

秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究

张岗岗^{1,2}, 王得祥^{1,2*}, 张明霞^{1,3}, 刘文桢⁴, 郭小龙⁴

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100; 2 甘肃小陇山森林生态系统国家定位观测研究站, 甘肃天水 741020; 3 青海省社会科学院, 西宁 810000; 4 小陇山林业科学研究所, 甘肃天水 741020)

摘要: 为了揭示秦岭南坡松栎林群落动态变化过程中物种间关系与群落演替的相互作用, 基于 2×2 列联表, 采用方差比率法、 χ^2 检验、Jaccard 指数和 Spearman 秩相关性系数探讨了油松林→松栎混交林→锐齿栎林演替序列过程中 3 个演替阶段群落优势种群的种间联结性和相关性。结果表明: (1) 油松林、松栎混交林和锐齿栎林群落总体联结性均为显著正联结, 各自具有相对的稳定性。(2) 油松和松栎混交林群落正负联结性和相关性比例较小, 群落稳定性均低于锐齿栎林群落。(3) 先锋种间及其与前期过渡种间、顶级种间及其与后期过渡种间竞争较为激烈, 过渡种间(包括前期过渡种间、前期过渡种与后期过渡种间、后期过渡种间)正联结占优势, 较为稳定。(4) 不同演替阶段群落可分别划分为 4 个、5 个、4 个生态种组。研究认为, 秦岭南坡松栎混交林演替过程中种间关系逐渐趋于稳定共存, 实践中及时调整种间关系可促使秦岭南坡松栎林群落趋于健康稳定, 有效缩短演替的进程。

关键词: 秦岭; 松栎林群落; 演替; 种间联结; 种间相关性

中图分类号: Q948.15⁺4; Q948.12⁺2.1 **文献标志码:** A

Interspecific Association and Correlation of Main Species in the Succession Process of Pine Oak Forest Community on the South-facing Slopes in Qinling Mountain

ZHANG Ganggang^{1,2}, WANG Dexiang^{1,2*}, ZHANG Mingxia^{1,3}, LIU Wenzhen⁴, GUO Xionglong⁴

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 National Positioning Observation Station of Forest Ecosystem at Xiaolongshan in Gansu, Tianshui, Gansu 741020, China; 3 Qinghai Academy of Social Sciences, Xi'ning 810000, China; 4 Xiaolongshan Research Institute of Forestry, Tianshui, Gansu 741020, China)

Abstract: To reveal the complex relationships between the characteristics of interspecific association and community succession in the succession process of pine oak forest community on the south-facing slopes in Qinling Mountain. Based on 2×2 contingency tables, we used the variance ratio, χ^2 test, Jaccard index and Spearman's rank correlation coefficient to study the characteristics of interspecific association and correlation among main plant populations of different successional stages in the successive serials from *Pinus tabulaeformis* forest to *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest then to the subsequent *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest on the south-facing slopes in Qinling Mountain. The results showed that: (1) the overall interspecific associations of dominant species in *P. tabulaeformis* forest, *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest and *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest are significant positive connection, each community has a relative stability. (2) The positive and negative interspecific associations

收稿日期: 2015-03-16; 修改稿收到日期: 2015-07-13

基金项目: 林业公益性行业科研专项(201204504); 国家自然科学基金(31470644); 天水市科技支撑计划(2014-35)

作者简介: 张岗岗(1989-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事森林可持续经营研究。E-mail: zg201394@163.com

* 通信作者: 王得祥, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态与可持续经营研究。E-mail: wangdx66@126.com

and correlation percent of main species in *P. tabulaeformis* forest and *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest are smaller, and their community stability are inferior to *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest. (3) Interspecific competitions among pioneer species, pioneer species and prior transitional species, climax species, post transitional species and climax species are more intense, but there are more positive connection among the transitional species (including prior transitional species, prior transitional species and post transitional species, post transitional species), and the interspecific relationship is more stable relatively. (4) The main species in different succession process of pine oak forests community are respectively divided into 4, 5, 4 ecological groups. Above all, the interspecific relationship of main species in the succession process of pine oak forest community on the south-facing slopes in Qinling Mountains gradually become stable and concomitant. In practice, the reasonable adjustment measures of interspecific relationship can prompt the pine oak forest community on the south-facing slopes in Qinling Mountains more stable and healthier, effectively shorten the process of succession.

Key words: Qinling Mountains; pine oak forest community; succession; interspecific association; interspecific correlation

植物群落是由在时间和空间上彼此相关联的共存物种组成, 不同时空各物种之间的相互关系决定着群落的结构特征和动态^[1]。研究种间关系不仅可以反映群落内物种的数量特征, 更重要的是能有效反映群落中各物种对环境因子的适应程度及特定环境因子作用下种间相互依存和制约关系, 对于正确认识群落演替过程中种间替代和共存关系演变机制具有重要意义^[2-5]。种间联结是把成对物种的存在与否作为两个物种出现的相似性的定性特征, 种间相关则是一种定量关系, 二者通常是由群落生境的差异影响了物种的分布和生长而引起的, 反映了不同物种在时间与空间上的相互关系^[6-8]。基于种间关系的生态种组是从强联结的种对中提炼出来, 反映了种对在生态过程中的异质性和物种生态需求的趋同性, 也是研究种间关系的基础^[9], 对其进行划分有助于客观地了解区域植物群落的结构, 并有助于探讨不同物种之间、物种与环境间关系, 为物种多样性的保护、自然植被的恢复与重建提供理论依据^[4-5, 10]。国内外学者对不同群落种间关系和生态种组划分进行了大量研究^[4-5, 10-14], 但这些研究主要针对某一特定群落或群落某一演替阶段优势种间关系进行定性分析的, 缺乏对不同演替阶段群落种间关系的定性和定量双重探讨, 在生态种对层面划分生态种组的研究也鲜见报道。

在海拔 800~2 300 m 之间的秦岭山地森林生态系统中, 油松林(*Pinus tabulaeformis* forest)、锐齿栎林(*Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest)及其混交林(*P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest)是该区 3 种典型的森林群落类型^[15, 16]。国内学者关于秦岭地区油松林、松栎混交林和锐齿栎林这 3 个群落是否处于同一演替

序列中的不同阶段还存在争议, 但部分学者认为松类树种是先锋种, 松栎混交林是松类林受到干扰后整个群落处在被栎类植物逐渐取代的初级演替阶段, 而栎类的竞争能力比较强, 其取代油松的趋势十分明显^[17, 18], 而在这 3 个群落更新特征的研究也表明油松林群落终将为锐齿栎林群落所取代^[19-23]。最近, 部分学者单独对这 3 种群落进行更新特征、生态位特征、种间联结等方面研究^[9, 11, 19-24], 张子良等^[15]、张洪武等^[16]则分别探讨了这 3 种群落乔灌木层物种组成与环境因子、物种多样性之间的关系, 但针对秦岭林区油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列过程中种间关系动态变化研究尚属空白。秦岭松栎林演替过程中不同演替阶段群落优势种的总体联结性如何变化? 主要种群种间联结性的显著程度及大小如何? 群落演替过程中种间相关性如何? 这些问题和规律的深入研究和探讨, 有助于阐明不同演替阶段物种之间替代和共存关系, 并为推演秦岭林区松栎次生林演替趋势奠定基础。鉴于此, 本研究采用空间替代时间的方法, 选取秦岭南坡典型的油松林、松栎混交林、锐齿栎林为研究对象, 阐述了不同演替阶段群落种间联结性和相关性动态变化规律, 以期揭示优势种群种间关系和群落演替的相互作用, 为秦岭山地松栎林演替过程中健康稳定的群落关系构建提供科学依据。

1 研究区概况

研究区域为秦岭南坡中段主要包括秦岭南坡至汉水以北的汉中市各(区)县以及与之相邻的凤县部分地区, 即 E105°30′~108°11′, N32°50′~33°53′。该区地形地貌极为复杂, 全年雨量充沛, 气候温暖湿润, 差异明显, 海拔 800 m 以下为北亚热带, 800~

2 400 m 为山地暖温带,2 400 m 以上为高山寒温带。本研究具体地点是以火地塘、旬阳坝等为主的 5 个松栎林典型分布区域。

秦岭火地塘林区位于秦岭南坡中山地带中部(33°25′~33°29′N,108°25′~108°30′E),海拔 800~2 500 m,年均气温 8~10 ℃,年均降雨量 900~1 200 mm,年日照时数 1 327.5 h,属中国北亚热带和暖温带的过渡地带。以山地棕壤、暗棕壤和山地草甸土为主,土层厚 30~50 cm,该区属温带针阔混交林和寒带针叶林,从低海拔到高海拔依次为:松栎林亚带,松桦林亚带,云、冷杉针阔叶混交林亚带。主要树种有:锐齿栎(*Quercus aliena* var. *acuteserrata*)、红桦(*Betula albo-sinensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、华山松(*Pinus armandii*)等。旬阳坝林区位于秦岭中段南麓的月河梁和平河梁之间(32°29′~33°13′N,103°58′~109°48′E),平均海拔 1 300 m,年均气温为 10 ℃,年均降水量 1 133 mm,年日照时数 1 638.3 h,该区属北亚热带温暖湿润气候区。土壤为砾质壤黏土,呈微酸性,该区属暖温带落叶阔叶林和针阔混交林向北亚热带常绿落叶混交林的过渡带,林木主要有松、杉和落叶乔木等。

2 研究方法

2.1 野外调查

采用空间代替时间的方法,在对油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列分布较集中的火地塘、旬阳坝等林区全面踏查的基础上,选择样地时尽可能缩小各阶段间的空间距离,并尽量保持立地因子一致、人为干扰较小的自然演替群落,每个群落类型(阶段)采用典型取样法设置重复样地 15 个,样地面积为 20 m×20 m,在每个样地四角和中心分别设置 5 个 2 m×2 m 灌木样方和 1 m×1 m 草本样方。对样地内所有乔木进行每木检尺、坐标定位,记录其物种名称、胸径、树高、冠幅和生长状况等;灌草样方记录种类、株数、盖度、分布和生长状况等;详细记录海拔、坡度、坡向、坡位等立地因子。45 个调查样地基本情况,即样地编号、经纬度、海拔、坡度、坡向、坡位、郁闭度、林龄、土壤等立地条件均已在参考文献^[15,16]中详细列出,本文不再赘述。

2.2 数据统计与分析

分别计算秦岭南坡油松林、松栎混交林、锐齿栎林各 15 个样地乔木层物种重要值的平均值,列表统

表 1 秦岭南坡不同演替阶段 3 种森林群落物种组成及重要值
Table 1 Importance values and species components of three forest communities at different stages of succession on the south-facing slopes in Qinling Mountains

物种编号 Code	群落 I Community I		群落 II Community II		群落 III Community III	
	树种 Tree species	重要值 IV	树种 Tree species	重要值 IV	树种 Tree species	重要值 IV
1	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	10.529 5	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	5.533 1	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	10.200 5
2	华山松 <i>P. armandii</i>	1.109 6	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	5.131 1	油松 <i>P. tabulaeformis</i>	1.359 8
3	锐齿栎 <i>Q. aliena</i> var. <i>acuteserrata</i>	0.592 4	华山松 <i>P. armandii</i>	1.615 7	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0.577 8
4	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0.470 4	漆树 <i>Toxicodendron vernici fluum</i>	0.500 5	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	0.356 5
5	冬瓜杨 <i>Populus purdomii</i>	0.344 0	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	0.334 4	华山松 <i>Pinus armandii</i>	0.226 0
6	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	0.194 5	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	0.256 3	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	0.181 9
7	青榨槭 <i>Acer davidii</i>	0.191 3	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	0.178 5	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	0.159 9
8	毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	0.146 2	千金榆 <i>Carpinus cordata</i>	0.146 8	椴树 <i>Tilia tuan</i>	0.158 7
9	柞木 <i>Swida macrophylla</i>	0.117 0	柞木 <i>Swida macrophlla</i>	0.131 8	建始槭 <i>Acer henryi</i>	0.152 2
10	鹅耳枥 <i>Carpinus turczaninowii</i>	0.095 9	四照花 <i>Dendrobenthamia japonica</i>	0.100 6	野核桃 <i>Juglans cathayensis</i>	0.132 0
11	茅栗 <i>Castanea seguinii</i>	0.083 2	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>	0.089 4	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	0.106 9
12	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	0.077 6	灯台树 <i>Bothrocaryum controversum</i>	0.080 3	乌桕 <i>Sapium sebi ferum</i>	0.104 6
13	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	0.071 4	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	0.078 6	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	0.098 2
14	华榛 <i>Corylus chinensis</i>	0.068 2	刺楸 <i>Kalopanax septemlobus</i>	0.071 4	青檀 <i>Pteroceltis tatarinowii</i>	0.085 8
15	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	0.055 5	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	0.056 0	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	0.085 1
16	青麸杨 <i>Rhus potaninii</i>	0.049 2	建始槭 <i>Acer henryi</i>	0.054 9	三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	0.071 5
17	栓皮栎 <i>Q. variabilis</i>	0.047 1	华榛 <i>Corylus chinensis</i>	0.051 1	铁杉 <i>Tsuga chinensis</i>	0.059 2
18	山杨 <i>Populus davidiana</i>	0.045 9	椴树 <i>Tilia tuan</i>	0.041 3	木姜子 <i>Litsea pungens</i>	0.055 5
19	糙皮桦 <i>Betula utilis</i>	0.045 3	大果榆 <i>Ulmus macrocarpa</i>	0.041 3	华榛 <i>Corylus chinensis</i>	0.046 9
20	毛柞 <i>Swida walteri</i>	0.045 0	青榨槭 <i>Acer davidii</i>	0.036 9	刺叶高山栎 <i>Q. spinosa</i>	0.044 4

注:表 1、2 中群落 I、II、III 分别代表油松林群落、松栎混交林群落和锐齿栎群落;图 1~6 中各群落树种编号同此表。
Note:Community I, II, III in Table 1,2 indicate the community of *Pinus tabulaeformis* forest, *Pinus tabulaeformis* and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* mixed forest and *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest, respectively; Tree species codes of each community in Fig. 1~6 are the same as this table.

计重要值排序前 20 的种群(表 1)在各样方中出现与否的 1、0 二元数据矩阵,采用方差比率、 χ^2 检验、 2×2 联列表、Jaccard 指数、Spearman 秩相关系数等分析方法,分别对松栎林不同演替阶段群落中主要种群间总体相关性、种对间的联结性、种对间联结强度和种间相关性进行计算、统计和分析。具体方法参见文献^[3,6-8,25]。

3 结果与分析

3.1 群落不同演替阶段优势种总体关联性分析

群落中优势树种间的总体联结性反映了群落内各树种间关联性的总体趋势。不同演替阶段优势种间的总体联结性分析结果(表 2)表明,油松林、松栎

混交林和锐齿栎林优势种间的方差比率分别为 1.81、1.97、2.45,均大于 1,表明在独立零假设条件下,总体联结性表现为净的正联结;显著性 χ^2 检验统计量 W 分别为 27.14、29.61、36.73,落在区间 (7.261,27.996)外,说明群落总体的正联结程度均显著,且随演替进程而加强,因此,不同演替阶段的群落均表现为显著正联结,种间关系紧密联系,各群落具有相对的稳定性,也侧面反映了主要种群所在的林区大环境与各群落生境需求的一致性,使其更易组成群落并保持其稳定性。

3.2 群落不同演替阶段主要种对联结性分析

种间联结的 χ^2 检验能比较准确地反映出种间联结的显著程度,JI 值则能体现出 χ^2 检验不显著种

表 2 秦岭南坡松栎林群落不同演替阶段群落优势种总体关联性

Table 2 The overall interspecific connectivity of dominant species in *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest communities at different stages of succession on the south-facing slopes in Qinling Mountain

林分类型 Forest type	方差比率 VR Variance ratio	检验统计量 Weight	χ^2 临界值 ($\chi^2_{0.95} N, \chi^2_{0.05} N$)	测度结果 Result
群落 I Community I	1.809	27.135		显著正关联 Significantly positive correlated
群落 II Community II	1.974	29.605	(7.261,27.996)	显著正关联 Significantly positive correlated
群落 III Community III	2.449	36.732		显著正关联 Significantly positive correlated

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.67		—	+	+	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	+	—	+	+	—
3	0.47	0.27		▲	—	+	+	+	—	▲	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—
4	0.36	0.54	0.75		—	+	—	—	—	+	+	+	+	+	—	+	—	+	+	—
5	0.13	0.49	0.00	0.00		—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
6	0.27	0.26	0.22	0.42	0.10		+	—	▲	—	+	+	+	—	+	—	▲	+	—	—
7	0.33	0.20	0.63	0.40	0.27	0.49		+	+	+	+	—	▲	—	+	+	+	+	—	—
8	0.07	0.00	0.34	0.20	0.20	0.20	0.20		—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
9	0.20	0.11	0.31	0.31	0.15	0.85	0.53	0.00		◇	+	+	+	—	+	—	★	+	—	—
10	0.33	0.52	0.78	0.70	0.40	0.33	0.64	0.40	0.34		+	+	▲	+	+	+	◇	+	+	—
11	0.13	0.33	0.33	0.33	0.43	0.40	0.37	0.20	0.45	0.37		+	+	—	+	—	+	+	+	—
12	0.27	0.22	0.58	0.58	0.33	0.80	0.33	0.12	0.60	0.49	0.40		+	—	+	+	+	+	+	—
13	0.20	0.48	0.63	0.45	0.16	0.37	0.80	0.60	0.40	0.80	0.45	0.37		—	+	—	+	+	—	—
14	0.07	0.14	0.29	0.34	0.28	0.26	0.20	0.33	0.20	0.40	0.30	0.20	0.20		—	—	—	—	—	—
15	0.27	0.28	0.58	0.53	0.29	0.80	0.70	0.40	0.60	0.49	0.40	0.63	0.60	0.40		—	+	+	—	—
16	0.13	0.59	0.37	0.33	0.63	0.21	0.37	0.36	0.20	0.37	0.30	0.40	0.20	0.32	0.20		—	—	+	—
17	0.20	0.11	0.33	0.31	0.24	0.75	0.53	0.36	1.00	0.34	0.45	0.60	0.40	0.40	0.60	0.20		+	—	—
18	0.33	0.53	0.28	0.49	0.22	0.29	0.37	0.40	0.45	0.37	0.53	0.40	0.45	0.40	0.40	0.20	0.45		—	—
19	0.33	0.13	0.39	0.33	0.00	0.26	0.20	0.28	0.23	0.37	0.53	0.40	0.20	0.33	0.33	0.53	0.00	0.21		—
20	0.27	0.21	0.28	0.20	0.31	0.27	0.26	0.27	0.20	0.20	0.00	0.20	0.00	0.26	0.41	0.00	0.24	0.31	0.20	

图 1 秦岭南坡油松林群落主要种对间 χ^2 检验和 JI 半矩阵图

★为极显著正关联;▲为显著正关联;☆为极显著负关联;△为显著负关联;+为正关联;—为负关联;◇为无关联。
右上三角为 χ^2 检验半矩阵图;左下三角为 JI 半矩阵图。下同。

Fig. 1 The semi-matrix diagram about χ^2 test and JI values of dominant species in *P. tabulaeformis* forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

★Positive correlation with extreme significance;▲Significantly positive correlated;☆Negative correlation with extreme significance;△Significantly negative correlated;+Positive correlation;—Negative correlation;
◇Non-correlation. In Fig. 1—3, the upper and lower triangular matrix represent the semi-matrix diagram about χ^2 test and JI values of dominant species. The same as below.

对联结性的大小,其值越接近 1,表明该种对的正联结越紧密,其值越接近 0,则表明负联结越强。

在油松林群落中(图 1),主要种群 χ^2 检验中 85 对为正关联,占总种对数的 44.7%,其中极显著正关联的有 1 对,显著正关联的有 6 对;有 103 对为负关联,占总对数的 54.2%,均不显著;有 2 对为无关联,群落中正关联的种对数明显小于负关联,显著或极显著的种对仅占 4.7%,为锐齿栎-漆树、青榨槭-三桠乌药、鹅耳枥-三桠乌药、栎木-栓皮栎等,这些种对生态学特性相近,生境需求相似,种间关系协同进化,趋于稳定,其余大多数种对则处于不显著水平,说明油松群落种间联结性较松散,这与总体联结性分析结果一致。群落中 $JI>0.75$ 的有 9 对, $0.75 \geq JI>0.5$ 的有 28 对,约占总种对数的 14.7%; $0.5 \geq JI>0.25$ 的有 97 对,约占总对数的 51.1%; $0.25 \geq JI \geq 0$ 的有 56 对,约占总种对数的 29.5%。进一步说明个别种对间对资源和空间存在一定的竞争,但不激烈,多数种对种间关联程度不紧密,这与 χ^2 检验结果相似。因此,油松林群落整体上处于较为稳定的阶段。

松栎混交林群落中(图 2),主要种群 χ^2 检验中有 81 对为正关联,占总对数的 42.6%,其中显著正关联 3 对,分别为华山松-漆树、漆树-鹅耳枥、野核桃-鹅耳枥;有 106 对为负关联,占总对数的 55.6%,其中显著负关联的 1 对,为漆树-灯台树;其余 3 对

为无关联,正负关联比为 0.76,绝大多数种对处于不显著水平,说明松栎混交林群落中多数种对间存在微弱的相互竞争或依赖关系。群落中 $JI>0.75$ 的仅有 8 对,占总种对数的 4.2%; $0.75 \geq JI>0.5$ 的有 21 对,约占总种对数的 11.1%; $0.5 \geq JI>0.25$ 的有 113 对,占总种对数的 59.5%; $0.25 \geq JI \geq 0$ 的有 48 对,约占总种对数的 25.3%,说明群落中多数种对联结程度较弱,群落结构和状态相对稳定。值得注意的是, χ^2 检验结果表明锐齿栎、油松、华山松、漆树之间正联结关系并不显著,但 JI 值远大于 0.75,说明这些树种之间为显著或极显著正关联,因此,为避免 χ^2 检验结果产生偏差,引入 JI 值测定种间关联程度是必要的。

锐齿栎林群落中(图 3),主要种群 χ^2 检验中有 98 对为正关联,占总对数的 51.6%,其中显著正关联 2 对,为鹅耳枥-千金榆、建始槭-刺楸;有 88 对为负关联,占总对数的 55.6%,均不显著;有 4 对为无关联,正负关系比为 1.11,检验显著率仅为 1.05%,大部分种对间正或负关联性不显著,对资源和空间的竞争较为缓和,种间关系趋于稳定共存,群落总体处于比较稳定的状态。群落中 $JI>0.75$ 的种对仅有 4 对,漆树-华山松、栎木-鹅耳枥也呈显著正关联; $0.75 \geq JI>0.5$ 的有 31 对,占总对数的 16.3%; $0.5 \geq JI>0.25$ 的有 118 对,占总种对数的 62.1%; $0.25 \geq JI \geq 0$ 的有 37 对,占总种对数的 19.5%。说

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	1.00		+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	0.87	0.87		▲	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4	0.80	0.80	0.78		+	+	▲	◇	-	-	+	△	-	-	+	◇	+	+	-	+
5	0.27	0.07	0.28	0.08		-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-
6	0.37	0.27	0.21	0.33	0.43		▲	+	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+
7	0.47	0.57	0.43	0.78	0.25	0.87		+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	+
8	0.33	0.33	0.38	0.31	0.45	0.70	0.70		+	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+
9	0.27	0.27	0.31	0.14	0.45	0.20	0.42	0.49		-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+
10	0.27	0.47	0.31	0.23	0.50	0.53	0.42	0.70	0.40		-	-	-	+	+	+	-	+	+	+
11	0.27	0.27	0.21	0.33	0.43	0.53	0.58	0.43	0.00	0.34		-	-	+	-	+	-	-	-	-
12	0.13	0.13	0.15	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00	0.40	0.26	0.28		+	-	-	-	-	-	-	-
13	0.47	0.47	0.31	0.34	0.33	0.00	0.30	0.43	0.73	0.27	0.28	0.70		-	+	-	-	-	-	-
14	0.33	0.13	0.31	0.38	0.40	0.40	0.33	0.60	0.40	0.70	0.40	0.27	0.27		-	+	-	-	+	-
15	0.13	0.13	0.25	0.17	0.70	0.40	0.33	0.37	0.30	0.40	0.20	0.27	0.40	0.00		+	-	+	-	+
16	0.33	0.53	0.38	0.31	0.40	0.33	0.40	0.45	0.49	0.49	0.49	0.27	0.33	0.60	0.37		+	-	+	◇
17	0.27	0.27	0.08	0.38	0.20	0.20	0.34	0.00	0.45	0.00	0.20	0.29	0.30	0.31	0.00	0.40		-	-	+
18	0.33	0.49	0.28	0.38	0.20	0.45	0.40	0.20	0.30	0.45	0.36	0.29	0.29	0.33	0.70	0.20	0.20		-	+
19	0.31	0.49	0.28	0.20	0.00	0.30	0.00	0.20	0.45	0.45	0.43	0.30	0.00	0.70	0.20	0.40	0.26	0.28		-
20	0.20	0.20	0.23	0.45	0.20	0.70	0.63	0.53	0.37	0.37	0.45	0.00	0.29	0.20	0.45	0.34	0.53	0.53	0.00	

图 2 秦岭南坡松栎混交林群落主要种对间 χ^2 检验和 JI 半矩阵图

Fig. 2 The semi-matrix diagram about χ^2 test and JI values of dominant species in *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	0.47		+	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—	+
3	0.40	0.50		+	+	—	+	+	◇	+	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—
4	0.47	0.27	0.50		—	+	+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+
5	0.47	0.76	0.54	0.37		+	+	—	+	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+
6	0.73	0.53	0.47	0.87	0.56		▲	+	+	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+
7	0.40	0.50	0.53	0.44	0.64	0.87		+	◇	+	+	—	+	+	+	+	+	—	+	+
8	0.33	0.40	0.58	0.50	0.40	0.50	0.58		—	+	—	—	—	+	+	—	+	◇	—	—
9	0.33	0.40	0.42	0.29	0.53	0.50	0.42	0.34		—	+	—	▲	+	—	+	+	◇	+	+
10	0.13	0.49	0.34	0.29	0.33	0.31	0.35	0.60	0.00		—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
11	0.33	0.33	0.20	0.33	0.33	0.45	0.53	0.20	0.37	0.20		—	+	+	—	—	—	—	+	+
12	0.27	0.34	0.25	0.34	0.25	0.43	0.20	0.13	0.20	0.21	0.00		—	—	—	+	—	+	—	—
13	0.40	0.45	0.49	0.20	0.63	0.42	0.49	0.20	0.80	0.23	0.45	0.00		+	—	+	—	—	+	+
14	0.33	0.33	0.34	0.33	0.33	0.45	0.53	0.37	0.37	0.30	0.53	0.20	0.45		—	—	+	—	+	+
15	0.33	0.33	0.20	0.33	0.33	0.34	0.34	0.37	0.00	0.53	0.20	0.45	0.30	0.20		—	—	—	—	—
16	0.13	0.49	0.34	0.33	0.33	0.45	0.34	0.20	0.47	0.34	0.25	0.70	0.45	0.20	0.30		—	+	—	+
17	0.33	0.20	0.34	0.33	0.20	0.31	0.34	0.60	0.47	0.31	0.27	0.28	0.27	0.53	0.20	0.00		—	+	—
18	0.40	0.31	0.33	0.53	0.31	0.58	0.33	0.40	0.40	0.30	0.37	0.53	0.30	0.30	0.31	0.45	0.20		+	+
19	0.47	0.30	0.31	0.58	0.30	0.70	0.63	0.33	0.49	0.30	0.70	0.50	0.37	0.70	0.13	0.20	0.43	0.37		+
20	0.47	0.42	0.31	0.42	0.42	0.70	0.63	0.00	0.70	0.13	0.70	0.00	0.60	0.40	0.21	0.40	0.30	0.37	0.60	

图3 秦岭南坡锐齿栎林群落主要种对间 χ^2 检验和 JI 半矩阵图

Fig. 3 The semi-matrix diagram about χ^2 test and JI values of dominant species in *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

明大多数种对间的关联程度不高,物种分布具有一定的独立性,群落稳定性较高。

综上所述,油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列过程中,前期和中期群落物种间正联结比例接近,分别为 44.7%和 42.6%,后期增加到 51.6%;负联结比例从 54.2%略增大到 55.6%后减小至 46.3%;均有少量无关联种对出现,说明随着演替的进行,群落中主要种群对生态要求逐渐趋于相似;前期和中期群落中达到显著或极显著水平的正关联种对占有一定比例,均多于后期,负关联中达到显著水平及以上的种对极少; $JI \geq 0.5$ 和 $0.25 \geq JI \geq 0$ 的比例逐渐减少, $0.5 \geq JI > 0.25$ 逐渐增多,表明群落演替过程中种间关联程度趋于弱度联结,因此,群落在长期的协同进化过程中种间关系逐渐趋于稳定共存。其次, χ^2 检验中显著正关联种对 JI 值都比较高,显著负关联种对的 JI 值较小,即 JI 在反映种对之间关联性和关联程度方面与 χ^2 检验结果相一致,与郭垚鑫等^[13] 研究结果基本一致。

3.3 不同演替阶段物种之间的联结性分析

根据相关研究^[26] 及演替特性^[27], 将各演替阶段重要值排名前 20 的乔木划分为 4 个树种组,其中油松、华山松、山杨、冬瓜杨、糙皮桦为先锋树种,青榨槭、青麸杨、栎木、鹅耳枥、刺楸、榛子、木姜子、三桠乌药为前期过渡种,灯台树、化香树、榛子、栎木、鹅耳枥、千金榆、椴树、建始槭、刺楸、榛子、木姜子、三

桠乌药为后期过渡种,锐齿栎、漆树、野核桃、铁杉为顶级树种。由演替过程中各树种组内及组间种对联结性统计结果(表 3)可知,先锋树种之间正联结和负联结比例分别为 33.3%和 66.7%,均不显著,华山松与油松之间竞争较为激烈,JI 值达 0.67,总体处于不稳定阶段;先锋种与前期过渡种之间正关联种对占 38.9%、负关联种对占 61.1%,正负关联比增大,种间关系趋于紧密;随着演替过程中的激烈竞争,前期过渡种间、后期过渡种间及其前期过渡种和后期过渡种之间表现为较为有利的正联结,分别占各自总种对数的 59.2%、50.0%和 53.4%,虽然正负联结比均大于 1,但不明显,处于群落动态演替过程中相对稳定的阶段;由于顶级树种的侵入和竞争,后期过渡种与顶级种之间正关联比例明显下降,负关联比例高达 63.4%,不同树种之间对资源和空间实行再分配;顶级种间正联结比例仅为 22.2%,负关联比例达 77.8%,说明这些顶级树种之间竞争较为激烈,尚未完全分化协调、演替至稳定阶段。整个演替过程中不同物种之间不断竞争资源和空间,物种组成及其种间关系处于动态变化过程中,群落结构也将不断完善并趋于稳定。

3.4 群落不同演替阶段主要种对相关性分析

Spearman 秩相关系数是检验 2 个物种线性关系的重要指标,其处理的是定量数据,反映 2 个物种同时出现的可能程度^[3]。不同演替阶段群落优势种

表 3 秦岭南坡松栎林群落演替过程中先锋种、过渡种以及顶级种间的种间联结

Table 3 The interspecific associations of pioneer species,transitional species and climax species in *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest communities at different stages of succession on the south-facing slopes in Qinling Mountain

种间联结类型 Association type	正联结 Positive association		负联结 Negative association		无联结 No association	
	种对数 Species pairs	比例 Percent/%	种对数 Species pairs	比例 Percent/%	种对数 Species pairs	比例 Percent/%
I	2	33.3	4	66.7	0	0.0
II	21	38.9	33	61.1	0	0.0
III	29	59.2	20	40.8	0	0.0
IV	13	50.0	13	50.0	0	0.0
V	55	53.4	48	46.6	0	0.0
VI	28	35.0	52	63.4	2	2.4
VII	2	22.2	7	77.8	0	0.0

注: I. 先锋种间; II. 先锋种与前期过渡种间; III. 前期过渡种间; IV. 前期过渡种与后期过渡种间; V. 后期过渡种间; VI. 后期过渡种与顶级种间; VII. 顶级种间。

Note: I, II, III, IV, V, VI and VII indicate the interspecific associations among pioneer species, pioneer species and prior transitional species, prior transitional species, prior transitional species and post transitional species, post transitional species, post transitional species and climax species, climax species, respectively.

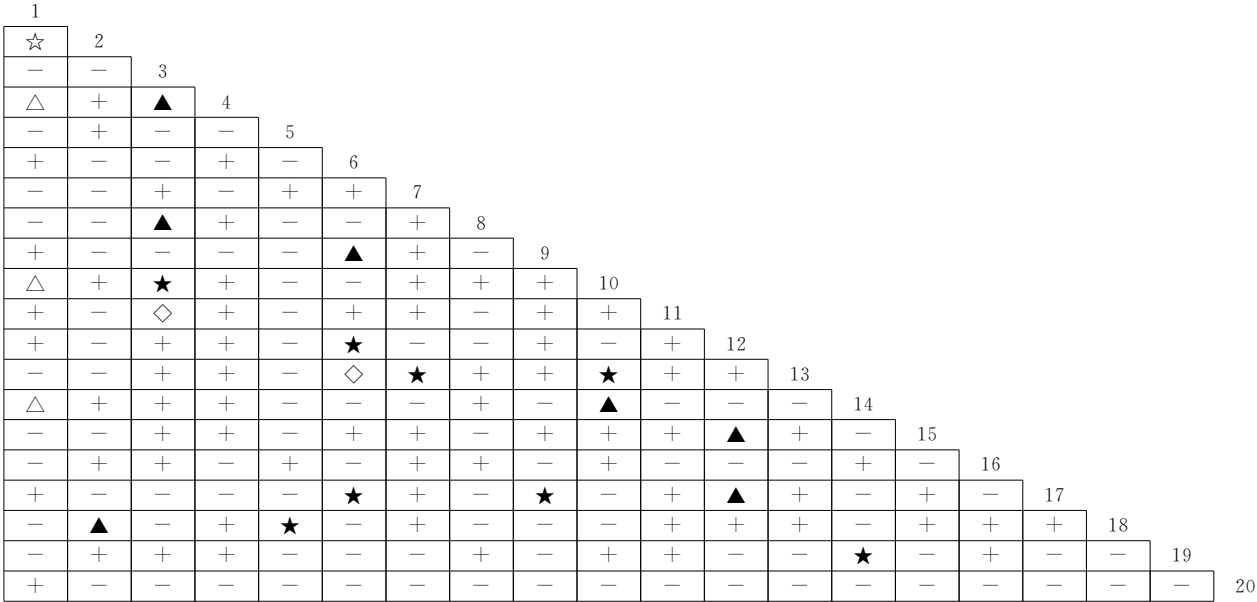


图 4 秦岭南坡油松林群落优势种间 Spearman 秩相关系数半矩阵图

Fig. 4 The semi-matrix diagram about Spearman's rank correlation coefficient of dominant species in *P. tabulaeformis* forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

间 Spearman 秩相关性分析结果中(图 4~图 6),油松林群落正相关种对为 88 对,占总对数的 46.3%,其中极显著正相关 8 对,显著正相关 4 对;负相关种对有 100 对,占总对数的 52.6%,其中,极显著负相关 1 对,显著负相关 3 对;无关种对有 2 对;正负相关比为 0.88,检验显著率为 6.32%。松栎混交林群落正相关种对为 89 对,占总对数的 46.8%,其中极显著正相关 4 对,显著正相关 14 对;负相关种对 100 对,占总对数的 52.6%,其中,极显著负相关 4 对,显著负相关 3 对,无关种对 1 对;正负相关比为 0.89,检验显著率为 13.16%。锐齿栎林群落正相关种对为 99 对,占总对数的 52.1%,其中极显著正相关 9 对,显著正相关 5 对;负相关种 89 对,占总对数的 46.8%,其中,显著负相关的有 1 对;无关种对有 2 对;正负相关比为 1.11,检验显著率为 7.89%。由此可知,与锐齿栎林群落相比,油松林和松栎混交林群落种间正负相关比接近,且均明显小于锐齿栎林,群落中多数物种间的关系不紧密,这与 χ^2 检验和 JI 半矩阵分析结果基本一致,这符合前人研究结果^[3,28];显著率则先增大后减小,但均大于 χ^2 检验

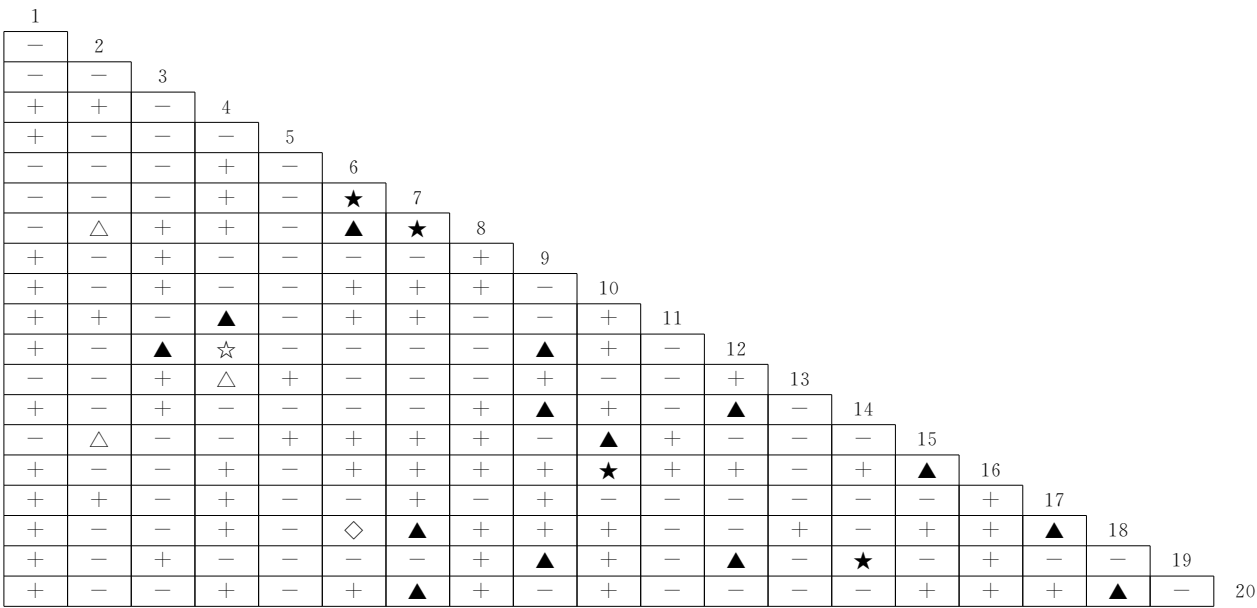


图 5 秦岭南坡松栎混交林群落优势种间 Spearman 秩相关系数半矩阵图

Fig. 5 The semi-matrix diagram about Spearman's rank correlation coefficient of dominant species in *P. tabulaeformis*-*Q. aliena* var. *acuteserrata* mixed forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

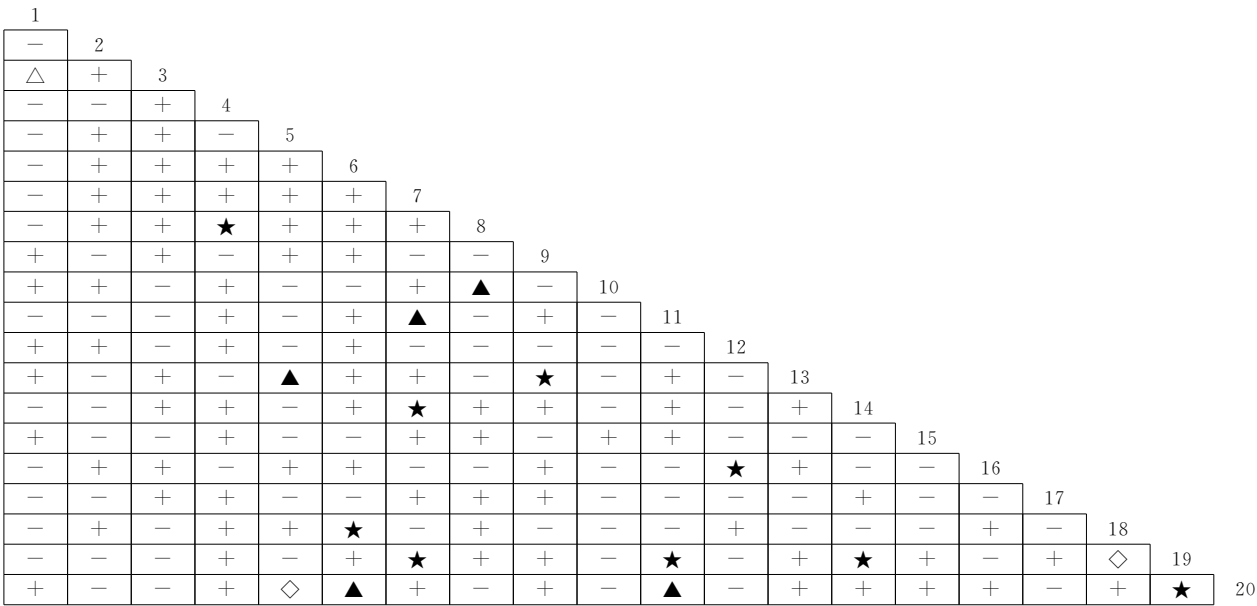


图 6 秦岭南坡锐齿栎林群落优势种间 Spearman 秩相关系数半矩阵图

Fig. 6 The semi-matrix diagram about Spearman's rank correlation coefficient of dominant species in *Q. aliena* var. *acuteserrata* forest communities on the south-facing slopes in Qinling Mountain

结果,主要是因为利用 χ^2 检验来判断种间关联性会损失一定的信息量^[28],而 Spearman 秩相关系数检验灵敏度较高,可以弥补 χ^2 检验的不足,这与之前研究结果相似^[28,29]。

3.5 群落不同演替阶段生态种组划分

为了更真实可靠地反映群落种间关联以及群落演替方向,依据不同演替阶段群落种间关联和相关

性计算结果,以显著负相关性为界限,同一生态种组内的物种有尽可能大的正相关性和关联性,物种之间具有相似的生态要求和生活习性^[2,29],将不同演替阶段群落生态种组进行划分。油松林群落第 1 生态种组为华山松、冬瓜杨、山杨、油松,其中油松和华山松为主要建群种,存在一定的竞争,但生态习性相似,华山松与冬瓜杨、山杨则呈显著正关联和相关

性;第2生态种组为刺楸、盐肤木、栎木、鹅耳枥、三桠乌药、青榨槭、木姜子,处于群落的中下层,为主要伴生种,种间关联性和相关性较显著;第3生态种组为锐齿栎、栓皮栎、漆树、糙皮桦、榛子、微毛樱桃,多为阳生树种,分布广,联结不明显,但相关性较显著;第4生态种组为青麸杨、毛栎、毛栗,处于劣势,彼此间相互独立。松栎混交林群落第1生态种组为锐齿栎、油松、华山松、铁杉,为群落主要优势树种,两两之间多为正关联且JI值极大;第2生态种组为野核桃、千金榆、鹅耳枥、椴树、青榨槭、华榛,数量较多,为主要伴生树种,正相关性较显著,多为不显著正关联;第3生态种组为化香、漆树,二者之间呈不显著正关联和正相关;第4生态种组为灯台树、栎木、大果榆、刺楸,为林下次要伴生树种,相关性较显著,多与其它树种呈不显著负关联;第5生态种组为四照花、建始槭、青麸杨、木姜子,数量较少,随机分布,独立性较强。锐齿栎林群落第1生态种组为锐齿栎、油松、漆树、华山松,为群落主要优势种,多为正关联,JI值极大;第2生态种组为栎木、椴树、野核桃,为主要伴生种,竞争上层资源和空间,多为显著正相关和不显著正关联且JI值较大;第3生态种组为华榛、千金榆、灯台树、青檀、刺叶栎、木姜子、鹅耳枥、乌柏、三桠乌药、刺楸、建始槭,为中下层优势种群,彼此间多为极显著正相关和不显著正关联且JI值较小;第4生态种组为铁杉、化香树,数量较少,独立性较强。

4 结论与讨论

4.1 种间联结与群落稳定性

秦岭南坡松栎林群落不同演替阶段群落总体关联性均为显著正关联,各自具有相对的稳定性,且总体关联性随着演替进程而加强,稳定性也逐渐增强,这与长白山云冷杉针阔混交林演替过程中总体联结性随演替发展的变化规律一致^[30]。前人对秦岭林区松栎林种间关系表明,秦岭林区油松天然林大多数种群种间联结很弱,具有相对独立分布的特征^[9],华山松天然次生林优势种群间联结较松散,物种之间存在一定的独立性,趋于形成一个较为稳定的群落^[11-28],锐齿栎林绝大多数种对间的独立性相对较强,群落处于较为稳定的次生林演替阶段^[12-13],这些不同演替阶段特定群落类型总体均表现出一定的松散性,但独立程度较低,本研究结果与之较为一致。这种种间联结的松散性可能主要决定于物种的生物学和生态学特性^[4,7-8],同时受群落演替的时间和空

间^[11]及其生态位分化的影响,此外,外界干扰和病虫害等也会影响群落结构的稳定性。

4.2 种间联结与群落演替的关系

一般来说,随着植被群落演替的进展,群落结构及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关联,以求得多物种间的稳定共存^[25,31]。秦岭南坡松栎林演替过程中主要植物种间联结性随演替进展所表现出的特点也遵循这一规律,与油松林和松栎混交林群落相比,锐齿栎林群落物种间正联结比例较高,这与物种对群落的适应性和群落对物种的选择和淘汰密切相关^[11,30],但检验显著率和 $JI > 0.75$ 或 $0.25 \geq JI \geq 0$ 的比例较低,趋于相对独立分布,稳定性明显高于演替前期和中期。Spearman秩相关性研究结果进一步证实油松林和松栎混交林群落中多数物种间的关系不紧密,锐齿栎群落种间关系则达到某种协调,生态位彼此分化表现出明显的正相关特性,表明群落在长期的协同进化过程中种间关系趋于稳定共存。前人对中国森林演替模式的研究表明,次生演替一般遵循针叶林到针阔混交林再到阔叶林的规律^[7,32,33],就种间关系来说,本研究结果支持这一演替规律,但仅从种间联结和相关性来反映秦岭南坡松栎林群落演替动态是不够全面的,今后还需结合群落结构、更新特征等进一步分析考证。

对油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列整个过程中的先锋树种、前期过渡种、后期过渡种和顶级种种间联结性研究发现,种对之间的正负关联比先增大后减小,近似呈单峰分布,即油松、华山松等先锋树种在群落中均占优势,且生态习性和生境需求相似,表现出对资源和空间的激烈竞争,正负联结种对分别占总种对数的33.3%和66.7%,尚未形成稳定的群落关系,必然导致林木间出现自疏和他疏,形成林隙,林下充足的光照、水热、养分和生存空间有利于青榨槭、鹅耳枥、木姜子、千金榆、椴树等阔叶树种的侵入和定居,重新形成激烈的种间竞争格局,经过长期的生态位分化,种间关系趋于松散,因此,这些过渡种间(包括前期过渡种间、后期过渡种间及其相互之间)多表现为有利的正联结,正负联结比均大于1,但不明显,处于群落动态演替过程中相对稳定的阶段;而适应性强且生长迅速的顶级树种锐齿栎、漆树、野核桃等阔叶树种则与后期过渡种间的负关联比例达63.4%,经过不断的竞争和淘汰逐渐占据上层空间,相同的空间分布和生长资源竞争使得这些树种之间竞争较为激烈,多形成显著的

负联结,正负关联比仅为 0.29,而鹅耳枥、千金榆等主要伴生树种则在林分中下层占有一定的优势,与上层顶级种间多形成较为广泛的不显著正关联,正是这些不同层次和不同生活型物种间对资源和空间需求的差异,使得物种组成及其种间关系处于动态变化过程中,群落结构也将不断完善并趋于稳定。马映栋等^[13]对锐齿栎林种群空间分布格局和关联性研究也证实了这一点,林冠上层锐齿栎分布稳定,主要为随机分布,林间层多均匀分布,林下层聚集分布明显,膀胱果(*Staphylea holocarpa*)与锐齿栎在幼树期因相互竞争而大部分尺度上互为负相关,其生长发育到一定阶段相互促生且小部分尺度上相互独立;树种锐齿栎与青榨槭、膀胱果与青榨槭在整体上保持无关联,逐渐发展为小范围内互为相关性。群落中种间关系是复杂的,是多种因子耦合的结果^[34],仅仅依靠同一时空尺度下的调查资料和种对联结统计结果分析,尚不能完全揭示松栎林演替过程中的种间关系,更需要对演替过程中多物种的联结关系进行长期定位研究,同时考虑环境因子和人为因素的影响,才能更好揭示群落种间相互关系和演替趋势。

4.3 种间联结与物种多样性关系

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,种间关系是群落形成、演化和稳定性的重要数量特征^[35],二者之间存在一定的联系。对油松林→松栎混交林→锐齿栎林这一演替序列整个过程中的先锋树种、前期过渡种、后期过渡种和顶级种种间联结性研究发现,种对之间的正负关联比先增大后减小,近似呈单峰分布,也即先锋种定居后,青榨槭、鹅耳枥等阔叶树种的侵入促使种间竞争更加激烈,而过渡种间关系趋于松散,顶级树种锐齿栎、漆树、野核桃等竞争也较为激烈。而秦岭南坡松栎林群落演替过程中虽然群落间物种丰富度无显著差异,但群落总体物种多样性随演替进展总体上呈现明显的单峰型变化,在松栎林阶段物种多样性达到最大,与中期物种多样性假说一致^[16]。这与沙棘人工林群落物种多样性及种间关联变化特征较为一致,沙棘人工林群落各层及总体物种多样性指数基本呈“S”形波动变化的趋势,种间关联正负关联比呈抛物线形变化,说明群落发育到 13 a 前后呈现相对稳定的态势^[35]。这可能是因为群落经过阔叶树种入侵过程的激烈竞争与淘汰,种间关系则达到某种协调,生态位彼此分化,群落组成和结构达到了稳定共存的阶段。

4.4 种间关系与种群生态位关系

种间联结与其生态位重叠之间是紧密联系的。油松林中锐齿栎-油松、漆树-华山松、锐齿栎-漆树、盐肤木-栓皮栎、锐齿栎-鹅耳枥 χ^2 检验值较大,呈显著正关联或一定的正关联,其生态位重叠值相对较大^[9,24],分别为 0.589、0.561、0.231、0.189、0.176,而鹅耳枥-栎木、栓皮栎-鹅耳枥呈显著负关联,其生态位重叠值^[9]仅为 0.033、0。锐齿栎林中锐齿栎-鹅耳枥、华山松-油松、华山松-鹅耳枥、漆树-油松、漆树-三桠乌药、油松-鹅耳枥、三桠乌药-鹅耳枥等呈一定程度的正关联,其生态位重叠值^[36]分别为 0.881、0.892、0.956、1.00、0.971、1.00、0.836;锐齿栎-椴树、锐齿栎-华山松、锐齿栎-漆树、鹅耳枥-漆树、椴树-华山松等呈一定的负关联,其生态位重叠值^[37]仅为 0.441、0.502、0.301、0.467、0.317,由此可见,优势种群间的正联结性越强,其生态位重叠值就越大;反之,种间的负联结性越强,其生态位重叠值就越小,这与前人的研究结果一致^[38,39]。

4.5 种间联结与 CCA 排序关系

通过对比种间联结性及其种对在物种与环境因子 CCA 排序图^[15]中的分布可以发现,锐齿栎林中的锐齿栎与鹅耳枥在 CCA 排序图中的距离较近,而与椴树、华山松、漆树相距较远;鹅耳枥与锐齿栎相距较近,而与漆树相距较远;漆树与油松相距较近,而与锐齿栎、鹅耳枥相距较远。松栎混交林中的漆树与华山松、鹅耳枥相距较近,而与油松、铁杉相距较远。由此可见,这些种对在物种与环境因子 CCA 排序图中分布距离远近很大程度上取决于其正负关联性,也就是说,对于同一物种,若与其它物种间存在较为显著的正联结性,则正联结性越显著,物种在 CCA 排序图上的距离越近;若与其它物种间存在较为显著的负联结性,则负联结性越显著,物种在 CCA 排序图上的距离越远。这与郑超超等^[39]对浙江江山公益林种间关系的研究结果较为一致。这可能是因为正关联种对能够充分利用周围资源空间,生态位重叠程度较高,导致其在 CCA 排序图中集中分布,而负关联种对偏好于某些环境因子,整体上对环境资源的利用能力较差,因而分散分布于 CCA 排序图中。此外,油松林关联种对间分布距离与其他 2 种群落类型有较大差异,这可能是因为油松林的分布与锐齿栎林和松栎混交林在 CCA 排序图中的分布相距较远,即其群落在结构组成和生境等方面差异较大^[15]。CCA 排序同时也表明,坡度是影响乔木层物种分布的主要环境因子,其次是海

拔、坡度等^[15],正联结的物种生境特征比较一致,负联结的物种生境特征刚好相反。物种之间的关系也不完全受环境条件制约,还需进一步结合生态位理论、CCA 协变量矩阵偏典范对应分析等探讨。

4.6 种间联结对林分经营的指导

秦岭南坡油松林、锐齿栎林及其混交林稳定性程度直接关系到秦岭生物多样性维持、水碳平衡、气候调节、水土保持以及水源涵养等生态服务功能的发挥。阐释植物种群种间关系旨在揭示种对间竞争的结果或群落的现状,这有助于对地带性植被进行改造和恢复,有效缩短演替进程。油松林中锐齿栎-漆树、盐肤木-栎木,松栎林中的锐齿栎-油松、锐齿栎-漆树等呈显著正关联的种对应作为生态目标树

或经营目标树予以保留;相反,油松林中的油松-三桠乌药、漆树-冬瓜杨,松栎混交林中的灯台树-漆树、锐齿栎-化香树等种对呈不显著负关联且 JI 值较大或显著负关联的种对应选择性的伐除;此外,还可依据种间关系的变动趋势确定抚育间伐时植株的去留^[30]和采伐阶段,例如华山松-栎木种间联结性演替中期呈不显著正联结、前期和后期均为不显著负联结,应选择松栎混交林向锐齿栎林过渡阶段调整华山松和栎木的种间关系;生态种组的划分也为筛选群落内环境监测的指示种^[28],满足林区营林和重建需要提供了保障,通过这些有效的经营措施促进林分向健康稳定的地带性顶级群落发展,缩短秦岭南坡松栎林演替进程。

参考文献:

- [1] ARMAS C, PUGNAIRE F I. Plant interactions govern population dynamics in semi-arid plant community[J]. *Journal of Ecology*, 2005, **93**(5): 978—989.
- [2] LIU J H(刘珏宏), GAO H(高 慧), et al. Comparative analysis of interspecific association within the *Stipa grandis*-*S. krylovii* community in typical steppe of Inner Mongolia, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(9): 1 016—1 024 (in Chinese).
- [3] GUO Y X(郭垚鑫), HU Y N(胡有宁), KONG L T(孔令童), et al. Interspecific association and correlation of main plant species in subalpine meadow of Zibai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学杂志), 2011, **30**(8): 1 775—1 780 (in Chinese).
- [4] SU S J, LIU J F, HE Z S, et al. Ecological species groups and interspecific association of dominant tree species in Daiyun Mountain National Nature Reserve[J]. *Journal of Mountain Science*, 2015, **12**(3): 637—646.
- [5] LI Y D, XU H, et al. Division of ecological species groups and functional groups based on interspecific association —— a case study of the tree layer in the tropical lowland rainforest of Jianfengling in Hainan Island, China[J]. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, **3**(4): 407—715.
- [6] GREIG-SMITH P. Quantitative Plant Ecology (3rd edition)[M]. *Blackwell Scientific Publications*, 1983.
- [7] PENG SH L(彭少麟), ZHOU H CH(周厚诚), GUO SH C(郭少聪), et al. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinhuashan[J]. *Acta botanica Sinica* (植物学报), 1999, **41**(11): 1 239—1 244 (in Chinese).
- [8] WANG B S(王伯荪), PENG SH L(彭少麟). Study on the measuring techniques of interspecific association of lower-subtropical evergreen-broadleaved forests I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学丛刊), 1985, **9**(4): 274—285 (in Chinese).
- [9] LIN Y Y(蔺雨阳), WANG D X(王得祥), LEI R D(雷瑞德), et al. Classification of ecological twin species and plant functional type for natural *Pinus tabulaeformis* Forests in middle part of Qinling Mountains[J]. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学学报), 2009, **37**(11): 46—51 (in Chinese).
- [10] XU J SH(许金石), CHEN Y(陈 煜), WANG G X(王国勋), et al. Interspecies association of dominant woody plant communities in Qinling forest region, Shaanxi [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2014, **34**(7): 1 467—1 475 (in Chinese).
- [11] ZHANG M X(张明霞), WANG D X(王得祥), KANG B(康 冰), et al. Interspecific associations of dominant plant populations in secondary forest of *Pinus armandii* in Qinling Mountains[J]. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2015, **51**(1): 12—21 (in Chinese).
- [12] YANG H Y(杨海裕), ZHANG S ZH(张宋智), et al. Interspecific associations among tree species in natural deciduous broadleaved forests in western Qinling, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2012, **31**(10): 2 513—2 520 (in Chinese).
- [13] MA Y D(马映栋), LIU W ZH(刘文桢), et al. Change analysis of spatial pattern and correlation for *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest population in Xiaolongshan Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2014, **34**(9): 1 878—1 886 (in Chinese).
- [14] LIU Y Y, LI F R, JIN G Z. Spatial patterns and associations of four species in an old-growth temperate forest[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2014, **9**(1): 745—753.
- [15] ZHANG Z L(张子良), YU F(于 飞), WANG D X(王得祥). Effects of environmental factors on the species composition of three typical secondary forests in Qinling Mountains [J]. *Journal of Northwest A&F University* (Nat. Sci. Ed.) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2014, **42**(8): 69—78 (in Chinese).

- [16] ZHANG H W(张洪武), YU F(于 飞), WANG D X(王得祥), *et al.* Changes of species composition and diversity in the process of community succession of pine oak forest on the south-facing slopes in Qinling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2014, **34**(1): 169—176(in Chinese).
- [17] BARBÉRO M, LOISEL R, QUÉZEL P, *et al.* Pines of the Mediterranean Basin[M]//RICHARDSON D M. Ecology and Biogeography of Pinus, Cambridge University Press, Cambridge. 1998: 153—170.
- [18] GRACIA M, RETANA J, ROIG P. Mid-term successional patterns after fire of mixed pine-oak forests in NE Spain[J]. *Acta Oecologica*, 2002, (23): 105—111.
- [19] KANG B(康 冰), LIU SH R(刘世荣), WANG D X(王得祥), *et al.* Regeneration characteristics of woody plant seedlings in typical secondary forests in Qinling Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2011, **22**(12): 3 123—3 130(in Chinese).
- [20] YU F, WANG D X, SHI X X, *et al.* Seed dispersal by small rodents favors oak over pine regeneration in the pine-oak forests of the Qinling Mountain, China[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2013, **28**(6): 540—549.
- [21] YU F, WANG D X, SHI X X, *et al.* Effects of environmental factors on tree seedling regeneration in a pine-oak mixed forest in the Qinling Mountains, China[J]. *Journal of Mountain Science*, 2013, **10**(5): 845—853.
- [22] YU F, SHI X X, WANG D X, *et al.* Effects of insect infestation on *Quercus aliena* var. *acuteserrata* acorn dispersal in the Qinling Mountains, China[J]. *New Forests*, 2015, (46): 51—61.
- [23] YU F, SHI X X, WANG D X, *et al.* Seed predation patterns favor the regeneration of dominant species in forest gaps compared with the understory in an oak-pine mixed forest[J]. *Acta Theriol.*, 2014, (59): 495—502.
- [24] CHAI Z ZH(柴宗政), WANG D X(王得祥), *et al.* Niche characteristics of main plant populations in natural *Pinus tabulaeformis* communities in Qinling Mountains, Northwest China [J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2012, **31**(8): 1 917—1 923.
- [25] DU D L(杜道林), LIU Y CH(刘玉成), LI R(李 睿). Studies on the interspecific association of dominant species in a subtropical *Catanopsis fargesii* forest of Jinyun Mountain, China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 1995, **19**(2): 149—157(in Chinese).
- [26] LEI R D(雷瑞德), PENG H(彭 鸿), CHEN C G(陈存根). Types and phytoenosis of natural secondary forests at Huoditang Forest Region[J]. *Journal of Northwest Forestry College*(西北林学院学报), 1996, **11**(S1): 43—52(in Chinese).
- [27] YANG Q(杨 琦), ZHOU J(周 婧), TAO CH(陶 楚), *et al.* Comparative study on interspecific association in tropical evergreen monsoon elfin forest at two successional stages in Tongguling of Hainan Island[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农学通报), 2014, **30**(22): 8—15(in Chinese).
- [28] JU T ZH(巨天珍), KANG L D(康丽丹), WANG L F(王立峰), *et al.* Interspecific association analysis of dominant species in shrub layer of *Pinus armandii* community in Xiaolongshan Mountain of Gansu Province[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(6): 829—834(in Chinese).
- [29] WANG L(王 琳), ZHANG J T(张金屯). Interspecific association and correlation of dominant species of Lishan Mountain meadow in Shanxi Province[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2004, **24**(8): 1 435—1 440(in Chinese).
- [30] GONG ZH W(龚直文), KANG X G(亢新刚), GU L(顾 丽), *et al.* Interspecific association among arbor species in two succession stages of spruce-fir conifer and broadleaved mixed forest in Changbai Mountains, northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*(北京林业大学学报), 2011, **33**(5): 29—33(in Chinese).
- [31] ZHOU X Y(周先叶), WANG B S(王伯荪), *et al.* An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2000, **24**(3): 332—339(in Chinese).
- [32] LEI N F(雷智菲), SU ZH X(苏智先), *et al.* A comparative study on life-form spectra of evergreen broad-leaved forest in different successions in Jinyun Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2002, **13**(3): 267—270(in Chinese).
- [33] PETRITAN I C, MARZANO R, PETRITAN A M, *et al.* Overstory succession in a mixed *Quercus petraea*-*Fagus sylvatica* old growth forest revealed through the spatial pattern of competition and mortality[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 326: 9—17.
- [34] TAN Y B(谭一波), ZHAN CH A(詹潮安), YANG H D(杨海东), *et al.* Inter-specific associations among main tree species in *Machilus chinensis* communities in Nan'ao Island, Guangdong Province[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*(中南林业科技大学学报), 2012, **32**(11): 92—99(in Chinese).
- [35] GUO L J(郭连金), ZHANG W H(张文辉), LIU G B(刘国彬). Species diversity and interspecific association in development sequence of *Hippophae rhamnoides* plantations in loess hilly region[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2007, **18**(1): 9—15(in Chinese).
- [36] ZHAO Y H(赵永华), LEI R D(雷瑞德), HE X Y(何兴元), *et al.* Niche characteristics of plant populations in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* stands in Qinling Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2004, **15**(6): 913—918(in Chinese).
- [37] CAO CH(曹 春), JU T ZH(巨天珍), *et al.* Study on niche of main population of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forest on the Mt. Xiaolongshan in Gansu Province[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*(甘肃农业大学学报), 2006, **41**(3): 65—69(in Chinese).
- [38] SHI Z M(史作民), CHENG R M(程瑞梅), LIU SH R(刘世荣). Niche characteristics of plant populations in deciduous broad-leaved forest in Baotianman[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 1999, **10**(3): 265—269(in Chinese).
- [39] ZHENG CH CH(郑超超), YI L T(伊力塔), *et al.* Interspecific relationship and canonical correspondence analysis of the dominant species in ecological service forest of Jiangshan City in Zhejiang Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2015, **35**(22): 1—11(in Chinese).

(编辑:潘新社)