

缙云山森林次生演替中优势种群的特性与生态因子的关联度分析*

刘玉成 杜道林 岳 泉

(西南师范大学生物系 重庆 630715)

摘 要 本文用灰色系统理论的关联度分析对缙云山森林群落次生演替系列优势种群的生长、分布、显著度及其生态因子的相关性进行了尝试性研究。基本方法采取空间差异代替时间变化,利用相邻格子法每木实测取样。结果表明缙云山森林群落次生演替系列8个优势种群对应9个生态因子的关系。马尾松受限于较差的环境条件,如土层薄、坡度大等;亚热带演替顶极群落常绿阔叶林第一层树种,如大头茶、小叶栲等受控于土壤条件最大。9个生态因子对优势种群作用由强到弱的潜在序列为土壤有机质>土壤厚度>种丰富度>土壤pH>土壤水分>干扰度>海拔高度>坡度>群落透光度。8个优势种群受9个因子综合作用的反应由强到弱的可能序列是栲树>银木荷>大头茶>小叶栲>马尾松>白毛新木姜子>川山矾>光山矾。

关键词 缙云山;次生演替;灰色系统;生态因子;植物种群

生物圈陆地生态系统不同气候带的植被类型及其分布规律,主要受水热条件两个主导因子控制。但是在同一地区相同气候带的条件下,同样具有不同的植被类型和分布特征,再简单地用水热条件作为主导因子去解释其原因,就会遇到许多困难,特别是森林生态系统,所以有人把森林生态系统称为“灰色生态系统”^[1]。植被发展动态模型中,到目前,对植被发展起根本作用的环境因子还未直接予以考虑^[12]。

灰色系统理论是我国学者邓聚龙教授(1982)提出来的^[16]。利用这个理论在工农业生产、灾害预测和经济发展趋势等许多方面的应用都取得了满意的结果^[3,4,16]。

近年来我国植物群落和植物种群生态学的研究在深度和广度上都有了很大发展,特别是近期植物种群结构和动态的研究方面有几篇论文测定了大量的环境因子数据^[3,11,13-15],但这些数据与植物种群或群落有什么内在关系,没有进行有效的分析。本文企图用灰色系统理论之一的关联度分析对亚热带常绿阔叶林破坏后的次生演替系列群落优势树种的生长、分布和显著度与其生态因子间的关系进行研究,算是一个方法上的探索,并将对亚热带地区人工林的营造、树种的配置、次生林的管理等提供一定的科学依据。

1. 研究方法

缙云山自然保护区的环境条件报道较多^[5-7]。它的植被属我国中亚热带东部季风湿润性的常绿阔叶林类型,具典型的次生演替系列群落,优势树种明显,是植物群落学研究的理想场地。

本文于1991年11月收到,1993年3月收到修改稿。

* 国家自然科学基金资助项目。

1.1 样地的选择和取样

本研究采用空间尺度异质性代替时间尺度变化,按 Smith (1961) 介绍的相邻格子法经修改后进行每木实测取样。选择典型的 4 个演替系列群落, 5 个植被类型, 即演替先锋群落(白茅群落)、先锋森林(马尾松林)、先锋森林至顶极森林的过渡类型(亚热带次生常绿针阔叶混交林)、顶极群落(包括 2 个类型, 山脊上的银木荷林和山坡上的栲树林)、样地面积: 森林 16 个 $5\text{m} \times 10\text{m}$, 草丛 16 个 $0.5\text{m} \times 1\text{m}$, 进行每木胸径、高度、冠幅和部分乔木年龄测定, 计算百分数重要值, 然后选择乔木中重要值大的演替先锋种、演替系列种和顶极植物种的优势种群作为母因子集 $Y_i (i=1, 2, \dots, n)$, (以重要值示), 它们是: 马尾松 (*Pinus massoniana*)、大头茶 (*Gordonia acuminata*)、白毛新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *glauca*)、银木荷 (*Schima argentea*)、小叶栲 (*Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*)、栲树 (*C. fargesii*)、光叶山矾 (*Symplocos lancifolia*)、和川山矾 (*S. setchuanensis*) (表 1)。

表 1 缙云山森林次生演替系列群落优势种群及其环境资料

Table 1 The data of dominant populations in secondary succession forest communities of Jinyun Mountain and their environmental conditions

样 地 号 地 点 群 落 类 型 取 样 面 积 (m^2)	1	2	3	4	5	因 子 集
	接 官 亭 白茅群落	松 林 坡 马尾松林	聚 云 峰 针阔混交林	聚 云 峰 木荷林	洛 阳 桥 栲树林	
	8	800	800	800	800	
马 尾 松 <i>Pinus massoniana</i>	12.67	45.78	18.13	1.52	0	Y_1
大 头 茶 <i>Gordonia acuminata</i>	0	1.12	14.48	11.66	7.32	Y_2
白毛新木姜子 <i>Neolitsea aurata</i> var. <i>glauca</i>	0	3.2	22.38	28.00	9.84	Y_3
银 叶 木 荷 <i>Schima argentea</i>	0	0	3.33	18.17	0	Y_4
小 叶 栲 <i>Castanopsis carlesii</i> var. <i>spinulosa</i>	0	0	3.67	18.67	0	Y_5
栲 树 <i>Castanopsis fargesii</i>	0	0	0	1.67	24.33	Y_6
光 叶 山 矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0	0	9.17	2.67	6.00	Y_7
川 山 矾 <i>Symplocos setchuanensis</i>	0	0	4.38	8.50	11.00	Y_8
海拔高度(m)	680	410	800	820	620	X_1
坡 度	15°	20°	10°	35°	25°	X_2
群落透光度(%)	79.23	23.55	10.85	8.84	5.82	X_3
干 扰 度	0.95	0.82	0.43	0.28	0.15	X_4
种 丰 富 度	33	53	70	64	115	X_5
土壤厚度(cm)	27.4	7.7	30.9	42.3	75.4	X_6
土壤含水量(%)	7.6	7.7	25.9	28.9	32.1	X_7
土 壤 pH	6	5.8	6.2	6.2	6.2	X_8
土壤有机质(%)	0.54	2.35	9.24	16.76	17.34	X_9

1.2 群落环境条件测定

每样地进行海拔高度、坡度、坡向、群落透光度、外界干扰度、种的丰富度、土壤厚度、

表2 缙云山森林次生演替系列群落优势种群与环境因子的关联度(r)

Table 2 The degrees of relatedness of 8 dominant populations and 9 environmental factors of the secondary succession sere in Mt. Jinyun of Sichuan

因子集	Y ₁	Y ₂	Y ₃	Y ₄	Y ₅	Y ₆	Y ₇	Y ₈	Y ₉
X ₁	0.5943	0.7485	0.7108	0.6509	0.6495	0.5823	0.6396	0.6400	
X ₂	0.8146	0.6786	0.6941	0.5973	0.5988	0.6241	0.6348	0.5487	
X ₃	0.6394	0.5448	0.5384	0.6479	0.6205	0.6145	0.5533	0.5338	
X ₄	0.6511	0.6884	0.6544	0.6833	0.6852	0.7164	0.6358	0.6478	
X ₅	0.7064	0.6755	0.6580	0.7889	0.7665	0.7258	0.6414	0.6596	
X ₆	0.8281	0.68167	0.68807	0.7534	0.7673	0.7274	0.6386	0.6798	
X ₇	0.6671	0.7002	0.6561	0.6950	0.6727	0.7961	0.6512	0.6319	
X ₈	0.5944	0.6995	0.6340	0.7132	0.6906	0.7759	0.7527	0.7534	
X ₉	0.5738	0.8452	0.8036	0.7595	0.7758	0.7427	0.7613	0.9224	

土壤湿度、土壤 pH 和土壤有机质的测定,除了坡向以外均选作关联度分析的子因子集 X_j (j = 1, 2, …, m)。

土壤厚度每个样地用钻土法规则测定 10 个点取均值,土壤湿度取土深 10cm 处用酒精燃烧法当场测定的 10 个点取平均值,干扰度用专家思想打分平均决定,酸度在室内用 SPM-10pH 数字式仪测定,透光度用 NZ-76 型照度计现场林内外同时测定(表 1)。

1.3 数据处理

关联度分析,是一种衡量因子间关联程度大小的量化方法,它属于几何处理范畴,是几何关系的比较。它以曲线间差值的大小作为一种度量关联度的尺度,几何形状越相近,则关联度越大^[3,4]。按这种关系作因素分析的主要优点是,①不会出现异常将正相关当作负相关的情况,②对于数据量没有太高要求¹⁾。

n 个母因子对 m 个子因子构成矩阵

$$S = (S_{ij})_{nm}$$

据调查测定数据(表 1)用灰色理论,对各数列进行均值化无量纲处理^[9],即得出 5 个样地 8 个母系列和 9 个子系列。一个母因子数列对子因子数列的关系可由关联系数公式计算^[3]:

$$\xi_{ij}(k) = \frac{\min_i \min_k |Y_i(k) - X_j(k)| + 0.5 \max_i \max_k |Y_i(k) - X_j(k)|}{|Y_i(k) - X_j(k)| + 0.5 \max_i \max_k |Y_i(k) - X_j(k)|}$$

式中 $\xi_{ij}(k)$ 是第 k 个因素比较曲线 {X_j} 与参考曲线 {Y_i} 的相对差值;这种相对差值称为 X_i、Y_i 在 k 因素的关联系数。 $\min_i \min_k |Y_i(k) - X_j(k)|$ 称为两极(两个层次)的最小差取绝对值。 $\max_i \max_k |Y_i(k) - X_j(k)|$ 称为两个层次的最大差取绝对值。

再以下述公式计算关联度:

$$r_{ij} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \xi_{ij}(k)$$

1) 邓聚龙,1984,灰色系统理论教材。

式中 r_{ij} 称为曲线 $\{X_i\}$ 对参考曲线 $\{Y_i\}$ 的关联度。计算结果于表 2。其结果数据可以用统计多元分析结果数据比较, 其中最佳的参照是偏相关系数^[2,10], 但由于取样数据太少,

表 3 缙云山森林次生演替系列群落优势种群与环境因子的相关系数

Table 3 The correlation coefficients of 8 dominant populations and 9 ecological factors of the secondary succession sere in Mt. Jinyun of Sichuan

因子集	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5	Y_6	Y_7	Y_8
X_1	-0.7255	0.7405	0.7529	0.6215	0.6283	-0.1215	0.5169	0.4234
X_2	-0.4217	0.1315	0.3903	0.7177	0.7095	0.2927	-0.2575	0.6018
X_3	0.1269	-0.7157	-0.6748	-0.3664	-0.3705	-0.3880	-0.6123	-0.6995
X_4	0.6543	-0.7614	-0.7044	-0.4395	-0.4420	-0.6454	-0.6886	-0.9700
X_5	-0.4559	0.4470	0.2795	-0.0466	-0.0458	0.8949	0.6363	0.8577
X_6	-0.8374	0.3641	0.2583	0.1036	0.1019	0.8880	0.4857	0.9030
X_7	-0.7217	0.8244	0.7519	0.4587	0.4626	0.5847	0.7529	0.9509
X_8	-0.8673	0.8147	0.7300	0.4572	0.4627	0.4068	0.7505	0.8075
X_9	-0.7160	0.6990	0.7055	0.5526	0.5530	0.6239	0.5491	0.9840

表 4 缙云山森林次生演替系列群落优势种群(Y_i)与环境因子(X_j)的偏回归系数

Table 4 The partial regression coefficients of 8 dominant populations and 9 ecological factors of the secondary succession sere in Mt. Jinyun of Sichuan

因子集	Y_1	Y_2	Y_3	Y_4	Y_5	Y_6	Y_7	Y_8
X_1	-0.160	-0.133	-0.074	-0.022	-0.036	0.131	-0.011	0.008
X_2	-1.585	-1.703	-0.632	0.258	0.038	1.461	-0.461	0.033
X_3	3.284	1.913	-0.217	-0.405	0.017	-1.847	0.110	-0.198
X_4	157.39	55.26	-6.819	-24.90	-4.321	-72.03	1.239	-6.545
X_5	2.842	0.716	-1.108	-0.893	-0.576	-0.504	0.023	-0.131
X_6	-5.749	-2.737	0.237	0.622	-0.018	2.825	-0.185	0.339
X_7	5.276	4.070	2.344	0.484	1.039	-4.216	0.466	-0.433
X_8	-4.692	0.287	5.616	3.258	2.367	-0.145	0.289	0.379
X_9	16.381	10.351	0.672	1.369	1.036	-9.917	0.863	-0.213

偏相关系数不能正确求出^[10,21] (这也正是灰色关联分析的最大优势之一——对数据量要求不大)。可以用简单相关系数(表 3)与之比较, 经 F 检验和 t 检验^[10], 表 2 和表 3 中数据具极显著差异, 但表 3 数据是建立在二元线性相关基础上的, 而生态学数据绝大多数并非呈简单的线性关系^[2,10], 所以建立在线性基础上的多元回归分析结果出现与灰色关联极显著差异也就不奇怪了(表 4)^[10]。

2. 结果与分析

2.1 环境因子与优势种群的关联度分析

从表 2 关联度(r)值分析可知马尾松种群与各生态因子的关联度分析中, 土壤厚度(r_{61})、地形坡度(r_{21})和种丰富度(r_{51})的控制度最大, 土壤有机质(r_{91})、pH 值(r_{81})和海拔(r_{11})等的影响较小。究其原因, 马尾松是常绿阔叶林严重破坏后植被恢复演替系列中森林的先锋树种, 具强阳性、耐受土壤瘠薄和酸性。所以它生长的环境往往是外界干扰度

较大的地带、光照强、土壤条件差,其它常绿阔叶林乔木尚难生长的地方。关联度值显著地反映了马尾松种群的生物生态学特性。

群落的 9 个生态因子中,土壤有机质(X_9)与森林演替系列种和顶极种的关联度值最大,除马尾松外均处在前三位,如大头茶(r_{92})、白毛新木姜子(r_{93})、小叶栲(r_{95})、和山矾属二种(r_{97} 、 r_{98}),只有银木荷(r_{91})属 2 位,栲树(r_{96})属 3 位。相反,这些种受群落透光度(X_3)控制作用最小,干扰度(X_4)的作用也小, X_3 、 X_4 似乎是无关重要的因子。相对而言,因子 X_8 、 X_6 、 X_5 、 X_7 都较为重要。海拔(X_1)和坡度(X_2)对部分强阳性植物影响较大。大头茶、银木荷、小叶栲和栲树是缙云山常绿阔叶林的主要建群种,大高位芽植物,阳性,幼苗和小树耐阴,所以它们需要在适当的林内土壤条件有所恢复的环境才能得以发展,属于亚热带森林群落演替顶极树种。白毛新木姜子、川山矾、光叶山矾是乔木第二亚层主要优势植物,具明显耐阴习性,所以受土壤湿度等生态因子控制度较大。关联度值的分析,充分地表征出上述优势植物种群与生态因子关系中的定性描述,同时亦真实地反映了这些植物的生物生态学特性。

再从子因子集(X_i)生态因子对优势种群影响排序看,具上述同样效果,土壤 pH、土壤湿度和干扰度对栲树(Y_6)的作用最大,均处于第一位;银木荷(Y_4)受 X_3 和 X_5 的影响较大;马尾松(Y_1)受 X_2 和 X_8 影响最大。

2.2 主导因子分析

上述分析表明,母因子集与子因子集的关联度矩阵中,不存在任何一行或列的所有元素均大于其它行或列的对应元素。从子因子集来说故无绝对主导因子存在。也就是说,被考察的 9 个生态因子中不存在某一生态因子对 8 个优势植物种群的分布、多度、显著度和生长起着决定性的作用,即是每个植物种群的生长特性都是多种因子作用的结果。在亚热带生物气候带控制下,不同植物受生态因子制约的情况各不相同。同样,从母因子集来说,也不存在某一优势植物种群受所有测定的环境因素的影响程度都最大,所以,也不存在主导生态因子。相对而言,潜在的主导因子是否存在,又是什么?是可以作出预测的。

2.2.1 对于子因子集的主导因子分析

$$\text{设: } \bar{r}_{(i)} = \frac{1}{8}(r_{1i} + r_{2i} + \dots + r_{8i})$$

于是有 $[\bar{r}(1), \bar{r}(2), \dots, \bar{r}(9)] = [0.6520, 0.6489, 0.5866, 0.6703, 0.7028, 0.7205, 0.6838, 0.7016, 0.7730]$

则存在 $\bar{r}(9) > \bar{r}(6) > \bar{r}(5) > \bar{r}(8) > \bar{r}(7) > \bar{r}(4) > \bar{r}(1) > \bar{r}(2) > \bar{r}(3)$ 。

结果表明,在测定的 9 个生态因子中,对缙云山亚热带常绿阔叶林破坏后恢复的次生演替系列,不同群落主要优势种群影响最大的潜在主导因子是群落土壤有机质的含量,然后依次是土壤厚度、土壤 pH、土壤水分、干扰度、海拔高度、坡度和群落透光度。即使要恢复,并使其优势种群得以发展,必须要有一定的恢复时间使其土壤环境条件好转。

2.2.2 对母因子集的优势种群分析

同样设: $\bar{r}(i) = \frac{1}{9}(r_{i1} + r_{i2} + \dots + r_{i9})$, 于是有 $[\bar{r}(1), \bar{r}(2), \dots, \bar{r}(8)] = [0.6746,$

$0.6958, 0.6708, 0.6988, 0.6919, 0.7006, 0.6565, 0.6685]$ 故存在 $\bar{r}(6) > \bar{r}(4) > \bar{r}(2) > \bar{r}(5)$

$> \bar{r}(1) > \bar{r}(3) > \bar{r}(8) > \bar{r}(7)$ 。

结果表明,在优势植物种群中,栲树、银木荷、大头茶、小叶栲受9个生态因子综合影响的作用最大。这四种乔木所需的环境条件相对其它几种而言更能反映本区环境条件的基本特征。白毛新木姜子、川山矾、光叶山矾受综合环境影响程度较小,它们是第二亚层优势种群,大头茶、银木荷叶厚革质或具绒毛,是亚热带常绿阔叶林分布区范围内山脊地带,风大,土薄,比较干旱的顶极群落建群种。栲树在缙云山常绿阔叶林中分布面积最广,种群数量最大,处于绝对优势,缙云山的环境恢复的结果发展趋势是栲树林。

3. 讨论

3.1 用灰色系统理论研究自然群落植物种群与生态因子间的关系,还没有前人的经验。本文探索性地用关联度分析亚热带森林次生演替系列群落优势植物种群与环境因子间的关系,结果表明,能比较真实地反映植物及其环境间的生物学、生态学特性。这一方法是有效的,有一定的发展前途,它避免了简单相关和多项回归分析的线性基础假设,对数据量的要求亦不高;但也有待进一步的深入研究。

3.2 研究结果表明缙云山亚热带森林次生演替系列不同群落的优势种群对生态因子的要求和反映是不一样的。森林演替先锋树种——马尾松,对恶劣环境适应能力强,要求生态因子不十分苛刻。所以,亚热带森林破坏以后,在小气候和土壤条件较差的次生裸地上,常绿阔叶树种难以生长的地方,马尾松能首先生长发育。演替顶极种,关联度分析结果明显地表现为两类,一类是适应能力强,在较差的环境条件下形成的顶极群落,如大头茶和银木荷;另一类是要求条件优越,分布于较好地方的顶极群落,如栲树、小叶栲;或为乔木第二亚层的优势种,如白毛新木姜子、川山矾和光叶山矾。

关联度分析亦明显反映不同生态因子对同一植物的作用不一样,同一生态因子对不同植物影响也不相同。分析结果比较客观、合理。

参 考 文 献

- [1] 文剑平,1986: 灰色系统理论及其方法在森林生态系统研究中的应用,生态学杂志,5(5)57—60。
- [2] 王天行,张泽编,1992: 多元生物统计学,成都科技大学出版社,77—126,167—174。
- [3] 邓聚龙,1985: 灰色系统理论的关联空间,模糊数学,(2)1—10。
- [4] 邓聚龙,1986: 灰色预测与决策,华中工学院出版社(武汉),261—274。
- [5] 刘玉成、钟章成、缪世利,1984: 缙云山自然保护区植被概况,西南师范大学学报,(5)117—128。
- [6] 刘玉成,1985: 缙云山常绿阔叶林的数量分类,植物生态学与地植物学学报,9(4)315—324。
- [7] 刘玉成,1989: 缙云山常绿阔叶林的排序,生态学杂志,8(5)10—12。
- [8] 刘智慧,1990: 四川省缙云山栲树种群结构和动态的初步研究,植物生态学与地植物学学报,14(2)120—128。
- [9] 李万绪,1990: 基于灰色关联度的聚类方法及其应用,系统工程,(3)37—44。
- [10] 杜荣骞编,1985: 生物统计学,高等教育出版社,119—129,231—291,322—329。
- [11] 钟章成编,1988: 常绿阔叶林生态学研究,西南师范大学出版社(重庆),387—412。
- [12] 高琼,1990: 植被系统中植物与环境因子相互作用的动态模拟,植物生态学与地植物学学报,14(4)305—311。
- [13] 梁士楚,1992: 贵州喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构和动态初探,植物生态学与地植物学学报,16(2)108—117。
- [14] 董鸣,1986: 缙云山马尾松种群数量动态初步研究,植物生态学与地植物学学报,10(4)283—293。
- [15] 董鸣,1987: 缙云山马尾松种群年龄结构初步研究,植物生态学与地植物学学报,11(1)50—58。
- [16] 薛建辉,1991: 灰色局势决策在林下间作作物组合中的应用,生态学杂志,10(2)32—35。

ANALYSIS OF THE RELATEDNESS OF DOMINANT POPULATIONS AND ECOLOGICAL FACTORS IN THE SECONDARY SUCCESSION

FOREST COMMUNITIES OF JINYUN MOUNTAIN

Liu Yu-cheng Du Dao-lin

(Department of Biology, Southwest China Normal University)

Yue Quan

(Library, Southwest China Normal University)

Abstract

By analysing the relatedness degree adopted in the grey system theory, preliminary study on the relatedness of the growth of the dominant populations', distribution and notability vs. the ecological factors in the secondary sere of the evergreen broadleaved forest communities in Mt. Jinyun of Sichuan was reported, in this paper. After the adoption of the basic idea that the spatial difference can substitute for the time change, each tree in the contiguous grid quadrats is measured. The result reveals the relationship between the growth of eight dominant populations, distribution and notability of the secondary sere of forest communities in Mt. Jinyun and the nine ecological factors. The analysis of the values of relational grades expresses that the pioneer species, i. e. *Pinus massoniana*, is controlled by much weak environmental conditions, and the climax species, namely, *Gordonia acuminata*, *Castanopsis fargesii*, *Castanopsis carlesii* var. *spinulosa*, etc., are mainly controlled by the conditions of the soil, such as organic matter, thickness, moisture and pH. The sequence of the latent effect of the nine environmental factors on the eight dominant populations from the strongest to the weakest is organic matter content of soil > thickness of soil > richness of species > pH of soil > moisture content of soil > interference > elevation > slope gradient > transparency of community. And the order of the eight dominant populations synthetically influenced by the nine ecological factors from the strongest to the weakest is probably *Castanopsis fargesii* > *Schima argentea* > *Gordonia acuminata* > *Castanopsis carlesii* var. *spinulosa* > *Pinus massoniana* > *Neolitsea aurata* var. *glauca* > *Symplocos setchuanensis* > *Symplocos lancifolia*.

Key words Mt. Jinyun; Secondary succession; Grey system; Ecological factor; Plant population