

贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥
种群动态研究*

梁士楚

(贵州科学院山地资源研究所, 贵阳)

S792.990.1

摘 要

本文试用空间差异代替时间变化的方法, 分析了贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群的动态特征。结果表明, 随着种群个体的增大和群落的演替进程, 种群分布格局由集群型过渡到随机型, 种群大小结构由增长型过渡到衰退型, 种群密度呈现负增长。云贵鹅耳枥种群的研究有助于探讨喀斯特森林植物种群生态学研究中的某些理论问题, 同时, 对于喀斯特森林经营管理和保护具有一定的实践意义。

关键词: 云贵鹅耳枥, 种群动态, 样地编年, 贵阳。

云贵鹅耳枥(*Carpinus pubescens*)是贵州中亚热带海拔1000—1500m喀斯特地区常见的落叶阔叶树种, 是该地区森林群落中重要组成成分^[1,2]。它属阳性树种, 耐瘠薄干旱, 能在裸岩陡坡或岩石露头极多等生境中, 形成单优种群落, 这对于喀斯特地区荒山绿化和水土保持具有重要的意义。

一、研究地点与植被概况

贵阳地处贵州高原中部, 境内喀斯特地貌发育较为典型。呈亚热带季风性湿润气候, 年均温15.3℃, 年积温4658.7℃, 年降雨量1174.4mm。夏无酷暑多雨, 最热月(7月)均温24℃; 冬季温和少雨, 最冷月(1月)均温4.9℃。

本研究在贵阳黔灵山和东山进行。样地设在下列具有代表性的群落中:

云贵鹅耳枥灌草丛, 群落高70—80cm, 盖度0.70, 由云贵鹅耳枥、月月青(*Itea ilicifolia*)、铁仔(*Myrsine africana*)、菴草(*Arthraxon hispidus*)等种类组成。

云贵鹅耳枥林, 群落盖度0.70—0.95。乔木层分为2个亚层^[1], 第1亚层高15—22m, 以云贵鹅耳枥为主; 第2亚层高5—10m, 由灯台树(*Cornus controversa*)、朴树(*Cltis sinensis*)、女贞(*Ligustrum lucidum*)、栲木(*Photinia davidsoniae*)、桫欏(*Eurya japonica*)等种类组成。灌木层高1—3m, 盖度0.30—0.85, 由月月青、六月雪(*Serissa foefida*)、臭牡丹(*Clerodendrum bunge*)等种类组成。草本层高0.4—1m, 盖度0.30—0.70, 由黑色鳞毛蕨(*Dryopteris fuscipes*)、菴草、显子草(*Phaenosperma globosa*)等种类组成。

云南樟、云贵鹅耳枥林, 群落盖度0.75—0.90, 乔木层分为2个亚层, 第1亚层高15—

* 贵州科学院科学基金资助项目。
本文于1990年10月2日收到。

25m, 由云南樟 (*Cinnamomum glanduliferum*)、云贵鹅耳枥、白栎 (*Quercus fabri*)、枫香 (*Liquidamber formosana*) 等种类组成; 第2亚层高5—12m, 由山矾 (*Symplocos stellairs*)、桫欏、杨梅 (*Myrica rubra*) 等种类组成。灌木层高2—3m, 盖度0.40—0.85, 由油茶 (*Camellia oleifera*)、木姜子 (*Lindera sp.*)、南烛 (*Lyonia ovalifolia*) 等种类组成。草本层高0.5—1m, 盖度0.50—0.90, 由黑色鳞毛蕨、扁竹兰 (*Iris confusa*)、排草 (*Lysima-*

表1 贵阳9个样地上云贵鹅耳枥种群及其环境因子

Table 1 The data of pubescent hornbeam population in nine Plots in Guiyang and its environmental factors

样地编号 Plot chronosequence	Q ₁	Q ₂	Q ₃	Q ₄	Q ₅	Q ₆	Q ₇	Q ₈	Q ₉
项目 Items									
地 点 Site	黔灵山 Qian-ling Shan	黔灵山 Qian-ling Shan	黔灵山 Qian-ling Shan	黔灵山 Qian-ling Shan	黔灵山 Qian-ling Shan	东 山 Dong- Shan	东 山 Dong- Shan	黔灵山 Qian-ling Shan	黔灵山 Qian-ling Shan
群落类型 Type of community	S	P	NP	P	P	P	P	P	NP
群落透光率 Transparence of community	82.56	12.83	9.36	20.80	18.42	13.50	11.15	9.80	8.58
云贵鹅耳枥种群密度 Density of Pubescent hornbeam population (n/10 ⁴ m ²)	31200	11230	588	8650	3156	1325	338	263	236
种群径级度 Diameter degree of population	3	25	25	36	45	48	50	75	84
常绿阔叶树种重要值 Importance value of evergreen broadleaved tree (%)	0.00	13.72	66.70	50.18	66.70	70.82	17.24	102.72	110.39
岩石露头率 Exposure of rock (%)	80.00	85.00	45.00	95.00	95.00	70.00	75.00	10.00	55.00
土壤厚度 Thickness of soil (m)	0.38	0.25	>0.60	0.28	0.36	0.47	0.43	>0.60	>0.60
土壤含水量 Moisture content of soil (%)	12.83	11.24	6.01	11.05	5.20	6.58	5.05	3.59	4.86
土壤pH值 Soil pH value	7.63	7.54	6.20	7.61	6.32	7.46	7.18	5.34	5.10
土壤有机质 Organic matter of soil (%)	6.24	7.71	5.75	8.52	7.35	7.26	4.82	7.71	6.43
土壤CaCO ₃ 含量 CaCO ₃ Content of soil (%)	13.20	8.65	5.60	12.90	7.10	9.26	5.93	5.44	6.60
土壤Ca ²⁺ 含量 Ca ²⁺ Content of soil (mg/100g soil)	23.48	14.71	6.01	22.53	16.64	11.31	10.85	11.51	8.67

注Notes: S. 云贵鹅耳枥灌丛 Pubescent hornbeam shrubgrassland, P. 云贵鹅耳枥林 Pubescent hornbeam forest; NP. 云南樟、云贵鹅耳枥林 Nepal camphortree and Pubescent hornbeam forest.

chia paridiformis)、蕨草等种类组成。

二、研究方法

在黔灵山和东山选取 9 个属于不同演替阶段群落或同一演替阶段群落但林龄不同的样地, 用样方法作群落学调查(云贵鹅耳枥林和云南樟、云贵鹅耳枥林用 1600m^2 样方, 灌草丛用 100m^2 样方), 测定样方内所有种群个体的株高、胸围等特征。同时, 测定群落透光率和土壤厚度, 并各取 1 个土样, 以用于土壤含水量、有机质等的分析(表 1)。

样地编年序列按各样地云贵鹅耳枥种群径级度大小顺序排列。种群径级度由样地中含有不少于 5 株云贵鹅耳枥的最大胸径的平均值求得。

三、结果与分析

1. 种群大小结构动态

根据各样地中种群个体的径级分布状况及其与植物生活史的关系, 将云贵鹅耳枥种群个体划分为 9 个大小等级: 胸径 2.5cm 以下的个体按株高分为 $1-30\text{cm}$ 、 $30-100\text{cm}$ 、 $\geq 100\text{cm}$ 3 级; 胸径 2.5cm 以上的个体按胸径每增加 10cm 为 1 级划分。结果云贵鹅耳枥种群的大小结构如图 1。结合种群的存活曲线(图 2)分析, 云贵鹅耳枥种群大小结构可分为 7 类: 1

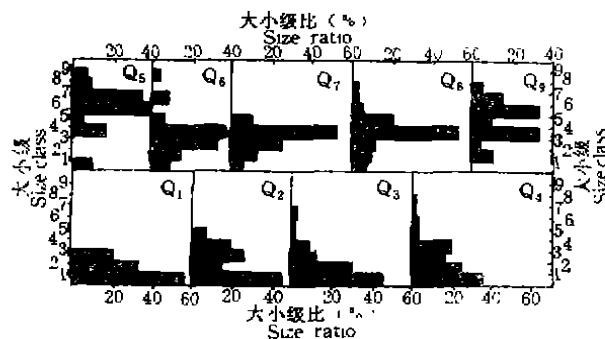


图 1 各样地云贵鹅耳枥种群大小结构

Fig.1 The size structure of pubescent hornbeam populations in nine plots

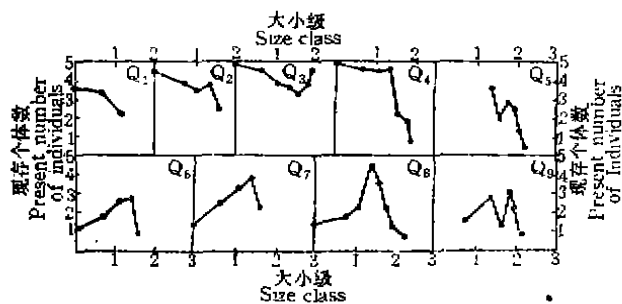


图 2 各样地云贵鹅耳枥种群存活曲线

(纵、横坐标均为自然对数化)

Fig.2 The survival curves of pubescent hornbeam populations in nine plots (Coordinate axes are of nature logarithmic ones)

初始增长型, 种群个体胸径不超过2.5cm, 大小结构呈金字塔型, 存活曲线呈弧形凸型, 种群具有拓殖性质, 出现在新的次生裸地上, 如 Q_1 。Ⅱ 增长型, 种群各发育阶段旺盛, 种群个体胸径不超过25cm, 大小结构呈金字塔型, 存活曲线呈弧形凸型, 如 Q_2 。Ⅲ 稳定型, 种群个体胸径0.2—45cm 大小结构呈倒J形金字塔型, 即拥有较多幼苗和幼树以及少数大树, 存活曲线呈弧形凸型, 种群出现在裸岩陡坡或岩石露头极多等特殊生境中, 如 Q_3 和 Q_4 。Ⅳ 始衰型, 种群个体胸径不超过45cm, 大小结构呈倒金字塔型, 存活曲线呈单峰凸型, 如 Q_7 。Ⅴ 中衰型, 种群个体胸径达50cm, 大小结构呈倒金字塔型, 存活曲线呈双峰凸型, 如 Q_8 。Ⅵ 老衰型, 种群个体胸径达75cm, 大小结构呈倒金字塔型, 存活曲线呈断点凸型, 如 Q_5 和 Q_6 。Ⅶ 偏途顶极型, 这是受人类活动影响和控制而形成的种群大小结构类型, 如 Q_9 。

种群大小结构随着群落演替发生变化, 群落演替现存各阶段在空间上的差异可以反映种群在时间上的变化^[3-5]。故可用群落演替不同阶段中云贵鹅耳枥种群大小结构的差异来表示其大小结构在时间上的动态(表2)。云贵鹅耳枥是阳性树种, 耐瘠薄干旱, 种子散布能力

表2 不同生境和不同群落演替阶段中云贵鹅耳枥种群大小结构的动态
Table 2 Dynamics of size structures of pubescent hornbeam populations in different habitats and succession stages

生 境 Habitat	种群大小结构类型 Type of population size structure			
裸岩陡坡或岩石露头极多的地段 Bare-rocky steep slope or extreme rocky habitat	I —————→ I —————→ I —————→	(地形顶极 Topographic climax)		云贵鹅耳枥林 Pubescent hornbeam forest
岩石露头多, 土壤瘠薄的地段 Rocky and thin-soil habitat	I —————→ I —————→ I —————→	(偏途顶极 Disclimax)		常绿、落叶阔叶混交林 Evergreen and deciduous mixed forest
岩石露头较少, 土层较厚的地段 Few rocky and thick soil habitat	I —————→ I —————→ I —————→			常绿阔叶林 Evergreen broadleaved forest
群落演替阶段 Stage of community succession	云贵鹅耳枥灌草丛 Pubescent hornbeam shrub-grassland	云贵鹅耳枥林 Pubescent hornbeam forest	常绿、落叶阔叶混交林 Evergreen and deciduous mixed forest	顶极群落 Climax community

注Notes: “→”表示“现存状态”Expresses “standing state”; “—”表示“保持”Expresses “maintenance”; “-->”表示“预测”Expresses “prediction”.

强且萌发率高, 是喀斯特地区次生裸地上的先锋种群, 此时其大小结构属增长型。随着种群个体生长形成云贵鹅耳枥林, 种群密度因种内竞争加剧而逐渐下降, 同时, 常绿阔叶树的入

侵阻碍了云贵鹅耳枥种群的更新。随着常绿阔叶树进入林冠层, 云贵鹅耳枥种群因竞争性排斥而趋于衰退, 其大小结构属衰退型。故云贵鹅耳枥生物生态学特性以及常绿阔叶树的定居和发展是引起云贵鹅耳枥种群大小结构变化的原因。按单元演替顶极理论, 云贵鹅耳枥种群是喀斯特森林群落演替过程中的先锋种群。但在裸岩陡坡或岩石露头极多的生境中, 如 Q_3 和 Q_4 , 由于水分和土壤等生境条件恶劣, 其他树种难以生存, 但云贵鹅耳枥种群能形成稳定的群落, 即多元演替顶极理论的地形顶极群落。倒 J 型大小结构即为云贵鹅耳枥种群作为地形顶极群落的主要成分而高概率地维持着自己种群发展。

2. 种群分布格局动态

种群分布格局随时间变化呈现动态的过程。由于云贵鹅耳枥生命周期长, 难以追踪种群整个发育过程来找出其分布格局动态规律。这里采用空间差异代替时间变化的方法, 以一次性调查结果来分析种群分布格局的动态。具体方法是将各样地云贵鹅耳枥种群个体划分为 5 个大小等级^[10], 然后都用方差/均值比率法来测定各大小等级种群的分布格局, 结果 (如表 3) 得出, 云贵鹅耳枥种群分布格局随大小等级呈现规律性变化: 第 I、II、III 大小等级的种群分布格局呈集群型, 而第 IV、V 大小等级的呈随机型。图 3 揭示贵阳喀斯特山地云贵鹅

表 3 样地 3 云贵鹅耳枥种群各大小级水平分布格局
Table 3 The horizontal patterns of pubescent hornbeam population with different size classes in plot 3

等级度 Size class	方差 Variance S^2	均值 Average $\bar{X}$	方差/均值 Variance/Average $S^2/\bar{X}$	t 值 t Value	测定结果 Result	集群指数 Index of clumping I	负二项式参数 Negative binomial parameter K	平均拥挤指数 Index of mean crowding $\bar{m}$	聚集性指数 Index of patchiness $\bar{m}/\bar{m}$	离散性指数 Index of dispersion I_d
I	107.56	11.31	9.51	23.30	集群型 Clump	8.51	1.33	19.82	1.75	1.86
II	38.37	7.31	5.25	11.30	集群型 Clump	4.24	1.72	11.56	1.58	1.69
III	7.73	2.50	3.09	5.73	集群型 Clump	2.09	1.19	4.59	1.84	1.95
IV	0.16	0.19	0.87	0.36	随机型 Poisson	-0.1	0.21	0.05	0.29	0.31
V	0.39	0.44	0.91	0.26	随机型 Poisson	-0.2	-4.6	0.34	0.78	0.83

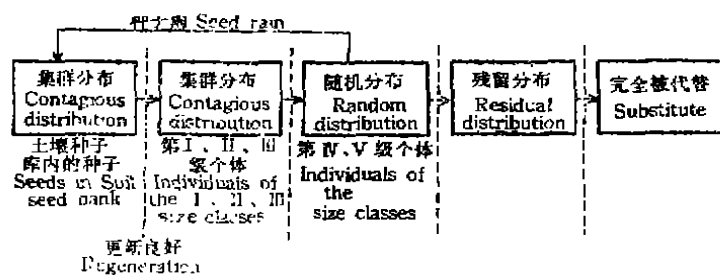


图 3 云贵鹅耳枥种群发育过程

Fig.3 The growth patterns dynamics of pubescent hornbeam population

耳枥种群在其发育过程中分布格局的动态变化,云贵鹅耳枥种群在不同发育阶段,影响其分布格局的生态因子有所不同。云贵鹅耳枥种群在幼苗、幼树和小树阶段呈集群分布是由云贵鹅耳枥生物学特性,尤其是由种子成群散布所决定。云贵鹅耳枥是茱萸花序类植物,种子多且散落在母树周围。另外,群落内石窝、溶沟等微环境的发育亦造成种子集群分布。故土壤内的种子呈集群状态。由于种子萌发率高,幼苗亦能较好地存活而在母树周围形成集群分布,这种集群状态一直能持续到小树阶段。随后,因种群个体增大对环境资源,特别是水、光资源的要求加剧,使种内和种间竞争增强而造成种群密度下降,因此,到中树和大树阶段,种群分布格局发生了变化,由集群型变为随机型。说明云贵鹅耳枥种群分布格局的变化与种内和种间竞争引起的种群个体数量变化相关。

随着种群分布格局由集群型过渡到随机型,其集聚强度相应地减少。这是因种内和种间竞争引起种群密度下降的缘故。种群在幼年阶段集聚强度高有利于存活和发挥群体效应^[7]。而成年后由于个体增大,集聚强度降低才有利于获得足够的环境资源。故种群集聚强度的变化是种群的一种生存策略或适应机制。

3. 种群密度动态

基于空间差异代替时间变化的样地编年序列,按幂函数关系^[8],得到不同演替阶段群落和同一演替阶段群落不同林龄的云贵鹅耳枥种群密度(D)随种群径级度(A)变化的数学模型如下:

$$D = \begin{cases} 4.6063 \times 10^9 A^{-3.3888} (p < 0.05, \text{同一演替阶段群落}) \\ 3.4136 \times 10^5 A^{-1.4982} (p < 0.05, \text{不同演替阶段群落}) \end{cases} \quad (1)$$

式(1)刻划了贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群密度随着种群发育和群落演替进程呈现负增长的动态过程,符合种群自然发展的动态规律。一般地,云贵鹅耳枥种子侵入次生裸地后,形成含云贵鹅耳枥幼苗(树)的灌草丛,此时种群密度较大。随着云贵鹅耳枥林形成,种群密度因自疏作用加剧而逐渐下降。当群落环境发育适合常绿阔叶树侵入和发展后,种间竞争引起的他疏作用亦使云贵鹅耳枥种群密度下降。随着常绿树种,如云南樟、山矾等发展,常绿、落叶阔叶混交林形成。在岩石露头多的生境中,因群落内微环境的分异,使云贵鹅耳枥种群和常绿阔叶树种群都能实现更新而和谐共存,云贵鹅耳枥种群密度处于相对稳定状态。但在岩石露头少的生境中,随着群落环境继续发育,可导致大量常绿阔叶树种的入侵和发展

表 4 样地编年序列上云贵鹅耳枥种群密度与环境因子的相关分析

Table 4 The relative analysis between density of pubescent hornbeam population of the plot-chronosequence and its environmental factors

环境因子 Environmental factors	群落 透光率 Trans- parence of commu- nity	岩石 露头率 Exposure of rock	土壤 厚度 Thickness of soil	土壤 含水量 Moisture content of soil	土壤 pH 值 Soil pH value	土壤 有机质 Organic matter of soil	土壤 CaCO ₃ 含量 CaCO ₃ content of soil	土壤 Ca ²⁺ 含量 Ca ²⁺ content of soil
项目 Items								
种群密度 Population density	0.9893	0.4119	-0.2036	0.8819	0.6257	0.2827	0.8158	0.7886
r 的显著性 Significance r	p<0.01	p>0.05	p>0.05	p<0.01	p>0.05	p>0.05	p<0.05	p<0.05

而使云贵鹅耳枥种群会因种间竞争加剧而严重衰退,甚至完全退出群落。

把各样地云贵鹅耳枥种群密度与相应的群落透光率、土壤含水量等环境因子作相关分析,结果如表4。由表4可知,云贵鹅耳枥种群密度与群落透光率、土壤含水量的相关性极显著;与土壤 CaCO_3 和 Ca^{2+} 含量的相关性显著。结合上述分析可知,云贵鹅耳枥种群喜钙质土壤环境,其在群落演替过程中导致密度变化的动力是对水、光资源竞争引起的自疏和他疏作用,云贵鹅耳枥种群密度与群落中岩石露头率、土壤厚度、有机质含量等的相关性不显著,说明这些环境因子不是阻碍云贵鹅耳枥种群生长和发育的限制性因子。

四、结 语

对于长命多年生植物种群,应用空间差异代替时间变化的方法来研究其动态具有实际意义,结果符合种群的自然动态规律。样地编年序列所含样地数愈多,结果会愈满意。

云贵鹅耳枥种群是亚热带喀斯特山地森林植被演替中的先锋种群。在土壤和水分条件较好的生境中,其种群随群落演替从次生裸地上侵入种群到最终被常绿阔叶树取代。但在裸岩陡坡或岩石露头极多等其他树种难以定居发展的特殊生境中,云贵鹅耳枥能形成稳定的群落。云贵鹅耳枥种群的动态变化主要取决于其本身的生物生态学特性及其与环境之间的关系。

对云贵鹅耳枥种群的研究有利于了解其在喀斯特森林生态系统中的功能地位和群落演替中的作用。同时,可为造林中种群的合理配置和森林经营管理和保护提供理论依据。

参 考 文 献

- [1] 梁士楚等, 1990, 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥群落特征初探, 贵州农学院学报 9 (2), 81—98.
- [2] 屠玉麟, 1989, 贵州喀斯特森林的初步研究, 中国岩溶 8 (4), 282—290.
- [3] 董 明, 1987, 缙云山马尾松种群年龄结构初步研究, 植物生态学与地植物学学报 11 (1), 50—5.
- [4] Knowles, P., et al, 1983, Age and size structure analysis of engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine and limber pine in colorado, Ecol. 54 (1), 1—9.
- [5] Leak, W.B., 1975, Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods, Ecol. 56, 1451—1454.
- [6] 刘智慧, 1990, 四川省缙云山栲树种群结构与动态的初步研究, 植物生态学与地植物学学报 14 (2), 120—128.
- [7] 李俊清等, 1990, 红松的种群结构与动态过程, 生态学杂志 9 (4), 6—10.
- [8] 钟章成, 1988, 《常绿阔叶林生态学研究》, 第253—314页, 西南师范大学出版社.

STUDY ON DYNAMICS OF PUBESCENT HORNBEAM POPULATION IN KARST MOUNTAIN OF GUIYANG

Liang Shi-Chu

(Institute of Mountain Resources, Guizhou Academy of Sciences, Guiyang)

In this paper, the dynamics of pubescent hornbeam populations in karst mountain of Guiyang are analysed by using the method of substitution of space for time. The results show that the spatial pattern changes from clumping type to random type, the size structure changes from growing type to declining type and the population density tends to have a negative increase, along with the population development and the succession of community. The study on pubescent hornbeam population can not only throw some light on some theoretical themes in plant population ecology studies of karst forest, but be also of practical significance for karst forest management, utilization and preservation.

Key words: pubescent hornbeam, population dynamics, plot-chronosequence, Guiyang.