

浙江天童灌丛群落中优势种群的
年龄结构和分布格局^{*}

张光富

(南京师范大学生命科学学院, 南京 210097)

摘 要: 采用每木调查法、时空互代法和相邻格子样方法研究浙江天童地区灌丛群落中 4 个优势种群的年龄结构和分布格局。结果表明: 从年龄结构上看, 山矾为稳定型种群, 木为衰退型种群, 苦槠、白栎为增长型种群; 从分布格局上看, 木为随机分布, 其余 3 种为集群分布。

关键词: 灌丛群落; 年龄结构; 分布格局; 天童

中图分类号: Q948.12⁺1 文献标识码: A 文章编号: 1000-470X(2001)03-0233-08

Studies on the Age Structure and Spatial Pattern of
Dominant Populations from Tiantong
Shrub Community in Zhejiang Province

ZHANG Guang-Fu

(College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210097, China)

Abstract: By applying the contiguous grid quadrats, the technique of censusing every individual, with the time specific method for life-table analysis, it has been studied about the size structure and spatial patterns of dominant populations from Tiantong shrub community in Zhejiang Province. The results show that *Symplocos sumuntia* is a stable population; *Loropetalum chinense* is a declining population; *Castanopsis sclerophylla*, *Quercus fabri* are increasing populations. Based on analyzing the spatial patterns of these dominant populations, it is shown that only *Loropetalum chinense* population is of random distribution type while the other populations are of contagious distribution types.

Key words: Shrub community; Age structure; Spatial pattern; Tiantong

种群的年龄结构(Age structure of population)是指种群内不同年龄的个体数量的分

收稿日期: 2000-07-16, 修回日期: 2001-02-19。

基金项目: 国家自然科学基金项目(No: 39770129)。

^{*} 作者简介: 张光富(1970-), 男, 博士, 副教授, 现从事植物学和生态学研究。

布情况。研究种群的年龄结构不仅可以反映种群内不同龄级个体的组配状况,而且还可以反映种群的数量动态、种群与环境的相互关系及其在群落中的作用和地位。种群分布格局(Spatial pattern of population)是指种群个体在植物群落中的空间分布,它是种群自身的特性、种间关系以及环境条件综合作用的结果^[1]。优势种群以其在群落中的重要性而占据主导地位,探讨优势种群的分布格局和发展动态对于认识群落的发生与演替有着非常重要的意义,因为从一定的程度上说,群落的演替可以看成是不同种群之间的消长与更迭。近年来,对于亚热带常绿阔叶林中优势种群的年龄结构、分布格局的研究已有不少报道^[2-4],但对亚热带次生灌丛则缺乏同类研究。笔者自1997年以来,选取浙江天童地区分布面积最大、最为典型的苦槠+白栎(*Castanopsis sclerophylla*+*Quercus fabri*)灌丛群落为研究对象,研究了其中4个优势种群即苦槠、白栎、山矾(*Symplocos sumuntia*)和木(*Loropetalum chinense*)的年龄结构和分布格局。

1 自然概况

研究区域为浙江鄞县天童山区,地理位置29°48'N, 121°47'E。这里的山峰海拔一般为300 m左右,最高峰太白山顶653.3 m。该区属于典型亚热带气候,全年温暖湿润,年平均气温16.2℃,最热月(7月)平均气温28.1℃,极端最高气温38.7℃。最冷月(1月)平均气温4.1℃,极端最低气温-8.5℃。全年无霜期237.8 d, 10℃的活动积温为5166.2℃,年平均降水量1551 mm,年蒸发量1320.1 mm。年相对湿度约85%。土壤为黄红壤^[5]。

常绿阔叶林是本区的地带性植被,但在保护区的外围地区由于人为活动的影响,常常退化为次生灌丛植被,并且分布相当广泛。经全面踏查,灌丛群落样地选在天童山西侧的天龙园内,共设两组(T组和Q组),每组9个,每个样地大小为5 m×10 m。样地海拔210 m,坡度15°,坡向SW30°。灌木层高度1.5~5.6 m,盖度85%~95%。优势种类主要有苦槠、白栎、山矾、木等。灌丛群落的结构分为灌木层、草本层和藤本植物。

2 研究方法

将样地组T和Q分别用样绳划成36个5 m×2.5 m的小样方,进行每木调查。鉴于该区灌丛中不少种类萌生力很强,因此调查时将每一萌生植株作为计算单位单独统计^[2,6],并与样地中实生植株的统计结果加以汇总。灌丛群落中的优势种群根据样地中各种类的重要值来确定^[5]。以时空互代法来研究种群的年龄结构,但在具体划分径级时作了相应的调整(见下文)。以相邻格子样方法来研究种群的分布格局。

2.1 优势种群年龄结构的划分

由于立木种群的年龄结构在野外不易测定,通常采取空间代替时间的方法,即用立木的大小级来代替不同的年龄结构。立木的划分最早由H. J. Lutz(1930)提出,我国学者曲仲湘教授(1952)沿用该法,将立木径级划分为5级,并已得到广泛应用。然而,由于在我国不同地区,气候、植被类型等都存在着差异,一些学者在具体研究中对径级的大小作了适当调整。笔者依据野外实地调查及查阅的相关文献资料^[2,7,8],以亚热带地区灌木种类所能达到的最大径级作为第Ⅰ级,其余径级基本上按比例划分,即Ⅰ级:高度<33 cm;Ⅱ级:高度33 cm,胸径<1 cm;Ⅲ级:1.0 cm<胸径<2.5 cm;Ⅳ级:2.5 cm<胸径<5.0 cm;Ⅴ级:胸径≥5.0 cm。

2.2 分布格局的计测

种群水平空间分布格局的数学模型较多。本文选用方差均值比率法来加以判定。该方法的基础是,在泊松分布中,方差(S^2)与均值(\bar{X})之比等于 1; 如果 S^2 / \bar{X} 的值大于 1, 则为集群分布; S^2 / \bar{X} 的值小于 1, 则为均匀分布。具体计算公式如下:

$$S^2 = \frac{\sum X^2 - (\sum X)^2 / n}{n - 1}, \bar{X} = \sum X / n。$$

实测值与预期值的偏离程度采用 t 检验来确定。

$$t = \frac{\text{实测值} - 1}{\text{标准误}} = \frac{S^2 / \bar{X} - 1}{S}, S = \frac{2}{n - 1}。$$

n 为样方数, $n - 1$ 为自由度。

计测分布格局时, 同时结合平均拥挤指数、负二项式指数、丛生指数和聚块性指数^[1, 9]。

3 结果与分析

3.1 优势种群的年龄结构与动态

将样地 T 和样地 Q 中 4 个种群的大小结构分别加以整理, 结果见图 1、图 2。为了进一步研究优势种群的结构动态, 同时建立它们的存活曲线加以分析 (见图 3、图 4), 通过对天童灌丛群落优势种群的结构图及其种群存活曲线的比较与分析 (图 1 ~ 图 4), 可以直观地看出:

(1) 山矾种群的 5 个龄级都有分布, 年龄结构完整。大小结构表现出明显的金字塔形, 它的基部较宽, 顶部则较狭窄, 这表明幼年个体的储备丰富, 属于稳定型种群结构。它的存活曲线略呈弧形。各龄级中均有不少萌生植株。

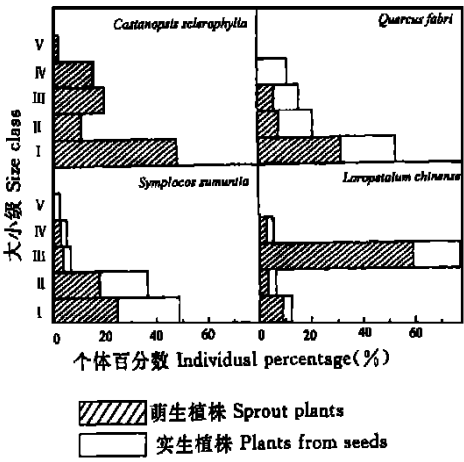
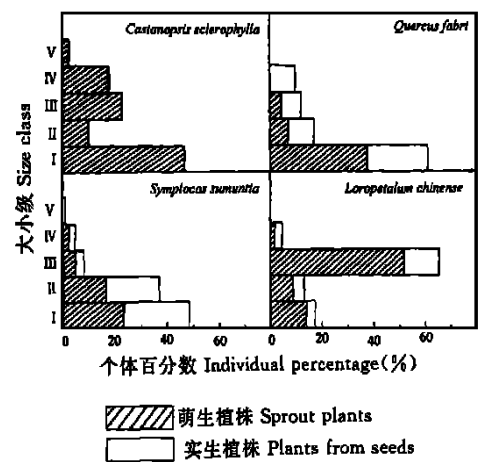


图 1 天童灌丛群落中优势种群的大小级结构(样地 T)
Fig. 1 The size structure of dominant populations in Tiantong shrub community (Plot T)

图 2 天童灌丛群落中优势种群的大小级结构(样地 Q)
Fig. 2 The size structure of dominant populations in Tiantong shrub community (Plot Q)

(2) 木种群中缺乏 级的个体, 年龄结构不完整。大小结构为倒金字塔形, 其中 级个体数目占有最大的比例, 级、级的个体数目较少, 更新不良, 这反映出

木种群的年龄结构为衰退型种群。木为常绿灌木种类, 胸径很少有长到 5.0 cm 以上的。在本区的灌丛中, 木种群尽管结实较多, 但在较阴蔽的灌木林下, 很少能萌发为幼苗的, 现存的幼年个体中以萌苗占据大多数, 而且整个幼年个体数量明显不足, 这反映出 木种群在此群落中的过渡性质。木种群的存活曲线为倒“J”形。

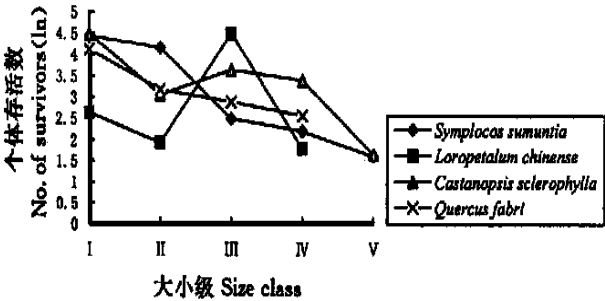


图 4 天童灌丛群落中优势种群的存活曲线(样地 Q)
Fig. 4 The survivorship of dominant populations in Tiantong shrub community(Plot Q)
曲线呈“S”形。

(4) 白栎只有 4 个龄级, 大小结构呈金字塔形, 存活曲线近似直线型。白栎为落叶小乔木, 在灌丛群落中, 因长期遭到人为的干扰和破坏而沦为灌木, 表现出较强的萌蘖性质。且结实的树龄提早, 在调查样地中已经结实, 但从种群结构图上看, 仍然缺乏 级个体。次生灌丛群落属于退化生态系统, 与常绿阔叶林相比, 样地内的生境条件较为恶劣, 落叶种类的侵入, 其本身便可看作是对不良生境条件的一种指示。除 级个体外不同龄级中均有萌生植株。

3.2 优势种群分布格局的分析

从表 1 可看出, 天童地区灌丛群落中不同优势种群的分布格局是不同的。在样地 T 中, 苦槠、白栎的方差/均值比分别为 1.724、1.580, t -检验结果表明它们的均值都大于 $t_{0.05}^{35}$, 差异显著, 它们的分布格局为集群分布。而 木的方差/均值比为 0.981, t -检验结果表明与 1.0 离差不显著 ($P > 0.05$), 从而判定其分布格局为随机分布。分布格局呈现出这些差异, 既是外界生态环境因子长期综合作用的结果, 也与种群本身的生物学特性有关。在样地调查中发现, 白栎种群结实期的树龄较早, 已经开始结果, 因壳斗科的果实、种子较

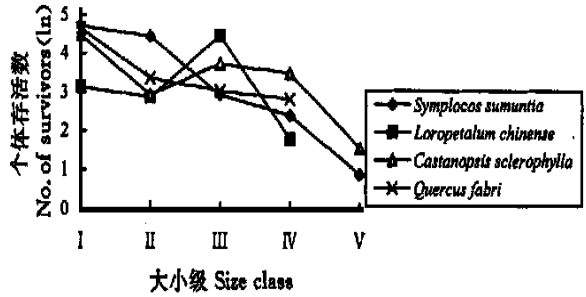


图 3 天童灌丛群落中优势种群的存活曲线(样地 T)
Fig. 3 The survivorship of dominant populations in Tiantong shrub community(Plot T)

(3) 苦槠种群有 5 个龄级的个体分布。从各龄级的比例来看, 呈不规则的金字塔形, 属于增长型种群。它的 级数最多, 级个体最少, 但 级个体数在两个样地中均有不同程度的缺失, 这是由于种内和种间竞争所致。在本区的灌丛群落中, 苦槠种群尚未开花结实, 其幼年个体的补充依靠营养繁殖进行, 所以各龄级的个体均为萌生植株。苦槠的存活

重, 种子的传播一般限于母树周围; 尽管种子的萌发率不是太高, 但萌发的幼苗大多集中在母树周围, 再加上母树的周围也常常以萌蘖方式形成新的个体, 因此通常形成集群分布的格局。从成因上看, 植物种群集群分布的原因是多方面的, 如种子从母株上散布, 幼苗从根茎上长出, 并从母株上蔓延出去, 不同种群间的相互作用以及环境条件的差异等。由于该区的灌丛生长密集, 郁闭度很大, 根据对样地 T 和样地 Q 中不同样地生境的调查和分析, 可以认为生境条件差异不大^[5], 所以导致优势种群分布格局不同的原因主要体现在种子的散布方式与营养繁殖等生物学特性。对于苦槠种群来说, 结实期的树龄一般较大, 在灌丛样地中尚未发现苦槠的结实现象, 但它的萌蘖能力十分强劲, 常常在母株周围形成庞大的多代萌生植株丛。苦槠的集群分布格局主要是由于反复遭到人为的砍伐, 只能借助于萌蘖方式形成簇生的个体群所致。白栎种群尽管也受到人为的干扰, 但因其植物结实期较早, 果实较重等因素而占据主导地位。山矾种群的结实树龄较小, 并且结实率较高, 山矾的果实为核果, 长约 9~10 mm, 果实成熟后常常落在母株周围, 此外山矾也可进行营养繁殖, 所以分布格局也为集群分布。木种群尽管也存在着萌蘖现象, 但它在本区为灌木种类, 在该区灌丛群落中成年个体较多, 并已能结实。木的果实为木质蒴果, 卵圆形, 长约 8~10 mm, 与壳斗科的果实相比, 它的果实形体较小, 重量较轻, 易于传播, 而且在野外调查中发现, 它的结实率较高, 因此它的分布格局为随机分布。

表 1 天童灌丛群落优势种群空间分布格局测定结果
Table 1 The analysis results of the spatial distribution patterns of dominant species in shrub community in Tiantong

样地号 Plot No.	种群名称 Name of population	S^2	\bar{X}	S^2 / \bar{X}	t	测定结果 Result	丛生指标 Index clumping (I)	负二项参数 Negative binomial parameter (K)	平均拥挤指数 Mean crowding index (M)	聚块性指标 Patchiness index (M / \bar{X})
样地 T Plot T	苦槠	8.934	5.182	1.724	3.029	Clump	0.724	7.157	5.906	1.140
	白栎	7.564	4.786	1.580	2.426	Clump	0.580	8.252	5.366	1.121
	山矾	16.571	6.392	2.592	6.659	Clump	1.592	1.628	4.184	1.614
	木	3.642	3.714	0.981	0.079	Poisson	0.019	195.474	3.733	1.005
样地 Q Plot Q	苦槠	9.834	5.054	1.946	3.957	Clump	0.946	5.342	6.000	1.187
	白栎	8.413	3.219	2.614	6.751	Clump	1.614	1.994	4.833	1.501
	山矾	14.259	4.853	2.938	8.107	Clump	1.938	2.504	6.791	1.399
	木	3.526	3.238	1.089	0.372	Poisson	0.089	36.382	3.327	1.027

3.3 优势种群不同年龄级的分布格局动态

采用方差/均值比率法来测定各优势种群不同龄级的分布格局, 结果见表 2~6。从表 2 可看出, 山矾种群的 5 个龄级较齐全, 分布格局从幼龄个体到成年个体, 呈现出明显的规律性变化, 即 级个体和 级个体都为集群分布, 而 级、级、级的个体已呈现出随机分布的格局。这是因为山矾幼龄个体有两个来源: 种子繁殖和萌蘖繁殖。山矾种群的结实树龄较早, 结实率也较高, 大量的种子落在母株周围, 加上山矾较耐荫, 本区灌丛中植物生长密集, 群落的郁闭度较大, 灌木层之下较阴暗, 有利于山矾种子的萌发, 这些幼苗通常围绕在母株周围生长。此外, 山矾种群也具有较强的萌蘖性质, 因此它的幼苗分布为明显的集群分布。随着幼龄个体的生长, 种群个体对环境资源的要求加大, 种内竞争加剧而造

成密度下降, 种群的分布格局也发生变化, 由集群分布变为随机分布。种群在幼年阶段集群密度高有利于个体的存活和发挥群体效应, 而成年个体由于形体增大, 集群密度降低更有利于少数个体获得足够的环境资源。山矾在本区常绿阔叶林中高度一般不超过 3.5 m, 而在灌丛中可高达 5 m, 所以山矾的集聚强度的变化可以看作是一种生态适应。这种适应机制与常绿阔叶林中优势种群如丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、木荷(*Schima superba*) 种群较为相似^[8, 10]。由山矾种群的不同龄级个体的空间分布可知, Ⅰ级幼苗和 Ⅱ级苗木都表现为集群分布, 这两个龄级的个体数目较多, 而 Ⅲ级、Ⅳ级和 Ⅴ级的个体呈现为随机分布, 它们的个体数在整个种群中所占比例较小, 从而致使整个种群表现为集群分布。

表 2 天童灌丛群落中山矾种群的空间分布格局动态
Table 2 Dynamics of spatial distribution pattern of *Symplocos sumuntia* population in Tiantong shrub community

样方号 Plot No.	大小级 Size class	S^2	\bar{X}	S^2 / \bar{X}	t	测定结果 Result
样地 T Plot T		9.762	3.112	3.137	8.940	Clump
		7.834	2.379	3.268	9.487	Clump
		0.604	0.527	1.146	0.611	Poisson
		0.417	0.306	1.363	1.518	Poisson
		0.069	0.068	1.014	0.059	Poisson
样地 Q Plot Q		15.953	2.361	6.757	24.082	Clump
		6.308	1.770	3.564	10.725	Clump
		0.361	0.334	1.081	0.339	Poisson
		0.276	0.250	1.104	0.435	Poisson
		0.143	0.138	1.036	0.151	Poisson

木种群的个体可分为 4 个龄级, 它们的分布格局有着明显的差异。Ⅰ级和 Ⅱ级的个体为集群分布, Ⅲ级和 Ⅳ级的个体为集群分布。不同样地中反映出的趋势一致, 即由集群型转变为随机型。木为阳性种类, 在本区森林植被中一般为灌木, 在成熟的常绿阔叶林中, 其个体数较少, 而在遭到人为或自然破坏的退化生态系统中发育较好, 常见于灌丛群落或山坡林缘。因本区灌丛群落中灌木层之下较为阴暗, 木幼苗更新不良, Ⅰ级幼苗和 Ⅱ级苗木的个体数目较少, 更新方式主要靠营养繁殖进行。尽管它的果实相对其它优势种群来说易于传播, 但在这样的环境下萌发率较低, 幼苗中大多为萌生苗, 所以呈现为集群分布。木种群生长缓慢, 而且极少有个体直立于灌木层之上, Ⅰ级和 Ⅱ级的个体大多斜伸于灌丛之中, 尤其是 Ⅰ级个体, 它们都已经历了较长的生长时期, 经受了多种的外界环境影响, 故多因素的随机作用机率较大^[11]; 同时由于缺乏新的个体补充, 在新个体自疏之后种群也会出现随机分布的格局。由于 Ⅰ级的个体数较多, Ⅱ级、Ⅲ级和 Ⅳ级的个体数较少, 所以整个种群表现为随机分布格局(表 3)。

苦槠种群的径级可分为 5 级, 它的个体数目以 Ⅲ级的个体数目最多, Ⅰ级的个体数目有所缺失, Ⅱ级的个体数最少。它们分布格局测定的结果表明均为集群分布。因在本区灌丛中苦槠尚未达到结实期, 其种群的扩展和繁衍主要依靠萌蘖方式来进行。苦槠为常绿乔木树种, 但在遭到砍伐后常常表现出很强的萌蘖特性, 可以产生许多的分枝, 从而形成簇生的植株丛, 不过在母株的根茎周围也可形成新的个体, 脱离母株而向周围蔓延和扩展种群个体。因此其种群分布格局为集群分布(表 4)。

表 3 天童灌丛群落中 木种群的空间分布格局动态

Table 3 Dynamics of spatial distribution pattern of *Loropetalum chinense* population in T iantong shrub community

样方号 Plot No.	大小级 Size class	S^2	\bar{X}	S^2 / \bar{X}	t	测定结果 Res ult
样地 T Plot T		2. 097	0. 639	3. 282	9. 546	Clum p
		2. 215	0. 491	4. 511	14. 687	Clum p
		2. 594	2. 417	1. 073	0. 305	Poisson
		0. 208	0. 167	1. 246	1. 029	Poisson
样地 Q Plot Q		2. 067	0. 389	5. 314	18. 045	Clum p
		1. 314	0. 194	6. 773	24. 148	Clum p
		2. 608	2. 488	1. 048	2. 001	Poisson
		0. 184	0. 167	1. 102	0. 427	Poisson

表 4 天童灌丛群落中苦槠种群的空间分布格局动态

Table 4 Dynamics of spatial distribution pattern of *Castanop sis sclerophylla* population in T iantong shrub community

样方号 Plot No.	大小级 Size class	S^2	\bar{X}	S^2 / \bar{X}	t	测定结果 Res ult
样地 T Plot T		8. 932	2. 417	3. 695	11. 273	Clum p
		2. 163	0. 526	4. 112	13. 021	Clum p
		5. 704	1. 183	4. 822	15. 992	Clum p
		1. 859	0. 924	2. 012	4. 234	Clum p
		1. 725	0. 132	13. 068	50. 494	Clum p
样地 Q Plot Q		7. 385	2. 445	3. 020	8. 450	Clum p
		2. 076	0. 593	3. 501	10. 464	Clum p
		4. 682	1. 044	4. 485	14. 582	Clum p
		1. 913	0. 828	2. 310	5. 481	Clum p
		1. 494	0. 144	10. 375	39. 226	Clum p

白栎种群的径级可分为 4 级, 各龄级个体的分布格局, 不论是在样地 T 中, 还是在样地 Q 中, 都表现为集群分布。其中以 级的个体数最多, 级的个体数目次之, 级更次之, 级的个体数目最少。白栎为壳斗科落叶小乔木, 果实较重, 传播不远, 种子萌发通常在母株的周围进行, 所以其水平分布格局表现为集群分布(表 5)。

表 5 天童灌丛群落中白栎种群的空间分布格局动态

Table 5 Dynamics of spatial distribution pattern of *Quercus fabri* population in Tiantong shrub community

样方号 Plot No.	大小级 Size class	S^2	\bar{X}	S^2 / \bar{X}	t	测定结果 Res ult
样地 T Plot T		7. 326	2. 917	2. 511	6. 321	Clum p
		1. 852	0. 816	2. 270	5. 314	Clum p
		2. 136	0. 581	3. 676	11. 197	Clum p
		1. 392	0. 472	2. 949	8. 155	Clum p
样地 Q Plot Q		10. 178	1. 691	6. 019	20. 994	Clum p
		2. 318	0. 667	3. 475	10. 356	Clum p
		2. 185	0. 499	4. 379	14. 138	Clum p
		1. 504	0. 361	4. 166	13. 247	Clum p

4 结语

通过对天童灌丛群落中优势种群年龄结构的研究,发现山矾为稳定型种群, 木为衰退型种群,而苦槠和白栎为增长型种群。这表明随着演替的不断深入, 木将被淘汰,山矾将在相当长的时间内不会被其它种类代替,苦槠和白栎则将有所增长。当前该灌丛群落的变化过程应属进展演替。通过对优势种群分布格局的研究,发现 木为随机分布,苦槠、白栎和山矾为集群分布。一般说来,决定种群的分布格局的原因有多方面,比如环境条件的差异,种群之间的相互作用等,但导致本区优势种群分布格局的原因主要是与种子的散布方式及营养繁殖等有关的生物学特性。对灌丛群落中优势种群的年龄结构及分布格局的研究,不仅有助于丰富种群生态学的研究内容,而且对亚热带次生灌丛的经营管理和开发利用具有一定的实践意义。

致谢: 本文承蒙宋永昌教授指导,深表谢忱!

参考文献:

- [1] 王伯荪,李鸣光,彭少麟. 植物种群学[M]. 广州: 广东高等教育出版, 1995. 92—131.
- [2] 陈小勇, 张庆费, 吴化前, 等. 黄山西坡青冈结构与分布格局研究[J]. 生态学报, 1996, **16**(3): 325—327.
- [3] 蔡飞, 钱啸虎. 黄山东坡常绿阔叶林的特征分析[J]. 植物学报, 1993, **35**(10): 799—806.
- [4] 刘玉成, 缪世利. 缙云山常绿阔叶林次生演替优势种群动态[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, **16**(1): 26—34.
- [5] 张光富. 浙江天童地区常绿阔叶林恢复生态学研究: [博士学位论文]. 上海: 华东师范大学, 1999.
- [6] 张光富. 浙江天童山区灌丛群落的物种多样性及其与演替的关系[J]. 生物多样性, 2000, **8**(3): 271—276.
- [7] 黄全, 李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林采伐迹地更新群落的初步分析[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1988, **12**(1): 12—22.
- [8] 刘智慧. 缙云山栲树种群结构和动态的初步分析[C]. 见: 钟章成编著. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988: 281—296.
- [9] 吴宁. 贡嘎山麦吊杉群落优势种群的分布格局及相互关系[J]. 植物生态学报, 1995, **19**(3): 270—279.
- [10] 蔡飞. 演替过程中木荷种群结构和空间分布格局的研究[C]. 见: 朱军主编. 生命科学研究与应用. 杭州: 浙江大学出版社, 1996. 22—28.
- [11] 谢宗强, 陈伟烈, 刘正宇, 等. 银杉种群的空间分布格局[J]. 植物学报, 1999, **41**(1): 95—101.