

天童米槠-木荷群落主要树种的结构及空间格局

杨永川^{1,2,3}, 达良俊^{3,4}, 陈波⁵

(1. 重庆大学三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400045; 2. 重庆大学城市建设与环境工程学院, 重庆 400045;

3. 华东师范大学环境科学系, 上海 200062; 4. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062;

5. 杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036)

摘要:种群的结构和空间格局是植物群落的重要特征。以浙江天童米槠(*Castanopsis carlesii*)-木荷(*Schima superba*)群落为对象,应用永久样方法和每木调查法调查了群落种类组成和结构,并对 10 个主要常绿阔叶树种的种群结构和空间格局进行了分析,种群结构分析包括胸径级结构和垂直层次结构,空间格局分析包括各种不同垂直层次个体的空间分布格局和空间关联,并考虑了空间关联的尺度依赖。所选 10 个种总体 RBA 值达到 81.9%,包含了群落的全部 5 个优势种,SDI 指数除黑山山矾(*Symplocos heishanensis*)为正值外,其余 9 种皆为负值,各个种在垂直空间上占据了不同的位置。不同种之间以及同种不同层次之间表现出复杂多样的分布格局,体现出多级复合分布特征,但多数种整体上表现为集群分布或基本分布成分为个体群。空间关联在不同种之间、同种不同层次之间以及不同空间尺度上发生了分化,随尺度的增加,正关联增加而负关联减少。各个物种通过占据不同的水平和垂直空间,并采取不同的生活史对策,在群落中得以共存,从而导致了群落高的生物多样性的形成和维持。

关键词:常绿阔叶林; 种群结构; 空间分布格局; 空间关联; 尺度依赖

文章编号:1000-0933(2006)09-2927-12 **中图分类号:**Q143, Q948, S718.5 **文献标识码:**A

Population structure and spatial patterns for the main tree species in *Castanopsis carlesii*-*Schima superba* community in Tiantong, Zhejiang Province, China

YANG Yong-Chuan^{1,2,3}, DA Liang-Jun^{3,4}, CHEN Bo⁵ (1. Key Lab. of Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment (Chongqing University), Ministry of Education, Chongqing 400045, China; 2. Faculty of Urban Construction and Environmental Engineering, Chongqing University, Chongqing 400045, China; 3. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 4. Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200062, China; 5. School of Life Science, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(9): 2927 ~ 2938.

Abstract: Population structure and spatial patterns are important characteristics of plant communities and they can reveal ecological characteristics of the species. This study was carried out in the evergreen broad-leaved forest of Tiantong (29°48'N, 121°47'E) with *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* as the most important dominant species. The floristic composition and community structure were investigated using quadrat method and every-tree measuring method, and then population structure, spatial distribution and spatial association of individuals in different layers for 10 main tree species were analyzed.

The total relative basic area (RBA) of the 10 species, including the 5 dominant species of the community, was over 81.9%. The size distribution index (SDI) was negative and relative low except for *Symplocos heishanensis* which had a positive value. The species occupied different vertical space, however, *C. fargesii* which distributed in its northern boundary lacked the sub-tree layer to some extent, while *Lithocarpus harlandii*, *Cyclobalanopsis gracilis* and *C. nubium* whose most suitable sites located in the mid-

基金项目:国家重点基础发展研究资助项目(G2000046801); 国家自然科学基金重点基金资助项目(No. 30130060)

收稿日期:2005-10-15; **修订日期:**2006-05-31

作者简介:杨永川(1977~),男,重庆铜梁人,博士,主要从事植被生态学和城市生态学研究. E-mail: yongchuanyang@yahoo.com.cn

致谢:论文写作过程中华东师范大学环境科学系陈小勇教授提供了宝贵的建议; 野外调查工作得到杨同辉和宋坤等帮助, 在此一并致谢

Foundation item: The project was supported by State Key Basic Research Program of China(No. G2000046801); National Natural Science Key Foundation of China (No. 30130060)

Received date: 2005-10-15; **Accepted date:** 2006-05-31

Biography: YANG Yong-Chuan, Ph.D., mainly engaged in vegetation ecology and urban ecology. E-mail: yongchuanyang@yahoo.com.cn

mountains showed obvious stunting characters in the studied area.

The spatial distribution varied among intra- and inter-specific cohorts in the different layers and showed complex multilevel distribution patterns, but most species had an aggregated distribution or had colony as the basic units considering the total number of individuals. There were differences in spatial associations among intra- and inter-specific cohorts in the different layers and spatial scales examined. Distribution patterns of *Castanopsis carlesii* and *Schima superba* indicated that they were more adaptive in the whole section, while *C. fargesii* was distributed in limited habitats. The spatial associations indicated that *C. carlesii* and *S. superba* were strong-positively associated, but they were strong-negatively associated with *C. fargesii* at the scale less than 100m². The positive associations among cohorts increased and the negative associations decreased as the scales increasing. When the scales analyzed were 25m², 100m² and 400m², the number of pairs with strongly positive associations were 5, 26 and 60, respectively, while the number of pairs with strongly negative associations were 110, 73 and 47. The result implied that the critical factors forming the observed spatial associations varied with the spatial scales. By occupying different horizontal and vertical space and having different life history strategies, the main species of the community could exist, resulting in rich biodiversity in the studied community.

Key words: evergreen broad-leaved forest; population structure; spatial distribution patterns; spatial associations; scales dependence

种群是群落的组成部分,其结构不仅对群落结构有直接影响,而且能客观地体现群落的发展趋势。因此,研究群落种群结构对阐明种群生态特性、更新对策乃至群落的形成及其稳定性与演替规律等都具有重要意义^[1,2]。树木的空间格局是森林的重要特征,受物种本身的生物学特性、种群结构、更新方式以及群落内小环境的共同影响,可以用来分析冠层替代、更新、干扰后的森林动态变化以及树种之间的生物学特征,如竞争、扩散或成树-幼树关系等^[3]。种间关联是指不同物种在空间分布上的相互关联性,通常是由群落生境的差异影响了物种的分布而引起^[4]。在植物群落学研究中,种间关联的测定与分析对种群结构、种群动态和群落演替等方面的研究具有重大意义^[5]。而各种生态学现象通常与其研究的尺度密切相关^[6,7],物种以及同种不同发育阶段同生群之间空间关联会随研究尺度的改变而改变^[6],在评价植被的结构和动态时,观察和分析的尺度非常重要。因此,研究植物群落内主要组成种的种群结构、空间格局及其相互关联,对解析群落的形成和维持机制具有重要的理论意义。

以壳斗科、樟科、山茶科等为优势种的中亚热带常绿阔叶林是亚热带地区最典型的地带性植被类型^[8,9]。浙江天童保存着我国东部地区典型的常绿阔叶林。在过去的 20a,针对天童常绿阔叶林,从植物区系和群落分类与结构、植被次生演替过程的变化规律、优势种的生理生态与生殖、种间关系及化感等方面进行了大量的研究^[10-12]。但是这些研究集中于以栲树(*Castanopsis fargesii*)林为顶极群落的演替系列,而对以亚热带常绿阔叶林主要优势种之一的米槠(*C. carlesii*)为优势种的群落研究很少^[1],对其群落内部物种空间上的分化及关联更是尚未涉及。本文以米槠-木荷(*Schima superba*)群落为对象,研究其主要组成树种的结构、空间分布格局及其在不同尺度下的空间关联,以期为深入理解物种组成丰富的亚热带常绿阔叶林群落内种间关系特征及其作用机制和过程乃至物种多样性的维持机制等奠定基础。

1 研究区域及方法

1.1 研究区概况

天童国家森林公园位于浙江鄞州区东南部,距宁波市 28km,地处北纬 29°48',东经 121°47',面积 349hm²。该地森林植被保存良好,是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型的代表性地段。气候为温暖潮湿的亚热带季风气候,年平均气温为 16.2℃,最热月为 7 月份,平均温度为 28.1℃;最冷月为 1 月份,平均气温为 4.2℃;大于 10℃的年积温为 5166.2℃,Kira 的温暖指数是 135℃·月,寒冷指数是 -0.8℃·月;年降水量为 1374.7mm,多集中在夏季;年平均相对湿度为 82%,变率不大;年蒸发量为 1320.1mm,小于降水量。土壤主要为山地黄红壤,成土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩和花岗岩残积风化物^[1]。

1.2 调查方法

于天童山东北坡(NE30°),海拔高度 370m 处,从山脊线沿坡向平行向下,设置宽 20m,长 100m,总面积 2000m² 的永久样方,样地坡度 25~30°。

于 2001 年,对样方内所有高度超过 1.5m 的木本植物进行了每木调查。首先鉴别每株植物的种类,测定胸径(DBH, cm)、高度(H, m),并以样方右上角为原点,测定植株在样方内的坐标位置(x, y)。对高度超过 1.5m 的萌枝(Sprouting stems)也同时测定记录了胸径。

1.3 数据处理

1.3.1 优势度分析 群落的优势种由优势度分析法^[1,13]确定。公式如下:

$$d = 1/N \left\{ \sum_{i \in T} (x_i - x)^2 + \sum_{j \in U} x_j^2 \right\},$$

式中, x_i 为按照相对基部面积(RBA, %)由大至小排列的前位树种(Top species)的 RBA 值, x 为以优势种数量确定的优势种理想百分比(Ideal percentage share), x_j 为剩余种(Remaining species)的百分比。N 为总种数。如果群落只有 1 个优势种,则优势种的理想百分比为 100%。如果有两个优势种,则它们的理想百分比为 50%,如果有 3 个优势种,则理想百分比为 33.3%,依次类推。

1.3.2 多样性指数 多样性指数采用 Shannon-Wiener 指数^[14]

$$D_{sw} = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i,$$

式中, p_i 为第 i 种的相对数量, S 是群落的物种数。

用相对基部面积的百分比值(RBA)来表征每个种的优势度。

1.3.3 种群结构 以大小级指数(Size distribution index, SDI)计算偏离种群胸径分布范围中点值的系数(Coefficient of skewness),并以此来估计种群更新的连续性^[2]。计算公式为:

$$SDI = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (x_i - 0.5)^3, \text{ 其中 } x_i = d_i/D$$

N 为样方内某一种群的总个体数, x_i 为第 i 个个体胸径的标准化变化范围(0~1),即第 i 个个体胸径与样方内该种群最大个体的胸径(D)的比值。种群结构为 L 型或逆-J 型的种群小径级个体数量多,其 SDI 为负值,相对较小,而种群结构为单峰型的种群缺乏小径级个体,其 SDI 为正值,并相对较大。

1.3.4 种群空间分布格局 物种的空间分布格局采用 \bar{m} - m 法^[15],此方法系严格地从理论推倒而来,计算简单,不仅克服了频次分布方法的缺陷,消除了不同尺度对空间分布格局存在的影响,而且能为种群空间分布格局的机制和种群空间结构的分析提供大量信息。因此,从 20 世纪 70 年代中期开始,就在昆虫种群生态学的研究中得到了广泛的应用^[16-18],近年来也逐渐成为常绿阔叶林种群分布格局研究的常用方法^[6,19-21]。

采用连续增加的样格大小(Mesh size)计算单个种群的 \bar{m} - m 关联。回归方程为:

$$\bar{m} = \alpha + \beta m$$

式中, α 显示分布的基本成分, $\alpha = 0$ 时,分布的基本成分是单个个体, $\alpha > 0$ 说明个体之间相互吸引,分布的基本成分为个体群, $\alpha < 0$ 则个体之间相互排斥。 β 指出基本成分的分布格局, $\beta = 1$ 、 $\beta > 1$ 、 $\beta < 1$ 分别代表基本成分的随机分布、聚集分布和均匀分布。 \bar{m} 和 m 分别代表平均拥挤程度和平均密度,计算公式分别为:

$$\bar{m} = \frac{\sum_{i=1}^q x_i (x_i - 1)}{\sum_{i=1}^q x_i}, m = \frac{\sum_{i=1}^q x_i}{q}$$

式中, x_i 和 q 分别代表第 i 个样格的种群个体数和样格的数量。

利用 ρ 指数判断聚块大致所占的面积^[15,16]。计算公式为:

$$\rho = (\bar{m}_i - \bar{m}_{i-1}) / (m_i - m_{i-1})$$

其中 $i = 1, 2, 3, \dots$, 代表样格由小到大的序列号。当样格序列号为最小时 ($i = 1$), $\rho_1 = \bar{m}_1 / m_1$ 。 ρ -指数曲线陡然下降时的样格面积相当于聚块的大小。

只计算个体数量超过 3 个的层次的空间分布格局, 因为个体数量太少时, \bar{m}/m 趋向于无序变化。

1.3.5 种群空间关联 利用 Iwao 的 ω 指数^[22] 测定物种与层次之间的分布关联格局。Iwao 的 ω 指数反映了独立种群或物种之间的空间关联程度^[6, 23]。指数的变化范围为最大值 + 1 (完全重叠), 通过 0 (独立出现) 到最小值 - 1 (完全排斥)。计算公式为:

$$\omega_{(+)} = \frac{\gamma - \gamma_{(ind)}}{1 - \gamma_{ind}} \quad \gamma \geq \gamma_{(ind)}$$

$$\omega_{(-)} = \frac{\gamma - \gamma_{(ind)}}{\gamma_{ind}} \quad \gamma \leq \gamma_{(ind)}$$

$$\gamma = \sqrt{\left(\frac{\bar{m}_{yx} \bar{m}_{xy}}{m_x m_y} \right) / \left(\frac{(\bar{m}_x + 1)(\bar{m}_y + 1)}{m_x m_y} \right)}$$

$$\gamma_{ind} = \frac{1}{\sqrt{\left(\frac{(\bar{m}_x + 1)(\bar{m}_y + 1)}{m_x m_y} \right)}}$$

式中, \bar{m}_x 和 m_x 分别为种 X 的平均密度和平均拥挤程度, \bar{m}_y 和 m_y 分别为种 Y 的平均密度和平均拥挤程度, \bar{m}_{xy} 为种 Y 对种 X 的平均拥挤程度, \bar{m}_{yx} 为种 X 对种 Y 的平均拥挤程度。 \bar{m}_{xy} 和 \bar{m}_{yx} 的计算公式为:

$$\bar{m}_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^q (x_i y_i)}{\sum_{i=1}^q x_i}$$

$$\bar{m}_{yx} = \frac{\sum_{i=1}^q (x_i y_i)}{\sum_{i=1}^q y_i}$$

以 $5\text{m} \times 5\text{m}$, $10\text{m} \times 10\text{m}$ 和 $20\text{m} \times 20\text{m}$ 作为单位大小来计算 ω 指数, 以评价种间和种内不同层次的个体群之间空间关联性的尺度依赖。

2 研究结果

2.1 群落物种组成及结构特征

群落中共出现 62 个种, 总基部面积为 $26.8\text{m}^2/\text{hm}^{-2}$, 多样性指数 (Shannon-Wiener index) 为 3.68 (bit)。群落为多种共优势类型, 以米槠 (*Castanopsis carlesii*)、木荷 (*Schima superba*)、栲树 (*C. fargesii*)、长叶石栎 (*Lithocarpus harlandii*) 和黑山山矾 (*Symplocos heishanensis*) 为优势种, 均为常绿阔叶乔木, 累积 RBA 达到了 69.9%。群落内 RBA 超过 1% 的种有 13 个, 除雷公鹅耳枥 (*Carpinus viminea*)、茅栗 (*Castanea seguinii*) 和檫木 (*Sassafras tzumu*) 等 3 个落叶阔叶树种外, 其余均为常绿阔叶树种。由于 3 个落叶树种均为阳性先锋树种, 在群落中仅残留少量大径级个体, 故在本研究中, 选择 10 个常绿树种为研究对象, 这些种也是中国东部常绿阔叶林的主要组成树种, 其累积 RBA 值达到 81.9% (表 1)。在这些树种中, 连蕊茶 (*Camellia fraternna*) 个体数最多, 达 299 棵, 其次为浙江新木姜子 (*Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*), 为 208 棵, 而在优势种中, 木荷个体数最多, 为 77 棵。同时, 木荷也具有最大胸径和平均胸径, 分别为 49.5cm 和 $(18.5 \pm 7.9)\text{cm}$ 。大小级指数黑山山矾最大, 为 0.003, 其余种均为负值。

群落林木层可以分为 3 层, 由下至上分别为灌木层 (第 I 层)、亚乔木层 (第 II 层) 和乔木层 (第 III 层) (图 1)。第 I 层为 8m 以下, 高度级顶点在 2~4m, 主要由窄基红褐柃 (*Eurya rubiginosa* var. *attenuate*)、细齿叶柃 (*E. nitida*)、连蕊茶、浙江新木姜子、薄叶山矾 (*Symplocos anomala*)、山矾 (*S. sumuntia*)、四川山矾 (*S.*

setchuensis)和杨梅叶蚊母树(*Distylium myricoides*)等灌木以及群落优势种米槎、木荷、栲树和长叶石栎等的幼树构成。第Ⅱ层为 14m 以下,个体高度级的顶点为 10~12m,主要由木荷、米槎的中径级个体以及黑山山矾和长叶石栎构成。第Ⅲ层为 14m 以上,个体高度级的顶点为 14~16m,主要由木荷、米槎和栲树等构成。

表 1 群落主要常绿树种的种群参数

Table 1 Population parameters of main evergreen tree species in the community

植物名称 Species	种名缩写 Species code	个体数 No.	大小级指数 SDI	最大胸径 (cm) Max. DBH	平均胸径 (cm) Mean DBH	相对优势度 (%) RBA
米槎*	CAC	38	-0.029	35.5	16.7 ± 15.0	21.6
木荷*	SCS	77	-0.048	49.5	18.5 ± 7.9	21.1
栲树*	CAF	23	-0.038	37	13.2 ± 12.9	11.3
长叶石栎*	LIH	32	-0.047	33.5	9.2 ± 9.6	9.6
黑山山矾*	SYH	23	0.003	23	12.7 ± 4.3	6.2
浙江新木姜子	NEC	208	-0.026	10.5	4.9 ± 1.6	3.57
小叶青冈	NYG	7	-0.019	33.7	12.5 ± 11.7	2.79
云山青冈	NYN	14	-0.045	29.5	7.4 ± 8.6	2.53
连蕊茶	CAF	299	-0.011	4.5	3.0 ± 0.45	1.63
红楠	MAT	22	-0.074	29.5	3.2 ± 6.0	1.47

优势种(*)由优势种分析法(Ohsawa,1984)计算得来 Dominant species(*) calculated by the dominant analysis(Ohsawa, 1984)

CAC: *Castanopsis carlesii*; SCM: *Schima superba*; CAF: *C. fargesii*; LIH: *Lithocarpus harlandii*; SYH: *Symplocos heishanensis*; CYG: *Cyclobalanopsis gracilis*; CYN: *C. nubium*; NEC: *Neolitsea aurata* var. *chekiangensis*; MAT: *Machilus thunbergii*; CAF: *Camellia fraterna*

各个种在空间层次上表现出不同的特征。乔木种中,米槎和栲树第Ⅰ层个体数最多,而第Ⅱ层个体数最少;木荷、长叶石栎和云山青冈从第Ⅰ层向第Ⅲ层递减;黑山山矾第Ⅱ层个体数最多;小叶青冈和红楠均没有个体进入第Ⅲ层,其中小叶青冈第Ⅱ层个体数超过第Ⅰ层,而红楠只有 1 个个体进入第Ⅱ层;灌木种只有浙江新木姜子有 1 个个体进入第Ⅱ层(表 2)。

2.2 种群空间分布格局

不同种以及同种不同层次之间表现出复杂多样的分布格局(表 2)。以总个体数考虑,米槎、木荷和长叶石栎为随机分布,但是米槎和木荷的基本成分为个体群,而长叶石栎为单个个体。栲树、小叶青冈、黑山山矾、浙江新木姜子和连蕊茶为集群分布,但是其基本成分各有不同,栲树和小叶青冈为个体,黑山山矾、浙江新

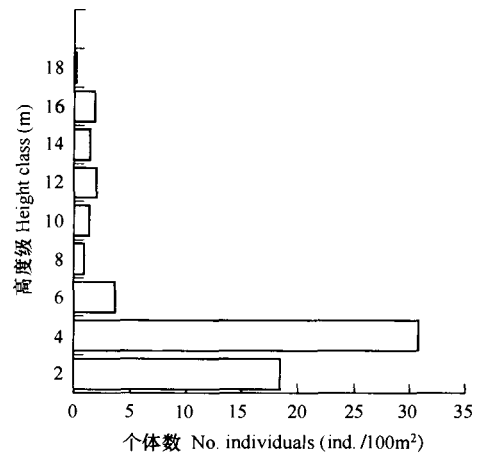


图 1 样地全部种类的高度级频率分布图

Fig.1 Tree height-class frequency distribution for all the species in the community

木姜子和连蕊茶为个体群。云山青冈和红楠为均匀分布,但前者的基本成分为个体群,而后者为单个个体。分布格局在同种不同层次之间也有很大的差别,米槎、木荷、小叶青冈、云山青冈、红楠、浙江新木姜子和连蕊茶的第Ⅰ层表现为与其总个体相同的分布格局,栲树第Ⅰ层虽仍为集群分布,但是分布的基本成分发生了转变,为个体群,长叶石栎和黑山山矾第Ⅰ层分别为以个体群和个体为基本成分的均匀分布。对多数树种而言,从第Ⅰ层向第Ⅱ层或第Ⅲ层,集群分布逐渐转变为随机或均匀分布,基本成分则由个体群变为个体。

2.3 种群空间关联

空间关联(ω)在不同物种、层次以及空间尺度上发生变化(表 3)。乔木树种第Ⅲ层的个体分布通常与下层个体负关联,这种趋势在 25m² 尺度上的米槎、木荷和栲树等树种最为明显。在这一尺度下,有些处于不同层次的同种同生群之间也倾向于彼此排斥,如栲树,各个层次之间完全排斥。在主要的冠层组成种中,米槎和木荷在各个尺度上都表现出了较好的正关联,而栲树与米槎和木荷之间,在较小尺度(25m², 100m²)上表现出强烈的负关联。浙江新木姜子和连蕊茶这 2 个林下种在小尺度上表现为其它物种独立出现,而在较大尺度

上,表现为较好的正关联。随着空间尺度的增加,总体趋势表现为负关联减少而正关联增加,如在 25m²、100m² 和 400m² 尺度上表现出较小 ω 值(< -0.30)的种对分别为 110、73 和 47,尤以完全排斥($\omega = -1.0$)的种对数量减少最为明显,而表现出较大 ω 值(> 0.30)的种对分别为 5、26 和 60。

表 2 主要种的空间分布格局

Table 2 The patterns of spatial distribution of individuals ≥ 1.5 m of height for major tree species

物种 Species	层次 Layer	个体数 No.	分布格局 Distribution pattern	基本成分 Basic units	聚块大小 Clump size(m ²)
	Total	38	Random	Colony	50
米槠* CAC	I	18	Random	Colony	25
	II	8	Random	Individual	—
	III	12	Random	Individual	—
	Total	77	Random	Colony	50
木荷* SCS	I	35	Random	Colony	25
	II	30	Uniform	Individual	—
	III	12	Uniform	Individual	—
	Total	23	Aggregated	Individual	200
栲树* CAF	I	12	Aggregated	Colony	50
	II	3	Random	Individual	—
	III	8	Uniform	Colony	25
	Total	32	Random	Individual	—
长叶石栎* LIH	I	16	Uniform	Colony	50
	II	13	Aggregated	Individual	50
	III	3	Uniform	Individual	—
	Total	23	Aggregated	Colony	25
黑山山矾* SYH	I	3	Uniform	Individual	—
	II	18	Aggregated	Colony	25
	III	2	—	—	—
	Total	7	Aggregated	Individual	200
小叶青冈 CYG	I	3	Aggregated	Individual	200
	II	4	Aggregated	Individual	200
	III	—	—	—	—
	Total	14	Uniform	Colony	50
云山青冈 CYN	I	10	Uniform	Colony	50
	II	3	Random	Individual	—
	III	1	—	—	—
	Total	22	Uniform	Individual	—
红楠 MAT	I	21	—	Same as total	—
	II	1	—	—	—
	Total	208	Aggregated	Colony	25
浙江新木姜子 NEC	I	207	—	Some as total	—
	II	1	—	—	—
连蕊茶 CAF	Total	299	Aggregated	Colony	50
	I	299	—	Same as total	—

种名缩写见表 1; Aggregated: 集群; Random: 随机; Uniform: 均匀; Colony: 个体群; Individual: 单株个体; Species codes see table 1

3 讨论

3.1 种群分布格局

集群分布是植物种群最普遍的分布样式。在各种森林生态系统中,许多树木趋向于集群分布,在自然情况下这是树木生长、存活以及竞争等的适宜微环境条件分异的结果^[3,6,19,24~27]。同时,处于生活史周期不同发育阶段的同生群,如幼苗、幼树以及成树等,往往表现为不同的分布格局,这是种内和种间竞争以及种群与生境相互作用的结果,反映了种群的一种适应机制^[20,23,28]。

对亚热带常绿阔叶林主要优势种分布格局的研究表明,大多数的壳斗科树种,如甜槠(*Castanopsis eyrei*)、米槠、栲树、红栲(*C. hystrix*)和青冈(*Cyclobanopsis glauca*)等种类整体上均为集群分布,而对于不同发育阶段而言,从幼苗向成树,则逐渐由集群分布转变为随机分布^[29~34]。木荷也有相似的分布格局^[31]。在本研究中,

续表 3

SYH	II	-0.44	-0.31	0.05	-0.49	0.16	0.21	0.29	-0.26	0.05	0.21	0.18	-0.26	-0.26
	III	-0.44	-1.00	0.16	-0.43	-0.67	0.43	-1.00	-1.00	0.33	-1.00	-0.23	-1.00	-1.00
	I	0.35	-1.00	-1.00	0.12	0.34	-0.44	0.15	0.22	-1.00	0.08	0.01	-1.00	0.22
CYG	II	0.04	0.08	-0.17	0.00	0.45	-0.58	0.18	0.14	0.08	0.10	0.06	-1.00	0.49
	I	-0.56	-0.25	-0.50	-0.20	-0.47	-0.67	0.00	-1.00	0.09	-0.38	-0.38	-1.00	-1.00
CYN	II	-0.63	0.19	0.03	0.26	0.14	-1.00	-1.00	0.22	-0.17	-0.17	0.17	-1.00	-1.00
	I	0.33	0.13	-0.12	0.03	0.40	-0.09	-0.18	0.05	-0.01	0.09	0.36	-0.23	0.08
NEC	I	0.19	0.25	-0.13	0.18	-0.05	-0.21	-0.29	-0.68	-0.05	-0.17	-0.34	-0.05	-0.04
MAT	I	0.39	0.31	0.61	0.00	-0.22	0.03	-0.26	-0.05	0.08	-0.26	-0.95	0.24	0.03
CAF	I												0.32	-0.14
c. 20m x 20m														
CAC	II	0.12												
	III	-0.10	-0.06											
	I	0.67	-0.11	-0.04										
SCM	II	0.41	0.54	-0.10	-0.01									
	III	-0.38	0.20	0.61	-0.31	-0.10								
	I	-0.10	-0.48	-0.03	0.39	-0.25	-0.65							
CAF	II	0.37	-0.17	-0.17	0.49	0.44	-0.72	0.61						
	III	0.16	-0.06	0.69	0.29	0.09	0.23	0.08	0.12					
	I	0.02	-0.14	-0.11	0.44	0.07	-0.48	0.70	0.80	-0.02				
LIH	II	-0.08	0.47	-0.33	-0.13	0.41	-0.49	-0.17	0.20	-0.23	0.29			
	III	-0.17	0.29	0.14	-0.19	-0.44	0.42	-0.72	-1.00	-0.17	-0.48	-0.10		
	I	0.85	0.29	-0.17	0.36	0.35	-0.44	-0.58	0.10	0.06	-0.17	-0.10	0.06	
SYH	II	-0.29	0.38	-0.12	-0.23	0.50	0.03	-0.14	0.16	-0.10	0.20	0.76	-0.35	-0.54
	III	-0.72	0.17	0.47	-0.57	0.00	0.94	-1.00	-1.00	0.19	-0.69	-0.62	0.24	-1.00
	I	0.66	0.29	-0.31	0.24	0.76	-0.72	-0.31	0.58	0.06	0.17	0.32	-1.00	0.69
CYG	II	0.71	0.26	-0.27	0.28	0.70	-0.69	-0.38	0.52	0.11	0.09	0.18	-1.00	0.77
	I	-0.17	-0.13	-0.04	0.05	-0.37	-0.21	0.38	-0.17	-0.13	0.17	0.06	0.48	-0.33
CYN	II	-0.26	0.29	-0.44	-0.19	0.12	-0.72	-0.03	0.10	-0.38	0.29	0.92	0.06	-0.44
	I	0.42	0.71	-0.14	-0.01	0.87	-0.20	-0.23	0.31	-0.31	0.10	0.63	-0.19	0.37
NEC	I	0.39	0.45	-0.01	0.12	-0.02	0.05	-0.19	-0.13	-0.02	-0.09	-0.03	0.37	0.37
MAT	I	0.84	0.97	0.95	-0.06	-0.16	0.83	-0.26	-0.38	0.03	-0.23	-0.28	0.62	0.01
CAF	I													

种名缩写见表 1; 相对较强的关联性 ($\omega > 0.3$ 和 $\omega < -0.3$) 用黑体标出; 较强的正关联 ($\omega > 0.3$) 加边框
Species codes see Table 1; Values showing relatively strong association ($\omega > 0.3$ and $\omega < -0.3$) are given by bold; Values > 0.3 are also enclosed with quadrilaterals

主要的优势种米槠、木荷和栲树等也表现出一定的聚集分布的特征,以个体群为基本成分或分布格局为集群分布。实际上,物种的分布格局是多样的,分布的基本成分包括单株个体和个体群,单株个体的分布格局可能是集群、随机或者均匀的,而基本成分为个体群时,其内部个体的分布可能是随机的,或者是均匀的,而个体群的分布也可能是随机、均匀或者集群的^[15]。因此,物种在空间上是多级复合分布的^[35]。

群落的 2 个最主要的优势种米槠和木荷总体上均表现为以个体群为基本成分的随机分布格局。但是它们的成因可能是不一样的。米槠的这种分布格局与它较大的坚果主要散布在母株周围有关,而个体群的随机分布则是由母株(第Ⅲ层大径级个体)的随机分布决定的,这也表明它们在这个地段上的广泛适应性。木荷的这种格局可能与林窗更新密切相关,木荷的幼苗往往是在光照较好的地段聚集^[31],在没有大规模外源干扰条件下,提供较好光照条件的林窗形成往往是随机的^[36]。随着发育阶段的向前推进,由于种内和种间竞争造成的自疏或它疏,使得它们分布的基本成分由个体群转变为单株个体,分布格局则维持随机分布或向均匀分布转变。而栲树、黑山山矾和小叶青冈的大径级群体(第Ⅲ层或第Ⅱ层)为以个体群为基本成分的均匀分布或以个体为基本成分的集群分布格局,表明它们的分布可能局限于限制性的生境之中。长叶石栎和云山青冈的分布格局表明它们幼树的广泛适应性而中径或大径级个体分布的局限性。红楠幼树为以个体为基本成分的均匀分布,表现出了对这个地段很好的适应性。数量最多的浙江新木姜子和连蕊茶表现为以个体群为基本成分的集群分布格局,它们作为中国东部常绿阔叶林典型的林下伴生种,长期生活在林下,具有很强的耐荫性^[1],可能是多个世代的混合体。而聚块大小在不同物种以及同种不同层次之间发生变化,表明最适微环境条件不但在种间有差异,在同种的不同发育阶段之间也有差异。

3.2 种群空间关联及尺度依赖

不同物种以及同种不同层次同生群之间表现出不同的空间关系,这些关联可能是不同的适宜微环境条件以及竞争的结果。群体之间的正关联可能是因为具有相似的微环境条件,同时,它们之间的竞争又比较弱。空间关联随尺度的变化而变化,表明控制空间格局的关键因子可能随尺度而变化的^[6]。

在 25m² 尺度,个体间的空间关联可能反映了对冠层位置的竞争关系,因为主要优势种米槠、木荷、栲树等位于乔木层的树冠一般都在 25 m² 左右(个人观察)。树冠的生长通常要避免相互覆盖,因此导致了在这个尺度下的负关联。对于一些耐荫性弱的种类,如黑山山矾,其处于亚乔木层或灌木层的个体很难在乔木层树冠之下生存。在这个尺度下,最大的负关联往往出现在乔木层与亚乔木层和灌木层之间。

在较小尺度上(25m², 100 m²),米槠和木荷具有较好的正关联,而它们与栲树都具有明显的负关联,说明它们之间在生境上发生了分离。对于自然植物群落而言,可以有两个或更多的优势种生活在一起,因为物种之间不会具有完全相同的需求与忍耐力^[37]。作为生态特征相似的种,即生态等值种(Equivalent species),米槠与栲树之间生境的分离,使得在某一地段上,具有相似耐荫性的这 2 个种,有可能分享顶极的地位。而在小尺度上对自身处于下层的个体具有强排斥影响的米槠、栲树和长叶石栎等,均具有很好的萌枝能力(图 2)。在竞争激烈的群落中,营养繁殖这个特性具有积极的生存价值,使得它们的种群得以维系,并能长期维持在群落中的优势地位。随尺度的增加,个体之间的正关联表现得更强,这可能是微环境条件的变化为具有不同需求的物种提供了共存所需的更多的微生境^[6]。

3.3 种群结构及更新

群落的 5 个优势种中,除黑山山矾外,*SDI* 均为负值,且相对较小,表明这些种的更新是连续的。作为主要的优势种,米槠和木荷在空间层次上也是连续的,而栲树则在第Ⅱ层上表现出一定程度的缺损(表 2)。米槠的第Ⅱ层与第Ⅲ层在各个尺度上均不排斥,表明该种有极强的耐荫性。而木荷的第Ⅱ层与第Ⅲ层之间在各个尺度空间上是排斥的,虽然这种排斥并不强烈,而与米槠和栲树在小尺度(25m²)上是强烈排斥的,而在 50m² 和 100m² 尺度上,是弱排斥的(表 3)。木荷对林窗的形成非常敏感,能快速占据林窗并迅速生长,其亚乔木层个体并不以受压个体而存在,而是与乔木层个体发生了水平分布上的分离。栲树作为亚热带常绿阔叶林的主要优势种之一,也是较为耐荫的种类,在本群落中,其第Ⅱ层缺损以及冠层个体的分布局限于限制性的生

境之中,这是天童地区的普遍现象^[1]。该地已是栲树的分布北界^[10],可能其竞争能力有所弱化,中径级个体受压能力并不很强,但是较多的幼树以及较强的萌枝能力,能保证该种群在群落中稳定存在(图2)。乔木树种长叶石栎和云山青冈从第Ⅰ层到第Ⅲ层,数量逐次减少,仅有少量个体进入第Ⅲ层,而小叶青冈甚至没有个体进入第Ⅲ层,它们均为中高海拔分布的耐寒常绿阔叶树种^[38],在低海拔处分布表现出较弱的竞争力,在激烈的竞争中,表现出了矮化的特征^[37],由于其较强的耐荫性,将会在群落中长期存在,表现为小乔木种的特征。黑山山矾为典型的先锋种,主要个体集中于第Ⅰ层,并在这个层次上大量死亡^[1],其集群分布也表明其分布空间的局限性,与木荷的第Ⅱ层和第Ⅲ层具有较强的正关联,表明它们在生境适应上的一致性,即其更新主要依赖林窗完成,由于其幼树的缺损,在稳定条件下,将被逐渐排斥。红楠个体集中于第Ⅰ层,该种幼树具有一定耐荫性,其中径级个体耐荫性较弱,但是由于该种果实为浆果状核果,种子产量高,且由鸟类传播,可移动性强,萌发率高(个人观察),可能长期存在于第Ⅰ层中,表现为灌木种的特征。浙江新木姜子和连蕊茶为典型的顶极林下伴生种,数量巨大,将长期存在于群落之中。

萌枝能力、耐荫性、高度和种子扩散被认为是影响物种共存机制的四维尺度^[39]。就研究的10个种而言,在垂直空间上表现出不同的分布格局,米楮、栲树、长叶石栎、小叶青冈、浙江新木姜子、连蕊茶和红楠均具有很强的萌枝能力(图2),同时,它们又具有幼苗库的存在。而木荷以风力传播种子,红楠、浙江新木姜子和黑山山矾以鸟类传播种子,具有很强的移动性,具有较大机率到达相对的未经占领的生境^[37]。这些物种除黑山山矾外,均具有一定程度的耐荫性。此外,物种之间生境分化也是群落物种多样性建立的一个重要基础^[40]。上述物种通过占据不同的水平和垂直空间,并采取不同的生活史对策,在群落中得以共存,导致了群落高的生物多样性的形成和维持。

4 结论

10个常绿阔叶树种在群落中占据了绝对的优势地位,除黑山山矾外,其余种均具有相对连续的胸径级结构,而在垂直空间上,它们则占据了不同的空间,但是处于分布区北界的栲树在垂直层次上表现出一定的缺损,而中高海拔分布的长叶石栎、云山青冈、小叶青冈等耐寒常绿阔叶树种在低海拔处表现出明显的矮化特征。在水平空间上物种表现出多级复合分布特征,主要的优势种米楮、木荷和栲树体现出聚集分布的特征,其中米楮表现出对分布地段的广泛适应性,木荷的分布与林窗形成密切相关,而栲树则分布于限制性生境之中。空间关联在不同物种、层次以及空间尺度上发生明显变化,乔木树种冠层个体分布通常与下层个体负关联,在小尺度上,一些处于不同层次的同种同生群之间也倾向于彼此排斥,但这些种通常具有较强的萌枝能力。主要优势种米楮和木荷在各个尺度上都表现出了较好的正关联,而栲树与这两者之间,在小尺度上表现出强烈的负关联,水平空间上的分离,使得它们可能分享顶极的地位。随着空间尺度的增加,微环境条件的变化为具有不同需求的物种提供了共存所需的更多的微生境,使得负关联减少而正关联增加。总体而言,上述物种通过占据不同的水平和垂直空间,并采取不同的生活史对策,在群落中得以共存,导致了群落高的生物多样性的形成和维持。

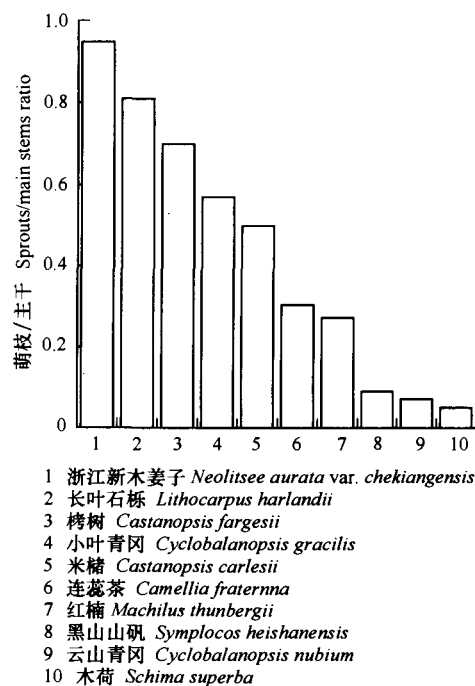


图2 主要种的萌枝率

Fig.2 Ratio of sprouts to main stems for the main species

References:

- [1] Da L J, Yang Y C and Song Y C. Study on the population structure and regeneration types of main species of evergreen broadleaved forest in Tiantong

- National Forest Park, Zhejiang province, eastern China. *Acta Photoecologica Sinica*, 2004, 28(2):376 ~ 384.
- [2] Nanami S, Kawaguchi H and Tateno R, *et al.* Sprouting traits and population structure of co-occurring *Castanopsis* species in an evergreen broad-leaved forest in southern China. *Ecological Research*, 2004, 19: 341 ~ 348.
- [3] Arévalo J R and Fernández-Palacios J M. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, 2003, 165: 1 ~ 10.
- [4] Wang B S. *Plant Communities*. Beijing:Higher Education Press, 1984.
- [5] Zhao Z H, Zu Y G and Yang F J, *et al.* Study on the sampling technique of interspecific association of ligneous plant in *Quercus liaotungensis* forest in Dongling Mountain. *Acta Photoecologica Sinica*, 2003, 27(3): 396 ~ 403.
- [6] Manabe T, Nishimura N and Miura M, *et al.* Population structure and spatial patterns for trees in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 2000, 151:181 ~ 197.
- [7] James M, Le M and Chen J Q. Placing our hypotheses and results in time and space. *Acta Photoecologica Sinica*, 2003, 27(1): 1 ~ 10.
- [8] Tang C Q and Ohsawa M. Coexistence mechanisms of evergreen, deciduous and coniferous trees in a mid-montane mixed forest on Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 2002, 161: 215 ~ 230.
- [9] Song Y C. *Vegetation Ecology*. Shanghai:East China Normal University Press, 2001.
- [10] Song Y C and Wang X R. *Vegetation and flora of Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province*. Shanghai:Shanghai Science and Technology Document Press, 1995.
- [11] Li X D and Song Y C. The markov process modeling of secondary succession in broad-leaved evergreen forest in the eastern part of Zhejiang Province, China. *Acta Phytocologia et Geobotanica Sinica*, 1993, 17(4): 345 ~ 351.
- [12] Ding S Y. *Comparative ecology of successive seral of evergreen broad-leaved forest*. Kaifeng: Henan University Press, 1999.
- [13] Ohsawa M. Difference of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Vegetatio*, 1984, 57:15 ~ 52.
- [14] Ohsawa M, Wildpret W and Acro M D. A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan. *Laboratory of Ecology*, Chiba University, 1999. 67 ~ 87.
- [15] Ito S. Application of the $\bar{m}-m$ method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Research on Population Ecology*, 1972, 14: 97 ~ 128.
- [16] Ding Q Y. On the definition of the colony size and the analysis of the model characteristics. *Entomological Knowledge*, 1993, 30(5): 304 ~ 306.
- [17] Ding Q Y. *Mathematics Ecology of Insects*. Beijing: Science Press, 1994.
- [18] Xu R M and Cheng X Y. *Entomological Population Ecology: Foundation and Frontier*. Beijing: Science Press, 2005.
- [19] Manabe T and Yamamoto S I. Spatial distribution of *Eurya japonica* in an old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8: 761 ~ 772.
- [20] Nishimura N, Hara T and Miura M *et al.* Tree competition and species coexistence in a warm-temperate old-growth evergreen broad-leaved forest in Japan. *Plant Ecology*, 2002, 164:235 ~ 248.
- [21] Enoki T. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research*, 2003, 18: 103 ~ 113.
- [22] Ito S. Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowing. *Research on Population Ecology*, 1977, 18: 243 ~ 260.
- [23] Sakio H. Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, Central Japan. *Plant Ecology*, 1997, 132: 181 ~ 195.
- [24] Putz F E. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 1983, 64: 1069 ~ 1074.
- [25] Nakashizuka T. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology*, 1989, 70: 1273 ~ 1278.
- [26] Taylor A H, Qin Z S and Liu J. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Plant Ecology*, 1996, 124(1): 25 ~ 38.
- [27] Akashi N. The spatial pattern and canopy-understorey association of trees in a cool-temperate mixed forest in western Japan. *Ecological Research*, 1996, 11: 311 ~ 319.
- [28] Yoshida N and Ohsawa M. Different and maintenance of topo-community patterns with reference to regeneration dynamics in mixed cool temperate forests in the Chichibu Mountains, Central Japan. *Ecological Research*, 1996, 11: 351 ~ 362.
- [29] Chen X Y, Zhang Q F and Wu H Q, *et al.* A study on the structure and spatial distribution of *Cyclobalanopsis glauca* populations in western Huangshan. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(3): 325 ~ 327.
- [30] Zhang Q F, Chen X Y and Wu H Q, *et al.* Structure and distribution pattern of *Castanopsis eyrei* population on Huangshan Mountain, Anhui Province. *Journal of Plant Resource and Environment*, 1997, 6(4): 35 ~ 39.

- [31] Cai F and Song Y C. A study on the structure and dynamics of *Schima superba* population on Wuyi Mountain. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1997, 21(2): 138 ~ 148.
- [32] Jin Z X. Studies of population and dynamics of *Castanopsis eyrei* at Tiantai Mountain of Zhejiang Province. *Chinese Journal of Ecology*, 1999, 18(6): 10 ~ 15.
- [33] Hong W, Liu J and Wu C Z. A study on structure and spatial distribution pattern of *Castanopsis hystrix* population. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(1): 6 ~ 10.
- [34] Yan S J, Hong W and Wu C Z, et al. The structure and distribution pattern of dominant population in *Castanopsis carlesii* community. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2002, 10(1): 15 ~ 21.
- [35] Zhou G F and Xu R M. Study on the spatial distribution pattern formation. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(5): 516 ~ 522.
- [36] Chen L D and Fu B J. Ecological significance, characteristics and types of disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(4): 581 ~ 586.
- [37] Daubenmire R (Translated by Chen QC). *Plant Communities — A Textbook of Plant Synecology*. Beijing: People Education Press, 1968. 249 ~ 298.
- [38] Editorial Committee for Forests of Zhejiang. *Forests of Zhejiang*. Beijing: China Forest Press, 1993.
- [39] Loehle C. Strategy space and the disturbance spectrum: a life-history model for tree species coexistence. *The American Naturalist*, 2000, 156(1): 14 ~ 33.
- [40] Whittaker R H. *Community and Ecosystem*. New York: Macmillan, 1970.

参考文献:

- [1] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要种群结构及其更新类型研究. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 376-384.
- [4] 王伯荪. *植物群落学*. 北京: 高等教育出版社, 1984.
- [5] 赵则海, 祖元刚, 杨逢建, 等. 东灵山辽东栎林木植物种间联结取样技术的研究. *植物生态学报*, 2003, 27(3): 396-403.
- [9] 宋永昌. *植被生态学*. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [10] 宋永昌, 王祥荣. *浙江天童国家森林公园的植被和区系*. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [11] 李兴东, 宋永昌. 浙江东部常绿阔叶林次生演替的随机过程模型. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1993, 17(4): 345 ~ 351.
- [12] 丁圣彦. *常绿阔叶林比较生态学*. 开封: 河南大学出版社, 1999.
- [16] 丁钦岩. 关于个体群大小的定义及其模型特征分析. *昆虫知识*, 1993, 30(5): 304 ~ 306.
- [17] 丁钦岩. *昆虫数学生态学*. 北京: 科学出版社, 1994.
- [18] 徐汝梅, 成新跃. *昆虫种群生态学——基础与前沿*. 北京: 科学出版社, 2005.
- [29] 陈小勇, 张庆费, 吴化前, 等. 黄山西坡青冈种群结构与分布格局研究. *生态学报*, 1996, 16(3): 325 ~ 327.
- [30] 张庆费, 陈小勇, 吴化前, 等. 安徽黄山甜槠种群的结构与分布格局. *植物资源与环境*, 1997, 6(4): 35 ~ 39.
- [31] 蔡飞, 宋永昌. 武夷山木荷种群结构和动态的研究. *植物生态学报*, 1997, 21(2): 138 ~ 148.
- [32] 金则新. 浙江天台山甜槠种群结构与动态. *生态学杂志*, 1999, 18(6): 10 ~ 15.
- [33] 洪伟, 柳江, 吴承祯. 红锥种群结构和空间分布格局的研究. *林业科学*, 2001, 37(1): 6 ~ 10.
- [34] 闫淑君, 洪伟, 吴承祯, 等. 武夷山天然米槠林优势种群结构与分布格局. *热带亚热带植物学报*, 2002, 10(1): 15 ~ 21.
- [35] 周国法, 徐汝梅. 空间分布型的形成过程研究. *生态学报*, 1998, 18(5): 516 ~ 522.
- [36] 陈利顶, 傅伯杰. 干扰的类型, 特征及其生态学意义. *生态学报*, 2000, 20(4): 581 ~ 586.
- [37] Daubenmire R. *植物群落——植物群落生态学教程*. 陈庆诚译. 北京: 人民教育出版社, 1981.
- [38] 浙江森林编委会. *浙江森林*. 北京: 中国林业出版社, 1993.