

广东亚热带部分森林群落排序分析*

彭 少 麟

(中国科学院华南植物研究所, 广州)

提 要 本文应用极点排序、主坐标分析和位置向量排序等3种排序技术, 对广东亚热带11个森林群落进行排序。探索了这3种方法在广东亚热带植被分析上的应用效果; 经过对排序结果的分析, 说明了11个森林群落的相互关系, 在一定程度上揭示了植被变化的生态学原因。

关键词 相似性距离; 极点排序; 位置向量排序; 主坐标分析; 森林群落

植物群落排序 (ordination of plant communities) 是依据环境梯度或座标而排列植物群落, 并在位置上反映出它们的相似程度的方法, 其实质在于按环境因子的抽象梯度或在一个理论空间把植物群落定位。这种分析技术在植被研究中有较大的意义, 一般广泛应用于: A. 建立一个描述植被变异的体系; B. 探索影响植被变化的主导生态因子; C. 在实践上作为群落分类的代替方法。本文选用三种排序方法, 对广东亚热带森林群落进行排序分析, 探索排序技术在上述三方面中的应用效果, 以及11个森林群落间的相互关系。

取 样

选取鼎湖山7个不同类型的森林群落^[3-5, 13], 黑石顶2个森林群落^[4], 粤北鸡公坑一个森林群落, 南昆山一个森林群落^[7], 共11个森林群落进行排序分析。群落编号如下:

- 1) 鼎湖山沟谷雨林凸脉榕 (*Ficus nervosa*) - 鱼尾葵 (*Caryota ochlandra*) 群落;
- 2) 鼎湖山河岸林水翁 (*Cleistocalyx operculatus*) - 蒲桃 (*Syzygium jambas*) 群落;
- 3) 鼎湖山常绿阔叶林少叶黄杞 (*Engelhardtia fengelii*) - 华润楠 (*Machilus chinensis*) 群落;
- 4) 鼎湖山季风常绿阔叶林厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*) 群落;

本文于1986年6月17日收到。

*本文得到中山大学张宏达教授、王伯荪教授, 本所王铸豪研究员指导, 特此致谢!

- 5) 鼎湖山常绿阔叶林厚壳桂-黎蒴 (*Castanopsis fissa*) 群落;
- 6) 鼎湖山常绿阔叶、针叶混交林马尾松 (*Pinus massoniana*)-椎树 (*Castanopsis chinensis*)-荷树 (*Schima superba*) 群落;
- 7) 鼎湖山常绿针叶林马尾松群落;
- 8) 黑石顶山地常绿阔叶林群落;
- 9) 黑石顶山地常绿针阔叶混交林群落;
- 10) 乳阳鸡公坑常绿阔叶林群落;
- 11) 南昆山常绿阔叶林群落。

方 法

1. 确定森林群落的距离

用物种相似性百分率 (Percentage of similarity, 简称 PS)^[9, 14] 来确定群落间的距离。

$$PS = \sum_{m, i, n} (a, b) \quad (1)$$

式中表示 a 、 b 两群落中共有种的某一定量值的相对低值的总和。本文用的是群落中各种群的重要值。并由下式^[9]测定群落间的相异性 (PD) 距离。

$$PD = 0.85 - PS \quad (2)$$

2. 极点排序 (polar ordination, 简称 PO)^[9, 10, 14]

2.1. 确定群落沿 X 轴的数值

根据群落间的 PD 矩阵, 统计各群落具有的相异性总值。令具有最大相异性总值的群落为 a , 标于 X 轴的 O 位, 与 a 具最大 PD 值的群落为 b , 记于 X 轴的另一端, a 、 b 的 PD 值为它们在 X 轴上的距离, 其它沿 X 轴对 a 群落的距离由下式求得:

$$X = (L^2 + D_a^2 - D_b^2) / 2L \quad (3)$$

式中, L = 群落 a 和 b 之间的 PD 值;

D_a = 群落 a 和所求群落间的 PD 值;

D_b = 群落 b 和所求群落间的 PD 值。

2.2. 确定群落沿 Y 轴的数值

各群落在 X 轴上偏离性 e 可以依据下式求出:

$$e = \sqrt{D_a^2 - X^2} \quad (4)$$

将具最高 e 值的群落给予代号 a' , 并在 Y 轴 O 位标出, 与 a' 具最大 PD 的群落记为 b' , 并标于另一端, 其距离是 a' 、 b' 群落的 PD 值。其余群落沿 Y 轴与 a' 的距离, 用与上述相同的方法依下式计算:

$$Y = [(L')^2 + (D_{a'})^2 - (D_{b'})^2] / 2L \quad (5)$$

3. 位置向量排序 (position vectors ordination, 简称 PVO)^[6, 14]

3.1. 根据下式求出群落间的平方差数阵:

$$D = (d_{jk}^2) \quad [j, k = 1, 2, 3, \dots, N \text{ (以下各式同)}] \quad (6)$$

3.2. 计算 N 阶离差矩阵 S 。先根据下式求出 D 矩阵中各行之和 $D_{j\cdot}$, 各列之和 $D_{\cdot k}$ 以及全部元素之和 $D_{\cdot\cdot}$:

$$D_{j\cdot} = \sum_{k=1}^N d_{jk}^2 \quad (7)$$

$$D_{\cdot k} = \sum_{j=1}^N d_{jk}^2 \quad (8)$$

$$D_{\cdot\cdot} = \sum_{j=1}^N \sum_{k=1}^N d_{jk}^2 \quad (9)$$

再通过下式计算 S 矩阵的各元素:

$$S_{j\cdot} = -\frac{1}{2}d_{j\cdot}^2 + \frac{1}{2N}D_{j\cdot} + \frac{1}{2N}D_{\cdot k} - \frac{1}{2N^2}D_{\cdot\cdot} \quad (10)$$

3.3. 求 N 个点在第一排序轴的坐标

计算 S 矩阵每列(或每行)元素的平方和:

$$S^2_{\cdot k} = \sum_{j=1}^N S_{jk}^2 \quad (11)$$

式(11)求出的值分别除以 S_{kk} , 求出:

$$\max[S^2_{\cdot 1}/S_{11}, S^2_{\cdot 2}/S_{22}, \dots, S^2_{\cdot N}/S_{NN}] \quad (12)$$

最大值则为第一轴上的平方差 λ_1 。若第 K_1 值最大, 则在群落 K_1 的位置向量上取最大值, 选它为第一排序轴, 各群落在此轴的坐标为:

$$Y_1 = (y_{11}, y_{12}, \dots, y_{1N}) = \left(\frac{S_{k_1 1}}{\sqrt{S_{k_1 k_1}}}, \frac{S_{k_1 2}}{\sqrt{S_{k_1 k_2}}}, \dots, \frac{S_{k_1 N}}{\sqrt{S_{k_1 k_N}}} \right) \quad (13)$$

3.4. 求各群落在其它排序轴的坐标

调整 S 矩阵, 令调整后的矩阵为 S^1

$$S^1 = (S^1_{jk}) = S_{jk} - y_{1j}y_{1k} \quad (14)$$

用与上面同样的方法, 求出第二排序轴 Y_2 重复此步骤, 直至被改造的 S 矩阵元素全为0。

3.5. 选用前 k 个轴描述群落位置, 计算这 k 个轴保留的信息量 B :

$$B = \frac{\sum_{i=1}^k \lambda_i}{\sum_{i=1}^N \lambda_i} \quad (15)$$

4. 主坐标分析 (principal axes analysis, 简称PAA) ^[6, 14]。

用同上的方法求出离差矩阵 S , S 是 N 阶实对称方阵。可以解出有 N 个非0或等于0的特征根($\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_N$)。再算出它们相应的特征向量 U 矩阵。然后排序坐标矩阵 Y 由下式算出:

$$Y = \begin{pmatrix} y_{11} & y_{12} & \dots & y_{1N} \\ y_{21} & y_{22} & \dots & y_{2N} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ y_{N1} & y_{N2} & \dots & y_{NN} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} u_{11}\sqrt{\lambda_1} & u_{12}\sqrt{\lambda_1} & \dots & u_{1N}\sqrt{\lambda_1} \\ u_{21}\sqrt{\lambda_2} & u_{22}\sqrt{\lambda_2} & \dots & u_{2N}\sqrt{\lambda_2} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ u_{N1}\sqrt{\lambda_N} & u_{N2}\sqrt{\lambda_N} & \dots & u_{NN}\sqrt{\lambda_N} \end{pmatrix} \quad (16)$$

最后用(15)式计算所选用的4个轴所保留的信息量。

结 果

1. 根据(1)、(2)式求得11个森林群落的PD矩阵(表1)。

表 1 11个森林群落的PD矩阵(PD%)*
Table 1 PD matrices of 11 forest communities

1	78.0	83.6	77.8	82.0	83.5	85.0	77.6	80.0	84.2	77.3
78.0	2	82.0	76.4	75.6	77.2	75.9	80.0	81.8	83.0	83.3
83.6	82.0	3	78.3	79.3	80.0	83.6	83.8	84.2	76.6	75.7
77.8	76.4	78.3	4	35.3	53.3	79.2	64.8	68.4	82.0	53.4
82.0	75.6	79.3	35.3	5	54.8	79.3	73.3	72.3	82.6	68.4
83.5	77.2	80.0	53.3	54.8	6	47.8	73.7	62.0	83.0	78.4
85.0	75.9	83.6	79.2	79.3	47.8	7	79.8	67.7	83.0	84.3
77.6	80.0	83.8	64.8	73.3	73.7	79.8	8	39.2	81.6	58.9
80.0	81.1	84.2	68.4	72.3	62.0	67.7	39.2	9	78.6	76.1
84.2	83.0	76.6	82.0	82.6	83.0	83.0	81.6	78.6	10	80.1
77.3	83.3	75.5	53.4	68.4	78.4	84.3	58.9	76.1	80.1	11

*表中主要对角线上的数字为群落编号。

表 2 11个森林群落的PO小结
Table 2 The PO sum of 11 forest communities

群落编号 No. of communities	PD 总值 (100%) gross PD value	沿X轴离群落a的距离 Distance from a community along X axes	在X轴上的偏离值 Digressed value from X axes	沿Y轴离群落a'的距离 Distance from a' community along Y axes
1	809.0	84.2	0.0	85.0
2	792.5	46.5	68.7	40.6
3	807.7	35.2	68.0	42.5
4	668.4	45.6	68.2	43.8
5	704.9	42.4	70.9	39.9
6	693.7	41.3	72.0	14.9
7	765.6	40.0	72.7	0.0
8	712.7	45.5	67.7	44.5
9	712.2	40.5	64.4	31.8
10	814.7	0.0	0.0	41.3
11	735.9	44.7	66.3	49.1

表 3 各群落在Y₁、Y₂轴上的坐标
Table 3 values of 11 forest communities in Y₁、Y₂ axes

群落编号 No. of communities	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Y ₁	-9.5	1.9	-7.6	-16.5	-12.8	23.3	53.3	-12.6	3.6	-5.6	-17.3
Y ₂	-17.9	-13.2	-18.5	37.3	27.8	20.5	0.0	10.3	-10.3	-24.1	8.8

2. 极点排序。根据表1和公式(3)、(4)、(5)计算,结果小结于表2。由表2作PO图(图1)。

3. 位置向量排序。根据表1和公式(6)一(10),求出11阶离差矩阵。由 S 、公式(11)一(14)求得各群落在 Y_1 和 Y_2 轴上的坐标(表3)。排序图象如图2。

4. 主坐标分析。根据 S 离差矩阵及公式(16),利用计算机求解后,选前二排序轴画出图象(图3)。

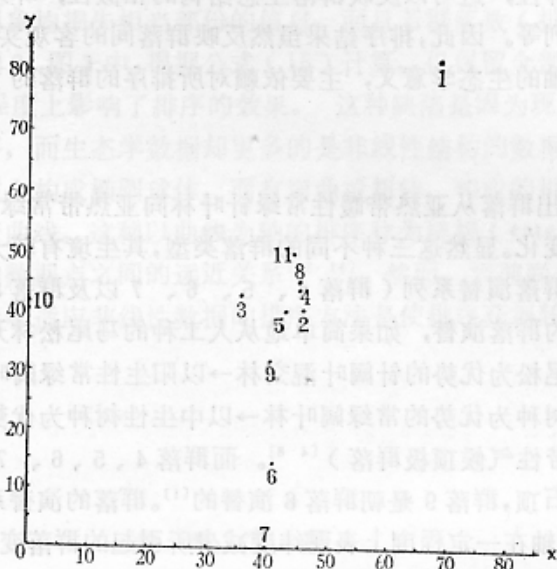


图1 11个森林群落的极点排序

Fig.1 PO ordination figure of 11 forest communities

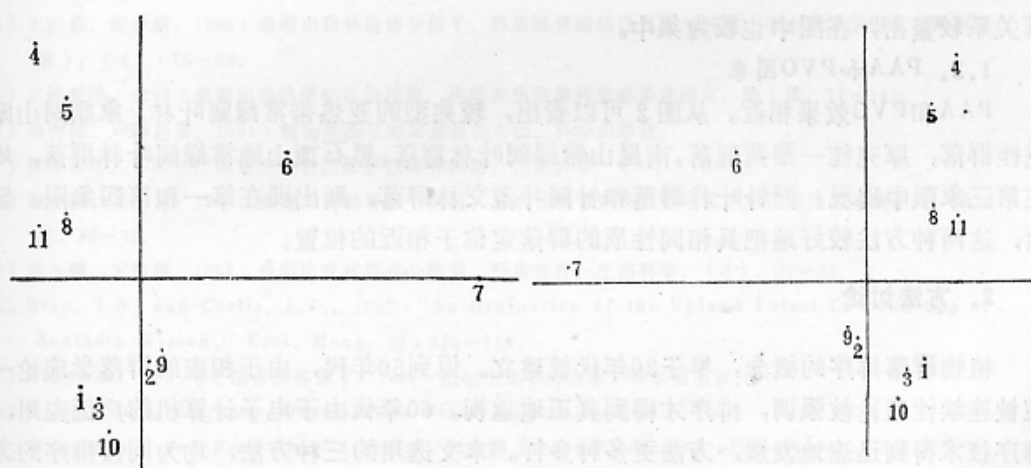


图2 11个森林群落的PVO图

Fig. 2 PVO figure of 11 forest communities

图3 11个森林群落的PAA图

Fig. 3 PAA figure of 11 forest communities

分析与讨论

1. 排序图象的生态学意义

从图1、图2、图3上可以看出,将11个森林群落定位于平面上,清楚地反映了群落之间的相互关系。图上群落间的几何距离和在排序上的投影距离,主要反映生态距离,即生态相似性与相异性,这可以反映群落生态结构的相似性,环境生态因子的梯度变化,群落的演替系列等。因此,排序结果虽然反映群落间的客观实在关系,而造成所成图象的原因,则排序轴的生态学意义,主要依赖对所排序的群落的了解及生态学知识来进行合理的解释。

1.1. PO图象

图1的Y轴表现出群落从亚热带暖性常绿针叶林向亚热带常绿阔叶混交林,以至亚热带常绿阔叶林的变化。显然这三种不同的群落类型,其生境有较大的差异^[1, 3-5, 7-9]。同时,该轴也反映了群落演替系列(群落4、5、6、7以及群落8、9)的变化。在自然状况下,鼎湖山的群落演替,如果简单地从人工种的马尾松林开始,其演替模式是:马尾松针叶林→马尾松为优势的针阔叶混交林→以阳生性常绿阔叶树种为优势的阔叶混交林→以阳生性树种为优势的常绿阔叶林→以中生性树种为优势的常绿阔叶林→中生性常绿阔叶林(地带性气候顶极群落)^[4-8]。而群落4、5、6、7是上述各演替阶段的代表性群落。在黑石顶,群落9是朝群落8演替的^[1]。群落的演替系列变化方向,在Y轴得到很好的反映。X轴在一定程度上表现纬度减少所引起的群落变异。群落1由于具特殊生境而其群落性质接近低纬度的热带雨林,因而其投影在X轴的末端,群落10是中(偏北)亚热带的森林群落,所处的纬度相对较大,与南亚热带森林群落有一定的差别,因而其投影在X轴的始端,其它群落所处纬度相同或相近,在X轴上的投影也接近。从整个图看,群落1、7、10比较其它群落为特殊,因而处于图中三个不同的角落,其余群落关系较紧密,在图中也较为集中。

1.2. PAA和PVO图象

PAA和PVO效果相近。从图2可以看出,较典型的亚热带常绿阔叶林,象鼎湖山厚壳桂群落,厚壳桂-黎蒴群落,南昆山常绿阔叶林群落,黑石顶山地常绿阔叶林群落,均在第三象限中出现;而针叶林群落和针阔叶混交林群落,则出现在第一和第四象限。显然,这两种方法较好地地把具相同性质的群落定位于相近的位置。

2. 方法讨论

植物群落排序的概念,早于20年代就建立。但到50年代,由于相应的群落学理论—植被连续性理论被强调,排序才得到真正地重视。60年代由于电子计算机的广泛应用,排序技术得到迅速地发展,方法更多种多样。本文选用的三种方法,均为间接排序的方法,即是利用定义群落间的距离后的数据来进行排序的。但应该指出,本文获取的群落间PD矩阵是来自原始的取样数据,这种做法能将复杂的原始数据分为两步处理,从而简化了排序过程。

从排序的效果看,本文选用的三种方法各有其特点,但以PO排序方法最为简单方

便。PO排序在建立植被变异体系以及探索主导生态因子的梯度分析上有较好的效果^[9, 14]。PAA和PVO排序效果相近，正如以上所分析的，它们在群落分类上应是较有意义的。然而这两种方法程序较繁杂，特别PVO的计算量较大。但若采用计算机（本文用Apple II机分析），这两种方法还是可行的。

不管是PO，PAA还是PVO，因其排序图象只选用前少数排序轴来表现排序结果，一般得少于或等于三维，排序轴若多于三，则在高维空间是极难或根本无法用图象表示的。故现有的排序图象均损失相当部份的信息，而且若群落数（排序点）越多，信息损失量一般增高。在图2、图3中，根据公式（15）计算，仅保留全部信息量的43.7%和45.1%，因此在一定程度上影响了排序的效果。这种缺陷是因为现在的排序方法中，基本上均为线性排序，而生态学数据却更多的是非线性结构的数据，即原 N 点在 P 维空间中并不构成或不完全构成椭圆球体，而有弯曲或扭转，相应的排序轴不能再是直线，而应是随数据点的弯曲线。这种以曲线为轴的排序称为链接（catenation），能在较低维的空间中保持原来的数据点之间的远近关系^[12, 14]。然而，当前尚未有这方面较合适的方法，因此，寻求能够适应非线性数据的排序方法是使排序获得较佳效果的关键所在。

参 考 文 献

- [1] 马曼杰，1982：封开县黑石顶自然保护区森林群落。生态科学，（1）：45-58。
- [2] 王伯荪等，1982：南亚热带常绿阔叶林取样技术研究。植物生态学与地植物学丛刊，6（1）：51-61。
- [3] 王伯荪，彭少麟，1985：鼎湖山森林群落分析Ⅳ。群落比较和聚类分析。中山大学学报（自然科学版），（1）：31-38。
- [4] 王伯荪，彭少麟，1985：鼎湖山森林群落分析Ⅴ。群落演替的线性系统与预测。中山大学学报（自然科学版），（4）：75-80。
- [5] 王铸豪等，1982：鼎湖山自然保护区的植被。热带亚热带森林生态系统研究，第1集，77-141。
- [6] 阳含熙、卢泽愚著，1981：植物生态学的数量分类方法。科学出版社。
- [7] 陈章和等，1983：广东南昆山自然保护区森林群落。生态科学，（1）：18-29。
- [8] 彭少麟、王伯荪，1985：鼎湖山森林群落分析Ⅵ。非线性演替系统，热带亚热带森林生态系统研究，第3集，25-31。
- [9] 彭少麟、王伯荪，1985：鼎湖山森林群落分析Ⅶ。群落排序。生态科学，（2）：27-33。
- [10] Bray, J.R. and Curtis, J.T., 1957: "An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin." *Ecol. Monog.*, 27: 325-349.
- [11] Chapman, S.B.等（阳含熙等译），1981：植物生态学的方法，科学出版社。
- [12] Greig-Smith, P., 1983: *Quantitative Plant Ecology*. 3rd ed.
- [13] Wang Bosun and Peng Shaolin (王伯荪、彭少麟) 1986: *Proceeding of the International Symposium on Mountain Vegetation*. p.143-146.
- [14] Whittaker, R.H., 1978: *Ordination of Plant Communities*.

ORDINATION OF SOME FOREST COMMUNITIES IN SUBTROPICAL ZONE OF GUANGDONG

Peng Shaolin

(*South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou*)

Abstract In this paper, 11 forest communities are ordered with PO and PAA as well as PVO ways. The result of ordination is analysed and the interrelationships among 11 forest communities are shown, the ecological cause of the change of vegetation is explained.

Key words Similarity distance, Polar ordination, Position vectors ordination, Principal axes analysis, Forest community