

五针白皮松在群落演替过程中的种间联结性分析

张志勇^{1 2} 陶德定¹ 李德铎^{1*}

1 (中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

2 (江西农业大学农学院, 南昌 330045)

摘要: 通过方差分析、 χ^2 检验和共同出现百分率 PC 等的计算, 对五针白皮松 (*Pinus squamata*) 分布的群落中主要树种间的种间联结性进行了定量分析。研究结果表明 2 个五针白皮松分布的群落总体种间关联性为显著正相关, 其中半阳坡上的群落为正相关, 阴坡上的群落为显著正相关。由于半阳坡上的群落为针阔叶混交林, 而阴坡上的群落为常绿阔叶林, 表明五针白皮松分布的群落有从针阔叶混交林向常绿阔叶林演替的趋势。 χ^2 检验和共同出现百分率 PC 的结果说明, 阴坡群落的树种间有较密切的正相关, 五针白皮松与其他树种总体上无关联性, 表明五针白皮松是一个阳性先锋树种, 它与其他物种的共同出现往往是由于随机的因素。同时, 通过五针白皮松年龄结构并联系云南松 (*Pinus yunnanensis*) 与其他物种关系的分析得出结论, 五针白皮松的濒危状况可能是在长期的植被演化过程中被阔叶树种排挤所造成的。

关键词: *Pinus squamata*, 群落演替, 种间联结

中图分类号: Q 948.15⁺4

文献标识码: A

文章编号: 1005-0094(2003)02-0125-07

An analysis of interspecific associations of *Pinus squamata* with other dominant woody species in community succession

ZHANG Zhi-Yong^{1 2}, TAO De-Ding¹, LI De-Zhu^{1*}

1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204

2 Agricultural College, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045

Abstract: *Pinus squamata* is an extremely endangered pine from northeast Yunnan Province of China, which was reported from only one locality where there are 32 individuals in the field. In order to analyze its ecological relationships with other trees and shrubs, a series of techniques, including analysis of variance, χ^2 test and percentage of co-occurrence, were used to analyze interspecific associations of dominant woody species in communities with *P. squamata*. The results indicated significantly positive correlation of the association of overall woody species in the two communities with *P. squamata*. There is also significantly positive correlation in the community on the north facing slope, but only a positive correlation in the community on the south-west facing slope. Considering that the community on the south-west facing slope is mixed coniferous and broad-leaved forest and that on the north facing slope is evergreen broad-leaved forest, the results imply that the communities with *P. squamata* may be in succession from mixed coniferous and broad-leaved forest to evergreen broad-leaved forest. Combined with the data of χ^2 test and percentage of co-occurrence, we conclude that *P. squamata* has no significant correlation with other woody species, and its co-occurrence with other trees may be by chance. Finally, its requirements for survival may be threatened by evergreen broad-leaved woody species.

Key words: *Pinus squamata*, community succession, interspecific association

植物群落是由在时间和空间上彼此相关联的
共存物种组成的, 群落中各物种间的关系决定着群

落的结构特征和群落的动态。种间联结(interspecific association)是指不同物种在空间上的相互关联

性,通常是由于群落生境的差异影响了物种的分布而引起的(王伯荪等,1995;Greig-Smith,1983)。这种联结性是对各物种在不同生境中相互影响、相互作用所形成的有机联系的反映,测定不同种个体间的联结性的大小,对研究群落动态和物种间的相互作用具有重要意义。

五针白皮松(*Pinus squamata*)是20世纪90年代发现的仅分布于我国云南省巧家县的珍稀树种(李乡旺,1992),目前天然状态下仅剩立木32株、幼苗4株,1999年被列为国家一级保护植物^①。五针白皮松隶属松属(*Pinus*)白松亚属(subgen. *Strobilus*)白皮松组(sect. *Parrya*)白皮松亚组(subsect. *Gerardianae*) (Price et al., 1998),是一种古老的树种,具有重要的研究价值和潜在的观赏和材用等经济价值。邓莉兰等(1995)曾对五针白皮松的一些群落学基本特征作了初步调查,但未深入调查和讨论该群落各树种间的关系和群落的动态,尤其是五针白皮松与群落中其他主要树种的关系以及它在群落演替中的作用。本文拟通过对五针白皮松种群与其他主要树种间的总体关联性分析、成对物种间联结性 χ^2 检验和共同出现百分率PC的测定,用静态的空间联结性来探讨五针白皮松分布的群落动态以及群落中各主要树种间,尤其是五针白皮松与其他树种间的相互关系,以期在五针白皮松种群的保护和重建提供科学依据。

1 研究地区自然概况

五针白皮松分布在我国云南省巧家县新华镇杨家湾村(半阳坡)和中寨乡富山村(阴坡)交界的山脊两侧(103°00'E, 26°54'N, 海拔2000~2200 m)。邓莉兰等(1995)根据巧家县有关气象资料推算,五针白皮松生长地年降雨量1200~1300 mm,雨季集中在5~10月,年均气温15℃,极端高温38℃,极端低温-5℃,大于10℃的年积温为3166.3℃,年日照时数为1600 h,大于10℃的有效光照时数为809.5 h。土壤主要为发育在玄武岩基质上的黄棕壤和红壤,土层厚度136~107 cm,土壤肥力中等,pH值在6.0~6.5之间。植被类型为云南松(*Pinus yunnanensis*)-华山松(*P. armandii*)-五针白皮松-滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucooides*)林(半阳坡)和滇青冈-滇栎(*Lithocarpus dealbatus*)-五针白皮松林(阴坡),人为干扰在半阳坡处比阴坡严重。

2 研究方法

2.1 取样方法

种间联结测定的精确性在很大程度上取决于取样面积和取样数目。对南亚热带常绿阔叶林种间测定研究表明,在南亚热带,取样面积为100 m²,取样数目30~50个样方较为适宜(彭少麟,王伯荪,1985)。由于同处亚热带,我们采用了这种取样方法,即在五针白皮松立木附近随机设置31个10 m × 10 m样方,但并非每一个样方内都包含五针白皮松植株,其中半阳坡15个,阴坡16个。在样方内分别调查树种的种类和数量。

2.2 测度方法

2.2.1 多物种间的总体关联性检验

根据Schlute(1984)提出的基于出现-不出现数据的方差比例,检验所有样方、半阳坡15个样方和阴坡16个样方的多物种间的总体关联性。计算公式为:

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i), P_i = n_i/N$$

$$S_T^2 = 1/N \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$$

$$VR = S_T^2 / \delta_T^2$$

其中S为总物种数,N为总样方数, T_j 为样方j内出现的研究物种的总数, n_i 为物种i出现的样方数,t为样方中种的平均数。

$VR > 1$ 表示物种间表现出正的关联, $VR < 1$ 表示物种间存在负的净关联。种间的正负关联可以相互抵消。采用统计量 W ($W = N \cdot VR$)来检验VR值偏离1的显著程度。例如W落入由下面 χ^2 分布给出的界限内的概率有95%, $\chi_{0.95,N}^2 < W < \chi_{0.05,N}^2$ 。

2.2.2 成对物种间联结性检验—— χ^2 检验

根据所有样方得出的2 × 2列表,由 χ^2 确定被测成对种间的联结性,由于取样的非连续性,常用Yates的连续性校正公式计算 χ^2 值(Mueller-dombois & Ellenberg, 1986;王伯荪,彭少麟,1985;Greig-Smith, 1983),公式为:

$$\chi^2 = \frac{N(|ad - bc| - N/2)^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)}$$

^①国家林业局,农业部令(第4号)。国家重点保护植物名录(第一批)。1999年9月9日。

式中, N 为取样总数, a 为 2 个种都出现的样方数, b 为种 A 出现但种 B 不出现的样方数, c 为种 B 出现但种 A 不出现的样方数, d 为 2 个种都不出现的样方数。种间联结显著性判定采用以下标准(张思玉, 郑世群, 2002):

当 $\chi^2 < \chi_{0.01, 1}^2 = 2.706$, 种间独立; 当 $\chi_{0.01, 1}^2 \leq \chi^2 < \chi_{0.05, 1}^2 = 3.841$ 时, 种间有一定的联结性; 当 $\chi^2 \geq \chi_{0.05, 1}^2$ 时, 种间有显著的联结性。由于 χ^2 本身没有负值, 判定正、负联结的方法是: 当 $ad > bc$ 时为正联结, 反之则为负联结。

2.2.3 种间共同出现百分率 PC 的测定

种间共同出现百分率 PC 的计算公式为(王伯荪, 彭少麟, 1985):

$$PC = \frac{a}{a+b+c} \times 100\% \quad (a, b, c \text{ 的意义同前})$$

以上各指标的计算中, 群落中出现的木本植物并没有全部参与计算, 只有在 31 个样方中至少出现 3 次的树种才参与分析, 因此保留了 41 个树种作为两个群落的主要树种。

3 结果与分析

3.1 主要树种间的总体关联分析

从主要树种的总体关联分析的结果(表 1)可以看出, 两个五针白皮松分布的群落中所有主要树种间呈现显著正相关, 阴坡的群落主要树种间也表现出显著正相关, 而半阳坡上的群落树种间的正相关却没有达到显著的水平。从群落类型来看, 半阳坡为云南松、华山松、五针白皮松和一些常绿阔叶树种如滇青冈、滇石栎组成的针阔叶混交林, 阳性针叶树的覆盖有利于阔叶树种的生长, 因此各树种表现出一定的正相关性。相对而言, 阴坡的群落类型是以滇青冈、滇石栎为主的常绿阔叶林, 混杂少量的云南松、五针白皮松等针叶树种, 这种群落在当地是顶极群落。一般来说, 顶极群落是某一气候带内各种植物长期相互作用的产物, 各种植物间有着密切的相互关系, 因此各种植物表现出强烈的正相关。我们的结果正好符合这种规律。周先叶等(2000)对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结果表明: 当群落处于针阔叶混交林阶段时, 群落中各树种表现一定的正相关, 但达不到显著的程度; 而在中生性常绿阔叶林中, 各树种间的总体关联性则达到显著的正相关。我们的结果支

持了他们的分析。

3.2 主要树种种对间的关联性

种间联结的 χ^2 检验是群落物种间关联性分析中应用较为广泛而有效的参数(王伯荪, 彭少麟, 1985)。五针白皮松在 2 个群落中 χ^2 检验达到显著的种对列于表 2。从表 2 的数据可以看出, 正联结达到显著水平的有 46 个种对, 远远大于负联结显著的 26 个种对。由此可见, 由 VR 值得出的 2 个群落中各树种总体正相关的结论是有一定根据的。但是在这些 χ^2 检验显著的种对中, 没有一对包含了五针白皮松, 也就是说, 五针白皮松与其他树种间没有很大的相关性。实际上, 五针白皮松与所有其他树种之间都未达到相关水平, 即 $\chi^2 < 2.706$ 。

3.3 主要树种间共同出现的百分率 PC

PC 值是用来测定物种间正联结程度强弱的指标, 其值为 [0, 100%], PC 值越接近 100%, 表明两物种间的正联结程度越高, 两物种共同出现或不出现的可能性越大, 两物种的生态习性和对环境的需求越一致。五针白皮松种群与其他主要树种组成的 821 个种对的 PC 值见图 1。

在图 1 中, $PC \geq 60\%$ 的仅有 10 个树种对, 但 $40\% \leq PC < 60\%$ 的种对较多, 有 66 对, $20\% < PC < 40\%$ 有 197 对, 其余的 548 对都是 $PC \leq 20\%$ 的种对。相对于 χ^2 值, 五针白皮松与其他树种的 PC 值要稍高一些, 其中五针白皮松和山蚂蝗 (*Desmodium sinuatum*) 的 PC 值高于 60%, 另有 6 个种与五针白皮松的 PC 值介于 40% 到 60% 之间。这种结果, 可能与我们的研究侧重点有关, 因为我们研究的主要目的是探讨五针白皮松与其他树种的关系, 因此在取样时有较多的五针白皮松出现, 而与它共同出现百分率较高的树种均是群落比较常见的灌木树种如山蚂蝗、水红木 (*Viburnum cylindricum*)、马桑 (*Coriaria sinica*)、帚枝鼠李 (*Rhamnus virgata*)、杭子梢 (*Campylotropis macrophylla*)、小叶六道木 (*Abelia parvifolia*) 和大白花杜鹃 (*Rhododendron deconum*)。这种关系从另一方面也反映出五针白皮松与这些灌木间有相似的生境要求或有一定的依存关系。

综合表 2 和图 1 的结果可以发现, χ^2 检验显著正相关、 $PC \geq 60\%$ 的有 10 个种对, 他们分别是滇青冈与大白花杜鹃、滇青冈与厚叶栒子 (*Cotoneaster coriaceus*)、大白花杜鹃与白毛小叶栒子 (*Cotoneaster microphyllus* var. *cochleatus*)、大白花杜鹃与白面杜

表 1 五针白皮松分布的群落中主要树种间的总体关联性

Table 1 The overall association among dominant woody species of communities with *Pinus squamata*

群落 Community	方差比率 VR	检验统计量 W	χ^2 临界值 ($\chi^2_{0.95, N}$, $\chi^2_{0.05, N}$)	测度结果 Result
半阳坡群落 Community on the south-west facing slope	1.353	20.288	(7.261, 24.996)	正相关 Positive correlation
阴坡群落 Community on the north facing slope	1.742	27.865	(7.962, 26.296)	显著正相关 Significantly positive correlation
2 个群落 Two communities	1.750	54.253	(19.281, 44.985)	显著正相关 Significantly positive correlation

表 2 五针白皮松分布的群落中 χ^2 检验显著的种对

Table 2 Significantly correlated woody species pairs in χ^2 test in communities with *Pinus squamata*

联结性 Association	种对* Species pairs
显著正联结 Significantly positive association	2#11 2#14 3#27 3#30 3#32 3#39 4#24 6#7 7#22 11#14 12#41 14#32 19#20 23#42 26#30 27#28 27#30 27#32 27#33 27#39 27#40 28#32 28#36 8#39 30#32 30#33 30#35 30#39 30#40 31#33 31#35 32#34 32#39 32#40 33#35 33#38 33#40 35#38 35#39 35#40 37#38 37#39 38#39 38#40 38#41 39#40
显著负联结 Significantly negative association	2#7 2#10 3#6 3#7 3#20 3#22 6#14 6#30 6#31 6#32 6#33 6#35 6#39 6#40 7#14 10#14 10#27 10#30 10#32 12#14 15#30 15#32 15#33 20#32 20#39 20#40

* :#号连接的是 2 个种的编号,每一树种编号见图 1。The codes of one pair species are connected by #, the code of each tree species is the same as in Fig. 1

鹃(*Rhododendron zaleucum*)、厚叶栒子与白面杜鹃、白面杜鹃与腺毛木蓝(*Indigofera scabrida*)、白头紫云菜(*Strobilanthes leucotricha*)与云南羊蹄甲(*Bauhinia yunnanensis*)、白头紫云菜与尖叶白蜡树(*Fraxinus szaboana*)以及青榨槭(*Acer davidii*)与距圆叶栎木(*Cornus oblonga*) ,所有这些种对中除了大白花杜鹃与白毛小叶栒子出现在半阳坡外,其他的都只在阴坡出现。由此我们不难看出,阴坡的五针白皮松种群实际上是处于一个以滇青冈为主的常绿阔叶林群落中,该群落是此地的顶极群落类型。群落的组成是长期演化的产物,因此,群落中各树种间,尤其是乔木树种(如滇青冈)和灌木树种(如厚叶栒子、大白花杜鹃)之间存在明显的相互依存的关系。

在 26 个 χ^2 检验显著负相关, $PC \leq 20\%$ 的种对中,有四种情况出现:一种是阳性乔木针叶树种与中性阔叶树种呈负相关,如滇青冈与云南松、滇石栎与云南松,这种情况表明中性常绿阔叶树种与阳性针叶树种的竞争关系,中性常绿阔叶树种最终要取代阳性针叶树种成为群落的主体;第二种情况是阳性针叶树种与耐阴性灌木呈负相关,如云南松与小铁仔(*Myrsine africana*),这是因为耐阴性灌木不适应针叶林下较强的光照所致;第三种情况为常绿或落叶阔叶树种与阳性灌木呈负相关,如滇青冈与马桑

(*Coriaria sinica*)、青榨槭与尖萼金丝桃(*Hypericum acmosepalum*)等,这种情况是因为阳性灌木不耐阴,不能在郁闭度较高的阔叶林内生存造成的;第四种情况是耐阴灌木与阳性灌木呈负相关,马桑与小铁仔、红泡刺藤(*Rubus niveus*)与大白花杜鹃、中华绣线菊(*Spiraea chinensis*)与白面杜鹃等,这种负相关是很容易理解的,主要是因为两类灌木的生态需求有差异。

由以上的分析可以看出,群落总体关联性、 χ^2 检验和共同出现百分率 3 个参数很好地反映了两个群落的总体特征和群落内各个树种间的相互关系,同时也预示着该群落的总体演替方向。

4 讨论

如前所述,我们进行 2 个群落树种间关联性分析的主要目的,是为了探讨濒危物种五针白皮松与其他树种间的相互关系以及 2 个群落演替的总体方向,从而探讨五针白皮松濒危的原因及其生存的最佳条件。种间联结性是对一定时期内植物群落组成物种之间相互关系的静态描述,因此对于顶极群落而言,群落组成物种之间的联结性变化不大;但对于演替群落,随着群落的动态发育,群落的组成物种在群落的不同发育阶段会出现此消彼长的动态变化,

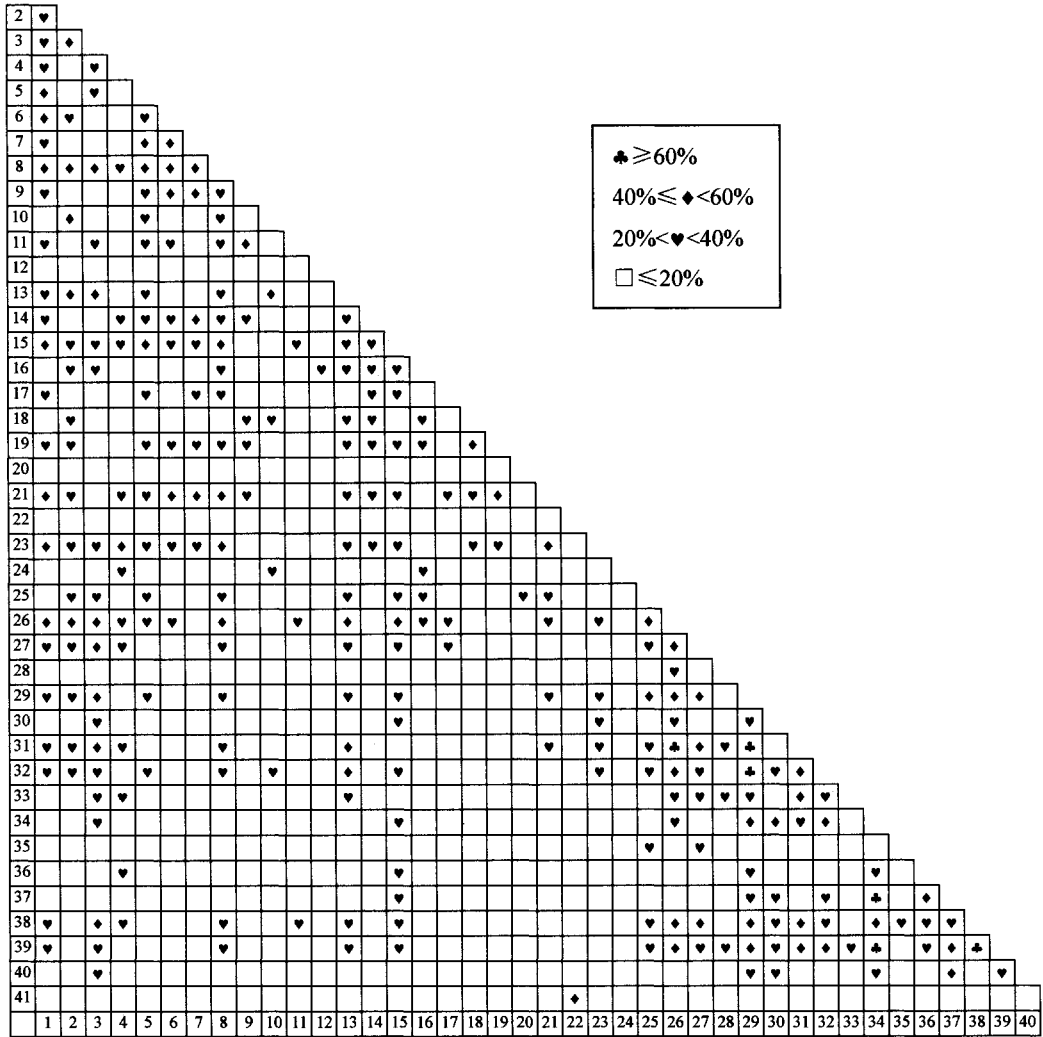


图 1 五针白皮松分布的群落中主要树种间共同出现百分率的半矩阵图

Fig. 1 The semi-matrix diagram about the percentages of co-occurrence of dominant woody species pairs in communities with *Pinus squamata*

1, 五针白皮松 *Pinus squamata*; 2, 滇石栎 *Lithocarpus dealbatus*; 3, 滇青冈 *Cyclobalanopsis glaucooides*; 4, 光叶高山栎 *Quercus re- hderiana*; 5, 水红木 *Viburnum cylindricum*; 6, 马桑 *Coriaria sinica*; 7, 云南松 *Pinus yunnanensis*; 8, 山蚂蝗 *Desmodium sinuatum*; 9, 红泡刺藤 *Rubus niveus*; 10, 椴木石楠 *Photinia davidsoniae*; 11, 水麻 *Debregeasia edulis*; 12, 灰色木蓝 *Indigofera cinerascens*; 13, 小铁仔 *Myrsine africana*; 14, 中华绣线菊 *Spiraea chinensis*; 15, 帚枝鼠李 *Rhamnus virgata*; 16, 糙叶杜鹃 *Rhododendron scab- rifolium*; 17, 细柄花椒 *Zanthoxylum esquirolii*; 18, 野拔子 *Elsholtzia rugulosa*; 19, 尖萼金丝桃 *Hypericum acmosepalum*; 20, 狭叶小漆树 *Toxicodendron delavayi* var. *angustifolium*; 21, 杭子梢 *Campylotropis macrophylla*; 22, 红雾水葛 *Pouzolzia sanguinea*; 23, 小叶六道木 *Abelia parvifolia*; 24, 密叶小檗 *Berberis davidii*; 25, 小果南烛 *Lyonia ovalifolia*; 26, 大白花杜鹃 *Rhododendron deco- num*; 27, 白毛小叶栒子 *Cotoneaster microphyllus* var. *cochleatus*; 28, 锥腺樱桃 *Cerastus conadenia*; 29, 厚叶栒子 *Cotoneaster cori- aceus*; 30, 短尾鹅耳枥 *Carpinus londoniana*; 31, 白面杜鹃 *Rhododendron zaleucum*; 32, 腺毛木蓝 *Indigofera scabrida*; 33, 软条七蔷薇 *Rosa henryi*; 34, 白头紫云菜 *Strobilanthes leucotricha*; 35, 云南山梅花 *Philadelphus delavayi*; 36, 刺柏 *Juniperus formosa- na*; 37, 云南羊蹄甲 *Bauhinia yunnanensis*; 38, 青榨槭 *Acer davidii*; 39, 距圆叶榉木 *Cornus oblonga*; 40, 尖叶白蜡树 *Fraxinus szaboana*; 41, 漆 *Toxicodendron vernicifluum*

不同物种的群落功能及其相互关系也会随之发生变化,种间联结性将发生或多或少的变化。虽然种间联结性是对物种之间静态关系的描述,但这种关系不仅包括空间分布关系,同时也隐含物种之间的功

能关系。因此,种间联结性研究对于认识特定群落内濒危物种的群落结构和功能地位有一定帮助,同时也在一定程度上,该研究对于寻求濒危物种的关系物种也会有一定帮助(史作民等,2001)。从我们的

分析结果来看,两个群落主要树种间呈明显的正相关,其中半阳坡上的群落呈正相关,阴坡上的呈显著正相关。但是,五针白皮松与其他树种间总体呈现出不相关,说明它是一个阳性先锋树种,在群落演替的初期,它与其他阳性植物最先占领裸地,由于演替初期群落内植物间竞争比较微弱,各种植物间表现出弱的相互关系,随着旱生群落向中生群落的演替,阳性树种必然被耐阴的中生树种所取代,因此在群落演替的某些阶段,阳性树种与中生树种间会表现出负相关。如本研究中的云南松与滇青冈就呈显著负相关,五针白皮松与群落内的中生树种间没有表现出负相关,而只表现出不相关,可能是五针白皮松个体数太少,没有充分表现出应有的生态学规律。值得注意的是,从半阳坡群落到阴坡群落总体关联性的变化,反映了从针阔叶混交林到常绿阔叶林的自然演替趋势。在这种趋势下,阳性针叶树种必然被排挤出去,云南松与滇青冈呈显著负相关,可能从一个侧面反映了这一点。从五针白皮松的年龄结构来看,大部分个体都达到30年以上,10年以下的幼树根本没有,反映出五针白皮松种群更新不良。相反,耐阴的阔叶树种滇青冈和滇石栎则有非常丰富的幼树。所以,从种群的发展动态来看,五针白皮松将必然退出该群落。

Millar(1993)在分析始新世对松属植物演化的影响时提出过一个重要的假说,认为松属植物大约在中生代中期起源于北半球的中纬度地区,晚白垩纪时松属植物向东、西两个方向扩展到整个劳亚古陆,并在亚洲、北美和欧洲得到高度分化。但第三纪以后,北半球大部分地区温暖湿润的热带亚热带气候环境有利于被子植物的生长,很多松属和其他裸子植物为被子植物取而代之,少量的种类被迫迁移到中纬度的高海拔地区,形成众多的松属植物“避难所”,而五针白皮松所归属的白皮松亚组的几个种类被迫迁移到南提特斯避难所(southern Tethys refugium)。由于我国第四纪地貌和古地理环境与晚第三纪相差不大,各地区植物群面貌也与上新世基本相同,而地处我国西南部的云南,在第四纪时植物区系受寒冷气候变化的影响不显著(李文漪,1998),所以五针白皮松可能自第三纪以后再也没有遇到大面积的适于它生长的凉爽干燥的气候条件从而在与被子植物的竞争中取得优势。本文的结果从群落学的角度说明,在温暖湿润的地区被子植物

的适应性远远高于松属植物,因此,它们必然在稳定的群落中占主导地位。五针白皮松现在的濒危状况,就是在长期的植被演替和生物演替过程中逐步被适应性更强的被子植物(如本文中的阔叶树种)所排挤造成的。谢宗强和陈伟烈(1999)在分析银杉(*Cathaya argyrophylla*)的濒危原因时也指出,在现代气候条件下,银杉多与阔叶树混生,常受到阔叶树种的荫蔽,林下更新不良。因此,我们在保护工作中应该考虑到这一点,即在五针白皮松分布的群落内要尽可能去除不必要的阔叶树幼苗、灌木和草本植物,为五针白皮松的生长和更新提供良好的生态环境。

致谢 本文野外考察得到云南省巧家县林业局的大力协助,国际树木研究院 Zsolt Debreczy 博士提出了很好的建议,江西农业大学林学院徐海云同学在数据分析中提供了有益的帮助,在此深表谢意。

参考文献

- Deng L-L(邓莉兰), Lu S-J(陆素娟), Fan G-S(樊国盛) and Li X-W(李乡旺). 1995. Some community characteristics of *Pinus squamata*. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 3(4): 76 - 78. (in Chinese)
- Greig-Smith P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. Blackwell Science Publication, Oxford, 154 - 162.
- Li W-Y(李文漪). 1998. *Quaternary Vegetation and Environment of China* (中国第四纪植被与环境). Science Press, Beijing, 215 - 216. (in Chinese)
- Li X-W(李乡旺). 1992. A new series and a new species of *Pinus* from Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 14(3): 258 - 260. (in Chinese)
- Millar C. I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 471 - 498.
- Mueller-Dombois D. and Ellenberg H. 1974. [translated by Bao X-C(鲍显诚), Zhang S(张绅), Yang B-S(杨邦顺), Jin Z-Z(金振洲), Tang T-G(唐廷贵) and Yao B-J(姚壁君). 1986]. *Aims and Methods of Vegetation Ecology* (植被生态学的目的和方法). Science Press, Beijing, 254 - 260. (in Chinese)
- Peng S-L(彭少麟) and Wang B-S(王伯荪). 1985. The measured technique of interspecific association of the lower subtropical evergreen broad-leaved forest. II. The sample technique. *Tropical and Subtropical Forest Ecosystem* (热带

- 亚热带森林生态系统研究), 1(3): 167 - 173. (in Chinese)
- Price R. A., Liston A. and Strauss S. H. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. In: Richardson D. M. (ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 49 - 68.
- Schluter D. 1984. A variance test for detecting species association with some example applications. *Ecology*, **65**(3): 998 - 1005.
- Shi Z-M(史作民), Liu S-R(刘世荣), Cheng R-M(程瑞梅) and Jiang Y-X(蒋有绪). 2001. Interspecific association of plant populations in deciduous broad-leaved forest in Bao Tianman. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), **37**(2): 29 - 35. (in Chinese)
- Wang B-S(王伯荪), Li M-G(李鸣光) and Peng S-L(彭少麟). 1995. *Phytopopulology*(植物种群学). Guangdong Higher Education Press, Guangzhou. (in Chinese)
- Wang B-S(王伯荪) and Peng S-L(彭少麟). 1985. Studies on the measuring techniques of interspecific association of lower subtropical evergreen broad-leaved forests. I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*(植物生态学与地植物学丛刊), **9**(4): 274 - 285. (in Chinese)
- Xie Z-Q(谢宗强) and Chen W-L(陈伟烈). 1999. The endangering causes and preserving strategies for *Cathaya argyrophylla*, a plant endemic to China. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), **23**(1): 1 - 7. (in Chinese)
- Zhang S-Y(张思玉) and Zheng S-Q(郑世群). 2002. Study on interspecific associations of main shrub populations in *Al-sophila spinulosa* community in Yongding County, Fujian. *Acta Botanica Yunnanica*(云南植物研究), **24**(1): 17 - 22. (in Chinese)
- Zhou X-Y(周先叶), Wang B-S(王伯荪), Li M-G(李鸣光) and Zan Q-J(詹启杰). 2000. An analysis of interspecific associations in secondary succession forest communities in Heishiding Natural Reserve, Guangdong Province. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), **24**(3): 332 - 339. (in Chinese)

(责任编辑: 孙大川)