

# 浙江天童枫香树群落不同垂直层次物种间的联结性与相关性

周刘丽<sup>1,2</sup> 张晴晴<sup>1,2</sup> 赵延涛<sup>1,2</sup> 许洛山<sup>1,2</sup> 程浚洋<sup>1,2</sup> 朱丹妮<sup>1,2</sup> 宋彦君<sup>1,2</sup>  
黄海侠<sup>3</sup> 史青茹<sup>1,2</sup> 阎恩荣<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; <sup>2</sup>浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 浙江宁波 315114; <sup>3</sup>上海市松江区九亭第二中学, 上海 201615

**摘要** 种间关系是植物群落重要的数量和结构特征之一, 分析群落不同垂直层次物种的种间联结和相关性对于理解群落结构、动态和分类等具有重要的生态意义。该研究选取浙江省天童处于演替前期的枫香树(*Liquidambar formosana*)群落乔木层3个物种、亚乔木层3个物种以及灌木层28个物种为研究对象, 应用基于二元数据的方差比率法、 $\chi^2$ 统计量检验和基于数量数据的Spearman秩相关系数检验研究了3个垂直层次间物种的联结性与相关性。结果发现: (1)乔木层与亚乔木层物种总体间存在不显著正联结, 乔木层与亚乔木层主要物种间相互独立的种对较多, 较少种对显著联结或相关; (2)乔木层与灌木层物种总体显著正联结, 显著关联或相关的种对较多, 种对间依赖性较强; (3)亚乔木层与灌木层物种总体同样存在显著正联结, 种对间关系较为紧密。该研究结果表明: 群落垂直层次间物种生态习性和对生境适应的趋同性, 以及在垂直方向上对生境要求的互补性差异是决定演替前期种对关系的主要因素。

**关键词** 联结系数, 相关系数, 常绿阔叶林, 演替前期, 种间关系

**引用格式:** 周刘丽, 张晴晴, 赵延涛, 许洛山, 程浚洋, 朱丹妮, 宋彦君, 黄海侠, 史青茹, 阎恩荣 (2015). 浙江天童枫香树群落不同垂直层次物种间的联结性与相关性. 植物生态学报, 39, 1136–1145. doi: 10.17521/cjpe.2015.0110

## Species association and correlation between vertical layers in the *Liquidambar formosana* community in Tiantong region, Zhejiang Province

ZHOU Liu-Li<sup>1,2</sup>, ZHANG Qing-Qing<sup>1,2</sup>, ZHAO Yan-Tao<sup>1,2</sup>, XU Ming-Shan<sup>1,2</sup>, CHENG Jun-Yang<sup>1,2</sup>, ZHU Dan-Ni<sup>1,2</sup>, SONG Yan-Jun<sup>1,2</sup>, HUANG Hai-Xia<sup>3</sup>, SHI Qing-Ru<sup>1,2</sup>, and YAN En-Rong<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; <sup>2</sup>Tiantong National Forest Ecosystem Observation and Research Station, Ningbo, Zhejiang 315114, China; and <sup>3</sup>Songjiang District Jiuting No. 2 Middle School, Shanghai 201615, China

### Abstract

**Aims** Interspecific relationship is one of the most important properties in plant communities. Analyzing species association and correlation between vertical layers in plant communities is ecologically crucial for understanding community structure, dynamics and classification. The objective of this study was to test how plant species in contrasting vertical layers of plant communities associate and correlate.

**Methods** The study sites are located in Tiantong region in Zhejiang Province. Community structure and species composition were measured in an early successional community of *Liquidambar formosana*. Interspecific relationships were examined between 3 tree species and 3 sub-tree species, between 3 tree species and 28 shrub species, and between 3 sub-tree species and 28 shrub species. Interspecific relationships were analyzed by using  $\chi^2$ -test for  $2 \times 2$  contingency table, variance ratio (VR) test and spearman rank correlation test.

**Important findings** With respect to tree and sub-tree layers, positive significant association was not observed for overall species. Species were independent with each other for most species pairs. Few species pairs showed significant association or correlation. Regarding tree and shrub layers, there were significant positive associations between overall species. Species between tree and shrub layers were more dependent on each other, with the most species showing significant association or correlation. Similarly, positive significant association existed for overall species between sub-tree and shrub layers, displaying a close interspecific relationship. These results suggest that

the convergences of species behavior and habitat acclimatization, and complementary differences in habitat requirement over species between vertical layers might be the main driver affecting patterns of species association and correlation in the early successional community.

**Key words** association coefficient, correlation coefficient, evergreen broadleaved forest, early stage of succession, interspecific relationship

**Citation:** Zhou LL, Zhang QQ, Zhao YT, Xu MS, Cheng JY, Zhu DN, Song YJ, Huang HX, Shi QR, Yan ER (2015). Species association and correlation between vertical layers in the *Liquidambar formosana* community in Tiantong region, Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1136–1145. doi: 10.17521/cjpe.2015.0110

种间关系是植物群落重要的数量特性之一 (Connell, 1983; Schoener, 1983; Bruno *et al.*, 2003; 张金屯, 2004)。种间关系在一定程度上决定群落结构和动态(张先平等, 2007)。在植物群落中, 种间关系十分复杂, 测量和界定种间关系有助于揭示群落结构、功能动态和分类等(Cox, 1979; Suzuki *et al.*, 2012), 并能为森林经营管理和生物多样性保护等提供理论依据(Rao *et al.*, 1997; Rosenthal, 2003; 张金屯和焦蓉, 2003; Thevathasan & Gordon, 2004), 因而具有重要的生态学意义。

确定种间关系的主要方法包括种间联结和种间相关的测定。种间联结以二元数据为基础(Forbes, 1907; Hurlbert, 1969; 杜道林等, 1995; 周先叶等, 2000), 定性地检验两个物种是否存在关联; 而种间相关以物种的数量数据为基础, 是一个定量测度 (Legendre & Legendre, 1983; 杨兆静等, 2013)。在以往的研究中, 种间关系常常与其他生态学问题结合在一起研究, 如种间关系与群落结构(Hale, 1955; Bray, 1956; Greig-Smith, 1957; Kershaw, 1960; 郑超超, 2014), 种间关系与生态种组(Mueller-Dombois & Ellenberg, 1986; Li *et al.*, 2008; Suzuki *et al.*, 2009; Su *et al.*, 2015), 种间关系与竞争(Grim, 1979; Tilman, 1988; Bertnes & Hacker, 1994; Cheng *et al.*, 2006), 种间关系与演替(杜道林等, 1995; 周先叶等, 2000; 康冰等, 2006)等。在过去的绝大多数研究中, 群落种间关系研究对象主要侧重于群落同一垂直结构层次中的物种之间(张金屯和焦蓉, 2003; 欧阳勋志和丁松, 2014), 整个群落的优势物种之间(张先平等, 2007; 王志高等, 2010; Wang *et al.*, 2010; 郑振宇和龙翠玲, 2014; Su *et al.*, 2015), 或群落中某一珍稀物种与其他物种之间(张峰和上官铁梁, 2000; 柴勇等, 2009; 杨兆静等, 2013)。与之相比, 关于群落中不同垂直层次间物种的种间关系的研究相对较少, 尤其是关于次生演替早期阶段群落垂直结构上

物种关系的相关报道比较欠缺。一般而言, 演替早期群落的物种竞争程度剧烈, 不同高度层间物种组成的变化较大, 研究该类群落类型中不同垂直层次间物种的种间关系非常有助于深入理解群落的稳定性和演替特征。

种间关系的研究表明, 物种的生态习性以及对生境的要求是影响种间关系的主要因素(张峰和上官铁梁, 2000; Debski *et al.*, 2002; 张金屯和焦蓉, 2003; 王琳和张金屯, 2004; Queenborough *et al.*, 2007; 杨兆静等, 2013; 欧阳勋志和丁松, 2014; 郑振宇和龙翠玲, 2014), 当研究群落不同垂直层次上物种的种间关系时, 不仅要考虑物种的生态习性和生境要求是否具有趋同性外, 还应考虑种对在垂直结构上是否对生境要求存在互补性差异(郑振宇和龙翠玲, 2014)。在群落垂直高度上, 经过长期的相互作用和生境适应, 特别是对光因子的适应, 植物物种在空间高度分布上产生了差异, 进而发生生态位分离(龙翠玲, 2006; 郑振宇和龙翠玲, 2014)。理论上讲, 植物群落不同垂直高度上物种对生态位的充分利用有利于减少种间竞争, 种对对生境要求存在互补性差异, 从而能够稳定共存于同一群落, 表现出正的种对关系。与之相比, 在垂直结构上不存在互补性差异的种对则不能稳定共存于群落中, 表现出负的种对关系(郑振宇和龙翠玲, 2014)。

对处于次生演替早期的常绿阔叶林而言, 由于植物光线利用能力的差异和生长速度的不同, 群落垂直结构基本形成, 偏阳性的物种往往占据乔木层和亚乔木层, 在其遮阴作用下, 相对耐阴的物种则会成功定居并生长于灌木层(丁圣彦, 1999; 阎恩荣等, 2010; 杨晓东等, 2013)。另外, 次生演替早期的常绿阔叶林内各物种生态位重叠严重, 对群落内资源竞争激烈(丁圣彦和宋永昌, 1999), 尤其在垂直结构上对光照存在强烈竞争, 因而此时群落内物种的共存是不稳定的。基于此, 根据物种种间关系的影

响因素和常绿阔叶林演替早期群落的基本垂直层次特征, 我们提出如下科学假说: (1) 由于演替早期群落的乔木层和亚乔木层优势种往往是阳性先锋物种, 其共同生态特性是争夺光线资源, 生产更多物质, 从而在竞争中占据有利地位(宋永昌, 2001; 阎恩荣等, 2008), 因此, 在垂直层次上对生境要求不具有互补性, 那么, 乔木层和亚乔木层物种间理应表现出较低的种间关联程度; (2) 灌木层中耐阴物种与乔木和亚乔木层中的阳性物种间的生境要求显著不同, 在垂直结构上对生境要求存在互补性差异(龙翠玲, 2006; 郑振宇和龙翠玲, 2014), 那么, 乔木层、亚乔木层物种与灌木层物种间理应表现出较高的种间关联程度。在这种情况下, 如果物种间的生态习性或生境要求具有趋同性, 则表现出正的种对关系; 若物种间的生态习性或生境要求不具有趋同性, 则表现出负的种对关系。

为了检验以上科学假说, 本研究选择浙江天童的一个次生幼年林枫香树(*Liquidambar formosana*)群落为对象, 通过对其不同垂直层次间物种的种间关联和相关关系的调查和分析, 探索该地区演替早期群落垂直层次结构分化过程中的种间关系, 旨在为该地区植被恢复和管理提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域与样地概况

研究地位于浙江宁波市天童国家森林公园, 该地区气候全年温暖潮湿, 属于典型的亚热带季风气候。年平均气温16 °C, 最热月(7月)平均气温27.9 °C, 极端最高气温38.7 °C。最冷月(1月)平均气温4.1 °C, 极端最低气温-8.5 °C。无霜期237.8天, 年降水量1 551 mm。由于多雨和邻近东海海岸, 该区年相对湿度高达85%。土壤主要为山地黄红壤(丁圣彦, 1999)。该地区地带性植被为以栲(*Castanopsis fargesii*)和木荷(*Schima superba*)为优势种的常绿阔叶林(阎恩荣等, 2008)。

本研究样地位于公园内古天童里侧的放羊山和对面的叶家山交汇之处的山坡上(坡度15°–20°), 由于历史上经历过长期的人为砍伐, 该地点的植被大都处于次生演替的早期阶段, 是常绿阔叶林遭破坏后形成的衍生群落。群落的林木层一般划分为乔木和亚乔木两层, 乔木层高10–12 m, 盖度60%–70%, 主要种类为有枫香树、黄檀(*Dalbergia hupeana*)和檫

木(*Sassafras tzumu*)等落叶物种。亚乔木层高5–10 m, 盖度30%–40%, 主要种类除枫香树和黄檀外, 还有少量的红楠(*Machilus thunbergii*)和赤皮青冈(*Cyclobalanopsis gilva*)等。灌木层一般高1–5 m, 盖度70%–90%, 组成种类非常多样, 常见落叶种有矮小天仙果(*Ficus erecta*)、苕麻(*Boehmeria nivea*)、糙叶树(*Aphananthe aspera*)和黄檀等(表1); 常见常绿种有红楠、赤皮青冈、黄丹木姜子(*Litsea longata*)、山胡椒(*Lindera glauca*)和山矾(*Symplocos sumuntia*)等(表1)。草本层高约0.5 m, 盖度大约5%, 常见种有山姜(*Alpinia japonica*)和三穗藁草(*Carex tristachya*)等。

### 1.2 样地设置与调查

2014年7–8月, 自坡底至坡顶方向, 按照同一水平面设置5条20 m宽的样带, 样带间的缓冲距离为5 m, 在每条样带上选取5–10个样方, 样方面积为20 m × 20 m, 总共建立35个样方。样方建成后, 对乔木层、亚乔木和灌木层进行逐木调查, 记录种名、高度、基径、胸径、冠幅和空间坐标等。共调查到植物种类81个。

由于种类较多, 为计算方便, 按照相对多度筛选出群落中优势度较高的物种进行分析。乔木层选取相对多度大于12%的物种, 亚乔木层选取相对多度大于6.5%的物种, 灌木层选取相对多度大于0.5%的物种。参加分析的乔木层物种3个, 亚乔木层物种3个, 灌木层物种28个(表1)。

### 1.3 数据分析与统计

$\chi^2$ 检验是检测种间关联的常用方法, 但采用 $\chi^2$ 检验对种间关联性进行判断时, 不可避免地会损失信息量, 原因在于它使用的是以物种存在与否为依据的二元数据, 是一种定性数据, 只能定性地判断物种之间是否有关联, 而不能定量地测出关联的程度(简敏菲等, 2009)。与之相比, Spearman相关检验处理的是定量数据, 是反映种间线性关系的重要指标(张金屯, 2004), 且较其他相关系数检验更灵敏。因此, 本研究同时应用 $\chi^2$ 检验和Spearman相关检验方法, 来探索研究群落不同垂直层次物种间的种间关系。

首先, 采用方差比率法来检验群落垂直层次所有物种间的总体关联性(Schluter, 1984)。总体关联性的分析是通过建立2 × 2列联表(宋永昌, 2001), 按照方差比率(VR)检验多个物种的总体联结性。其具体

分析过程如下, 即: 预先假设物种间无显著关联, 按照(1)到(3)式逐步计算 $VR$ 值:

$$\delta^2_T = \sum_{i=1}^S P_i(1-P_i), P_i = \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

$$S^2_T = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (2)$$

$$VR = S^2_T / \delta^2_T \quad (3)$$

其中,  $S$ 为总物种数,  $N$ 为样方总数,  $n_i$ 为物种 $i$ 出现的样方数,  $T_j$ 为在样方 $j$ 内出现的总物种数,  $t$ 为样方中物种的平均数, 即 $t = (T_1 + T_2 + \dots + T_n) / N$ 。

在预先假设条件(种间无显著关联)下,  $VR$ 的期望值是1。当 $VR = 1$ 时, 符合所有种间无关联的假设; 当 $VR > 1$ 时, 种间为净的正关联; 当 $VR < 1$ 时, 种间为净的负关联。对于 $VR$ 值偏离1的显著程度, 采用式(4)的统计量 $W$ 来检验。此情况下,  $W$ 服从 $\chi^2$ 分布。若 $W < \chi^2_{0.95N}$ 或 $W > \chi^2_{0.05N}$ , 则种间总体关联显著( $p < 0.05$ ); 反之, 若 $\chi^2_{0.95N} < W < \chi^2_{0.05N}$ , 则物种间总体关联不显著( $p > 0.05$ )(张金屯, 2004)。

$$W = VR \times N \quad (4)$$

在此基础上, 采用 $\chi^2$ 统计量来检验种对间的联结性。先将原始数据矩阵转化为0,1形式的二元数据矩阵。由于取样为非连续性取样, 因此非连续性数据的 $\chi^2$ 值按照公式(5)的Yates连续校正公式计算(Greig-smith, 1957; 张金屯, 1997)

$$\chi^2 = [(|ad-bc|-N/2)^2 \times N] / [(a+b)(b+d)(c+d)(a+c)] \quad (5)$$

其中,  $a$ 为含有两个种A和B的样方数,  $b$ 为只含有种B的样方数,  $c$ 为只含有种A的样方数,  $d$ 为两个种都不存在的样方数,  $N$ 为样方总数。当 $ad - bc = 0$ 时, 两个种相互独立; 当 $ad - bc > 0$ 时, 两个种之间呈正

联结; 当 $ad - bc < 0$ 时, 两个种之间呈负联结。若 $\chi^2 < 3.841$  ( $p > 0.05$ ), 表示种间联结性不显著; 若 $3.841 < \chi^2 < 6.635$  ( $0.01 < p < 0.05$ ), 则表示种间联结性显著; 若 $6.635 < \chi^2$  ( $p < 0.01$ ), 则表示种间联结性极显著(宋永昌, 2001)。

最后, 采用Spearman秩相关系数检验不同垂直层次物种间的相关性。Spearman秩相关分析见公式(6):

$$r_{(i,j)} = 1 - 6 \sum_{k=1}^N d_k^2 / (N^3 - N) \quad (6)$$

其中,  $r_{(i,j)}$ 为物种 $i$ 和物种 $j$ 的Spearman秩相关系数,  $d_k = (X_{ik} - X_{jk})$ ,  $X_{ik}$ 和 $X_{jk}$ 为物种 $i$ 和物种 $j$ 在样方 $k$ 中的秩。以上数据分析和统计处理均在R 3.1.0中完成。

## 2 结果

### 2.1 乔木层与亚乔木层的种间关系

乔木层与亚乔木层物种的总体联结性检验显示: 总体种间关系为正联结( $VR = 1.13$ )。由于 $VR$ 值没有显著偏离1 ( $W = 38.53$ ,  $\chi^2_{0.95} < W < \chi^2_{0.05}$ ), 表明物种总体正联结不显著。

$\chi^2$ 检验显示: 乔木层与亚乔木层间不存在显著联结的种对, 整体结构较为松散(表2)。Spearman秩相关系数检验显示, 仅乔木层的檫木与亚乔木层的红楠显著正相关(表2)。

### 2.2 乔木层与灌木层的种间关系

乔木层与灌木层物种的总体联结性检验表明总体种间关系为正联结( $VR = 1.13$ )。其 $VR$ 值显著偏离1 ( $W = 184.4 > \chi^2_{0.05}$ ), 表明乔木层与灌木层物种总体正联结显著。

$\chi^2$ 检验显示: 乔木层优势种枫香树与灌木层的青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和山矾纲极显著正联结, 与枸骨(*Ilex cornuta*)、红脉钓樟(*Lindera*

表1 枫香树群落各垂直层次所选择的物种名录

Table 1 List of selected species among vertical layers in the community of *Liquidambar formosana*

|                     | 物种 Species  |
|---------------------|---|
| 乔木层 Tree layer      | 枫香树 <i>Liquidambar formosana</i> 、黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i> 、檫木 <i>Sassafras tzumu</i>  |
| 亚乔木层 Sub-tree layer | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> 、黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i> 、赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i>   |
| 灌木层 Shrub layer     | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> 、赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> 、山胡椒 <i>Lindera glauca</i> 、矮小天仙果 <i>Ficus erecta</i> 、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> 、格药铃 <i>Eurya muricata</i> 、红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i> 、苎麻 <i>Boehmeria nivea</i> 、黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i> 、大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i> 、紫楠 <i>Phoebe shearerii</i> 、红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i> 、赛山梅 <i>Styrax confusus</i> 、野柿 <i>Diospyros kaki</i> 、青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> 、窄基红褐铃 <i>Eurya rubiginosa</i> 、糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i> 、米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> 、茶 <i>Camellia sinensis</i> 、朴树 <i>Celtis sinensis</i> 、枸骨 <i>Ilex cornuta</i> 、胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i> 、苦槠木 <i>Fraxinus insularis</i> 、锦绣杜鹃 <i>Rhododendron pulchrum</i> 、栲 <i>Castanopsis fargesii</i> 、雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i> 、毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> 、黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i> |

表2 乔木层与亚乔木层物种对间联结性与相关性检验结果  
Table 2 Results of association and correlation tests of species-pairs between tree layer and sub-tree layer

| 检验方法<br>Test methods                            | 乔木层物种<br>Tree layer species      | 正联结(相关)<br>Positive association (correlation) | 负联结(相关)<br>Negative association (correlation) |
|---|----------------------------------|---|---|
| $\chi^2$ 检验<br>$\chi^2$ -test                   | 枫香树 <i>Liquidambar formosana</i> |   |   |
|   | 檫木 <i>Sassafras tzumu</i>        |   |   |
|   | 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>      |   |   |
| Spearman秩相关检验<br>Spearman rank correlation test | 枫香树 <i>Liquidambar formosana</i> |   |   |
|   | 檫木 <i>Sassafras tzumu</i>        | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> *               |   |
|   | 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>      |   |   |

\*,  $p < 0.05$ 。

*rubronervia*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、黄丹木姜子(*Litsea elongata*)、锦绣杜鹃(*Rhododendron pulchrum*)、米楮(*Castanopsis carlesii*)和窄基红褐桉(*Eurya rubiginosa*)显著正联结, 但与苎麻显著负联结。与之相比, 乔木层优势种檫木仅与灌木层的毛脉槭(*Acer pubinerve*)显著正联结, 黄檀与灌木层所有物种没有显著联结性(表3)。

Spearman秩相关系数检验显示: 乔木层的枫香树与灌木层糙叶树、赤皮青冈、格药桉(*Eurya muricata*)、枸骨、红果山胡椒(*Lindera erythrocarpa*)、红脉钓樟、红楠、锦绣杜鹃、米楮、青冈、山矾、山胡椒、野柿(*Diospyros kaki*)和窄基红褐桉极显著正相关, 与胡颓子、栲、赛山梅(*Styrax confusus*)和紫楠(*Phoebe sheareri*)显著正相关(表3)。檫木与红楠和毛脉槭最显著相关, 与苎麻显著负相关(表3)。黄檀与苎麻显著正相关, 与赤皮青冈、格药桉、青冈、山矾和山胡椒极显著负相关, 与红楠、赛山梅和野柿显著负相关(表3)。

2.3 亚乔木层与灌木层的种间关系

亚乔木层与灌木层总体联结性检验结果显示总体种间关系为正联结( $VR = 4.94$ )。其 $VR$ 值显著偏离1 ( $W = 172.95 > \chi^2_{0.05}$ ), 表明亚乔木层与灌木层物种总体正联结显著。

$\chi^2$ 检验结果显示仅亚乔木层红楠与灌木层紫楠显著正联结(表4)。

Spearman秩相关检验结果显示: 亚乔木层红楠与赤皮青冈、雷公鹅耳枥(*Carpinus viminea*)、锦绣杜鹃、毛脉槭、米楮、朴树(*Celtis sinensis*)、赛山梅、山矾和山胡椒极显著正相关, 与苎麻极显著负相关, 与糙叶树和红果山胡椒显著负相关(表4)。赤皮青冈与锦绣杜鹃和毛脉槭显著正相关(表4)。黄檀与毛脉槭、山矾和矮小天仙果显著负相关(表4)。

3 讨论

本研究采用了 $\chi^2$ 检验以及Spearman秩相关系数检验分析了浙江天童枫香树群落不同垂直结构层次间物种的联结性与相关性, 研究发现: 乔木层与亚乔木层物种总体存在不显著正联结, 不同层次间物种对表现出相互独立的种对较多, 较少种对表现出显著联结或相关。这一研究结果与我们提出的科学假说(1)基本一致。乔木层与亚乔木层物种总体联结性不显著, 可能主要是由于次生演替早期的群落乔木层和亚乔木层物种均以阳性植物为主(丁圣彦, 1999; 宋永昌, 2001; 阎恩荣等, 2008), 例如: 本研究中乔木层的枫香树、黄檀和檫木, 亚乔木层的黄檀均为落叶植物, 而红楠和赤皮青冈也为偏阳性的常绿物种, 它们具有较为相似的生态习性和生境要求, 在垂直层次上不具有明显的生态位互补性, 因而种间连接整体表现为不显著。与之相比, 本研究发现乔木层与灌木层物种总体存在显著正联结, 不同层次间物种对显著关联或相关的种对较多, 种对间依赖性较强; 亚乔木层与灌木层物种间总体也同样存在显著正联结, 种对间关系较为紧密。该研究结果支持本研究的科学假说(2)。常绿阔叶林次生演替早期, 随着群落逐渐郁闭, 灌木层中耐阴性较强的物种具有适应优势(丁圣彦, 1999), 如本研究中的红楠、山矾、格药桉和黄丹木姜子等。这些灌木层的耐阴物种与乔木层和亚乔木层的阳性物种在生境要求上具有一定的互补性, 进而表现出较强的正联结。

不同垂直层次间物种联结性与相关性结果显示, 在乔木层与灌木层, 以及亚乔木层与灌木层, 种对关系既有正联结(相关), 也有负联结(相关)。传统研究认为物种间正的关系产生的原因在于物种生

表3 乔木层与灌木层物种对间联结性检验结果

Table 3 Results of association tests of species-pairs between tree layer and shrub layer

| 检验方法<br>Test methods                                   | 乔木层物种<br>Tree layer species         | 正联结<br>Positive association   | 负联结<br>Negative association  |
|--|-------------------------------------|---|--|
| $\chi^2$ 检验<br>$\chi^2$ -test                          | 枫香树<br><i>Liquidambar formosana</i> | 青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> **、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> **、枸骨 <i>Ilex cornuta</i> *、红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i> *、胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i> *、黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i> *、锦绣杜鹃 <i>Rhododendron pulchrum</i> *、米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> *、窄基红褐桤 <i>Eurya rubiginosa</i> *   | 芒麻 <i>Boehmeria nivea</i> *  |
| Spearman<br>秩相关检验<br>Spearman rank<br>correlation test | 檫木<br><i>Sassafras tzumu</i>        | 毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> *   |  |
|  | 黄檀<br><i>Dalbergia hupeana</i>      |   |  |
|  | 枫香树<br><i>Liquidambar formosana</i> | 糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i> **、赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> **、格药桉 <i>Eurya muricata</i> **、枸骨 <i>Ilex cornuta</i> **、红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i> **、红脉钓樟 <i>Lindera rubronervia</i> **、红楠 <i>Machilus thunbergii</i> **、锦绣杜鹃 <i>Rhododendron pulchrum</i> **、米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> **、青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> **、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> **、山胡椒 <i>Lindera glauca</i> **、野柿 <i>Diospyros kaki</i> **、窄基红褐桤 <i>Eurya rubiginosa</i> **、胡颓子 <i>Elaeagnus pungens</i> *、栲 <i>Castanopsis fargesii</i> *、赛山梅 <i>Styrax confusus</i> *、紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> * |  |
|  | 檫木<br><i>Sassafras tzumu</i>        | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i> *、毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> *   | 芒麻 <i>Boehmeria nivea</i> *  |
|  | 黄檀<br><i>Dalbergia hupeana</i>      | 芒麻 <i>Boehmeria nivea</i> *   | 赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> **、格药桉 <i>Eurya muricata</i> **、青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i> **、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> **、山胡椒 <i>Lindera glauca</i> **、红楠 <i>Machilus thunbergii</i> *、赛山梅 <i>Styrax confusus</i> *、野柿 <i>Diospyros kaki</i> * |

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ .

表4 亚乔木层与灌木层物种对间联结性检验结果

Table 4 Results of association test of species-pairs between sub-tree layer and shrub layer

| 检验方法<br>Test methods                               | 亚乔木层物种<br>Sub-tree layer species  | 正联结<br>Positive association   | 负联结<br>Negative association   |
|--|-----------------------------------|---|---|
| $\chi^2$ 检验<br>$\chi^2$ -test                      | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i>     | 紫楠 <i>Phoebe sheareri</i> *   |   |
|  | 赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> |   |   |
|  | 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>       |   |   |
| Spearman秩相关检验<br>Spearman rank<br>correlation test | 红楠 <i>Machilus thunbergii</i>     | 赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> **、雷公鹅耳枥 <i>Carpinus viminea</i> **、锦绣杜鹃 <i>Rhododendron pulchrum</i> **、毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> **、米槠 <i>Castanopsis carlesii</i> **、朴树 <i>Celtis sinensis</i> **、赛山梅 <i>Styrax confusus</i> **、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> **、山胡椒 <i>Lindera glauca</i> ** | 芒麻 <i>Boehmeria nivea</i> **、糙叶树 <i>Aphananthe aspera</i> *、红果山胡椒 <i>Lindera erythrocarpa</i> * |
|  | 赤皮青冈 <i>Cyclobalanopsis gilva</i> | 锦绣杜鹃 <i>Rhododendron pulchrum</i> *、毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> *   |   |
|  | 黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>       |   | 毛脉槭 <i>Acer pubinerve</i> *、山矾 <i>Symplocos sumuntia</i> *、矮小天仙果 <i>Ficus erecta</i> *          |

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ .

态习性以及生境要求的相似, 反之, 物种间表现出负的关系。本研究结果表明, 正联结(相关)种对产生的原因除了生态习性和生境要求的趋同性外, 还应包括物种在垂直方向上对生境要求的互补性差异(刘金福等, 2001; 龙翠玲, 2008; 郑振宇和龙翠玲, 2014)。反之, 不一致的生态习性, 以及在垂直方向上对生境要求互补性差异的缺失都可能导致种对间呈现出负联结(相关)。

本研究中, 乔木层的枫香树、檫木与亚乔木层

的红楠生长习性相似, 生境要求具有趋同性, 且枫香树和檫木非常喜阳, 红楠具有一定耐阴性, 这使得两个垂直层的种对在生境要求上存在互补性差异, 因而表现出正的种对关系。同样, 这种对垂直生境要求的互补性差异导致的种对正联结也表现在乔木层的檫木与灌木层中的毛脉槭和红楠等种对间。在所研究的群落中, 檫木占据群落乔木层, 遮蔽阳光, 营造了湿润的林下生境, 使得耐阴的红楠和毛脉槭在灌木层较好地生长。与之相反, 虽然檫木与

黄檀皆为喜光物种, 具有相似的生态习性, 但在低洼地, 檫木不能生长, 黄檀却能生长, 因而乔木层的檫木与亚乔木层的黄檀对生境要求不具有趋同性, 种对表现出负的关系。类似的, 灌木层的苎麻多生长于林缘, 属于阳性种, 它与乔木层的檫木或枫香树在垂直结构上对生境要求不具有互补性差异, 因而种对间表现出负的相关关系。

本研究的枫香树群落处于次生演替早期, 群落还未达到稳定状态(宋永昌, 2001), 植物物种在垂直层次上对光照的利用不充分, 因而乔木层和亚乔木层物种总体联结性表现出不显著的联结。另外, 由于演替早期群落物种更替特征复杂, 阳性物种和耐阴物种混杂, 有些物种间对光线的利用存在互补性差异, 而有些种对之间不存在互补性差异, 因而表现出负关联和正关联种对共存的现象。随着演替的进行, 群落物种组成和垂直结构将逐渐趋于稳定(Odum, 1983; 丁圣彦, 1999; 宋永昌, 2001), 演替中后期群落垂直层次间种对将会表现出怎样的关系还需进一步研究。

传统种间关系研究主要侧重于群落水平方向上的种间关系, 如对整个群落优势物种种间关系的研究, 这类研究讨论群落各层次所有物种种间关系(张先平等, 2007; 张忠华和胡刚, 2011; Su *et al.*, 2015; 张悦等, 2015), 以及对群落各垂直结构层次中物种种间关系的研究, 这类研究将群落按垂直层次划分为乔木层、灌木层、草本层, 分别对每一层中的物种进行种间关系研究(张峰和上官铁梁, 2000; 简敏菲等, 2009; 王乃江等, 2010; 王志高等, 2010)。本研究首次系统研究了群落中不同垂直结构层次间物种的种对关系, 对深入理解次生演替早期群落结构动态以及物种共存具有重要意义。

总之, 本研究通过对浙江天童枫香树群落不同垂直层次物种间关系的研究表明: 若群落不同垂直层次间的种对可以稳定共存于群落中, 一方面它们的生境要求以及生态习性应具有一定趋同性; 另一方面, 在垂直方向上它们对生境要求应具有一定互补性差异性来减少竞争进而达到稳定共存。物种生态习性与生境要求的趋同性, 以及在垂直方向上对生境要求的互补性差异决定了种对间的正相关关系, 反之, 种对间将呈现负的相关关系。因而在考虑本地区演替前期次生林的人工恢复时, 不仅要考虑物种间的生态习性和对生境要求的差异性, 同时也

要考虑垂直结构层次间物种对生境要求的互补性差异。

**基金项目** 国家自然科学基金(31270475和3107-0383)和宁波市重大科技攻关项目(2012C10027)。

**致谢** 感谢华东师范大学张涛、马文济同学在野外数据收集和室内数据整理中给予的帮助。

## 参考文献

- Bertness MD, Hacker SD (1994). Physical stress and positive associations among marsh plants. *The American Naturalist*, 144, 363–372.
- Bray JR (1956). A study of mutual occurrence of plant species. *Ecology*, 37, 21–28.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.
- Chai Y, Meng GT, Wu L, Qi RP, Li NY (2009). Interspecific associations of main tree species in the communities with *Magnolia odoratissima*. *Journal of Northwest Forestry University*, 24, 31–35. (in Chinese with English abstract)
- [柴勇, 孟广涛, 武力, 祁荣频, 李宁云 (2009). 馨香玉兰所在群落主要树种的种间联结性. 西北林学院学报, 24, 31–35.]
- Cheng DL, Wang GX, Chen BM, Wei XP (2006). Positive interactions: Crucial organizers in a plant community. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48, 128–136.
- Connell JH (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122, 661–696.
- Cox GW (1979). *Laboratory Manual of General Ecology*. Translated by Jiang YX. Science Press, Beijing. (in Chinese) [Cox GW (1979). 普通生态学实验手册. 蒋有绪译. 科学出版社, 北京.]
- Debski I, Burslem DFRP, Palmiotto PA, Lafrankie JV, Lee HS, Manokaran N (2002). Habitat preferences of *aporosa* in two malaysian forests: Implications for abundance and coexistence. *Ecology*, 83, 2005–2018.
- Ding SY (1999). *Comparative Ecology of Successive Seral of Evergreen Broad-Leaved Forest*. Henan University Press, Kaifeng. (in Chinese) [丁圣彦 (1999). 常绿阔叶林演替系列比较生态学. 河南大学出版社, 开封.]
- Ding SY, Song YC (1999). Study on the synecological characteristics of the early successional stage of an evergreen broadleaved forest on Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 23, 97–107. (in Chinese with English abstract) [丁圣彦, 宋永昌 (1999). 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林演替前期的群落生态学特征. 植物生态学报, 23, 97–107.]
- Du DL, Liu YC, Li R (1995). Studies on the interspecific association of dominant species in a subtropical *Catanopsis*

- fargesii* forest of Jinyun Mountain, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 19, 149–157. (in Chinese with English abstract) [杜道林, 刘玉成, 李睿 (1995). 缙云山亚热带栲林优势种群间联结性研究. 植物生态学报, 19, 149–157.]
- Forbes SA (1907). On the local distribution of certain Illinois fishes: An essay in statistical ecology. *Illinois State Laboratory of Natural History*, 7, 237–303.
- Greig-Smith P (1957). *Quantitative Plant Ecology*. Butterworths, London.
- Grime JP (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, New York.
- Hale ME (1955). Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of southern Wisconsin. *Ecology*, 36, 45–63.
- Hurlbert SH (1969). A coefficient of interspecific association. *Ecology*, 50, 1–9.
- Jian MF, Liu QJ, Zhu D, You H (2009). Inter-specific correlations among dominant populations of tree layer species in evergreen broad-leaved forest in Jiulianshan Mountain of subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 672–680. (in Chinese with English abstract) [简敏菲, 刘琪景, 朱笃, 游海 (2009). 九连山常绿阔叶林乔木优势种群的种间关联性分析. 植物生态学报, 33, 672–680.]
- Kang B, Liu SR, Wen YG, Zhang YJ, Jiang ZM, Chang JG (2006). Population dynamics during succession of secondary natural forest in Daqingshan, Guangxi, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 931–940. (in Chinese with English abstract) [康冰, 刘世荣, 温远光, 张跃进, 姜在民, 常建国 (2006). 广西大青山南亚热带次生林演替过程的种群动态. 植物生态学报, 30, 931–940.]
- Kershaw KA (1960). The detection of pattern and association. *Journal of Ecology*, 48, 233–242.
- Legendre L, Legendre P (1983). *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam. 205–207.
- Li YD, Xu H, Chen DX, Luo TS, Mo JH, Luo W, Chen HQ, Jiang ZL (2008). 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 Jianfenling in Hainan Island, China. *Frontiers of Forestry in China*, 3, 407–415.
- Liu JF, Hong W, Fan HB, Lin RF (2001). Study on the interspecific association of species in the vegetation layer in *Castanopsis kawakamii* forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 37, 117–123. (in Chinese with English abstract) [刘金福, 洪伟, 樊后保, 林荣福 (2001). 天然格氏栲林乔木层种群间关联性研究. 林业科学, 37, 117–123.]
- Long CL (2006). Height niche of main tree species in gaps in karst forest in Maolan Nature Reserve. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 24, 36–39. (in Chinese with English abstract) [龙翠玲 (2006). 茂兰喀斯特森林林隙主要树种的高度生态位. 贵州师范大学学报 (自然科学版), 24, 36–39.]
- Long CL (2008). Effects of gap size on regeneration of Karst forest in Maolan Natural Reserve of Guizhou Province. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition)*, 32, 34–38. (in Chinese with English abstract) [龙翠玲 (2008). 茂兰喀斯特森林林隙大小对树种更新的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 32, 34–38.]
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1986). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Translated by Bao XC, Zhang S, Yang BS, Jin ZZ, Tang TG, Yao BJ, Jiang HQ. Science Press, Beijing. (in Chinese) [Mueller-Dombois D, Ellenberg H (1986). 植被生态学目的和方法. 鲍显诚, 张绅, 杨邦顺, 金正洲, 唐廷贵, 姚璧君, 姜汉侨译. 科学出版社, 北京.]
- Odum EP (1983). *Basic Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Ouyang XZ, Ding S (2014). Investigation on species diversity and distribution pattern of main evergreen broad-leaved forest in Jinggang Mountain National Natural Reserve. *Practical Forestry Technology*, 9, 16–20. (in Chinese with English abstract) [欧阳勋志, 丁松 (2014). 井冈山国家自然保护区主要常绿阔叶林物种多样性及分布格局. 林业实用技术, 9, 16–20.]
- Queenborough SA, Burslem DFRP, Garwood NC, Valencia R (2007). Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology*, 192, 193–207.
- Rao MR, Nair PKR, Ong CK (1997). Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 38, 3–50.
- Rosenthal G (2003). Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98, 227–246.
- Schluter D (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65, 998–1005.
- Schoener TW (1983). Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122, 240–285.
- Song YC (2001). *Vegetation Ecology*. East China Normal University Press, Shanghai. (in Chinese) [宋永昌 (2001). 植被生态学. 华东师范大学出版社, 上海.]
- Su SJ, Liu JF, He ZS, Zheng SQ, Hong W, Xu DW (2015). Ecological species groups and interspecific association of dominant tree species in Daiyun Mountain National Nature Reserve. *Journal of Mountain Science*, 12, 637–646.
- Suzuki RO, Numata S, Okuda T, Supardi MNN, Kassim AR, Kachi N (2012). Species associations among dipterocarp species co-occurring in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 28, 281–289.



- Suzuki RO, Numata S, Okuda T, Supardi MNN, Kachi N (2009). Growth strategies differentiate the spatial patterns of 11 dipterocarp species coexisting in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Plant Research*, 122, 81–93.
- Thevathasan NV, Gordon AM (2004). Ecology of tree intercropping systems in the North temperate region: Experiences from southern Ontario, Canada. *Agroforestry Systems*, 61, 257–268.
- Tilman D (1988). *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Wang L, Zhang JT (2004). Interspecific association and correlation of dominant species of Lishan Mountain meadow in Shanxi Province. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 24, 1435–1440. (in Chinese with English abstract) [王琳, 张金屯 (2004). 历山山地草甸优势种的种间关联和相关分析. 西北植物学报, 24, 1435–1440.]
- Wang NJ, Zhang WH, Lu YC, Fan SH, Wang Y (2010). Interspecific association among the plants communities in the forest at Ziwuling area in Shanxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 67–78. (in Chinese with English abstract) [王乃江, 张文辉, 陆元昌, 范少辉, 王勇 (2010). 陕西子午岭森林植物群落种间联结性. 生态学报, 30, 67–78.]
- Wang XG, Wiegand T, Hao ZQ, Li BH, Ye J, Lin F (2010). Species associations in an old-growth temperate forest in north-eastern China. *Journal of Ecology*, 98, 674–686.
- Wang ZG, Zhang ZX, Duan RY, Wu GL, Shen SB (2010). Interspecific association of understory species in Duozhijian, Dabieshan Mountain, Anhui Province. *Ecology and Environment*, 19, 2066–2071. (in Chinese with English abstract) [王志高, 张中信, 段仁燕, 吴甘霖, 沈三保 (2010). 大别山多枝尖山区林下植物种间联结性研究. 生态环境学报, 19, 2066–2071.]
- Yan ER, Wang XH, Guo M, Zhong Q, Zhou W (2010). C:N:P stoichiometry across evergreen broad-leaved forests, evergreen coniferous forests and deciduous broad-leaved forests in the Tiantong region, Zhejiang Province, eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 48–57. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 郭明, 仲强, 周武 (2010). 浙江天童常绿阔叶林、常绿针叶林与落叶阔叶林的C:N:P化学计量特征. 植物生态学报, 34, 48–57.]
- Yan ER, Wang XH, Zhou W (2008). N:P stoichiometry in secondary succession in evergreen broad-leaved forest, Tiantong, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 13–22. (in Chinese with English abstract) [阎恩荣, 王希华, 周武 (2008). 天童常绿阔叶林演替系列植物群落的N:P化学计量特征. 植物生态学报, 32, 13–22.]
- Yang XD, Yan ER, Zhang ZH, Sun BW, Huang HX, Ali A, Ma WJ, Shi QR (2013). Tree architecture of overlapping species among successional stages in evergreen broad-leaved forests in Tiantong region, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 611–619. (in Chinese with English abstract) [杨晓东, 阎恩荣, 张志浩, 孙宝伟, 黄海侠, Ali A, 马文济, 史青茹 (2013). 浙江天童常绿阔叶林演替阶段共有种的树木构型. 植物生态学报, 37, 611–619.]
- Yang ZJ, Zhang QD, Li H, Bai YH, Bi RC (2013). Inter-specific correlations among dominant populations of woody *Syringa reticulata* Communities in Wulu Mountain Nature Reserve, Shanxi Province of China. *Plant Science Journal*, 31, 42–48. (in Chinese with English abstract) [杨兆静, 张钦弟, 李豪, 白玉宏, 毕润成 (2013). 山西五鹿山自然保护区暴马丁香群落木本植物种间联结性分析. 植物科学学报, 31, 42–48.]
- Zhang F, Shangguan TL (2000). Numerical analysis of interspecific relationships in an *Elaeagnus mollis* community in Shanxi. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 351–355. (in Chinese with English abstract) [张峰, 上官铁梁 (2000). 山西翅果油树群落种间关系的数量分析. 植物生态学报, 24, 351–355.]
- Zhang JT (1997). Review on species abundance patterns in communities. *Rural Eco-Environment*, 13, 48–54. (in Chinese with English abstract) [张金屯 (1997). 群落中物种多度格局的研究综述. 农村生态环境, 13, 48–54.]
- Zhang JT (2004). *Numerical Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [张金屯 (2004). 数量生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang JT, Jiao R (2003). Interspecific association between woody plants in Shenweigou of Guandi Mountains, Shanxi Province. *Bulletin of Botanical Research*, 23, 458–463. (in Chinese with English abstract) [张金屯, 焦蓉 (2003). 关帝山神尾沟森林群落木本植物种间联结性与相关性研究. 植物研究, 23, 458–463.]
- Zhang XP, Wang MB, Zhang WF, Xiao Y (2007). Interspecific relationships among woody plants of forest communities in Pangquangou National Nature Reserve at Mt. Guandi, Shanxi, China. *Bulletin of Botanical Research*, 27, 350–355. (in Chinese with English abstract) [张先平, 王孟本, 张伟锋, 肖扬 (2007). 庞泉沟国家自然保护区森林群落木本植物种间关系的分析. 植物研究, 27, 350–355.]
- Zhang Y, Guo LP, Yi XM, Cao W, Wang YX, Wu PL, Ji LZ (2015). Analysis of interspecific associations among major tree species in three forest communities on the north slope of Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 106–115. (in Chinese with English abstract) [张悦, 郭利平, 易雪梅, 曹伟, 王远遐, 吴培莉, 姬兰柱 (2015). 长白山北坡3个森林群落主要树种间联结性. 生态学报, 35, 106–115.]
- Zhang ZH, Hu G (2011). Interspecific relationships of

- dominant species in *Cyclobalanopsis glauca* community in karst mountain area. *Ecology and Environmental Sciences*, 20, 1209–1213. (in Chinese with English abstract) [张忠华, 胡刚 (2011). 喀斯特山地青冈栎群落优势种的种间关系分析. 生态环境学报, 20, 1209–1213.]
- Zheng CC (2014). *Community Characteristics, Interspecific Relationship and Influencing Factors of the Ecological Public Welfare Forest in Jiangshan City*. Master degree dissertation, Zhejiang University of Agriculture and Forestry, Lin'an. (in Chinese with English abstract) [郑超超 (2014). 江山市公益林群落结构特征、种间关系及其影响因素研究. 硕士学位论文, 浙江农林大学, 临安.]
- Zheng ZY, Long CL (2014). Interspecific association of woody plant species at different topography sites in Maolan Karst Forest. *Forest Resources Management*, 4, 78–84. (in Chinese with English abstract) [郑振宇, 龙翠玲 (2014). 茂兰喀斯特森林不同地形部位木本植物种间联结性分析. 林业资源管理, 4, 78–84.]
- Zhou XY, Wang BS, Li MG, Zan QJ (2000). An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 332–339. (in Chinese with English abstract) [周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 咎启杰 (2000). 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. 植物生态学报, 24, 332–339.]

责任编辑: 彭少麟 责任编辑: 王 葳