [J]. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005.
- [28] GRIFFITH D M, VEECH J A, MARSH C J. Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R [J]. *Journal of Statistical Software*, 2016, 69(2): 1-17.
- [29] ASCHEHOUG E T, BROOKER R, ATWATER D Z, et al. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 263-281.
- [30] 马克平. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径 [J]. *生物多样性*, 2011, 19(2): 125-126.
MA K P. Assessing progress of biodiversity conservation with monitoring approach [J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(2): 125-126.
- [31] 宋永昌, 阎恩荣, 宋坤. 中国常绿阔叶林 8 大动态监测样地植被的综合比较 [J]. *生物多样性*, 2015, 23(2): 139-148.
SONG Y C, YAN E R, SONG K. Synthetic comparison of eight dynamics plots in evergreen broadleaf forests, China [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(2): 139-148.
- [32] BRUELHEIDE H, BÖHNKE M, BOTH S, et al. Community assembly during secondary forest succession in a Chinese subtropical forest [J]. *Ecological Monographs*, 2011, 81(1): 25-41.
- [33] BOTH S, FANG T, BÖHNKE M, et al. Lack of tree layer control on herb layer characteristics in a subtropical forest, China [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2011, 22(6): 1120-1131.
- [34] WIEGAND T, HUTH A, GETZIN S, et al. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity [J]. *Proceedings of the Royal Society (Biological Sciences)*, 2012, 279: 3312-3320.
- [35] WANG X G, WIEGAND T, KRAFT N J B, et al. Stochastic dilution effects weaken deterministic effects of niche-based processes in species rich forests [J]. *Ecology*, 2016, 97(2): 347-360.
- [36] HUBBELL S P. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence [J]. *Ecology*, 2006, 87(6): 1387-1398.
- [37] PUNCHI-MANAGE R, WIEGAND T, WIEGAND K, et al. Neighborhood diversity of large trees shows independent species patterns in a mixed dipterocarp forest in Sri Lanka [J]. *Ecology*, 2015, 96(7): 1823-1834.

(责任编辑 赵 勃
责任编辑委 臧润国)