

汶川震后滑坡体植被恢复不同阶段优势种间关联研究

——以银厂沟谢家店滑坡体为例

刘鲁光^{1,3},朱兆棋^{1,3},陈 璇^{1,3},刘守江^{2,3*}

(1. 西华师范大学 生命科学学院,四川 南充 637009; 2. 西华师范大学 国土资源学院,四川 南充 637009;
3. 四川省干旱河谷土壤侵蚀监测与控制工程实验室,四川 南充 637009)

摘要:为探明震后滑坡体植被恢复过程中的群落种间关系的变化,基于2009—2018年对谢家店滑坡体植被恢复状况的持续监测数据,采用方差比率法、spearman秩相关分析法,从群落整体的关联状况及群落各垂直层次内主要物种间的关联状况两方面对滑坡体植被恢复的草本群落、灌草群落、乔灌草群落3个不同恢复阶段的种间关联动态进行研究。方差比率的检验结果表明,除灌草群落阶段群落整体关联情况为不显著的负关联外,其他各阶段均为不显著的正联结,且随恢复时间的增加群落正关联程度整体呈上升的趋势。spearman秩相关分析结果表明,草本层物种在灌草阶段,主要物种间正负联结种对之比小于1,其他各恢复阶段正负联结种对之比均大于1,正联结种对比例随恢复年限的增加整体呈上升趋势,负联结种对比例整体呈下降趋势;灌木层主要物种间正负联结种对之比随恢复年限的增加呈下降趋势,但下降趋势趋于缓和,说明灌木还处于演替的不稳定阶段;乔木层物种随恢复年限的增加正联结种对比例呈上升趋势,负联结种对比例呈下降趋势。方差比率与spearman秩相关分析的结果均表明,群落多数物种间还未达到显著相关,各物种相对独立。总的来说,震后滑坡体的植被恢复状况较好,群落物种间正联结程度不断增强,群落结构不断完善,物种逐渐趋于稳定共存。

关键词:滑坡体;植被恢复;种间关联;群落演替

中图分类号:S718.42

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2022)02-0075-08

Interspecific Association Among Dominant Species at Different Stages of Vegetation

Restoration in Landslide Mass of Post-Wenchuan Earthquake

——A Case Study of Xiejadian Landslide Mass in Yinchanggou

LIU Lu-guang^{1,3}, ZHU Zhao-qi^{1,3}, CHEN Xi^{1,3}, LIU Shou-jiang^{2,3*}

(1. College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637009, Sichuan, China; 2. College of Land and Resources, West China Normal University, Nanchong 637009, Sichuan, China; 3. Sichuan Provincial Engineering Laboratory of Monitoring and Control for Soil Erosion on Dry Valleys, Nanchong 637009, Sichuan, China)

Abstract: To explore the post-earthquake changes of interspecific association among different communities in the process of vegetation restoration in landslide mass, the interspecific dynamics of herb, shrub-grass and arbor-shrub-grass communities at different restoration stages were explored from the perspectives of overall community correlations and dominant species in vertical layers of each community. Based on the continuous monitoring data of vegetation restoration in Xiejadian landslide mass spanning from 2009 to 2018, variance ratio and Spearman's rank correlation approaches were adopted. The results of variance ratio

收稿日期:2021-04-05 修回日期:2021-06-22

基金项目:国家自然科学基金(41101348,41807075);西华师范大学一般培育项目(416627);西华师范大学英才项目(17YC114);西华师范大学科研创新团队(CXTD2018-10);西华师范大学博士科研启动项目(19E066)。

第一作者:刘鲁光。研究方向:水土保持与荒漠化防治。E-mail:347718558@qq.com

*通信作者:刘守江,博士,教授。研究方向:环境生态与生物多样性。E-mail:275588077@qq.com

test indicated that apart from the insignificantly negative correlation of communities at the shrub-grass stage, other stages exhibited insignificantly positive correlations and the degree of such positive correlations among communities showed an intensifying trend as the restoration time went on. The results of Spearman's rank correlation analysis showed that the ratio of positively associated species pairs to negatively ones among dominant species of herb-layer species was <1 at the shrub-grass stage whereas those ratios at other restoration stages were invariably >1 ; the proportion of positively associated species pairs has showed a growing trend while that of negatively associated species pairs showed a declining trend with the increase of restoration years; the proportion of positively and negatively associated species pairs in the shrub layer showed a declining trend flattened over time, indicating that the shrubs were still in the unstable succession stage; the proportion of positively associated species pairs in the arbor layer exhibited a upward trend while that of the negatively associated species pairs showed a downward trend as the restoration year went on. Both the results of variance ratio and Spearman's rank correlation analyses indicated a lack of significant interspecific association among dominant species communities and the relative independence of each species. In general, vegetation restoration in the post-earthquake landslide mass has been in fairly good conditions; the degree of positive associations between community species has been constantly strengthened; the community structures have been continuously improved and species have gradually advanced towards stable commensalism.

Key words: landslide mass; vegetation restoration; interspecific association; community succession

种间联结是指研究区域内不同物种在空间分布上的关联情况,是群落重要的数量和结构特征之一^[1]。植物群落中的种间关系由于生物和环境因子的综合作用往往十分复杂,物种间的正联结代表物种为相互依赖的关系或有着相似的环境需求,物种间的负联结代表物种为竞争关系有着不同的环境需求,无联结则往往说明物种间相互独立^[2]。研究物种间的联结状况对揭示群落演替过程中物种间的相互作用和群落动态具有重要意义^[3]。

近年来,多位学者对国内不同区域植被的种间关联动态进行了研究。在鼎湖山落叶阔叶林群落的研究中发现,群落整体呈正联结但正联结程度在逐年下降^[4];在海南热带雨林群落联结动态的研究中发现,群落整体在向无联结的方向发展^[5];在对退化生态系统植被恢复过程中种间关联动态的研究中,多位学者发现随着恢复时间的增加群落的正联结程度逐渐加强^[6-8]。

对植物群落的研究在灾后水土保持和生态建设工作中发挥着极其重要的作用,目前对该区域植被恢复状况的研究主要集中在群落的物种组成及多样性变化^[9-11]、植被状况与土壤理化性质的耦合关系^[11,13-15]、植被生物量^[10]、群落稳定性^[16]等方面,对种间联结的研究还只有基于1次调查的短期研究^[12],还未有人对该区域植被恢复过程中种间关系的动态变化进行研究。本研究根据调查的实际状况并结合前人对植被恢复阶段的划定^[14-15],选取草本群落(2009年)、灌草群落段(2012年)、乔灌草群落

(2015、2018年)3个恢复阶段,对谢家店滑坡体不同恢复阶段的群落整体关联性的变化和群落垂直层次内种间关联动态进行了研究,可为谢家店滑坡体后续的植被恢复和生物多样性保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

谢家店滑坡体位于四川成都彭州市北部山区的龙门山镇,坐标介于 $30^{\circ}54' - 31^{\circ}26' N, 103^{\circ}10' - 103^{\circ}40' E$ 。滑坡体形成于2018年5.12汶川大地震后,位于龙门山断裂带上,构造运动活跃^[17]。平均海拔1 265 m,土壤类型主要为山地灰棕壤。该区域属亚热带湿润气候区,全年气候温和,雨热同期。年均气温16 ℃,7月最热,最热月平均气温25 ℃,1月最冷,最冷月平均气温5 ℃;年均降水量867 mm,年内降水量的时空分配不均匀,夏秋季节降水多,冬春季降水少;该区域年均日照时数1 131 h,无霜期较长。谢家店滑坡体经过十余年的近自然恢复,群落已由次生裸地演替为垂直分层明显的乔灌草群落,2018年调查时滑坡体乔木层常见树种有桤木(*Alnus cremastogynne*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)、盐肤木(*Rhus chinensis*),灌木层以蜡莲绣球(*Hydrangea strigosa*)、灰白毛莓(*Rubus tephrodes*)、川莓(*Rubus setchuenensis*)为主,草本层物种以木贼(*Equisetum hyemale*)、野棉花(*Anemone vitifolia*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)、糯米团(*Gonostegia hirta*)为主。

1.2 数据来源

为了解谢家店滑坡体植被恢复过程中的发展规律,在2008年地震发生后,对谢家店滑坡体植被恢复状况进行了长期的动态观测。根据研究区域的实际状况,从滑坡体下方出发,以20 m的海拔梯度自下而上共设置9个固定样带。每个样带中设置1个10 m×10 m乔木样方,每个乔木样方中设置2个5

m×5 m的灌木样方,每个灌木样方中设置4个1 m×1 m的草本样方,记录样方中植物的种类、数量、盖度和频度,同时记录样方所在地点的海拔、坡度、坡向和经纬度等位置信息,样地基本情况如表1所示。本研究利用2009、2012、2015年和2018年的4次调查数据对群落恢复不同阶段的种间关联进行分析。

表1 样地基本情况

Table 1 Basic information of sample plots

样带编号	中心经度	中心纬度	坡度/(°)	坡向	海拔/m	平均物种数	平均株数	平均盖度
1	31°17'30"	103°50'45"	28	NE38°	1 230	20	77	58
2	31°17'28"	103°50'44"	30	NW28°	1 250	22	108	69
3	31°17'34"	103°50'42"	32	NE1°	1 270	24	118	71
4	31°17'36"	103°50'42"	35	NE1°	1 290	20	106	72
5	31°17'39"	103°50'41"	36	NE22°	1 310	23	116	76
6	31°17'40"	103°50'40"	38	NE24°	1 330	19	122	75
7	31°17'42"	103°50'39"	35	NE31°	1 350	21	134	80
8	31°17'45"	103°50'37"	38	NE43°	1 370	19	122	67
9	31°17'50"	103°50'35"	32	NE40°	1 390	18	128	70

1.3 数据处理

分别计算各年份不同层次物种的重要值,并将各层次物种按重要值从大到小排序,选取各年份乔木层、灌木层、草本层各层次中重要值之和大于80%的物种作为当年的优势物种(表2)进行种间联结研究。数据计算处理使用Microsoft Excel 2016、Spss26.0软件完成,物种间关联矩阵利用R corplot进行绘制^[18]。

1.3.1 重要值计算 重要值(I_V)可表示物种在群落中的重要程度,本研究采用相对密度、相对频度、相对盖度3个指标进行物种重要值计算,计算公式^[1]如下:

$$I_V = (\text{相对密度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度})/3 \quad (1)$$

式中:相对密度为某个物种的个体数与所有物种个体数之比;相对频度为某物种的频度与所有物种频度和的比;相对盖度为某物种的总盖度与所有的物种盖度和之比。

1.3.2 多物种间的总体关联性检验 群落多物种间整体关联性采用Schluter提出的方差比率法(V_R)来测定,并用统计量W来检验物种间联结程度,计算公式^[19]如下:

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

$$P_i = n_i / N \quad (3)$$

$$S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^s (T_j - t)^2 \quad (4)$$

$$V_R = \frac{S_T^2}{\delta_T^2} \quad (5)$$

$$W = N \times V_R \quad (6)$$

式中: S 为物种总数; N 为总的样带数; T_j 为样带 j 内出现的研究物种的总数; n_i 为物种 i 出现的样带数; t 为全部样带中种的平均数; δ_T^2 为所有物种频度的方差; S_T^2 为所有物种数的方差。

在独立性零假设的条件下,即群落物种间无显著关联性, V_R 期望值为1。若 $V_R > 1$,说明物种间存在正联结,若 $V_R < 1$,说明物种间存在负关联。对测定的 V_R 值采用统计量W来检验其与1偏离的显著程度。若物种关联不显著,则W落入 $\chi_{0.95}^2(N) < W < \chi_{0.05}^2(N)$ 的概率为90%,W未落入该区间则物种间关联显著^[19]。

1.3.3 成对物种间联结性检验 成对物种的种间关联性利用物种的多度数据进行计算,采用spearman秩相关分析来进行分析,计算公式^[19]如下:

$$r(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}{N^3 - N} \quad (7)$$

式中: N 为总的样带数; x_{ij} , x_{kj} 分别为物种*i*和*k*在样方*j*中的秩。

2 结果与分析

2.1 群落整体关联性的变化

群落优势物种间的种间联结动态可以反映出群落物种间关联性的总体变化趋势^[20]。从物种间整体关联的结果(表3)可以得出,植被恢复过程中的草本阶段与乔灌草阶段方差比率均小于1,VR值未通过检验,群落整体呈不显著的正联结;在灌草阶段,方差比率小于1,VR值未通过检验,群落整体呈

表2 谢家店滑坡体主要物种名及代码

Table 2 Main species names and codes of Xiejadian landslide

生活型	物种	拉丁名	代码
乔木	桤木	<i>Alnus cremastogyne</i>	Acr
	柳杉	<i>Cryptomeria fortunei</i>	Cf
	胡桃	<i>Juglans regia</i>	Jr
	木姜子	<i>Litsea pungens</i>	Lp
	盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	Rh
	野葡萄	<i>Vitis heyneana</i>	Ab
灌木	楤木	<i>Aralia elata</i>	Ac
	柳杉	<i>Cryptomeria fortunei</i>	Cf
	马桑	<i>Coriaria nepalensis</i>	Cn
	溲疏	<i>Deutzia scabra</i>	Da
	棟叶吴萸	<i>Evodia glabrifolia</i>	Eg
	领春木	<i>Euptelea pleiospermum</i>	Eo
	地石榴	<i>Ficus tikoua</i>	Fk
	金丝梅	<i>Hypericum patulum</i>	Hp
	蜡莲绣球	<i>Hydrangea strigosa</i>	Ht
	紫麻	<i>Oreocnide frutescens</i>	Of
	青杨	<i>Populus cathayana</i>	Pc
	山梅花	<i>Philadelphus incanus</i>	Phi
	川莓	<i>Rubus setchuenensis</i>	Re
草本	高山柳	<i>Salix cupularis</i>	Sp
	灰白毛莓	<i>Rubus tephrodes</i>	Rt
	木莓	<i>Rubus swinhoei</i>	Rw
	艾	<i>Artemisia argyi</i>	Ae
	野棉花	<i>Anemone vitifolia</i>	Ai
	醉鱼草	<i>Buddleja lindleyana</i>	Bl
	苔草	<i>Carex cruciata</i>	Cd
	羊胡子草	<i>Carex rigescens</i>	Cg
	隐子草	<i>Cleistogenes hackelii</i>	Ch
	渐尖毛蕨	<i>Cyclosorus acuminatus</i>	Ci
	鸭儿芹	<i>Cryptotaenia japonica</i>	Cj
	杭子梢	<i>Campylotropis macrocarpa</i>	Cm
	莎草	<i>Cyperus rotundus</i>	Cr
	蛇莓	<i>Duchesnea indica</i>	Di
	芒萁	<i>Dicranopteris dichotoma</i>	Dd
	一年蓬	<i>Erigeron annuus</i>	Ea
	知风草	<i>Eragrostis ferruginea</i>	Ef
	木贼	<i>Equisetum hyemale</i>	Eh
	画眉草	<i>Eragrostis pilosa</i>	Ep
	清明草	<i>Gnaphalium affine</i>	Ga
	糯米团	<i>Gonostegia hirta</i>	Gh
	老鹤草	<i>Erodium stephanianum</i>	Gn
	猪殃殃	<i>Galium spurium</i>	Gs
	鱼腥草	<i>Houttuynia cordata</i>	Hc
	葎草	<i>Humulus scandens</i>	Hs
	灯芯草	<i>Juncus effusus</i>	Je
	过路黄	<i>Lysimachia christinae</i>	Lc
	金粉蕨	<i>Onychium siliculosum</i>	Os
	水蓼	<i>Polygonum hydropiper</i>	Ph
	委陵菜	<i>Potentilla chinensis</i>	Pi
	蜂斗菜	<i>Petasites japonicus</i>	Pj
	冷水花	<i>Pilea notata</i>	Pn
	茜草	<i>Rubia cordifolia</i>	Rc
	繁缕	<i>Stellaria media</i>	Sm
	伏地卷柏	<i>Selaginella nipponica</i>	Sn
	苦苣菜	<i>Sonchus oleraceus</i>	So
	千里光	<i>Senecio scandens</i>	Su
	黄鹌菜	<i>Youngia japonica</i>	Yj

表3 物种间整体关联性检验

Table 3 Test of overall association among species

恢复阶段	年份	方差比率	检验统计量	临界值	结果
草本阶段	2009	1.11	9.99		不显著正联结
灌草阶段	2012	0.88	7.92		不显著负联结
乔灌草阶段	2015	1.58	14.22	3.325~23.589	不显著正联结
	2018	1.83	16.47		不显著正联结

不显著的负联结。方差比率随恢复年限的增加整体呈上升趋势,但关联程度仍未达到显著水平。这说明恢复过程中群落物种间正联结程度不断加强,但种间关系仍较分散。

2.2 群落主要物种间联结特征及其变化

2.2.1 草本层主要物种间关系 草本层 Spearman 秩相关检验的统计结果(表4)表明,在恢复过程中,草本层正联结种对比例呈先下降后上升的趋势,由草本阶段的 54.5% 下降为灌草阶段的 32.1%,在 2018 年乔灌草阶段上升到 86.7%,负联结种对比例呈先上升后下降的趋势由草本阶段的 45.5% 上升到灌草阶段的 64.1%,2018 年乔灌草阶段下降到 12.4%。草本层物种正负联结比例变化趋势与群落物种间整体关联状况变化一致。

各恢复阶段中,草本层达到显著相关的种对所占比例较少。2009 年草本阶段(图 1)为艾-清明草、莎草-繁缕、莎草-画眉草、葎草-冷水花呈显著正相关,水蓼-冷水花、水蓼-葎草呈显著负相关;2012 年灌草阶段(图 2)为鸭儿芹-苔草、醉鱼草-隐子草呈显著正相关;2015 年乔灌草阶段(图 3)为鱼腥草-伏地卷柏、猪殃殃-知风草呈显著正相关,猪殃殃-杭子梢呈显著负相关;2018 年乔灌草阶段(图 4)为蜂斗菜-老鹤草、蜂斗菜-糯米团、蜂斗菜-野棉花、金粉蕨-木贼、老鹤草-糯米团、老鹤草-水蓼、糯米团-野棉花呈显著正相关。乔灌草阶段以前,呈显著正相关的物种均为生态习性相似的物种,草本阶段出现的水蓼的适生幅度特别宽,干旱和湿润的环境均能正常生长,与物种间竞争激烈,因此与多个物种呈显著的负相关。进入乔灌草阶段后呈显著相关的多为喜湿耐阴的物种,部分盖度较大的阳生草本也为喜阴湿环境的物种提供了适合的生存条件,如野棉花与糯米团,金粉蕨与木贼,物种间对资源的利用更加高效合理。

2.2.2 灌木层主要物种间关系 灌木层物种间正联结种对比例随恢复时间增加呈现下降趋势,负联结种对比例随恢复时间增加呈上升趋势。在灌草阶段,灌木层物种间的正负联结种对之比大于 1,2015 年群落演替到乔灌草阶段时,灌木层主要物种

表4 草本层 Spearman 秩相关统计结果

Table 4 Spearman rank correlation statistical results of herb layer

恢复阶段	年份	正联结			负联结			无联结	总计
		显著	不显著	总计	显著	不显著	总计		
草本阶段	2009	5(9.1%)	25(45.5%)	30(54.5%)	2(3.6%)	23(41.8%)	25(45.5%)	0(0%)	55
灌草阶段	2012	2(2.6%)	23(29.5%)	25(32.1%)	0(0%)	50(64.1%)	50(64.1%)	3	78
乔灌草阶段	2015	2(2.6%)	49(62.8%)	51(65.4%)	1(1.3%)	25(32.1%)	26(33.3%)	1(1.3%)	78
	2018	7(6.7%)	84(80.0%)	91(86.7%)	0(0%)	13(12.4%)	13(12.4%)	1(0.9%)	105

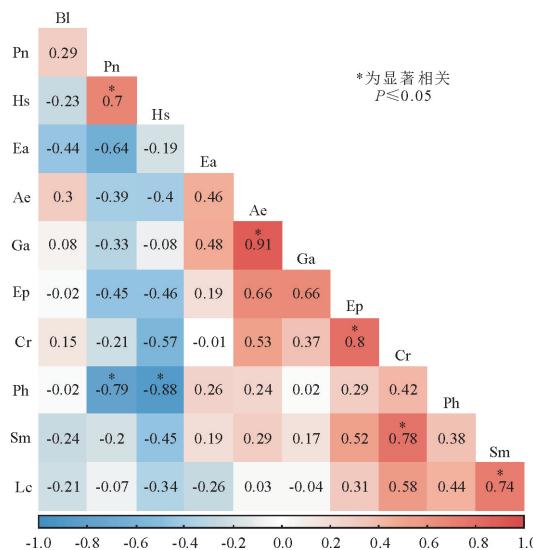


图1 2009年草本层物种间关联半矩阵

Fig. 1 Semi matrix of inter-specific correlations
of herb layer in 2009

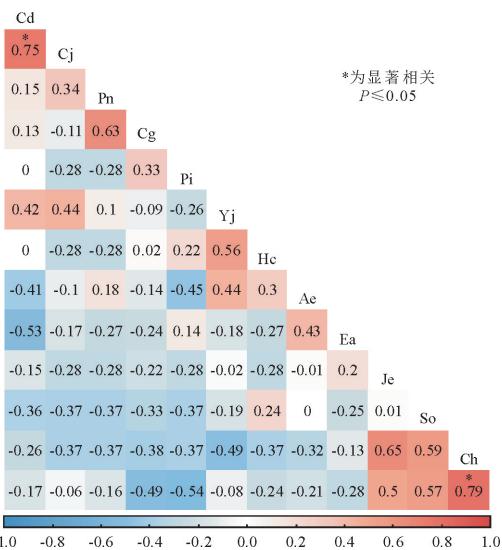


图2 2012年草本层物种间关联半矩阵

Fig. 2 Semi matrix of inter-specific correlations
of her layer in 2012

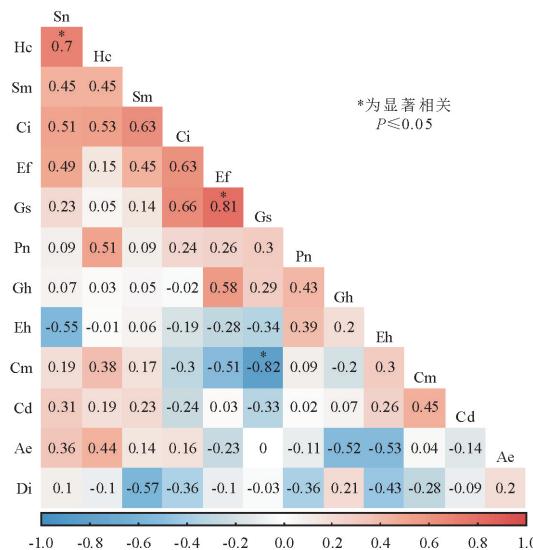


图3 2015年草本层物种间关联半矩阵

Fig. 3 Semi matrix of inter-specific correlations
of herb layer in 2015

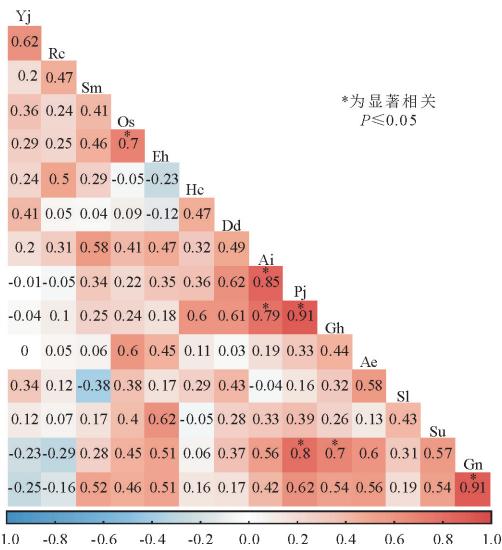


图4 2018年草本层物种间关联半矩阵

Fig. 4 Semi matrix of inter-specific correlations
of herb layer in 2018

间正负联结种对之比较草本阶段明显下降(1.50→0.91),但乔灌草阶段的2018年与2015年相比变化不明显(0.91→0.90)。

2012年到2018年的恢复过程中,灌木层大多数物种间均未达到显著的正负联结。2014年(图5)灌草阶段为灰白毛莓-柳杉幼苗呈显著负联结,毛葡萄

葡萄-紫麻呈显著正联结,2015年(图6)乔灌草阶段主要物种间未形成显著联结种对,2018年(图7)乔灌草阶段为棱叶吴萸-川莓,棱叶吴萸-高山柳,高山柳-金丝梅,领春木-地石榴呈显著正相关,棱叶吴萸-地石榴,棱叶吴萸-领春木,棱叶吴萸-溲疏,领春木-高山柳,领春木-蜡莲绣球,蜡莲绣球-木莓呈显著负相关。

表 5 灌木层 spearman 秩相关统计结果

Table 5 Spearman rank correlation statistical results of shrub layer

恢复阶段	年份	正联结			负联结			无联结	总计
		显著	不显著	总计	显著	不显著	总计		
灌草阶段	2012	1(10.0%)	5(50.0%)	6(60.0%)	1(10.0%)	3(30.0%)	4(40.0%)	0(0%)	10
乔灌草阶段	2015	0(0%)	10(47.6%)	10(47.6%)	0(0%)	11(52.4%)	11(52.4%)	0(0%)	21
	2018	4(7.3%)	22(40.0%)	26(47.3%)	6(10.9%)	23(41.8%)	29(52.7%)	0(0%)	55

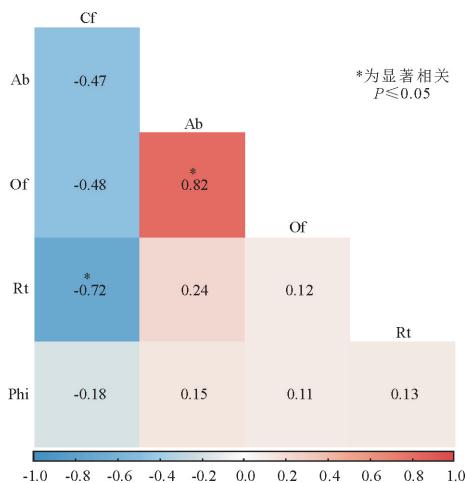


图 5 2012 年灌木层物种间关联半矩阵

Fig. 5 Semi matrix of inter-specific correlations of shrub layer in 2012

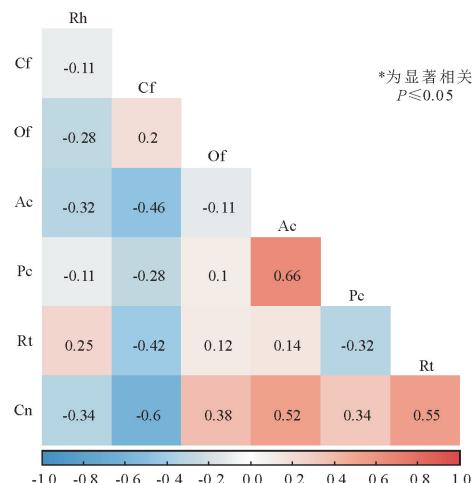


图 6 2015 年灌木层物种间关联半矩阵

Fig. 6 Semi matrix of inter-specific correlations of shrub layer in 2015

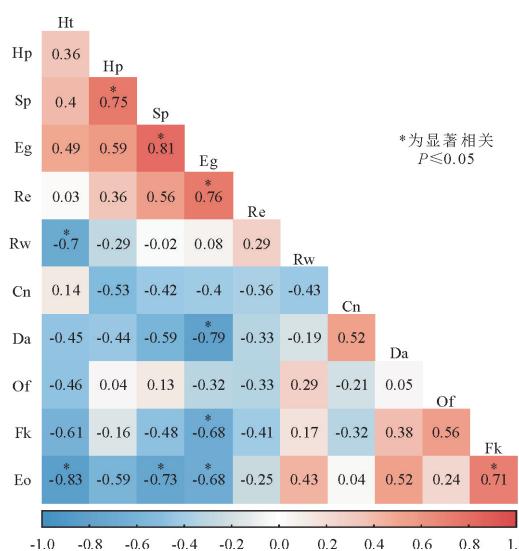


图 7 2018 年灌木层物种间关联半矩阵

Fig. 7 Semi matrix of inter-specific correlations of shrub layer in 2018

2015 年灌草阶段灌木层未有物种达到显著相关, 较分散的种间关系在一定程度上降低了灌木层物种的竞争强度^[21]。2018 年乔灌草阶段, 呈显著相关的物种多为喜光、抗逆性强的物种, 如高山柳、金丝梅, 同时较之前的恢复阶段出现对耐阴、多生长于林冠下层的领春木、地石榴等, 灌木层的棟叶吴萸生长迅速, 种子可依靠风力快速传播^[22], 在调查中各

个样地均有分布, 因此与多个物种间呈现显著相关的关系。

2.2.3 乔木层主要物种间关系 乔木层 spearman 秩相关统计结果表明(表 6), 乔木层正负联结种对比由 2015 年的 0.5 上升到 2018 年的 1.5。乔木层达到显著相关的种对比例较低, 2015 年(图 8)为盐肤木-柳杉, 盐肤木-胡桃呈显著正相关, 2018 年(图 9)为盐肤木-木姜子呈显著正相关, 柳杉-胡桃呈显著负相关。

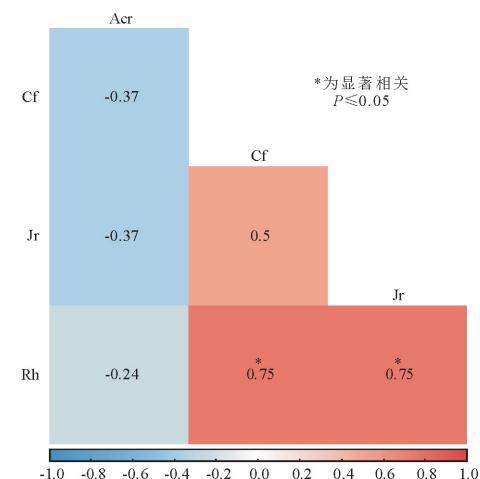


图 8 2015 年乔木层物种间关联半矩阵

Fig. 8 Semi matrix of inter-specific correlations of tree layer in 2015

表6 乔木层 spearman秩相关统计结果

Table 6 Statistical results of spearman rank correlation in tree layer

恢复阶段	年份	正联结			负联结			无联结	总计
		显著	不显著	总计	显著	不显著	总计		
乔灌草阶段	2015	2(33.3%)	1(16.7%)	3(50.0%)	0(0%)	3(50.0%)	3(50.0%)	0(0%)	6
	2018	1(10.0%)	5(50.0%)	6(60.0%)	1(10.0%)	3(30.0%)	4(40.0%)	0(0%)	10

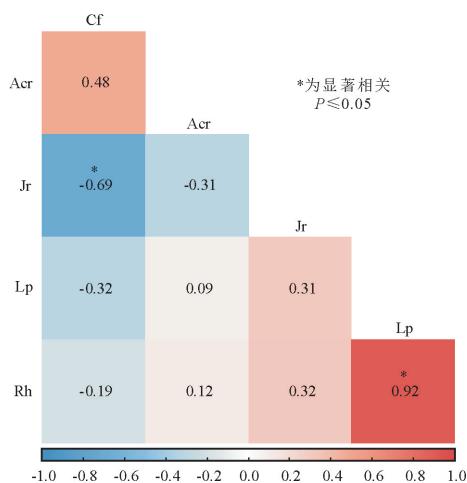


图9 2018年乔木层物种间关联半矩阵
Fig. 9 Semi matrix of inter-specific correlations of tree layer in 2018

3 结论与讨论

3.1 结论

物种间的整体关联性除2012年灌草阶段呈不显著的负联结外,其他各恢复阶均为不显著的正联结,且正联结程度随恢复时间的增加整体呈上升趋势,但还未达到显著程度,这说明群落还处于恢复阶段,在向稳定方向演替。

草本层在灌草阶段,负联结种对比例超过正联结,物种间竞争激烈,其他各恢复阶段均为正联结种对比例大于负联结,且正联结种对比例随恢复年限增加整体呈上升趋势,负联结种对比例整体呈下降趋势。

灌木层正负联结种对之比随恢复年限的增加呈下降趋势($1.50 \rightarrow 0.91 \rightarrow 0.90$),但这一下降趋势趋于缓和。说明灌木层物种还处于演替的不稳定阶段。

乔木层物种随恢复年限的增加物种间正联结种对比例呈上升趋势,负联结比例呈下降趋势,与群落整体关联情况的变化趋势一致。

3.2 讨论

一般来说,随着演替的进行,物种间整体关联会逐步趋于正相关,以求得多物种共存,群落结构与物种组成也会逐渐趋于完善和稳定^[3],谢家店植被在恢复过程中除2012年灌草阶段方差比率小于1,物种间整体呈不显著的负联结外,其他恢复阶段方差

比率均大于1,物种间整体呈不显著的正联结,且正联结程度随恢复时间的增加呈增强趋势,谢家店群落种间关系的变化趋势符合这一规律,并与前人研究时的预测相符^[12]。群落正联结程度的不断加强也说明植被恢复过程中群落的演替是正向的,物种逐渐与区域环境相适应,群落结构也在不断完善,物种间对资源和空间的利用更加合理。

从整个恢复过程来看,群落整体在向稳定方向发展。演替初期,环境恶劣,空间与资源的分布状况是影响这一阶段影响物种分布的主要原因^[23-24],对环境适应性强,繁殖速度快的先锋草本物种快速出现,如艾、清明草、醉鱼草等,由于资源空间有限,这些对生境要求相似的物种聚集在一起,多数呈集群分布,由此导致这一阶段群落物种间的整体关联为不显著的正联结,这与王加国等^[25]的研究结果相一致。演替的灌草阶段,环境还未明显改善,灌木层物种的出现使群落物种间对有限资源的竞争更加激烈,加之灌木出现后占据了大部分的上层空间,缩减了原有喜光植物可利用的光照资源和生存空间,加强了物种间的竞争关系,因此这一阶段群落整体呈现不显著的负联结。演替进入乔灌草阶段,群落在垂直层次上的分化更加复杂,草本层部分喜光耐旱的优势物种在灌木阶段已逐渐被喜湿耐阴的物种替代,如草本阶段的清明草、醉鱼草等阳生优势种已演替为木贼、伏地卷柏等喜阴湿的物种,因此乔木的出现对草本层多数物种更有利,在很大程度上缓解了草本层物种间的竞争关系,使得草本层物种的正负联结种对之比在乔木层出现后有明显的提升($1.96 \rightarrow 7$)。同时,乔木的出现加剧了灌木层物种间的竞争,灌木层物种的正负联结种对之比较灌草阶段下降明显,但下降趋势逐渐缓和($1.50 \rightarrow 0.91 \rightarrow 0.90$),这是由于灌木层中山梅花、毛葡萄等喜光植物逐渐被川莓、蜡莲绣球、棯叶吴萸等喜湿耐阴物种所替代。总的来说,乔木的出现使物种在垂直层次上的分化更加合理,使物种对资源空间的利用更加充分,因此使物种正关联程度呈加强趋势。

参考文献:

- [1] 张金屯.数量生态学[M].北京:科学出版社,2011:20-21.
- [2] 郭建英,孙保平,郭海,等.砾砂岩地区中国沙棘群落种间联结

- 性分析[J]. 西北林学院学报, 2009, 24(1):1-5.
- GUO J Y, SUN B P, GUO H, et al. Analysis of the interspecific association with *Hippophae rhamnoides* community in pisha rock area[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(1):1-5. (in Chinese)
- [3] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 等. 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[J]. 植物生态学报, 2000 (3):332-339.
- ZHOU X Y, WANG B S, LI M G, et al. An Analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding natural reserve, Guangdong Province[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, 24 (3): 332-339. (in Chinese)
- [4] 邹顺, 周国逸, 张倩媚, 等. 1992—2015年鼎湖山季风常绿阔叶林群落种间关联动态[J]. 生态学报, 2019, 39(17):6362-6371.
- ZOU S, ZHOU G Y, ZHANG Q M, et al. Longterm (1992—2015) dynamics of interspecific associations among tree species in a monsoon evergreen broadleaved forest in Dinghushan biosphere reserve[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17):6362-6371. (in Chinese)
- [5] 黄世能, 李意德, 骆土寿, 等. 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, (5):569-574.
- HUANG S N, LI Y D, LUO T S, et al. Dynamics of associations between tree species in a secondary tropical montane rain forest at Jianfengling on Hainan Island[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, (5):569-574. (in Chinese)
- [6] 菅瑞, 马姜明, 莫燕华, 等. 桂林喀斯特石山灌木群落不同恢复阶段种间联结研究[J]. 广西植物, 2021, 41(5):746-757.
- JIAN R, MA J M, MO Y H, et al. Inter-specific associations among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in Karst hills of Guilin[J]. Guihaia, 2021, 41(5):746-757. (in Chinese)
- [7] 杨琦, 周婧, 陶楚, 等. 海南岛铜鼓岭热带常绿季雨矮林 2 个演替阶段的种间联结性对比研究[J]. 中国农学通报, 2014, 30 (22):8-15.
- YANG Q, ZHOU J, TAO C, et al. Comparative study on interspecific association in tropical evergreen monsoon elfin forest at two suc [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2014, 30 (22):8-15. (in Chinese)
- [8] 赵丽娅, 钟韩珊, 齐开, 等. 围封和放牧对科尔沁沙地植物群落种间关联的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(9):3724-3733.
- ZHAO L, ZHONG H S, QI K, et al. Effects of enclosure and grazing on interspecific association of plant communities in Horqin sandy land, Inner Mongolia[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9):3724-3733. (in Chinese)
- [9] 吴世祥, 何聪, 杨丹, 等. 2009—2018年谢家店震后滑坡体植被恢复研究[J]. 水土保持研究, 2019, 26(6):235-239, 248.
- WU S X, HE C, YANG D, et al. Study of vegetation restoration after the earthquake on Xiejadian landslide in the period 2009—2018 [J]. Research of Soil and Water Conservation 2019, 26(6):235-239, 248. (in Chinese)
- [10] 刘守江, 张斌, 杨清伟, 等. 汶川地震非规范滑坡体上植被的自然恢复能力研究——以彭州银厂沟谢家店子滑坡体为例[J]. 山地学报, 2010, 28(3):373-378.
- LIU S J, ZHANG B, YANG Q W, et al. Research on the natural recovery of vegetation on the non-normative landslide mass in Wenchuan earthquake——take landslide mass in Xiejadian of Yingchanggou in Pengzhou as an example[J]. Mountain Research, 2010, 28(3):373-378. (in Chinese)
- [11] 时连俊, 徐建, 林叶彬, 等. 谢家店植物群落恢复中种类组成及物种多样性分析[J]. 水土保持研究, 2016, 23(2):83-88.
- SHI L J, XU J, LIN Y B, et al. Analysis on species composition and species diversity of plant community recovery in Xiejadian[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2016, 23(2):83-88. (in Chinese)
- [12] YANG Q W, LIU S J, HU C H, et al. Ecological species groups and interspecific association of vegetation in natural recovery process at Xiejadian landslide after 2008 Wenchuan earthquake[J]. Journal of Mountain Science, 2016, 13 (9): 1609-1620.
- [13] 徐建. 谢家店子滑坡体植被恢复与土壤物理性质研究[D]. 南充: 西华师范大学, 2017.
- [14] 胡翠华, 刘守江. 基于 CurveExpert 的谢家店植物群落物种多样性与土壤湿度相关性分析[J]. 安徽农学通报, 2020, 26 (18):19-23.
- HU C H, LIU S J. Correlation analysis between species diversity and soil moisture of plant community in Xiejadian based on CurveExpert [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2020, 26(18):19-23. (in Chinese)
- [15] 刘运伟, 张巍. 小兴安岭阔叶红松林不同群落生物多样性分析[J]. 森林工程, 2022, 38(1):27-33.
- LIU Y W, ZHANG W. Biodiversity analysis of different communities of broad-leaved Korean pine forest in Xiaoxing'an mountains [J]. Forest Engineering, 2022, 38(1):27-33. (in Chinese)
- [16] 朱兆祺, 刘鲁光, 陈曦, 等. 银厂沟谢家店滑坡体植被物种多样性和群落稳定性研究[J]. 西华师范大学学报: 自然科学版, 2021, 42(4):348-354.
- ZHU Z Q, LIU L G, CHEN X, et al. Vegetation species diversity and community stability of Xiejadian landslide in Yin-changgou[J]. Journal of China West Normal University: Natural Sciences, 2021, 42(4):348-354. (in Chinese)
- [17] 刘守江, 朱兆祺, 陈曦, 等. 龙门山银厂沟区域 5.12 地震前后灾害与生态研究进展与展望[J]. 西华师范大学学报: 自然科学版, 2021, 42(3):239-245.
- LIU S J, ZHU Z Q, CHEN X, et al. Progress and prospect of disaster and ecology research before and after the 5.12 earthquake in Yinchanggou area of Longmen mountains[J]. Journal of China West Normal University: Natural Sciences, 2021, 42(3):239-245. (in Chinese)
- [18] WEI T Y, VILIAM SIMKO. R package "corrplot": visualization of a correlation matrix (version 0.84). [C]. 第二届 R 语言: 北京会场论文集, 2017.
- [19] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报, 2016, 36(24):8224-8233.
- XU M H, LIU M, ZHAI D T, et al. A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24):8224-8233. (in Chinese)

(下转第 107 页)

- ologous protein expression [J]. Trends in Biotechnology, 2004, 22(7): 346-353.
- [30] GERALD M E, JOSEPH A. Degeneracy and complexity in biological systems[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2001, 98 (24): 13763-13768.
- [31] WEI L, HE J, JIA X, et al. Analysis of codon usage bias of mitochondrial genome in *Bombyx mori* and its relation to evolution[J]. BMC Evolutionary Biology, 2014, 14: 262.
- [32] WANG H J, LIU S Q, ZHANG B, et al. Analysis of synonymous codon usage bias of *Zika Virus* and its adaption to the hosts[J]. PloS One, 2016, 11(11): e0166260.
- [33] SHARP P M, STENICO M, PEDEN J F, et al. Codon usage: mutational bias, translational selection, or both[J]. Biochemical Society Transactions, 1993, 21(4): 835-841.
- [34] GU W J, ZHOU T, MA J M, et al. The relationship between synonymous codon usage and protein structure in *Escherichia coli* and *Homo sapiens*[J]. Bio. Systems, 2004, 73(2): 89-97.
- [35] INGVARSSON P K. Gene expression and protein length influence codon usage and rates of sequence evolution in *Populus tremula* [J]. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24 (3): 836-844.
- [36] 牛元, 徐琼, 王嵛德, 等. 大花香水月季叶绿体基因组密码子使用偏性分析[J]. 西北林学院学报, 2018, 33(3): 13-130.
- NIU Y, XU Q, WANG Y D, et al. An analysis on codon usage bias of chloroplast genome of *Rosa odorata* var. *gigantea* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(3): 13-130. (in Chinese)
- [37] KAWABE A, MIYASHITA N T. Patterns of codon usage bias in three dicot and four monocot plant species[J]. Genes & Genetic Systems, 2003, 78(5): 343-352.
- [38] 王占军, 李豹, 姜行舟, 等. 两种茶树全基因组数据的密码子偏好性比较分析[J]. 中国细胞生物学学报, 2018, 40(12): 2028-2039.
- WANG Z J, LI B, JIANG X Z, et al. Comparative analysis of the codon preference patterns in two species of *Camellia sinensis* based on genome data[J]. Chinese Journal of Cell Biology, 2018, 40(12): 2028-2039. (in Chinese)
- [39] NIE X J, DENG P C, FENG K W, et al. Comparative analysis of codon usage patterns in chloroplast genomes of the Asteraceae family[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2014, 32 (4): 828-840.
- [40] ZHANG R Z, ZHANG L, WANG W, et al. Differences in codon usage bias between photosynthesis-related genes and genetic system-related genes of chloroplast genomes in cultivated and wild *Solanum* species[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(10): 3142.
- [41] 原晓龙, 康洪梅, 王毅. 云南蓝果树叶绿体基因组密码子偏好性分析[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(4): 26-31.
- YUAN X L, KANG H M, WANG Y. Condonusage bias analysis of chloroplast genome in *Nyssa yunnanensis* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35 (4): 26-31. (in Chinese)
- [42] ZHOU Z P, DANG Y K, ZHOU M, et al. Codon usage is an important determinant of gene expression levels largely through its effects on transcription[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(41): 6117-6125.
- [43] LIU S X, XUE D Y, CHENG R, et al. The complete mitogenome of *Apocheima cinerarius* (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) and comparison with that of other lepidopteran insects[J]. Gene, 2014, 547(1): 136-144.
- [44] 黄国振, 邓惠勤, 李祖修, 等. 睡莲[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008.

(上接第 82 页)

- [20] 杜道林, 刘玉成, 李睿. 韶云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究[J]. 植物生态学报, 1995, (2): 149-157.
- DU D L, LIU Y C, LI R. Studies on the interspecific association of dominant species in a subtropical catanopsis fargesii forest of Jinyun mountain, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 1995, (2): 149-157. (in Chinese)
- [21] 刘海, 杜如万, 王勇, 等. 紫茎泽兰对四川省凉山州共生植物种间联结性及稳定性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(15): 5031-5038.
- LIU H, DU R W, WANG Y, et al. Effects of *Eupatorium adenophorum* on interspecific association and the stability of companion specie[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37 (15): 5031-5038. (in Chinese)
- [22] 刘小玲, 张亨, 陈文, 等. 3 种植物生长调节剂对楝叶吴萸叶绿素荧光和根系生长的影响[J]. 林业与环境科学, 2019, 35(4): 71-78.
- LIU X L, ZHANG H, CHEN W, et al. Effects of three plant growth regulators on chlorophyll fluorescence and root growth of *Evodia glabr*[J]. Forestry and Environmental Science, 2019, 35(4): 71-78. (in Chinese)
- [23] 武秀娟. 芦芽山阴坡典型天然次生林群落的种间联结性[J]. 西北林学院学报, 2020, 35(1): 54-61.
- WU X J. Interspecific association of the plant communities in natural secondary forests on North slope of Luya mountain [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(1): 54-61. (in Chinese)
- [24] 张昌成, 张一帆, 董灵波. 基于 Landsat TM 数据的大兴安岭森林景观空间格局及其关联性[J]. 森林工程, 2021, 37(6): 1-9.
- ZHANG L C, ZHANG Y F, DONG L B. Spatial pattern and correlation of forest landscape in Daxing'an mountains based on landsat TM data[J]. Forest Engineering, 2021, 37(6): 1-9. (in Chinese)
- [25] 王加国, 李晓芳, 安明杰, 等. 雷公山濒危植物台湾杉群落主要乔木树种种间联结性研究[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(4): 78-83.
- WANG J G, LI X F, AN M T, et al. Inter-specific association among main tree species in *Taiwania cryptomerioides* community in Leigong mountain[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(4): 78-83. (in Chinese)