

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.24117

CSTR: 32231.14.PSJ.2095-0837.24117

沈悦, 钟文超, 夏增强, 钟奇锋, 李宇惠, 邢福武, 王发国. 广东龙门南昆山红花荷+南岭栲群落物种多样性与种间联结性[J]. 植物科学学报, 2025, 43 (2): 162~171

Shen Y, Zhong WC, Xia ZQ, Zhong QF, Li YH, Xing FW, Wang FG. Species diversity and interspecific association of *Rhodoleia championii* Hook. f. + *Castanopsis fordii* Hance community in Nankun Mountain, Longmen, Guangdong Province [J]. *Plant Science Journal*, 2025, 43 (2): 162~171

广东龙门南昆山红花荷+南岭栲群落物种多样性与种间联结性

沈 悅¹, 钟文超², 夏增强¹, 钟奇锋², 李宇惠¹, 邢福武¹, 王发国^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650;

2. 广东龙门南昆山省级自然保护区管理处, 广东惠州 516876)

摘要: 以广东省龙门县南昆山南亚热带典型红花荷 (*Rhodoleia championii* Hook. f.) + 南岭栲 (*Castanopsis fordii* Hance) 群落为研究对象, 通过样方调查和方差比率法、Fisher 精确检验等方法, 分析群落物种多样性和种间关系。结果显示: (1) 该群落物种多样性较高, 乔木层的物种分布均匀, 灌木层的物种数量多但分布不均, 多样性指数低于乔木层; (2) 群落总体呈显著正联结, 种间形成稳定的搭配关系。乔木层中, 存在 1 对极显著正联结种对, 5 对显著正联结种对, 以及 2 对显著负联结种对; (3) 基于种群聚类、种间联结性及生态习性分析, 将 14 个主要种群划分为 4 个生态种组, 同组树种的生态习性和资源需求相似, 多呈正联结, 不同组的树种多呈负联结。研究结果为南昆山天然次生林保护提供了理论依据。

关键词: 南昆山; 种间联结; 方差比率法; 优势种群; Fisher 精确检验

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837 (2025) 02-0162-10

Species diversity and interspecific association of *Rhodoleia championii* Hook. f. + *Castanopsis fordii* Hance community in Nankun Mountain, Longmen, Guangdong Province

Shen Yue¹, Zhong Wenchao², Xia Zengqiang¹, Zhong Qifeng², Li Yuhui¹,
Xing Fuwu¹, Wang Faguo^{1*}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Nankun Mountain Provincial Nature Reserve Management of Longmen, Huizhou, Guangdong 516876, China)

Abstract: This study investigated the *Rhodoleia championii* Hook. f. + *Castanopsis fordii* Hance community, a representative subtropical forest in Nankun Mountain, Longmen County, Guangdong Province. Quadrat-based surveys, coupled with the variance ratio method (VR) and Fisher's exact test, were employed to assess species diversity and interspecific associations. Results revealed that: (1) The community exhibited high species diversity, with a relatively even distribution of species in the tree layer, whereas the shrub layer contained a greater number of species but exhibited uneven distribution, leading to a lower diversity index; (2) The overall interspecific associations within the community were significantly positive, suggesting a stable community structure. In the tree layer, one highly significant positive association pair, five significant positive association pairs, and two significant negative association pairs were identified; (3) Based on population

收稿日期: 2024-05-07, 接受日期: 2024-06-10。

基金项目: 自然保护地综合能力建设项目 (NKSBBHQ-2021-011)。

作者简介: 沈悦 (1998-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物分类与资源利用 (E-mail: shenyue@scbg.ac.cn)。

*通信作者 (Author for correspondence. E-mail: wangfg@scbg.ac.cn)。

clustering, interspecific connectivity, and ecological habits, the 14 dominant populations were classified into four ecological species groups. Species within the same group exhibited similar ecological adaptations and resource requirements, generally displaying positive associations, while species from different groups predominantly exhibited negative associations. These findings provide a theoretical basis for the conservation and management of natural secondary forests in Nankun Mountain.

Key words: Nankun Mountain; Interspecific association; Variance ratio; Dominant populations; Fisher's exact test

植物群落的种间关系复杂多样, 各物种对生境具有特定的需求, 生物和非生物因素相互交织, 最终反映在物种个体的数量和空间分布上^[1]。这种在物种数量和空间分布上表现出的相关性称为种间联结或物种联结^[2]。种间联结的概念由 Forbes^[3]提出, 通过分析样方中两个物种出现的频率, 推测它们之间可能存在的联系。此后, 学者们进一步提出了多种分析方法, 如 χ^2 检验、Fisher精确检验(Fisher's exact test)、Pearson系数等^[4]。其中, Fisher精确检验作为一种分析列联表统计显著性的方法, 能够有效检测两个二元变量之间的联结性^[5]。在某些特殊情况下, 如列联表中期望频数小于5时, χ^2 检验可能失效, 此时可采用Fisher精确检验以获得更准确的结果。此外, 当总观测频数小于30时, Fisher精确检验同样适用^[6]。对群落种间联结及其稳定性进行研究, 有助于深入理解群落的结构与功能, 并为生物多样性保护等领域提供重要的理论支持^[7]。

广东龙门南昆山省级自然保护区及其周边地区(以下简称南昆山)是珠江三角洲生物资源最丰富的地区之一, 1984年建立了国家级森林公园和省级自然保护区。南昆山的植物资源备受学者关注。陈章和等^[8]1983年就记录了南昆山的多种森林群落类型。此后, 庄雪影等^[9]、林媚珍^[10]对次生林的多样性进行了研究, 并对南昆山与其邻近地区植物区系进行了比较分析^[10]。此外, 研究者对南昆山的珍稀濒危植物也进行了系统的调查和分析^[11-13], 但关于群落种间联结性的研究仍相对匮乏。南昆山森林群落包括多种植被类型, 其中, 红花荷(*Rhodoleia championii* Hook. f.)林约3 hm²以上, 且绝大多数属于混交林和路旁迹地的天然零星分布状态^[8]。在本研究的样方中, 红花荷作为优势种, 在群落中具有显著的生态位。红花荷是一种常绿大乔木, 其树形美观, 花朵数量多, 花瓣

红色, 形如吊钟, 具有较高的观赏价值, 同时还具有丰富的蜜源和引鸟特性, 在乡土木本花卉中具有良好的应用前景^[14]。红花荷作为优势种的群落已有不少报道^[15-17], 这些研究多集中于群落特征分析, 关于群落种间联结性的报道相对较少。本研究通过野外实地调查, 分析红花荷+南岭栲(*Castanopsis fordii* Hance)群落的物种多样性与种间联结性, 利用优势种生态种组划分和Fisher精确检验等方法, 旨在探究群落物种对资源的利用能力和种间关系。

1 研究区概况

研究区域位于我国广东省惠州市南昆山(23°64'N, 113°85'E)。该地区地貌特征为北西南三面地势较高, 东面低的马蹄形封闭式中山地形^[11]。

南昆山位于南亚热带季风气候带, 植被类型主要为常绿阔叶林。年均气温20.8℃, 1月平均气温11.6℃, 7月平均气温27.9℃。年降水量达2 163 mm, 夏秋多雨, 冬季较少, 干湿季交替。此外, 该地区的土壤垂直变化显著, 海拔400 m以下主要为砖红壤性红壤; 400~800 m内以山地红壤为主; 海拔800 m以上区域则主要为黄壤^[10]。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

于2022年8月进行野外样方调查, 在南昆山上岳木海拔约600 m处随机选择天然次生红花荷+南岭栲群落, 该林分地处沟谷。

随机选取12个10 m×10 m的样方, 编号后, 对植被内物种进行全面统计。对胸径≥5 cm的林木进行每木调查, 记录树种、胸径、树高、冠幅及其位置等。同时, 划分林层, 确定每株林木所属的林层。对株高≥30 cm但胸径≤5 cm的所有

乔木幼树和灌木(灌木层林木)进行每木调查,记录树种、胸径或基径、树高、冠幅等。对样方内的草本植物及株高<30 cm 的乔木幼苗和灌木幼苗(草本层个体)进行调查,记录物种、高度及其位置等。

2.2 数据分析

2.2.1 多样性分析

采用 Simpson、Shannon-Wiener 和 Pielou 指数衡量物种多样性。各指数的计算公式如下^[1]:

$$SP = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (1)$$

$$SW = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$E = SW / \ln S \quad (3)$$

式中, SP 为 Simpson 指数, P_i 为种 i 的个体数占所有种的比率, s 为种数; SW 为 Shannon-Wiener 指数; E 为 Pielou 指数。

物种重要值反映种群在群落中的地位和作用,重要值=相对多度+相对显著度+相对频度。灌木层的相对优势度用基径代替胸径来计算。相对多度、相对频度和相对优势度均用百分数表示,样地中物种重要值的总和为 300%。

2.2.2 种间联结性的 Fisher 精确检验

为了分析南昆山红花荷+南岭栲群落的总体联结性,采用方差比例法(Variance ratio, VR)^[18]结合 Fisher 精确检验。总体联结性用方差比例法计算,公式如下:

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - \bar{T})^2}{\sum_{i=1}^s \left[\left(1 - \frac{n_i}{N} \right) \frac{n_i}{N} \right]} \quad (4)$$

$$W = VR \times N \quad (5)$$

其中, VR 为群落内物种间的整体联结指数; S_T^2 为样方种数的方差, δ_T^2 为所有物种出现频度的方差; N 为样方总数, T_j 为样方 j 内的物种总数, \bar{T} 为样方内的平均物种数; s 为待测种群总数, n_i 为种群 i 出现的样方数。在独立性零假设条件下, VR 期望值为 1。 $VR > 1$, 表示物种间为正联结; $VR < 1$, 表示物种间为负联结。采用统计量 W 来检验联结的显著程度。若种间联结不显著, 则 $\chi^2_{0.95} < W < \chi^2_{0.05}$ 的概率为 90%。

将 101 个物种在 12 个样方中出现的原始数据矩阵转化为二元数据矩阵, 分别构造物种的 2×2 列联表, 对这些列联表分别进行 Fisher 精确检验, 其计算公式^[19]如下:

$$P(l) = \frac{(a+b)!(a+c)!(b+d)!(c+d)!}{N!a!b!c!d!} \quad (6)$$

式中, $P(l)$ 为在两个物种出现独立的假设下, 观察到当前 2×2 列联表配置(即特定的 a, b, c, d 值)的概率。 a 为 2 物种同时出现的样方数; b 和 c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数; d 为两个物种均未出现的样方数。

对于任一 2×2 列表, 首先根据公式求出 $P(1)$, 然后在保持行、列总数($a+b, c+d, a+c, b+d$)不变的前提下, 将表中最小的值逐个降低直至为 0, 每降低 1 次, 利用公式求 $P(2), P(3), \dots, P(j), \dots, P=\sum_{i=1}^m P(i)$ 即精确检测的结果。若 $ad > bc$, 表明两物种为正联结, $ad < bc$, 则为负联结。

2.2.3 数据分析

根据主要树种在各样方中的重要值, 结合 Fisher 相关性检验结果, 运用 PCA 二维排序法划分生态种组^[20], 借助 Excel 2019 和 SPSS 20.0 软件, 对红花荷+南岭栲群落各指标进行多样性以及联结关系矩阵分析, 并绘制种间联结的矩阵图。

3 结果与分析

3.1 物种组成及多样性

本研究调查数据显示, 群落共有植物 101 种, 隶属于 53 科 78 属(表 1)。物种数较多的科为壳斗科和樟科, 各 10 种, 其次是五列木科, 有 8 种, 禾本科和茜草科各 6 种。

表 1 群落主要植物的科、属、种数

Table 1 Number of families, genera, and species in the *Rhodoleia championii+Castanopsis fordii* community

层 Layer	科 Families	属 Genera	种 Species
乔木层	27	33	41
灌木层	37	44	58
草本层	20	29	32
总体	53	78	102

3.1.1 乔木层树种的组成与多样性

调查结果显示, 乔木层物种数共 41 种, 隶属 27 科 33 属, SP 优势度指数、 SW 变化度指数、

Pielou 指数分别为 0.96、3.38、0.67，优势种的多样性数据见表 2。该层的植被类型较为丰富，树种包括常绿乔木、落叶乔木和灌木等。从科属分布来看，壳斗科和樟科的种类最多，均有 6 种；其次为五列木科，为 3 种；安息香科和杜英科各 2 种；其余 22 科所含种数均为 1 种。

3.1.2 灌木层的树种组成与多样性

群落灌木层共有树种 58 种，隶属于 37 科 44 属，其 SP 指数、SW 指数、Pielou 指数分别

为 0.84、2.64、0.41。与乔木层相比，个别种的优势程度更加明显；物种数量多于乔木层，但分布不均匀，导致多样性指数均小于乔木层。各种的多样性见表 3。其中，细枝柃 (*Eurya loquaiana* Dunn)、彗竹 (*Pseudosasa hindsii* (Munro) C. D. Chu & C. S. Chao)、苦竹 (*Pleioblastus amarus* (Keng) P. C. Keng) 的重要值之和为 131.42%，占据整个灌木层重要值的 44.47%。其他 55 种植物的重要值之和为 168.58%。

表 2 乔木层各物种相对多度、相对频度、相对优势度和重要值

Table 2 Relative abundance, relative frequency, relative dominance, and importance value of species in the arbor layer

序号 Number	种名 Species	相对多度 RA / %	相对优势度 RD / %	相对频度 RF / %	重要值 IV / %
1	红花荷 <i>Rhodoleia championii</i> Hook. f.	8.86	7.91	6.67	23.44
2	南岭榜 <i>Castanopsis fordii</i> Hance	6.33	9.63	5.71	21.67
3	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	3.80	11.22	2.86	17.87
4	山黄皮 <i>Aidia cochinchinensis</i> Lour.	8.23	1.27	6.67	16.16
5	岭南青冈 <i>Quercus championii</i> Benth.	4.43	6.91	3.81	15.15
6	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i> (Champ. ex Benth.) Tutcher	4.43	5.55	4.76	14.74
7	二色波罗蜜 <i>Artocarpus styracifolius</i> Pierre	3.80	7.23	2.86	13.88
8	桃叶石楠 <i>Photinia prunifolia</i> (Hook. & Arn.) Lindl.	6.33	2.10	4.76	13.19
9	香楠 <i>Aidia canthioides</i> (Champ. ex Benth.) Masam.	5.06	1.73	4.76	11.55
10	鹿角锥 <i>Castanopsis lamontii</i> Hance	1.27	7.80	1.90	10.97
	其他 31 个树种	48.73	46.46	57.14	152.34
	总计	100	100	100	300

表 3 灌木层各物种相对多度、相对频度、相对优势度和重要值

Table 3 Relative abundance, relative frequency, relative dominance, and importance value of species in the shrub layer

序号 Number	种名 Species	相对多度 RA / %	相对优势度 RD / %	相对频度 RF / %	重要值 IV / %
1	细枝柃 <i>Eurya loquaiana</i> Dunn	1.40	45.46	2.44	49.30
2	彗竹 <i>Pseudosasa hindsii</i> (Munro) C. D. Chu & C. S. Chao	27.06	7.26	7.32	41.64
3	苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i> (Keng) P. C. Keng	28.62	4.55	7.32	40.48
4	鼠刺 <i>Itea chinensis</i> Hook. & Arn.	5.44	4.66	5.69	15.79
5	红花荷 <i>Rhodoleia championii</i> Hook. f.	2.18	2.86	4.07	9.10
6	山黄皮 <i>Aidia cochinchinensis</i> Lour.	2.33	1.63	4.88	8.84
7	铁榄 <i>Sinosideroxylon wightianum</i> (Hook. & Arn.) Aubrév.	2.80	2.30	2.44	7.53
8	枇杷叶紫珠 <i>Callicarpa kochiana</i> Makino	1.56	1.98	3.25	6.79
9	短序润楠 <i>Machilus breviflora</i> (Benth.) Hemsl.	0.78	2.28	3.25	6.31
10	山乌柏 <i>Triadica cochinchinensis</i> Lour.	2.64	0.38	3.25	6.28
	其他 48 个树种	24.26	22.98	54.47	101.71
	总计	100	100	100	300

3.1.3 草本层树种组成与多样性

从表 4 中可以看出, 草本层的优势植物有芒萁 (*Dicranopteris pedata* (Houtt.) Nakaike)、乌毛蕨 (*Blechnum orientale* (L.) C. Presl) 等, 重要值均在 20% 以上, 其余草本植物重要值稍低。

3.2 群落的总体联结性

根据物种间二元矩阵存在与否, 确定最终参与群落联结性分析的物种, 其中, 乔木层有 23 种, 灌木层 22 种, 草本层为 25 种。计算各层的联结指数, 结果表明, $\chi^2_{0.95}(12)=5.226$, $\chi^2_{0.05}(12)=21.026$, $VR>1$ 。乔木层、灌木层、草本层的统计量 W 均不在 $[\chi^2_{0.95}(N), \chi^2_{0.05}(N)]$ 内, 表明它们均呈显著正联结。

采用 Fisher 精确检验分析所有种对的种间联结性, 结果显示, 正联结种对数为 909 对, 负联结种对数为 598 对, 无联结种对数为 3 543 对, 分别占总对数的 18.0%、11.8% 和 70.2%。

3.3 种间联结性

3.3.1 乔木层优势种的种间联结性

检验乔木层 23 种优势物种的联结性, 结果表明, 253 组种对中, 呈正联结的有 67 对, 占 26.48%; 负联结 66 对, 占 26.09%; 其余 120 对为无联结种对。

如图 1 所示, 群落中呈极显著正联结的有 1 个种对 ($P\leq 0.01$), 为南岭栲-子凌蒲桃 (*Syzygium championii* (Benth.) Merr. & L. M. Perry), 呈显著正联结的种对 ($P\leq 0.05$) 有 5 个, 分别是桃叶石楠 (*Photinia prunifolia* (Hook. & Arn.)

Lindl.) -红淡比 (*Cleyera japonica* Thunberg)、鹿角锥 (*Castanopsis lamontii* Hance) -小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia* Blume)、软荚红豆 (*Ormosia semicastrata* Hance) -红淡比、岭南槭 (*Acer tutcheri* Duthie) -光叶山矾 (*Symplocos lancifolia* Siebold & Zucc.)、短序润楠 (*Machilus breviflora* (Benth.) Hemsl.) -小叶青冈。呈显著负联结的种对有两个, 分别为鼠刺 (*Itea chinensis* Hook. & Arn.) -岭南槭 (*Acer tutcheri* Duthie) 和鼠刺-铁榄 (*Sinosideroxylon wightianum* (Hook. & Arn.) Aubrév.)。

3.3.2 灌木层优势种种间联结性

分析灌木层 66 个种对的联结性, 结果如图 2 所示。正联结种对和负联结种对分别有 18 和 17 对, 无关种对为 31 对。其中, 呈极显著正联结的有 1 对: 山黄皮 (*Aidia cochinchinensis* Lour.) -彗竹, 呈显著负联结也只有 1 对: 鼠刺-铁榄。

3.3.3 草本层优势种的种间联结性

采用 Fisher 精确检验对草本层 8 个优势种的 28 个种对进行联结性分析, 结果如图 3 所示。28 个种对中, 10 个呈正联结, 5 个呈负联结, 其余 13 个种对之间无联结; 与草本层整体呈显著正联结相一致。但草本层中各物种之间的联结性均不显著, 显示出较强的独立性。

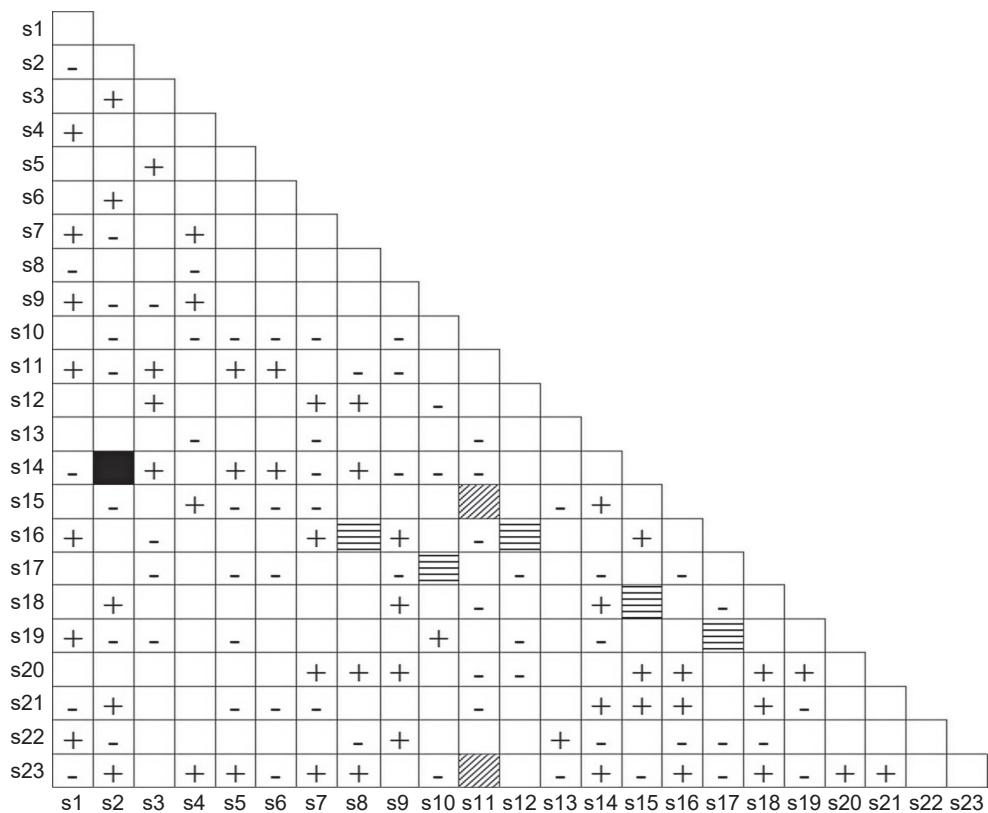
3.4 生态种组的划分

根据群落内各物种间的相互关系紧密度、对外部环境条件的适应能力及其对生态资源利用方式等特征, 可将物种划分为不同的生态学种组^[21]。通过对红花荷+南岭栲群落内联结度数据的分析,

表 4 草本层各物种相对多度、相对频度、相对优势度和重要值

Table 4 Relative abundance, relative frequency, relative dominance, and importance value of species in the herb layer

序号 Number	种名 Species	相对多度 RA / %	相对优势度 RD / %	相对频度 RF / %	重要值 IV / %
1	芒萁 <i>Dicranopteris pedata</i> (Houtt.) Nakaike	47.80	24.15	11.29	83.23
2	乌毛蕨 <i>Blechnum orientale</i> (L.) C. Presl	16.51	38.17	14.52	69.19
3	金毛狗蕨 <i>Cibotium barometz</i> (L.) J. Sm.	4.72	15.05	8.06	27.83
4	中华里白 <i>Diplopterygium chinensis</i> (Rosenst.) De Vol	3.93	8.28	9.68	21.88
5	乌蔹莓 <i>Causonis japonica</i> (Thunb.) Raf.	1.26	0.58	6.45	8.29
6	蔓生莠竹 <i>Microstegium fasciculatum</i> (L.) Henrard	3.93	0.29	3.23	7.45
7	石果珍珠茅 <i>Scleria lithosperma</i> (L.) Sw.	2.04	1.80	3.23	7.07
8	黑莎草 <i>Gahnia tristis</i> Nees	1.73	1.80	3.23	6.75
	其他 23 个物种	13.36	4.94	40.32	68.31
	总计	100	100	100	300



□: 无联结; +: 正联结; -: 负联结; ■: 极显著正联结; ▨: 显著正联结; ▨: 显著负联结; 下同。s1: 红花荷; s2: 南岭栲; s3: 杉木; s4: 山黄皮; s5: 岭南青冈; s6: 甜槠; s7: 二色波罗蜜; s8: 桃叶石楠; s9: 香楠; s10: 鹿角锥; s11: 鼠刺; s12: 软荚红豆; s13: 阿丁枫; s14: 子凌蒲桃; s15: 岭南槭; s16: 红淡比; s17: 小叶青冈; s18: 光叶山矾; s19: 短序润楠; s20: 粘木; s21: 密花树; s22: 野含笑; s23: 铁榄。

□: Non-correlation; +: Positive correlation; -: Negative correlation; ■: Significant positive correlation; ▨: Positive correlation; ▨: Negative correlation; Same below. s1: *Rhodoleia championii* Hook. f.; s2: *Castanopsis fordii* Hance; s3: *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.; s4: *Aidia cochinchinensis* Lour.; s5: *Cyclobalanopsis championii* Benth.; s6: *Castanopsis eyrei* (Champ. ex Benth.) Tutcher; s7: *Artocarpus styracifolius* Pierre; s8: *Photinia prunifolia* (Hook. & Arn.) Lindl.; s9: *Aidia canthioides* (Champ. ex Benth.) Masam.; s10: *Castanopsis lamontii* Hance; s11: *Itea chinensis* Hook. & Arn.; s12: *Ormosia semicastrata* Hance; s13: *Altingia chinensis* (Champ. ex Benth.) Oliv. ex Hance; s14: *Syzygium championii* (Benth.) Merr. & L. M. Perry; s15: *Acer tutcheri* Duthie; s16: *Cleyera japonica* Thunb.; s17: *Cyclobalanopsis myrsinifolia* Blume; s18: *Symplocos lancifolia* Siebold & Zucc.; s19: *Machilus breviflora* (Benth.) Hemsl.; s20: *Ixonanthes reticulata* Jack; s21: *Myrsine seguinii* H. Lév.; s22: *Michelia skinneriana* Dunn; s23: *Sinosideroxylon wightianum* (Hook. & Arn.) Aubrév.

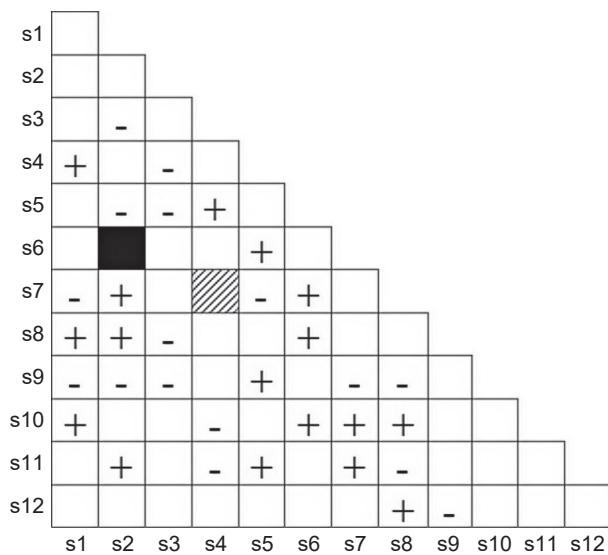
图1 乔木层优势种间 Fisher 精确检验半矩阵

Fig. 1 Semi-matrix diagram of Fisher's test of dominant tree species in the arbor layer

结合各优势种的生态适应特性, 采用主成分分析法 (PCA), 本研究将群落中 14 个主要优势种划分为多个生态学种组 (图 4)。这 14 个优势种分别为: 1、红花荷; 2、岭南栲; 3、细枝柃; 4、彗竹; 5、杉木; 6、苦竹; 7、山黄皮; 8、岭南青冈 (*Cyclobalanopsis championii* Benth.); 9、甜槠 (*Castanopsis eyrei* (Champ. ex Benth.) Tutcher); 10、二色波罗蜜 (*Artocarpus styracifolius* Pierre); 11、桃叶石楠; 12、香楠 (*Aidia canthioides* (Champ. ex Benth.) Masam.); 13、鹿角锥; 14、鼠刺。

第1生态种组(第2象限)包括苦竹(6)、二色波罗蜜(10)和香楠(12)。该种组的物种

虽然树体较高, 但个体数量相对较少, 尤其是二色波罗蜜, 其分布与第4种组呈显著的空间隔离。第2生态种组(第1象限)由红花荷(1)、细枝柃(3)、杉木(5)、山黄皮(7)、岭南青冈(8)和甜槠(9)组成。这些物种具有较强的环境适应性, 对生境要求不高, 物种间的关系多为正联结。第3生态种组(第4象限)由鹿角锥(13)和鼠刺(14)组成。这两个物种均具有一定的耐阴性, 且偏好湿润的生存环境, 其分布与第2象限的第1种组形成生态位互补。第4生态种组(第3象限)包括南岭栲(2)、彗竹(4)和桃叶石楠(11)。这些物种的个体数量较多, 且与第1生态种组中的物种多呈负联结关系, 二

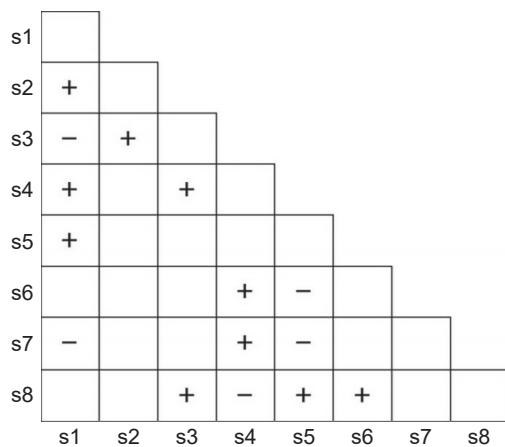


s1: 细枝柃; s2: 莎竹; s3: 苦竹; s4: 鼠刺; s5: 红花荷;
s6: 山黄皮; s7: 铁榄; s8: 枇杷叶紫珠; s9: 短序润楠;
s10: 山乌柏; s11: 红淡比; s12: 天料木。

s1: *Eurya loquaiana* Dunn; s2: *Pseudosasa hindsii* C. D. Chu & C. S. Chao; s3: *Pleioblastus amarus* (Keng) P. C. Keng; s4: *Itea chinensis* Hook. & Arn.; s5: *Rhodoleia championii* Hook. f.; s6: *Aidia cochinchinensis* Lour.; s7: *Sinosideroxylon wightianum* (Hook. & Arn.) Aubrév.; s8: *Callicarpa kochiana* Makino; s9: *Machilus breviflora* (Benth.) Hemsl.; s10: *Triadica cochinchinensis* Lour.; s11: *Cleyera japonica* Thunb.; s12: *Homalium cochinchinense* (Lour.) Druce.

图 2 灌木层优势种间 Fisher 精确检验半矩阵

Fig. 2 Semi-matrix diagram of Fisher's test of dominant species in the shrub layer



s1: 芒萁; s2: 乌毛蕨; s3: 金毛狗; s4: 中华里白; s5: 乌蔹莓; s6: 蔓生莠竹; s7: 石果珍珠茅; s8: 黑莎草。

s1: *Dicranopteris pedata* (Houtt.) Nakaike; s2: *Blechnum orientale* (L.) C. Presl; s3: *Cibotium barometz* (L.) J. Sm.; s4: *Diplpterygium chinensis* (Rosenst.) De Vol; s5: *Causonis japonica* (Thunb.) Raf.; s6: *Microstegium fasciculatum* (L.) Henrard; s7: *Scleria lithosperma* (L.) Sw.; s8: *Gahnia tristis* Nees.

图 3 草本层优势种间 Fisher 精确检验半矩阵

Fig. 3 Semi-matrix diagram of Fisher's test of dominant species in the herb layer

者在 PCA 空间中对角分布，暗示其资源利用策略的显著差异。

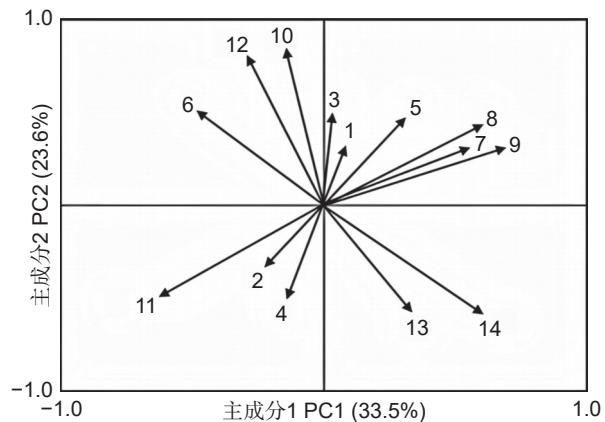


图 4 优势种 PCA 二维排序图

Fig. 4 PCA two-dimensional sequence diagram of dominant species

4 讨论

4.1 群落物种多样性

红花荷作为南昆山的代表性植物之一，通常在海拔 600~1 000 m 的保护区内作为优势种出现^[11, 22, 23]。

研究表明，植物丰度、种类数及种间联结性对群落多样性具有重要影响^[24]。本研究通过多样性指数对群落多样性进行评价，结果显示，乔木层和灌木层均具有丰富的物种组成。其中，乔木层共有 27 科 33 属 41 种，其 SP 优势度指数为 0.96，Pielou 指数为 0.67。灌木层的物种更为丰富，共记录 58 个树种，分属 37 科 44 属，其 SP 优势度指数为 0.84，Pielou 指数为 0.41。乔木层的物种分布相对均匀，而灌木层的物种数量虽然更多，但分布较为不均。

4.2 种间联结与生态种组的划分

种间联结作为评估种间关系及群落结构稳定性的重要指标，在植物群落类型判定和生态种组划分中具有关键作用^[25]。通常，当植物群落演替至顶级阶段时，物种能够充分利用各类资源，生态位分化显著，群落结构趋于优化，并达到相对平衡状态^[26]。本文对南昆山自然保护区内的红花荷+南岭栲群落进行种间联结性分析，结果表明，乔木层、灌木层及草本层主要物种间的总体联结性均为显著正联结，说明各层次已形成稳定的种间关系，群落具有较高的稳定性，与南昆山 0.48 hm² 样方中优势种群总体显著正联结的观测结果相一致^[27]。

在本研究中,当物种出现频率较低时,基于Fisher精确检验的种间联结性分析及其PCA排序结果与实际群落结构存在显著差异,可能导致生态种组划分的准确性不高^[28]。因此,在划分生态种组时,除了依据种间联结性,还需综合考虑其他非生物因素和生物因素^[29]。

生态种组划分对于揭示生物群体生存环境的隔离机制及生态系统的完整性具有重要意义。同一生态种组中的物种通常表现为正联结,如杉木-甜槠常出现在同一生态种组,并呈正联结^[30],这与本研究结果相一致。这些具有正联结性的物种能够协同维持生态系统的平衡状态,保护这些物种对维护群落的稳定性具有积极作用^[31]。相反,不同生态种组之间多表现为负联结,如岭南栲-鹿角锥、岭南栲-细枝柃,这与刘美玲^[32]的研究结果相类似。

4.3 种间联结与群落演替

种间联结性描述群落中物种间的相互关系,反映植物的空间分布格局,并随群落的演替而变化,体现了物种与环境之间的复杂联系^[33]。然而,关于群落演替至顶级阶段时种间联结性的变化规律,学界尚未达成一致。张明霞等^[26]认为,随着演替的深入,种间正联结性逐渐增强,形成稳定的正向关系;而黄世能等^[34]则认为,演替后期群落中的物种将趋于无关联状态。

本研究发现,红花荷+南岭栲群落的乔木层、灌木层及草本层间整体呈显著正关联,优势种间的关联性尤为显著,而其他种对间的关联性在统计学上不显著。这表明群落可能处于演替阶段的中后期,物种组成与结构趋于多样化和完善化,各物种占据有利生态位,竞争关系显著缓解。这一现象与群落所处生境、演替阶段、物种特性以及缺乏外界干扰等因素密切相关。不同尺度的生境异质性相互耦合,促进了生境的分化与复杂化。群落的形成、发展与演替是环境筛选与物种适应的共同结果。群落中,物种通过相互适应与协同进化,在形态、结构和生理等方面实现互补,从而导致生态位的分化,使各物种能够占据有利位置并和谐共存。因此,大多数种对间的联结性较弱,而优势种间则形成显著的正向联结。

综上所述,种间的松散联结与优势种的正向联结,可能是红花荷+南岭栲群落物种共存机制的

重要表现之一。生境异质性和植物的适应策略可能是该群落物种共存机制的关键。此外,外界干扰也会影响群落结构的稳定性。红花荷+南岭栲群落所受的干扰强度较低,这对植物生长具有积极作用。在南昆山植被的恢复过程中,应充分考虑植物群落的种间联结性特征,优先选择正关联性较强的物种作为核心物种,以丰富群落的多样性。同时,尽量减少人为干扰,促进群落的稳定发展。

参考文献:

- [1] 王伯荪,余世孝,彭少麟,李鸣光.植物群落学实验手册 [M].广州:广东高等教育出版社, 1996: 10-15.
- [2] Liu ZW, Zhu Y, Wang JJ, Ma W, Meng JH. Species association of the dominant tree species in an old-growth forest and Implications for enrichment planting for the restoration of natural degraded forest in subtropical China[J]. *Forests*, 2019, 10 (11): 957.
- [3] Forbes SA. On the local distribution of certain Illinois fishes: an essay in statistical ecology[J]. *III Nat Hist Surv*, 1909, 7 (1-10): 273-303.
- [4] Zhang WJ. Calculation and statistic test of partial correlation of general correlation measures[J]. *Selforganizology*, 2015, 2 (4): 65-77.
- [5] Ott M, Held L. Bayesian calibration of *p*-values from fisher's exact test[J]. *Int Stat Rev*, 2019, 87 (2): 285-305.
- [6] 包和平,白玉峰,包德喜.四格列联表的独立性 Fisher 精确检验的近似检验法 [J]. 数理医药学杂志, 2007, 20 (3): 301-302.
- [7] Song Q, Wang TM. Effects of shrub encroachment in the Inner Mongolia ecotones between forest and grassland on the species diversity and interspecific associations[J]. *Agronomy*, 2022, 12 (10): 2575.
- [8] 陈章和,李鸣光,吕小红,暨淑仪.广东南昆山自然保护区森林群落 [J].生态科学, 1983, 2 (1): 18-29.
Chen ZH, Li MG, Lü XH, Ji SY. A study on the forest communities in natural reserve of Nankunshan, Guangdong[J]. *Ecological Science*, 1983, 2 (1): 18-29.
- [9] 庄雪影,王通,甄荣东,黄坚城.增城市主要森林群落植物多样性研究 [J].林业科学研究, 2002, 15 (2): 182-189.
Zhuang XY, Wang T, Zhen RD, Huang JC. Floristic diversity of major forest communities in Zengcheng City, Guangdong Province[J]. *Forest Research*, 2002, 15 (2): 182-189.
- [10] 林媚珍.广东南昆山与其邻近地区植物区系的比较 [J].热带地理, 1997, 17 (1): 36-40.
Lin MZ. Comparison between the flora of the Nankun

- Mountain and those in its adjacent regions[J]. *Tropical Geography*, 1997, 17 (1): 36–40.
- [11] 乔琦, 邢福武, 陈红锋, 钟文超. 广东省南昆山伯乐树群落特征及其保护策略 [J]. 西北植物学报, 2010, 30 (2): 377–384.
Qiao Q, Xing FW, Chen HF, Zhong WC. Characteristics of community and *in situ* conservation strategy of *Bretschneidera sinensis* in Nankun Mountain, Guangdong Province[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30 (2): 377–384.
- [12] 杨晓丽, 邢福武, 陈树钢, 曾庆文. 广东省南昆山自然保护区厚叶木莲的群落特征研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 2013, 21 (4): 356–364.
Yang XL, Xing FW, Chen SG, Zeng QW. Structure characteristics of *Manglietia pachyphylla* community in Nankunshan Nature Reserve, Guangdong Province[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2013, 21 (4): 356–364.
- [13] 钟奇锋, 朱婷, 朱文辉, 钟文超, 江良为, 等. 广东龙门南昆山珍稀濒危植物调查及保护研究 [J]. 广西林业科学, 2022, 51 (5): 709–715.
Zhong QF, Zhu T, Zhu WH, Zhong WC, Jiang LW, et al. Investigation and protection of rare and endangered plants in Longmen Nankunshan, Longmen, Guangdong[J]. *Guangxi Forestry Science*, 2022, 51 (5): 709–715.
- [14] 冯欣欣, 刘志贤, 古文强, 刘健勋, 余金昌, 等. 金缕梅科红花荷属野生资源及其园林开发潜力评估 [J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30 (5): 727–734.
Feng XX, Liu ZX, Gu WQ, Liu JX, Yu JC, et al. Wild resource of *Rhodoleia* (Hamamelidaceae) and garden development potential evaluation[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2022, 30 (5): 727–734.
- [15] 何汉波, 朱政财, 王海华, 林福新, 陈小金, 朱嘉焕. 增城区白水寨景区红花荷群落特征 [J]. 林业与环境科学, 2017, 33 (4): 67–71.
He HB, Zhu ZC, Wang HH, Lin FX, Chen XJ, Zhu JH. The community characteristics of *Rhodoleia championii* in Baishuihai Science Spot of Zengcheng District[J]. *Forestry and Environmental Science*, 2017, 33 (4): 67–71.
- [16] 戴建阅, 陈林, 林瑞芬, 张尚坤, 邢福武. 广东银屏山森林公园红花荷群落特征与物种多样性研究 [J]. 林业资源管理, 2011, 39 (3): 52–58.
Dai JY, Chen L, Lin RF, Zhang SK, Xing FW. Community characteristics and species diversity of *Rhodoleia championii* community in Dongguan Yipingshan Forest Park, Guangdong[J]. *Forest Resource Management*, 2011, 39 (3): 52–58.
- [17] 钟象景, 张粤. 广东象头山国家级自然保护区红花荷植物群落特征分析 [J]. 广东林业科技, 2006, 22 (3): 26–31.
Zhong XJ, Zhang Y. The Analysis of characters of *Rhodoleia championii* communities in Guangdong Xiangtoushan National Nature Reserve[J]. *Guangdong Forestry Science and Technology*, 2006, 22 (3): 26–31.
- [18] 上官铁梁, 张峰. 山西绵山植被优势种群的分布格局与种间联结的研究 [J]. 武汉植物学研究, 1988, 6 (4): 357–364.
Shangguan TL, Zhang F. Research on the pattern and associations between dominants of the vegetation in Mian Mountain, Shanxi Province[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1988, 6 (4): 357–364.
- [19] Schlüter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. *Ecology*, 1984, 65 (3): 998–1005.
- [20] 金山, 武帅楷. 太行山南段油松林火烧迹地优势草本生态位及种间关系 [J]. 北京林业大学学报, 2021, 43 (4): 35–46.
Jin S, Wu SK. Niche and interspecific association of dominant species in herb layer of burned *Pinus tabuliformis* forest in the southern Taihang Mountain of northern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43 (4): 35–46.
- [21] Li YD, Xu H, Chen DX, Luo TS, Mo JH, 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 Jianfenling in Hainan Island, China[J]. *Front For China*, 2008, 3 (4): 407–415.
- [22] 任泽楷, 杨礼香. 珍稀濒危植物绣球茜 (*Dunnia sinensis* Tutch.) 的生境特征和繁殖技术 [J]. 生态科学, 2020, 39 (3): 25–30.
Ren ZK, Yang LX. The habitat and propagation techniques of *Dunnia sinensis* Tutch., a critically rare and endangered plant in southern China[J]. *Ecological Science*, 2020, 39 (3): 25–30.
- [23] 李化. 十字水度假村对中国本土生态旅游的启示 [J]. 中国发展观察, 2010 (6): 60–62.
- [24] 王重阳, 赵联军, 孟世勇. 王朗国家级自然保护区滑坡体兰科植物分布格局及其保护策略 [J]. 生物多样性, 2022, 30 (2): 21313.
Wang CY, Zhao LJ, Meng SY. Spatial distribution pattern and protection strategy for orchids in landslide mass of the Wanglang National Nature Reserve[J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30 (2): 21313.
- [25] 陈聪琳, 赵常明, 刘明伟, 徐凯, 徐文婷, 等. 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物生态位与种间联结 [J]. 生态学报, 2024, 44 (11): 4889–4903.
Chen CL, Zhao CM, Liu MW, Xu K, Xu WT, et al. The ecological niche and interspecific association of main woody plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the south slope of Shennongjia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44 (11): 4889–4903.

- [26] 张明霞, 王得祥, 康冰, 张岗岗, 刘璞, 等. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性 [J]. 林业科学, 2015, 51 (1): 12–21.
Zhang MX, Wang DX, Kang B, Zhang GG, Liu P, et al. Interspecific associations of dominant plant populations in secondary forest of *Pinus armandii* in Qinling Mountains[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, 51 (1): 12–21.
- [27] 许涵, 黄久香, 唐光大, 张浩, 彭逸生, 庄雪影. 南昆山观光木所在群落优势树种的种间联结性 [J]. 华南农业大学学报, 2008, 29 (1): 57–62.
Xu H, Huang JX, Tang GD, Zhang H, Peng YS, Zhuang XY. Interspecific associations of dominant trees in the communities with *Tsoungiodendron odorum* on Nankunshan[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2008, 29 (1): 57–62.
- [28] 涂洪润, 李娇凤, 杨丽婷, 白金莲, 卢国琼, 等. 桂林岩溶石山青冈群落主要乔木树种的种间关联 [J]. 应用生态学报, 2019, 30 (1): 67–76.
Xu HR, Li JF, Yang LT, Bai JL, Lu GQ, et al. Interspecific associations of the main tree populations of the *Cyclobalanopsis glauca* community in karst hills of Guilin, Southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30 (1): 67–76.
- [29] Mehrvarz SS, Naqinezhad A, Ravanbakhsh M, Vasefi N. A survey of plant species diversity and ecological species group from the coastal zone of Boujagh National Park, Guilan, Iran[J]. *Ecol Balkanica*, 2016, 8 (1): 89–99.
- [30] 任晴, 袁位高, 吴初平, 王志高, 江波, 等. 浙江省红楠生境地群落数量分类和环境解析 [J]. 生态学报, 2020, 40 (15): 5277–5287.
Ren Q, Yuan WG, Wu CP, Wang ZG, Jiang B, et al. Community quantitative classification and environmental analysis of the *Machilus thunbergii* habitat in Zhejiang Province[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40 (15): 5277–5287.
- [31] 白小军, 谷会岩. 大兴安岭次生林区优势种群落叶松种内联结和关联性分析 [J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43 (5): 108–119.
Bai XJ, Gu HY. Intraspecific association and correlation analysis of *Larix gmelinii* in the secondary forests of the Daxin'an Mountains[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2023, 43 (5): 108–119.
- [32] 刘美玲. 福建省乐东拟单性木兰林的群落生态学研究 [D]. 厦门: 厦门大学, 2020: 32.
- [33] 张倩媚, 陈北光, 周国逸. 鼎湖山主要林型优势树种种间联结性的计算方法研究 [J]. 华南农业大学学报, 2006, 27 (1): 79–83.
Zhang QM, Chen BG, Zhou GY. Interspecific association of the dominant species in two typical communities in Dinghushan, South China[J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2006, 27 (1): 79–83.
- [34] 黄世能, 李意德, 骆土寿, 王伯荪. 海南岛尖峰岭次生热带山地雨林树种间的联结动态 [J]. 植物生态学报, 2000, 24 (5): 569–574.
Huang SN, Li YD, Luo TS, Wang BS. Dynamics of associations between tree species in a secondary tropical montane rain forest at Jianfengling on Hainan Island[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (5): 569–574.

(责任编辑: 李惠英)