

喀斯特森林恢复过程中优势乔木树种种间联结性分析

杨春玉¹, 刘绍飞², 喻理飞¹

(1. 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 贵州茂兰国家级自然保护区 管理局, 贵州 荔波 558400)

摘要: 采用 2×2 列联表、 χ^2 检验、Ochiai 指数等方法定量分析了在茂兰国家级自然保护区喀斯特森林自然恢复过程中乔灌木过渡阶段、乔林阶段和顶极阶段群落主林层优势树种的种间联结性。结果表明: 从乔灌木过渡阶段、乔林阶段到顶极阶段, 群落的总体种间关联性呈无关联性→正关联性→显著正关联性, 反映了树种间竞争分化的过程; 树种种间联结性从负联结低关联度的种对为主, 发展到以正联结高关联度种对为主的变化规律, 反映了从乔灌木过渡、乔林阶段和顶极阶段群落主林层树种间关系从相对独立、相互排斥的关系, 经种间充分竞争, 逐渐形成相互依存关系的发展过程。讨论了种间联结性形成原因, 提出了高度异质、极端脆弱的喀斯特地区, 群落种间联结性深入研究的途径。表 6 参 14

关键词: 森林生态学; 种间联结; 优势乔木树种; 森林恢复过程; 喀斯特

中图分类号: S718.5

文献标志码: A

文章编号: 1000-5692(2010)01-0044-07

Interspecific associations of dominant tree species with restoration of a karst forest

YANG Chun-yu¹, LIU Shao-fei², YU Li-fei¹

(1. Forestry College, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China; 2. Management Office, Maolan National Nature Reserve, Libo 558400, Guizhou, China)

Abstract: Using analysis of variance, Ochiai and 2×2 contingency table, we analyzed quantitatively the interspecific associations of dominant species in several communities during the forest succession in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province. Through analyzing the association of species, we know that from shrub arbor stage to forest stage to climax stage, the interspecific association of community changes from no correlation to positive correlation to signification and this change reflects the process of species competition and differentiation. The species connection turns from minus and low correlation to positive and high correlation, and this laws of development reflects the transition of the dominant species interspecific associations from mutual independence and exclusion to mutual dependence by the complete competition during the forest succession from the shrub arbor stage to forest stage to the climax stage. We discussed the formative reasons of interspecific association and put forward a study way of the interspecific association in karst areas with high degree of heterogeneity and extreme fragility. [Ch, 6 tab. 14 ref.]

Key words: forest ecology; interspecific association; dominant forest species; forest succession; karst

种间联结指不同物种在空间分布上的相互关联性, 是对物种在不同生境中相互影响相互作用所形成的有机联系的反映, 对揭示种间相互作用和群落的组成及动态具有重要的意义。在贵州生境复杂的喀斯特森林区对种间联结性研究还较少, 已有的研究报道^[1-2]集中于喀斯特森林恢复过程中所有植物

收稿日期: 2008-12-16; 修回日期: 2009-04-07

基金项目: “十一五” 国家科学技术支撑计划项目(2006BAC01A09-1); 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2006CB403206); 贵州省优秀科技青年人才培养计划项目(2005-0529); 贵州省省长基金项目(2001-3)

作者简介: 杨春玉, 从事森林生态等研究。E-mail: cunyuyang@yahoo.com.cn。通信作者: 喻理飞, 教授, 博士生导师, 从事森林生态和恢复生态等研究。E-mail: gdyulifei@163.com

之间的种间关系的探索，而森林群落自然恢复发生于建群层乔木优势树种之间替代，针对乔木层树种间关系开展研究，对揭示南方喀斯特森林恢复规律，指导退化森林恢复与重建有重要意义。

1 自然条件与植被概况

研究地为贵州省茂兰国家级自然保护区。25°09'20" ~ 25°20'50"N，107°52'10" ~ 108°05'40"E。主要出露岩石为纯质石灰岩和白云岩，属裸露型喀斯特地貌。该区年平均气温为 18.3 ℃，有效积温 5 767.9 ℃；年降水量为 1 320.5 mm；年均相对湿度为 80%；年日照时数为 1 272.8 h，日照百分率 29%，属中亚热带季风湿润气候。区内土壤以黑色石灰土为主，土层浅薄且不连续。原生性植被为常绿阔叶混交林，现存植被包含自然恢复各阶段的群落类型。区内退化群落的自然恢复过程分为草本群落、草灌群落、灌丛灌木、乔灌过渡、乔林和顶极群落阶段等 6 个恢复阶段^[1]。笔者选择已形成林分的乔灌过渡阶段、乔林阶段和顶极群落阶段的群落开展研究。各阶段群落特征如下：

乔灌过渡阶段群落特征：群落高度为 7 ~ 12 m，向乔、灌、草本层分化，乔木层郁闭度为 0.4 ~ 0.5，灌木层盖度为 65% ~ 70%，草本层盖度为 15% ~ 20%。主要木本植物有川钓樟 *Lindera pulcherima*，圆果化香 *Platycarva longines*，香叶树 *Lindera communis*，黄连木 *Pistacia chinensis*，天峨槭 *Acer wangchii*，鸡仔木 *Sinoadina racemosa*，野柿 *Diospyros kaki* var. *sylvestris*，青冈 *Cyclobalanopsis glauca*，朴树 *Celtis sinensis*，短萼海桐 *Pittosporum brevicalyx*，齿叶黄皮 *Clausena dunniana*，青篱柴 *Tirpitzia sinensis*，齿叶铁仔 *Myrsine semiserrata* 等；草本植物有蔓草 1 种 *Carex* sp.，冷水花 *Pilea notata*，肾蕨 *Nephrolepis auriculata*，江南卷柏 *Selaginella moellendorffii*，石韦 *Pyrrosia lingua*，吊石苣苔 *Lysionotus pauciflorus*，茜草 *Rubia cordifolia* 等。

乔林阶段群落特征：群落高度为 14 ~ 18 m，乔、灌、草本层分化明显，乔木层郁闭度为 0.6 ~ 0.8，灌木层盖度为 45% ~ 50%，草本层盖度为 15% ~ 20%。主要木本植物有光皮柞木 *Cornus wilsoniana*，香叶树，野柿，翅荚香槐 *Cladrastis polycarpa*，南酸枣 *Choerospondias axillaris*，短萼海桐，圆果化香，天峨槭，丝栗栲 *Castanopsis fargesii*，十大功劳 *Mahonia* sp.，苦木 *Picrasma quassioides* 和齿叶黄皮等。草本植物有冷水花，马蓝 *Strobilanthes cusia*，肾蕨和蔓草 1 种，翠云草 *Selaginella uncinata*，江南卷柏等。

顶极群落阶段群落特征：群落高度为 15 ~ 20 m，具有明显的层间植物，乔木层郁闭度为 0.7 ~ 0.9，灌木层盖度为 45%~50%，草本层盖度为 15% ~ 20%。主要木本植物有光皮柞木，短萼海桐，天峨槭，多脉青冈 *yclobalanopsis multinervis*，云贵鹅耳枥 *Carpinus pubescens*，粗柄楠 *Phoebe crassipedicella*，多穗石栎 *Lithocarpus plystachyus*，短叶白楠 *Phoebe neuratha* var. *brevifolia*，长叶木兰 *Magnolia paenetauma*，天仙果 *Ficus erecta* var. *beecheana*，掌叶木 *Handeliodendron bodinieri*，龙须藤 *Bauhinia championii*，巴东荚蒾 *Viburnum henryi*，圆果化香和香叶树等。草本植物有翠云草，马蓝，冷水花，日本蛇根草 *Ophiorrhiza japonica* 和云南羊耳蒜 *Liparis distans* 等。

2 研究方法

2.1 取样方法

采用空间代替时间^[3]的方法，在乔灌过渡阶段、乔林阶段和顶极阶段的森林群落中分别设置 36 个 10 m × 10 m 样方，记录各样方中植株的种名、株数、树高、胸径、冠幅和生境等。

2.2 测度方法

主要研究对象为 3 个阶段的森林群落主林层中重要性在前 10 位树种。树种重要性以树种在森林群落中的重要值确定。树种重要值 = 相对频度 + 相对密度 + 相对显著度^[4]。

种间关联测定以物种在样方中出现、不出现为依据，用 2 × 2 列联表求出种间的共存概率和关联强度。统计内容包括各样地出现的物种数、物种出现的样方数及种对间的出现关系^[5]。

2.2.1 总体关联性检验 根据 Schluter^[6]提出的基于出现一不出现数据的方差比率来检验。其计算公式为：

$$VR = s_T^2 / \sigma_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t) 2 / \sum_{i=1}^s P_i (1 - P_i); t = (T_1 + T_2 + T_3 + \cdots + T_N) / N; P_i = n_i / N。其中：S$$

为总物种数, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的研究物种的总数, n_i 为物种 i 出现的样方数, t 为样方中种的平均数。 $V_R > 1$, 种间为正的净关联; $V_R < 1$, 种间为负的净关联; $V_R = 1$, 则符合所有种间无关联的 0 假设。采用统计量 $W = V_R N$ 来检验 V_R 值偏移 1 的显著程度, 如种间不显著关联, 则 W 落入由下面分布给出的界限 ($\chi_{0.95, N}^2 < W < \chi_{0.05, N}^2$) 内的概率有 90%。

2.2.2 成对物种间联结性检验 根据 2×2 列联表的统计量确定被测成对种间的联结性, 公式为:

$$x^2 = -n(ad - bc)^2 / [(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)]。$$

在下列 2 种情况下, x^2 值被认为是具有偏差的: (1) 2×2 列联表中任一小格期望值小于 1, (2) 多于两小格的期望值小于 5。这种偏差可以应用 Yates 的连续校正系数来纠正^[7]。Yates 系数纠正公式为:

$$x^2 = -n(|ad - bc| - n/2)^2 / [(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)]。$$

其中: n 为取样总数, a 为 2 个物种均出现的样方数, b 和 c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数, d 为 2 个物种均未出现的样方数。当 $ad > bc$ 时为正联结, $ad < bc$ 时为负联结。若 $\chi_i^2 > 3.841$ ($0.01 < P < 0.05$), 则表示种对间联结性显著; 若 $\chi_i^2 > 6.635$ ($P < 0.01$) 则表示种对间联结性极显著。

2.2.3 种间关联度的测定 本研究采用测定 2 个物种关联度较好的 Ochiai 指数, 该指数在无关联时等于 0, 在最大关联时为 1^[8]。Ochiai 指数公式为:

$$I = ad / (\sqrt{a + b} \sqrt{a + c})。$$

3 研究结果

3.1 不同恢复阶段群落主林层的总体关联性分析

群落主林层树种间的整体关联测定结果见表 1。表 1 表明: 乔灌过渡阶段、乔林阶段和顶极阶段的群落的种间的总体关联性的方差均值均大于 1, 但检验统计量 W 差异较大, 经检验 ($\chi_{0.95, N}^2 < W < \chi_{0.05, N}^2$), 分别为无关联性、正关联性和显著正关联性。这一变化规律反映出随退化喀斯特森林自然恢复, 树种竞争分化的过程。乔灌过渡阶段, 群落垂直结构正处于分化阶段, 乔木层不完整, 乔木树种

表 1 不同恢复阶段群落主林层整体关联性

Table1 Overall association of main layers in different recovery stage communities

恢复阶段	方差比率 (V_R)	检验统计量 (W)	临界值 ($\chi_{0.95, N}^2 < W < \chi_{0.05, N}^2$)	测定结果
乔灌阶段	1.056 8	38.044 8	23.30, 50.96	无关联
乔林阶段	2.034 6	73.245 6	23.30, 50.96	正关联
顶极阶段	2.548 5	91.746 0	23.30, 50.96	显著正关联

和个体少, 个体间竞争弱, 乔木层种间总体关联性为无关联; 乔林阶段, 乔木树种多, 个体多且密集, 同处相同层次, 竞争激烈, 总体关联性表现为正关联; 顶极阶段的群落, 乔木层树种经充分竞争分化, 个体间形成相互依存的良好关系, 总体种间关联性表现为显著正关联性。乔木优势树种间关联性这一变化, 印证了“随着植被群落演替的进展, 群落结构及其种类组成将逐渐趋于完善和稳定, 种间关系也将同步趋于正相关, 以求得多物种间的稳定共存”^[9]的观点。

3.2 不同恢复阶段群落主林层中主要种对间的关联性分析

深入分析群落主林层中主要种对间的关联性是理解群落主林层的整体关联性的基础。对乔灌过渡阶段、乔林阶段和顶极阶段的群落主林层中重要值排名前 10 位的优势种(表 2)种对间的关联性进行测定, 结果见表 3 ~ 6。

正联结反映种间相互依赖, 负联结则相互排斥。3 个阶段群落主林层主要树种间共 135 个种对, 其中, 正联结种对 66 对, 负联结种对 60 对, 联结为 0 的种对 9 对, 整体表现为种间相互依赖多于排斥, 但按恢复阶段分析, 各阶段呈现不同的变化。乔灌过渡阶段群落主林层主要树种共 45 个种对(表 3), 其中正联结 16 对, 负联结 29 对, 但均未达到显著相关, 其联结指数(Ochiai 指数)主要集中于 0.4 以下, 种对高达 31 对(表 3), 且多为负联结, 反映树种随机侵入, 种间相互排斥, 物种间的分布具有相对独立性的特点。乔林阶段(表 4)正联结 19 对, 负联结 26 对, 种间正相关种对增加, 负相关减少, 到顶极阶段(表 5), 正联结 31 对, 负联结 14 对, 正相关最多, 占 69%, 2 个阶段的种间联结指数大于 0.4 的种对分别为 19 对和 22 对(表 6), 还出现呈紧密联系有极显著正联结种对(多脉青冈和

长叶木兰, $I = 0.667$)和显著正联结(短萼海桐和天仙果, $I = 0.820$)种对, 反映出种间趋向于相互有利、联系紧密的方向发展。因此, 这种从负联结低关联性的种对为主, 发展到以正联结高关联性种对为主的种对变化规律, 反映了从乔灌过渡阶段、乔林阶段和顶极阶段群落主林层树种间关系从相对独立、相互排斥的关系, 经种间充分竞争, 逐渐形成相互依存关系的发展过程。

4 结论与讨论

随着退化喀斯特森林从乔灌过渡阶段经乔林阶段到顶极阶段恢复, 主林层种间整体关联呈无关联性→正关联性→显著正关联性, 反映了树种间竞争分化的过程, 也反映出群落环境由乔灌阶段的不稳定到乔林阶段的不典型, 发展至顶极状态群落环境的稳定与典型, 也揭示了茂兰喀斯特森林恢复是朝着成熟度高, 结构和功能完善的状态发展。

随着退化喀斯特森林从乔灌过渡阶段经乔林阶段到顶极阶段恢复, 群落主林层的树种间联结关系从相对独立、相互排斥的关系, 经种间充分竞争, 逐渐形成相互依存关系的发展过程。

种间的联结性通常被认为是下列原因引起: ①相似(正联结)与不相似(负联结)的环境需要; ②一个种为另一种创造了定居条件或者前者对后者施加了压力造成了正联结; ③两者在竞争资源中互相排

表 2 不同恢复阶段主要树种重要值

Table 2 Important values of main tree species during different recovery stage communities					
乔灌阶段		乔林阶段		顶极阶段	
树种	重要值	树种	重要值	树种	重要值
圆果化香	0.140 3	光皮楸木	0.403 0	光皮楸木	0.242 8
香叶树	0.131 8	香叶树	0.265 8	短萼海桐	0.212 6
天峨槭	0.126 4	翅荚香槐	0.247 7	云贵鹅耳枥	0.208 5
鸡仔木	0.114 9	南酸枣	0.152 2	多脉青冈	0.163 8
川钧樟	0.102 3	十大功劳	0.124 2	天峨槭	0.141 5
青冈	0.099 2	短萼海桐	0.123 7	粗柄楠	0.138 5
野柿	0.099 1	圆果化香	0.116 5	多穗石栎	0.125 9
朴树	0.092 2	天峨槭	0.110 2	短叶白楠	0.116 1
短萼海桐	0.079 1	丝栗栲	0.104 5	长叶木兰	0.100 0
黄连木	0.078 0	野柿	0.096 6	天仙果	0.095 2
齿叶黄皮	0.077 0	掌叶木	0.084 3	香叶树	0.084 8
青篱柴	0.075 9	苦木	0.084 2	掌叶木	0.082 0
齿叶铁仔	0.073 3	齿叶黄皮	0.075 2	巴东荚蒾	0.081 8

表 3 乔灌过渡阶段群落主林层树种间 Ochiai 指数和 χ^2 -检验统计量

Table 3 Interspecific association Ochiai index and χ^2 values of main layer in transitional stage from shrub to tree stage									
物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(I)	显著度	物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(I)	显著度
1-2	-	0.446	0.400	★	3-10	+	1.091	0.385	★
1-3	+	0.929	0.485	★	4-5	+	3.104	0.548	★
1-4	-	0.156	0.376	★	4-6	+	1.336	0.552	★
1-5	+	0.336	0.429	★	4-7	-	0.343	0.430	★
1-6	-	0.000	0.156	★	4-8	-	0.000	0.124	★
1-7	+	0.929	0.485	★	4-9	+	0.453	0.467	★
1-8	-	0.462	0.183	★	4-10	-	0.842	0.000	★
1-9	-	0.253	0.293	★	5-6	-	0.000	0.135	★
1-10	-	1.712	0.420	★	5-7	+	0.214	0.354	★
2-3	+	0.593	0.236	★	5-8	-	0.000	0.126	★
2-4	+	1.829	0.609	★	5-9	-	0.000	0.145	★
2-5	+	0.161	0.417	★	5-10	-	0.058	0.000	★
2-6	+	0.117	0.504	★	6-7	-	0.000	0.123	★
2-7	-	0.000	0.173	★	6-8	-	0.000	0.142	★
2-8	-	0.000	0.136	★	6-9	+	0.027	0.403	★
2-9	+	0.524	0.497	★	6-10	-	0.000	0.152	★

续表 3

物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度	物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度
2-10	-	0.000	0.195	★	7-8	-	0.000	0.132	★
3-4	-	0.952	0.172	★	7-9	-	0.044	0.201	★
3-5	-	0.214	0.354	★	7-10	+	1.091	0.385	★
3-6	-	0.000	0.126	★	8-9	-	0.000	0.143	★
3-7	+	0.049	0.333	★	8-10	-	0.000	0.145	★
3-8	-	0.000	0.124	★	9-10	-	0.298	0.000	★
3-9	-	3.535	0.000	★					

说明：1. 圆果化香；2. 香叶树；3. 天峨槭；4. 鸡仔木；5. 川钓樟；6. 青冈；7. 野柿；8. 朴树；9. 短萼海；10. 黄连木。-：负联结；+：正联结；★：不显著。

表 4 乔林阶段群落主林层树种间 Ochiai 指数和 χ^2 -检验统计量

Table 4 Interspecific association Ochiai index and χ^2 values of main layer in tree stage

物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度	物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度
1-2	+	2.138	0.838	★	3-10	-	0.000	0.123	★
1-3	+	0.418	0.485	★	4-5	+	0.004	0.277	★
1-4	-	0.000	0.123	★	4-6	-	0.000	0.123	★
1-5	+	0.741	0.598	★	4-7	-	1.575	0.000	★
1-6	-	0.000	0.117	★	4-8	-	0.032	0.129	★
1-7	+	0.063	0.506	★	4-9	-	0.281	0.118	★
1-8	-	3.102	0.405	★	4-10	-	0.000	0.123	★
1-9	+	1.246	0.693	★	5-6	-	5.458	0.191	▲
1-10	+	0.088	0.577	★	5-7	+	0.003	0.430	★
2-3	+	1.143	0.525	★	5-8	-	0.000	0.145	★
2-4	-	0.000	0.147	★	5-9	-	0.000	0.171	★
2-5	-	0.000	0.145	★	5-10	-	0.156	0.296	★
2-6	-	0.000	0.124	★	6-7	+	0.165	0.533	★
2-7	-	0.248	0.527	★	6-8	+	1.150	0.592	★
2-8	-	1.829	0.479	★	6-9	+	1.783	0.649	★
2-9	-	0.000	0.156	★	6-10	+	0.006	0.491	★
2-10	+	1.115	0.645	★	7-8	+	2.380	0.600	★
3-4	-	0.246	0.000	★	7-9	+	1.829	0.609	★
3-5	-	0.105	0.196	★	7-10	-	0.855	0.276	★
3-6	+	0.050	0.406	★	8-9	-	0.000	0.135	★
3-7	-	0.459	0.183	★	8-10	-	0.000	0.124	★
3-8	+	0.018	0.365	★	9-10	+	2.922	0.373	★
3-9	-	0.000	0.124	★					

说明：1. 光皮楸木；2. 香叶树；3. 翅荚香槐；4. 南酸枣；5. 十大功劳；6. 短萼海桐；7. 圆果化香；8. 天峨槭；9. 丝栗栲；10. 野柿。
-：负联结；+：正联结；★：不显著；▲：显著。

表 5 顶极阶段群落主林层树种间 Ochiai 指数和 χ^2 -检验统计量

Table 5 Interspecific association Ochiai index and χ^2 values of main layer in climax stage

物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度	物种对	联结性	χ^2	Ochiai 指数(<i>I</i>)	显著度
1-2	+	2.139	0.838	★	3-10	—	0.000	0.132	★
1-3	+	0.059	0.495	★	4-5	—	0.000	0.123	★
1-4	+	0.904	0.491	★	4-6	+	0.959	0.419	★
1-5	+	0.139	0.371	★	4-7	+	1.400	0.436	★
1-6	+	0.001	0.567	★	4-8	+	1.846	0.436	★
1-7	+	0.554	0.590	★	4-9	+	0.864	0.378	★
1-8	+	0.016	0.322	★	4-10	+	1.969	0.478	★
1-9	+	0.139	0.371	★	5-6	—	1.087	0.000	★
1-10	+	1.844	0.587	★	5-7	+	0.035	0.289	★
2-3	—	0.000	0.139	★	5-8	+	2.011	0.577	★
2-4	+	1.969	0.519	★	5-9	—	0.000	0.136	★
2-5	+	0.524	0.392	★	5-10	—	0.000	0.123	★
2-6	+	0.741	0.598	★	6-7	+	0.015	0.400	★
2-7	+	2.094	0.623	★	6-8	—	0.000	0.172	★
2-8	+	0.201	0.340	★	6-9	+	1.358	0.416	★
2-9	—	0.000	0.134	★	6-10	—	0.000	0.123	★
2-10	+	3.981	0.820	▲	7-8	+	0.409	0.333	★
3-4	+	2.702	0.504	★	7-9	+	0.035	0.289	★
3-5	—	0.000	0.135	★	7-10	+	2.925	0.548	★
3-6	+	1.003	0.462	★	8-9	—	0.000	0.132	★
3-7	—	1.500	0.481	★	8-10	+	0.806	0.365	★
3-8	—	0.121	0.000	★	9-10	—	0.524	0.000	★
3-9	+	9.375	0.667	■					

说明：1. 光皮栎木；2. 短萼海桐；3. 多脉青冈；4. 天峨槭；5. 云贵鹅耳枥；6. 粗柄楠；7. 多穗石栎；8. 短叶白楠；9. 长叶木兰；10. 天仙果。—：负联结；+：正联结；★：不显著；▲：显著；■：极显著。

表 6 不同恢复阶段群落主林层种间 Ochiai 指数(*I*)分布

Table 6 Distribution of Ochiai index(*I*) of main layers in different recovery stage communities

恢复阶段	0.8 以上		0.700~0.799		0.600~0.699		0.500~0.599		0.400~0.499		0.300~0.399		0.200~0.299		0.100~0.199		0
	正	负	正	负	正	负	正	负	正	负	正	负	正	负	正	负	
过渡阶段					1		3		7	3	4	2	1	2		18	4
乔林阶段	1				5		6	1	4	2	2		1	2		19	2
顶极阶段	2				2		8		9	1	8		2			10	3

斥造成负联结；④两者在根系中通过物理的或化学的因素互相影响也可造成正联结或负联结^[10-11]。本研究对茂兰喀斯特森林群落种间联结性研究印证了上述部分关于导致联结性的原因，如顶极阶段的短萼海桐和天仙果呈显著正相关，印证了原因①，因为 2 个种同处于主林层较低层次，受林冠上层遮蔽，其生长环境相似、稳定且互为补充、相互依赖，为显著正联结，且联结紧密(*I* = 0.820)；又如多脉青冈和长叶木兰呈极显著正相关则是原因②的例证，多脉青冈为主林层上层优势种，幼苗耐荫蔽，

大树喜光,而长叶木兰处于主林层较低层次,它们对荫蔽度要求依赖于多脉青冈等上层乔木生长造成的荫蔽环境,因而呈极显著的正关联,且联结较紧密($I = 0.667$)。但是,喀斯特地区因为缺土少水,岩石裸露,树木生长于石缝、石沟、石槽、土面、石面和石洞等小生境上,树种在空间上的分布不仅要受制于小生境的分布影响,而且受制于因缺土少水带来的极端环境的制约,这种极为复杂生境,使得地面环境资源的配置与常态地区相去甚远,而已有的种间联结性认识绝大部分来自于对常态地貌条件下群落种间关系的研究,显然不能满足对喀斯特地区森林群落种间联结的解释,如本研究中3个恢复阶段的135个种对中仅3个种对关联性为显著相关,明显的低于其他常态地貌上所研究的^[12-14],难以解释。因此,我们认为,还应从影响树种分布的环境高度异质性、极端环境脆弱性以及树种的生物学、生态学特征以及种间联结性测度方法等方面深入研究,进一步认识群落种间关系。

致谢: 研究工作得到了茂兰国家级自然保护区管理局冉景丞、魏鲁明、余登利等和贵州大学林学院安明态、杨瑞、潘柳廷、刘攀峰、龙俊、杨华斌、熊华等的大力支持。特致谢意!

参考文献:

- [1] 喻理飞. 退化喀斯特森林自然恢复的生态学过程研究[D]. 南京: 南京林业大学, 1998: 17 - 18.
YU Lifei. *A Study on Ecological Process of Degraded Karst Forest Natural Restoration* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 1998: 17 - 18.
- [2] 李援越, 祝小科. 喀斯特山地次生灌丛优势种群种间联结性的初步研究[M]//朱守谦. 喀斯特森林生态研究(II)贵阳: 贵州科技出版社, 1997: 136 - 140.
- [3] MULLER D, ELLENBERG H. 植被生态学的目的和方法[M]. 鲍显诚, 译. 北京: 科学出版社, 1986: 247 - 252.
- [4] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟, 等. 基础生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 142 - 143.
- [5] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 98 - 102.
- [6] SCHLUTER D A. Variance test for detecting species association with some example applications [J]. *Ecology*, 1984, **65** (3): 998 - 1000.
- [7] WANG Bosun, PENG Shaolin. Studies on the measuring techniques of interspecific association of the lower subtropical evergreen-broadleaved forest The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association [J]. *Acta Phytocolt Geobot Sin*, 1985, **9** (4): 274 - 288.
- [8] LUDWIG J A, REYNOLD J F. *Statistical Ecology Primer on Methods and Computing* [M]. New York: Wiley-interscience Publication, 1988: 129 - 131.
- [9] DU Daolin, LIU Yuncheng, LI Rui. Studies on the interspecific association of dominant species in subtropical *Castanopsis fargesii* forest of Jinyun Mountain, China [J]. *Acta Phytocol Sin*, 1995, **19** (2): 149 - 157.
- [10] SMITH G. *Quantitative Plant Ecology* [M]. 3rd. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983: 106 - 128.
- [11] KERSHAW K A, LOONEY J H. *Quantitative and Dynamic Plant Ecology* [M]. 3rd. London: Edward Arnold Limited, 1985: 78 - 94.
- [12] 袁建国, 翁国杭, 董蔚. 石垌森林公园常绿阔叶林主要种群的种间联结性[J]. 浙江林学院学报, 2008, **25** (3): 324 - 330.
AI Jianguo, WEN Guohang, DONG Wei. Interspecific association of primary plant populations in an evergreen broadleaf forest at Shiyang Forest Park of Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2008, **25** (3): 324 - 330.
- [13] 李登武, 刘国彬, 张文辉, 等. 秦巴山地栓皮栎所在群落主要乔木树种种间联结性的研究[J]. 西北植物学报, 2003, **23** (6): 901 - 905.
LI Dengwu, LIU Guobin, ZHANG Wenhui, et al. A study on interspecific association of principal tree species in the communities including *Quercus variabilis* on the Qinling and Bashan Mt. [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2003, **23** (6): 901 - 905.
- [14] 邓贤兰, 刘玉成. 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.
DENG Xianlan, LIU Yucheng. Interconnection among dominate plant populations of *Castanopsis* community in Jinggang Mountain Nature Reserve [J]. *Acta Phytocol Sin*, 2003, **27** (4): 531 - 536.