

恩施天然红椿种群结构及空间分布格局

汪 洋¹, 冷艳芝¹, 苏长江², 宋丛文¹, 程德华³, 操英南¹, 张 敏¹, 付翠林¹

(1. 湖北生态工程职业技术学院, 湖北 武汉 430200; 2. 湖北省七姊妹山国家级自然保护区 管理局, 湖北 恩施 445500; 3. 湘潭市第一中学, 湖南 湘潭 411100)

摘要: 红椿 *Toona ciliata* 是国家Ⅱ级重点保护野生植物, 以红椿为优势种的天然种群十分少见。对湖北省恩施州 4 个不同红椿天然种群设立样方调查。编制了红椿特定时间生命表, 绘制存活曲线, 对种群龄级数量进行动态预测, 并对空间分布格局进行分析, 以研究不同种群空间结构和分布格局的成因。结果显示: 4 个种群的人为干扰强度: $T4 > T1 > T2 > T3$; 4 个种群结构动态指数 V_{in} 分别为 23.8%, 34.0%, 27.8% 和 32.3%, 均为增长型。由于不同外界干扰强度, 不同种群死亡率(q_x)出现在龄级上推迟的现象; 最高进入 x 龄级个体的生命期望(e_x)值 $T3 > T4 > T1 > T2$ 。存活曲线不符合 Deevey 曲线, 模拟符合三次函数曲线。25, 50 和 100 m² 取样面积上, 方差/均值比率法的 t 检验、Morisita 指数 I_h 参数的 F 检验、负二项参数 K 值均表明: $T1$ 和 $T4$ 种群为聚集分布, $T2$ 和 $T3$ 种群为泊松分布。聚集强度 $T4 > T1 > T2 > T3$; 拥挤程度: $T1 > T4 > T3 > T2$ 。研究表明: 红椿种群在自然状态下处于增长状态, 潜在干扰影响时, 仍表现为稳定种群。红椿天然种群以泊松分布为特征, 聚集分布主要来源于人为干扰。适当人为干扰, 可以促进红椿种群更新、物种保护和生态效益最大化。图 2 表 5 参 25

关键词: 森林生态学; 红椿; 种群; 空间结构; 分布格局; 天然种群

中图分类号: S718.5; S792.33

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2016)01-0017-09

Spatial structure and distribution pattern of natural *Toona ciliata* populations in the Enshi Region

WANG Yang¹, LENG Yanzhi¹, SU Changjiang², SONG Congwen¹, CHENG Dehua³,
CAO Yingnan¹, ZHANG Min¹, FU Cuilin¹

(1. Hubei Vocational College of Ecological Engineering, Wuhan 430200, Hubei, China; 2. Management Office, Qizimeishan National Nature Reserve, Enshi 445500, Hubei, China; 3. Xiangtan No. 1 High School, Xiangtan 411100, Hunan, China)

Abstract: *Toona ciliata* is a key protected tree species at the second national level, its natural population acts as a dominant species in its existing community, is rarely seen in subtropical regions of China. This study was to research the structure of age class, the quantity dynamic conditions, the trend of development and the correlation between the distribution pattern and the structure of age class, the quantity dynamic condition of different *Toona ciliata* populations. Four sample plots were selected in the Enshi Region of Hubei. The sample plots, entirely covering 4 populations, were set up, each in 5 m × 5 m grid, by using contiguous grid quadrat method, with $T1$ 10 m × 30 m, $T2$ 20 m × 20 m, $T3$ 20 m × 20 m and $T4$ 10 m × 40 m in size respectively. Based on field survey data, a specific life table was established, survival curve was determined, a dynamic estimation of the survival number for different age classes was made, and spatial distribution patterns of different *Toona ciliata* populations were analyzed to determine the causes of spatial structures and distribution patterns in different sampling plots. Analysis included Deevey curves, regression, ratio method of variance & mean value

收稿日期: 2015-03-01; 修回日期: 2015-05-27

项目基金: 湖北省科技厅公益性研究项目(40 2012DBA40001)

作者简介: 汪洋, 副教授, 从事生态学研究。E-mail: 13296698026@163.com。通信作者: 宋丛文, 教授, 博士, 从事植物遗传学研究。E-mail: songcongwen@126.com

with t test, Morisita indices (I_8) with F test and negative binomial parameter (K), patchiness index (m^*/m), and mean crowding index (m^*). Results of the human disturbance intensity for the four populations was $T4 > T1 > T2 > T3$ with dynamic indices (V_{pi}) of $T1 = 23.8\%$, $T2 = 34.1\%$, $T3 = 27.8\%$, and $T4 = 32.3\%$ showing growth form. Also, the q_x values of different populations lagged in age-class with external disturbance intensities, and the life expectancy peak values (e_x) varied as follows: $T3 > T4 > T1 > T2$. Survival curves did not agree with any Deevey curves, but 4 cubic functions represented a regression of the four survival curves: $y = -0.121S^3 + 2.469S^2 - 14.814S + 31.071$, $y = -0.136S^3 + 2.162S^2 - 11.297S + 23.286$, $y = -0.287S^3 + 4.410S^2 - 19.992S + 31.143$, $y = -0.058S^3 + 1.492S^2 - 10.64S + 24.357$; With 25 m², 50 m², and 100 m² as sample sizes, a ratio of variance and mean value to t test, I_8 with F test, and K all demonstrated that $T1$ and $T4$ populations had clumped distributions, but $T2$ and $T3$ had Poisson distributions. The m^*/m varied with a sequence of $T4 > T1 > T2 > T3$; whereas, m^* was $T1 > T4 > T3 > T2$. This research demonstrated that in a natural state, the *Toona ciliata* population was in growth form with a stable population susceptible to potential external disturbances and having a Poisson distribution, but with human disturbance a clumped distribution emerged that with proper human objective regulations, population regeneration, species protection, and maximum ecological effect could be enhanced. [Ch, 2 fig. 5 tab. 25 ref.]

Key words: forest ecology; *Toona ciliata*; population; spatial structure; distribution pattern; natural population

种群是生态学各个层次中最重要的一个层次, 其中种群年龄结构和空间分布是其核心研究内容^[1-2]。种群年龄结构反映了种群在特定时间世代重叠的特征, 是分析探索种群动态的有效方法, 被广泛应用于种群动态研究中^[3]。植物空间分布格局的研究对于确定种群特征、种群间相互关系以及种群与环境之间的关系具有非常重要的作用, 是植物群落空间结构的基本组成要素^[4]。通过对森林中优势种群的结构和空间分布格局的研究, 对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、种群的生态特征和更新具有极为重要的意义^[2,5]。红椿 *Toona ciliata*, 又名红榿子, 榿科 Meliaceae 香椿属 *Toona*, 落叶或半常绿大乔木, 强阳性树种, 是中国热带、亚热带地区的珍贵速生用材树种。国家Ⅱ级重点保护野生植物。分布地理坐标为 24°21'~32°42'N, 100°16'~119°40'E^[6-7]。红椿天然林多呈零星分布, 以红椿为优势种的天然种群十分少见。过度开发以及天然更新较慢, 其数量不断减少^[6]。鉴于红椿的优良品种特性和濒危的现实, 越来越多的国内外学者对其进行广泛的研究, 包含种质资源、遗传结构、植物生理、育种、栽培、造林、医药和化学成分、资源保护等方面, 而生态学相关研究极少见报道。本研究从种群级结构动态、空间分布格局等方面对红椿种群的基本特征进行了研究分析, 旨在为红椿种群生态学研究 and 红椿种群保护与发展提供理论依据和科学参考。

1 研究区概况

4个研究样地($T1$, $T2$, $T3$, $T4$)位于湖北省恩施州。样地 $T1$ 和 $T2$ 分别位于咸丰县黄金洞乡横石梁和村木田, 星斗山国家级自然保护区最南端。样地 $T3$ 位于恩施市盛家坝乡的马鹿河, 属星斗山保护区的东部边沿。样地 $T4$ 位于宣恩县七姊妹山国家级保护区的肖家湾。4个样地内红椿均为优势种。

$T1$ 与 $T2$ 样地属亚热带大陆性季风气候。该区年平均气温为 14.9℃, 年平均降水 1 400.0 mm 以上, 土壤为泥质页岩发育成的以扁砂土为主的质地疏松的山地黄壤, 水热资源丰富, 群山连绵起伏, 植被生长繁茂^[8-9]。样地 $T1$ 主要乔木包含重阳木 *Bischofia polycarpa*, 枫杨 *Pterocarya stenoptera*, 丝栗栲 *Castanopsis fargesii* 等 13 种; 灌木层及藤本主要有苎麻 *Urtica fissa*, 葎叶蛇葡萄 *Ampelopsis humulifolia*, 蔓赤车 *Pellionia scabra* 等 13 种; 主要草本层为山麦冬 *Liriope spicata*, 过路黄 *Lysimachia christinae* 和天名精 *Carpesium abrotanoides* 等 43 种。

样地 $T2$ 主要乔木有湖北木姜子 *Litsea hupehana*, 红榿杨 *Rhus punjabensis*, 栓叶安息香(红皮树) *Styrax suberifolius* 等 13 个种; 主要灌木有南一笼鸡 *Paragutzlaffia henryi*, 棠叶悬钩子 *Rubus malifolius* 和臭牡丹 *Clerodendrum bungei* 等 16 种; 草本主要有楼梯草 *Elatostema umbellatum*, 南一笼鸡 *Paragutzlaffia henryi*, 疏叶卷柏 *Selaginella remotifolia* 和金荞麦 *Fagopyrum dibotrys* 等 22 种。

样地 T3 山地气候明显。该区年平均气温 14.9 ℃，年降水量达 1 300.0 mm 以上^[8-9]。5-9 月间的降水量占全年的 71.0%，年内季节分配不均匀。土壤为质地疏松的山地黄壤^[8]，土壤自然含水率较高，有机质、全氮、有效氮、全磷、速效钾相对较高。乔木丰富度最高($S=33$)。群落乔木主要有绒毛钓樟 *Lindera floribunda*，黑壳楠 *Lindera megaphylla*，竹叶楠 *Arundina graminifolia* 等。灌木有蒙桑 *Morus mongolica*，棠叶悬钩子 *Rubus malifolius*，乌泡子 *Rubus parkeri* 等 27 种。草本主要有楼梯草 *Elatostema involucratum*，赤爬 *Thladiantha dubia*，高粱泡 *Rubus lambertianus* 等 38 种。

样地 T4 属于海拔 800~1 200 m 的亚高山地带，阳光充足，年平均气温为 13.7 ℃，年降水量 1 635.3 mm^[10]。红椿群落位于山坡，土壤为山地黄棕壤。由于人为干扰严重，物种丰富度最低。主要乔木包含棕榈 *Trachycarpus fortunei* 和樱桃 *Cerasus pseudocerasus* 等。灌木藤本有八角枫 *Alangium platanifolium*，柔毛绣球 *Hydrangea villosa*，中国旌节花 *Stachyurus chinensis* 等 11 种。草本蕨类丰富，有大叶水龙骨 *Goniophlebium niponicum*，卵心叶虎耳草 *Saxifraga aculeate* 和管茎凤仙花 *Impatiens tubulosa* 等 36 种。

2 研究方法

2.1 样地选择与设置

香椿属植物都有种群规模小的特点。经过 2 a 的调查，确定了 4 处较为完整、有代表性的种群研究样地。按不同生境和现存规模，取样以覆盖全部红椿存活植株为标准。样地设置分别为：T1，15 m × 30 m；T2，20 m × 20 m；T3，20 m × 20 m；T4，10 m × 40 m。4 个样地总面积共 1 650 m²。在各样地内采用 5 m × 5 m 格子设置样方，共 66 个。对样方内红椿进行每木调查：对胸径≤2.5 cm 的植株，测定地径、高度；对大于胸径≥2.5 cm 的活立木，记录胸径、冠幅、枝下高等指标。样方内所有植物种类进行调查并统计记录。同时记录海拔高度、坡度等生境指标(表 1)。样地人为干扰强度大小：T4>T1>T2>T3。

表 1 不同红椿群落样地的环境特征

Table 1 Environmental features of 4 <i>Toona ciliata</i> populations									
种群 编号	样地面积/m ²	海拔/m	坡度/(°)	坡位	坡向/(°)	个体数量	种群密度/ (株·hm ⁻²)	群落类型	郁闭度
T1	450	627~729	35	下	NW30	62	1 378	红椿+重阳木+枫杨+丝栗栲+湖北木姜子等	0.52
T2	400	716~722	31	下	SW40	44	1 100	红椿+湖北木姜子+红欏杨+总梗女贞+栓叶安息香等	0.77
T3	400	930~938	28	下	SW50	56	1 400	红椿+香叶子+灯台树+绒毛钓樟+黑壳楠等	0.85
T4	400	1 086~1 092	25	中上	SE15	41	1 025	红椿+棕榈+樱桃+构树+盐肤木+板栗等	0.43

2.2 种群结构特征分析

2.2.1 径级的划分 龙汉利等^[11]对红椿胸径与年龄的相关性进行拟合，得出： $D=2.036\ 6\ln A^{0.784\ 1}$ ，相关系数 $R^2=0.759\ 5$ ，说明年龄(A)与胸径(D)之间相关性较高。本研究参照戴其生等^[12]红椿用材林的解析数据，通过红椿平均胸径与连年生长过程分析，采用“空间替代时间法”，即将林木依胸径大小分级，以立木级结构代替种群年龄结构分析种群动态^[13-14]，将该种群划分为 8 个径级(平均 4 a 对应 1 个径级)，从第 2 径级开始，以胸径 5 cm 为步长增加 1 级，即幼苗级 I ($D_{BH}<2.5\text{ cm}$)，幼树级 II ($2.5\text{ cm}\leq D_{BH}<7.5\text{ cm}$)，Ⅲ ($7.5\text{ cm}\leq D_{BH}<12.5\text{ cm}$)，Ⅳ ($12.5\text{ cm}\leq D_{BH}<17.5\text{ cm}$)；中树级 V ($17.5\text{ cm}\leq D_{BH}<22.5\text{ cm}$)，Ⅵ ($22.5\text{ cm}\leq D_{BH}<27.5\text{ cm}$)；大树级Ⅶ ($27.5\text{ cm}\leq D_{BH}<32.5\text{ cm}$)，Ⅷ ($D_{BH}\geq 32.5\text{ cm}$)。然后将第 I 径级对应第 I 龄级，第 II 径级对应第 II 龄级。如此类推，按龄级标准统计各级的植株数量。

2.2.2 结构特征及动态 以龄级为横坐标，个体数为纵坐标，分别绘制红椿种群龄级结构图。采用陈晓德的数学模型，推导种群年龄结构的动态指数，对红椿种群动态(V)进行定量描述^[15-16]， V_n ， V_{pi} ， V'_{pi} 取正、负、零值的意义分别反映种群或相邻年龄级个体数量的增长、衰退、稳定的动态关系。

2.2.3 静态生命表及其存活曲线 编制红椿种群静态生命表^[13,17]。特定时间内生命表包含： x 为单位时间内龄级； a_x 为在 x 龄级内红椿现有个体数； l_x 为在 x 龄级开始时标准化存活个体数(一般转换为 1 000)； d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡个体数； q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率； L_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的个体数； T_x 为从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数； e_x 为进入 x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命； K_x 为亏损率(损失度)。以上各项相互关联，通过实测值 a_x 或 d_x 求得，其关系为： $l_x=(a_x/a_0) \times 1\ 000$ ； $d_x=l_x-l_{x+1}$ ； $q_x=(d_x/l_x) \times 100\%$ ； $L_x=(l_x+l_{x+1})/2$ ； $T_x=\sum_{x=0}^{\infty} L_x$ ； $e_x=T_x/l_x$ 。以龄级为横坐标，以生命表中标准化存活数的自然对数 $\ln(l_x)$ 为纵坐标作图，绘制 4 个红椿种群存活曲线。

2.2.4 种群空间分布格局分析 为准确研究红椿种群分布格局，设定不同格子大小进行研究：5 m × 5 m，5 m × 10 m，10 m × 10 m。采用多个分布格局数学模型进行测度，以避免不同模型的片面性，即扩散系数(C)的 t 检验和负二项参数(K)，Cassie 指标(C_a)，Lloyd 平均拥挤度(m^*)，聚块性指数 $I_{PA}(m^*/m)$ ，David & Moore 的丛生指标(I)，Morisita 扩散型指数(I_b)的 F 检验，进行分布格局与聚集强度的判定^[17-18]。

3 结果与分析

3.1 年龄结构及动态

从红椿龄级结构图 1 可以看出，4 个不同样地的红椿种群均属于增长型种群。种群均在第 I 龄级占有最大百分比，分别达到 30.65%，31.82%，28.57%和 36.59%。种群 T1 存活数量在第 V 龄级最低，占 4.84%；种群 T2 的存活数最低在第 VII 龄级和第 VIII 龄级，均为 4.55%；种群 T3 最低存活数在第 IV 龄级，为 3.57%；种群 T4 的最低值在第 V 龄级，只有 2.44%。4 个样地同样经历了较高数量的幼苗存活期和损失期，中龄级植株的高损失期，高龄级时的种群稳定期。

种群相邻级间个体数量的变化动态结果(表 2)显示，4 个不同种群动态指数变化差异较大，但增长性较强。4 个种群在不同龄级间均出现 2~3 次负增长动态，但总体变化指数 V_{pi} 均大于 0， V'_{pi} 指数也大于 0，说明 4 个种群均为增长型种群。4 个种群动态增长指数为 $T2>T4>T3>T1$ ，说明不同种群增长能力的大小；干扰条件下的动态指数为 $T4>T2>T3>T1$ ；干扰敏感指数为 $T4>T2=T3>T1$ ，表明了种群对应外界风险能力指数的大小。实地调查发现，4 样地红椿结实情况良好。丰富的生殖个体维系了种群整体的相对稳定。

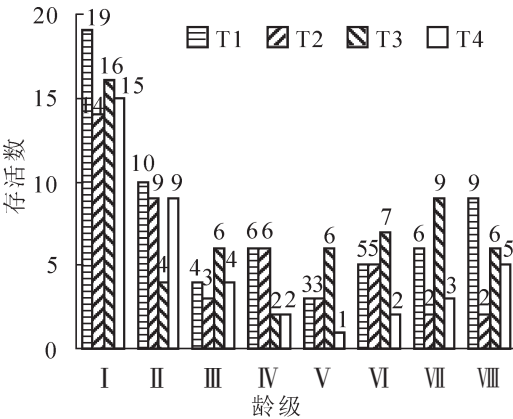


图 1 不同种群红椿年龄结构图
Figure 1 Age structure of *Toona ciliata* populations

表 2 不同生境红椿种群结构动态分析

Table 2 Dynamic analysis of population structure of *Toona ciliata* in different habitats

种群	种群结构动态/%									P 值
	V ₁	V ₂	V ₃	V ₄	V ₅	V ₆	V ₇	V _{pi}	V' _{pi}	
T1	47.37	60.00	-33.33	50.00	-40.00	-16.67	-33.33	23.84	0.993	0.041 7
T2	35.71	66.67	-50.00	50.00	-40.00	60.00	0.00	34.05	2.128	0.062 5
T3	75.00	-33.33	66.67	-66.66	-14.29	-22.22	33.33	27.84	1.740	0.062 5
T4	40.00	55.55	50.00	50.00	-50.00	-33.33	-40.00	32.31	4.039	0.125 0

3.2 种群生命表分析

根据径级年龄结构分级数据，编制出红椿种群的特定时间生命表。表 3 显示：4 个不同年龄结构的种群都表现出幼苗期植株数量最高，中间龄级数量最少或波动，高龄级种群趋于稳态。种群 T1 幼苗最多，高龄级存活数量也最多。实际调查中，T1 种群位于自然村落旁，人为干扰因素促进了种群的结构

变化。T1 种群人为干扰仅低于 T4，其 q_x 最高出现在第 V 龄级，低峰在第 VI 龄级；T2 种群也存在一定人为干扰， q_x 在第 II 龄级和第 V 龄级；低峰在第 VII 龄级，为 0；T3 种群人为干扰最小，能代表红椿天然种群的典型特征， q_x 出现 2 个高点，分别在第 I 龄级和第 IV 龄级，说明了幼苗和幼树 2 个阶段的环境筛选。种群 T4 的人为干扰最强，在第 V 龄级时， $q_x=1.000$ ，其种群结构与 T1 种群存在相似性。期望寿命 e_x 可反映各龄级内个体的平均生存能力^[19-20]。 e_x 值高表明生理活动旺盛，生命力最强，生存质量高。 e_x 值的大小分别为：T3>T4>T1>T2。T1，T2 与 T4 表现出了同样的 q_x 龄级对应现象，明显与 T3 不同。显然这与 3 个种群受到的不同程度强干扰有关。干扰改变了第 II 龄级的环境筛选结构，使 q_x 向后龄级推迟。

表 3 不同样地红椿种群静态生命表

Table 3 Static life table in different *Toona ciliata* populations

样地	x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln(a_x)$	$\ln(l_x)$
T1	I	19	1 000.000	473.684	0.474	763.158	2 763.159	2.763	2.944	6.908
	II	10	526.316	315.790	0.600	368.421	2 000.001	3.800	2.303	6.266
	III	4	210.526	-105.263	-0.500	263.158	1 631.580	7.750	1.386	5.350
	IV	6	315.789	157.894	0.500	236.842	1 368.442	4.333	1.792	5.755
	V	3	157.895	-105.263	-0.667	210.527	1 131.580	7.167	1.099	5.062
	VI	5	263.158	-52.631	-0.200	289.474	921.053	3.500	1.609	5.573
	VII	6	315.789	-157.895	-0.500	394.737	631.579	2.000	1.792	5.755
	VIII	9	473.684	473.684		236.842	236.842	0.500	2.197	6.161
T2	I	14	1 000.000	357.143	0.357	821.429	2 642.858	2.643	2.639	6.908
	II	9	642.857	428.571	0.667	428.571	1 821.429	2.833	2.197	6.466
	III	3	214.286	-214.286	-1.000	321.429	1 392.858	6.500	1.099	5.367
	IV	6	428.571	214.286	0.500	321.429	1 071.429	2.500	1.792	6.060
	V	3	214.286	-142.857	-0.667	285.714	750.000	3.500	1.099	5.367
	VI	5	357.143	214.286	0.600	250.000	464.286	1.300	1.609	5.878
	VII	2	142.857	0.000	0.000	142.857	214.286	1.500	0.693	4.962
	VIII	2	142.857	142.857		71.429	71.429	0.500	0.693	4.962
T3	I	16	1 000.000	750.000	0.750	625.000	3 000.000	3.000	2.773	6.908
	II	4	250.000	-125.000	-0.500	312.500	2 375.000	9.500	1.386	5.521
	III	6	375.000	250.000	0.667	250.000	2 062.500	5.500	1.792	5.927
	IV	2	125.000	-250.000	-2.000	250.000	1 812.500	14.500	0.693	4.828
	V	6	375.000	-62.500	-0.167	406.250	1 562.500	4.167	1.792	5.927
	VI	7	437.500	-125.000	-0.286	500.000	1 156.250	2.643	1.946	6.081
	VII	9	562.500	187.500	0.333	468.750	656.250	1.167	2.197	6.332
	VIII	6	375.000	375.000		187.500	187.500	0.500	1.792	5.927
T4	I	15	1 000.000	400.000	0.400	800.000	2 233.333	2.233	2.708	6.908
	II	9	600.000	333.333	0.556	433.333	1 433.333	2.389	2.197	6.397
	III	4	266.667	133.333	0.500	200.000	1 000.000	3.750	1.386	5.586
	IV	2	133.333	66.667	0.500	100.000	800.000	6.000	0.693	4.893
	V	1	66.667	-66.667	-1.000	100.000	700.000	10.500	0.000	4.200
	VI	2	133.333	-66.667	-0.500	166.667	600.000	4.500	0.693	4.893
	VII	3	200.000	-133.333	-0.667	266.667	433.333	2.167	1.099	5.298
	VIII	5	333.333	333.333		166.667	166.667	0.500	1.609	5.809

按照 DEEVEY 的划分，种群存活曲线一般有 3 种基本类型：I 型是凸型曲线，II 型是直线，III 型是凹型曲线^[21-22]，分别表示不同的动态意义。存活曲线图 2 显示 4 个种群的存活曲线均不符合 Deevey 型曲线特征。红椿天然种群的特殊生理特征，生活环境和不同干扰因子，使得存活数量在不同龄级出现波

动。通过 SPSS 软件用不同的回归方程进行存活曲线的拟合(表 4)。

表 4 表明：T1、T2 和 T3 等 3 个种群的显著性检验表现为极显著，T4 种群为显著。4 个不同种群存活曲线都符合表 4 模型。T3 种群相关系数最小： $R^2>0.852$ ，最小 F 值大于 7.763。因此，三次曲线回归方程比较适合 4 个红椿种群的发展趋势。通过模型的建立，可以预测出不同径级的个体存活数量趋势。4 个存活曲线反应出 T1、T2 和 T4 的曲线特征与 T3 不同。

3.3 空间格局分析

种群在一定的空间内都会呈现出特有的分布格局，它能够反映出种内种间关系、环境适应机制、空间异质性等^[2]。表 5 中，T1 种群无法在 100 m² 取样。在 25 和 50 m² 取样时，对应自由度为 17 和 8；T2、T3 和 T4 种群在 25、50、100 m² 尺度对应自由度分别为 15、7 和 3。由表 5 可见：4 个红椿种群不同取样大小，扩散系数法的 t 检验结果表明：T1 种群在 25 和 50 m² 尺度时为聚集分布；T2 种群在 25、50 和 100 m² 为泊松分布；T3 种群 25 和 50 m² 尺度下为泊松分布，100 m² 尺度时趋近均匀分布；T4 种群在 25、50 和 100 m² 尺度时为聚集分布。聚集程度负二项参数 K 值愈小，聚集程度越高，当 K 值趋于无穷大时(一般为 8 以上)，则逼近泊松分布^[23]。 $K>0$ 时，为聚集分布，T2 和 T3 种群 K 大于 8，为泊松分布。T1 和 T4 种群小于 8，为集群分布。对 F_0 的检验， $F_0\leq F_{0.05}$ 为随机分布， $F_0>F_{0.05}$ 为集聚分布。Morisita 指数 I_δ 结果经 F_0 检验，与扩散系数 t 检验完全一致。

聚集强度 $T4>T1>T2>T3$ 。平均拥挤指数 m^* 表示生物个体在 1 个样方中的平均邻居数，反映了

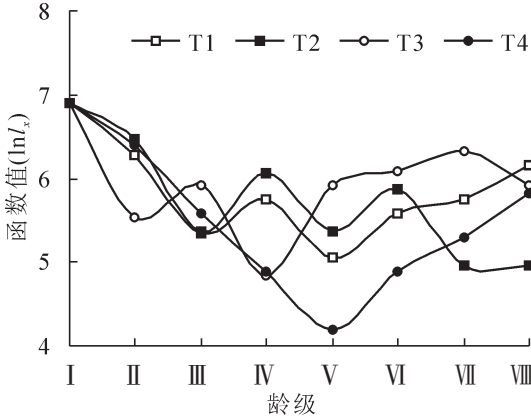


图 2 不同种群红椿种群存活曲线

Figure 2 Survival curves of different *Toona ciliata* populations

表 4 不同红椿种群存活曲线回归方程拟合

Table 4 Cubic curvilinear equation fitting for survival curves of 4 *Toona ciliata* populations

种群	回归方程	相关系数(R^2)	F 值	显著性检验(P)
T1	$y = -0.121S^3 + 2.469S^2 - 14.814S + 31.071$	0.946*	23.401	0.005
T2	$y = -0.136S^3 + 2.162S^2 - 11.297S + 23.286$	0.889*	10.714	0.022
T3	$y = -0.287S^3 + 4.410S^2 - 19.992S + 31.143$	0.852*	7.763	0.039
T4	$y = -0.058S^3 + 1.492S^2 - 10.640S + 24.357$	0.997**	478.079	0.000

说明：S 为大小级，y 为不同大小级的现存个体数的估计值。* $P<0.05$ 差异显著，** $P<0.01$ 差异显著。

表 5 不同取样尺度红椿种群分布格局

Table 5 Distribution pattern of *Toona ciliata* populations in different sample sizes

种群	取样面积/m ²	扩散系数 C	t 值	分布型	负二项参 数 K	Cassie 指 数 C_a	平均拥挤 度 m^*	聚块指数 m^*/m	丛生指数 I	Morisita 指数 I_δ	F_0
T1	25	1.989	2.883	聚集	3.482	0.287	4.433	1.287	0.989	1.276	1.990
	50	2.339	2.677	聚集	5.146	0.194	8.228	1.194	1.339	1.176	1.970
	100										
T2	25	1.333	0.913	泊松	8.264	0.121	3.083	1.121	0.333	1.116	1.333
	50	1.455	0.909	泊松	12.100	0.083	5.955	1.083	0.455	1.170	2.044
	100	1.091	0.816	泊松	121.000	0.008	11.091	1.008	0.091	1.076	2.089
T3	25	1.333	0.913	泊松	10.497	0.095	3.833	1.095	0.333	1.091	1.333
	50	1.389	0.728	泊松	18.053	0.055	7.389	1.055	0.389	1.049	1.385
	100	0.095	-1.108	均匀	-15.474	-0.065	13.095	0.935	-0.905	0.951	0.101
T4	25	2.704	4.667	聚集	1.505	0.665	4.267	1.665	1.704	1.639	2.704
	50	4.094	5.788	聚集	1.656	0.604	8.219	1.604	3.094	1.541	4.091
	100	4.967	4.859	聚集	2.584	0.387	14.217	1.387	3.967	1.298	6.307

样方内生物个体的拥挤程度,数值越大聚集强度越大,表示种群内个体受其他个体的拥挤效应越大^[24]。4 个不同种群的拥挤程度分别表明: $T1 > T4 > T3 > T2$ 。聚集强度与拥挤程度进一步说明了 T1 和 T4 种群的聚集分布特性及 T2 和 T3 种群的泊松分布特性。

4 讨论与结论

红椿幼苗有一定的耐阴性,幼苗到幼树阶段,需要足够的光照条件。强阳性特征,决定了红椿种群必须占据群落上层才能进一步发展。群落上层环境复杂,其他乔木、大型藤本一旦进入群落上层,较差的光照条件必然影响红椿幼树的生长,产生高死亡率,导致种群在第Ⅲ龄级到Ⅴ龄级的数量稀少,种群出现负增长。4 个不同天然种群动态结构分析说明:红椿天然种群基本处于增长型向稳定型过渡阶段。

种群的龄级与存活数量曲线表明:T2 和 T3 种群出现 2 次波动现象,可能与种群的 2 次“自疏”现象有关。波动在幼苗到幼树期间最为明显,此间种内种间竞争激烈。而 T1 和 T4 种群成活曲线显示第Ⅴ级的高死亡率 q_x 和高期望寿命 e_x ,则可能缘于“自疏”和外界干扰的共同作用。

种群空间分布格局是生物群落中各种内外因素相互作用最直接的反应结果。这不仅与物种的生物学特性和种群间的竞争排斥有关,而且与物种的生境(包括土壤、地形、地貌等)有密切的联系^[25]。植物种群分布格局并不是一成不变的,而是随时间变化表现出动态变化的过程^[25]。

恩施天然红椿种群的空间格局主要符合聚集分布和随机分布。这 2 种分布格局表现出与外部干扰有相关效应。4 个种群的人为干扰强度为: $T4 > T1 > T2 > T3$ 。T1 和 T4 为集聚分布,T2 和 T3 为泊松分布。T1 种群位于自然村落旁,种群处于村民住宅和河流之间的狭长落叶阔叶林群落之间,群落结构较完整。虽然人为干扰较小,但种群的发展区域受限,且红椿群落被几条小路分为多段。T4 种群位于七姊妹山保护区的缓冲区,红椿群落一面依山,另一面被开垦的农田隔断,形成沿山凹地段延展的受干扰群落。T2 种群干扰较小,种群处于恢复期。T3 种群人为干扰最小,能代表红椿天然种群的特征。

可以得出结论:红椿天然种群以泊松分布为特征,聚集分布主要来源于人为干扰。另一方面,种群聚集分布或在某一斑块上形成优势有利于增加存活机会、抵抗外来种的侵入和定居,发挥群体效应,从而维持种群的稳定和续存^[25]。根据红椿种群结构和分布格局特性,采用适当人为干扰,采伐成熟林,制造林窗,加强林隙和林窗的幼苗抚育等管理措施,可以促进幼苗向幼树转化和种群更新、生长与保护,提高林木质量,使生态效益最大化。

5 参考文献

- [1] 李博,杨持,林鹏.生态学[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [2] 张育新,马克明,祁建,等.北京东灵山海拔梯度上辽东栎种群结构和空间分布[J].生态学报,2009,29(6): 2789 - 2796.
ZHANG Yuxin, MA Keming, QI Jian, et al. Size structure and spatial pattern of *Quercus liaotungensis* population a-long elevation gradient in Dongling Mountain, Beijing [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(6): 2789 - 2796.
- [3] 胡尔查,王晓江,刘永洪,等.乌拉山自然保护区油松种群结构与分布格局研究[J].林业科学研究,2011,24(3): 363 - 369.
HU ercha, WANG Xiaojang, LIU Yonghong, et al. Population structure and distribution pattern of *Pinus tabulaeformis* in Wulashan Nature Reserve of Inner Mongolia [J]. *For Res*, 2011, 24(3): 363 - 369.
- [4] 周国英,陈桂琛,魏国良,等.青海湖地区芨芨草群落主要种群分布格局研究[J].西北植物学报,2006,26(3): 579 - 584.
ZHOU Guoying, CHEN Guichen, WEI Guoliang, et al. Distribution patterns of major populations in *Achnatherum splendens* communities of Qinghai Lake area [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2006, 26(3): 579 - 584.
- [5] 徐学红,于明坚,胡正华,等.浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态[J].生态学报,2005,25(3): 645 - 653.
XU Xuehong, YU mingjian, HU Zhenghua, et al. The structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* population in Gutian Mountain Natural Reserve in Zhejiang, East China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(3): 645 - 653.
- [6] 吴际友,程勇,王旭军,等.红椿无性系嫩枝扦插繁殖试验[J].湖南林业科技,2011,38(4): 5 - 8.

- WU Jiyou, CHENG Yong, WANG Xujun, *et al.* Softwood cutting propagation of *Toona ciliata* clones [J]. *J Hunan For Sci Technol*, 2011, **38**(4): 5 – 8.
- [7] 汪洋, 冉勇军, 冷艳芝, 等. 红椿和毛红椿遗传与生理生态相关研究[J]. 安徽农业科学, 2014, **42**(20): 6910 – 6912.
- WANG Yang, RAN Yongjun, LENG Yanzhi, *et al.* Research progress of rare commercial tree species *Toona ciliata* Roem [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2014, **42**(20): 6910 – 6912.
- [8] 陈绍林, 张志华, 廖于实, 等. 星斗山自然保护区秃杉原生种群生境现状及保护对策[J]. 安徽农业科学, 2008, **36**(11): 4624 – 4625.
- CHEN Shaolin, ZHANG Zhihua, LIAO Yushi, *et al.* Current status and protection countermeasures of *Taiwania flousiana* Gaussen habitat in Xingdoushan Nature Reserve [J]. *J Anhui Agric Sci*, 2008, **36**(11): 4624 – 4625.
- [9] 刘毅, 孙云逸, 陈世明, 等. 湖北星斗山国家级自然保护区生物多样性分析与保护[J]. 湖北林业科技, 2007(6): 42 – 45.
- LIU Yi, SUN yunyi, CHEN Shiming, *et al.* Analysis and protection on biological diversity in Xingdoushan State-class Reserve of Hubei [J]. *J Hubei For Sci Technol*, 2007(6): 42 – 45.
- [10] 方元平, 刘胜祥, 汪正祥, 等. 七姊妹山自然保护区野生保护植物优先保护定量研究[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(2): 348 – 355.
- FANG Yuanping, LIU Shengxiang, WANG Zhengxiang, *et al.* Quantitative assessment of priority for conservation of the national protected plants in Qizimeishan Mountain Nature Preserve [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2007, **27**(2): 0348 – 0355.
- [11] 龙汉利, 冯毅, 向青, 等. 四川盆周山地红椿生长特性研究[J]. 四川林业科技, 2011, **32**(3): 37 – 41.
- LONG Hanli, FENG Yi, XIANG Qing, *et al.* Study of the growth characteristics of *Toona ciliata* trees in mountainous areas around the Sichuan Basin [J]. *J Sichuan For Sci Technol*, 2011, **32**(3): 37 – 41.
- [12] 戴其生, 张梅林, 徐玉伟, 等. 红楝子人工造林试验初报[J]. 安徽林业科技, 1997, **34**(1): 33 – 34.
- DAI Qisheng, ZHANG Meilin, XU Yuwei, *et al.* Plantation test of *Toona ciliata* Roem [J]. *J Anhui For Sci Technol*, 1997, **34**(1): 33 – 34.
- [13] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 8 – 26.
- [14] 吕海英, 王孝安, 李进, 等. 珍稀植物银砂槐中国分布区的种群结构与动态分析[J]. 西北植物学报, 2014, **34**(1): 177 – 183.
- LÜ Haiying, WANG Xiao'an, LI Jin, *et al.* Structure and dynamics of China rare plant *Ammodendron bifolium* (Pall.) Yakol natural population [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2014, **34**(1): 177 – 183.
- [15] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 1998, **18**(2): 214 – 217.
- CHEN Xiaode. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, **18**(2): 214 – 217.
- [16] LEAK W B. Age distribution in virgin red spruce and northern hard woods [J]. *Ecology*, 1975, **56**(6): 1451 – 1454.
- [17] 洪伟, 王新功, 吴承祯, 等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析[J]. 应用生态学报, 2004, **15**(6): 1109 – 1112.
- HONG Wei, WANG Xingong, WU Chengzhen, *et al.* Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, **15**(6): 1109 – 1112.
- [18] 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.
- LAN Guoyu, LEI Ruide. Brief introduction of spatial methods to distribution patterns of population [J]. *J Northwest For Coll*, 2003, **18**(2): 17 – 21.
- [19] 刘任涛, 毕润成, 闫桂琴, 等. 山西稀有濒危植物山核桃种群动态与谱分析[J]. 武汉植物学研究, 2007, **25**(3): 255 – 260.
- LIU Rentao, BI Runcheng, YAN Guiqin, *et al.* Population dynamics and spectral analysis of rare-endangered plant *Juglans mandshurica* in Shanxi Province [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2007, **25**(3): 255 – 260.
- [20] 申仕康, 马海英, 王跃华, 等. 濒危植物猪血木(*Euryodendron excelsum* H.T. Chang)自然种群结构及动态[J]. 生态学报, 2008, **28**(5): 2404 – 2412.
- SHEN Shikang, MA Haiying, WANG Yuehua, *et al.* The structure and dynamics of natural population of the endan-

- gered plant *Euryodendron excebum* H. T. Chang [J]. *Acta Ecol Sin*, 2008, **28**(5): 2404 – 2412.
- [21] 万志兵, 程国源, 丁强强, 等. 绩溪光皮桦次生林的种群动态[J]. 东北林业大学学报, 2014, **42**(1): 27 – 30.
WAN Zhibing, CHENG Guoyuan, DING Qiangqiang, *et al.* Population structure dynamics of *Betula luminifera* secondary forest in Jixi County of Anhui Province, China [J]. *J Northeast For Univ*, 2014, **42**(1): 27 – 30.
- [22] 赵志刚, 郭俊杰, 曾杰, 等. 广西大明山格木种群的空间分布格局与数量动态特征[J]. 林业科学, 2014, **50**(10): 1 – 7.
ZHAO Zhigang, GUO Junjie, ZENG Jie, *et al.* Spatial patterns and quantitative dynamics of *Erythrophleum fordii* populations at Damingshan Mountain, Guangxi [J]. *Sci Silv Sin*, 2014, **50**(10): 1 – 7.
- [23] 徐坤, 谢应忠, 李世忠. 宁南黄土丘陵区退化草地群落主要植物种群空间分布格局对比研究[J]. 西北农业学报, 2006, **15**(5): 123 – 127.
XU Kun, XIE Yingzhong, LI Shizhong. A community on spatial patterns of prime plant population of degenerative steppe in loess hilly region of Northern Ningxia [J]. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*, 2006, **15**(5): 123 – 127.
- [24] 王新功, 洪伟, 吴承祯, 等. 武夷山米槠林群落优势种群空间格局的研究[J]. 河南农业大学学报, 2003, **37**(1): 44 – 48.
WANG Xingong, HONG Wei, WU Chengzhen, *et al.* Study on the distribution pattern of dominant population *Castanopsis carlessii* forest in Wuyishan Mountains [J]. *J Henan Agric Univ*, 2003, **37**(1): 44 – 48.
- [25] 韩路, 王海珍, 彭杰, 等. 塔里木河上游天然胡杨林种群空间分布格局与动态研究[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(8): 1668 – 1673.
HAN Lu, WANG Haizhen, PENG Jie, *et al.* Spatial distribution patterns and dynamics of major population in *Populus euphratica* forest in upper reaches of Tarim River [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2007, **27**(8): 1668 – 1673.