

· 研究报告 ·

基于多元回归树的公益林群落结构解析

商天其¹, 叶诺楠¹, 高海卿², 高洪娣³, 伊力塔^{1*}

¹浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安 311300; ²临安市林业局, 临安 311300; ³浙江省林业厅生态中心, 杭州 310020

摘要 为揭示不同生境类型下公益林群落物种多样性及优势种种间关系特征, 以临安市公益林125个固定监测样地为研究对象, 利用多元回归树(MRT)进行群落分类, 以物种多样性指数和种间联结系数为指标, 对不同群落类型的结构特征进行探索。结果表明: 临安市公益林125个典型样地可划分为5个类型; 类型I、II、III与类型V的多样性指数之间均无显著差异, 但类型III的多样性指数均最高, 类型IV的物种多样性指数均显著低于其它类型, 海拔是影响群落多样性水平的主要因子。种间联结初步分析显示, 研究区群落中稳定性最高的层片是乔木层, 且毛竹入侵极可能是影响5个类型植物群落稳定性的关键因素。研究结果可为临安市公益林分类经营管理提供理论依据, 同时为区域公益林群落数量结构研究奠定基础。

关键词 多元回归树, 物种多样性, 种间联结, 毛竹入侵, 公益林

商天其, 叶诺楠, 高海卿, 高洪娣, 伊力塔 (2018). 基于多元回归树的公益林群落结构解析. 植物学报 53, 238–249.

植物群落分类和排序作为研究群落生态学的基础方法, 可揭示区域群落空间分布的规律(马克平等, 1994)。对群落进行数量分析, 可客观解释群落特征及其与环境因子之间的关系, 为认识群落变化、发展趋势及物种共存规律提供基础信息(江洪等, 1994; 李博, 1995; 张金屯, 2011; 古丽努尔·沙比尔哈孜等, 2012)。在群落生态学研究, 常见的分析手段包括双向指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSpan)、除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)、典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)和除趋势典范对应分析(detrended canonical correspondence analysis, DCCA) (张先平等, 2006; 吴大千等, 2007; 苏日古嘎等, 2010; 臧润国等, 2010), 其中TWINSpan方法是在数量分类的基础上以指示种对群落进行划分, 将植物群落进行客观分类(张金屯, 2011); CCA和DCCA方法能深入分析植物分布与环境因子之间的关系。而多元回归树(multivariate regression tree, MRT)是一种较新的群落数量分类法, 相比TWINSpan, 其优点在于分类结果无须再进行人为确定, 且可综合环境与物种数据进行分析(张文静等, 2015)。自赖江山等(2010)首次将MRT应用于我国亚

热带群落分类中, 很多国内研究者也开始将MRT运用于自己的研究中, 并得到了理想的分类结果(张荣和刘彤, 2012; 陈云等, 2014)。

在群落结构研究中, 物种多样性指数可反映群落中植物的丰富度、优势度及均匀性, 体现群落的结构类型、组织水平、发展阶段、稳定程度和物种-环境之间的复杂关系(Purvis and Hector, 2000; 茹文明等, 2006; 李凤英等, 2009)。种间联结是分布在同一生境内的2个物种由于对空间和资源利用的共同需求或差异所形成的竞争与共生关系。自然界中, 植物间均存在关联性(Evans, 1992; 彭少麟等, 1999; 权伍贤等, 2003), 探究群落内部优势种之间的关系, 对揭示群落结构特征(庾晓红等, 2005)及反映群落的稳定程度(Dale et al., 1991)具有重要意义。因此, 物种多样性及种间联结分析可在群落数量分析的基础上对群落结构特征进行更深入的探究。

森林群落, 特别是公益林在固土保肥、涵养水源和维护区域物种多样性等方面具有重要的生态效益。浙江省公益林项目建设以来, 封山育林的传统管理模式一直沿用至今。单一的管理模式造成公益林存在林分质量差、树种结构不合理、林相不齐以及林分树龄偏小等诸多问题。为充分发挥公益林的综合性生态效

收稿日期: 2017-05-01; 接受日期: 2017-08-30

基金项目: 浙江省重点科技创新团队项目(No.2011R50027)

* 通讯作者 E-mail: yilita@126.com

益, 已有较多浙江省公益林群落结构数量的研究报告, 包括对浙江省常绿阔叶生态公益林的生物量(刘其霞等, 2005)进行探索, 对嵊州公益林群落进行生物量计算及数量分类(张华柳等, 2011), 对江山公益林群落进行物种间关系探究及CCA排序(郑超超等, 2015), 对瑞安公益林群落进行分类排序以及物种多样性和种间联结规律探索(叶诺楠等, 2017)等。采用群落数量学方法加深对群落结构的认识, 是探索科学的公益林经营管理模式的理论基础, 可为今后公益林建设提供实践指导。

本文以浙江省临安市公益林森林群落为研究对象, 采用随机抽取典型样地的方法, 对125个固定监测样地进行全面的植被调查, 利用MRT进行群落分类, 并对分类结果进行物种多样性和优势种种间关系探究, 旨在揭示在不同环境条件下群落多样性及稳定性的特征, 以期探寻一种以生境差异和群落组成为依据的公益林分类经营模式, 为临安市公益林分类经营管理提供理论依据, 同时也为浙江省公益林群落数量结构研究奠定基础。

1 研究区概况

临安市位于浙江省西部, 地理位置为118°51′–119°52′E, 29°56′–30°23′N, 有“九山半水半分田”之称。境内以丘陵山地为主, 其地势西北高东南低, 地貌形态多样复杂, 具有明显的山地立体气候特征。该区域属亚热带季风气候, 四季区分明显, 年均气温15.3–17°C, 年均降水量1 613.9 mm, 年均降水日158天, 年均无霜期237天, 年均相对湿度75%–85%, 昼夜温差大。

临安市林业用地面积 $2.610 \times 10^5 \text{ hm}^2$, 有林地面积 $1.998 \times 10^5 \text{ hm}^2$, 森林蓄积量 $1.020 \times 10^7 \text{ m}^3$, 森林覆盖率76.55% (曾程和沈月琴, 2015)。临安市拥有省级以上重点公益林 $7.47 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 占全省面积的23.89%, 国家级和省级公益林面积分别为 $3.64 \times 10^4 \text{ hm}^2$ 和 $3.83 \times 10^4 \text{ hm}^2$, 分别占省级以上重点公益林面积的48.67%和51.33%。境内植被类型总体上属于中亚热带常绿阔叶林, 天然林类型主要为针叶林、针阔混交林、阔叶林、灌木林及草地等。临安市植物资源丰富, 其中乔木树种多以毛竹(*Phyllostachys heterocycla* (Carr.) Mitford cv. 'Pubescens' Mazel ex H.de leh.)、杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、马

尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)、木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla* (Lindl. et Paxton) Schottky)、石栎(*Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai)、枫香(*Liquidambar formosana* Hance)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca* (Thunberg) Oersted)、甜槠(*Castanopsis eyrei* (Champ. ex Benth.) Tutch.)及白栎(*Quercus fabri* Hance)为优势种; 灌木树种多以箬竹(*Indocalamus tessellatus* (Munro) Keng f.)、茶(*Camellia sinensis* (L.) O. Ktze.)、水竹(*Phyllostachys heteroclada* Oliver)、格药桉(*Eurya muricata* Dunn)、檵木(*Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliver)、油茶(*Camellia oleifera* Abel.)及杜鹃(*Rhododendron simsii* Planch.)为优势种; 草本树种多以香附子(*Cyperus rotundus* Linn.)、里白(*Hicriopteris glauca* (Thunb.) Ching)、六月雪(*Serissa japonica* (Thunb.) Thunb. Nov. Gen.)、竹节草(*Chrysopogon aciculatus* (Retz.) Trin.)、淡竹叶(*Lophatherum gracile* Brongn.)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Bernh.)及五节芒(*Miscanthus floridulus* (Lab.) Warb. ex Schum et Laut.)为优势种。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

先采取随机抽取法进行小班取样。样本总体为临安市2015年森林资源二类清查公益林小班数据, 全面踏查125个公益林小班(固定监测小班)。在每个监测小班典型区域设置1个20 m×20 m固定监测样地(钱逸凡等, 2013), 共计125个; 同时在样地东西对角线均匀设置3个2 m×2 m的灌木、草本样方(赵鹏等, 2014)。对样地中的乔木树种(胸径≥5 cm)进行每木调查, 记录树名、胸径、树高和枝下高等; 同时记录灌木和草本样方内所有物种的名称、盖度及株数等信息(李宗善等, 2005)。最后记录样地基本地理信息和环境因子, 环境因子包括海拔、土壤厚度、坡位、坡度及坡向。

2.2 数据分析方法

2.2.1 重要值计算

重要值可体现某一物种在群落中的作用和地位, 同时也可指示群落中不同物种对群落构建的贡献率。因此

可根据重要值排序, 确定群落优势种(张钦弟等, 2011)。计算公式如下:

乔木层树种重要值=(某物种的相对多度+某物种的相对显著度+某物种的相对高度)/3

灌木层和草本层树种重要值=(某物种的相对盖度+某物种的相对多度)/2

2.2.2 多元回归树

多元回归树以环境因子(自变量)为分类节点, 利用二歧式分割法将物种(因变量)逐步划分成不同类型(De'Ath and Fabricius, 2000; De'Ath, 2002)。每次划分以最佳环境因子值作为节点, 将物种分割成2个类别, 使得划分得到的类别内部差异最小, 而类别之间差异最大。重复上述分割过程, 直至不能进行分割或是满足某种条件, 即分类结束(De'Ath, 2002)。但在实际应用中, 若回归树节点过多, 虽同一类别内的同质性高, 但结果实际意义不大; 若回归树节点太少, 则会产生很大的预测误差(通过交叉验证获得)。而“1-SE”剪枝规则既保证了多元回归树的预测误差值尽量小, 又允许在“最小的误差 \pm 一个相应标准差”的范围内剪取尽量小的树, 兼顾了树的规模(复杂性)和误差大小, 是目前比较常用的MRT剪枝规则(De'Ath, 2002)。

本研究运用MRT对临安公益林群落的125个固定样地进行数量分类, 因变量为125个样地乔木层物种重要值矩阵, 自变量为125个样地的5个环境数据矩阵。参照张金屯(2011)的方法对环境数据进行标准化处理, 采用R语言mvpart程序包(来自香港嘉道理农场暨植物园植物保育部张金龙教授编译的Windows安装包)进行计算。

2.2.3 物种多样性指数

物种多样性指数指示群落物种多样化水平, 揭示群落结构的稳定性(姜隽, 2009)。本研究对象为临安市公益林植物群落, 属小区域物种多样性指数分析。基于多元回归树分类结果, 计算每一类型所包含样方的 α 多样性指数, 分别求得它们的平均值(艾尼瓦尔·吐米尔等, 2005; 楚光明等, 2009), 公式如下:

(1) Shannon-Weiner指数

$$H' = -\sum_{i=1}^N \left(\frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} \right)$$

(2) Pielou指数(均匀度指数)

$$E = H'/\ln S$$

(3) Simpson's指数(优势度指数)

$$D = 1 - \sum_{i=1}^N \left(\frac{N_i}{N} \right)^2$$

式中, N_i 为物种*i*个体数, N 为某一类型内全部物种个体数之和, S 为某一类型内物种数。

2.2.4 种间关联

群落中优势种的种间关联可指示群落物种间相互排斥或吸引的关系, 揭示群落内部结构稳定性和物种间相互作用关系, 是群落结构形成和演替的基础, 也是群落分类的依据(师贺雄, 2013)。本文基于分类结果, 将每一类型内的所有样地视为一个整体, 结合 χ^2 检验和AC系数, 分析每一类型内乔木层、灌木层和草本层中主要优势种(重要值 $\geq 2\%$)的种间关联性。选取乔木层、灌木层和草本层的优势种分别为10、14和9种。

建立2 \times 2列联表(陶川, 2002)。a: 物种1出现, 物种2出现的样方数; b: 物种1出现, 物种2不出现的样方数; c: 物种2出现, 物种1不出现的样方数; d: 物种1不出现, 物种2不出现的样方数。

(1) 卡方检验

采用Yates的连续性校正公式计算 χ^2 值:

$$\chi^2 = ((|ad-bc|-0.5n)^2/n)/((a+b)(a+c)(b+d)(c+d))$$

式中, n 为取样总数。当 $ad > bc$ 时, 两物种为正关联, 存在较弱的竞争; 当 $ad < bc$ 时, 两物种为负关联, 物种之间存在较强竞争。当 $\chi^2 = 0$ 时, 表明两物种间相互独立, 基本上无关联; 当 $0 < \chi^2 \leq 3.841$ ($P > 0.05$)时, 物种间表现出不显著关联性; 当 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ ($0.01 < P < 0.05$)时, 两物种间表现出显著关联性; 当 $\chi^2 \geq 6.635$ ($P < 0.01$)时, 两物种间表现出极显著关联性(郭志华等, 1997; 闫美芳, 2006; 王乃江等, 2010)。

(2) 联结系数AC

进一步解释卡方检验, 指示物种间相互关联性及其程度。采用王伯荪和彭少麟(1985)的计算公式:

$$ad \geq bc, AC = (ad-bc)/((a+b)(b+d))$$

$$bc > ad \text{ 且 } d \geq a, AC = (ad-bc)/((a+b)(a+c))$$

$$bc > ad \text{ 且 } d < a, AC = (ad-bc)/((b+d)(d+c))$$

式中, AC的值域为 $[-1, 1]$ 。AC值越接近1, 表明两物种间的正关联越强, 对资源等存在的竞争弱; AC值越接近-1, 表明两物种存在较强的竞争关系, 负关联性

强; AC值为0, 表示物种间完全独立, 既不相互促进, 又不相互竞争(Hurlbert, 1969)。

3 结果与讨论

3.1 群落物种组成

以坡度、坡位、坡向、土壤厚度和海拔高度5个环境因子为自变量, 遵循“1-SE”原则将125个样地划分为5个类型(图1; 附录1)。MRT第1次分割以坡度25.5°为节点, 第2次分割以土壤厚度55 cm和坡位是否全坡为节点, 第3次分割以海拔157.5 m为节点。而在构建分类树过程中, 坡向并未作为分类依据的参考值。按照中国植被分类原则和方法, 结合调查结果和各层优势种划分为5个类型。

类型I: 马尾松+毛竹-苦竹(*Pleuroblastus amarus*)+山胡椒(*Lindera glauca*)-香附子+淡竹叶群落, 包括样地6、13、16、17、20、33、42、85、93、100、101、102、104、110、112、113、114、119、121和123, 共20个样地。类型I土壤厚度范围为30–40 cm, 坡度缓和。乔木层中多以针叶树种为主, 马尾松和毛竹占主导地位, 其次是杉木; 灌木层占主导地位的主要是林下物种, 即苦竹和山胡椒, 主要伴生树种是槲木和格药铃; 香附子和淡竹叶在草本层中占据主导地位, 里白、芒萁和竹节草次之。

类型II: 马尾松+毛竹-茶+水竹-六月雪+里白+香附子群落, 包括样地19、31、36、37、38、39、44、65、66、67、68、71、72、83、96、103和125, 共17个样地。土壤厚度范围为60–80 cm。乔木层以针叶树种为主, 阔叶树种为辅, 马尾松和毛竹占主导地位, 其次是阔叶树种木荷; 茶和水竹均为阔叶树种幼苗, 在灌木层中占据主导地位, 而阔叶箬竹(*I. latifolius*)、早竹(*Phyllostachys praecox*)、南烛(*Vaccinium bracteatum*)和格药铃优势度较小, 为伴生种; 草本层中六月雪、里白和香附子主导地位最高, 其次为箬竹和淡竹叶等物种。

类型III: 马尾松-水竹+油茶+青冈-里白群落, 包括样地1、2、10、11、15、24、25、29、32、34、43、60、61、62、79、88、107、108、109、117、120、122和126, 共23个样地。由于该生境类型坡度陡(>25°), 海拔高(>157 m), 光热条件好, 因此植物群落层次复杂, 覆盖率高。乔木层以针叶树种为主,

阔叶树种为辅, 马尾松占最主导地位, 木荷、杉木和甜槠次之; 水竹、油茶和青冈在灌木层占据主要位置, 槲木和石栎幼苗为主要伴生种; 草本层的优势种是里白, 香附子和箬竹是最主要的伴生种。

类型IV: 杉木+马尾松-水竹+茶-里白+飞蓬(*Erigeron acris*)群落, 包括样地3、4、5、57、58、59、63、69、84和98, 共10个样地。该类型相异于类型III, 属低海拔地区, 具有亚热带针叶林特征。杉木和马尾松在乔木层中占据主导地位, 毛竹、苦槠和枫香等物种次之; 水竹和茶在灌木层中优势度大, 早竹和油茶是主要伴生种; 草本层中里白和飞蓬占主导地位, 香附子、络石和五节芒物种优势度次之。

类型V: 杉木+马尾松-箬竹-香附子+里白群落, 包括样地7、8、9、12、14、18、21、22、23、26、27、28、30、35、40、41、45、46、47、48、49、50、51、52、53、54、55、56、64、70、73、74、75、76、77、78、80、81、82、86、87、89、90、91、92、94、95、97、99、106、111、115、116、118和124, 共55个样地。该类型主要处于采光条件优越的上坡位地区, 群落物种组成以针叶林树种为主。乔木层物种主要为针叶树种, 杉木和马尾松占据主要地位, 作为主要伴生树种的毛竹具有较大的生长潜力; 灌木层中的箬竹为主要优势种, 伴生树种主要是茶、格药铃和槲木等阔叶树种幼苗与灌木树种; 香附子和里白在草本层中占主导位置, 主要伴生树种是六月雪和竹节草。

综上所述, 5个环境因子中, 海拔、坡度、坡位和土壤厚度对研究区植物群落空间分布产生较大影响, 坡度是第一影响因子。根据MRT二歧式分割法原理可知, 类型I和类型II、类型III和类型IV的生境具有较高相似性, 类型V与类型III、IV的生境相似性低。划分得到的5个类型中的最优种均为针叶树种, 类型I、II乔木层主要优势种为马尾松和毛竹, 林下层的优势种存在差异, 类型I灌木层中山胡椒幼苗占较大优势度, 而类型II灌木层的主要优势种均为灌木树种; 类型III中, 马尾松是乔木层中的单优势种; 杉木和马尾松是类型IV和V乔木层的主要优势种, 林下层优势种差别大。

3.2 物种多样性指数

基于MRT分类, 进一步分析各个类型的物种多样性水平。由图2可知, 5个类型的Shannon-Weiner指数规

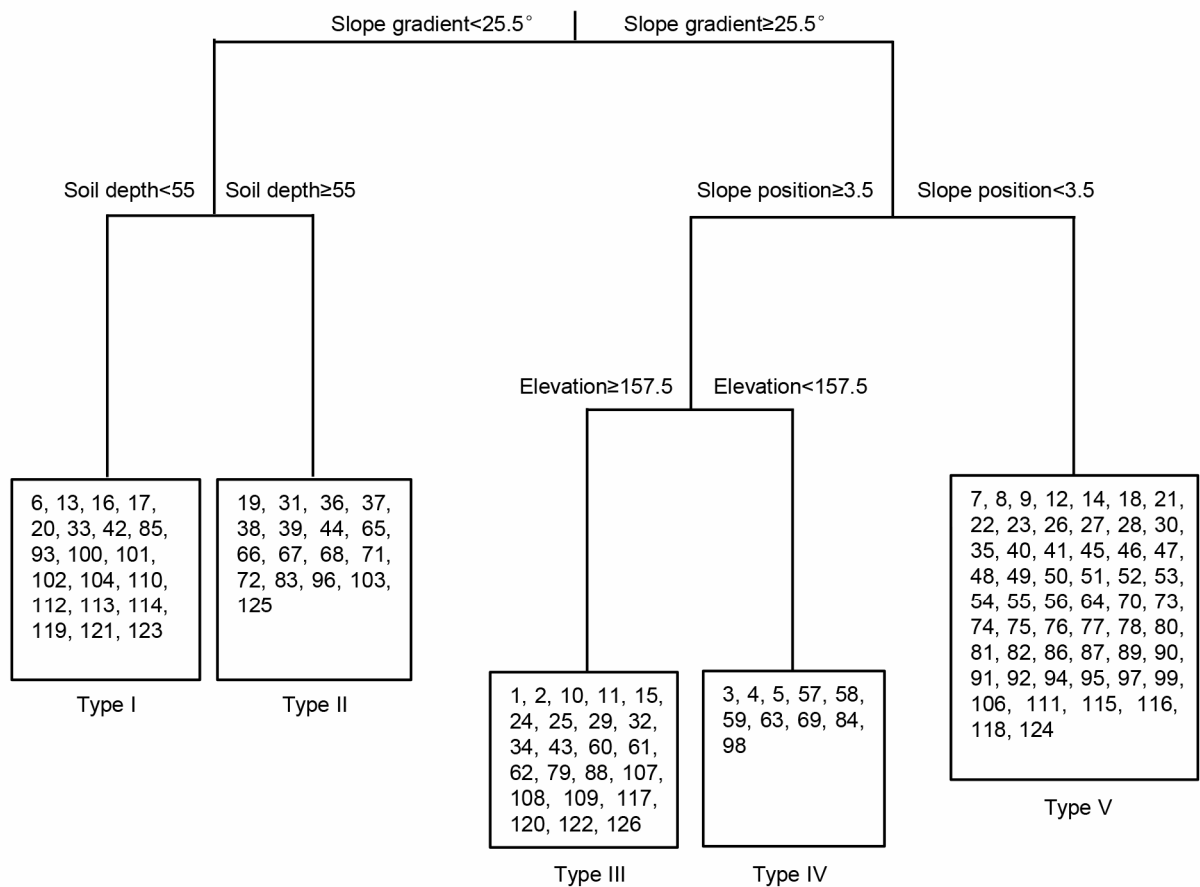


图1 浙江临安公益林125个样地的多元回归分类树

坡位 ≥ 3.5 : 全坡; 坡位 < 3.5 : 下坡、中坡或上坡。

Figure 1 Dendrogram of the multivariate regression trees classification of 125 plots in public welfare of Lin'an city, Zhejiang
Slope position ≥ 3.5 : Full slope; Slope position < 3.5 : Lower slope, mid-slope or upper slope.

律为: 类型III多样性最高(2.270), 类型IV最低(1.668)。类型I、II、III和类型V的多样性无显著差异, 但均显著大于类型IV; Simpson's指数结果表现出相似规律, 类型III的均匀度最大(0.835), 其次是类型V、I、II, 类型IV最低(0.680)。类型I、II、III和类型V的均匀度无显著差异, 但均显著大于类型IV; Pielou指数表现为, 类型III均匀度最大(0.778), 其次是类型V、I、II, 类型IV最低(0.688)。类型III和类型V的均匀度显著大于类型IV ($P < 0.05$), 而类型I和类型II的均匀度与其它类型均不存在显著差异。结果表明, 类型IV物种多样性指数均显著低于其它类型, 类型I、II、III与类型V之间无显著差异, 但类型III多样性水平最高。

3.3 种间联结分析

森林群落中的生境差异影响物种分布从而形成不同种间关系, 即物种间的种间联结性, 是植物群落的主要结构特征之一(何友均等, 2006)。我们从分类得到的5个类型中分别选取乔木层、灌木层及草本层中的优势种进行卡方检验和种间联结系数(AC)的测算, 结果如表1和表2所示。

结合表2和图3可知: 类型I乔木层优势种正负关联比为1.625, 灌木层优势种正负关联比为0.775, 草本层优势种正负关联比为0.722。从整体上看, 初步判定该类型稳定性不高, 相比之下, 乔木层相对最为稳

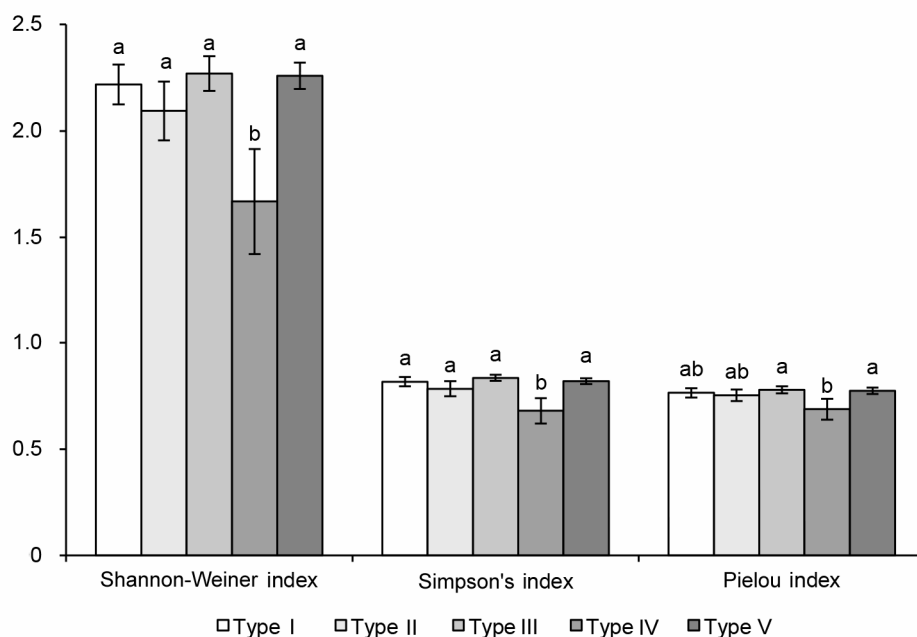


图2 浙江临安公益林不同类型的物种多样性指数
不同小写字母表示不同类型间在0.05水平上差异显著。

Figure 2 Species diversity index of different types in public welfare of Lin'an city, Zhejiang
Different lowercase letters indicate significant differences at 0.05 level among different types.

定。其中乔木层的优势树种杉木与木荷呈极显著正相关, 而毛竹作为优势种与其它9个树种之间均存在极显著负关联。

类型II乔木层优势种正负关联比为5.143, 灌木层优势种正负关联比为2.095, 草本层优势种正负关联比为0.333。相较于其它类型, 类型II稳定性较高, 3个垂直层次中, 乔木层稳定性最高, 草本层最低。木荷在乔木层中占主导地位, 分别与杉木和苦槠呈极显著正相关; 但毛竹作为优势树种, 只与青冈和甜槠呈极显著负相关, 与马尾松呈显著负相关, 与木荷呈不显著负关联。

类型III乔木层优势种正负关联比为4.800, 灌木层优势种正负关联比为0.789, 草本层优势种正负关联比为0.619。类型III稳定性高, 仅次于类型II, 其中乔木层稳定性最大, 草本层最小。乔木层优势种与白栎和青冈呈极显著正关联, 而该类型中不存在极显著负相关的种对。值得注意的是, 在该类型中, 毛竹与其它物种之间不存在竞争或者协同关系, 且毛竹并不是该类型的优势种。

类型IV乔木层优势种正负关联比为1.615, 灌木层优势种正负关联比为1.278, 草本层优势种正负关联比为0.615。类型IV的稳定性差, 乔木层最为稳定。在该类型中, 存在16对极显著正相关的物种, 但极显著负相关的种对数量大, 大部分是毛竹与其它群落优势物种之间的负关联关系。

类型V乔木层优势种正负关联比为1.412, 灌木层优势种正负关联比为0.791, 草本层优势种正负关联比为0.909。类型V整体稳定性差, 乔木层最为稳定。乔木层优势种之间不存在极显著正相关的种对, 而主要优势树种杉木与青冈、苦槠及木荷均呈显著正相关, 马尾松与木荷呈显著正相关; 毛竹与其它所有物种呈极显著负相关, 甜槠与苦槠和马尾松呈极显著负相关。

综合5个类型的种间联结结果, 5个类型的优势种种对在3个垂直层次中的正负关联比表现出大致相同的规律, 即乔木层稳定性最大, 其次为灌木层, 草本层稳定性最小; 根据乔木层优势种种对的正负关联比, 5个类型稳定性大小依次为: 类型II>类型III>类型

表1 浙江临安公益林不同类型的乔木层、灌木层及草本层优势种的卡方检验结果

Table 1 The chi-square test results of dominant species of tree layer, shrub layer and herb layer of different types in public welfare of Lin'an city, Zhejiang

Layers	Associations	$6.635 \leq X^2$	$3.841 < X^2 < 6.635$	$0 < X^2 \leq 3.841$	$X^2 = 0$	$-3.841 < X^2 < 0$	$-6.635 < X^2 \leq -3.841$	$X^2 \leq -6.635$	Positive and negative correlation ratio
Tree layer	I	0	0	28	0	17	0	0	1.647
	II	1	2	35	0	7	0	0	5.429
	III	0	1	29	9	6	0	0	5.000
	IV	0	6	13	13	13	0	0	1.462
	V	1	5	22	0	17	0	0	1.647
Shrub layer	I	0	3	31	23	34	0	0	1.000
	II	0	4	41	25	21	0	0	2.143
	III	0	0	44	0	47	0	0	0.936
	IV	0	1	22	52	16	0	0	1.438
	V	2	2	40	0	46	1	0	0.936
Herb layer	I	0	1	11	6	16	2	0	0.667
	II	0	0	7	8	21	0	0	0.333
	III	0	0	15	0	21	0	0	0.714
	IV	0	0	5	20	11	0	0	0.455
	V	0	0	17	8	10	1	0	1.545

表2 浙江临安公益林不同类型的乔木层、灌木层及草本层优势种的联系数(AC)检验结果

Table 2 The association coefficient (AC) test results of dominant species of tree layer, shrub layer and herb layer of different types in public welfare of Lin'an city, Zhejiang

Layers	Associations	$0.60 \leq AC$	$0.20 \leq AC < 0.60$	$0.05 \leq AC < 0.20$	$-0.05 \leq AC < 0.05$	$-0.20 \leq AC < -0.05$	$-0.60 < AC < -0.20$	$AC \leq -0.60$	Positive and negative correlation ratio
Tree layer	I	6	12	8	3	0	2	14	1.625
	II	5	19	12	2	2	3	2	5.143
	III	2	11	11	16	2	3	0	4.800
	IV	16	4	1	11	0	0	13	1.615
	V	0	7	17	4	3	3	11	1.412
Shrub layer	I	11	13	7	20	2	7	31	0.775
	II	5	29	10	26	8	6	7	2.095
	III	6	15	19	13	11	10	17	1.053
	IV	6	4	13	50	3	3	12	1.278
	V	0	16	18	14	15	12	16	0.791
Herb layer	I	5	5	3	5	0	3	15	0.722
	II	2	0	5	8	1	0	20	0.333
	III	4	5	4	2	2	4	15	0.619
	IV	2	4	2	15	0	2	11	0.615
	V	2	4	4	15	4	1	6	0.909

I>类型IV>类型V。

3.4 讨论

根据物种组成特征对群落进行分类是以群落自身特

征为基础的分类方法，相比其它分类方法，其具有更为自然的优势(吴征镒, 1995)。但自然界中群落特征沿环境因子连续梯度的变化不存在明显界限，仅依靠植物群落本身特征进行分类管理难度较大。在应用

A *Quercus fabri*

※	<i>Liquidambar formosana</i>	
●	★	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
▲	▲	<i>Pinus massoniana</i>
☆	☆	<i>Phyllostachys heterocycla</i>
▲	☆	<i>Schima superba</i>
●	★	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
※	▲	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
▲	★	<i>Lithocarpus glaber</i>
●	☆	<i>Castanopsis eyrei</i>

B *Quercus fabri*

▲	<i>Liquidambar formosana</i>	
●	▲	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
★	※	<i>Pinus massoniana</i>
○	△	<i>Phyllostachys heterocycla</i>
●	▲	<i>Schima superba</i>
▲	●	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
▲	●	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
▲	●	<i>Lithocarpus glaber</i>
●	※	<i>Castanopsis eyrei</i>

C *Quercus fabri*

●	<i>Liquidambar formosana</i>	
●	○	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
●	△	<i>Pinus massoniana</i>
※	※	<i>Phyllostachys heterocycla</i>
※	●	<i>Schima superba</i>
▲	○	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
★	▲	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
※	●	<i>Lithocarpus glaber</i>
●	●	<i>Castanopsis eyrei</i>

D *Quercus fabri*

★	<i>Liquidambar formosana</i>	
★	★	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
☆	☆	<i>Pinus massoniana</i>
☆	☆	<i>Phyllostachys heterocycla</i>
★	★	<i>Schima superba</i>
★	★	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
★	★	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
★	▲	<i>Lithocarpus glaber</i>
※	※	<i>Castanopsis eyrei</i>

E *Quercus fabri*

○	<i>Liquidambar formosana</i>	
●	●	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
△	●	<i>Pinus massoniana</i>
☆	☆	<i>Phyllostachys heterocycla</i>
※	●	<i>Schima superba</i>
●	※	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
△	▲	<i>Cunninghamia lanceolata</i>
●	●	<i>Lithocarpus glaber</i>
△	☆	<i>Castanopsis eyrei</i>

★ $0.60 \leq AC$ ▲ $0.60 \leq AC < 0.60$ ● $0.05 \leq AC < 0.20$ ※ $-0.05 \leq AC < 0.05$ ○ $-0.20 \leq AC < -0.05$ △ $-0.60 \leq AC < -0.20$ ☆ $AC < -0.60$

图3 浙江临安公益林5个类型乔木层优势种的种间联结(AC)半矩阵图

(A) 类型I; (B) 类型II; (C) 类型III; (D) 类型IV; (E) 类型V

Figure 3 Association coefficient (AC) of dominant tree species in 5 types of different types in public welfare of Lin'an city, Zhejiang

(A) Type I; (B) Type II; (C) Type III; (D) Type IV; (E) Type V

MRT对浙江省公益林群落进行分类之前,我们采取传统的TWINSpan分类法对调查样地进行分类。传统分类方法固然存在优势,但我们发现TWINSpan分类结果分支较多,没有明确区分环境因子的差异,个别样地后期需结合其物种构成进行调整(商天其等, 2015; 郑超超等, 2015; 叶诺楠等, 2017; 朱国亮等, 2017)。同时,在前期研究中,我们将分类与排序(CCA和DCCA)相结合以进一步解释环境因子对群落分布的影响,而MRT恰好可综合环境与物种数据对群落进行分类,且可结合“1-SE”剪枝规则保证结果的科学合理性,因此更具实际指导意义。

研究表明,群落所占生境是群落进行分类的重要特征(吴征镒, 1995)。在生境异质性较大的区域,地形因子是形成生境差异的最根本因素之一(方精云等, 2004)。区域气候是决定植物群落结构、生活型及空间分布的主要因素(杨永川和达良俊, 2006),但对于某一区域的森林群落,地形和土壤等因子是影响物种分布的主要原因(Henriques and Hay, 1998; Clark et al., 1999)。地形及土壤的不同导致群落中的光照、水分、温度、土壤养分及土壤结构等条件产生差异,区分不同的生境类型,从而可指示不同的植物群落。因此,我们以研究区部分地形和土壤因子为自变量,物种的多度矩阵为因变量,建立多元回归树模型,并结合物种多样性水平和优势种种间关系,探索不同生境下的物种组成和群落结构特征。

从MRT分类结果来看,5个类型的乔木层最优种基本由马尾松、杉木和毛竹组成。不同类型间的物种组成差异主要表现在乔木层的伴优种及林下优势种之中,出现该现象的原因可能是研究区公益林中乔木层最优种在各自类型中的主导作用强,而随着浙江省公益林针叶林阔叶化工程的实施,林下阔叶树种幼苗通过环境选择与物种竞争逐渐形成差异。例如,类型I和II具有相同缓和的坡度条件,类型II中由于土壤厚度条件较优,更适应肥沃土壤的木荷成为该类型的伴优种;属高海拔的类型III,其温度低于属低海拔的类型IV,但类型IV的水分条件优于类型III。因此,不耐荫、喜光热的马尾松在类型III中重要值最大,而耐湿热的杉木则是类型IV中优势度最大的树种;类型V的坡位、坡度条件与其它类型差异大,这可能是造成类型V与类型III、IV物种组成存在较大差异的原因。

生境与物种组成的不同及其相互作用会造成群

落类型间的差异,不同群落类型也会拥有各自的物种多样性水平。坡度是研究区群落类型划分的第一个节点,而经划分得到的类型I、II和类型III、IV、V之间的多样性水平不存在明显规律,这可能是由于作为主要影响因子的坡度,对群落物种多样性水平并未造成直接影响。这与黎云祥等(1998)和陈光升(2010)的结果一致,即坡度对物种多样性水平影响较小(黎云祥等, 1998; 沈泽昊等, 2000; 陈光升, 2010)。而海拔是区分类型III和类型IV的环境因子,因此,属低海拔的类型IV虽具备有利于植物生存繁殖的水热条件,但光照限制仍对植物产生一定影响。这与孔祥海和李振基(2012)的研究结果相似,即群落物种多样性水平随着海拔的升高而增加。

当一个群落中正联结的种对明显大于负联结种对时,则表明该群落优势种之间互利共生的依赖关系强于竞争关系,一定程度上可表明群落的稳定性(王伯荪和彭少麟, 1985)。5个类型的正负关联比均不高,尤其是类型V不仅无极显著正相关的种对,而且伴优种毛竹与其它优势种之间均存在极显著负关联,包括优势度最大的杉木和马尾松。相关研究证实,毛竹在没有人干扰的条件下会通过地下和地上过程侵占周围的天然林,速度可达 $0.57-1.80\text{ m}\cdot\text{a}^{-1}$,不受约束的毛竹侵蚀则可能形成新的竹林(Okutomi et al., 1996),即毛竹入侵。这种植被变化会改变森林地面的光照、温度和湿度条件(刘烁等, 2011),甚至改变森林结构和动力学特征,简化林分结构(白尚斌等, 2012),大大减少森林中的乔木和灌木多样性(白尚斌等, 2013),改变土壤性质(Fukushima et al., 2015),减少碳和氮的生态系统储存(吴家森等, 2008; 杨清培等, 2011)。因此毛竹入侵极可能是导致类型V稳定性低于其它类型的关键原因。类似的现象出现在类型I和类型IV中。而具有较高正负关联比的类型II,虽同样存在毛竹入侵,但毛竹只与甜槠和青冈存在极显著的负关联,与优势度最大的马尾松和木荷之间的竞争关系并不强烈;类型III中毛竹优势度低,且与该类型中其它优势种不存在强烈的竞争,对群落的稳定性不产生显著影响。研究区经长期封山育林,乔木层具有较高郁闭度,可获得更多的光照资源,而林下物种更新替补受到阻碍,导致其物种丰富度低,因此乔木层的正负关联比大于灌木层与草本层。

自然环境中,植物-环境以及植物-植物之间的关

系错综复杂。本研究综合群落环境和物种信息对临安市公益林群落进行不同的类型划分, 可作为该区域公益林分类经营管理的重要依据, 而不同类型的物种多样性水平和种间联结的结果有助于进一步解释各类型的数量结构特征。在公益林实际经营管理中, 可重点考虑坡度、土壤厚度和坡位等影响植物空间分布的主要环境因子对不同树种的生存挑战, 特别是在针叶林阔叶化进程中, 可为不同地段阔叶树种的选择提供更加科学合理的参考依据。同时, 在今后公益林的经营管理中, 需留意毛竹作为当地经济树种对公益林造成的入侵现象, 加强对毛竹的动态监测, 合理经营毛竹林, 以期充分发挥公益林在维护生态环境、保持生态平衡及保护生物多样性等方面的生态效益。但由于调查范围较广, 数据较大, 诸如人类活动、土壤养分和极端气候等对植物生长分布有影响的环境条件未纳入本次调查系统中。因此, 希望在后续研究中, 能将人类活动、土壤养分和极端气候等环境因子纳入研究中, 进一步探究植物群落结构和空间分布与环境之间的关系, 为区域公益林的分类经营管理提供更加科学合理的理论依据。

参考文献

- 艾尼瓦尔·吐米尔, 阿地里江·阿不都拉, 阿不都拉·阿巴斯 (2005). 天山森林生态系统树生地衣植物群落数量分类及其物种多样性的研究. 植物生态学报 **29**, 615–622.
- 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 余树全, 李艳华, 方飞燕 (2012). 天目山国家级自然保护区毛竹扩散过程的林分结构变化研究. 西部林业科学 **41**, 77–82.
- 白尚斌, 周国模, 王懿祥, 梁倩倩, 陈娟, 程艳艳, 沈蕊 (2013). 天目山保护区森林群落植物多样性对毛竹入侵的响应及动态变化. 生物多样性 **21**, 288–295.
- 陈光升 (2010). 四川小寨子沟森林群落物种多样性的环境梯度分析. 热带亚热带植物学报 **18**, 182–188.
- 陈云, 王海亮, 韩军旺, 韦博良, 贾宏汝, 叶永忠, 袁志良 (2014). 小秦岭森林群落数量分类、排序及多样性垂直格局. 生态学报 **34**, 2068–2075.
- 楚光明, 宋于洋, 周朝宾, 唐诚, 杨振安 (2009). 叶尔羌河下游公益林植物群落分类及其物种多样性特征. 西北林学院学报 **24**, 6–10.
- 方精云, 沈泽昊, 崔海亭 (2004). 试论山地的生态特征及山地生态学的研究内容. 生物多样性 **12**, 10–19.
- 古丽努尔·沙比尔哈孜, 潘伯荣, 段士民 (2012). 塔里木盆地塔里木沙拐枣群落特征. 生态学报 **32**, 3288–3295.
- 郭志华, 卓正大, 陈洁, 吴梅凤 (1997). 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群间联结性研究. 植物生态学报 **21**, 424–432.
- 何友均, 崔国发, 邹大林, 郑杰, 董建生, 李永波, 郝万成, 李长明 (2006). 三江源自然保护区玛珂河林区寒温性针叶林优势灌木种间联结研究. 林业科学 **42**, 126–129.
- 江洪, 黄建辉, 陈灵芝, 杨朝阳, 杨小秋 (1994). 东灵山植物群落的排序、数量分类与环境解释. 植物学报 **36**, 539–551.
- 姜隽 (2009). 生物群落的物种多样性研究综述. 科技情报开发与经济 **19**(27), 131–133.
- 孔祥海, 李振基 (2012). 福建梅花山常绿阔叶林植物物种多样性及其海拔梯度格局. 植物分类与资源学报 **34**, 179–186.
- 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平 (2010). 基于多元回归树的常绿阔叶林群丛数量分类——以古田山24公顷森林样地为例. 植物生态学报 **34**, 761–769.
- 李博 (1995). 现代生态学讲座. 北京: 科学出版社.
- 李凤英, 纪桂琴, 石福臣 (2009). 凉水国家级自然保护区森林群落结构及物种多样性分析. 南开大学学报(自然科学版) **42**(3), 38–45.
- 黎云祥, 刘钊, 陈利, 周平, 魏万勇 (1998). 南充市近郊退化灌丛草坡群落物种多样性与环境因子灰色关联度分析. 四川师范学院学报(自然科学版) **19**, 189–192.
- 李宗善, 唐建维, 郑征, 朱胜忠, 段文勇, 宋军平, 郭贤明, 曾荣 (2005). 西双版纳热带山地雨林群落乔木树种多样性研究. 应用生态学报 **16**, 1183–1188.
- 刘其霞, 常杰, 江波, 袁位高, 戚连忠, 朱锦茹, 葛滢, 沈琪 (2005). 浙江省常绿阔叶生态公益林生物量. 生态学报 **25**, 2139–2144.
- 刘烁, 周国模, 白尚斌 (2011). 基于光照强度变化的毛竹扩张对杉木影响的探讨. 浙江农林大学学报 **28**, 550–554.
- 马克平, 陈灵芝, 于顺利, 黄建辉, 高贤明, 刘灿然 (1994). 北京东灵山地区植物群落多样性的研究I. 植物群落的基本类型. 见: 中国科学院生物多样性委员会生物多样性研究进展——首届全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集. 北京: 中国科学院生物多样性委员会. pp. 1–2.
- 彭少麟, 周厚诚, 郭少聪, 黄忠良 (1999). 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究. 植物学报 **41**, 1239–1244.
- 钱逸凡, 韩冰园, 伊力塔, 张超, 余树全, 郑超超 (2013). 浙江中部地区公益林的群落结构. 浙江农林大学学报 **30**, 830–838.

- 权伍贤, 牛永杰, 张迎新, 于海中 (2003). 长白落叶松工业用材林初植密度选择及收获研究. 防护林科技 (2), 25–27.
- 茹文明, 张金屯, 张峰, 张桂萍, 刘瑞祥 (2006). 历山森林群落物种多样性与群落结构研究. 应用生态学报 17, 561–566.
- 商天其, 郑超超, 高洪娣, 叶诺楠, 伊力塔 (2015). 嵊州市公益林群落数量分类、排序及环境解析. 热带亚热带植物学报 23, 334–342.
- 沈泽昊, 张新时, 金义兴 (2000). 三峡大老岭森林物种多样性的空间格局分析及其地形解释. 植物学报 42, 620–627.
- 师贺雄 (2013). 小陇山国家级自然保护区森林群落分布格局与种间联结研究. 兰州: 西北师范大学. pp. 3–5.
- 苏日古嘎, 张金屯, 张斌, 程佳佳, 田世广, 张钦弟, 刘素军 (2010). 松山自然保护区森林群落数量分类和排序. 生态学报 30, 2621–2629.
- 陶川 (2002). 云南思茅梅子湖风景区森林植被群落学特征的研究. 重庆: 西南师范大学. pp. 37–38.
- 王伯荪, 彭少麟 (1985). 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究——I. 种间联结测式的探讨与修正. 植物生态学与地植物学丛刊 9, 274–285.
- 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.
- 吴大千, 杜宁, 王炜, 翟雯, 王玉芳, 王仁卿, 张治国 (2007). 崑崙山森林群落下灌草层结构与多样性研究. 山东大学学报 (理学版) 42, 83–88.
- 吴家森, 姜培坤, 王祖良 (2008). 天目山国家级自然保护区毛竹扩张对林地土壤肥力的影响. 江西农业大学学报 30, 689–692.
- 吴征镒 (1995). 中国植被. 北京: 科学出版社. pp. 143–149.
- 闫美芳 (2006). 太行山南段小叶鹅耳枥林物种多样性与种间关系的研究. 硕士论文. 太原: 山西大学. pp. 7–8.
- 杨清培, 王兵, 郭起荣, 赵广东, 方楷, 刘苑秋 (2011). 大岗山毛竹扩张对常绿阔叶林生态系统碳储特征的影响. 江西农业大学学报 33, 529–536.
- 杨永川, 达良俊 (2006). 丘陵地区地形梯度上植被格局的分异研究概述. 植物生态学报 30, 504–513.
- 叶诺楠, 沈娜娉, 商天其, 高洪娣, 管杰然, 伊力塔 (2017). 浙江瑞安公益林群落结构及其与环境的相关性. 植物学报 52, 496–510.
- 虞晓红, 李贤伟, 白降丽 (2005). 我国植被数量分析方法的研究概况和发展趋势. 生态学杂志 24, 448–451.
- 臧润国, 井学辉, 丁易, 成克武, 白志强, 张新平, 郭仲军, 张炜银 (2010). 新疆阿尔泰山小东沟林区木本植物群落数量分类、排序及其环境解释. 林业科学 46(2), 24–31.
- 曾程, 沈月琴 (2015). 产权价值下征占用林地评估方法——以浙江省临安市为例. 浙江林业科技 35(1), 80–84.
- 张华柳, 伊力塔, 余树全, 余小龙, 陈亚峰, 张朋伟 (2011). 嵊州市公益林生物量及生态效益价值评价. 林业资源管理 (1), 78–85.
- 张金屯 (2011). 数量生态学(第2版). 北京: 科学出版社. pp. 234–240.
- 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 张斌, 程佳佳, 田世广 (2011). 庞泉沟自然保护区华北落叶松林的自组织特征映射网络分类与排序. 生态学报 31, 2990–2998.
- 张荣, 刘彤 (2012). 古尔班通古特沙漠南部植物多样性及群落分类. 生态学报 32, 6056–6066.
- 张文静, 张钦弟, 王晶, 冯飞, 毕润成 (2015). 多元回归树与双向指示种分析在群落分类中的应用比较. 植物生态学报 39, 586–592.
- 张先平, 王孟本, 余波, 肖扬 (2006). 庞泉沟国家自然保护区森林群落数量分类和排序. 生态学报 26, 754–761.
- 赵鹏, 徐先英, 金红喜, 张进虎, 唐卫东, 柴成武, 靳虎甲, 董志玲 (2014). 民勤绿洲荒漠过渡带植物群落数量分类和排序研究. 西北植物学报 34, 364–371.
- 郑超超, 伊力塔, 张超, 余树全, 库伟鹏, 钱逸凡, 凌骅 (2015). 浙江江山公益林物种种间关系及CCA排序. 生态学报 35, 7511–7521.
- 朱国亮, 商天其, 管杰然, 高洪娣, 叶诺楠, 伊力塔 (2017). 缙云县公益林群落数量分类与排序. 浙江农林大学学报 34, 68–77.
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80, 2662–2675.
- Dale MRT, Blundon DJ, Macisaac DA, Thomas AG (1991). Multiple species effects and spatial autocorrelation in detecting species associations. *J Veget Sci* 2, 635–642.
- De'Ath G (2002). Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology* 83, 1105–1117.
- De'Ath G, Fabricius KE (2000). Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81, 3178–3192.
- Evans J (1992). *Plantation Forestry in the Tropics: Tree Planting for Industrial, Social, Environmental, and Agroforestry Purposes*. Oxford: Clarendon Press. pp. 3–15.
- Fukushima K, Usui N, Ogawa R, Tokuchi N (2015). Impacts of moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) inva-

sion on dry matter and carbon and nitrogen stocks in a broad-leaved secondary forest located in Kyoto, western Japan. *Plant Spec Biol* **30**, 81–95.

Henriques RPB, Hay JD (1998). The plant communities of a foredune in southeastern Brazil. *Can J Bot* **76**, 1323–1330.

Hurlbert SH (1969). A coefficient of interspecific association.

Ecology **50**, 1–9.

Okutomi K, Shinoda S, Fukuda H (1996). Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *J Veget Sci* **7**, 723–728.

Purvis A, Hector A (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature* **405**, 212–219.

Community Structure Analysis of a Public Welfare Forest Based on Multivariate Regression Trees

Tianqi Shang¹, Nuonan Ye¹, Haiqing Gao², Hongdi Gao³, Lita Yi^{1*}

¹School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an 311300, China; ²Lin'an Forestry Bureau, Lin'an 311300, China; ³Ecological Management Center, Forestry Department of Zhejiang Province, Hangzhou 310020, China

Abstract To reveal the species diversity and interspecific relations among dominant species of a public forest community under different habitat types, we studied 125 fixed plots of the Public Welfare Forest of Lin'an city by the multiple regression tree (MRT) method. Species diversity index and interspecific association coefficient were used to explore the structural characteristics of different communities. The 125 typical plots of the forest were divided into 5 types by MRT. The species diversity index did not differ among type I, type II, type III and type V. The species diversity index for type III was the highest, and that of type IV was significantly lower than the others. The slope had a more profound effect on the species diversity index than did elevation. The highest stability layer was the arborous layer in the study area, and bamboo invasion was most likely a key factor seriously affecting the stability of five types. This study can provide a theoretical basis for the classification management of a public forest in Lin'an city and can be a reference for quantitative structure study of regional public forest communities.

Key words multivariate regression trees, species diversity, interspecific association, bamboo invasion, public welfare forest

Shang TQ, Ye NN, Gao HQ, Gao HD, Yi LT (2018). Community structure analysis of a public welfare forest based on multivariate regression trees. *Chin Bull Bot* **53**, 238–249.

* Author for correspondence. E-mail: yilita@126.com

(责任编辑: 朱亚娜)

附录1 临安市公益林125个样地基础信息表

Appendix 1 Basic information of 125 plots of Lin'an public welfare forest
<http://www.chinbullbotany.com/fileup/PDF/t17088-1.pdf>