

重庆喀斯特地区不同干扰生境中山麻杆种群的结构与格局

曾嘉庆 祝佳杏 王 微 陶建平*

(三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘 要 为了明确喀斯特地区人为干扰对山麻杆(*Alchornea davidii*)种群的影响, 阐明山麻杆种群特征随着干扰强度变化的规律, 采用样方调查法对喀斯特 4 种不同干扰强度生境(轻度、中度、重度及严重)中的山麻杆种群进行调查, 分析其在不同干扰强度下的种群结构、动态及分布格局的差异。结果表明: (1) 在中度、重度及严重干扰强度下山麻杆种群年龄结构为正金字塔型, 种群增长明显, 随着干扰程度的减弱, 种群趋于稳定。(2) 种群存活曲线在轻度和中度干扰下趋向于 Deevey II 型, 种群稳定; 在重度和严重干扰下更趋向于 Deevey III 型, 种群增长性强。(3) 轻度和中度干扰下的种群具有较高的存活率和生命期望, 存活函数曲线和积累死亡率曲线波动较小, 种群稳定。在严重干扰下, 环境筛选强度大, 幼苗进入中龄个体较少, 老龄植株危险率高于低干扰等级种群。(4) 不同种群动态量化指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 值均为正值, 且 V_{pi} 和 V'_{pi} 的值均随干扰等级的加重而明显增加, 表明高干扰强度下的种群增长性更强。(5) 不同干扰等级下的 4 个山麻杆种群在 5 种取样尺度上的分布格局均为聚集分布, 轻度和中度干扰下聚块性指数高于重度和严重干扰下种群, 表明高强度干扰下种群扩张性更强。因此, 该种群适宜应用于喀斯特地区严重干扰过后的初期植被恢复中, 有利于在短时间内迅速提高生境的植被覆盖。

关键词 年龄结构; 静态生命表; 生存分析; 动态量化; 点格局分析

Population structure and spatial pattern of *Alchornea davidii* in different disturbed Karst habitats in Chongqing. ZENG Jia-qing, ZHU Jia-xing, WANG Wei, TAO Jian-ping* (Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources of Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China).

Abstract: *Alchornea davidii* is an adaptive species, playing important roles in water and soil conservation in Karst areas. To analyze the differences of population structures, dynamics and spatial patterns of *A. davidii*, and further to provide guidance for its better use in vegetation restoration, a comparative study was carried out under four different disturbed (mild, moderate, strong and severe) Karst environments in Chongqing. The results showed that: (1) the population age structure presented an upward pyramid type and the population size kept growing under moderate, strong and severe disturbances. (2) Population survival curve followed a stable Deevey II curve under mild and moderate disturbances, but a Deevey III curve with a strong population increase under strong and severe disturbances. (3) Populations under mild and moderate disturbances had higher survival rate and life expectancy, and their survival rate and cumulative mortality rate had smaller fluctuation than those under strong and severe disturbances. The populations under severe disturbance suffered a severe environmental screening from the first age class to the second age class. (4) The values of dynamic quantitative index V_{pi} and V'_{pi} increased with disturbance inten-

sity, indicating that the populations had higher growing ability in highly disturbed environment. (5) All populations under different disturbances showed an obvious clumped distribution at five different plot sizes, and the patchiness index of populations in highly disturbed environments was lower than that in lowly disturbed environments, which suggested that the former populations were more expanding. Therefore, *A. davidii* is suitable for early stage vegetation restoration in Karst areas.

Key words: age structure; static life table; survival analysis; dynamic index; point pattern analysis.

干扰作为一种生态学过程,直接影响着生态系统的演变过程(陈利顶等,2000)。人为干扰破坏了生态系统的稳定性,使生态系统处于一种过渡状态。高强度、大面积和长时间的干扰往往造成生态系统严重退化(江洪等,2003)。种群结构与动态的研究,可以反映种群在特定条件下存活与繁殖的可能性,可以重建种群过去的干扰历史,预测其发展趋势(Lorimer,1980)。分析种群的分布格局有助于认识种群的生态过程(Greig,1984),在一定程度上也可以反映种群与环境间的相互关系及种群在群落中的作用与地位(李俊清,2010)。

喀斯特环境是一种脆弱的生态环境(李阳兵等,2002),喀斯特地区地形地貌特殊、高温多雨但分布不均、碳酸盐岩溶蚀性强、土壤瘠薄、持水性能差,生态系统的稳定性和抗干扰能力低(曾馥平等,2007)。20世纪40年代至80年代中期,喀斯特地区人口飞速增长,人类通过砍伐、采樵、垦殖等方式对资源进行掠夺性的开发利用,人地矛盾激化,导致森林生态系统严重退化和生物多样性的严重丧失(王荣等,2010),人为干扰是导致退化的主要原因(魏亚伟等,2011)。植物对干扰的适应是多方面的,不同植物适应干扰的能力不同(刘志民等,2002)。由于特殊的生态背景,在喀斯特地区形成了具有嗜钙性、耐旱性和石生性等特点的植物组成,人为干扰过后,一些适生岩溶植物凭借其较强的适应性得以迅速恢复、发展种群,这对喀斯特地区石漠化治理与植被恢复有着重要的意义。

山麻杆(*Alchornea davidii*)为大戟科山麻杆属落叶丛生灌木,喜光照,对土壤要求不严,耐干旱耐瘠薄,萌蘖性强,根系发达,是较好的水土保持树种,兼具园林和药用价值,石灰岩地区分布广泛。在重庆喀斯特地区,山麻杆多为人为干扰迹地自然恢复群落的常见物种,在一些严重干扰的生境中,甚至成为先锋群落的优势种或建群种。一些研究表明,干扰或极度胁迫环境会促进许多木本植物的萌蘖,如杨

树等(Xu *et al.*,2012)。那么,山麻杆可能通过萌蘖进行种群的快速更新和生长,来适应干扰或胁迫环境。目前这一现象并未引起人们的重视。因此,我们在喀斯特生境中不同干扰强度下探讨木本植物的种群结构和格局的响应,对在植物生存环境极其恶劣的喀斯特生境中进行植物种群的生态恢复有重要价值。本研究以重庆市中梁山次生演替阶段山麻杆种群为对象,分析其在不同人为干扰强度下种群结构、动态及分布格局的差异与规律,寻找干扰强度与种群结构和分布格局变化之间的关系;探究干扰及其强度变化引起种群结构、动态以及分布格局变化产生的原因。我们假设:在高干扰强度下,山麻杆种群增长迅速,具有较强的扩张能力,随着干扰强度减弱,种群趋于稳定,因而可以作为干扰迹地先锋群落中的优势种,用于迹地的恢复与更新。实验选取了喀斯特生境4种干扰强度下的山麻杆种群,通过分析种群统计特征的差异来进行验证。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于歌乐山中段(29°39' N—30°03' N, 106°18' E—106°56' E),属亚热带湿润季风气候区,常年平均气温16.8℃,年降水量为1000~1300 mm。为典型的喀斯特地貌,属低山丘陵,以石灰岩山地为主。土壤为石灰岩发育的山地黄壤和山地黄棕壤。20世纪中期以前,生态演替为较好的亚热带森林。1960年前后,人为因素造成大量森林砍伐殆尽,1996年成立以石漠化治理为主的公园后又不断地对园区内原有植被景观进行规划与干扰,成为亟需进行生态恢复的喀斯特低山地区。山麻杆在园区内分布广泛,且多分布于人为干扰破坏过后的喀斯特生境中,为次生演替初期群落的优势种。主要伴生物种有火棘(*Pyracantha fortuneana*)、南天竹(*Nandina domestica*)、算盘子(*Glochidion puberum*)、铁仔(*Myrsine africana*)、光枝勾儿茶(*Berchemia polyphyl-*

la)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、金樱子(*Rosa laevigata*)、异叶鼠李(*Rhamnus heterophylla*)、红泡刺藤(*Rubus niveus*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及干扰等级划分 在研究区设置不同干扰强度的样地4块,依据林分距离道路的远近(毛志宏等,2006;Zhu *et al.*,2006;吴甘霖等,2013)以及人为干预、治理、开发的年限(陈芙蓉等,2013),将干扰程度由低到高划分为Ⅰ级、Ⅱ级、Ⅲ级、Ⅳ级干扰4个水平(表1),为了便于表述,用轻度、中度、重度、严重表示4个干扰等级。在不同干扰程度样地中分别选取山麻杆萌蘖种群,依次计为Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ种群。

1.2.2 调查方法 在不同干扰强度的每块样地设置2个20 m×20 m的样方,调查总面积为3200 m²。记录样方中灌木的个体数、盖度、基径、高度和冠幅,对山麻杆进行每木检尺,记录其个体数、高度、冠幅、基径指标。并准确定位每一株山麻杆在以样方边界为坐标轴的相对坐标位置(*x*,*y*)。

1.2.3 种群结构和龄级的划分 山麻杆是灌木,难以直接获取龄级。喀斯特地区生境异质性强,不同生境下相同年龄的山麻杆植株径级差别大,不能很好反映植株年龄。随着植物生长发育,植株的个体在不断增大,植株体积是反映其形体大小的重要指标,许多学者研究灌木种群的结构和动态时常采用大小结构分析方法(杨洪晓等,2006;王国严等,2010;陈育等,2014)。在异质性较强的生境条件下,采用综合株高和冠幅指标的植株体积结构来代替年龄结构。植株体积的计算使用了长短两个冠幅和地

上部分高度三者的乘积(杨洪晓等,2006),依据植株体积的立方根(*d*)将山麻杆划分为5个大小等级。并以大小级代替反映山麻杆年龄等级:龄级1,*d*≤40 cm;为幼龄阶段;龄级2,40 cm<*d*≤60 cm;龄级3,60 cm<*d*≤80 cm,为中龄阶段;龄级4,80 cm<*d*≤100 cm;龄级5,*d*>100 cm,为老龄阶段。同时以龄级作为横轴,各龄级山麻杆植株数作为纵轴,分别可得不同干扰强度下种群的年龄结构图。

1.2.4 静态生命表的编制和种群的生存分析 参考魏新增等(2008)的方法,在对山麻杆龄级划分的基础上,分别编制了4个不同干扰强度下山麻杆种群的静态生命表。在生命表的编制过程中,由于所研究的山麻杆种群为自然种群,调查所得数据中出现了死亡率为负值的情况,不能满足编制生命表的前提条件。因此采用匀滑处理技术(江洪,1992),匀滑技术是基于特定时间生命表年龄组合是稳定的,各年龄比例不变的假设,利用初始估计,结合经验修正初始估计值的数学方法(李艳丽等,2014)。这一方法在种群生态学中得到广泛应用(吴承祯等,2000;李玲等,2011;张悦等,2015)。并以龄级为横坐标,以标准化存活量为纵坐标,绘制4个种群的存活曲线。同时,采用Hett等(1976)的方法,分别用指数方程和幂函数方程来描述存活曲线,检验不同干扰强度下的4个种群存活曲线符合的类型。

为了更好地分析不同干扰强度下山麻杆种群的结构形式,阐明其生存规律。引入生存分析的4个函数,即生存率函数*S(t)*、积累死亡率函数*F(t)*、死亡密度函数*f(t)*、危险率函数*λ(t)*,参考吴承祯等(2002),张悦等(2015)等的方法,根据上述4个生存函数的估算值,以龄级为横坐标,函数值为纵坐标,绘制不同种群的生存率曲线、积累死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。文中制图使用Origin 8.6完成。

1.2.5 种群动态数量化方法 种群动态指数以下列公式进行计算(陈晓德,1998):

种群龄级间动态指数(*V_n*)为:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$$

(1)

式中:*S_n*、*S_{n+1}*分别为第*n*和*n+1*级种群个体数。

种群年龄结构的数量动态变化指数(*V'_{pi}*)为:

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)$$

(2)

表 1 不同干扰等级
Table 1 Different disturbance levels

干扰等级	基本情况
Ⅰ级干扰(轻度)	1960年砍伐殆尽后自然演替的次生植被,远离(>50 m)道路,没有进行人为开发,干扰程度最低
Ⅱ级干扰(中度)	1960年砍伐殆尽后自然演替的次生植被,50 m范围内有二级道路,没有进行人为开发,干扰程度中等
Ⅲ级干扰(重度)	1960年砍伐殆尽后,于2010年开辟道路,位于(<10 m内)一级道路旁,干扰程度严重
Ⅳ级干扰(严重)	1960年砍伐殆尽后,于2011年重新开辟成公益园林进行植树活动,再次砍伐后自然演替的次生植被,紧邻(<10 m)一级道路,干扰程度最为严重

一级道路是指由石、土铺设的道路,可走小型机动车;二级道路是指连接于一级道路、由行人行走而形成的狭窄土路,一般不走车辆(毛志宏等,2006)。

式中: k 为种群龄级数量。
考虑种群龄级数量(k) 及种群龄级个体数(S_n) 因素的种群结构动态指数(V'_{pi}) 为:

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{K_{\min}(S_1, S_2, S_3 \cdots, S_k) \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (3)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k_{\min}(S_1, S_2, S_3 \cdots, S_k)} \quad (4)$$

式中, V_n 、 V_{pi} 和 V'_{pi} 分别反映种群个体增长、衰退和稳定的动态关系(解婷婷,2014)。

1.2.6 种群的空间分布格局 以样地内山麻杆个体定位数据为依据,应用相邻格子法,分 2.5 m×2.5 m、2.5 m×5 m、5 m×5 m、5 m×10 m、10 m×10 m 的样方格子分别统计植株个体数,采用方差/均值比的 t 检验方法判定格局类型(张金屯,2011),并用 Morisita 指数的 F 检验进行验证(王峥嵘,1998;张金屯,2011),聚集强度指标采用 Lloyd 平均拥挤度和聚块性指数(赖江山等,2006;魏新增等,2008)。在 5 种取样尺度下对不同干扰强度下山麻杆种群进行格局分析,避免单一尺度取样的缺陷。

2 结果与分析

2.1 不同干扰强度下山麻杆种群的年龄结构

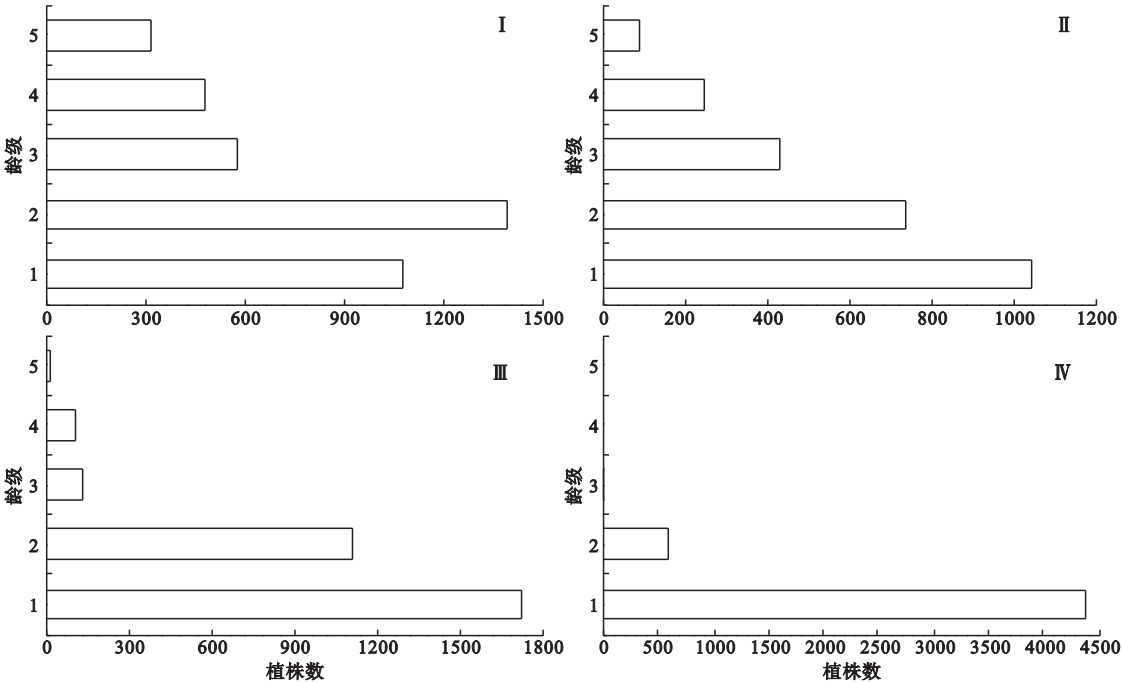


图 1 不同干扰强度下山麻杆种群年龄结构
Fig.1 Population age structures of *Alchornea davidii* under different disturbance intensities

轻度干扰下的种群年龄结构完整,呈现典型的基部、顶部较窄中部宽的纺锤形椎体,为稳定型种群,但幼龄数量低于中、老龄数量,呈现出衰退趋势;随着干扰程度的加剧,中度干扰下的种群 II,其年龄结构呈现为典型正金字塔型,幼龄 1 级所占比例为 41%,与 I 种群相比,其幼苗储备更为丰富,为增长型种群。重度干扰下的种群 III 年龄结构也表现为典型正金字塔型,幼苗储备丰富,种群增长性明显。严重干扰下的种群 IV,种群密度大,幼龄比例高达 88%,老龄植株缺失,种群年龄结构不完整,更新能力强,种群将会迅速增长(图 1)。严重干扰 IV 虽然降低了种群高龄级数量,但相对于其他干扰强度,增加了 1 龄级数量及种群总数量(>5000 株)。

2.2 不同干扰强度下山麻杆种群的静态生命表和存活曲线

不同强度干扰对种群波动的影响显著,种群的死亡率 q_x 随着干扰加重,呈现出上升趋势。同时,随着干扰加重,山麻杆种群各龄级的生命期望都呈现出下降趋势。各干扰强度下山麻杆种群的生命期望排序为: I > II > III > IV。干扰显著降低了山麻杆种群的生命期望(表 2)。

结合图 2 结果,并经模型拟合检验不同干扰强度下种群的存活曲线,可以得到在轻度和中度干扰下,山麻杆种群存活曲线更趋向于 Deevey II 型,种

表 2 不同干扰强度下山麻杆种群静态生命表
Table 2 Static life table of *Alchornea davidii* population under different disturbance intensities

干扰等级	龄级	A_x	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln l_x$	K_x
I	1	1081	1424	1000	289	0.29	886	2107	2.11	6.91	0.34
	2	1390	1013	711	309	0.44	557	1221	1.69	6.57	0.57
	3	570	603	402	66	0.16	369	664	1.60	6.00	0.18
	4	479	479	336	82	0.24	295	295	0.88	5.82	0.28
	5	361	361	254	—	—	—	—	—	5.54	—
II	1	1041	1041	1000	296	0.30	852	1901	1.90	6.91	0.35
	2	733	733	704	289	0.41	560	1049	1.49	6.56	0.53
	3	432	432	415	178	0.43	326	489	1.18	6.03	0.56
	4	247	247	237	149	0.63	163	163	0.69	5.47	0.99
	5	92	92	88	—	—	—	—	—	4.48	—
III	1	1720	1720	1000	358	0.36	821	1280	1.28	6.91	0.44
	2	1105	1105	642	567	0.88	359	459	0.71	6.47	2.15
	3	129	129	75	13	0.18	68	100	1.34	4.32	0.20
	4	106	106	62	59	0.96	32	32	0.52	4.12	3.28
	5	4	4	2	—	—	—	—	—	0.84	—
IV	1	4383	4383	1000	866	0.87	567	636	0.64	6.91	2.01
	2	589	589	134	133	0.99	68	69	0.51	6.80	4.77
	3	5	5	1	1	1.00	1	1	1.00	6.68	—
	4	0	0	0	0	—	—	0	—	—	—
	5	0	0	0	—	—	—	—	—	—	—

A_x : 在 x 龄级的实际存活数; a_x : 匀滑后的存活数; l_x : 龄级开始时标准化存活数(以 1000 为基数), $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x : 标准化死亡数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x : 死亡率, $q_x = d_x/l_x$; L_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间平均存活的个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x : 从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数, $T_x = \sum L_x$; e_x : 进入 x 龄级个体的生命期望, $e_x = T_x/l_x$; K_x : 消失率, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

群均相对稳定,各年龄死亡率相差不大。重度和严重干扰下两个种群存活曲线更趋向于 Deevey III型,幼年阶段死亡率稍高,种群增长。这与种群年龄结构反映的情形基本一致,在强烈干扰下山麻杆种群更新能力强,种群迅速增长。随着干扰程度的减弱,种群逐渐趋于稳定。

2.3 不同干扰强度下山麻杆种群的生存分析

山麻杆种群的生存率函数和积累死亡率函数随着龄级的增加分别呈现出逐级下降和上升的趋势。在较低的干扰强度下(轻度、中度),生存率函数曲

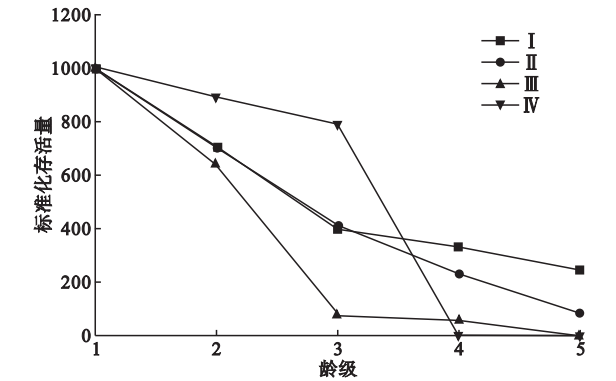


图 2 不同干扰强度下山麻杆种群的存活曲线
Fig.2 Standard survival curves of *Alchornea davidii* populations under different disturbance intensities

线和积累死亡率函数曲线随龄级变化趋势平缓,随着干扰加重,重度、严重干扰下种群两函数曲线出现了较大的波动,在第 2 龄级曲线出现了最大的斜率(图 3),此时环境筛选强度大,种群幼苗转化成幼树较少。同时,种群生存率函数和积累死亡率函数值随着干扰强度的增加分别呈现出下降和上升趋势,即干扰降低了种群的生存率并提高了种群的积累死亡率;从危险率函数曲线可以看出,在轻度、中度干扰强度下的两个种群,危险率函数随龄级增长略有增长但变化平稳,各龄级稳定。随着干扰等级增加,危险率函数曲线上升趋势更加明显,重度和严重干扰下的两个种群第 2 龄级均出现了较大的斜率(图 3),老龄植株危险率高于低干扰等级种群,这与种群在强干扰等级下多以幼龄、中龄植株为主,老龄严重缺失的情形相互印证;同时,各干扰等级种群的死亡密度函数曲线变化平稳且相差不大。

2.4 不同干扰强度下山麻杆种群年龄结构的动态变化指数

轻度干扰下, I 种群年龄结构动态指数在幼龄期为负值,说明该种群幼龄级个体数量少于中龄级,种群在幼龄阶段更新较差,个体数量衰减现象明显。各干扰强度下的 4 个种群整体年龄结构动态指数

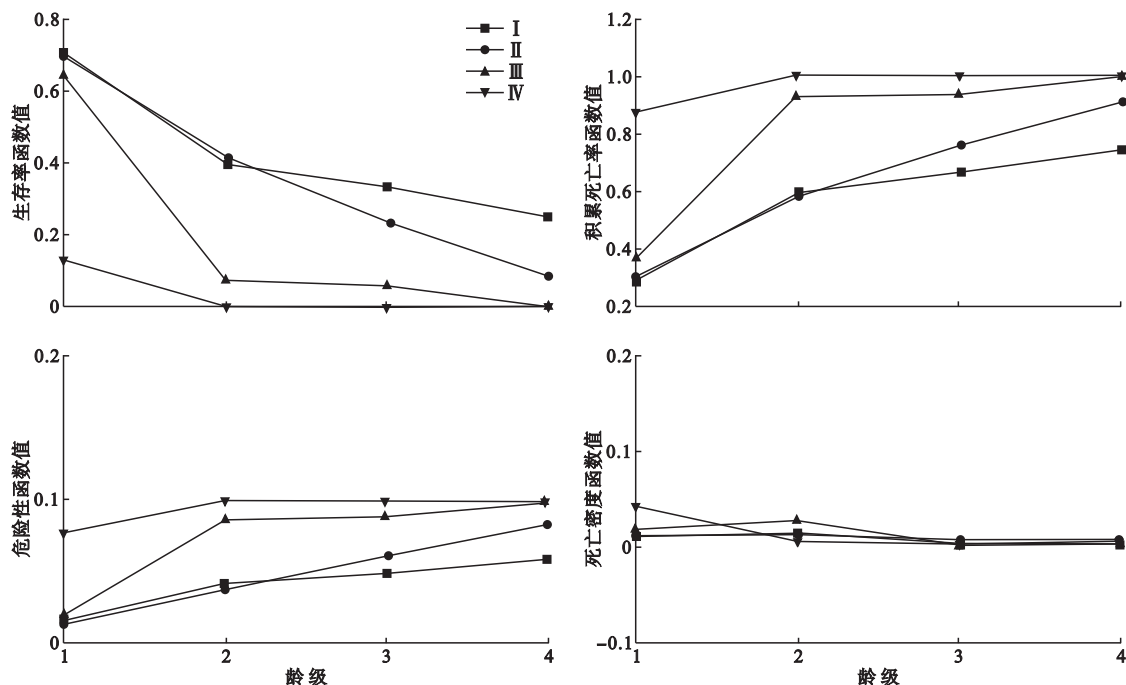


图 3 不同干扰等级下山麻杆种群的 4 个生存函数值
Fig.3 Four survival function curves of *Alchornea davidii* populations under different disturbance intensities

V_{pi} 值均为正值,表明山麻杆种群整体呈增长趋势。且 V_{pi} 大小排序为: $I < II < III < IV$, 考虑干扰因素的种群动态指数 V'_{pi} 排序为 $I < II < III < IV$, V_{pi} 和 V'_{pi} 的值均随干扰加重而明显增加。表明在强干扰程度下山麻杆种群个体数量增长明显而强烈,随着干扰程度的降低,种群个体数量增长程度减弱,趋于稳定。

2.5 不同干扰强度下山麻杆种群分布的格局分析
不同干扰等级下的 4 个山麻杆种群在各个取样尺度上均为聚集分布(表 4),且经方差均值比的 t 检验和 Morisita 指数的 F 检验,反映聚集显著度较高($P < 0.05$, $P < 0.001$)。聚块性指数随取样尺度增大而减小,说明种群聚集强度均随尺度的增加而降低。低干扰强度下的 I、II 种群聚块性指数大于高

干扰强度下的 III、IV 种群(表 4),说明高干扰下种群聚集强度小于低干扰强度下的种群,种群扩张性更强。

3 讨论

3.1 干扰对山麻杆种群结构与动态的影响
植物种群结构是种群发育过程中个体实现其增长机会的一种表达,也是对立地条件优劣及植物适应性的反映(Zhang *et al.*, 2007)。本研究发现,不同干扰强度下山麻杆种群形成了各自的年龄结构类型:高干扰强度下年龄结构为正金字塔型,种群呈现增长型;随着干扰程度的减弱,种群出现衰退态势,这与研究假设相符。在山麻杆的年龄结构中,幼苗数量随着干扰加重而增加,这是其形成不同年龄结构的主要原因。山麻杆是兼有有性繁殖和无性繁殖的树种,在受到外界干扰时,可以通过萌生更新抵抗干扰,强烈干扰后较短时间内会形成大量萌生幼苗(>4000 株),促进低龄级更新,保留并发展种群;在较低的干扰程度下,生境中物种丰富度高,植物对资源的竞争大,林下山麻杆幼苗处于劣势,因而数量较少,种群更新能力弱,呈衰退趋势。

干扰(砍伐、筑路、人类活动及干扰年限等)不仅改变了山麻杆的年龄结构,对种群的存活曲线和发展过程也有显著的影响。山麻杆种群存活曲线在

表 3 不同干扰强度下山麻杆种群动态指数				
Table 3 Dynamic index of population age structure of <i>Alchornea davidii</i> population under different disturbance intensities				
种群动态指数	动态指数数值			
	I	II	III	IV
V_1	-22	30	36	87
V_2	59	41	88	99
V_3	16	43	18	100
V_4	25	63	96	-
V_{pi}	22	39	56	88
V'_{pi}	0.047	0.157	0.529	17.61

表 4 不同干扰等级下山麻杆种群的空间分布格局
Table 4 Spatial distribution index values of *Alchornea davidii* populations under different disturbance intensities

干扰等级	样方面积 (m ²)	方差/均值		平均拥挤度 <i>m</i> [*]	聚块性指数 <i>m</i> [*] / <i>m</i>	Morisita 指数		格局
		<i>V</i>	<i>t</i>			<i>I</i> _δ	<i>F</i>	
I	2.5×2.5	8.11	62.24 * * *	35.16	1.29	1.28	8.81 *	C
	2.5×5	14.49	75.68 * * *	68.17	1.25	1.24	14.48 *	C
	5×5	19.12	71.33 * * *	127.49	1.17	1.15	18.22 *	C
	5×10	17.38	44.85 * * *	235.13	1.07	1.07	17.38 *	C
	10×10	18.02	31.85 * * *	454.52	1.04	1.03	18.02 *	C
II	2.5×2.5	10.33	74.34 * * *	29.20	1.47	1.46	9.24 *	C
	2.5×5	16.88	89.10 * * *	55.63	1.40	1.39	16.88 *	C
	5×5	26.63	100.79 * * *	105.13	1.32	1.31	26.63 *	C
	5×10	15.48	39.66 * * *	173.48	1.09	1.08	15.48 *	C
	10×10	10.74	18.22 * * *	327.74	1.03	1.02	10.74 *	C
III	2.5×2.5	7.60	52.51 * * *	29.45	1.28	1.45	13.62 *	C
	2.5×5	11.93	61.29 * * *	56.63	1.24	1.23	11.92 *	C
	5×5	17.55	65.16 * * *	107.96	1.18	1.18	17.55 *	C
	5×10	28.73	75.94 * * *	210.54	1.15	1.14	28.73 *	C
	10×10	7.55	12.25 * * *	372.18	1.02	1.03	10.74 *	C
IV	2.5×2.5	8.16	57.06 * * *	44.44	1.19	1.19	8.16 *	C
	2.5×5	13.17	68.29 * * *	86.73	1.16	1.16	13.17 *	C
	5×5	18.64	69.45 * * *	166.76	1.12	1.11	18.64 *	C
	5×10	31.80	84.35 * * *	329.05	1.10	1.09	31.80 *	C
	10×10	29.12	52.59 * * *	624.61	1.02	1.04	29.16 *	C

C: 聚集分布, * *P*<0.05, * * * *P*<0.001。

低干扰强度下更趋向于 Deevey II 型,种群稳定,而在强烈的干扰下,存活曲线更向于 Deevey III 型,种群增长能力强;然而也有研究发现,在持续受到砍柴、放牧等强烈干扰的群落中栓皮栎种群更新能力弱,幼苗数量少且以萌生起源为主,但在受人为干扰少、发育较好的群落中,栓皮栎种群呈现持续发展态势、幼苗数量多并以实生起源占优势(张文辉, 2008)。这说明不同物种对干扰适应能力不同,山麻杆作为喀斯特地区适生物种,能够较好地适应特殊生境,在受到干扰时,能够凭借其兼具萌生和实生这种“双重更新”策略保留下来,并可能成为干扰迹地先锋群落中的优势种。此外,干扰显著降低了山麻杆种群的生命期望并提高了种群的死亡率。这可能是因为山麻杆虽然能够形成大量萌生幼苗,但其生存能力受干扰的影响处于较低水平,且萌生幼苗间种内竞争大,抑制了幼苗向幼树的转化(黄玉清等, 2000; 周建云, 2012)。而随着干扰的减弱与种群的发展,种群死亡率降低,生命期望提高,种群逐步稳定。

3.2 干扰对山麻杆种群分布格局的影响

植物种群空间分布格局是植物自身的生物学特性(种子扩散机制、植物繁殖特性、种内种间竞争等)与环境因素(地形、土壤、水分、光照等)共同作用的结果(樊登星等, 2016)。在生物与环境因素的

共同作用下各干扰强度下山麻杆种群 5 种取样尺度上均呈现聚集分布。山麻杆果实为蒴果近球形,直径 1.0~1.2 cm,百粒重 45 g 左右,种子随果实掉落决定了其传播方式为重力传播,因而多散布于母树周围。且山麻杆萌蘖性强,在受到干扰时多以萌生方式进行繁殖,这些生物学特性使其在空间上易形成聚集分布;加之喀斯特生境异质性强、岩石裸露度高,极易形成更多的微生境或者隔离(宋同清等, 2010; 张忠华等, 2015),生物和环境原因综合导致山麻杆聚集分布特征的形成。

研究发现,高干扰下种群聚集强度小于低干扰强度下的种群,种群扩张性更强,这也验证了研究的假设。遭受严重的干扰过后,山麻杆因其较强的萌生能力而得以保留,而一些萌生能力较弱的植物则有可能灭绝(Bond *et al.*, 2001)。干扰后群落中物种丰富度低、个体密度下降,山麻杆能够凭借充分的阳光、充足的养分和自身特性,占据优势,扩展并增长种群。随着干扰程度的降低,种群中成熟个体增多,群落中物种丰富度增加,种内和种间竞争加剧(毛志宏等, 2006; 郝建峰等, 2014),种群聚集强度更高,扩张性减弱。

3.3 山麻杆在喀斯特地区植被恢复中的应用

喀斯特地区生态环境脆弱,生态系统稳定性和

抗干扰性差,遭到人为干扰破坏后,植被恢复十分困难。适生岩溶植物能够凭借其较强的适应性和独特的种群行为得以保留,并迅速恢复。

山麻杆具有喜光、耐旱、耐瘠薄、萌蘖性强、根系发达等生物学特性,实验结果验证了研究假设:喀斯特生境中的山麻杆能够凭借其实生性和萌生性的繁殖策略适应特殊生境,在严重的干扰情况下,可以在短时间内通过产生大量萌生幼苗响应干扰、提高种群更新能力并迅速发展种群。因而适应将其应用在喀斯特干扰迹地植被恢复中,在严重干扰后的生境中应当适度播种,可以较快地提高植被覆盖;在种群分布格局上,山麻杆种群采取聚集分布的策略适应特殊生境,干扰后能够扩张种群分布响应外界干扰,因此也可将其播种在喀斯特生境石坑、石缝中,利用其扩张和耐瘠薄特性,促进植被恢复;同时因山麻杆可产生大量萌条且根系发达,可以较好保持水土,具有较高的生态价值。

参考文献

- 陈育,杨劼,张璞进,等. 2014. 西鄂尔多斯半日花种群结构和点格局分析. 中国沙漠, **34**(1): 75–82.
- 陈芙蓉,程积民,刘伟,等. 2013. 不同干扰对黄土区典型草原物种多样性和生物量的影响. 生态学报, **33**(9): 2856–2866.
- 陈利顶,傅伯杰. 2000. 干扰的类型、特征及其生态学意义. 生态学报, **20**(4): 581–586.
- 陈晓德. 1998. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, **18**(2): 214–217.
- 樊登星,余新晓. 2016. 北京山区栓皮栎林优势种群点格局分析. 生态学报, **36**(2): 318–325.
- 郝建峰,王德艺,李艳,等. 2014. 人为干扰对川西金凤山楠木次生林群落结构和物种多样性的影响. 生态学报, **34**(23): 6930–6942.
- 黄玉清,李先琨,苏宗明. 2000. 元宝山南方红豆杉种群结构. II. 高度结构. 广西植物, **20**(2): 126–130.
- 江洪,张艳丽,James RS. 2003. 干扰与生态系统演替的空间分析. 生态学报, **23**(9): 1861–1876.
- 江洪. 1992. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社.
- 解婷婷,苏培玺,周紫娟,等. 2014. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, **34**(15): 4272–4279.
- 赖江山,张溢,谢宗强. 2006. 三峡库区常绿阔叶林优势种群的结构和格局动态. 生态学报, **26**(4): 1073–1079.
- 李玲,张光富,王锐,等. 2011. 天目山自然保护区银杏天然种群生命表. 生态学杂志, **30**(1): 53–58.
- 李俊清. 2010. 森林生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 李艳丽,杨华,亢新刚,等. 2014. 长白山云冷杉种群结构和动态分析. 北京林业大学学报, **36**(3): 18–25.
- 李阳兵,候建筠,谢德体. 2002. 中国西南岩溶生态研究进展. 地理科学, **22**(3): 365–370.
- 刘志民,赵晓英,刘新民,等. 2002. 干扰与植被的关系. 草业学报, **11**(4): 1–9.
- 毛志宏,朱教君,谭辉. 2006. 干扰对辽东山区次生林植物多样性的影响. 应用生态学报, **17**(8): 1357–1364.
- 毛志宏,朱教君. 2006. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响. 生态学报, **26**(8): 2695–2701.
- 宋同清,彭晚霞,曾馥平,等. 2010. 木论喀斯特峰丛洼地森林群落空间格局及环境解释. 植物生态学报, **34**(3): 298–308.
- 王荣,蔡运龙. 2010. 西南喀斯特地区退化生态系统整治模式. 应用生态学报, **21**(4): 1070–1080.
- 王国严,方江平,许新勇,等. 2010. 雅鲁藏布江中游干旱沙地砂生槐种群结构与点格局分析. 中国沙漠, **30**(5): 1092–1098.
- 王峥嵘,安树青,朱学雷,等. 1998. 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, **9**(6): 17–22.
- 魏新增,黄汉东,江明喜,等. 2008. 神农架地区河岸带中领春木种群数量特征与空间分布格局. 植物生态学报, **32**(4): 825–837.
- 魏亚伟,苏以荣,陈香碧,等. 2011. 人为干扰对喀斯特土壤团聚体及其有机碳稳定性的影响. 应用生态学报, **22**(4): 971–978.
- 吴承祯,洪伟,谢金寿,等. 2000. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. 应用生态学报, **11**(3): 333–336.
- 吴甘霖,黄敏毅,段仁燕,等. 2009. 不同强度旅游干扰对黄山松群落物种多样性的影响. 生态学报, **26**(12): 3924–3930.
- 杨洪晓,张金屯,吴波,等. 2006. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析. 植物生态学报, **30**(4): 563–570.
- 曾馥平,彭晚霞,宋同清,等. 2007. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复22年后群落特征. 生态学报, **27**(12): 5110–5119.
- 张悦,易雪梅,王远遐,等. 2015. 采伐对红松种群结构与动态的影响. 生态学报, **35**(1): 38–45.
- 张金屯. 2011. 数量生态学. 北京: 科学出版社.
- 张文辉,卢彦昌,周建云,等. 2008. 巴山北坡不同干扰条件下栓皮栎种群结构与动态. 林业科学, **44**(7): 11–16.
- 张忠华,胡刚,倪健,等. 2015. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征. 生态学报, **35**(24): 8222–8230.
- 周建云,李荣,张文辉,等. 2012. 不同间伐强度下辽东栎种群结构特征与空间分布格局. 林业科学, **48**(4): 149–155.
- Bond WJ, Midgeley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends in Ecology Evolution*, **16**: 45–51.
- Greig SP. 1984. Quantitative Plant Ecology (3rd ed). Princeton: Black well Scientific Publications.
- Lorimer C. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology*, **61**: 1169–1184.
- Xu L, Yu FH, Vannan E, et al. 2012. Trampling, defoliation and physiological integration affect growth, morphological and mechanical properties of a root-suckering clonal tree. *Annals of Botany*, **109**: 1001–1008.
- Zhang J, Huang YM, Jiao HJ. 2007. Ecophysiological characteristics of *Artemisia ordosica* community succession in Mu Us sandy grassland. *Journal of Desert Research*, **27**: 997–983.
- Zhu JJ, Li XF, Liu ZG, et al. 2006. Factors affecting the snow and wind induced damage of a montane secondary forest in northeastern China. *Silva Fennica*, **40**: 37–51.

作者简介 曾嘉庆,男,1990年生,硕士研究生,主要从事种群生态学研究. E-mail: jiaqing422@foxmail.com

责任编辑 张敏