

浙江天台山常绿阔叶林优势种群 结构及种间联结性研究

金则新

(台州师范专科学校, 浙江临海 317000)

摘要: 以浙江天台山常绿阔叶林为研究对象, 用“空间序列代替时间变化”的方法, 对该群落优势种群的结构和动态进行了分析, 结果是: 甜槠、木荷、东南石栎种群的存活曲线均表现为极显著的线性关系, 种群的年龄结构为稳定型或增长型, 马尾松、短柄枞种群的年龄结构为衰退型, 小叶青冈种群的年龄结构由稳定型趋向衰退型。用方差比率(VR)和通过 2×2 联列表进行 X^2 检验的方法, 检验了常绿阔叶林乔木层 20 个主要树种、灌木层 22 个主要种类的总体相关性和各种对间的联结性。结果是乔木层、灌木层主要种类间在总体上均呈显著的正相关, 正联结的种对多于负联结的种对。

关键词: 常绿阔叶林; 种群结构; 种间联结性; 天台山

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2002)03-0203-06

Studies of dominant population structure and interspecific association of the evergreen broad-leaved forest in Tiantai Mountain

JIN Ze-xin

(Taizhou Teachers College, Linhai 317000, China)

Abstract: The dominant population structure and developments of the evergreen broad-leaved forest community in Tiantai Mountain of Zhejiang Province were analyzed by the method of spatial sere substituting for time sere. The results are as follows: the survival curves of *Castanopsis eyrei*, *Schima superba* and *Lithocarpus harlandii* population are obviously linear; the age structure of the population is stable or increasing; the age structure of *Pinus massoniana* and *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata* is declining; the age structure of *Cyclobalanopsis gracilis* is moving from being stable to being declining. The overall relatedness and interspecific association of the main 22 shrub layer species and 20 tree layer species of the evergreen broad-leaved forest were examined by using variance ratio (VR) and X^2 test by 2×2 contingency table. The results show that the interspecific association of the tree layer or the shrub layer species are, on the whole, positive, and there are more paired species of positive association than those of negative association.

Key words: evergreen broad-leaved forest; population structure; interspecific association; Tiantai Mountain

收稿日期: 2001-01-18

作者简介: 金则新(1960-), 男, 浙江临海人, 硕士, 副教授, 主要从事植物生态学研究。

基金项目: 浙江省自然科学基金项目(399203); 浙江省教委科研计划项目(19990367)。

浙江省天台山石梁风景区内分布着一小片常绿阔叶林,该常绿阔叶林未受到大的干扰和破坏,发育良好,接近原生性植被。目前,作者对该群落的特征作了初步的研究^[1]。本文对该群落优势种群的年龄结构与动态以及种间联结性进行了分析,为这一类型的植被研究与资源保护、开发利用提供基本资料。

1 自然概况

天台山地处 29°09'~29°28' N、120°50'~121°

24' E 之间,位于浙江省东部,跨天台、新昌、宁海 3 个县,系武夷山仙霞岭中支由南向北延伸而来。在气候分区上,本区属亚热带中部,为季风气候,气候温暖,雨水充沛。年平均气温 16.27 °C,最冷月均温 5.1 °C,最热月均温 23.5 °C。年降水量 1 320.5 mm。境内多低山丘谷和山间台地^[2]。本文工作地点在天台山华顶国家森林公园石梁景区内,海拔 500 m 左右,土壤为花岗岩、砂岩、变质岩母质上发育的山地棕黄壤,土层疏松,枯枝落叶层厚达 2~5 cm,总覆盖率达 85% 以上,一般分解良好,有机质丰富。

表 1 各样地环境资料

Table 1 The environmental conditions of 14 quadrats

样地号 No. of quadrats	海拔高度 (m) Elevation above sea level	面积 (m ²) Area	坡度 (°) Slope angle	坡向 Direction of slope	群落透光率 (%) Transparence of community
Q ₁	400	500	50	SW70°	8.56
Q ₂	450	500	45	SW30°	10.28
Q ₃	480	500	65	SE70°	9.67
Q ₄	460	500	60	NE40°	9.09
Q ₅	440	500	40	NW30°	14.71
Q ₆	470	500	60	SE50°	13.05
Q ₇	510	500	30	SE80°	7.35
Q ₈	520	500	45	NW10°	6.92
Q ₉	540	500	30	NW80°	20.80
Q ₁₀	490	500	45	NW80°	11.11
Q ₁₁	430	500	45	NW30°	12.45
Q ₁₂	560	500	45	NW20°	9.33
Q ₁₃	490	500	60	NW30°	15.71
Q ₁₄	500	500	40	NW20°	9.45

2 研究方法

2.1 样地的设置

在天台山石梁景区内随机设置 14 个面积为 500 m² 的样地,合计调查面积为 7 000 m²。将各样地分成 20 个面积为 25 m² 的小样方,调查记录每个小样方内所有植物的种类和数量,对样地内的乔木 (dbh. ≥ 7.5 cm) 树种进行每木调查,实测胸径、枝下高、冠幅等指标,计算出重要值,确定优势种。

以大小级结构代替年龄进行分析,甜槠种群大小级的划分,是将胸径 < 2.5 cm 的个体按株高分为: 1~33 cm、33~200 cm、>200 cm 三级,胸径大于 2.5 cm 以上者,按胸径每增加 5 cm 为一级划分(上限排外法)。

2.2 种间联结性测定

根据需要将小样方合并成不同级别的样方(乔木为 70 个 100 m²,灌木为 140 个 50 m²),用来测定

乔木和灌木的种间联结性。将各种对的定性数据(种的有/无)列入 2×2 联列表,计算出 a、b、c、d 的值^[3]。本文主要测定乔木层和灌木层植物的总体相关性及各种对间的联结性。

2.2.1 多物种间总体相关性检验 对多物种间总体相关性测定,可用 Schluter(1984) 提出的由零关联模型导出方差比率(VR)来同时检验显著的关系^[4]。

$$VR = S_r^2 / \sigma_r^2$$

其中, σ_r^2 为总体样本方差; S_r^2 为总种数方差。VR 为全部种的关联指数,在独立性零假设条件下期望值为 1,若 $VR > 1$,表明种间表现出净的正关联,若 $VR < 1$,则表明种间表现出净的负关联。计算可用来检验偏离 1 是否显著的统计量 W。例如种不相关联,则 W 落入由下面卡平方分布给出的界限内的概率有 90%:

$$X_{0.05, N}^2 < W < X_{0.95, N}^2$$

其中, $W = (N)(VR)$

N 为样方总数。

2.2.2 各种对间的联结性检验 根据 2×2 联列表, 利用 X^2 检验来检测各种对间的联结性, 当 X^2 值有偏时, 则采用 Yates 的连续校正的公式计算出 X^2 值⁽⁴⁾。若 $X^2 > 3.841$, 表示种对间联结性显著; 若 $X^2 > 6.635$, 表示种对间联结性极显著; 当 $(ad-bc) > 0$ 时, 为正联结, 反之为负联结。

3 结果分析

3.1 优势种群大小级结构

据统计, 天台山常绿阔叶林重要值最大的种群是甜槠 (*Castanopsis eyrei*), 其次为木荷 (*Schima superba*), 第 3 为马尾松 (*Pinus massoniana*), 其它重要值较大的依次为短柄枹 (*Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*)、东南石栎 (*Lithocarpus harlandii*)、小叶青冈 (*Cyclobalanopsis gracilis*) 等。根据大小级划分标准, 对上述 6 个优势种群的野外取样数据进行整理分级, 然后以大小级比为横轴, 以大小级为纵轴绘得各优势种群大小级分布图 (图 1)。从中可以看出, 甜槠种群龄级较完整, 且有大量的幼苗、幼树存在, 其年龄结构为稳定型。木荷、东南石栎的大小级分布图的形状基本相似, 都是基部宽, 顶部狭窄的类型, 其形状呈钟形, 因而它们的年龄结构应视为增长型或稳定型。而马尾松、短柄枹的幼苗、幼树很少, 幼苗贮备严重不足, 种群天然更新困难, 虽不能简单就此推论它们即将在群落中消失, 但已是衰退型模式。小叶青冈种群幼苗很少, 种群天然更新开始出现困难, 其年龄结构由稳定型趋向衰退型。

在种群存活曲线图中, 横坐标为各个大小级的自然对数, 纵坐标为现存个体数的自然对数。存活曲线是对生命表的重要反映, 当特定年龄或年龄组的出生率和死亡率不能确定时, 可以根据存活曲线的类型来判断森林树木种群是增长、下降还是稳定的动态特征⁽⁵⁾。如果存活曲线是直线型则表明该种群是稳定种群, 若为“凹型”, 则为增长种群; 若为“凸型”, 则为下降种群⁽⁶⁾。各优势种群的存活曲线如图 2 所示。为了更准确地确定各优势种群存活曲线的特征, 将各优势种群的存活曲线进行线性回归分析, 配合直线回归方程并检验其显著程度。由表 2 可看出, 甜槠、木荷、东南石栎等种群的存活曲线均表现出极显著的线性关系, 因而它们的年龄结构为稳

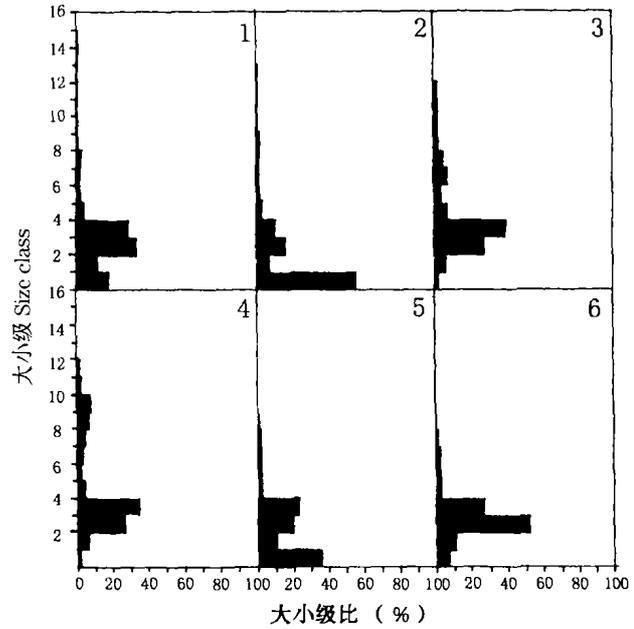


图 1 优势种群大小级结构

Fig. 1 The size structure of dominant population

1. 甜槠 *Castanopsis eyrei*; 2. 木荷 *Schima superba*; 3. 马尾松 *Pinus massoniana*; 4. 短柄枹 *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*; 5. 东南石栎 *Lithocarpus harlandii*;
6. 小叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis*

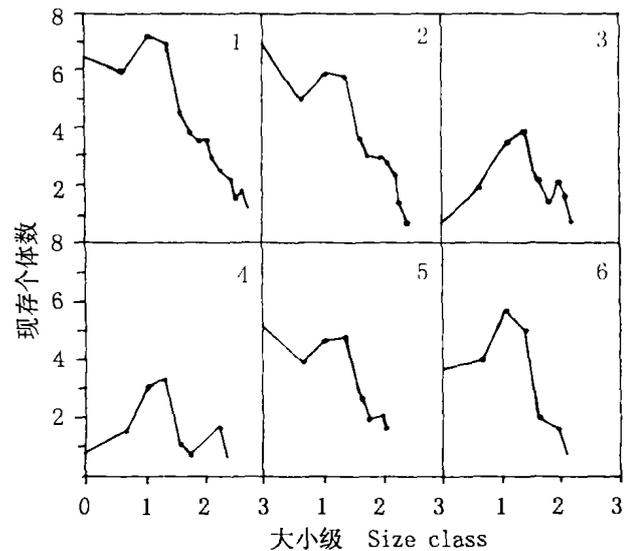


图 2 优势种群存活曲线 (纵、横坐标均为自然对数化)

Fig. 2 The survival curves of dominant population (Coordinate axes are of nature logarithmic ones)

1. 甜槠 *Castanopsis eyrei*; 2. 木荷 *Schima superba*; 3. 马尾松 *Pinus massoniana*; 4. 短柄枹 *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*; 5. 东南石栎 *Lithocarpus harlandii*;
6. 小叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis*

定型或增长型。马尾松、短柄枹的种群存活曲线为“凸型”，并进行线性回归，结果是这些种群存活曲线不存在线性相关关系，因而马尾松、短柄枹种群的年龄结构为衰退型。通过对小叶青冈种群的存活曲线进行线性回归，虽然其相关系数较大，但未达到显著水平，故其年龄结构由稳定型趋向衰退型。

甜槠、木荷、东南石栎等种群结实丰富，天然下种能力强，有更新幼树、幼苗。且它们萌生能力强，能够在上述样地较稳定地存在，因此它们的年龄结构为稳定型或增长型。马尾松种群幼苗很少，幼树、小树多分布在林缘的交错区，在林内个体数少，且生活力弱，很难更新。因此，马尾松种群的年龄结构

属衰退型，它们在群落中不能继续发展，将逐渐被淘汰。短柄枹的幼苗极少，幼树的数量也较少，它的强喜光性特点使得在群落中天然更新十分困难，种群年龄结构也为衰退型，在群落的发展过程中，也将逐渐退出群落。小叶青冈种群幼苗很少，可能是在这个时期由于气候或其它原因使其天然更新开始出现困难，其年龄结构由稳定型趋向衰退型。由于乔木层甜槠、木荷等优势种群均具增长、发展和稳定的年龄结构，所以群落渐趋稳定。特别是甜槠、木荷的优势种和建群种地位在相当长的时期内不会由其它种类替代，因而推论该群落目前的变化过程属进展演替类型。

表 2 优势种群存活曲线的直线回归方程

Table 2 The linear regression equation of survival curves of dominant population

序号 No.	种群名称 Name of population	回归方程 Regression equation	相关系数 Coefficient
1	甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	$y=8.0879-2.3014x$	-0.9011 ($p<0.01$)
2	木荷 <i>Schima superba</i>	$y=7.8089-2.6081x$	-0.9270 ($p<0.01$)
3	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	$y=2.5272-0.5536x$	-0.3542
4	短柄枹 <i>Quercus glandulifera</i> var. <i>brevipetiolata</i>	$y=1.9699-0.3216x$	-0.2441
5	东南石栎 <i>Lithocarpus harlandii</i>	$y=5.9394-2.0675x$	-0.8459 ($p<0.01$)
6	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	$y=5.1655-1.5642x$	-0.6161

3.2 乔木层植物种间联结性分析

种间联结是指不同种类在空间分布上的相互关联性^[7]。种间关系是各个种群在不同环境中相互作用所形成的有机联系，对不同物种个体在空间联系程度的客观测定，对研究两个种的相互作用和群落的组成及动态具有重要意义。对乔木层 20 个主要种群总体相关性进行测定，结果是 $VR=2.6158$ ，大于 1，表明该群落乔木层 20 个主要树种间在总体上表现出正联结。并且 $W=183.1044$ ，落在 $X_{0.05,70}^2 < W < X_{0.95,70}^2$ 外，即 VR 显著偏离 1，说明 20 个主要种群总体上存在显著的正联结。

乔木层 20 个主要种群组成了 190 个种对，呈正联结的 142 对，占总对数的 74.74%，呈负联结的 48 对，占 25.26%。通过 X^2 检验(图 3)，极显著正联结的 18 对，占 9.47%，显著正联结的 15 对，占 7.89%，一般正联结的 109 对，占 57.37%；极显著负联结的 1 对，占 0.53%，显著负联结的 8 对，占 4.21%，一般负联结的 39 对，占 20.53%。表现正联结的种对，在群落中有互利作用或对生境有相同的要求，它们相伴出现的机率很大。表现负联结的种对对生境的需求不同，共同出现的机率较低。综合天台山常绿阔叶林乔木层 20 个主要种群联结性检

验的研究结果，可以看出表现正联结趋势的种群多于负联结的种群，显著、极显著正联结的种对较多。这与总体联结性测度的方差比率法显示的结果一致。说明该群落已处于和该地区环境条件相适应的稳定阶段，群落结构及其种类组成将逐渐趋于完善和稳定，种间关系也将同步趋于正相关，以求得多物种间的稳定共存。

从图 3 中可以看出，建群种甜槠与木荷之间的联结性不强、它们与其它树种的联结性也不强，这是个体高度密集的优势种群之间存在着各自调节、分配和利用环境空间和资源的结果。一般地位于乔木层第 1 亚层的个体，由于有自己合适的生态位，与其它种类的联结性不强。表现极显著正联结关系的有锥栗与石斑木、小叶青冈与尖连蕊茶、浙江樟与虎皮楠、尖连蕊茶与马银花等 18 个种对。石斑木与马银花、石斑木与浙江樟、马银花与吴茱萸五加等 15 个种对存在显著的正联结关系。由于这些种群多分布于乔木层第 2 亚层，加上石梁常绿阔叶林海拔差异不大，群落生境异质性相对较低，它们在群落中相伴出现的机率很大，因而各种对之间多数表现为正联结。

青冈栎与厚叶冬青有极显著的负联结关系，与

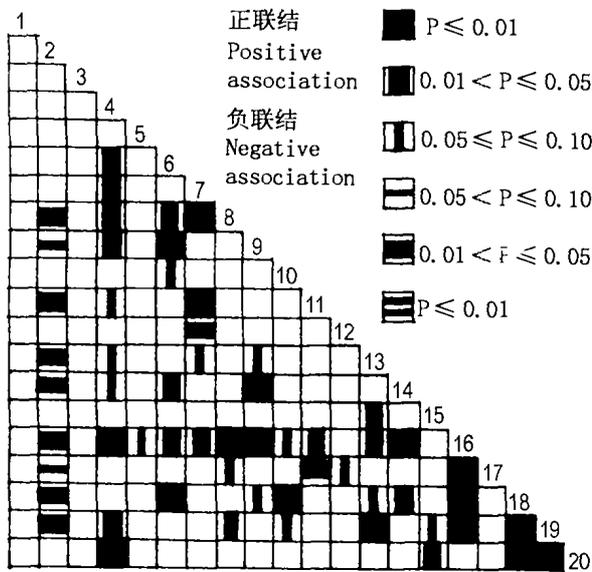


图 3 乔木层种间联结半矩阵图

Fig. 3 The Semi-matrix graph of interspecific association in tree-layer

1. 甜槠 *Castanopsis cyrei*; 2. 青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*; 3. 马尾松 *Pinus massoniana*; 4. 石斑木 *Raphirolepis indica*; 5. 木荷 *Schima superba*; 6. 马银花 *Rhododendron ovatum*; 7. 浙江樟 *Cinnamomum chekiangense*; 8. 老鼠矢 *Symplocos stellaris*; 9. 尾叶冬青 *Ilex wilsonii*; 10. 小叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis*; 11. 虎皮楠 *Daphniphyllum oldhamii*; 12. 东南石栎 *Lithocarpus harlandii*; 13. 光叶石楠 *Photinia glabra*; 14. 吴茱萸五加 *Acanthopanax evodiaefolius*; 15. 野漆 *Toxicodendron succedaneum*; 16. 厚叶冬青 *Ilex elmerrilliana*; 17. 短柄枹 *Quercus glandulifera* var. *brevipetiolata*; 18. 尖连蕊茶 *Camellia cuspidata*; 19. 小果冬青 *Ilex micrococca*; 20. 锥栗 *Castanea henryi*

老鼠矢、虎皮楠、光叶石楠、吴茱萸五加、尖连蕊茶、小果冬青有显著的负联结关系。因青冈栎多沿溪涧两侧分布,而厚叶冬青等种群多分布于山坡、生境干燥处,这是生境的差异导致了它们之间显著的排斥性。存在显著负联结的种对还有浙江樟与东南石栎、短柄枹与虎皮楠等,这是由于浙江樟、短柄枹是阳性树种,而东南石栎、虎皮楠耐荫所致。

3.3 灌木层植物种间联结性分析

对灌木层 22 个主要种群总体相关性进行测定,结果是 $VR=2.7929$, 大于 1, 表明该群落灌木层 22 个主要树种间在总体上表现出正联结, 并且 $W=391.0034$, 落在 $X_{0.05,140}^2 < W < X_{0.95,140}^2$ 外, 即 VR 显著偏离 1, 说明 22 个主要种群总体上存在显著的正联结。灌木层 22 个主要种群组成了 231 个种对, 呈正联结的 151 对, 占总对数的 65.37%, 呈负联结的 80 对, 占 34.63%。通过 X^2 检验(图 4), 极显著正联结的 26 对, 占 11.26%, 显著正联结的 11 对, 占

4.76%, 一般正联结的 114 对, 占 49.35%; 极显著负联结的 1 对, 占 0.43%, 显著负联结的 2 对, 占 0.87%, 一般负联结的 77 对, 占 33.33%。综上所述, 灌木层主要种类表现正联结趋势的种群多于负联结的种群, 显著、极显著正联结的种对较多。

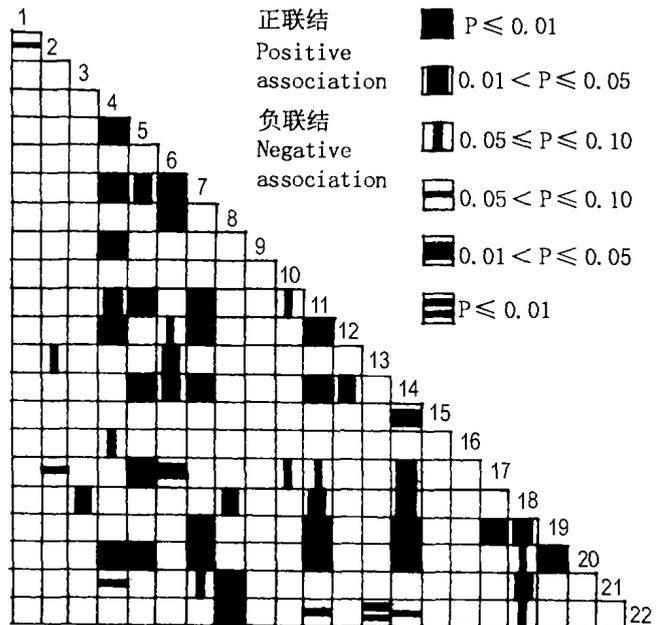


图 4 灌木层种间联结半矩阵图

Fig. 4 The Semi-matrix graph of interspecific association in shrub-layer

1. 东南石栎 *Lithocarpus harlandii*; 2. 光叶石楠 *Photinia glabra*; 3. 厚皮香 *Ternstroemia gymnanthera*; 4. 虎皮楠 *Daphniphyllum oldhamii*; 5. 厚叶冬青 *Ilex elmerrilliana*; 6. 尖连蕊茶 *Camellia cuspidata*; 7. 柃木 *Eurya japonica*; 8. 老鼠矢 *Symplocos stellaris*; 9. 毛冬青 *Ilex pubescens*; 10. 木荷 *Schima superba*; 11. 满山红 *Rhododendron mariesii*; 12. 马银花 *Rhododendron ovatum*; 13. 青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*; 14. 石斑木 *Raphirolepis indica*; 15. 石栎 *Lithocarpus glaber*; 16. 甜槠 *Castanopsis cyrei*; 17. 山矾 *Symplocos sumatana*; 18. 吴茱萸五加 *Acanthopanax evodiaefolius*; 19. 乌饭树 *Vaccinium bracteatum*; 20. 赤楠 *Syzygium buxifolium*; 21. 小叶青冈 *Cyclobalanopsis gracilis*; 22. 浙江樟 *Cinnamomum chekiangense*

从图 4 可看出, 灌木层中柃木与马银花、满山红与马银花、虎皮楠与厚叶冬青、尖连蕊茶与柃木、乌饭树与赤楠、山矾与乌饭树等 26 个种对存在极显著正联结关系。柃木与厚叶冬青等 11 个种对存在显著的正联结关系, 表明这些种对对生境有相似的要求, 它们相伴出现的机率很大。青冈栎与浙江樟有极显著的负联结关系, 表明它们对生境的要求有显著的不同, 青冈栎通常在偏湿的生境生长, 而小叶青冈通常生长在较干燥的生境。尖连蕊茶与山矾、石斑木与石栎存在显著的负联结关系, 这是由于尖

连蕊茶、石斑木耐荫，而山矾、石栎喜阳所致。

4 结 语

浙江省天台山常绿阔叶林中，优势种群甜槠、木荷、东南石栎种群的存活曲线均表现为极显著的线性关系，种群的年龄结构为稳定型或增长型。马尾松、短柄枹的年龄结构为衰退型。小叶青冈的年龄结构由稳定型趋向衰退型。由于乔木层甜槠、木荷等优势种群均具增长、发展和稳定的年龄结构，特别是甜槠、木荷的优势种和建群种地位在相当长的时期内不会由其它种类替代，因而推论该群落目前的变化过程属进展演替类型。

用方差比率(VR)和通过 2×2 联列表进行 X^2 检验的方法，检验了常绿阔叶林乔木层 20 个主要树种、灌木层 22 个主要种类的总体相关性和各种对间的联结性。结果是乔木层、灌木层主要种类间在总体上均呈显著的正相关，正联结的种对多于负联结的种对。说明该群落已处于和该地区环境条件相适应的稳定阶段，群落结构及其种类组成将逐渐趋于完善和稳定。通过对天台山常绿阔叶林优势种群的结构及种间联结性进行研究，对于了解中亚热带常

绿阔叶林生态特征和动态规律很有帮助。同时，对于植树造林、保护生态环境具有一定的实践意义。

参考文献：

- [1] 金则新. 浙江天台山石梁常绿阔叶林研究[J]. 广西植物, 1999, 19(3): 208—214.
 - [2] 洪仲棉. 天台山森林植被及其利用和保护[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1988, 12(3): 232—236.
 - [3] 王伯荪, 彭少麟. 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[J]. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(4): 274—285.
 - [4] Jgone A 拉德维格, James F 蓝诺兹(李育中, 等). 统计生态学[M]. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1990. 80—93.
 - [5] 刘智慧. 缙云山栲树种群结构和动态的初步研究 [A]. 见: 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究[C]. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 281—296.
 - [6] 赵学农, 刘伦辉, 高圣义, 等. 西双版纳望天树种群结构与动态研究[J]. 广西植物, 1996, 16(3): 225—232.
 - [7] 吴 宁. 贡嘎山麦吊山群落优势种群分布格局及相互关系[J]. 植物生态学报, 1995, 19(3): 270—279.
-
- (上接第 202 页 Continue from page 202)
- 群落多样性的研究(2)[J]. 生态学报, 1995, 15(3): 268—277.
 - [34] Margalef D R. Homage to Evelyn Hutchinson. or why is there an upper limit to diversity[J]. *Trans Connct Acad Art Sci*, 1972, 44: 211—235.
 - [35] May R M. Patterns of species abundance and diversity [A]. In: Cody M L, Diamond J M (eds). *Ecology and evolution of communities* [C]. Cambridge: Harvard Univ Press. 1975. 81—120.
 - [36] MacArthur R H. On the relative abundance of bird species [J]. *Proc Nat Acad Sci Wash*, 1957, 43: 293—296.
 - [37] Webb D J. The Statistics of relative abundance and diversity[J]. *Journ Biol*, 1974, 43: 277—291.
 - [38] Preston F W. The commonness and rarity of species[J]. *Ecol*, 1948, 29: 254—283.
 - [39] Preston F W. The canonical distribution of commonness and rarity [J]. *Ecol*, 1962, 43: 185—215.
 - [40] Sugihara G. Minimal community structure: An exelplantation of species abundance patterns[J]. *Amer Nat*, 1980, 116: 770—787.
 - [41] 左家哺. 南岳森林生物多样性研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1998. 116—160.
 - [42] 左家哺, 田伟政, 彭代文, 等. 湖南省南岳原生性森林群落的研究—— I. 甜槠林[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2001, 27(1): 121—126.
 - [43] 左家哺, 朱 巽, 田伟政, 等. 湖南省南岳原生性森林群落的研究—— III. 长叶石栎林[J]. 武汉植物学研究, 2001, 19(5): 377—384.