

洪水干扰对青冈种群更新的影响

陈小勇* 宋永昌

(华东师范大学环境科学系, 上海 200062)

摘要 本文在安徽黄山选择位于溪谷、受洪水干扰程度不同的3个样地, 调查青冈种群的更新特征, 结论如下: ①从幼苗数量来看, 受洪水影响最轻的样地3最多, 密度为0.5825株 m^{-2} , 洪水影响最严重的样地1数量最少, 密度仅为0.1150株 m^{-2} ; 从幼苗性质来看, 样地1萌生苗比率最高。3个样地中, 随着高度级别增加, 萌生苗的比例也增加。②萌生苗高度的分布接近于对称的低峰分布, 实生苗的偏斜度均为正值。所有的Gini系数都较大, 平均为0.5260, 说明大小不等性较大。③3个样地中萌生苗均为集聚分布, 样地2、3中实生苗为随机分布, 而样地1由于洪水干扰较严重, 实生苗多集中于地势较高的一端, 呈集聚分布。以上结果表明, 青冈种群的更新受洪水影响较大, 溪谷种群形成了以无性繁殖为主的更新对策。

关键词 洪水干扰; 更新; 幼苗; 青冈

INFLUENCE OF FLOOD DISTURBANCE ON THE REGENERATION OF *CYCLOBALANOPSIS GLAUCA* POPULATIONS

Chen Xiaoyong Song Yongchang

(Department of Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062)

Abstract Three plots of *Cyclobalanopsis glauca* populations suffered to different extent from flood disturbance in valleys of Huangshan Mountain, Anhui Province, were chosen to study the seedling characteristics of the populations. The results showed that one of the plots, i.e. plot 3, which was least disturbed by the flood had more seedlings than the others, the population density of the seedlings being 0.5825 individual m^{-2} . The density in plot 1 being heavily suffered from the flood was 0.1150 individual m^{-2} only, but the proportion of seedling sprouts was the highest in this plot. In all the three plots, the percentage of seedling sprouts increased with the seedling height. The distribution of seedling sprout height was nearly symmetric and platykurtic, but was positively skewed for the seedling plants. All the Gini coefficients were high (0.5031-0.5623), indicating that the size inequality was large. The seedling sprouts in all plots were in clumped distribution, while the seedling plants in plot 2 and 3 were in random distribution. However, clumped distribution was found in plot

国家自然科学基金资助项目

野外工作承张庆费、吴化前博士协助, 谨此致谢!

* 现在工作单位: 厦门大学生物系, 厦门 361005

1996-01-29 收稿; 1996-09-24 修回

1 for seedling plants distributed at higher edge due to the flood disturbance. It is concluded that *C. glauca* populations at sites disturbed by flood regenerated mainly by vegetative propagation instead of sexual propagation.

Key words Flood disturbance; Regeneration; Seedling; *Cyclobalanopsis glauca*

植物群落的稳定性很大程度上取决于群落优势种能否有效地更新,因此优势种群更新的研究对于了解群落的稳定性以及预测群落的发展趋势都有十分重要的意义。近年来,国内学者研究了井冈山常绿阔叶林^[1]、西双版纳季节雨林^[2]的更新和火烧迹地上红松^[3]及油松^[4]种群的更新格局。青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)是壳斗科的常绿树种,是我国亚热带东部常绿阔叶林主要优势种之一。对青冈的生物量等已经进行了一些研究^[5],然而青冈种群的更新尚不清楚。

洪水作为一种自然干扰提供了异质生境,从而可以维持森林物种多样性,Duncan^[6]对洪水影响下4个种群的共存进行了研究,并探讨了它们的更新对策, Van der Sman等研究了洪水对几种草本植物更新的影响^[7]。我国亚热带东部受东南季风气候的影响,降雨多集中在夏季,形成周期性的洪水,对植物群落的结构和动态造成很大的影响,尤其是在山区,位于溪谷的植物群落具有明显的洪水干扰的痕迹。青冈常生长在溪谷,在受周期性洪水干扰的特殊环境中的青冈种群形成了独特的更新对策。本文以黄山溪谷的青冈种群为例,探讨干扰对更新方式的影响。

1 自然状况与群落特征

黄山位于安徽省南部(30°08' N, 118°09' E),主峰莲花峰海拔1860 m。黄山属东南季风气候,水热条件好,年平均降水量1670.1 mm(黄山市站,下同),多集中在夏季,其中4、5、6月份的降水量占全年的46.5%,温暖指数为136.2℃月,寒冷指数为-1.2℃月。黄山土壤为山地黄壤,呈酸性反应,母质主要为花岗岩。该地区位于中亚热带北缘,地带性植被为常绿阔叶林,主要优势种有青冈、甜槠(*Castanopsis eyrei*)、紫楠(*Phoebe shearereri*)等。

黄山的青冈群落主要分布于沟谷和坡度较大的山坡,组成种类比较丰富。调查地点位于黄山西坡的四道河和小岭的沟谷,以青冈为优势种,乔木层其他种类有紫楠、枫香(*Liquidambar formosana*)等,下木层除乔木层的幼苗、幼树外,主要有继木(*Loropetalum chinense*)、连蕊茶(*Camellia fraterna*)、老鼠矢(*Symplocos stellaris*)、六月雪(*Serissa serissoides*)等,草本层的主要种类有苔草(*Carex* spp.)、淡竹叶(*Lophatherum gracile*)等,样地内常见粗大的木通(*Akebia quinata*)、雀梅藤(*Sageretia thea*),还有络石(*Trachelospermum jasminoides*)、薜荔(*Ficus pumila*)和多种菝葜(*Smilax* sp.)。

2 研究方法

在野外踏查基础上,选择受洪水影响程度不同的、人为干扰较小的典型青冈群落进行调查,样方面积为400 m²,在样方内用样绳划分成16个5×5 m²的小样方,记录青冈幼苗、幼树的数量、高度及性质(萌生或实生),同时调查青冈林木情况和环境因子。3个样地中下层植被的组成差不多,由于洪水的干扰,3个样地中枯枝落叶层均较薄,其中以受影响最严重的样地1中最薄。3个样地的土壤中均含有较多的砂石。青冈幼苗(含幼树)按高度划分为3个等级,具体的划分标准

如下: I 级幼苗为高度 ≤ 33 cm; II 级幼苗高度为 > 33 cm, ≤ 100 cm; III 级幼苗为高度 > 100 cm, 但胸径 < 2.5 cm。

幼苗个体高度的不齐整性采用偏斜度、峭度以及等级指标 Gini 系数进行测定, 具体计算方法见 Crawley^[8]。偏斜度为 0, 表示高度分布呈对称的钟形, 正值为右侧拖尾, 负值则为左侧拖尾。峭度为 0 时, 则为正态分布, 正的峭度表示呈尖峰分布, 负值则为低峰分布。当所有个体完全相同、不存在等级差异时, Gini 系数为 0, 在 1 个无限大种群中, 除 1 个个体外, 其余个体均为无限小时, Gini 系数最大, 为 1^[8]。

青冈幼苗的分布格局采用方差/均值比率法测定, 用 t 检验来确定测得的比率偏离 1.0 的显著程度, 同时还采用了其他几个指标, 其含义和计算参见皮洛^[9]的方法。

3 结果和分析

3.1 更新层的数量特征

调查了 3 个受洪水影响程度不同的样地, 各样地上青冈幼苗的数量组成见表 1。3 个样地中青冈成体数目相差不大, 但幼苗的数量相差较大, 以样地 3 中数量最多, 密度为 0.5825 株 m^{-2} , 受洪水干扰最严重的样地 1 中数量最少, 密度仅为 0.1150 株 m^{-2} , 是样地 3 的 $1/5$ 。虽然样地 3 与样地 1 和 2 存在差异, 但都处于阴坡, 且坡度较小, 因而坡向对样地间幼苗数量的影响不大。样地间幼苗数量的差异与洪水干扰程度有较大关系, 干扰程度越大, 幼苗数量则较少。洪水对幼苗数量的影响主要有 2 个方面, 一是直接影响, 洪水冲走或破坏幼苗, 其二为间接影响, 洪水带来大量的砾石, 带走林内土壤, 造成林内岩石露头率高, 种子缺少萌发、生长的条件, 进而导致种群密度低(表 1)。

表 1 青冈幼苗的数量组成

Table 1 Quantitative composition of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings

	样地 1 Plot 1	样地 2 Plot 2	样地 3 Plot 3		样地 1 Plot1	样地 2 Plot2	样地 3 Plot3	
海拔 Altitude(m)	440	450	450	I 级幼苗	实生苗 P	12	52	47
偏向 Aspect	NE20°	NE15°	SW75°	Class I	萌生苗 S	4	12	31
坡度 Slope	10°	10°	15°		总计 Total	16	64	78
岩石露头率	60	70	30	II 级幼苗	实生苗 P	5	34	27
Exposure of rock(%)				Class II	萌生苗 S	7	15	34
离水面高度	1.5	2.5	3.0		总计 Total	12	49	61
Height above water(m)				III 级幼苗	实生苗 P	2	6	24
洪水干扰程度 Extent of	大, 有较大	中等, 冲	轻, 冲蚀	Class III	萌生苗 S	16	25	70
flood disturbance	冲蚀沟	蚀沟明显	沟不明显		总计 Total	18	31	94
群落盖度 Coverage	80	80	90	密度(株 m^{-2})	实生苗 P	0.0475	0.2300	0.2450
of community(%)				Density	萌生苗 S	0.0675	0.1300	0.3370
成体密度 Adults density	1475	1425	2000	(individual m^{-2})	总计 Total	0.1150	0.3600	0.5825
(individuals hm^{-2})								

P: Seedling plant; S: Seedling sprout; Class I、II and III represent seedlings at height under 33 cm, over 33 cm up to 100 cm, and over 100 cm, respectively.

采用“大小级变异代替时间变化”的方法研究幼苗发育过程中实生苗和萌生苗比例关系的变化, 结果见图 1。3 个样地中, 实生苗均以 I 级幼苗中的比例最高, 平均为 72.2%, 其次为 II 级幼苗,

Ⅲ级幼苗中实生苗的比例最低,平均仅有18.7%,这种现象一方面是与青冈的生物学特性有关,萌生苗由于能从母株获得营养,存活率较实生苗高;另一方面与周期性洪水的干扰也有关系,萌生苗与母株相连,不易被洪水冲走,因而所占比例逐渐增加,实际情况也表明,洪水干扰越严重的样地,Ⅲ级幼苗中萌生苗的比例越高(图1)。

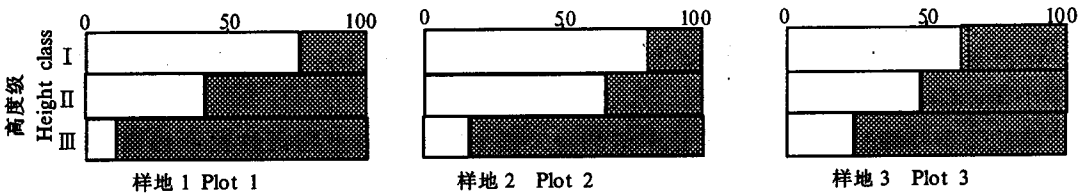


图1 青冈幼苗的数量变化

Fig. 1 Changes in number of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings in 3 plots

□ 实生苗 Seedling plants ▨ 萌生苗 Seedling sprouts

3.2 青冈幼苗的大小等级

大小等级是植物种群的重要特征之一,我们以幼苗的高度代表其大小,以偏斜度、峭度和Gini系数计算青冈幼苗的大小等级,结果见表2。实生苗平均高以样地3中最大,而萌生苗平均高则以干扰严重的样地1最大。实生苗的偏斜度均大于0,表明呈非对称分布,右侧拖尾较长,正的峭度说明呈尖峰分布,其中又以样地2峭度最大,而样地1中与正态分布较接近。样地1中萌生苗的偏斜度为-0.1615,峭度为负值,说明基本上为对称的扁钟形分布,但左侧拖尾略长。样地2、3中萌生苗的峭度也均为负值,也是呈低峰分布,但样地3更接近于正态分布。3个样地中幼苗的Gini系数都比较高,平均为0.5260,其中又以样地2最大,但与另2个样地的差异不大。实生苗的Gini系数大小顺序为样地2 < 样地3 < 样地1,而萌生苗的顺序正好相反,为样地1 < 样地3 < 样地2,结果表明变化没有一定的规律。

Rabinowitz^[10]、Harper等^[11]认为幼苗大小分布往往是呈对称的,而成体则多不对称,偏斜度大于0,我们的结果不完全如此,萌生苗的分布较实生苗更对称(表2),主要是影响个体大小的因素很多之故,如种子大小^[12]、个体的基因型、竞争强度^[13]、食草动物的啃食^[8]等等都可以导致个体生长差异,从而影响个体的大小。本研究中,洪水的干扰也是影响大小不等性的重要因素,但它导致大小不等性的变化似乎无一定的规律。

3.3 青冈幼苗的分布格局

三个样地中的青冈幼苗均为集聚分布(表3),与其他一些树种的分布格局一

表2 青冈幼苗的大小不等性

Table 2 Size inequality of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings

		样地1	样地2	样地3
		Plot 1	Plot 2	Plot 3
实生苗	个体数 Number of individuals	19	92	98
Seedling	平均高 Mean height (m)	0.4553	0.4766	0.8276
plant	偏斜度 Skewness	1.3014	3.7657	1.8166
	峭度 Kurtosis	0.6274	20.0187	2.7327
	Gini系数 Gini coefficient	0.5653	0.4726	0.5603
	萌生苗	个体数 Number of individuals	27	52
Seedling	平均高 Mean height (m)	1.7741	1.5827	1.4478
sprout	偏斜度 Skewness	-0.1615	0.5674	0.6746
	峭度 Kurtosis	-1.6609	-1.1089	-0.1679
	Gini系数 Gini coefficient	0.3659	0.4584	0.4369
	合计	个体数 Number of individuals	46	144
Total	平均高 Mean height (m)	1.2293	0.8760	1.1869
	偏斜度 Skewness	0.5946	1.7747	1.0262
	峭度 Kurtosis	-1.2314	2.1717	0.2883
	Gini系数 Gini coefficient	0.5127	0.5623	0.5031

致^[3]。各样地中萌生苗的分布格局也属集聚分布,因为萌生苗一般集中分布在母株周围之故。样地 1 中的实生苗呈集聚分布,而其他 2 个样地中则为随机分布,这种现象主要与洪水干扰有关。样地 1 由于受到洪水的严重干扰,低处的实生苗几乎全被破坏,存活的实生苗多集中在地势高的地方;而样地 2、3 受洪水影响较轻,实生苗的分布往往与林内光的分布有关,呈现随机分布的格局。

表 3 各样地幼苗的空间分布格局
Table 3 Spatial patterns of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings in 3 plots

样地 Plot	均值(M) Mean	方差 S ²	S ² /M	t	类型 Pattern	I	K	Mc	C	I _Δ
1 实生苗 Seedling plants	1.188	3.229	2.719	4.709	Clump	1.719	0.691	2.907	2.448	2.433
萌生苗 Seedling sprouts	1.687	5.296	3.138	5.856	Clump	2.138	0.789	3.826	2.267	2.234
合计 Total	2.875	8.250	2.870	5.120	Clump	1.870	1.538	4.745	1.650	1.623
2 实生苗 Seedling plants	5.750	7.933	1.380	1.040	Poisson	0.380	15.144	6.130	1.066	1.063
萌生苗 Seedling sprouts	3.250	25.667	7.897	18.889	Clump	6.897	0.471	10.147	3.122	3.029
合计 Total	9.000	24.533	2.726	4.727	Clump	1.726	5.215	10.726	1.192	1.181
3 实生苗 Seedling plants	6.125	9.183	1.499	1.367	Poisson	0.499	12.267	6.624	1.082	1.077
萌生苗 Seedling sprouts	8.438	76.529	9.070	22.101	Clump	8.070	1.046	16.508	1.957	1.903
合计 Total	14.563	68.129	4.678	10.074	Clump	3.678	3.959	18.241	1.253	1.238

表 4 是青冈幼苗分布格局动态,受洪水影响较轻的样地 2 和 3 中,3 个阶段的幼苗均呈集聚分布,而样地 1 中幼苗在发育过程中出现随机分布的情况。

4 讨论

洪水是常见的自然干扰之一,但是它对植物群落的影响并未引起足够的重视。洪水主要通过两方面的作用影响植物群落的结构和动态。一是淹水,在雨季,位于溪谷的样地都有程度不同的积水,即使不在雨季,溪谷的湿度也较大,群落种类组成以耐湿植物为主;另一方面是洪水的冲蚀作用,亚热带东部山区雨量集中,山区洪水流速大,冲走植物的幼苗;且常携带大量的砾石,毁压幼苗、幼树,对植物群落的结构和发育影响极大。

植物群落经常受洪水干扰往往形成了独特的更新方式。据报道,林冠层树种 *Dacrycarpus dacrydioides* 的更新需要较大的洪水破坏下木层,形成透光生境才能有效地进行,而较轻的洪水干扰对 *Dacrydium cupressinum* 和林冠下层树种 *Prumnopitys ferruginea* 的更新有利^[6]。草本植物 *Chenopodium rubrum* 和 *Rumex maritimus* 等则通过提前开花,缩短生长期以适应周期性洪水的干扰,完成种群的更新^[7]。洪水溪谷的青冈种群在长期的周期性洪水的影响下,形成了以无性繁殖为主的更新方式,而有性繁殖则处于次要地位。对沟谷和山坡青冈种群种子形态特征的比较表明,行有性繁殖为主的种群产生的种子重量大于溪谷种群的种子,说明以有性繁殖为主更新方式的种群对种子的物质

表 4 青冈幼苗分布格局动态
Table 4 Dynamic of spatial patterns of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings in 3 plots

高度级 Height class	样地 1 Plot 1	样地 2 Plot 2	样地 3 Plot 3
I 均值 Mean	1.000	4.000	4.875
方差 S ²	2.800	10.000	11.183
S ² /Mean	2.800	2.500	2.294
t	4.930	4.108	3.544
格局 Pattern	Clump	Clump	Clump
II 均值 Mean	0.750	3.065	3.813
方差 S ²	0.733	5.529	14.696
S ² /Mean	0.987	1.805	3.855
t	-0.060	2.205	7.819
格局 Pattern	Poisson	Clump	Clump
III 均值 Mean	1.125	1.938	5.875
方差 S ²	4.383	5.129	13.983
S ² /Mean	3.896	2.647	2.380
t	7.931	4.510	3.779
格局 Pattern	Clump	Clump	Clump

和能量的投入较多^[14]。而溪谷种群以无性繁殖为主,并且洪水干扰越严重,这种方式所占比例越高。

参考文献

- 1 谢帆,王素珍.井冈山常绿阔叶林更新动态的研究.应用生态学报,1991,2(1):1
- 2 吴邦兴,向应海.西双版纳季节雨林更新的研究.植物生态学与地植物学学报,1993,17(4):378
- 3 韩铭哲.火烧迹地上红松种群自然更新格局的讨论.生态学报,1988,8(4):342
- 4 李思文,张连翔,隋国新.油松种群自然更新格局的研究.生态学杂志,1991,10(4):14
- 5 陈启常,沈琪.浙江次生青冈林林木层的生物量模型及其分析.植物生态学与地植物学学报,1993,17(1):38
- 6 Duncan R P. Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland and podocarp forest, south Westland, New Zealand. J Ecology, 1993, 81(3):403
- 7 Can der Sman A J M, Joosten N N, Blom C W P M. Flooding regimes and life-history characteristics of short-lived species in river forelands. J Ecology, 1993, 81(1):121
- 8 Crawley M J. Plant Ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986, 98
- 9 皮洛 E C. 卢泽愚译. 数学生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 1988, 131
- 10 Rabinowitz D. Bimodal distributions of seedling weight in relation to density of *Festuca paradoxa* Desv. Nature, 1979, 277:297
- 11 Harper J L, Lovell P H, Moore K G. The shape and size of seeds. Ann Rev Ecol & Syst, 1970, 1:327
- 12 Crawley M J, Nachapong M. The establishment of seedlings from primary and regrowth seeds of ragwort (*Senecio jacobaea*). J Ecology, 1985, 73:255
- 13 Ross M A, Harper J L. Occupation of biological space during seedling establishment. J Ecology, 1972, 60:77
- 14 陈小勇. 黄山青冈种子形态变异的初步研究. 种子, 1994, (5):16