

DOI: 10.5846/stxb201809272094

陈艳华, 龙岳林, 彭重华. 湖南省阳明山山顶苔藓矮林优势种空间分布格局. 生态学报, 2019, 39(18): - .

Chen Y H, Long Y L, Peng Z H. Distribution patterns of dominant populations in a mountaintop mossy dwarf forest in the Yangming Mountains in Hunan Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(18): - .

## 湖南省阳明山山顶苔藓矮林优势种空间分布格局

陈艳华<sup>1,2</sup>, 龙岳林<sup>1,\*</sup>, 彭重华<sup>3</sup>

1 湖南农业大学园艺园林学院, 长沙 410128

2 湖南理工学院, 岳阳 414006

3 中南林业科技大学风景园林学院, 长沙 410004

**摘要:** 山顶苔藓矮林是亚热带山地常绿阔叶林区在极端气候与环境条件下发育的一种群落变型, 通过研究优势植物的分布格局与规模, 可以有效地指导植被保护与管理活动。在湖南阳明山国家级自然保护区的山顶苔藓矮林区设置 3 个样地, 应用相邻格子法对优势种云锦杜鹃 (*Rhododendron fortunei*) 进行每木调查, 在不同取样尺度 (面积) 上采用方差/均值比率法 ( $v/m$ )、负二项参数 ( $k$ )、丛生指数 ( $I$ )、平均拥挤度 ( $m^*$ )、聚块性指数 ( $m^*/m$ )、聚集指数 ( $C_a$ ) 和格林指数 ( $GI$ ) 等聚集强度指数对云锦杜鹃种群分布格局进行分析。结果表明: 阳明山山顶苔藓矮林优势种云锦杜鹃种群在北、南、东三个方位上的空间分布格局总体上为聚集分布, 随着取样尺度的增大, 聚集格局强度和规模依次减弱; 而山顶苔藓矮林优势种群不同年龄阶段的空间分布特征为随着种群年龄的增大, 其空间分布格局呈聚集强向聚集弱、以至于向随机分布发展; 阳明山山顶苔藓矮林优势种群及其分布格局形成的主要原因是云锦杜鹃种群本身的种子繁殖及传播方式和类营养繁殖等生物学特性及方位、坡向等环境因子影响所致。  
**关键词:** 山顶苔藓矮林; 云锦杜鹃; 分布格局; 聚集强度; 格局规模; 阳明山

## Distribution patterns of dominant populations in a mountaintop mossy dwarf forest in the Yangming Mountains in Hunan Province, China

CHEN Yanhua<sup>1,2</sup>, LONG Yuelin<sup>1,\*</sup>, PENG Zhonghua<sup>3</sup>

1 Horticulture & Landscape College, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

2 Hunan Institute of Science and Technology, Yueyang 414000, Hunan, China

3 College of Landscape Architecture, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

**Abstract:** The mountaintop mossy dwarf forest is a community of evergreen broad-leaved forests in subtropical mountains facing extreme climatic and environmental conditions. Understanding the distribution pattern and scale of the dominant tree species in this forest can provide insights for effective management measures and an understanding of the mechanisms of community assembly in subtropical forests. In this study, we established 3 plots to explore the distribution patterns of dominant species in a mountaintop mossy dwarf forest in three directions in the Yangming Mountains in Hunan Province, China. An adjacent lattice method was used to survey dominant species (i.e., *Rhododendron fortunei*). At seven spatial scales, aggregation intensity indexes such as variance / mean ratio ( $v/m$ ), negative binomial parameter ( $k$ ), clumping index ( $I$ ), mean crowding index ( $m^*$ ), patchiness index ( $m^*/m$ ), aggregation index ( $C_a$ ), and Green index ( $GI$ ) were used to analyze distribution patterns of populations. The results showed that the dominant species in the northern, southern, and eastern plots presented a clumped distribution. However, with increasing surveying scales, the distribution patterns changed from clustered to uniform, and the intensity and size of the aggregation pattern decreased. The spatial

基金项目: 国家林业局“十三五”重点学科资助项目(201544); 湖南省教育厅“十二五”重点学科资助项目(2011-76)

收稿日期: 2018-09-27; 网络出版日期: 2019-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 414004743@qq.com

distribution characteristics at different developmental stages showed that population aggregation intensities developed from strong via weak to random. Population dominance and resultant distribution patterns were mainly caused by biological characteristics such as seed propagation and vegetative reproduction, and the influence of environmental factors, such as plot orientation and slope direction.

**Key Words:** mountaintop mossy dwarf forest; *Rhododendron fortunei* population; distribution pattern; clustering intensity; pattern size; the Yangming mountains

空间与数量是衡量种群是否繁盛的两个指标<sup>[1]</sup>,其中空间指标即种群空间分布格局,是群落个体在其生活空间的位置状态或布局<sup>[2]</sup>,是种群特性、种群关系及其环境综合条件作用的体现<sup>[3]</sup>,影响物种生长发育、繁殖、死亡、再生及资源利用,揭示潜在的生物学特性(如生活史对策、种子扩散方式、密度限制等)及其与环境因子(如地形、方位等)的相互关系、格局成因,对维持森林群落景观的稳定和多样性具有重要意义。种群空间分布格局是种群生态学的核心内容,也是近年来生态学研究热点之一<sup>[4-5]</sup>。种群空间分布格局,随方位、取样尺度甚至不同年龄阶段的不同而有明显的差异<sup>[1,6]</sup>。研究种群空间分布格局除判定种群的分布类型外,定量化聚集强度和规模亦是重要内容<sup>[7]</sup>。目前,已有国内学者对不同地带不同生物群区如热带<sup>[8]</sup>、亚热带阔叶林<sup>[9]</sup>、温带阔叶林<sup>[10]</sup>、不同生活型如乔木<sup>[11-12]</sup>、灌木<sup>[13-14]</sup>及草地<sup>[15]</sup>的种群分布格局进行了研究,结果表明:自然界中种群空间分布格局主要呈聚集分布,其格局的形成不仅受种间竞争、种子传播方式及动物集群行为等生物因子的影响,还受资源分布、地形、方位变化等环境因子的影响。

山顶苔藓矮林,是亚热带山地常绿阔叶林在山顶或山脊、云雾线以上,以及湿度大、山风强烈、气温低、昼夜温差大的环境条件下长期发育的一种特殊的群落变型,有"天然水库"之称,是天然的优良水源林<sup>[16]</sup>;同时由于生态系统独特,如遭到破坏,轻则发展成以原有植物为主的萌生灌丛,重则成为莎草科、禾本科、灯心草科、蕨类等为主的湿性草地,从而发生空间替代,更严重的破坏会难以成林甚至消失,因而生态脆弱,不易恢复,具有不可替代性<sup>[17-18]</sup>。山顶苔藓矮林的植物类型以杜鹃花科植物为主要优势种,尤以猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum*)居多<sup>[19]</sup>,罕见云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*)矮林。目前,有关山顶苔藓矮林的研究集中在群落结构<sup>[10-21]</sup>、群落特征<sup>[22-25]</sup>及物种组成<sup>[19,26]</sup>、物种多样性、植物区系成分<sup>[18,27]</sup>、生境特点及土壤种子库<sup>[28-29]</sup>等,鲜见山顶苔藓矮林种群分布格局及其规模方面的研究。因此,本文采用多个取样尺度、多指数综合判定的方法,探寻阳明山山顶苔藓矮林优势种群在不同方位的空间分布格局及其随取样尺度的变化情况,分析山顶苔藓矮林优势种群不同年龄阶段的空间分布特征,拟了解山顶苔藓矮林优势种群及其分布格局形成的生物学或环境机制,为深入认识山顶苔藓矮林的群落结构及其形成机制,进一步开展相关生态系统的结构与功能研究及对这一特殊植被类型的保护和管理提供理论参考。

## 1 研究区概况

阳明山国家级自然保护区位于潇水之东,湖南省西南部的永州市东郊,双牌县东北隅。地理位置在北纬 $26^{\circ}02'00''$ — $26^{\circ}06'15''$ ,东经 $111^{\circ}51'36''$ — $111^{\circ}57'36''$ ,介于双牌县、宁远县、祁阳县三县交界处。保护区南北长 15.6 km,东西宽 13.3 km,总面积为 11267.9  $\text{hm}^2$ 。阳明山属南岭山系支脉,地势东北高西南低,沟谷纵横,山地破碎,峰峦起伏。地质为花岗岩母质。土壤为黄棕壤、黄壤和红壤。阳明山属中亚热带季风湿润气候,年均气温 14.2  $^{\circ}\text{C}$ ,平均最高气温 19.0  $^{\circ}\text{C}$ ,最低气温 10.3  $^{\circ}\text{C}$ ,绝对最高气温 36.0  $^{\circ}\text{C}$ 。绝对最低气温 -10.0  $^{\circ}\text{C}$ ;1 月最冷,月平均气温 3.9  $^{\circ}\text{C}$ ,7、8 月最热,月平均 23.6  $^{\circ}\text{C}$ 。年均降水量为 1607.5 mm,阳明山年均相对湿度 87%。其地带性植被为中亚热带常绿阔叶林,如栲树(*Castanopsis fargesii*)林,甜槠(*Castanopsis eyrei*)林,短柄青冈(*Cyclobalanopsis sessilifolia*)林,红楠(*Machilus thunbergii*)林等;另有如映山红(*Rhododendron simsii*)灌丛,鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)+山柳(*Salix pseudotangii*)灌丛,水马桑(*Weigela japonica*)灌丛,毛玉山

竹(*Yushania basihirsuta*)丛等;竹类林有楠竹(*Phyllostachys heterocyclus* cv. *Pubescens*)林、水竹(*Phyllostachys heteroclada*)林等。分布在阳明山国家级自然保护区海拔 1300 m 以上区域的地带性山顶苔藓矮林,主要聚集在阳明山山顶微波台东侧海拔 1480—1520 m 处,面积达 2—3 hm<sup>2</sup>[30]。云锦杜鹃为该林内主要优势种,伴生小乔木主要有圆锥绣球(*Hydrangea paniculata*)、青榨槭(*Acer davidii*)、交让木(*Daphniphyllum macropodum*)等。林下灌木主要有茶(*Camellia sinensis*)、荚蒾(*Viburnum dilatatum*)、映山红、细枝柃(*Eurya loquaiana*)白檀(*Symplocos paniculata*)及草本植物淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、金线草(*Antenoron filiforme*)、堇菜(*Viola verecunda*)、峨嵋双蝴蝶(*Tripteris cordatum*)、玉簪(*Hosta plantaginea*)、矮冷水花(*Pilea peltoides*)和藤本植物寒莓(*Rubus buergeri*)、日本薯蓣(*Dioscorea japonica*)等。

## 2 数据来源与研究方法

### 2.1 野外调查方法及样地设置

经阳明山国家级自然保护区管理人员的日常巡视、管理和维护工作及作者的实地勘查发现,大面积的山顶苔藓矮林目前仅发现这一处区域有分布。根据前人在亚热带常绿阔叶林样地取样面积的范例与经验[5,31,45],把阳明山山顶苔藓矮林物种的数目按取样面积的大小作种-面积曲线图(图 1),确定最小取样面积为 400 m<sup>2</sup>,因此,在此区域的北侧(N)、南侧(S)和东侧(E)设置了三个面积分别为 20 m×30 m、20 m×20 m 和 20 m×20 m 的样地,再采用相邻网格法划分成 5 m×5 m 小样方进行调查[31]。以小样方为单位,分别将高度在 2.5 m 以上,胸径 2 cm 以上的植物视为小乔木(因为地处山顶,生境条件导致该处所有植物高度不超过 7 m),对所有小乔木分别登记其植物名称、株数,测量树高、枝下高、基径和胸径(130 cm 处)、冠幅(长×宽)等,并在 3 个样地内各选取一 10 m×10 m 的样方登记灌木层植物名称、高度、盖度和株数等指标;选取 5 个 1 m×1 m 的小样方登记草本植物的名称、高度、多度和盖度等,同时记录出现在样地内的草本植物名称。同时运用佳明 2.0 手持式 GPS 定位仪测定各样地边角点的经纬度及海拔,运用罗盘仪测定坡向和坡度等环境因子。

### 2.2 种群龄级划分

由于阳明山山顶苔藓矮林优势种云锦杜鹃的生命周期较长,如运用生长锥或伐倒树木来确定树龄的破坏性较大;虽然龄级和径级不同,但在相同环境下同一树种龄级和径级对环境的反应规律是一致的[32],因此,本研究中运用径级代替龄级的方法。在调查中发现整个样地内未见高度低于 33 cm 的小苗,且分枝平均高度 100 cm 左右,多数离地 5 cm 时分枝,130 cm 高度时已分成多枝,因此在分析时选取基径(DGH)(离地 5 cm 高处)而不是胸径作为径级来进行分析。依据云锦杜鹃的生活史特点及现状调查实际,参照相关研究中对亚热带常绿阔叶林林冠层林木径级结构的划分标准[33],将阳明山自然保护区内的云锦杜鹃种群划分为以下 4 个年龄阶段:Ⅰ为幼树;DGH≤2.5 cm, h>33 cm;Ⅱ为小树;2.5 cm<DGH≤7.5 cm;Ⅲ为中树;7.6 cm≤DGH≤22.5 cm;Ⅳ为大树和老树;DGH>22.5 cm。

### 2.3 种群空间分布格局测度方法与分析

利用相邻格子法,对阳明山山顶苔藓矮林优势种群,即云锦杜鹃种群进行 7 不同样方尺度(5 m×5 m、5 m×10 m、5 m×15 m、10 m×10 m、10 m×15 m、15 m×15 m、15 m×20 m)和三个不同方位调查,分析不同尺度下优势种的空间分布格局。

种群空间分布格局类型采用方差均值比法,结合 *t* 检验值进行判定。在判定过程中,如果与实际有出入,

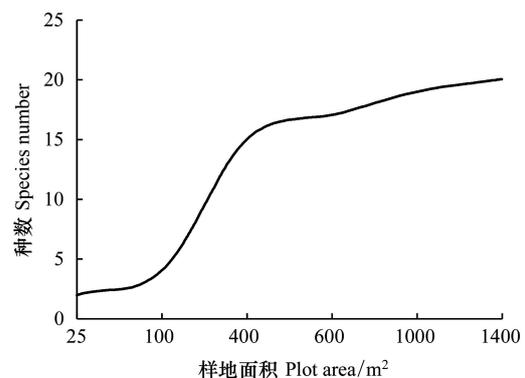


图 1 阳明山山顶苔藓矮林物种-面积关系

Fig.1 The species-area relationship in mountaintop mossy dwarf forest in the Yangming Mountains

再配合负二项式参数( $k$ )、丛生指数( $I$ )、聚块性指数( $m^*/m$ )、Cassie 指数( $C_a$ )和格林指数( $GI$ )7 个指数进行综合判定;如果 6 个指数中有 4 个或 4 个以上符合判定结果,则判定该种群即为此分布格局。种群聚集强度则采用负二项式参数( $k$ )、结合丛生指数( $I$ )、Cassie 指数( $C_a$ )和聚块性指数( $m^*/m$ )、格林指数( $GI$ )进行综合判定<sup>[1,5,7,19,34]</sup>。

(1) 方差/均值比率( $v/m$ )法:

$$v = \frac{\sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}}{n-1}; m = \frac{\sum x}{n}$$

式中: $v$  为优势种多度的方差, $m$  为优势种多度的平均值; $x$  为每个样方中观测到的个体数, $n$  为样方数(下同)。 $v/m = 1$ ,随机分布; $v/m > 1$ ,集群分布; $v/m < 1$ ,均匀分布。在实际判断过程中,为确定  $v/m$  对 1 的偏离

显著程度,可进行  $t$ -检验:  $t = \frac{\frac{v}{m} - 1}{\sqrt{\frac{2}{n-1}}}$ 。如果  $-t_{0.05} \leq t \leq +t_{0.05}$ ,则符合随机分布;  $t > t_{0.05}$  聚集分布;  $t < -t_{0.05}$ ,符合

均匀分布。

(2) 负二项式参数( $k$ )法

$$k = \frac{m^2}{v - m}$$

式中:当  $k > 0$ ,则  $k$  值愈小,聚集度愈大,如果  $k$  值趋于无穷大(一般为 8 以上),则逼近泊松分布; $k < 0$ ,则种群呈均匀分布。 $k$  值可以用于判别种群分布格局类型,还可度量聚集强度。

(3) 丛生指数( $I$ )

$$I = \frac{v}{m} - 1$$

式中: $I = 0$ ,随机分布; $I > 0$ ,集聚分布; $I < 0$ ,均匀分布。

(4) Cassie 指数( $C_a$ )

$$C_a = \frac{1}{k}$$

式中: $k$  为二项式参数, $C_a \rightarrow 0$ ,随机分布; $C_a > 0$ ,集聚分布; $C_a < 0$ ,均匀分布。

(5) 聚块性指数( $m^*/m$ )

$$m^*/m = 1 + \frac{1}{k}$$

式中: $k$  为二项式参数, $m^*/m = 1$ ,随机分布; $m^*/m > 1$ ,集聚分布; $m^*/m < 1$ ,均匀分布。表示每个个体平均有多少个其他个体对其产生拥挤的程度。

(6) 格林指数( $GI$ )

$$GI = \frac{\frac{v}{m} - 1}{N - 1}$$

式中: $N$  为小样方数; $GI = 0$ ,随机分布; $GI > 0$ ,集聚分布; $GI = 1$ ,最大聚集; $GI < 0$ ,均匀分布。

## 2.4 种群分布格局规模

本研究运用相邻格子样方法,根据可变尺度相邻格子样方法划分区组,各区组内小样方的面积和个数见表 1。参照 Greig-Smith<sup>[42]</sup>区组均方分析,加以修正:计算每个区组观测值的平方和,将平方和取平均值后在相邻两区组间求差;用后一级区组的小样方个数去除相应的差值,得出前一级区组对应的均方值;以均方值

为纵坐标,以单元面积为横坐标作曲线,判定格局规模<sup>[35]</sup>。

表 1 种群空间格局规模分析的取样面积

Table 1 Sampling area of scale analysis of population spatial pattern

区组序号 Block number	小样方面积 Quadrat area/m <sup>2</sup>	小样方数 Quadrat number	区组序号 Block number	小样方面积 Quadrat area/m <sup>2</sup>	小样方数 Quadrat number
1	25(5×5)	56	5	150(10×15)	8
2	50(5×10)	28	6	200(10×20)	7
3	75(5×15)	18	7	225(15×15)	4
4	100(10×10)	14	8	300(15×20)	4

### 3 结果

#### 3.1 不同取样尺度上种群分布格局

由表 2 可知,在 8 个取样尺度上,4 个不同年龄阶段中除大树为随机分布外,幼树、小树和中树的分布格局均为聚集分布,其聚集强度随取样尺度增大而顺序减小;而同一年龄阶段种群聚集强度也随取样尺度的增大而减小,其中,幼树和小树的聚集强度在 25 m<sup>2</sup>尺度上最大,150 m<sup>2</sup>尺度上最小;中树的聚集强度在 75 m<sup>2</sup>尺度上最大,150 m<sup>2</sup>尺度上最小;幼树、小树和中树随尺度进一步增大,聚集强度小幅增大后反弹减小而呈现波动。因此,阳明山山顶苔藓矮优势种的 4 个年龄阶段随取样尺度变化,聚集指数值大小存在波动,表明种群不同年龄阶段的分布格局与取样尺度有关。

表 2 云锦杜鹃种群不同年龄阶段在不同取样尺度下的分布格局

Table 2 Distribution pattern of *Rhododendron fortunei* population under different age classes in different scales

大小级 Class	样方尺度 Quadrat scale	分布格局 Distribution pattern				集聚强度 Aggregated intensity					
		方差/ 均值 $v/m$	$t$ -值 $t$ -value	$t_{0.05}$	理论分布 Distribution pattern	负二项 式参数 $k$	丛生指数 $I$	平均拥 挤指数 $m^*/m$	Cassie 指标 $C_a$	聚块 性指数 $m^*/m$	格林 指数 $GI$
total	5×5	23.77	14.56**	2.00	C	1.75	13.56	37.33	0.57	1.57	0.01
	5×10	47.56	85.21	2.05	C	2.05	23.19	70.75	0.49	1.49	0.02
	5×15	31.17	87.96	2.11	C	2.43	30.17	103.50	0.41	1.41	0.02
	10×10	42.64	106.17	2.16	C	2.28	41.64	136.71	0.44	1.47	0.03
	10×15	53.25	97.74	2.37	C	3.04	52.25	210.88	0.33	1.33	0.04
	10×20	81.89	140.10	2.45	C	2.35	80.89	271.03	0.43	1.43	0.06
	15×15	93.30	113.05	3.18	C	2.89	92.30	359.30	0.35	1.35	0.09
	15×20	100.64	122.03	3.18	C	3.18	99.64	416.89	0.31	1.31	0.08
I	5×5	5.96	26.02**	2.00	C	0.34	4.96	6.62	2.99	3.99	0.05
	5×10	10.57	35.18	2.05	C	0.35	9.57	12.90	2.88	3.88	0.10
	5×15	10.89	28.83	2.11	C	0.52	9.89	15.06	1.91	2.91	0.11
	10×10	14.26	33.80	2.16	C	0.50	13.257	19.90	1.99	2.99	0.14
	10×15	15.28	26.71	2.37	C	0.81	14.28	25.80	1.24	2.24	0.16
	10×20	26.96	44.96	2.45	C	0.51	25.96	39.25	1.95	2.95	0.28
	15×15	29.27	34.62	3.18	C	0.74	28.27	49.27	1.35	2.35	0.34
	15×20	31.51	37.36	3.18	C	0.75	30.51	53.51	1.33	2.33	0.33
II	5×5	14.84	105.03**	2.00	C	0.74	20.03	34.87	1.35	2.35	0.02
	5×10	37.17	132.91	2.05	C	0.82	36.71	65.85	1.22	2.22	0.04
	5×15	47.63	135.94	2.11	C	0.99	46.63	92.80	1.01	2.01	0.06
	10×10	66.88	167.96	2.16	C	0.90	65.88	125.23	1.11	2.11	0.08
	10×15	88.21	163.15	2.37	C	1.18	87.21	190.21	1.85	1.85	0.11

续表

大小级 Class	样方尺度 Quadrat scale	分布格局 Distribution pattern				集聚强度 Aggregated intensity					
		方差/ 均值 $v/m$	$t$ -值 $t$ -value	$t_{0.05}$	理论分布 Distribution pattern	负二项 式参数 $k$	丛生指数 $I$	平均拥 挤指数 $m^*$	Cassie 指标 $C_a$	聚块 性指数 $m^*/m$	格林 指数 $GI$
III	10×20	136.53	234.74	2.45	C	0.88	135.53	254.24	1.14	2.14	0.16
	15×15	147.00	178.81	3.18	C	1.25	146.00	328.75	0.80	1.80	0.20
	15×20	179.07	218.09	3.18	C	1.16	178.07	384.07	0.86	1.86	0.22
	5×5	7.05	3.56**	2.00	C	2.76	2.56	9.61	0.36	1.36	0.01
	5×10	5.42	16.22	2.05	C	3.20	4.42	18.52	0.31	1.31	0.01
	5×15	6.37	15.67	2.11	C	3.96	5.37	26.65	0.25	1.25	0.01
	10×10	8.80	19.89	2.16	C	3.62	7.80	36.06	0.28	1.28	0.02
	10×15	8.59	14.20	2.37	C	5.65	7.59	50.47	0.18	1.18	0.02
	10×20	12.88	20.58	2.45	C	4.75	11.88	68.31	0.21	1.21	0.03
	15×15	15.83	18.17	3.18	C	4.16	14.83	76.58	0.24	1.24	0.06
IV	15×20	16.64	19.15	3.18	C	5.58	15.64	102.89	0.18	1.18	0.05
	5×5	0.21	1.31	2.00	R	0.68	0.31	0.53	1.46	2.46	0.03
	5×10	0.43	1.04	2.05	R	1.52	0.28	0.71	0.66	1.66	0.02
	5×15	1.41	1.20	2.11	R	1.62	0.41	1.08	0.62	1.62	0.03
	10×10	1.59	1.51	2.16	R	1.45	0.59	1.45	0.69	1.69	0.05
	10×15	1.31	0.58	2.37	R	4.01	0.31	1.56	0.25	1.25	0.03
	10×20	1.11	0.19	2.45	R	15.39	0.11	1.82	0.07	1.07	0.01
	15×15	2.00	1.23	3.18	R	1.50	1.00	2.50	0.67	1.67	0.17
	15×20	2.80	2.21	3.18	R	1.39	1.80	4.30	0.72	1.72	0.18

\*\* 表示  $P < 0.01$ 。I：幼树, Sapling tree; II：小树, Young tree; III：中树, Middle tree; IV：大树, Big tree; R：随机分布 Random distribution; C：聚集分布 Cluster distribution; U：均匀分布 Uniform distribution

根据方差均值比与  $t$ -检验值判定,总体上看,3个方位样地的优势种群分布格局除南样地在 150—200 m<sup>2</sup> 尺度上呈均匀分布外,其余均呈聚集分布(表3)。根据各判定指数的性质,负二项参数( $k$ )值越小,丛生指数( $I$ )、平均拥挤指数( $m^*$ )、聚集指数( $C_a$ )和聚块性指数( $m^*/m$ )值越大,种群聚集程度越大<sup>[34]</sup>。在 25—50 m<sup>2</sup> 尺度上,北、南、东样地种群聚集程度顺序减小;在 75 m<sup>2</sup> 尺度上,北、南、东样地种群聚集程度顺序减小;在 100 m<sup>2</sup> 尺度上, $v/m$ 、 $I$ 、 $m^*$  和  $GI$  值按南、东、北顺序减小,即 4 个指数均可判定南样地种群聚集程度最大,北样地种群聚集程度最小;当取样尺度达到 150—200 m<sup>2</sup> 时,南样地呈均匀分布, $v/m$ 、 $I$ 、 $m^*$  和  $GI$  按北、东顺序减小, $k$  值增大,即 5 个指数均可判定种群聚集强度北样地大于东样地(表3)。可见随着取样尺度的增大,北、东、南样地种群聚集强度依次减弱,甚至发展成随机或均匀分布,说明阳明山山顶苔藓矮林优势种群的分布格局及强度与取样尺度有关<sup>[34,36]</sup>。

### 3.2 种群格局规模

图 2 显示,三个方位样地内聚集分布的优势种群的 7 个取样尺度下不同年龄阶段的均方值出现 2—3 个明显的峰值,其中在 50 m<sup>2</sup> 尺度上,南样地幼树出现一小峰值,其均方值为 0.4,东样地无幼树;在 100 m<sup>2</sup> 尺度上,南样地小树和中树、东样地中树出现一峰值,其均方值分别为 848 和 934、232;在 150 m<sup>2</sup> 尺度上,仅北样地幼树和中树均出现 1 个明显峰值,其均方值分别为 932 和 1312;在 200 m<sup>2</sup> 尺度上,北样地小树、南样地小树和东样地中树均出现 1 个明显峰值,其均方值分别为 20386、3069 和 4960;由此可知,随着取样尺度的增大,种群的聚集规模明显增强。

由图 3 可知,总体上,北样地、南样地、东样地种群聚集规模依次降低;其中,北样地在 150 m<sup>2</sup> 尺度上聚集规模最大,其均方值达 80633;南样地种群在 100 m<sup>2</sup> 尺度上小规模聚集后小幅下降,在 225 m<sup>2</sup> 尺度上达最大,其最大均方值为 28424;东样地 200 m<sup>2</sup> 尺度上最大,其均方值为 6251。

表 3 优势种群在不同方位的分布格局

Table 3 Distribution pattern of dominant population at different directions

样地 Plots	样方尺度 Quadrat scale	分布格局 Distribution pattern				集聚强度 Aggregated intensity					
		方差/ 均值/ $v/m$	$t$ -值 $t$ -value	$t_{0.05}$	理论分布 Distribution pattern	负二项 式参数 $k$	丛生指数 $I$	平均拥 挤指数 $m^*$	Cassie 指标 $C_a$	聚块性 指数 $m^*/m$	格林 指数 $GI$
N	5×5	8.90	26.80**	2.07	C	4.80	7.90	45.78	0.21	1.21	0.04
	5×10	11.85	25.45	2.20	C	6.98	10.85	86.60	0.14	1.14	0.01
	5×15	15.33	26.81	2.37	C	7.93	14.33	127.96	0.17	1.13	0.02
	10×10	16.50	24.51	2.57	C	9.78	15.50	166.99	0.10	1.10	0.02
	10×15	28.40	33.56	3.18	C	8.31	27.40	254.90	0.12	1.12	0.03
	10×20	37.88	36.88	4.30	C	8.22	36.88	339.88	0.12	1.12	0.04
	15×20	36.04	24.78	12.71	C	12.97	35.04	489.54	0.08	1.08	0.04
S	5×5	9.08	22.14**	2.13	C	1.98	8.08	24.08	0.51	1.51	0.03
	5×10	14.22	24.74	2.37	C	2.42	13.22	45.22	0.41	1.41	0.05
	5×15	8.93	11.21	2.45	C	3.36	7.93	58.33	0.16	1.16	0.03
	10×10	25.57	30.10	2.57	C	2.60	24.57	88.57	0.38	1.38	0.10
	10×15	0.54	-0.33	3.18	U	-243.39	-0.46	112.04	-0.00	1.00	-0.002
	10×20	0.02	-0.70	12.71	U	-130.03	-0.98	127.01	-0.01	0.99	-0.004
E	5×5	3.15	5.88**	2.13	C	4.83	2.15	12.52	0.21	1.21	0.01
	5×10	5.38	8.20	2.37	C	4.74	4.38	25.13	0.21	1.21	0.03
	5×15	4.90	5.51	2.45	C	8.16	3.90	35.70	0.12	1.12	0.03
	10×10	6.82	7.13	2.57	C	7.13	5.82	47.32	0.14	1.14	0.04
	10×15	8.36	5.20	3.18	C	7.82	7.36	64.86	0.13	1.13	0.06
	10×20	18.89	12.65	12.71	C	4.64	17.89	100.89	0.22	1.22	0.11

\*\*  $P < 0.01$ .

优势种群的 4 个年龄阶段里,除因大树(IV)呈随机分布,不分析其格局规模外,其余呈聚集分布的 3 个年龄阶段均出现 1—3 个不同程度规模的聚集。其中在幼树阶段,北样地种群在  $150\text{m}^2$  尺度上仅出现 1 次规模聚集,其均方值为 932,而在南样地却分别在  $50\text{m}^2$ 、 $100\text{m}^2$ 、 $225\text{m}^2$  尺度上出现 3 次规模聚集,其均方值分别为 0.4、2、9;而在小树阶段,北样地仍然在  $150\text{m}^2$  尺度上仅出现 1 次聚集规模,其均方值最大,达 20386,而在东、南两样地均出现 2 次规模聚集,且均出现在 100 和 200 两个尺度上,其中南样地的聚集规模高于东样地;在中树阶段,北样地还是仅出现 1 次规模聚集,而东、南两样地仍然出现 2 次规模聚集,东样地在 50 和 200 尺度上出现,而南样地则在 100 和 225 尺度上出现,其中南样地种群在  $225\text{m}^2$  尺度上最大,其均方值为 8800。可见三个不同方位样地优势种群的聚集规模最大的是北样地,而东、南两样地小尺度上小规模聚集后,在大尺度上还会再次形成较大规模的聚集,而在小径级向大径级发展过程中,聚集规模出现的次数减小,甚至不聚集而呈随机分布,聚集的面积却是增大的,这与调查实际相符。

## 4 讨论

### 4.1 山顶苔藓矮林优势种群的空间分布格局

种群分布格局具有尺度依赖性,与取样尺度紧密相关<sup>[2]</sup>。如暖温带次生林种群随着取样尺度的增大,其分布格局由聚集分布向随机和规则分布发展<sup>[10]</sup>;太白山红桦(*Betula albo-sinensis*)种群总体上在一定尺度内呈聚集分布,超过该尺度则呈随机分布<sup>[12]</sup>。本研究中,在 7 个取样尺度上,优势种整体呈聚集分布,但聚集强度则随尺度的增大而减弱,其原因可能是:实地调查发现,山顶苔藓矮林优势种云锦杜鹃既有种子繁殖特性还有类营养繁殖的特性,一颗树有 2—5 个主干从基部丛生,最多的有 7 个主干丛生均发育成中树,甚至大树;有些云锦杜鹃在动物绊倒或风倒后入地生根;云锦杜鹃蒴果较大,种子数量多,成熟后干燥开裂,多集中散布在母树周围,可见山顶苔藓矮林优势种群整体呈聚集分布格局主要是由种群本身的生物学特性决定的<sup>[37]</sup>。

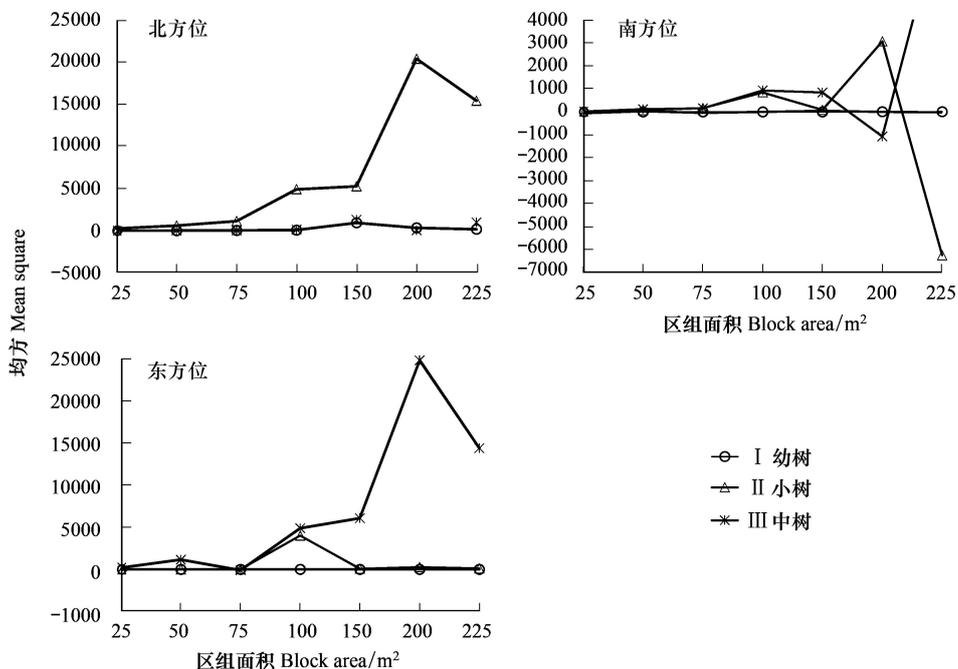


图 2 不同样地优势种群的格局规模

Fig.2 Pattern scale of 3 developmental stages of dominant species in 3 plots in 7 sampling scales

I : 幼树 Saplings, II : 小树 Young trees, III : 中树 Mature trees, N: 北方位 Northern plots, S: 南方位 Southern plots, E: 东方位 Eastern plots

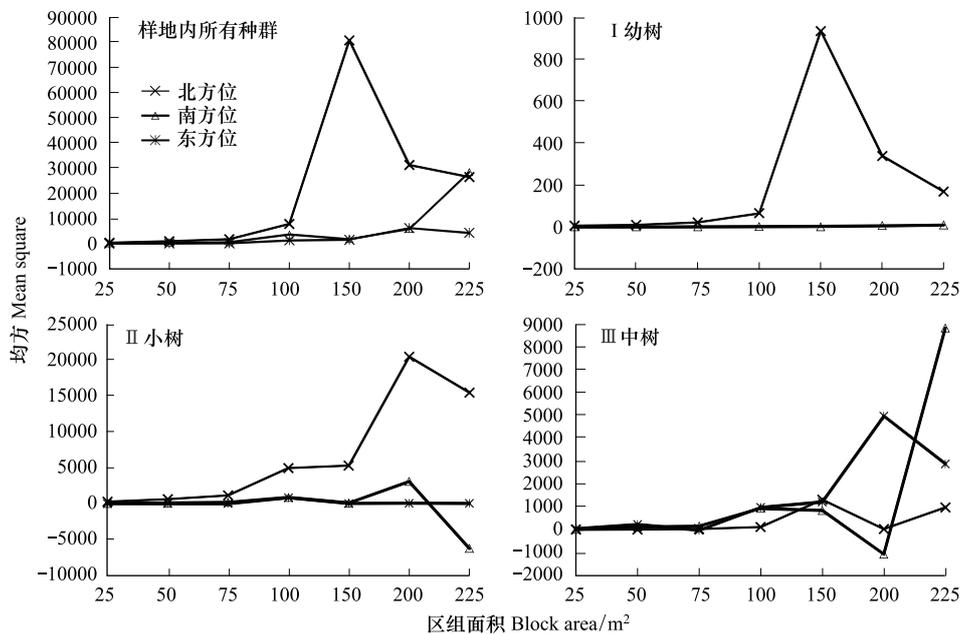


图 3 3 个不同年龄阶段在不同样地的格局规模

Fig.3 Pattern scale of 3 developmental stages of dominant species in 3 plots in 7 sampling scales

A: 样地内所有种群 All individuals in northern, southern and eastern plots respectively

多数研究表明,在小尺度上,种群的空间分布格局主要受种群自身生物学特性的影响,而在大尺度上,种群的空间分布格局更多是生境异质性及所在的微环境的作用<sup>[11,38-40]</sup>。阳明山山顶苔藓矮林优势种群在不同方位呈聚集分布正是受种群的生物学特性所致;而随着方位的改变,其聚集强度和规模有差异却是由环境异

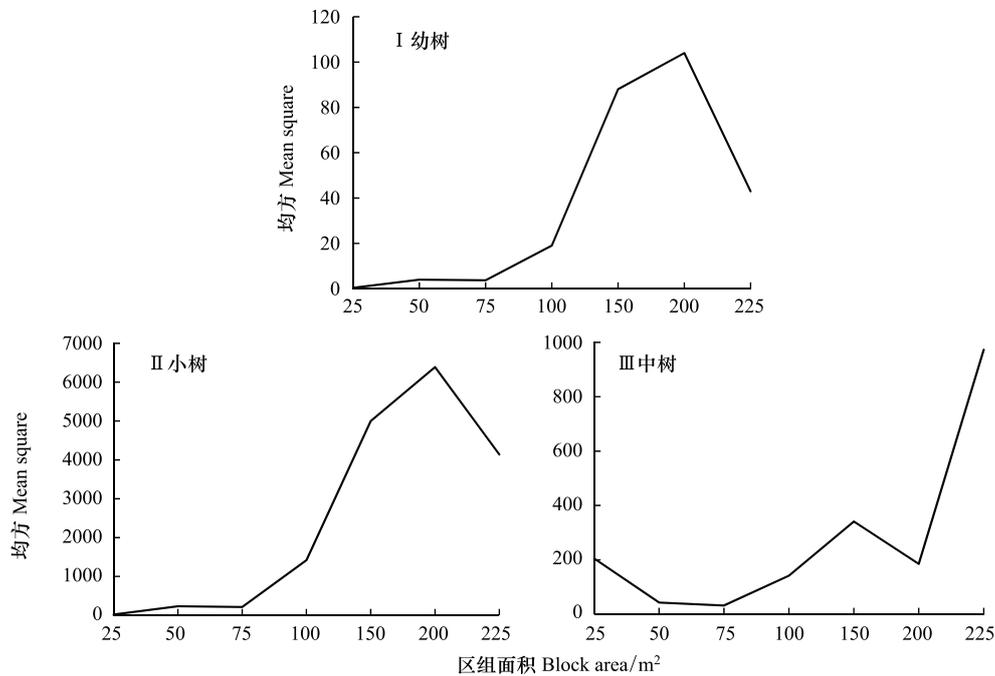


图 4 优势种群 3 个不同年龄阶段的格局规模

Fig.4 Pattern scale of 3 developmental stages of dominant species

质性和所在的微环境作用而形成的。其原因可能是:1)早期由于优势种种子繁殖及其类营养繁殖等生物学特性形成苔藓矮林总体上呈聚集的空间分布格局;但随着时间的推移,由于方位和坡向不同(盘山公路环绕东区半圈后,再正对西北部的微波台将苔藓矮林划分为南、北两区,且东区坡向为东向,坡度达 $30^{\circ}$ ,北区坡向为北向,南区一部分为北向,另一部分为东向)而导致土层与腐殖质层相较增厚、日照时间较另两方位增长、温度升温快等资源分配优势,小树发展成中树,以至大树,但由于资源有限,种内密度限制、种间生态位分离及放牧干扰等多方面的影响,只有部分小树长成中树或大树,因而,北样地内的所有年龄组呈聚集分布且聚集规模大,强度强,而东向及南向样地的东南方内的中树的聚集强度减弱,大树甚至发展成随机分布。2)上世纪九十年代,这一区域的西北方山峰最高处建设了微波台及其附属建筑,加上北方位样地内群落的蔽护,东方位和南方位样地内的东边幼树少了凛冽西北风的影响,也利于少量的中树继续发展成大树,从而使大树呈随机分布。因此,山顶苔藓矮林优势种随着方位与坡向的不同,其聚集强度与规模有差异,是由所在的生境异质性及其微环境作用而形成。

在天然林里,种群由小径级到大径级的发展过程中,空间分布格局发展的一般趋势为:聚集→随机→规则<sup>[41]</sup>。对于生命期长的乔木类植物,同样如此。如秃杉(*Taiwania flousiana*)种群总体为聚集分布,从幼龄→中龄→老龄的分布格局由聚集分布发展为随机分布<sup>[36]</sup>。山顶苔藓矮林优势种云锦杜鹃种群的幼树、小树和中树在总体和 7 个尺度上均呈聚集分布,而大树表现出随机分布格局。其原因可能与云锦杜鹃母树种子传播距离有限和较大的蒴果成熟后自然开裂种子集中于母树周围萌发有关<sup>[42]</sup>;其次,云锦杜鹃是阳性树种,林隙光环境对幼树种群的建成有一定影响也可能使幼树和小树表现为聚集分布;而大树的随机分布,主要是因为随着幼树和小树的长大,需要更多的光照、营养和空间,为争夺生存空间与资源,加剧了种内与种间竞争,优先占有有限环境资源的个体在树高、胸径、冠幅上增大增强,导致林内幼树、小树不能获得生活所需的光照、营养和空间时从而立地枯死(这在调查过程中多见),种群密度下降,存活下来的个体呈现扩散趋势,从而形成了中树的聚集规模减弱,以至于大树的随机分布。

#### 4.2 种群格局规模

一般认为小规模聚集是由种群本身特征所决定的,大规模聚集主要是种群个体从原分布中心扩散,由

环境因子的影响所决定的<sup>[43]</sup>。阳明山山顶苔藓矮林优势种群的格局规模在小尺度(50—100m<sup>2</sup>)上的聚集,正是由于优势种云锦杜鹃种群本身的生物学特征如繁殖习性所决定而形成,云锦杜鹃的蒴果大且成熟后干燥自然开裂,种子量多质轻而散布在母树周围,即使有风的助摧,其散布距离仍有限;另外,调查中发现云锦杜鹃具有类营养繁殖特性等,种群的这些繁殖特性必然形成小尺度上的规模聚集格局。而大规模或大尺度(150—200m<sup>2</sup>)上的聚集则是由云锦杜鹃个体由小径级向大径级的发展时以母树为中心的扩散、生态位分离及环境因素如地形、方位及其小气候的影响而形成,尤其是东、南两样地由于方位与坡向的地形优势,加上微波台建筑与北样地的庇护,形成两样地的光照、温度、空间及小气候等环境资源优势,使得两样地内个体由小径级向大径级发展中获得更大的发展空间与资源,从而形成大尺度的聚集规模。阳明山山顶苔藓矮林3个样地内优势种种群的聚集规模随方位由北、南、东方位的变化而依次降低,如前所述,也是南、东两样地的地形与环境资源优于北样地而导致的结果。呈聚集分布的幼树、小树和中树的聚集规模,随着方位的改变依然是北、南、东依次降低,显示出环境因子的影响结果,而3个方位的同一样地内随着径级的增大,聚集规模出现的频率减小,但规模却是增大的,是因为云锦杜鹃种群的生物学特性所致。

## 5 结论

在亚热带地区的山顶苔藓矮林是一类典型的、具有独特生境的地带性植被。本研究通过运用多个取样尺度、多指数综合判定的方法,研究阳明山山顶苔藓矮林优势种群在不同方位的空间分布格局及其随取样尺度的变化情况,研究结果表明:在北、南、东三个方位上,阳明山山顶苔藓矮林优势种云锦杜鹃的空间分布格局总体上为聚集分布,随着取样尺度的增大,聚集格局规模减弱;而山顶苔藓矮林优势种群不同年龄阶段的空间分布特征为随着种群年龄的增大,其空间分布格局呈聚集强向聚集弱、以至于随机分布发展;阳明山山顶苔藓矮林优势种群及其分布格局形成主要是云锦杜鹃种群本身的生物学特性及方位、坡向等环境因子影响所致。该研究为深入认识山顶苔藓矮林的群落结构及其形成机制,进一步开展相关生态系统的结构与功能研究及对这一特殊植被类型的保护和管理提供理论参考。

致谢:阳明山国家级自然保护区管理局蒋建军、雷林和中南林业科技大学风景园林学院研究生唐佳乐、陈晟参与野外调查工作,特此致谢。

## 参考文献(References):

- [1] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992: 41-50.
- [2] 王本洋, 余世孝. 种群分布格局的多尺度分析. 植物生态学报, 2005, 29(2): 235-241.
- [3] 李先琨, 黄玉清, 苏宗明. 元宝山南方红豆杉种群分布格局及动态. 应用生态学报, 2000, 11(2): 169-172.
- [4] Wiegand T, Moloney K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos*, 2004, 104(2): 209-229.
- [5] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [6] 陈志阳, 杨宁, 姚先铭, 田小梅, 杨满元. 贵州雷公山秃杉种群生活史特征与空间分布格局. 生态学报, 2012, 32(7): 2158-2165.
- [7] 周纪纶, 郑师章, 杨特. 植物种群生态学. 北京: 高等教育出版社, 1992: 96-123.
- [8] 王峥峰, 安树青, 朱学雷, Campell D G, 杨小波. 热带森林乔木种群分布格局及其研究方法的比较. 应用生态学报, 1998, 9(6): 575-580.
- [9] 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.
- [10] 祝燕, 白帆, 刘海丰, 李文超, 李亮, 李广起, 王顺忠, 桑卫国. 北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性. 生物多样性, 2011, 19(2): 252-259.
- [11] 杨慧, 娄安如, 高益军, 宋宏涛. 北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局. 植物生态学报, 2007, 31(2): 272-282.
- [12] 林玥, 任坚毅, 岳明. 太白山红桦种群结构与空间分析. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1335-1345.
- [13] 白聪, 闫明, 毕润成, 何艳华. 山西太岳山兴唐寺红柄白鹃梅群落优势种的空间格局分析. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1283-1295.
- [14] 张峰, 上官铁梁. 山西翅果油树群落优势种群分布格局研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 590-594.
- [15] 高福元, 赵成章, 卓马兰草. 高寒退化草地不同海拔梯度狼毒种群分布格局及空间关联性. 生态学报, 2014, 34(3): 605-612.
- [16] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1995.

- [17] 肖扬, 郭晋平, 田双宝, 薛俊杰. 气候变化对森林生态系统的影响及研究对策. 中国农业气象, 1998, 19(1): 20-25.
- [18] 彭华, 杨世雄, 孔冬瑞. 无量山山顶苔藓矮林植物区系特征研究. 云南大学学报: 自然科学版, 2001, 23(植物学特辑): 5-10.
- [19] 叶居新. 中国的猴头杜鹃矮林. 武汉植物学研究, 1994, 12(2): 170-174.
- [20] Levine J M. A patch modeling approach to the community-level consequences of directional dispersal. Ecology, 2003, 84(5): 1215-1224.
- [21] Holder C D. Rainfall interception and fog precipitation in a tropical montane cloud forest of Guatemala. Forest Ecology and Management, 2004, 190(2/3): 373-384.
- [22] 徐捷, 王希华. 中国山顶苔藓矮林林的分布及其特征. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2010, (4): 44-57.
- [23] 龙文兴, 臧润国, 丁易. 海南岛霸王岭热带山地常绿林和热带山顶矮林群落特征. 生物多样性, 2011, 19(5): 558-566.
- [24] 解丹丹, 苏志尧. 广东石门台亚热带典型常绿阔叶林和亚热带山顶矮林群落特征. 植物科学学报, 2014, 32(4): 355-361.
- [25] 邓贤兰, 曹裕松, 梁琴, 龙婉婉. 井冈山山顶矮林乔木层优势种的生态位研究. 植物资源与环境学报, 2016, 25(1): 88-93.
- [26] 施济普. 云南山顶苔藓矮林群落生态学与生物地理学研究[D]. 西双版纳: 中国科学院研究生院(西双版纳热带植物园), 2007: 6.
- [27] 尹爱国, 贾小容, 苏志尧, 李彩红. 广东石门台自然保护区山顶矮林植物区系的研究. 华南农业大学学报, 2005, 26(2): 86-90.
- [28] 李泽西, 刘文耀, 陈林, 宋亮. 哀牢山山顶苔藓矮林林冠腐殖土的养分含量和微生物生物量特征. 山地学报, 2011, 29(1): 26-32.
- [29] 尹爱国, 李彩红, 卢东. 广东英德石门台自然保护区山顶矮林物种多样性分析. 茂名学院学报, 2004, 14(1): 25-29.
- [30] 陈艳华, 龙岳林, 彭重华. 湖南省阳明山山顶苔藓矮林物种组成与多样性的十年动态. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2111-2120.
- [31] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(16): 533-548.
- [32] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. Écoscience, 2000, 7(1): 38-44.
- [33] 曲仲湘, 文振旺, 朱克贵. 南京灵谷寺森林现况的分析. 植物学报, 1952, 1(1): 18-49.
- [34] 张维, 李海燕, 赖晓辉, 杨允菲. 新疆天山峡谷不同坡向野核桃种群分布格局. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3105-3113.
- [35] 赵正帅, 郑亚琼, 梁继业, 韩占江, 李志军. 塔里木河流域胡杨和灰叶胡杨克隆分株空间分布格局. 应用生态学报, 2016, 27(2): 403-411.
- [36] 刘万德, 苏建荣, 王梦君, 王家炳, 李少文, 杨立静, 罗发兰, 杨柏. 滇西北云南红豆杉种群空间分布格局. 西北林学院学报, 2012, 27(6): 131-138.
- [37] 郑元润. 大青沟森林植物群落主要木本植物种群分布格局及动态的研究. 植物学通报, 1998, 15(6): 52-58.
- [38] 金则新, 周荣满, 叶立新. 猴头杜鹃种群结构和分布格局研究. 安徽农业科学, 2006, 34(22): 5860-5862, 5953-5953.
- [39] 刘贵峰, 丁易, 臧润国, 郭仲军, 张新平, 成克武, 白志强, 巴哈尔古丽·阿尤甫. 天山云杉种群分布格局. 应用生态学报, 2011, 22(1): 9-13.
- [40] 刘贵峰, 刘玉平, 程伟燕, 白日吐, 安立伟, 张志威. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的种群分布格局. 生态学杂志, 2016, 35(8): 2082-2087.
- [41] Gavrikov V, Stoyan D. The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies. Environmental and Ecological Statistics, 1995, 2(4): 331-344.
- [42] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [43] 兰国玉, 雷瑞德, 安锋, 赵永华, 陈伟. 秦岭华山松种群格局规模与林窗特征, 生态学杂志, 2006, 25(6): 652-656.