

云南哀牢山古茶树群落优势树种的 种群结构与分布格局*

柴勇^{1,2,3}, 朱华^{2*}, 孟广涛³, 施济普², 杨国平²

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049

3. 云南省林业科学院, 云南 昆明 650204)

摘要: 用种群结构、存活曲线、扩散系数、最近邻体指数及 Ripley's K函数等分析了云南哀牢山野生古茶树群落优势树种的种群结构和分布格局。结果表明: 1. 2 hm² 样地内记录到胸径 ≥ 1.0 cm 的乔木 2 894株, 隶属于 22科 38属 48种。普洱茶个体数量最多, 重要值排名第一, 木果石栎重要值排名第二, 但具有最大的相对优势度。该群落应为以普洱茶、木果石栎等为优势树种的中山湿性常绿阔叶林类型, 目前处于群落演替的顶极阶段。10个优势树种中, 木果石栎、红花木莲、腾冲栲 3个树种幼苗、幼树较少, 大树较多, 属衰退型种群, 分布格局在大多数尺度下呈随机分布, 聚集程度随径级增大而增加。普洱茶、硬斗石栎和针齿铁仔 3个树种中树、幼树较多, 大树较少, 属稳定型种群。红河木姜子、毛尖树、多果新木姜子、西南红山茶 4个树种幼苗、幼树多, 大树较少, 属增长型种群。这 7个树种分布格局在多数尺度下呈聚集分布, 聚集程度随径级增大而降低。种群结构和分布格局在时间和空间上的变化反映了各树种相互间此消彼长的竞争关系和群落演替趋势。

关键词: 哀牢山; 普洱茶; 古茶树群落; 种群结构; 分布格局; 点格局分析

中图分类号: S718.54

文献标识码: A

Population Structure and Distribution Pattern of Dominant Tree Species in Ancient Tea Tree Community in Ailao Mountains of Yunnan Province, China

CHAI Yong^{1,2,3}, ZHU Hua², MENG Guang-tao³, SHI Ji-pu², YANG Guo-ping²

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, Yunnan, China

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3. Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, Yunnan, China)

Abstract The size structure, survival curve, dispersion coefficient, index of nearest neighbor and Ripley's K function were used to analyze the population structure and distribution pattern of dominant tree species in the ancient tea tree community in Ailao Mountains of Yunnan Province. The results showed that there were 2 894 free-standing individuals with DBH ≥ 1.0 cm recorded in the 1.2 hm² plot, belonging to 48 species, 38 genera and 22 families. *Camellia sinensis* var. *assamica* was ranked the first in terms of importance value with the highest abundance and *Lithocarpus xylocarpus* was ranked the second, although it had the largest relative dominance. Then the community should be defined as mid-montane humid evergreen broad-leaved forest with *Camellia sinensis* var. *assamica*, *L. xylocarpus*, etc. being the dominant tree spe-

收稿日期: 2010-12-06

基金项目: 国家自然科学基金 (41071040); 云南省森林植物培育与开发利用重点实验室开放基金 (2009KF08); “西部之光”博士计划项目 (09XB051k01)

作者简介: 柴勇 (1976—), 男, 在职博士生, 助理研究员, 主要从事植被生态学、种群生态学研究。

* 哀牢山国家级自然保护区镇沅管理局在野外调查中给予大力支持, 在此表示感谢!

** 通讯作者

cies Now it is in the climax of succession series Among 10 dominant tree species *L. xylocarpus*, *Manglietia insignis*, *Castanopsis wattii* were of declining populations since their seedlings and saplings were scarce and the big trees were numerous. These three species tended to be in random distribution at most of scales, but clump intensity increased as population grew. *Camellia sinensis* var. *assamica*, *Litocarpus hancei* and *Myrsine siniserrata* were of stable populations since their saplings, middle-sized trees were numerous and the big trees were scarce. *Litsea honghoensis*, *Actinodaphne forrestii*, *Neolitsea polycarpa* and *Camellia pitardii* were of growing populations since their seedlings and saplings were numerous and the big trees were scarce. These seven species tended to be in clumped distribution at most of scales, but clump intensity decreased as population grew. The spatiotemporal variations of population structure and distribution pattern reflected the competition between these species and the trends of succession of community.

Key words Ailao Mountains, *Camellia sinensis* var. *assamica*, ancient tea tree community, population structure, distribution pattern, point pattern analysis

上世纪70年代在云南哀牢山国家级自然保护区千家寨海拔高度2100~2500m范围内发现的野生古茶树(属普洱茶 *Camellia sinensis* var. *assamica* (Mast.) Kitamura)群落,是目前世界上所发现的面积最大、保存最完整的以野生茶树为优势树种的植物群落。其中千家寨1号古茶树树高25.6m,胸径89cm,树龄2700余年,是迄今发现的世界最古老的野生茶树,享有“世界茶王”的美誉。野生古茶树群落在哀牢山的原始森林中被发现,进一步证实了该地区是世界茶树原产地的中心地带之一,同时对于研究茶树群落学、茶树遗传多样性、茶树种质资源研究利用等具有重大的意义^[1]。近年来,“世界茶王”吸引了国内外各界人士前来考察探秘,因各方面条件的限制,他们更多的把目光投向了“世界茶王”本身,而对其生长的群落环境关注极少。野生古茶树在此历经上千年的大自然洗礼至今仍拥有如此庞大的种群数量,除因地处偏远山区少受外界干扰外,必然还与其自身的生物生态学特性及周围群落环境提供的“庇护”有关。开展野生古茶树生物生态学特征及其与环境气候的适应演化关系研究,对于确定该群落在区域植被演化历史中的地位和作用具有重要的意义。

种群分布格局是指组成种群的个体在一定范围内水平空间的分布状态。它是在特定时间范围内种群相对静止的一种表现形式,一般可分为随机分布、均匀分布和集群分布三种类型^[2-4]。分布格局的形成主要取决于种群自身的生物生态学特性及其与其它种群及环境之间的关系,另外还与种群发育阶段、植被演替阶段、环境特征及研究尺度等密切相关^[5]。研究种群的分布格局对于确定种群生态学特征、种群之间及种群与环境之间相互关系具有重要的作用,同时也有利于阐明森林生态系统的形成与维持、群落的稳定性与演替规律^[6-7]。本文以云南哀牢山野生古茶树群落1.2hm²样地资料为基础,分析群落内物种组成、结构特

点,揭示群落优势树种种群结构和分布格局在时间和空间上的变化规律,探讨野生古茶树群落植被演替历史及其生物多样性维持机制,期望为其保护和可持续利用提供理论依据。

1 研究区自然概况

研究区位于云南省镇沅县九甲乡千家寨风景区,是哀牢山国家级自然保护区的核心区。野生古茶树群落以千家寨为中心,分布在海拔高度2100~2500m的原始森林中。研究点地理位置24°17'N, 101°16'E,海拔高度2320m,属哀牢山北部中段的西坡。境内山高谷深,地形复杂,最高海拔3165.9m,最低海拔1002m。水系有凹古河、小街河、嘟噜河、者干河在山谷间流过。这里的年平均气温10~12℃,年降水量1500mm以上,霜期为11月至翌年3月,降雪期12月至翌年2月,属中亚热带北缘气候区。土壤为山地森林黄壤,腐殖质层厚30cm,土壤肥沃。植被以中山湿性常绿阔叶林为主,属南亚热带常绿阔叶林的山地垂直带植被类型^[1]。

2 研究方法

2.1 野外调查

在研究点设置100m×120m的样地,再将样地划分为120个10m×10m的样方。对样方内胸径(DBH)≥1.0cm的所有乔木个体逐一进行调查,记录其树种名称、树高、胸径、冠幅及树木空间位置等,并记录样方内胸径(DBH)<1.0cm乔木幼苗的种名、树高、基径等。每个样方的4角各设置1个2m×2m的小样方调查灌木、草本层,记录其种类、多度、盖度和高度等。同时记录样地的海拔、地形、坡度、土壤等生境特征。

2.2 数据处理

2.2.1 优势树种年龄结构的划分及存活曲线的绘制

由于测定树木的年龄比较困难, 故采用空间代时间的方法, 用树木的径级结构来代替年龄结构。目前树木径级结构的划分缺乏统一的标准, 本文根据群落中各树种的习性及其分层特点, 采用了不同的分级标准: 1. 普洱茶 (*Camellia sinensis* var. *assamica* (Mast) Kitamura)、木果石栎 (*Lithocarpus xylocarpus* (Kurz) Makr)、红花木莲 (*Manglietia insignis* (Wall) Blume)、腾冲栲 (*Castanopsis wattii* (King ex Hook. f) A. Camus)、硬斗石栎 (*Lithocarpus hancei* (Benth) Rehder) 和毛尖树 (*Actinodaphne forrestii* (C. K. Allen) Kostem.) 等高大乔木分级标准为: I 级 ($DBH < 1.0$ cm) 为幼苗, II 级 ($1 \text{ cm} \leq DBH < 5 \text{ cm}$) 为幼树, III 级 ($5 \text{ cm} \leq DBH < 10 \text{ cm}$) 和 IV 级 ($10 \text{ cm} \leq DBH < 15 \text{ cm}$) 为中树, V 级 ($15 \text{ cm} \leq DBH < 20 \text{ cm}$) 和 VI 级 ($DBH \geq 20 \text{ cm}$) 为大树。2. 红河木姜子 (*Litsea honghoensis* Liu Ho)、多果新木姜子 (*Neolitsea polycarpa* H. Liu)、西南红山茶 (*Camellia pitardii* Cohen-Stuart) 和针齿铁仔 (*Myrsine serrata* Wall.) 等较小乔木分级标准为: I 级 ($DBH < 1.0 \text{ cm}$) 为幼苗, II 级 ($1 \text{ cm} \leq DBH < 3 \text{ cm}$) 为幼树, III 级 ($3 \text{ cm} \leq DBH < 5 \text{ cm}$)、IV 级 ($5 \text{ cm} \leq DBH < 7 \text{ cm}$) 和 V 级 ($7 \text{ cm} \leq DBH < 10 \text{ cm}$) 为中树, VI 级 ($DBH \geq 10 \text{ cm}$) 为大树。

分别统计这些树种在各径级的存活个体数, 并换算成标准化存活个体数 (一般标准化为 1000), 以径级为横坐标, 以各径级标准化存活个体数为纵坐标, 绘制成各树种的存活曲线。计算公式为: $k_x = a_x / a_0 \times 1000$ k_x 为 x 径级的标准化个体数, a_x 为 x 径级的存活个体数, a_0 为开始时的存活个体数。

2.2.2 优势树种分布格局的测定 种群分布格局的测定方法较多^[8-10], 本文选取以密度为基础的扩散系数、平均拥挤指数和以距离为基础的最近邻体指数以及与尺度有关的点格局分析来测定树种的分布格局。

1) 扩散系数^[11]:

$$C = \frac{s^2}{x}$$

式中 C 为扩散系数, s^2 是种群密度的方差, x 是种群密度的均值。当 $C < 1$ 时, 为均匀分布; $C = 1$ 时, 为随机分布; $C > 1$ 时, 为聚集分布。 C 值的显著性可用 t 检验来确定。

2) 平均拥挤指数^[11]:

$$m^* = x + \left(\frac{s^2}{x} - 1 \right)$$

式中 m^* 为平均拥挤指数, 其它符号含义同前。 m^*

表示种群个体在样方中的其它个体平均数, 它反映了种群在空间的聚集程度, 数值越大聚集程度越大。

3) 最近邻体指数^[12-13]:

$$CE = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N r_i}{0.5 \sqrt{\frac{A}{N}} + 0.0514 \frac{P}{N} + 0.041 \frac{P}{N^{3/2}}}$$

式中 CE 为最近邻体指数, r_i 为第 i 个个体与其最近邻体的距离; A 为样地面积, P 为样地周长, N 为样地中个体总数。 $CE = 1$ 时, 为随机分布; $CE > 1$ 时, 为均匀分布; $CE < 1$ 时, 为聚集分布。 CE 的显著性可用 u 检验来确定。

4) 点格局分析^[14, 8, 11, 14-16]:

$$K(r) = \sqrt{\frac{A}{n}} \left[\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{1}{W_{ij}} Ir(u_{ij}) \right] / \pi - r$$

式中 $K(r)$ 为 Ripley's K 函数, n 为总个体数, r 为距离尺度, u_{ij} 为点 i, j 之间的距离, 当 $u_{ij} \leq r$ 时, $Ir(u_{ij}) = 1$; 当 $u_{ij} > r$ 时, $Ir(u_{ij}) = 0$ 。 W_{ij} 为以点 i 为圆心, 以 u_{ij} 为半径的圆落在面积 A 中的弧长与整个圆周的比值, 是一个点 (植株) 可被观察到的概率。 $K(r) > 0$ 时, 为集群分布; $K(r) < 0$ 时为均匀分布; $K(r) = 0$ 是随机分布。

用 Monte-Carlo 拟合检验计算上、下包迹线, 即置信区间。并以 r 为横坐标, 上下包迹线为纵坐标绘图。若种群实际分布数据计算得到的不同尺度下的函数值在包迹线内, 则符合随机分布; 若在包迹线上, 则为集群分布; 若在包迹线下, 则为均匀分布。

由于点格局分析计算量较大, 本文数据处理在 Crimestat 3.0 软件中的 Ripley's K 函数功能模块中进行。 r 的最大值为样地边长的 $1/3$, 即 33 m , 步长为 1 m 。拟合次数 100 次, 即置信水平为 99%。

3 结果与分析

3.1 古茶树群落物种组成与结构特征

在 1.2 hm^2 样地中记录到胸径 (DBH) $\geq 1.0 \text{ cm}$ 的乔木植株计 2894 株 (不包括分枝), 隶属于 22 科 38 属 48 种。其中种类、数量较多的科有樟科 (5 属 8 种 888 株)、茶科 (5 属 7 种 835 株)、壳斗科 (3 属 4 种 316 株)、蔷薇科 (3 属 3 种 147 株) 和木兰科 (2 属 2 种 148 株)。以上 5 科树种个体数量占全部树种的 80.65%, 是构成群落结构功能的主体。此外, 五加科、紫金牛科、小檗科的种类在乔木下层也常见。从物种组成及重要值分布来看 (表 1), 普洱茶种群

数量最多(计有 605 株, 占总植株数的 20.91%), 出现频率最高(出现在 117 个样方中, 相对频度达到 10%), 且在乔木各层均有分布, 其重要值(12.67%)为群落内的最大值, 是该群落的主要优势树种。木果石栎(重要值 11.65%)、红花木莲(重要值 10.06%)具有最高的相对优势度, 它们在群落中个体大, 冠幅伸展, 是乔木上层重要的优势树种。红河木姜子(重要值 10.09%)虽然个体不大, 但数量多, 出现频率高, 是乔木下层主要的伴生树种。其它重要值较大的树种有腾冲栲、硬斗石栎、毛尖树、多果新木姜子、尖叶桂樱(*Laurocerasus undulate* (Buch-Ham. ex D. Don) M. Roem.)、西南红山茶、针齿铁仔等。

表 1 古茶树群落优势树种的重要值 %

树种	相对优势度	相对多度	相对频度	重要值
普洱茶	7.12	20.91	10.00	12.67
木果石栎	28.76	2.25	3.93	11.65
红河木姜子	1.57	19.73	8.97	10.09
红花木莲	21.61	3.28	5.30	10.06
腾冲栲	10.01	2.66	4.79	5.82
毛尖树	4.59	4.77	6.50	5.28
长柱十大功劳	0.29	7.64	5.38	4.44
硬斗石栎	3.68	4.22	5.38	4.43
西南红山茶	1.27	5.36	6.07	4.23
尖叶桂樱	3.00	3.32	4.96	3.76
针齿铁仔	0.42	4.15	5.04	3.20
多果新木姜子	0.80	3.14	4.44	2.80
多花含笑	1.91	1.83	3.08	2.27
褐叶青冈	1.90	1.80	2.91	2.20
多花山矾	0.21	2.76	3.08	2.02
其余 33 种	12.86	12.20	20.17	15.08

群落可分为乔木上层、乔木下层、灌木层和草本层 4 个层次, 层间界限明显, 层内表现均匀。乔木上层高 20~30 m, 层盖度平均为 85%, 林冠连续而郁

闭。此层由木果石栎、红花木莲、腾冲栲 3 种共同组成优势树种, 其次有普洱茶、硬斗石栎、毛尖树、尖叶桂樱、褐叶青冈(*Cyclobalanopsis stewartiana* (A. Camus) Y. C. Hsu & H. Wei Jen)、西南桦(*Betula alnoides* Buch-Ham. ex D. Don)、柳叶润楠(*Machilus salicina* Hance)、山青木(*Meliosma kirkii* Hance et Wils)等, 达 20 种之多。乔木下层高 5~15 m, 层盖度平均为 60%。此层树种较多, 但以樟科、山茶科、山矾科、紫金牛科的树种为主, 如红河木姜子、多果新木姜子、西南红山茶、多花山矾(*Symplocos ramossissima* Wall ex G. Don)、针齿铁仔等, 也见乔木上层的树种。灌木层高 1~3 m, 层盖度平均为 30%, 以上层乔木的幼树为优势, 如红河木姜子、多花山矾、普洱茶、多果新木姜子等, 可占到全部灌木层种类的 70%。真正的灌木种类较少, 如长柱十大功劳(*Mahonia duclouxiana* Gagnep)、珠砂根(*Ardisia crenata* Sims)、白瑞香(*Daphne papyracea* Wall ex Steud)和无量山箭竹(*Fargesia wuliangshanensis* Yi)等。草本层高度小于 50 m, 层盖度平均为 25%。此层因林下光线较弱和小地形的变化, 种类多但数量较少, 常见的种有弯蕊开口箭(*Tipistra wattii* (C. B. Clarke) Hook f)、纤细冷水花(*Pilea gracilis* Hand-Mazz)、长柄异药花(*Fordiophyton longipes* Y. C. Huang)及一些蕨类植物。

3.2 古茶树群落优势树种的径级结构与存活曲线

根据各树种分层情况及重要值计算结果, 选取了乔木上层优势树种普洱茶、木果石栎、红花木莲、腾冲栲、硬斗石栎、毛尖树及下层优势树种红河木姜子、西南红山茶、针齿铁仔和多果新木姜子共计 10 种, 进行种群结构及存活曲线的分析(图 1)。

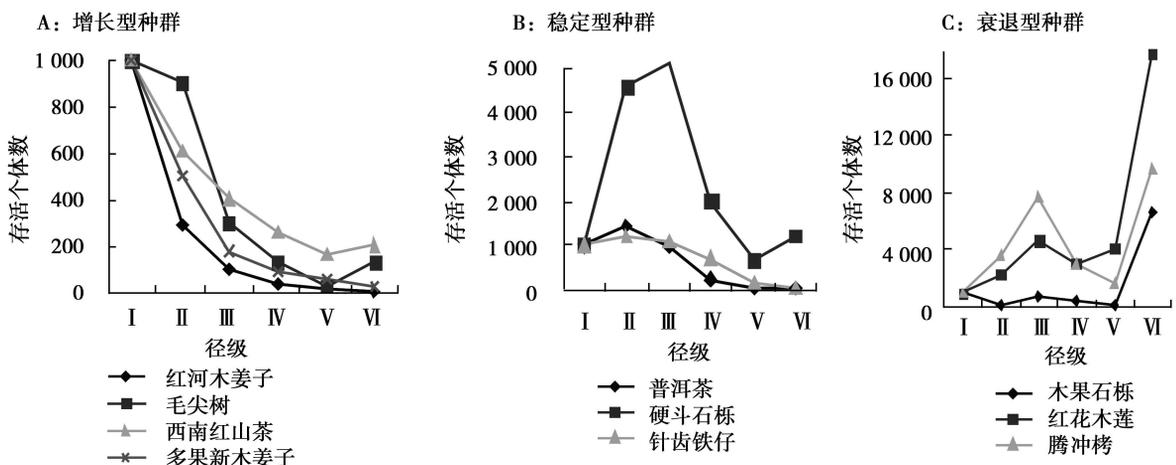


图 1 古茶树群落优势树种的存活曲线

植物个体数在各径级的分布状态在一定程度上反映了种群数量动态变化的趋势。群落中 10 个树种在各径级的分布呈现不同的趋势,大致可以分为三种类型: 1. 衰退型种群, 包括木果石栎、红花木莲和腾冲栲, 表现为幼苗、幼树少, 中树渐多, 大树最多, 即呈基部窄而顶部宽的倒金字塔结构, 种群出生率小于死亡率, 幼苗、幼树资源缺少, 在群落中有衰退迹象。2 稳定型种群, 包括普洱茶、硬斗石栎、针齿铁仔, 表现为幼苗少, 中幼树多, 大树少, 即呈中部宽, 基部、顶部窄的种群结构, 中幼树长成大树的潜力大, 目前在群落中发展稳定。3 增长型种群, 包括红河木姜子、毛尖树、西南红山茶和多果新木姜子, 表现为幼苗、幼树多, 中树渐少, 大树最少, 呈基部宽、顶部窄的金字塔结构, 有足够的幼苗资源保障繁殖更新, 但长成大树的机会较低, 仅在群落下层发展良好。

存活曲线是通过各径级存活个体数量的变化来反映种群动态的发展趋势。Deevey 把存活曲线大致分成 3 种类型^[17-18]: Deevey-I 型, 曲线呈凸型, 表示种群的大多数个体均能实现其平均的生理寿命, 在达到平均寿命时, 几乎同时死亡; Deevey-II 型, 曲线呈对角线型, 表示各龄级具有相同的死亡率; Deevey-III 型, 曲线呈凹型, 表示幼苗的死亡率高, 以后的死亡率低而稳定。从图 1 可以看出, 10 个树种存活曲线因种群结构的差异而表现为不同的类型: 4 个增长型树种的存活曲线属于 Deevey-III 型, 曲线斜率均为负值, 且在幼苗、幼树阶段负值最大, 中树阶段略小, 至大树阶段已渐趋于平缓, 表明这 4 个树种幼苗、幼树存活数量较高, 但死亡率也高, 大树死亡率较低, 但存活数量已降至最低值。3 个稳定型树种的存活曲线接近 Deevey-I 型, 曲线斜率在幼苗阶段为正值, 以后随着径级的增加而渐变为负值, 最大存活个体数发生在幼树或中树阶段, 表明这 3 个树种幼苗数量虽少但存活率较高, 至大树阶段死亡率增加, 存活数量渐渐减少。3 个衰退型树种的存活曲线亦接近 Deevey-I 型, 曲线斜率由幼苗阶段的正值逐渐变为中树阶段的负值, 幼苗存活率高于死亡率, 与前者不同的是, 幼苗存活数量最少, 幼树、中树阶段渐多, 最大存活数量发生在大树阶段, 反映了这 3 个树种幼苗资源不足而大树蓬勃发展的特点。

3.3 古茶树群落优势树种的分布格局

3.3.1 优势树种的分布格局 种群分布格局是种

群生物学特性、种内与种间关系以及环境条件综合作用的结果, 是种群空间属性的重要方面, 也是种群的基本数量特征之一^[19-22]。本文分别用扩散系数、最近邻体指数及平均拥挤指数对以上 10 个树种的分布格局进行了测定, 结果见表 2。

表 2 古茶树群落优势树种的分布格局

树种	扩散系数		格局类型	最近邻体指数		格局类型	平均拥挤指数
	C 值	T 检验		CE 值	u 检验		
普洱茶	2.010	7.792	C	0.991	-0.481	R	7.82
木果石栎	1.251	1.939	R	0.890	-1.798	R	0.86
红河木姜子	9.654	66.751	C	0.882	-9.522	C	23.37
红花木莲	1.132	1.015	R	0.870	-2.455	C	0.95
腾冲栲	1.017	0.130	R	0.905	-1.621	R	0.68
毛尖树	2.688	13.023	C	0.813	-5.417	C	3.61
硬斗石栎	1.986	7.605	C	0.839	-3.536	C	2.08
西南红山茶	3.348	18.114	C	0.775	-6.788	C	4.41
针齿铁仔	2.348	10.399	C	0.660	-8.142	C	2.66
多果新木姜子	3.027	15.636	C	0.673	-8.727	C	3.64

注: $t_{(0.05, 119)} = 1.98$, $F_{0.025(119, \infty)} = 1.27$; $F_{0.975(119, \infty)} = 0.762$

C 表示聚集分布; R 表示随机分布。

表 3 表明, 用扩散系数和最近邻体指数两种方法测定的结果基本一致, 即木果石栎、腾冲栲均呈随机分布, 其它树种除普洱茶、红花木莲外均呈聚集分布。普洱茶用最近邻体指数测定的结果呈随机分布, 但其聚集程度较高。红花木莲用最近邻体指数测定的结果呈聚集分布, 但其聚集程度较低。群落中聚集程度最高的是红河木姜子, 其后依次为普洱茶、西南红山茶、多果新木姜子、毛尖树和针齿铁仔, 它们大都是在乔木下层占优势的树种。在乔木上层占优势的树种, 除硬斗石栎平均拥挤指数达到 2.08 以外, 木果石栎、红花木莲、腾冲栲等树种的平均拥挤指数都在 1.0 以下, 它们的聚集程度都较低。

分布格局的形成主要与种群自身的生物生态学特性有关, 但形成机制有差异。木果石栎、腾冲栲呈随机分布可能是如下原因: 它们的果实较大且富含淀粉, 脱离母体后又常聚集在母树周围, 容易被森林中的啮齿动物取食和搬运。啮齿类动物一般多倾向于取食营养价值高且易搬运、贮藏的果实^[23-25]。多数果实往往尚未成熟即被取食, 仅极少数种子能在储藏地萌发成功, 而动物的储藏地是随机的。另外, 它们的幼苗生长对光照条件要求较高, 在成熟森林林冠层郁闭的环境下, 幼苗存活率较低, 种群组成中幼苗幼树较少, 大树较多, 而大树由于种内种间竞争而易形成随机分布。红花木莲呈随机分布的部分原因可能与其种子靠鸟类传播有关。它的果实新鲜时

呈紫红色,易被鸟类发现和取食,一些不能消化的种子随其粪便排出落入土壤,由于鸟类的飞行距离一般较大,更易形成随机分布。普洱茶、西南红山茶具有大而鲜艳的花朵,能够吸引众多昆虫助之授粉,从而产生大量的种子。其果实为蒴果,不易被动物取食,种子保存率较高。其幼苗较耐荫蔽条件,成活率较高。这些因素导致它们个体数量较多、种群密度较大而在群落中呈聚集分布。硬斗石栎的果实硬而无味,红河木姜子、毛尖树、多果新木姜子的果实均含单宁而具涩味,针齿铁仔的果实多而色暗(熟时紫黑色),它们被取食的机率较低而常能聚集在母树周围萌发,故种群亦多形成聚集分布。另外,小生境的异形种也可能是促成这些树种呈聚集分布的原因,如红河木姜子常成片的生长在林内光线较充足的林隙中。

3.3.2 优势树种不同发育阶段的分布格局 处于不同发育阶段的种群个体在分布格局上的表现也有所不同。对同一种群而言,在发育初期往往表现为聚集分布,随着个体发育的进行,种内拥挤程度和种内竞争会逐渐加剧,导致自疏现象发生,使分布格局可能逐渐向随机分布过渡^[6]。从表 3 中可看出,群落中红河木姜子、毛尖树、针齿铁仔 3 个树种在整个发育阶段均呈聚集分布,但聚集程度随径级增大而降低。木果石栎、红花木莲、腾冲栲 3 树种随径级增大聚集程度在增加,分布格局由均匀分布向随机分布或聚集分布过渡,但聚集程度不高,在总体上仍表现为随机分布。其余 4 个树种随径级增大聚集程度

在降低,分布格局由聚集分布向随机分布过渡。各树种分布格局发生变化的阶段也不一致,普洱茶、木果石栎、红花木莲、腾冲栲和硬斗石栎等树种在其中,幼树阶段(II~IV级)已完成了转变过程,西南红山茶、多果新木姜子至大树阶段(V~VI级)方完成转变过程。

各树种在不同发育阶段分布格局的变化过程,是对种群本身的生物学特性及环境条件的综合适应,反映了它们在群落中不同的生态地位和相互间此消彼长的竞争关系。木果石栎、红花木莲、腾冲栲等树种的萌生能力、种子更新能力及幼苗竞争力较弱,他们在幼苗、幼树阶段的聚集程度较低,但一旦长成大树后,聚集程度得到增加,其争夺、利用上层空间的能力也急剧加强,能够迅速在群落中占有优势地位。但它们的大树仍呈随机分布,这是由于大树阶段的个体在种内种间竞争上表现更为激烈,随机的分布格局更利于争夺生存空间。普洱茶、硬斗石栎在群落中处于次优的地位,它们大树的竞争力没有前 3 个树种强,为了争取更多的空间只能随机分散在群落中。但它们幼树、中树竞争力很强,长成大树后潜力很大,是群落上层优势树种的主要竞争对手。红河木姜子等其它 5 个树种的种子更新能力、幼苗竞争力较强,能够产生大量的幼苗、幼树而呈聚集分布,但随着径级的增长,种内、种间竞争加剧,由于种群个体的自疏而聚集程度下降,其中树、大树的竞争力明显下降,一般难以长成大树而进入主林层。

表 3 古茶树群落优势树种不同发育阶段的分布格局

树种	扩散系数				最近邻体指数				平均拥挤指数			
	I	II	III~IV	V~VI	I	II	III~IV	V~VI	I	II	III~IV	V~VI
普洱茶	C	C	C	E	C	R	R	R	2.29	3.31	2.99	0.20
木果石栎	E	-	R	C	C	-	C	R	0.01	-	0.21	0.79
红河木姜子	C	C	C	C	C	C	C	C	18.05	4.73	3.73	1.11
红花木莲	E	E	R	R	R	R	C	C	0.01	0.01	0.27	0.75
腾冲栲	E	E	R	R	R	R	C	R	0.01	0.01	0.45	0.42
毛尖树	C	C	C	C	C	C	C	C	3.97	1.36	1.37	0.55
硬斗石栎	C	C	R	R	C	C	C	R	0.46	1.04	0.78	0.13
西南红山茶	C	C	C	R	C	C	C	R	2.24	1.63	1.20	0.33
针齿铁仔	C	C	C	-	C	C	C	-	1.15	0.81	1.12	-
多果新木姜子	C	C	C	E	C	C	C	R	2.10	0.82	0.85	0.01

C 表示聚集分布; R 表示随机分布; E 表示均匀分布。

3.3.3 优势树种在不同尺度下的分布格局 种群分布格局与研究尺度有密切关系,这主要由环境条件的空间变化引起的^[26]。点格局分析以植物种的个体在空间的坐标为基础,反映了各树种分布格局

随尺度不同而发生的变化。从表 4 中可知,各树种在不同尺度下呈现的分布格局有一定差异。红花木莲、腾冲栲在所有尺度下都呈随机分布,木果石栎在 7 m、9~10 m、13~15 m、17 m 尺度内呈聚集分布,

其它尺度下呈随机分布。普洱茶仅在 1~2 m 尺度内呈随机分布, 硬斗石栎、西南红山茶仅在 1 m 尺度内呈随机分布, 毛尖树仅在 21~23 m 尺度内呈随机分布, 其它尺度下这些树种都呈聚集分布。红河木姜子、针齿铁仔、多果新木姜子则在所有尺度内都呈聚集分布。

以上点格局分析结果较好的描述了它们在不同尺度下的种群分布特点及种群间的关系。木果石栎、红花木莲、腾冲栲在整个研究尺度范围内大都趋

向呈随机分布, 体现了它们在群落中的优势地位。其中木果石栎在 7~17 m 尺度内有聚集分布出现, 反映了它在该尺度范围内种群聚集的特点。其它树种仅在 1~2 m 的较小尺度内有随机分布出现, 在其它更大的尺度下都趋向呈聚集分布, 体现了它们为争夺有利的生存空间而不断向外扩充的过程。这个结果可与用扩散系数及最近邻体指数分析得到的结果相互印证。

表 4 古茶树群落优势树种的点格局

树种	尺度 /m																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
普洱茶	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
木果石栎	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
红河木姜子	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
红花木莲	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
腾冲栲	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
毛尖树	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
硬斗石栎	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
西南红山茶	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
针齿铁仔	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
多果新木姜子	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

注: + 表示聚集分布; - 表示随机分布。

4 结论与讨论

从物种组成及结构特征可以看出, 野生古茶树群落具有我国亚热带常绿阔叶林的共同特征, 如乔木层主要由壳斗科、山茶科、樟科及木兰科等 4 大科组成, 其它如山矾科、紫金牛科、蔷薇科也占有相当比例。同时, 该群落以温凉喜湿的石栎属植物为优势, 生境处于温度低、湿度大的中山山地, 在植被亚型水平上应为中山湿性常绿阔叶林。中山湿性常绿阔叶林是云南热带、亚热带山地具有代表性的森林生态系统类型, 主要分布于滇中高原南、北两侧的几条大山脉的中山地带, 如高黎贡山、无量山、哀牢山和大雪山^[27]。以普洱茶种群为主要优势树种的野生古茶树群落, 虽具有“中山湿性”的典型特征, 但却长期局限分布于哀牢山北部中段极为狭窄的区域内, 这种地理分布的独特性和长期性, 一方面它是对环境气候长期适应与演化的结果, 另一方面也反映了当地地质历史、环境气候在一定时期内的稳定性。

优势树种的种群结构及存活曲线在一定程度上可以反映出群落的演替动态及将来的发展趋势。木果石栎、红花木莲和腾冲栲等优势树种在群落中表现为衰退型种群, 说明这些树种目前在植被演化进

程中处于成熟而渐现衰退的时期。它们的衰退趋势, 反映了群落原始而成熟的顶级状态, 却并不意味着它们会很快被其它种群取代而导致群落的演替替代。这些在群落演替过程中发挥了重要作用的树种尽管后备资源已显不足, 但大树生长依然繁茂, 目前仍是群落的主宰者, 在今后相当长一段时间内将继续在群落中充当建设者的角色。普洱茶、硬斗石栎等稳定型树种也是乔木上层主要的伴生树种, 它们在大树阶段的竞争力不如前三种, 但幼树、中树数量丰富, 在群落中显现出旺盛的生命力, 一旦前三者优势树种出现死亡波动, 它们有可能成为群落新的主人。衰退型和稳定型树种都表现出了幼苗数量不足的特点, 恰好为红河木姜子、多果新木姜子、西南红山茶等乔木下层的其它树种留出了充裕的生长空间, 孕育了大量的幼苗幼树, 然而在上层大树的荫蔽下, 光照条件受到一定的限制, 其幼苗死亡率也相当高, 很难长成大树。他们目前乃至今后很长一段时期内仍将在群落中继续处于从属或被压迫地位。

一般来说, 在森林群落演替初期, 许多物种往往是聚集分布, 但接近或处于顶级群落阶段, 其建群种往往表现为随机分布^[5]。木果石栎、红花木莲、腾冲栲目前均呈随机分布, 硬斗石栎虽呈聚集分布, 但其

聚集程度已很低,有呈随机分布的趋向,普洱茶用最近邻体指数测定的结果也为随机分布。群落中呈聚集分布的树种如红河木姜子等多数处于群落的下层,在群落中完全处于“受控”地位。这种上层优势树种呈随机分布而下层树种呈聚集分布的格局状态表明,该群落目前接近或处于顶极群落阶段。这也印证了种群结构及存活曲线的分析结果。

点格局分析方法以树木个体在空间分布的位置为基础,能够分析各种尺度下的种群格局和种间关系,进而能很好地揭示森林群落的格局,便于量化生态关系,因而被生态学家广泛应用^[28-30]。然而,用 Monte-Carlo 拟合检验来确定 Ripley's K 函数的置信区间,其计算量相当大,需借助一些专门的统计软件,如 Programita 软件^[31-32]、ADE-4 软件包^[33-34]等。本文采用的 Crimestat 软件无需编程和进制转换,操作简单、计算快捷,在进行点格局分析时实用性较强。其不足之处在于软件系统会将具有直线边界的样地默认为正方形,因而样地为长方形时其计算结果会出现一定的偏差。本文在运用 Crimestat 软件计算 Ripley's K 函数时仅选取了 100 m × 100 m 的正方形样地资料,较好的消除了该软件本身对样地形状要求的影响。实践证明,在对正方形样地资料进行点格局分析时,采用 Crimestat 软件计算 Ripley's K 函数是可靠的。

参考文献:

- [1] 黄桂枢. 世界茶王—云南镇沅千家寨野生古茶树 [J]. 农业考古, 1997(2): 202-203
- [2] 余世孝. 数学生态学导论 [M]. 北京: 科学技术文献出版社, 1995
- [3] 郑师章, 吴千红, 王海波, 等. 普通生态学——原理、方法和运用 [M]. 上海: 复旦大学出版社, 1994
- [4] 张金屯. 植物种群空间分布点格局分析 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(4): 344-349
- [5] 付必谦. 生态学实验原理与方法 [M]. 北京: 科学出版社, 2006
- [6] Greig-Smith P. Quantitative Plant Ecology [M]. Berkeley: University of California Press, 1983
- [7] 石胜友, 尚进, 田海燕, 等. 缙云山风灾迹地常绿阔叶林生态恢复过程中优势种群分布格局和动态 [J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(4): 321-326
- [8] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004
- [9] 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
- [10] 李海涛. 植物种群分布格局研究概况 [J]. 植物学通报, 1995, 12(2): 19-26
- [11] 覃林. 统计生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2009
- [12] Fohner K. Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen [J]. Forstarchiv, 1995, 66: 235-240
- [13] 戴小华, 余世孝, 练璐璐. 海南岛霸王岭热带雨林的种间分离 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(3): 380-387
- [14] Ripley B D. Modeling spatial pattern [J]. Journal of the Royal Statistical Society, Series B, 1977, 39: 178-212
- [15] Hanus M, Hann D W, Marshall D D. Reconstructing the spatial pattern of trees from routine stand examination measurements [J]. Forest Science, 1998, 44(1): 125-133
- [16] 汤孟平, 唐守正, 雷相东, 等. Ripley's K(d) 函数分析种群空间分布格局的边缘校正 [J]. 生态学报, 2003, 23(8): 1533-1538
- [17] Devey E. Life tables for natural populations of animals [J]. Quart Rev Biol, 1947, 22: 283-314
- [18] 吴承桢, 洪伟, 谢金寿, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(3): 333-336
- [19] Gittins R. Canonical Analysis: A Review with Applications in Ecology [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1985
- [20] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学 [M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995
- [21] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学 [M]. 北京: 科学出版社, 1996
- [22] 张文辉. 裂叶沙参种群生态学研究 [M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1998
- [23] Smith C C, Reichman O J. The evolution of food caching by birds and mammals [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15: 329-351
- [24] VanderWall B. Effects of seed size of wind-dispersed pines (*Pinus*) on secondary seed dispersal and the caching behavior of rodents [J]. Oikos, 2003, 100: 25-34
- [25] 肖治术, 张知彬. 都江堰林区小型兽类取食林木种子的调查 [J]. 兽类学报, 2004, 24(2): 121-124
- [26] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析 [J]. 植物生态学报, 2006, 30(4): 563-570
- [27] 吴征镒, 朱彦丞. 云南植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1987
- [28] Stoyan D, Penttinen A. Recent applications of point process methods in forestry statistics [J]. Statistical Science, 2000, 15: 61-78
- [29] Dale M R T, Dixon P, Fortin M J *et al*. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis [J]. Ecography, 2002, 25: 558-577
- [30] 王丽君, 梁士楚, 李峰, 等. 桂林岩溶石山桂林白蜡种群点格局分析 [J]. 广西植物, 2008, 28(5): 633-635
- [31] 曹晏宁, 史利莎, 韩烁, 等. 科尔沁沙地植被恢复中差不嘎蒿种群不同龄级个体的点格局分析 [J]. 植物学通报, 2008, 25(4): 437-442
- [32] 李文良, 张小平, 郝朝运, 等. 湘鄂皖连香树种群的年龄结构和点格局分析 [J]. 生态学报, 2009, 29(6): 3321-3330
- [33] 岳永杰, 余新晓, 秦富仓, 等. 北京雾灵山保护区蒙椴空间点格局分析 [J]. 林业资源管理, 2009(2): 49-54
- [34] 苏爱玲, 徐广平, 段吉闯, 等. 祁连山金露梅灌丛草甸群落结构及主要种群的点格局分析 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(6): 1231-1239