

海子坪天然毛竹无性系种群分布格局研究

董文渊¹, 郑进烜², 陈 冲³

(1. 西南林学院 职业技术学院, 云南 昆明 650224; 2. 云南省林业调查规划院, 云南 昆明 650051; 3. 衡阳师范学院, 湖南 衡阳 421008)

摘 要:采用“倒逐龄级累加法”(RAA)和邻接格子样方法,研究海子坪天然毛竹无性系种群克隆生长格局和无性系分株克隆生长型动态。结果表明:海子坪天然毛竹无性系种群的分布格局为随机分布;无性系分株集群的聚块大小或格局规模为 256 个单位格子面积,即斑块面积在 256 m² 以上;格局强度达到 2.56;格局纹理为 2.52,说明疏密比较明显。

关键词:天然毛竹林;无性系种群;分布格局;海子坪

中图分类号:S795.7 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2010)01-0030-05

Distribution Pattern of Natural *Phyllostachys pubescens* Population in Haiziping

DONG Wen-yuan¹, ZHENG Jin-xuan², GHEN Chong³

(1. Vocational Technology School, Southwest Forestry College, Kunming, Yunnan 650224, China; 2. Yunnan Institute of Forest Inventory and Planning, Kunming, Yunnan 650224, China; 3. Hengyang Normal University, Hengyang Hunan 421008, China)

Abstract: Clonal growth pattern of natural *Phyllostachys pubescens* population and the clonal growth form of ramets (percentage of ramet with single axis within a clone) in Haiziping were studied by using the method of reverse age class addition (RAA) and contiguous grid plot. The results showed that distribution pattern was random distribution, the size or pattern scale of the clumps composed of individual clone population was in an area of 256 grid units, namely the area of every patch was above 256 m², the pattern intensity was 2.51, and the pattern grain was 2.52, indicating that the density spacing is obvious.

Key words: natural *Phyllostachys pubescens*; clone population; distribution pattern; Haiziping

种群具有空间等级结构,植物种群的分布和丰富度是在相应的环境条件下适应和分化的结果^[1]。种群分布格局(distribution pattern)是种群的基本特征之一,是指种群在水平空间上的配置或分布状况,研究植物种群空间格局有助于认识其生态过程以及它们与生境的相互关系^[2-4],而克隆植物种群分布格局反映了无性系分株在水平空间的结构,它主要由克隆种群生物学特性、种间关系和环境条件下的综合影响所决定^[5]。毛竹(*Phyllostachys pubescens*)属于散生型竹类植物,其地下茎具有很强的无性繁殖能力。对云南省海子坪省级自然保护区内的天然毛竹无性系种群的空间分布格局,探讨无性系分株对空间资源的占据能力和生态适应能力,揭

示其分布格局的动态发展过程和无性繁殖规律,可以进一步了解天然毛竹无性系种群对环境的适应对策及其分株之间的相互作用关系,从而为人工经营与培育毛竹林及天然毛竹种质资源保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地选在云南省彝良县海子坪省级自然保护区天然毛竹林内进行。样方设置于立地条件基本一致的南坡中部,坡度 24°,海拔 1 290~1 330 m。试验地山脉属乌蒙山系,气候温暖湿润,年平均温度约 19℃,年降雨量在 900~1 600 mm,相对湿度 85%,

灾害性天气很少,日照时数 1 200 h,无霜天数达 321 d,较适合毛竹的生长。土壤类型为发育于紫色砂岩上的紫色土,土层厚度(A+AB)38~42 cm,pH 值约 4.8~5.0^[6-8]。海子坪保护区内天然毛竹林根据标准地实测计算出的密度为 7 313 株·hm⁻²,平均胸径为 8.62 cm,平均高度为 12.70 m,林内郁闭度 0.9,盖度达 80%~90%,但上层乔木极为稀少,在竹林内偶见亮叶水青冈(*Fagus lucida*)、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、苦槠木(*Castanopsis sclerophylla*)、峨眉栲(*Castanopsis platgacantha*)、楠木(*Phoebe zhennan*)等高大乔木。

1.2 研究方法

根据“倒逐龄级累加法(reverse age-class addition,RAA)”^[9]对样地选择的要求,应用 T 形距离取样法、邻接格子样方法和样线株间距法^[10]进行取样。

1.2.1 调查方法

(1)T 形距离取样法
采用 J. A 拉德维格等(1991)T 形距离取样法(图 1)^[9],分别对海子坪天然毛竹地上部分的 1 a 生至 11 a 生的无性系分株进行取样并实测 x 和 y 数据, x 是无性系分株 O 到与它最邻近分株间 A 的距离; y 是分株 A 到与它最邻近分株 B 的距离(选择 B 时要在 OA 的垂线的另一侧)。

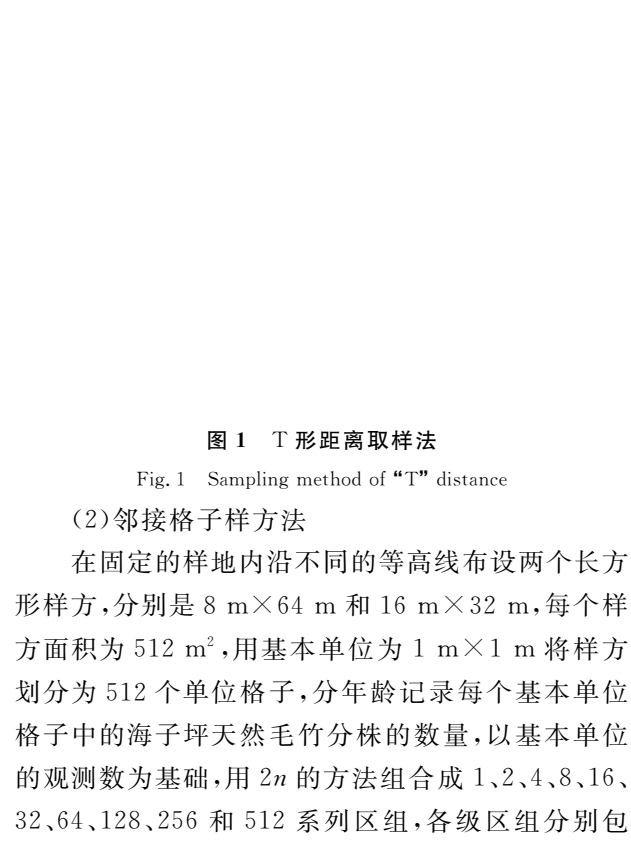


图 1 T 形距离取样法
Fig. 1 Sampling method of “T” distance

(2)邻接格子样方法

在固定的样地内沿不同的等高线布设两个长方形样方,分别是 8 m×64 m 和 16 m×32 m,每个样方面积为 512 m²,用基本单位为 1 m×1 m 将样方划分为 512 个单位格子,分年龄记录每个基本单位格子中的海子坪天然毛竹分株的数量,以基本单位的观测数为基础,用 2n 的方法组合成 1、2、4、8、16、32、64、128、256 和 512 系列区组,各级区组分别包

含 512、256、128、64、32、16、8、4、2 和 1 个格子,通过合并得到各级区组的数据^[11-14]。

(3)样线株间距法

在固定样地内沿横坡随机设两条 20 m 长的样线,沿样线(左、右各 1 m 内)测量 1.5 m 高以上竹子相邻并最近分株间的间距。

(4)倒逐龄级累加法

把海子坪天然毛竹整个生境内的一个或数个无性系构成的集合称为海子坪天然毛竹无性系种群。倒逐龄级累加法(RAA)是指按分株龄级由大到小逐步累加来研究特定生境范围内的某个植物种群整体的分布格局动态的方法^[15]。假设第 1 时间为第 X 龄级无性系分株(初始种群)的分布格局(A),则第 2 时间的无性系种群的分布格局(B)由第 X 龄级无性系分株+第 X 龄级无性系分株构成,第 3 时间的无性系种群的分布格局(C)由第 X 龄级无性系分株+第 X 龄级无性系分株+第 X 龄级无性系分株构成,那么第 11 时间为全部 11 个龄级的无性系种群所有无性系分株构成的分布格局(K)。整个海子坪天然毛竹无性系种群分布格局的动态则为:随着时间的进程,分布格局由 $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow \dots \rightarrow K$ 。

1.2.2 数据分析

(1)T 形距离指数
T 形距离指数用(Diggle,1976)的计算公式^[9]:

$$C = \sum_{i=1}^N [x_i^2 / (x_i^2 + \frac{1}{2}y_i^2)] / N \tag{1}$$

式中: x_i 为一个点到无性系分株的距离, y_i 为无性系分株到最近邻体的距离, N 是取样点的总数。对于随机格局 C 接近 0.5,均匀格局显著小于 0.5,集聚格局大于 0.5。对于偏离 0.5 的显著性检验,可用 Z 值计算:

$$Z = \frac{C - 0.5}{\sqrt{1/(12N)}} \tag{2}$$

对于 T 形距离指数 C 值的检验值 Z 小于临界值 2(正态分布概率表 $p=0.05, Z_{\frac{\alpha}{2}}=1.96 \approx 2$),则接受零假设;否则,偏离零假设。

采用方差/均值比率法对邻接格子样方法获取的数据进行分析,根据 Poisson 分布的定义,如果 $s^2/\bar{x}=1$,则种群完全遵循 Poisson 分布(随机分布);如果 $s^2/\bar{x}>1$,则种群趋于集群分布;如果 $s^2/\bar{x}<1$,则种群趋于均匀分布;实测值(s^2/\bar{x})与理论预期值的偏离程度可用 t -检验确定,即:

$$t = \frac{(s^2/\bar{x} - 1)}{\sqrt{2/(N-1)}} \tag{3}$$

式中: $\sqrt{2/(N-1)}$ 为 s^2/\bar{x} 的标准误差, N 为样方数。

(2) 格局规模

应用 Greig-Smith(1992) 邻接格子样方和格局分析图分析^[15-16] 确定海子坪天然毛竹无性系种群的格局规模, 通过利用区组或结合相邻或邻接的样方尺寸的变化来确定格局的强度, 即无性系分株密度的变化范围, 计算步骤如下:

用单位样方格子中的无性系分株数目(x) 的实测数据, 计算各级区组的数据平方和, 得

$$\sum x_1^2, \sum x_2^2, \sum x_4^2, \cdots, \sum x_n^2。$$

将各个平方和除以相应区组大小, 并在相邻两级区组间求其差, 得

$$\left(\frac{\sum x_1^2}{1} - \frac{\sum x_2^2}{2}\right), \left(\frac{\sum x_2^2}{2} - \frac{\sum x_4^2}{4}\right), \left(\frac{\sum x_4^2}{4} - \frac{\sum x_8^2}{8}\right), \cdots, \left(\frac{\sum x_{2^{n-1}}^2}{2^{n-1}} - \frac{\sum x_{2^n}^2}{2^n}\right)。$$

再以相应的自由度(观察数减 1, 并减去已经计算的自由度), 即以两极差后一级单位格子数去除相应的相邻区组差值, 即得各级区组的均方值:

$$\left(\frac{\sum x_1^2}{1} - \frac{\sum x_2^2}{2}\right)/2^{n-1}, \left(\frac{\sum x_2^2}{2} - \frac{\sum x_4^2}{4}\right)/2^{n-2}, \left(\frac{\sum x_4^2}{4} - \frac{\sum x_8^2}{8}\right)/2^{n-3}, \cdots, \left(\frac{\sum x_{2^{n-1}}^2}{2^{n-1}} - \frac{\sum x_{2^n}^2}{2^n}\right)/1。$$

(3) 格局强度和格局纹理

格局规模的检验则利用邻接格子样方法各级区组的均方值为纵坐标, 以各级区组的单位格子数为横坐标, 绘制格局分析图, 确定海子坪天然毛竹无性系分株的分布类型和格局规模。

用相对密度差法(relative density difference RDD) 计算格局强度, 即:

$$RDD = \frac{D_a}{D_r} \tag{4}$$

式中: $D_a = \frac{\text{密距段无性系分株数总和}}{\text{密距段距离总和}}$,

$$D_r = \frac{\text{疏距段无性系分株总和}}{\text{疏距段距离总和}}。$$

根据样线株间距法测定的结果, 样线内各分株与最近邻体的平均距离为 1.03 m, 故以 1.0 m 为疏密界限。

用相对距离差法(relative distance difference, RD'D) 计算格局纹理^[13], 即:

$$E(I) = \frac{\text{疏距段无性系分株间距均值的总和}}{\text{疏距段的距段数}},$$

$$E(C) = \frac{\text{密距段无性系分析间距均值的总和}}{\text{密距段的距段数}}。$$

RD'D 表示疏距段(间隙)的平均无性系分株间距为密距段(聚块)的平均无性系分株间距的倍数, 即反映聚块与间隙中的无性系分株的分散程度。

无性系分株克隆生长系数:

$$Ca_i = \frac{As_i}{At_i} \tag{5}$$

式中: Ca_i 为 i 龄级海子坪天然毛竹无性系分株的克隆生长系数, 指 i 龄级无性分株占该龄级分株数的百分比; As_i 为样方内 i 龄级无性系分株的数目; At_i 为样方中 i 龄级无性系分株的总数。

无性系分株克隆生长综合指数:

$$B_n = \sum_{i=1}^n As_i / \sum_{i=1}^n At_i \quad (i=1, \cdots, n) \tag{6}$$

式中: B_n 为 n 时间(年龄)的海子坪天然毛竹无性系种群克隆生长型的综合系数; i 为无性系分株的年龄级的倒序(时间序列), As_i 和 At_i 为时间序列的无性系种分株和总分株数目。

2 结果分析

2.1 天然毛竹无性系种群 T 形距离指数

在海子坪保护区内的天然毛竹无性系种群的分布格局采用了 T 形距离取样进行了定量的测定(见表 1), 运用公式 T 形距离指数的计算公式计算得出: 海子坪天然毛竹无性系种群的 T 形距离指数 C 为 0.60, 大于 0.5, 表明该无性系种群为集群分布格局, 但对于 C 值偏离 0.5 的显著性进行 $Z_{\frac{\alpha}{2}}$ 值检验, 运用公式计算出 $Z_{\frac{\alpha}{2}}$ 为 3.10, Z 值远大于 1.96, 表明 C 值偏离 0.5 不显著, 而是接近于 0.5, 集群分布的零假设不成立, 因此, 海子坪天然毛竹无性系种群的分布格局应为随机分布格局。

2.2 天然毛竹无性系分株集群分布格局的规模和强度

海子坪天然毛竹无性系种群的随机分布格局反映了其种群分株在水平位置上分布类型。这种分布的样式, 实际上就是海子坪天然毛竹在其种群的地下茎(鞭根系统)向周围空间的扩展, 并不断产生新的笋芽及其出土成新的分株的克隆生长过程, 而海子坪天然毛竹无性系种群的分布格局的规模和强度是其种群的两个重要特征。

2.2.1 格局规模 应用 Greig-Smith(1992) 邻接格子样方和格局分析图分析^[15-16] 确定海子坪天然毛竹无性系种群的格局规模, 通过利用区组或结合相邻或邻接的样方尺寸的变化来确定格局的强度, 即无性系分株密度的变化范围。

按格局规模的数据分析方法计算各级区组的均方值并作为纵坐标, 将各级区组的单位格子数为横坐标, 绘制分布格局分析图。由图 2 可知, 峰值在区组级 256, 因此海子坪天然毛竹无性系分株集群的聚块大小或格局规模为 256 个单位格子面积, 即斑块面积在 256 m² 以上。

表 1 海子坪天然毛竹无性系种群 T 形距离取样实测数据										
Table 1 The survey data by T-distance sampling of natural <i>P. pubescens</i> population in Haiziping										/m
取样点	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
x_i	1.17	1.14	0.75	1.56	0.41	0.52	0.92	1.48	1.05	0.98
y_i	0.97	1.00	0.96	0.53	1.12	0.50	1.51	0.57	0.63	0.90
取样点	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
x_i	0.64	0.79	1.15	0.98	1.24	0.41	1.04	0.34	0.74	0.93
y_i	1.25	1.06	0.96	1.18	0.66	1.30	0.87	1.01	0.87	1.42
取样点	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
x_i	0.34	1.23	0.24	0.51	0.54	0.61	0.31	1.09	0.30	1.00
y_i	0.46	0.85	0.62	0.35	1.01	0.28	0.76	0.57	0.47	0.37

注： x_i 为一个点到无性系分株的距离； y_i 为无性系分株到最近邻体的距离。

2.3 天然毛竹无性系种群分布格局的动态变化规律

植物无性系种群分布的格局动态,是指无性系种群的分布格局由于无性系分株的增生或死亡造成无性系种群的分布格局随着时间进程而发生的变化。这种变化是由于环境条件的变化、种群间的相互作用或其自身的生物生态学特性造成的^[9]。因此,运用刘庆(1999)提出的“倒逐龄级累加法”进行研究海子坪天然毛竹无性系种群克隆生长的分布格局动态和无性系分株克隆生长型的趋势。

图 2 海子坪天然毛竹无性系种群分布格局

Fig. 2 The pattern diagram of distribution natural *P. pubescens* population in Haiziping

2.2.2 格局强度和纹理 根据样线株间法测定的数据,运用相对密度法(RDD)计算得出的格局强度为 2.56,说明海子坪天然毛竹无性系种群密距段(聚块)分株数是疏距段(间隙)分株的 2.56 倍;运用 Kershaw 的区组分布格局强度计算方法计算得出邻接格子样方的不同区组的格局强度值,用区组的单位格子数为横坐标,以格局强度值为纵坐标,绘制格局强度分析图 3。由图 3 可知,海子坪天然毛竹无性系分株群的区组分布格局强度从区组级 2 至 64 呈现出平滑的上升趋势,从区组级 64 至 128 略有下降,但从区组级 128 至 256 呈现急剧上升达到最大,之后开始呈现下降。因此在海子坪天然毛竹无性系分株相应的区组面积为 256 个样方面积(1 m²)以上,也在一定程度反映了其格局规模。

格局纹理运用相对距离差法进行计算得 $E(I)=1.51\text{ m}$, $E(C)=0.60\text{ m}$, $RD'D=E(I)/E(C)=2.52$,即海子坪天然毛竹无性系分株种群的相对距离差为 2.52,说明在海子坪天然毛竹整个同生群的疏密比较明显,其间隙(疏距段)的平均无性系分株间距为聚块(密聚段)的平均无性系分株间距的 2.52 倍。

图 3 海子坪天然毛竹无性系分株格局强度分析

Fig. 2 Intensity analysis diagram for natural *P. pubescens* pupulation in Haiziping

利用邻接格子样方法取样数据,按照方差/均值比率法计算的结果见表 9。由表 9 可知,随着时间的进程,海子坪天然毛竹无性系种群的 S^2/\bar{x} 比率从第 1 时间到第 4 时间的(4 年前)大于 1,并且集群程度逐渐下降(由 4.852 7 降至 1.047 7),说明无性系种群分株呈集群分布,并随着无性系种群内新的分株不断增加,使天然毛竹无性系分株的离散程度逐渐增加; S^2/\bar{x} 比率从第 5 时间到第 11 时间的小于 1,并且在 0.5 范围波动,说明无性系种群分株呈随机分布,并反映出整个天然毛竹林在海子坪自然保护区的分布条件基本一致,整个天然毛竹种群进入较稳定的时期,而且受人为等干扰的因素影响较小。

表 2 海子坪天然毛竹无性系种群克隆分株分布格局的类型及动态

Table 2 Types and dynamics of ramets pattern of natural *P. pubescens* population in Haiziping

时间系列	无性系种群	方差/均值比率检验		
		s^2/\bar{x}	T-检验	结果
1	XI	4.852 7	9.874 5	集群分布
2	XI + X	2.172 2	7.235 8	集群分布
3	XI + X + IX	1.523 0	5.245 6	集群分布
4	XI + X + IX + VIII	1.047 7	5.032 5	集群分布
5	XI + X + IX + VIII + VII	0.871 6	6.651 7	随机分布
6	XI + X + IX + VIII + VII + VI	0.654 3	5.214 6	随机分布
7	XI + X + IX + VIII + VII + VI + V	0.536 7	4.568 7	随机分布
8	XI + X + IX + VIII + VII + VI + V + IV	0.501 7	3.024 5	随机分布
9	XI + X + IX + VIII + VII + VI + V + IV + III	0.423 0	3.878 0	随机分布
10	XI + X + IX + VIII + VII + VI + V + IV + III + II	0.394 4	2.147 5	随机分布
11	XI + X + IX + VIII + VII + VI + V + IV + III + II + I	0.543 8	3.987 0	随机分布

3 结论与讨论

(1)海子坪天然毛竹无性系种群的分布格局为随机分布格局,其无性系分株分布格局随时间进程,其种群从第 1 时间到第 4 时间的无性系种群分株呈集群分布;从第 5 时间到第 11 时间的无性系种群分株呈随机分布。

(2)海子坪天然毛竹无性系分株集群的聚块大小或格局规模为 256 个单位格子面积,即斑块面积在 256 m² 以上;运用相对密度法(RDD)计算得出的格局强度为 2.56,说明海子坪天然毛竹无性系种群密距段(聚块)分株数是疏距段(间隙)分株的2.56 倍;格局纹理运用相对距离差法进行计算得出相对距离差为 2.52,说明在海子坪天然毛竹整个同生群的疏密比较明显,其间隙(疏距段)的平均无性系分株间距为聚块(密距段)的平均无性系分株间距的 2.52 倍。

(3)采用 T 形距离取样法、邻接格子样方法和样线株间距法进行研究格局分布类型、格局规模、格局强度和格局纹理,其结果在一定程度上反映海子坪天然毛竹无性系种群的分布特征;应用倒逐龄级累加法(RAA)研究海子坪天然毛竹无性系种群的分布格局动态,其结果较好地反映了海子坪天然毛竹无性系种群分布格局的动态变化。

参考文献:

[1] 李博,董慧琴,陆建忠,等. 简明植物种群生物学[M]. 北京:高等教育出版社,2003.

[2] 向悟生,李先锐,苏宗明,等. 无宝山南方红豆杉克隆种群分布格局的分形特征[J]. 植物生态学报,2007,31(4):136-575.

[3] GREIG SMITH P. Quantitative plant Ecology 3rd edn[M]. Blackwell Scientific Publications,Oxford. 1983.

[4] 兰国玉,雷瑞德. 植物种群空间分布格局研究方法概述[J]. 西北林学院学报,2003,18(2):17-21.

[5] Li X K,Xiang W S,OU Z L, *et al.* Clonal growth spatial pattern and dynamics of the endangered plant taxus mairei population[J]. Acta Botanica Yunnanica,2003,25:625-632.

[6] 云南省林业调查规划院编. 云南自然保护区[M]. 北京:中国林业出版社,1989.

[7] 郑进短,董文渊,陈冲,等. 海子坪天然毛竹林的现状 & 保护价值初探[J]. 竹子研究汇刊,2007,26(1):50-53.

[8] 郑进短,董文渊,陈冲,等. 海子坪天然种群生长规律研究[J]. 竹子研究汇刊,2008,27(2):32-37.

[9] 刘庆. 斑苦竹无性系种群生态学研究[M]. 成都:成都科技大学出版社,1999.

[10] 钟章成. 常绿阔叶林生态研究[M]. 重庆:西南师范大学出版社,1992.

[11] 董文渊. 筴竹无性系生长及栽培机制的研究[D]. 江苏南京:南京林业大学,2000,5.

[12] 董文渊. 筴竹无性系种群退化及恢复机制的研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2006,6

[13] 杨持. 羊草草原群落水平格局的研究 I — 邻接格子样方的应用[J]. 内蒙古大学学报:自然科学版,1983,14(2):245-254.

[14] 杨持,郝敦元,杨在中. 羊草草原群落水平格局的研究 II — 二维网函数插值法[J]. 生态学报,1984,4(3):345-353.

[15] GREIG-SMITH P. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities[J]. Annals of Botany,1992,16:293-316.

[16] GREIG-SMITH P. Pattern,in vegetation[J]. Journal of Ecology,1979,67:755-780.