

黑石顶森林群落演替过程种间总体关联性分析*

王永繁, 余世孝

(中山大学生命科学院, 广东 广州 510275)

摘 要:应用 Schluter 的方差检验法, 在 2 种尺度下采用物种出现与否的二元数据及物种多度数据, 对黑石顶自然保护区森林群落演替过程 5 个演替阶段种间联结动态进行了研究。同一尺度下采用 2 类数据进行测定, 对测度结果表现出的差异所隐含的生态学意义进行了分析, 认为这是由于多物种间环境适应性相同时, 为降低种间竞争强度而产生的一定程度的种间分离。研究结果显示, 演替过程各个群落多物种间的总体关联性在 2 个尺度下都表现为不同程度的正关联或无关联; 不同群落种间分离随正关联程度的增加而加大, 表明植物群落可能是一个自组织系统, 通过自我调节, 实现多物种间的稳定共存。

关键词:森林群落; 演替; 方差检验法; 总体关联性; 尺度; 种间分离

中图分类号: Q948.15 **文献标识码:** A **文章编号:** 0529-6579 (2005) 04-0088-04

使用 2×2 列联表 (The 2×2 contingency table) 的 χ^2 统计量确定种间的联结性^[1], 是最早用于测定植物群落种间联结关系的方法, 也是研究种间关系时应用得最为广泛的一种方法^[2-4]。植物群落本身是一个整体, 当群落物种数 $S > 2$ 时, 由于多物种间相互作用的复杂性, 种对间关联性的检验不是相互独立的, 因此得出的结论可能会产生偏差^[5]。Pielou 设计了可同时测定多个物种种间关系的 2^k 列联表 (The 2^k contingency table)^[6], 但是当物种数达到 4 个或 5 个以上时, 该方法的可操作性变得极差^[5]。此后, 为了从整体上探讨研究种间关系的方法, Pielou^[6]、Diamond & May^[7]、Jarvinen^[8] 及 Schluter^[9] 相继独立地提出了“方差比较” (Variance comparison) 的思想, 即通过比较某一尺度下全部物种的实测方差 (Observed variance) 与种间相互独立分布的零假设 (The null hypothesis) 条件下方差的差异, 来确定种间联结存在与否。Schluter^[5] 在上述工作的基础上, 系统地提出了可以反映多物种间总体关联性的方差检验法 (Variance test), 认为该方法同时适用于物种存在/缺失数据 (Presence/absence data) 和物种多度数据 (Population density data)。

应用 Schluter 方差检验法测度群落种间总体关联性时, 一方面会出现尺度依赖问题, 即不同取样尺度下的测度结果会有差异; 另外, 同一尺度下分别采用二元数据 (Binary data) (或物种存在/缺失数据) 和物种多度数据, 也可能会得出不同的结

论。本文试图对上述两个问题进行探讨, 在此基础上研究广东黑石顶自然保护区森林群落演替过程种间总体关联性的变化, 并进一步探讨群落演替过程稳定性的变化。

1 研究方法

1.1 取样方法

广东黑石顶自然保护区的自然条件描述请参见文献 [10]。以空间演替系列替代时间演替序列^[3], 分别在黑石顶自然保护区具代表性的地段设置 5 个 $64 \text{ m} \times 64 \text{ m}$ 的样地。依据马尾松 *Pinus massoniana* 在群落中重要值递减的顺序确定群落样地所处的演替阶段, 其中样地 P1 为马尾松群落, P2 为早期混交林群落, P3 为中期混交林群落, P4 为后期混交林群落, P5 为常绿阔叶林群落。对所设样地进行常规群落学调查 (调查对象仅为 $\text{DBH} \geq 1 \text{ cm}$ 的立木), 调查内容包括种名、胸径、树高、坐标。为减少地形因子的影响, 各样地的海拔、坡向、坡度尽量保持一致。将代表空间演替系列的群落样地 P1 ~ P5, 分别按 2 种尺度划分成面积不同的样方: ① 64 个 $8 \text{ m} \times 8 \text{ m}$ 的样方单位; ② 16 个 $16 \text{ m} \times 16 \text{ m}$ 的样方单位。

1.2 多物种间总体关联性检验

采用 Schluter 的方差检验法, 利用存在/缺失数据和种群密度数据 2 种数据类型, 计算种间联结指数 V (Index of species association, V), 由此测定群

* 收稿日期: 2004-08-30

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370254); 中山大学张宏达科学研究基金资助项目

作者简介: 王永繁 (1965 年生), 男, 博士, 讲师; 通讯联系人: 余世孝; E-mail: lssysx@zsu.edu.cn

落内所有调查种类的总体联结性。此法所依据的数据矩阵如表 1 所示^[5]。根据概率理论，多变量和的方差等于各变量方差和加上 2 倍的协方差之和。应用于表 1，则有：

$$Var(T) = \sum_{j=1}^M Var(X_j) + 2 \sum_{j<l}^M Cov(X_j, X_l) \quad (1)$$

式中， X_j 为物种 j 在样方中的个体数。 $Var(T)$ 及 $\sum Var(X_j)$ 可通过样地的观测数据进行估计：

$$Var(T) = S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (T_i - t)^2$$

$$t = (T_1 + T_2 + \cdots + T_N)/N$$

$$\sum_{j=1}^N Var(X_j) = \delta_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sum_{i=1}^N (X_{ij} - \frac{n_j}{N})^2$$

在种间无联结的零假设（The null hypothesis of no association, H_0 ）条件下，（1）式的协方差之和为 0，方差比：

$$V = S_T^2/\delta_T^2 \quad (2)$$

可以用来测定多物种间的总体联结性， V 称为种间联结指数^[5]。在 H_0 条件下， $V=1$ ，表明种间无联结，种在空间上的分布是相互独立的； $V>1$ ，种间存在净的正联结； $V<1$ 则表明种间存在净负联结。值得注意的是，种间的正负关联可以相互抵消。采用统计量 $W(=NV)$ 来检验 V 值偏移 1 的显著程度^[5]。无论是二元数据或数量数据，在 H_0 条件下，只要物种数 M 及样方数 N 都不是太小，根据中心极限定理（Central limit theorem），表 1 中的 T 都近似服从正态分布， W 近似呈自由度为 N 的 χ^2 分布，如 $\chi^2_{0.95,N} \leq W \leq \chi^2_{0.05,N}$ 的概率为 0.90^[5]。

表 1 M 个物种在 N 个样方中出现的数据矩阵¹⁾
Tab.1 Example of data matrix of M species in N sample collections

样方	物种						样方 物种数
	1	2	...	j	...	M	
1	x_{11}	x_{12}	...	x_{1j}	...	x_{1M}	T_1
2	x_{21}	x_{22}	...	x_{2j}	...	x_{2M}	T_2
...							...
i	x_{i1}	x_{i2}	...	x_{ij}	...	x_{iM}	T_i
...							...
N	x_{N1}	x_{N2}	...	x_{Nj}	...	x_{NM}	T_N
	n_1	n_2	...	n_j	...	n_M	

1) x_{ij} 表示物种 j 在样方 i 中的多度或存在/缺失数据；
 $n_j = x_{1j} + x_{2j} + \cdots + x_{Nj}$; $T_i = x_{i1} + x_{i2} + \cdots + x_{iM}$

2 结 果

对广东黑石顶自然保护区森林群落空间演替系列群落样地 P1~P5 在 2 种尺度下（样方单位面积分别为 16 m×16 m, 8 m×8 m），分别采用物种的存在/缺失数据、物种多度数据，对种间整体关联

性进行测定，结果见表 2~3。在较大的尺度下（样方单位面积：16 m×16 m），2 种类型数据的测度结果很接近（表 2），针叶林阶段（样地 P1）多物种间总体关联性都表现为极显著的正相关；样地 P2 利用二元数据的测度结果，种间总体关联性表现为极显著正相关，利用物种多度数据进行测定，种间总体关联性有所下降，呈显著正相关；样地 P3 两种类型数据测定的结果，种间总体关联性的方差比率 VR 分别为 1.418 和 0.883，都接近 1，表现为无相关性；样地 P4 种间总体关联性都表现为极显著正相关；常绿阔叶林阶段（样地 P5），种间整体关联性的测定结果与样地 P2 类似，二元数据的测度结果为极显著正相关，种群多度数据的测定结果为显著正相关。在较小的尺度下（样方单位面积：8 m×8 m），2 种类型数据的测度结果见表 3。应用二元数据测定结果，种间总体关联性均表现为极显著正相关；根据物种多度数据的计算结果，样地 P1、P2 种间总体关联性表现为极显著正相关，样地 P4 表现为显著正相关，而样地 P3、P5 的方差比率 $VR2$ 分别为 0.797、1.035，接近 1，表现为无相关性。

3 讨 论

3.1 对 2 类数据测定结果的差异的分析

比较表 2、表 3，可以看出，同一植物群落在同一尺度下采用二元数据和物种多度数据测定种间总体关联性，其显著性测度结果，尤其是方差比率出现了一定的差异。通过对差异出现的原因进行分析，本文认为，在同一尺度下采用物种出现与否的二元数据对种间总体关联性进行测定时，其测定结果主要反映的是该尺度下各物种对环境条件的要求，而采用物种多度数据的测度结果则较多地反映了种间相互作用。

若 A、B 两个物种同在某些样方单位中出现。假设物种 A 个体多的样方，物种 B 个体少；反之，物种 A 个体少的样方物种 B 出现的个体多。利用方差检验法对这两个种的关联性进行分析，二元数据的测度结果肯定会显示 A、B 两个种之间是正相关关系，而采用物种多度数据进行分析，A、B 两个种之间可能是负关联，或至少正关联的程度有所下降。说明这两个种对环境的适应性相同或相似，但彼此之间又存在资源利用上的竞争。两物种个体多度的负相关分布，则是利用种间一定程度的分离，以降低竞争强度。如样方单位面积为 16 m×16 m 时，样地 P2 二元数据的测度结果种间在整体上表现为极显著的正相关，说明各物种对群落环境

表 2 黑石顶自然保护区森林群落演替过程群落主要物种间的总体关联性¹⁾

Tab.2 The overall association among dominant trees species of forest communities of the successional series in Heshiding Nature Reserve

样地号	物种数 <i>M</i>	样方数 <i>N</i>	方差比率 <i>VR1</i>		检验统计量 <i>W</i>		测度结果	
			二元数据	多度数据	二元数据	多度数据	二元数据	多度数据
P1	69	16	5.203	3.054	83.249	48.865	+++	+++
P2	89	16	2.950	1.694	47.206	27.097	+++	++
P3	89	16	1.418	0.883	22.688	14.126	0	0
P4	95	16	3.869	2.113	61.911	33.802	+++	+++
P5	100	16	4.296	1.698	68.735	27.174	+++	++

1) 样方面积: 16m × 16m; 0: 无关联 $\chi^2_{0.90,16} = 9.312 < W < \chi^2_{0.10,16} = 23.542$; +: 正关联 $\chi^2_{0.10,16} = 23.542 < W < \chi^2_{0.05,16} = 26.296$; ++: 显著正关联 $\chi^2_{0.05,16} = 26.296 < W < \chi^2_{0.01,16} = 32.000$; +++: 极显著正关联 $W > \chi^2_{0.01,16} = 32.000$

表 3 黑石顶自然保护区森林群落演替过程群落主要物种间的总体关联性¹⁾

Tab.3 The overall association among dominant trees species of forest communities of the successional series in Heshiding Nature Reserve

样地号	物种数 <i>M</i>	样方数 <i>N</i>	方差比率 <i>VR1</i>		检验统计量 <i>W</i>		测度结果	
			二元数据	多度数据	二元数据	多度数据	二元数据	多度数据
P1	69	64	3.041	1.642	195.013	105.089	+++	+++
P2	89	64	2.812	1.483	179.985	94.887	+++	+++
P3	89	64	1.527	0.797	97.697	51.025	+++	0
P4	95	64	2.182	1.385	139.658	88.628	+++	++
P5	100	64	2.047	1.035	130.994	66.231	+++	0

1) 样方面积: 8 m × 8 m; 0: 无关联 $\chi^2_{0.90,64} = 49.996 < W < \chi^2_{0.10,64} = 78.860$; +: 正关联 $\chi^2_{0.10,64} = 78.860 < W < \chi^2_{0.05,64} = 83.675$; ++: 显著正关联 $\chi^2_{0.05,64} = 83.675 < W < \chi^2_{0.01,64} = 93.217$; +++: 极显著正关联 $W > \chi^2_{0.01,64} = 93.217$

有较一致的要求; 采用物种多度数据的进行测定, 种间总体正相关的程度有所下降 (表 2)。说明各物种在大环境下虽然可以共存, 但由于资源竞争导致种间出现一定程度的分离, 这可能是避免种间直接竞争、维持群落稳定的一种方式。因此, 有理由认为, 利用物种在样方中的存在/缺失数据计算出的方差比率 *VR1* 与用物种多度数据计算出的方差比率 *VR2* 之差, 可以表示多物种在该尺度下的分离程度。群落演替系列各群落种间分离情况见图 1。总体来看, 种间正关联程度越大, 种间分离越明显。如种间正关联最高的群落样地 P1, 种间分离程度最大; 混交林中期阶段 (样地 P3) 种间正关联程度最低, 其种间分离也最低。

3.2 群落演替过程稳定性分析

一般认为, 随着植物群落演替的进展, 种间关系也将同步趋于正相关, 以保证多物种之间的稳定共存^[2,4], 或植物种间的相互作用随演替时间的推移而增加^[11-13], 但本文的研究结果不支持上述观点。植物群落稳定性的维持并不需要多物种间很多的正联结, 而且, 理论研究也已证明, 种间联结程度过高会削弱系统的稳定性^[14]。本文认为, 影响种间关系的形成及其表现形式的是群落环境的空间异质性程度, 如演替初期的马尾松林阶段 (样地

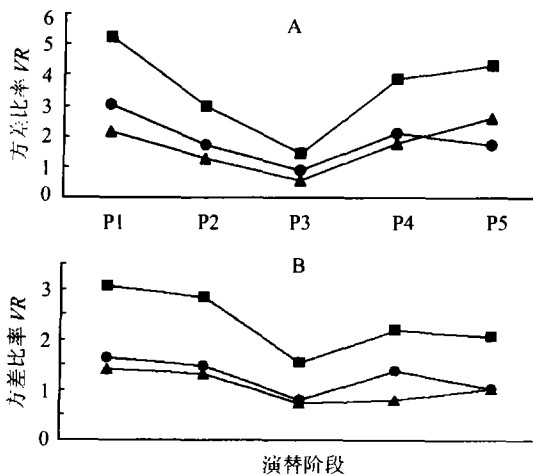


图 1 黑石顶森林群落演替过程种间分离的变化

Fig.1 The dynamics of interspecific segregation of the successional series in Heishiding forest communities

A: 样方单位面积为 16 m × 16 m; B: 样方单位面积为 8 m × 8 m; —■— *VR1*: 利用物种在样方中的存在/缺失数据计算的方差比率; —●— *VR2*: 利用物种在样方的多度数据计算的方差比率; —▲— *VR1* - *VR2*: 种间分离程度

P1) 阳性环境占优势的情况下, 以及演替后期常绿阔叶林阶段 (样地 P5) 中生性环境占优势的情况

下, 生境条件相对一致, 多物种间由于对环境反应的相似性, 在不同尺度上均表现出显著的正关联; 针阔叶混交林中期阶段(样地 P3), 群落生境的异质性程度较高, 种间关系在不同的尺度上呈现出不同的表现形式。植物群落在不同的演替阶段可能都是相对稳定的, 只是在稳定性维持的机制上有所不同。群落或生态系统是一个具有自组织(Self-organization)能力的动态系统^[15], 通过系统内部的自身调节, 达到与环境相适应, 实现多物种间的稳定共存。生境异质性较高的群落(如 P3), 可有效地降低种间竞争; 在环境异质性低、种间总体正相关程度高的时候, 通过增加种间分离程度, 降低种间在资源利用上的竞争, 以此维持系统的稳定性(如 P1、P5)。上述分析表明, 种间正相关程度的增加并非是多物种间稳定共存的基础, 种间关系的表现形式只是对群落生境的一种反应。

参考文献:

- [1] KRYLOV V V. Species association in plankton[J]. Oceanology, 1968, 8: 243 - 251.
- [2] 杜道林, 刘玉成, 李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究[J]. 植物生态学报, 1995, 19(2): 149 - 157.
- [3] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学[M]. 北京: 科学出版社, 1996, 1 - 30, 160 - 197.
- [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] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. Ecology, 1984, 65(3): 998 - 1005.
- [6] PIELOU E C. 2^k contingency tables in ecology[J]. Journal of Theoretical Biology, 1972, 34: 337 - 352.
- [7] DIAMOND J M, MAY R M. Species turnover rates on islands: dependence on census interval[J]. Science, 1977, 197: 266 - 270.
- [8] JARVINEN O. Geographical gradients of stability in European land bird communities[J]. Oikos, 1979, 38: 51 - 69.
- [9] SCHLUTER D. Distributions of Galapagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply[J]. Ecology, 1982, 63: 1504 - 1517.
- [10] 余世孝, 李勇, 王永繁, 等. 黑石顶自然保护区植被分类系统与数字植被图 1. 植被型与群系的分布[J]. 中山大学学报(自然科学版), 2000, 39(2): 61 - 66.
- [11] PICKETT S T A, BAZZAZ F A. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient[J]. Ecology, 1978, 59: 1248 - 1255.
- [12] BAZZAZ F A. The physiological ecology of plant succession [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1979, 10: 351 - 371.
- [13] PARRISH J A D, BAZZAZ F A. Niche responses of early and late successional tree seedlings on three resource gradients[J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1982, 109: 451 - 456.
- [14] MAY R M. Will a large complex system be stable[J]. Nature, 1972, 238: 413 - 414.
- [15] 常杰, 葛滢. 生物多样性的自组织、起源和演化[J]. 生态学报, 2001, 21(7): 1180 - 1186.

The Overall Association among Species of Forest Communities of the Successional Series in Heishiding Nature Reserve, Guangdong Province

WANG Yong-fan, YU Shi-xiao

(School of Life Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: The difference in species association index values of a community between presence/absence data and population density data can be regarded as species segregation to a certain degree. The pattern of association between tree species of the forest communities in Heishiding Nature Reserve was examined in two scales, sixteen 16 m × 16 m quadrats and sixty-four 8 m × 8 m quadrats, in each community of the successional stages, using the method of variance test with reference to presence/absence data and population density data. The results indicated that the association of species showed positive or no correlation in two scales at various successional stages, and the higher level of significance of positive association is also accompanied with higher species segregation. This implied that plant community can be regarded as a self-organizing system, weak competition permits coexistence among species and reduces community instability.

Key words: forest communities; succession; variance test; overall association; scale; species segregation