

# 贡嘎山东坡植被原生演替的种间协变\*

罗 辑

(中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 成都 610041)

**提 要** 泥石流迹地形成植被原生演替系列. 通过对演替不同阶段群落优势种群多度的调查, 主要采用 Spearman 系数来测度种对的多度数据协变的相对强度. 结果表明,  $r$  对策和  $K$  对策的种对有负协变关系; 先锋树种的种对有正协变关系.

**关键词** 贡嘎山 原生演替 种间协变

植被原生演替的种间协变与种间联结性研究既相互联系又相互区别. 种间联结性研究以样方中种对间的出现—不出现数据为依据, 而种间协变以种对间的多度数据(个体数、生物量和盖度等)为依据, 测定彼此之间的消长关系. 通常两个种在许多样方中同时出现(或减少)而表现出显著的正关联, 但是却可能因为一个种多度增加时, 而另一个种多度减少而为负协变. 显著的种间协变对导出合理的结论、解释种间多度格局有帮助.

## 1 自然环境概况

贡嘎山东坡海螺沟上游左岸的黄崩溜小沟近百年来多次发生泥石流, 在海拔 3 000m 处形成不同年代的泥石流扇形地. 扇形地上存在着植被原生演替各阶段的代表性植被, 距扇形地约 100m 处有冰川退缩迹地植被原生演替系列. 扇形地周围分布着地带性植被, 冷杉 *Abies fabri* 林有近熟林、成熟林和过熟林. 海螺沟植物群落的不同形成过程、多种植被类型和复杂多样的自然环境是研究植被演替和探索青藏高原环境变迁的理想场所.

## 2 研究方法

### 2.1 野外取样

在考察演替系列各阶段群落的组成、结构, 种群历史和环境条件的基础上, 用相邻格子样方法<sup>[1]</sup>, 对群落进行样地调查, 记录各样格的立木、枯立木的种类和数目, 记录样方内各树种的基径、胸径、树高、枝下高和冠幅, 测定树龄和迹地形成年代, 并调查土壤.

### 2.2 计算方法

设第  $i$  种群在  $N$  个样方中的多度由向量  $y_i = [Y_{i1}, Y_{i2}, \dots, Y_{iN}]$  来表示, 第  $k$  物种则由向量  $y_k = [Y_{k1}, Y_{k2}, \dots, Y_{kN}]$  表示. 若  $i$  种群在一个样方中多度增加时,  $k$  物种的多度也相应增加, 则称该种对具有正相关或正协变, 反之若  $k$  物种的多度随  $i$  种群的增加而减少, 则称该种对具有负相关或负协变<sup>[2]</sup>.

\* 国家“八五”攀登计划(项目编号: KJ 85-07-04)和国家自然科学基金(项目编号: 49471019)资助的部分研究成果.

本文收稿日期: 1996-07-11.

### 2.2.1 Pearson 积矩相关

若向量  $y_i$  和  $y_k$  取自正态分布样本, 则计算  $i, k$  两种群间的 Pearson 积矩相关系数

$$r(i, k) = \frac{\sum y_i y_k}{\sqrt{\sum y_i^2 \sum y_k^2}} \quad (1)$$

### 2.2.2 Spearman 秩相关

常在向量  $y_i$  和  $y_k$  中双变种群数据远非正态分布, 采用协变的非参量测度 Spearman 秩相关. 计算时, 首先将  $y_i$  和  $y_k$  的数据进行“秩化”, 然后将秩化后的  $y_i$  和  $y_k$  值代入方程 (1), 求出 Spearman 秩相关系数.

以两种系数的测定足以断定物种多度向量间存在的线性相关关系.

## 3 结果与分析

### 3.1 演替各阶段群落优势种群的多度

由每个阶段样地中随机抽出 12 个样格组成多度数据矩阵(表 1). 调查结果表明, 在自然条件下海螺沟泥石流迹地植被原生演替的途径是遵循确定的规律进行的.

表 1 原生演替过程中 5 个优势种在 60 个样格内的多度数据矩阵

Table 1 The abundance data matrix of the 5 dominant species of primary succession in 60 quadrats (4m × 4m)

样地号	种 群	样 格 号											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	冷 杉	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	冬瓜杨	61	118	342	318	175	233	465	120	178	154	163	248
	糙皮桦	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	沙 棘	28	0	0	0	17	0	0	0	0	32	0	0
	高山柳	276	77	184	612	927	508	1036	887	208	943	846	620
2	冷 杉	0	0	8	0	18	14	7	0	0	0	6	0
	冬瓜杨	202	395	24	237	130	93	98	195	364	305	245	82
	糙皮桦	0	0	6	0	6	5	2	0	0	0	0	0
	沙 棘	63	26	0	0	0	0	0	57	21	46	4	0
	高山柳	196	82	125	62	95	87	145	184	76	144	213	46
3	冷 杉	5	2	2	3	1	5	4	5	2	0	5	0
	冬瓜杨	1	3	1	0	0	0	0	1	4	4	1	1
	糙皮桦	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	0
	沙 棘	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
	高山柳	1	1	4	0	0	0	0	0	0	3	1	6
4	冷 杉	3	3	3	2	3	0	0	1	3	5	0	0
	冬瓜杨	0	2	1	0	3	2	0	0	0	0	3	0
	糙皮桦	8	2	2	0	2	3	0	0	0	0	0	0
	沙 棘	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	高山柳	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1
5	冷 杉	3	2	5	5	2	2	4	2	2	3	2	3
	冬瓜杨	1	1	0	2	1	0	1	0	0	0	0	0
	糙皮桦	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
	沙 棘	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
	高山柳	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

样地 1<sup>#</sup> 上植物先锋群落优势种群是高山柳 *Salix* spp. 和冬瓜杨 *Populus purdomii*, 两者都处于幼苗期, 幼苗多为 1 年生, 2 年生的不多, 两种种群的密度非常高, 高山柳的密度比

冬瓜杨的密度高。灌木和草本植物种类很少,分布稀疏。

样地 2<sup>#</sup>上植物先锋群落林龄平均为 14a,冬瓜杨适应泥石流迹地的环境条件,存活率很高,生长迅速,位于主林层。高山柳的存活率下降,其密度比冬瓜杨的密度低。在一些地段沙棘 *Hippophae rhamnoides* 生长很高,位于主林层。在林中生境条件好的地段有少量的冷杉和糙皮桦 *Betula utilis* 幼苗。灌木和草本植物分布稀疏。这时由样地 1<sup>#</sup>开敞的先锋群落发展到郁闭的先锋群落,形成植物群落内部特有的植物环境。

样地 3<sup>#</sup>上冬瓜杨生长进一步加速,成为群落乔木层的优势种。新的植物环境引起群落内种类组成发生很大的变化。沙棘死亡率达 96%,高山柳大部分生长很差。冷杉数量增多,生长明显加快,灌木和草本数量增加很多。样地 4<sup>#</sup>上冷杉生长迅速。在样地 5<sup>#</sup>上冷杉成为群落乔木层的优势种,沙棘和高山柳只有个别植株残存于林下。冬瓜杨树冠变小,很快将被冷杉替代。灌木和草本数量较少,由苔藓形成厚达 6cm 的地被层,树上有地衣、苔藓和蕨类植物附生。经 100 多年的演替,最后形成冷杉林。

### 3.2 优势种群各种对间多度协变的测定

植被原生演替过程中各优势种多度变化很大,有许多 0 多度格子,  $y_i$  和  $y_k$  中双变种群数据远非正态分布,所以要用 Spearman 秩相关来测定种间多度协变。将表 1 中 60 个样格子的数据代入 Pearson 积矩相关和 Spearman 秩相关的方程,计算结果见表 2。

表 2 原生演替系列优势种群各种对间的多度协变系数

Table 2 The covariation coefficient of abundance among dominant species of primary succession sere

Pearson 积矩相关					
种	1. 冷杉	2. 冬瓜杨	3. 糙皮桦	4. 沙棘	5. 高山柳
冷杉	1	-0.084	0.767 <sup>2)</sup>	-0.134	-0.082
冬瓜杨	-0.456 <sup>1)</sup>	1	-0.189	0.415 <sup>1)</sup>	0.598 <sup>1)</sup>
糙皮桦	0.544 <sup>1)</sup>	-0.289	1	-0.167	-0.156
沙棘	-0.247	0.240	-0.148	1	0.200
高山柳	-0.520 <sup>1)</sup>	0.816 <sup>2)</sup>	-0.478 <sup>1)</sup>	0.249	1

  

Spearman 秩相关					
冷杉	1	-0.084	0.767 <sup>2)</sup>	-0.134	-0.082
冬瓜杨	-0.456 <sup>1)</sup>	1	-0.189	0.415 <sup>1)</sup>	0.598 <sup>1)</sup>
糙皮桦	0.544 <sup>1)</sup>	-0.289	1	-0.167	-0.156
沙棘	-0.247	0.240	-0.148	1	0.200
高山柳	-0.520 <sup>1)</sup>	0.816 <sup>2)</sup>	-0.478 <sup>1)</sup>	0.249	1

1) $P < 0.05$  相关较显著; 2) $P < 0.01$  相关极显著。

经相关系数检验,种对 1—2, 1—5 和 3—5 的多度有较显著的负协变,种对 1—3 的多度有较显著的正协变,种对 2—5 的多度有极显著的正协变。除以上种对外,其他种对的多度格局之间相关性较小。具有正协变的种对意味着一个种的多度增加(或减少),将导致另一个种的多度增加(或减少);具有负协变的种对意味着一个种多度的增加,将导致另一个种多度的减少。

先锋树种高山柳和冬瓜杨同时侵入裸地,为先锋群落的优势种群,在演替过程中多度格局的变化趋势相似,显示出种对极显著的正协变关系。沙棘也是先锋群落的组成树种,其与高山柳、冬瓜杨多度格局的变化趋势有着一定的正协变关系。

冷杉在演替过程中替代先锋树种,所以其与先锋群落的优势种群之间的多度格局存在着显著的负协变关系,这表明在原生演替过程中冷杉多度增加,先锋树种多度将减少。

在植被原生演替过程中,先锋树种为  $r$  对策种,它们与  $K$  对策种冷杉的多度格局都为负协变。在顶极群落中位于林冠第二层的糙皮桦,其与先锋群落的优势种群之间多度格

局存在着显著的负协变关系,与建群种冷杉之间的多度格局存在着显著的正协变关系。

## 4 讨 论

在研究植被原生演替各阶段群落的种间协变时,样方效应十分明显。当样格的面积增大时,理论上出现种间正协变种对的机率将增加,而出现种间负协变种对的机率相对降低。当样格面积减少至一定程度时,理论上就无法计算出种间协变。由于原生演替不同阶段的群落树木种类和多度相差很大,运用相邻格子样方法调查群落时,应将样格面积尽量缩小,在室内处理数据时再将小样格合并为统一规格进行分析。海螺沟泥石流迹地植被原生演替各阶段代表性群落种间协变的测定选用 4m×4m 的样格效果较好。

植物种对的正协变,体现了植物利用资源的相似性和生态位的重叠性;植物种对的负协变,体现了在演替过程中物种的替代关系。这是由于演替过程中生境条件变化快,不同植物适应不同环境,利用不同资源空间的结果,同时也反映了物种生态位的分离。

## 参 考 文 献

- [1] Pielou E C. 卢泽愚译. 数学生态学引论. 北京:科学出版社,1978. 214—285.  
 [2] 拉德维格 J C,蓝诺兹 J F. 李育中,王炜,裴浩译. 统计生态学——方法和计算入门. 呼和浩特:内蒙古大学出版社,1991. 94—100.

## INTERSPECIFIC COVARIATION DURING PRIMARY SUCCESSION ON THE EAST SLOPE OF GONGGA MOUNTAIN

Luo Ji

(*Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences  
& Ministry of Water Conservancy Chengdu 610041*)

### Abstract

The primary succession has taken place at the debris flow fan in the Huangbenliu Gully on the east slope of Gongga Mountain. Interspecific covariation and dynamics of dominant population for primary succession seral communities are identified on the basis of tree abundance using Pearson product-moment and Spearman rank correlation coefficients, as well as are related to successional seral community characteristics. Climax species will substitute for pioneer species during primary successional process. Spearman rank correlation coefficient between pioneer species and climax species is negative value. Spearman rank correlation coefficient between dominant population for pioneer communities is positive value.

**Key words** Gongga Mountain, primary succession, interspecific covariation