

海南杜鹃在河岸带弯道两侧的空间分布格局和年龄结构差异

陈怡超 赵莹 宋希强* 任明迅*

海南大学热带农林学院 / 环南海陆域生物多样性研究中心, 海口 570228

摘要 河岸带是河流与陆地生态系统的交错带, 孕育了丰富的生物多样性。河流的冲刷与地势的作用使得河岸带往往形成弯道, 弯道内外两侧水流速度、泥沙性质与植物繁殖体聚集程度不同, 影响到植物生长与种群动态, 可能导致河岸带弯道凸岸、凹岸两侧植物空间分布格局和种群结构存在较大差异。该研究以中国特有、狭域分布的海南杜鹃(*Rhododendron hainanense*)为例, 揭示溪流弯道对其两侧海南杜鹃种群空间分布格局与种群动态的影响。在海南岛3个国家级自然保护区内各设置2个河岸弯道样带, 用方差/平均值法对弯道凸岸、凹岸两侧海南杜鹃的空间分布格局和种群动态进行对比研究。结果显示: (1)海南杜鹃弯道凸岸的种群结构呈增长型, 凹岸基本呈衰退型; (2)凸岸一侧上下游的海南杜鹃种群基本呈增长型, 凹岸一侧上下游的海南杜鹃则出现断龄现象; (3)距离弯顶位置或河岸越远, 各龄级海南杜鹃种群个体数量基本呈下降趋势; (4)在2 m × 2 m尺度下, 弯道凸岸及其下游的海南杜鹃主要呈聚集分布, 上游近似随机分布, 凹岸及其上下游则均呈随机分布。海南杜鹃分布的山区河岸带水流较快、坡度较大, 可能是导致弯道凹岸个体较少、种群结构呈衰退型的主要原因。因此, 河岸弯道内外两侧可能存在个体生长与群体差异, 在开展河岸带植物种群动态与物种保育研究中需给予重视。

关键词 河岸带; 海南杜鹃; 空间分布格局; 种群结构

陈怡超, 赵莹, 宋希强, 任明迅 (2018). 海南杜鹃在河岸带弯道两侧的空间分布格局和年龄结构差异. 植物生态学报, 42, 841–849. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0043

Difference in spatial distribution patterns and population structures of *Rhododendron hainanense* between both sides of riparian bends

CHEN Yi-Chao, ZHAO Ying, SONG Xi-Qiang*, and REN Ming-Xun*

Research Center for Terrestrial Biodiversity of the South China Sea, Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract

Aims Riparian zone is the intersection of stream and terrestrial ecosystem, which has rich biological diversity. Stream is usually curving because of water flush and topography effect. The flow velocity, sediment properties and plant propagule aggregation are different between inner and outer sides of the bend, which leads to differences in plant population structures and spatial distribution patterns between riparian bends' both bank. Our aim was to reveal the differences in spatial distribution patterns and population dynamics of *Rhododendron hainanense*, a shrub endemic to Hainan and Guangxi of China, on each side of a stream.

Methods Three nature reserves on Hainan Island were chosen as studied sites. In each site, two riparian bends were set as transects. The spatial distribution patterns and population dynamics of *R. hainanense* were compared for the convex versus concave banks by a method of "variance/mean method".

Important findings (1) *Rhododendron hainanense* populations were at increasing stage on convex banks, but at declining stage on concave banks. (2) *Rhododendron hainanense* populations were at growing stage on both upstream and downstream of convex banks, but the ages of the individuals on concave banks were not continuous. (3) The number of individuals of each age-class declined away from the top of bend or river bank. (4) At scale of 2 m × 2 m, the individuals showed an aggregation distribution on convex banks and their downstream, but a random distribution on the upstream of convex banks, and on concave banks and their upstream and downstream. The fast flow and steep slopes may be the main reason for the fewer individuals and declining population on concave banks than on convex banks.

收稿日期Received: 2018-02-20 接受日期Accepted: 2018-07-17

基金项目: 海南省创新研究团队项目(2018CXTD334)、海南省自然科学基金(20163060)和国家农业公益性行业科研专项(201303117)。Supported by the Hainan Provincial Innovative Research Team Program (2018CXTD334), the Hainan Provincial Natural Science Foundation (20163060), and the National Agro-scientific Research Programs in Public Interest (201303117).

* 通信作者Corresponding author (Song XQ: strong13637616542@vip.126.com; Ren MX: renmx@hainu.edu.cn)

Key words riparian; *Rhododendron hainanense*; spatial distribution pattern; population structure

Chen YC, Zhao Y, Song XQ, Ren MX (2018). Difference in spatial distribution patterns and population structures of *Rhododendron hainanense* between both sides of riparian bends. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 841–849. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0043

河岸带作为河流生态系统和陆地生态系统的过渡带, 拥有极高的空间异质性和复杂的生态过程, 孕育了丰富的物种多样性(Burt *et al.*, 2010)。河岸带的群落结构与生态过程有别于河流与陆地生态系统(Naiman & Decamps, 1997), 特别是河道地貌变化直接影响着河岸带的外貌结构与生态过程(Millar, 2000), 决定了河岸带生物多样性的形成与维持(Corenblit *et al.*, 2007; Curran & Hession, 2013)。

河岸带的河道地貌变化最典型的表现之一, 就是形成河流弯道。天然河流的弯道一般占河流总长的80%以上。河水流经弯道, 受离心力作用, 表层水流偏向凹岸(河道外侧), 底部水流由凹岸流向凸岸(河道内侧), 造成河流凹岸水流快、易侵蚀; 凸岸水流慢、易堆积泥沙等显著差异。这些差异, 有可能导致凹岸和凸岸两岸的水土性质、植物繁殖体来源与聚集程度不同, 从而导致两岸的植被与植物生长出现差异(涂洋, 2017)。目前, 关于河岸带植被的研究集中于物种组成、水动力、地貌动力和地下水之间的相互作用及其建模(Solari *et al.*, 2016), 需要进一步在更细微的局域尺度研究弯道凹岸和凸岸植物生长与种群动态的可能差异, 揭示河岸带生态过程与植物多样性形成及维持机制。

海南杜鹃(*Rhododendron hainanense*)是中国特有植物, 株高1–3 m, 花顶生、红色, 花期10月至翌年3月, 是杜鹃花属花期最晚、自然花期最长的一个物种(史佑海等, 2010), 极具园艺与园林开发应用价值。海南杜鹃仅分布在海南和广西海拔200–700 m的山区溪流沿岸(Fang *et al.*, 2005), 但在溪流的平直段分布极少, 密集分布在溪流弯道, 并且在弯道内外两侧的分布具明显差异(陈怡超, 个人观察)。本研究针对海南杜鹃种群在河岸带弯道内外两侧的空间分布格局和种群年龄结构开展研究, 以揭示海南杜鹃在河岸带弯道凹岸和凸岸的分布特征与种群动态, 促进理解河岸带生态过程及生物多样性形成与维持机制。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于海南省黎母山自然保护区(109.65°–

109.82° E, 19.12°–19.23° N)、吊罗山国家森林公园(109.72°–110.05° E, 18.72°–18.97° N)、尖峰岭国家森林公园(108.68°–109.20° E, 18.33°–18.95° N)。这3个地区都是我国原始热带雨林保护区, 生物多样性较高, 森林覆盖率达90%以上, 属于热带季风气候, 雨季和旱季分明, 夏秋多雨兼有台风。每个保护区内都有多条蜿蜒曲折的溪流, 溪流河岸带大多分布有海南杜鹃种群。

1.2 研究方法

1.2.1 调查路线与数据采集

在前期踏查的基础上, 于2017年8月在3个地区分别设置具有代表性, 未受人类破坏的溪流弯道样带, 调查溪流弯道的理化性状, 记录样带经纬度、海拔、河宽、溪流弯曲系数、弯顶位置等信息。以顺溪流方向为样带X轴, 距溪流河岸线的垂直距离为Y轴(图1)。样带长度为有海南杜鹃分布的弯道长度, 样带弯曲系数为样带实际长度与样带两端直线长度的比值(Crosato, 2008), 将溪流弯顶位置记为样带上的X值, 河宽为弯顶到对岸的距离。样带基本特征见表1。

对样带内所有海南杜鹃进行调查统计, 调查并记录样带内所有海南杜鹃的基径、冠幅、株高等指标, 并以平行河流方向为横坐标(x)、垂直于河流平行方向为纵坐标(y), 测定每株海南杜鹃的坐标(x, y)。如果一株海南杜鹃上有多个无性系分株, 则以其中基径最大的一株进行记录(康华靖等, 2007)。

1.2.2 空间分布格局及聚集强度

本研究采用可变尺度相邻格子法, 采用方差/平

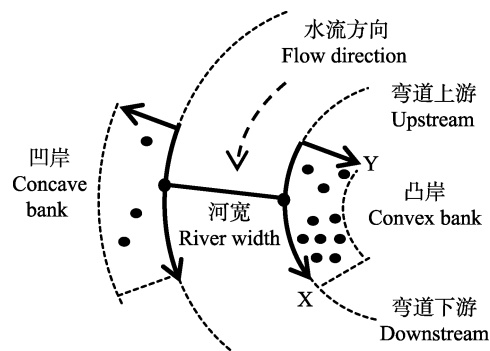


图1 溪流弯道样带设置方法。

Fig. 1 Transect setting method on stream bends.

表1 河岸带弯道研究样带概况

Table 1 Characteristics of experimental transects along the riparian bends

研究地点 Study site	样带 Transect	海拔 Altitude (m)	样带长度 Transect length (m)	弯曲系数 Transect sinuosity	弯顶 Top of bend	河宽 Stream width (m)	郁闭度 Canopy density (%)
黎母山 Mt. Limu	L1	577	50	1.04	20	6.5	90
	L2	573	16	1.07	8	10.5	85
吊罗山 Mt. Diaoluo	D1	258	24	1.09	12	6.5	78
	D2	595	10	1.20	5	3.8	85
尖峰岭 Mt. Jianfeng	J1	690	20	1.43	10	8	75
	J2	665	40	1.21	15	23	75

D1, 吊罗山1号样带; D2, 吊罗山2号样带; J1, 尖峰岭1号样带; J2, 尖峰岭2号样带; L1, 黎母山1号样带; L2, 黎母山2号样带。

D1, No. 1 transect of Mt. Diaoluo; D2, No. 2 transect of Mt. Diaoluo; J1, No. 1 transect of Mt. Jianfeng; J2, No. 2 transect of Mt. Jianfeng; L1, No. 1 transect of Mt. Limu; L2, No. 2 transect of Mt. Limu.

均值法在1 m×1 m、2 m×2 m、5 m×5 m 3个尺度下(张文辉等, 2005; 赵正帅等, 2016), 对所有样带不同区域的海南杜鹃种群进行空间分布格局统计分析, 采用扩散系数(C , C 值用 t 检验)、Cassie指数、平均拥挤度 m^* 、丛生指数(I)、聚块性指数(m^*/m)和负二项指数(K) 6个系数对海南杜鹃的空间分布格局类型和聚集强度进行判定和比较(何恒斌等, 2006; 康华靖等, 2007; 赵正帅等, 2016)。

1.2.3 种群结构划分

海南杜鹃属于常绿灌木, 分枝多, 有基部主干, 采用基径作为个体大小的指标研究种群结构(达良俊等, 2004; 张璞进等, 2017)。基径为海南杜鹃主干离地面10 cm处植株的直径(甄江红和刘果厚, 2008)。径级划分方法(李辛雷等, 2013)如下: I级(幼苗): 基径<10 mm; II级(幼树): 基径10–20 mm; III级(小树): 基径20–30 mm; IV级(大树): 基径>30 mm。

1.2.4 数据处理

数据统计分析采用Microsoft Excel 2013软件完成。

2 结果分析

2.1 溪流弯道海南杜鹃空间分布格局与聚集强度

取样尺度是影响分布格局和聚集强度分析结果的重要因素(表2)。当尺度为1 m×1 m时, 所有凸岸和凹岸的海南杜鹃种群都呈聚集分布; 在2 m×2 m尺度下, 有从聚集分布向随机分布的变化趋势, 并且凹凸两岸表现出较大的差异; 在5 m×5 m尺度下, 两岸的海南杜鹃种群都呈随机分布。

在2 m×2 m的尺度下, 海南杜鹃种群在溪流弯道凸岸趋向呈聚集分布, 在凹岸则趋向呈随机分布(表2)。在调查的所有样带中, 除了D1和J2的凸岸的

海南杜鹃种群呈随机分布, 其他溪流弯道凸岸的海南杜鹃都呈聚集分布; 除了L2凹岸的海南杜鹃种群呈聚集分布, 其他溪流弯道凹岸呈无分布或随机分布。参考所有聚集强度指标, 溪流弯道两侧海南杜鹃的个体数量和聚集强度都表现为: 凸岸>凹岸。各自然分布区的海南杜鹃种群聚集强度表现为: 黎母山>尖峰岭>吊罗山。

海南杜鹃在溪流弯道上游和下游的分布格局存在差异(表3)。在凸岸, 弯道下游的海南杜鹃种群基本呈聚集分布格局, 上游的海南杜鹃种群基本呈随机分布格局; 在凹岸, 弯道上下游基本呈无分布或随机分布。所有弯道两侧的海南杜鹃种群聚集强度基本表现为: 弯道下游>弯道上游。

河岸带不同发育阶段的海南杜鹃空间分布格局存在一定规律(表4)。幼苗更趋向于呈聚集分布格局, 龄级更大的海南杜鹃种群基本呈随机分布, 并且聚集强度随龄级的增加而减小。

2.2 溪流弯道海南杜鹃种群结构

三个地区的海南杜鹃都在溪流弯道密集分布, 并且都为幼苗个体占优的增长型种群(图2), 个体数量随龄级增大逐渐减少(图2, 图3)。其中, 黎母山的海南杜鹃种群个体数量最多, 种群结构最完整, 而吊罗山和尖峰岭的小树和大树个体明显偏少。

溪流弯道凸岸和凹岸的海南杜鹃种群结构存在明显差异(图2)。凸岸群体都为增长型, 凹岸只有L1、L2和D2有海南杜鹃分布, 其中L1和L2凹岸为稳定增长型, D2凹岸为衰退型。凸岸海南杜鹃幼苗数量远多于凹岸, 凹岸群体由于个体数较少而存在断龄现象。

溪流弯道上游和下游的海南杜鹃种群结构也存在明显差异(图3)。凸岸群体在弯道上下游都为增长

表2 不同研究尺度下的弯道两侧海南杜鹃种群的空间分布格局

Table 2 Distribution patterns of *Rhododendron hainanense* populations on both sides of stream bends at different sampling scales

样带 Transect	尺度 Scale (m)	岸型 Bank type	样本量 Sample size	扩散系数 C	t检验 t test	Cassie指数 Ca	平均拥挤度 m*	丛生指数 I	聚块性指数 m*/m	负二项指数 K	分布型 Pattern
L1	1 × 1	凹岸 Concave	31	2.362	5.275**	21.969	1.424	1.362	22.969	0.046	C
		凸岸 Convex	261	4.464	39.495**	6.636	3.986	3.464	7.636	0.151	C
	2 × 2	凹岸 Concave	31	0.694	-1.187	-4.943	-0.244	-0.306	-3.943	-0.202	R
		凸岸 Convex	261	1.549	6.258**	1.051	1.071	0.549	2.051	0.951	C
	5 × 5	凹岸 Concave	31	0.338	-2.563*	-10.675	-0.600	-0.662	-9.675	-0.094	R
		凸岸 Convex	261	0.394	-6.912**	-1.161	-0.084	-0.606	-0.161	-0.861	R
L2	1 × 1	凹岸 Concave	57	3.735	14.473**	6.046	3.188	2.735	7.046	0.165	C
		凸岸 Convex	89	3.019	13.391**	2.541	2.813	2.019	3.541	0.394	C
	2 × 2	凹岸 Concave	57	1.645	3.415**	1.812	1.002	0.645	2.812	0.552	C
		凸岸 Convex	89	1.982	6.512**	1.412	1.677	0.982	2.412	0.708	C
	5 × 5	凹岸 Concave	57	0.803	-1.044	-0.692	0.088	-0.197	0.308	-1.445	R
		凸岸 Convex	89	0.988	-0.082	-0.028	0.433	-0.012	0.972	-36.098	R
D1	1 × 1	凸岸 Convex	39	2.697	7.395**	6.264	1.967	1.697	7.264	0.160	C
	2 × 2	凸岸 Convex	39	0.704	-1.291	-1.093	-0.025	-0.296	-0.093	-0.915	R
	5 × 5	凸岸 Convex	39	0.307	-3.021**	-5.332	-0.563	-0.693	-4.332	-0.188	R
D2	1 × 1	凹岸 Concave	6	1.238	0.376	1.984	0.358	0.238	2.984	0.504	C
		凸岸 Convex	46	3.320	11.006**	2.522	3.240	2.320	3.522	0.396	C
	2 × 2	凹岸 Concave	6	0.265	-1.163	-8.824	-0.652	-0.735	-7.824	-0.113	R
		凸岸 Convex	46	1.050	0.237	0.078	0.689	0.050	1.078	12.811	C
	5 × 5	凹岸 Concave	6	0.027	-1.539	-8.111	-0.853	-0.973	-7.111	-0.123	R
		凸岸 Convex	46	0.170	-3.935**	-0.902	0.090	-0.830	0.098	-1.109	R
J1	1 × 1	凸岸 Convex	72	3.880	17.158**	6.400	3.330	2.880	7.400	0.156	C
	2 × 2	凸岸 Convex	72	1.768	4.575**	1.706	1.218	0.768	2.706	0.586	C
	5 × 5	凸岸 Convex	72	0.678	-1.918	-0.894	0.038	-0.322	0.106	-1.118	R
J2	1 × 1	凸岸 Convex	50	2.482	7.338**	5.930	1.732	1.482	6.930	0.169	C
	2 × 2	凸岸 Convex	50	0.936	-0.315	-0.320	0.135	-0.064	0.680	-3.122	R
	5 × 5	凸岸 Convex	50	0.173	-4.092**	-3.307	-0.577	-0.827	-2.307	-0.302	R

D1, 吊罗山1号样带; D2, 吊罗山2号样带; J1, 尖峰岭1号样带; J2, 尖峰岭2号样带; L1, 黎母山1号样带; L2, 黎母山2号样带。C, 聚集分布; R, 随机分布。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

D1, No. 1 transect of Mt. Diaoluo; D2, No. 2 transect of Mt. Diaoluo; J1, No. 1 transect of Mt. Jianfeng; J2, No. 2 transect of Mt. Jianfeng; L1, No. 1 transect of Mt. Limu; L2, No. 2 transect of Mt. Limu. C, integration distribution; R, random distribution. C, dispersion index; Ca, cassie index; I, index of clumping; K, negative binomial index; m*, mean crowding index; m*/m, patchiness index; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

表3 弯道上下游海南杜鹃空间分布格局(尺度2 m × 2 m)

Table 3 Distribution patterns of *Rhododendron hainanense* on upstream and downstream of stream bends evaluated as the scale of 2 m × 2 m

样带 Transect	岸型 Bank type	上游/下游 Upstream/downstream	扩散系数 C	t检验 t test	Cassie指数 Ca	平均拥挤度 m*	丛生指数 I	聚块性指数 m*/m	负二项指数 K	分布型 Pattern
L1	凹岸 Concave	上游 Upstream	0.410	-0.590	-39.342	-0.575	-0.590	-38.342	-0.025	R
		下游 Downstream	0.702	-1.096	-3.196	-0.205	-0.298	-2.196	-0.313	R
	凸岸 Convex	上游 Upstream	1.346	2.656**	0.581	0.941	0.346	1.581	1.721	C
		下游 Downstream	1.729	6.124**	1.541	1.203	0.729	2.541	0.649	C
L2	凹岸 Concave	上游 Upstream	0.447	-0.874	-7.368	-0.478	-0.553	-6.368	-0.136	R
		下游 Downstream	1.574	2.868**	0.900	1.211	0.574	1.900	1.112	C
	凸岸 Convex	上游 Upstream	1.154	0.409	0.659	0.389	0.154	1.659	1.518	C
		下游 Downstream	1.837	5.056**	0.724	1.993	0.837	1.724	1.382	C
D1	凸岸 Convex	上游 Upstream	0.493	-1.389	-2.283	-0.285	-0.507	-1.283	-0.438	R
		下游 Downstream	0.759	-0.780	-0.788	0.065	-0.241	0.212	-1.270	R
D2	凹岸 Concave	上游 Upstream	0.297	-0.861	-6.328	-0.592	-0.703	-5.328	-0.158	R
		下游 Downstream	0.219	-0.552	-14.063	-0.726	-0.781	-13.063	-0.071	R
	凸岸 Convex	上游 Upstream	0.730	-0.738	-0.606	0.175	-0.270	0.394	-1.649	R
		下游 Downstream	1.219	0.833	0.263	1.052	0.219	1.263	3.810	C
J1	凸岸 Convex	上游 Upstream	0.861	-0.340	-0.853	0.024	-0.139	0.147	-1.172	R
		下游 Downstream	1.572	3.028**	0.803	1.285	0.572	1.803	1.245	C
J2	凸岸 Convex	上游 Upstream	0.483	-0.896	-7.091	-0.444	-0.517	-6.091	-0.141	R
		下游 Downstream	0.964	-0.164	-0.130	0.240	-0.036	0.870	-7.699	R

表注同表2。

See Table 2 for notes.

表4 不同龄级海南杜鹃空间分布格局(尺度2 m × 2 m)
Table 4 Distribution patterns of different age classes of *Rhododendron hainanense* evaluated at the scale of 2 m × 2 m

样带 Transect	岸型 Bank type	龄级 Age class	扩散系数 C	t检验 t test	Cassie指数 Ca	平均拥挤度 m*	丛生指数 I	聚块性指数 m*/m	负二项指数 K	分布型 Pattern
L1	凸岸 Convex	I	1.260	2.142*	0.948	0.534	0.260	1.948	1.055	C
		II	0.705	-1.723	-2.141	-0.157	-0.295	-1.141	-0.467	R
		III	0.480	-2.112*	-7.648	-0.452	-0.520	-6.648	-0.131	R
		IV	0.498	-1.588	-11.960	-0.460	-0.502	-10.960	-0.084	R
L2	凸岸 Convex	I	0.670	-1.379	-1.172	-0.048	-0.330	-0.172	-0.853	R
		II	0.928	-0.274	-0.307	0.162	-0.072	0.693	-3.253	R
		III	0.590	-1.004	-4.037	-0.308	-0.410	-3.037	-0.248	R
		IV	0.451	-1.228	-6.390	-0.463	-0.549	-5.390	-0.157	R
D1	凸岸 Convex	I	0.616	-1.486	-1.782	-0.168	-0.384	-0.782	-0.561	R
		II	0.386	-0.971	-14.743	-0.573	-0.614	-13.743	-0.068	R
		III	0.243	-0.535	-54.514	-0.743	-0.757	-53.514	-0.018	R
		IV	-	-	-	-	-	-	-	-
D2	凸岸 Convex	I	1.156	0.623	0.283	0.706	0.156	1.283	3.529	C
		II	0.259	-1.386	-5.558	-0.608	-0.741	-4.558	-0.180	R
		III	0.330	-0.820	-10.045	-0.603	-0.670	-9.045	-0.100	R
		IV	0.250	-	-45.000	-0.733	-0.750	-44.000	-0.022	R
J1	凸岸 Convex	I	1.643	3.582**	1.634	1.037	0.643	2.634	0.612	C
		II	0.370	-1.261	-11.206	-0.574	-0.630	-10.206	-0.089	R
		III	-	-	-	-	-	-	-	-
		IV	-	-	-	-	-	-	-	-
J2	凸岸 Convex	I	0.839	-0.646	-1.174	-0.024	-0.161	-0.174	-0.852	R
		II	0.733	-0.706	-4.271	-0.204	-0.267	-3.271	-0.234	R
		III	0.250	-	-180.000	-0.746	-0.750	-179.000	-0.006	R
		IV	0.250	-	-180.000	-0.746	-0.750	-179.000	-0.006	R

表注同表2。
See Table 2 for notes.

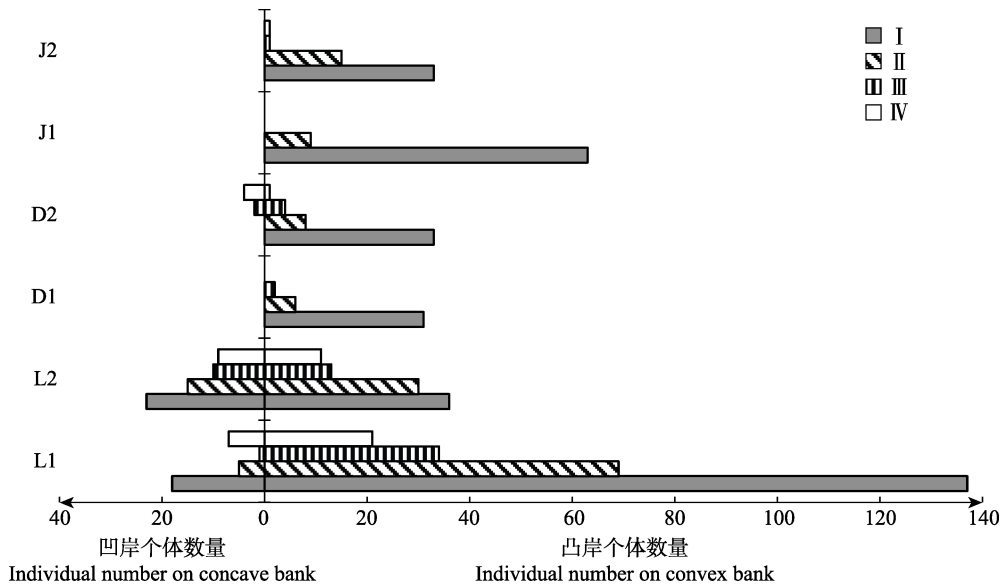


图2 溪流弯道两侧海南杜鹃种群的年龄结构。D1, 吊罗山1号样带; D2, 吊罗山2号样带; J1, 尖峰岭1号样带; J2, 尖峰岭2号样带; L1, 黎母山1号样带; L2, 黎母山2号样带。I, 幼苗; II, 幼树; III, 小树; IV, 大树。
Fig. 2 Age structures of the *Rhododendron hainanense* populations on both sides of stream bends. D1, No. 1 transect of Mt. Diaoluo; D2, No. 2 transect of Mt. Diaoluo; J1, No. 1 transect of Mt. Jianfeng; J2, No. 2 transect of Mt. Jianfeng; L1, No. 1 transect of Mt. Limu; L2, No. 2 transect of Mt. Limu. I, seedling; II, sapling; III, undershrub; IV, large shrub.

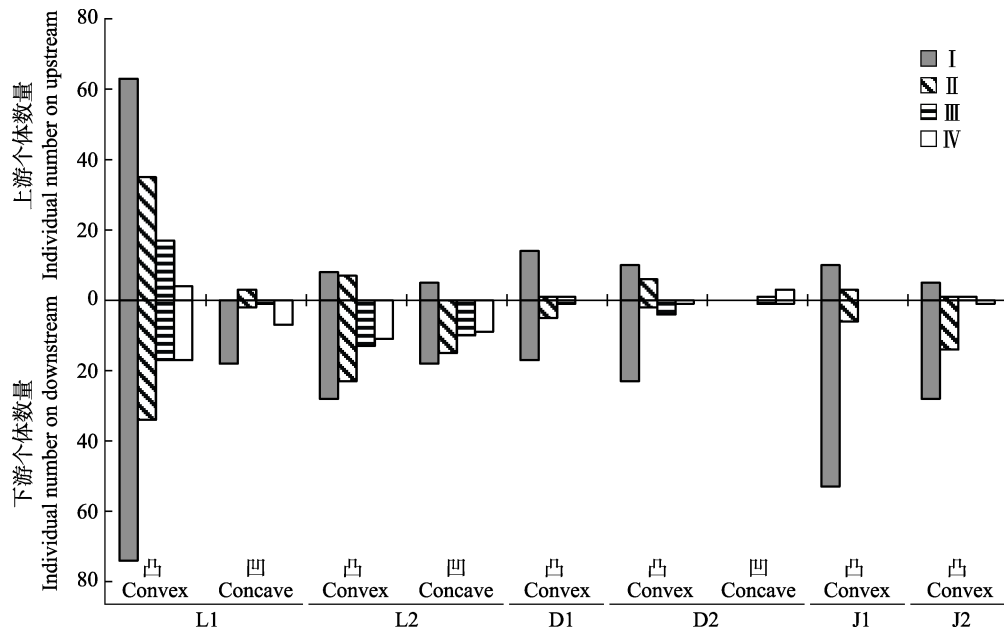


图3 溪流弯道上下游海南杜鹃种群的年龄结构。D1, 吊罗山1号样带; D2, 吊罗山2号样带; J1, 尖峰岭1号样带; J2, 尖峰岭2号样带; L1, 黎母山1号样带; L2, 黎母山2号样带。I, 幼苗; II, 幼树; III, 小树; IV, 大树。

Fig. 3 Age structures of the *Rhododendron hainanense* populations on upstream and downstream of stream bends. D1, No. 1 transect of Mt. Diaoluo; D2, No. 2 transect of Mt. Diaoluo; J1, No. 1 transect of Mt. Jianfeng; J2, No. 2 transect of Mt. Jianfeng; L1, No. 1 transect of Mt. Limu; L2, No. 2 transect of Mt. Limu. I, seedling; II, sapling; III, undershrub; IV, large shrub.

型,且下游各龄级海南杜鹃的个体数量基本都多于弯道上游,种群结构更稳定。凹岸弯道上下游的海南杜鹃种群则出现严重断龄现象,只有L2凹岸下游群体属于增长型,其他凹岸上下游都为衰退型。

3 讨论

3.1 河岸带弯道海南杜鹃种群空间分布格局

在河道形态变化过程中,河岸带植物和河岸之间有相互依存的关系(Corenblit *et al.*, 2007; Camporeale *et al.*, 2013; Curran & Hession, 2013)。河道的形态演化推动了植物群落的扩张(Bertoldi *et al.*, 2011),河岸两侧生态环境的异质性导致河岸带植被呈斑块分布(韩路等, 2013)。海南杜鹃在溪流弯道凸岸数量远多于凹岸,可能与弯道两岸的基质与地形有关(Bendix & Hupp, 2000)。所有样带中,除了黎母山L2的凹岸为沙质河岸,其他样带的凹岸岸边都有大块裸露的岩石,岩石间存在较大的空隙,并且河岸较开阔,起伏不平,与溪流水面的垂直高差较大,不利于植物固着生长;而凸岸多为缓坡,有大量小石头,石头间充满了沙土,植物生长茂密。

弯道内外两岸地形地貌与基质的差异主要是由于河道水流造成的(Bertoldi *et al.*, 2011)。当水流进入弯道上游河段,离心力使凹岸水位比凸岸高,形

成水面横比降,在弯道断面产生横向环流。弯曲河道中,水流不断侵蚀凹岸的泥沙,泥沙和较小的石块在横向环流的作用下从凹岸向凸岸转移,并不断沉积形成浅滩(刘月琴, 2003);而雨季洪水冲落的大岩石在离心力和重力的作用下更容易沉降在凹岸,导致凸岸和凹岸的地貌特征存在明显差异。海南杜鹃性喜河岸带透水性良好的沙土或砂壤土,溪流弯道凸岸的小石块与泥沙在混合沉降后,适合海南杜鹃根系的生长。海南杜鹃繁密的根系和旺盛的分枝生长又反过来增强了河道的防侵蚀能力(Horvath, 2004; Tal & Paola, 2010; Gurnell *et al.*, 2012)。

植物的繁殖体也更容易沉积和聚集在流速较慢、坡度较缓的弯道凸岸(Burkart, 2001; Merritt *et al.*, 2010b)。室内初步实验发现,海南杜鹃种子吸水后可沉入水中,受水流搬运的方式与沙粒相似,海南杜鹃种子可能在横向环流的作用下由凹岸向凸岸转移,逐渐沉积或被原有植物根系拦截在凸岸附近及其下游一带,导致海南杜鹃在溪流弯道凸岸形成聚集分布格局,并且在凸岸下游的聚集强度最大。

海南杜鹃的花期正处海南岛的旱季,果实与种子成熟时间是雨季和台风季节。细小的种子在风、雨、流水的作用下可以实现长距离的扩散,特别是台风导致的溪流山洪成了海南杜鹃种子高效而快速

的传播渠道。这可能是河岸带植物普遍的一种种子扩散适应对策(Drezner *et al.*, 2001; Richardson *et al.*, 2007; Greet *et al.*, 2011; Solari *et al.*, 2016)。

3.2 河岸带弯道海南杜鹃种群年龄结构

溪流弯道不同区域的海南杜鹃群体基本都是幼苗数量远多于龄级较大的个体, 这可能与洪水对海南杜鹃繁殖体的搬运作用有关。一般而言, 沙质土壤不利于植物根系深扎, 幼苗难以在暴雨和山洪中生存(达良俊等, 2004; 魏新增等, 2008; Balke *et al.*, 2013)。在受水流冲刷最严重的凹岸, 海南杜鹃种群结构易呈单峰或间歇峰, 而凸岸下游受到的冲刷强度最小, 泥沙沉积量大, 使凸岸下游形成最适宜海南杜鹃等河岸带植物生长的环境。

海南杜鹃种子在沉积后对凸岸的种群进行更新和补充, 导致凸岸弯顶偏下的海南杜鹃分布密集、呈稳定增长型, 成为该区域灌木层优势种。调查发现, 海南杜鹃在近弯顶位置易形成稳定的以幼苗和小树为主的生长型群体, 距离河岸或弯顶越远, 各龄级个体数量越呈下降趋势, 说明海南杜鹃生长与种子萌发需要较多的水分和光照条件。由于河岸带种内和种间竞争大, 而且年龄越大的个体要承受越多的洪水冲刷(康华靖等, 2007; 黄小波等, 2015), 导致海南杜鹃群体密度和聚集强度随龄级增加而减小。

汛期山洪对河岸的过度侵蚀或横向迁移可能会破坏现有的生态系统(Piégay *et al.*, 2005; Bhuiyan *et al.*, 2010), 但海南杜鹃的许多特性与生活策略有助于植株在激流中减少生物量损失并加快种群恢复。幼苗阶段的海南杜鹃枝条较软, 萌枝能力强, 山洪携带的石块撞击植株后留下的创伤处可萌生新枝及不定根(何东等, 2009; Catford & Jansson, 2014; Garssen *et al.*, 2015)。特别是在经受大岩石的冲击和堆积的凹岸, 龄级较大的海南杜鹃植株萌发新枝与新根的比例较大(Merritt *et al.*, 2010a; Balke *et al.*, 2013); 而在植物生长较茂密的凸岸, 种子沉积较多, 实生苗的更新较多。

因此, 由于山区溪流水流较快, 弯道内外两侧基质与地形差别较大, 海南杜鹃及类似的河岸带植物在局域尺度上就出现了较明显的空间分化格局, 即在弯道内外两侧的植物生长、繁衍及种群年龄结构存在较大差异。这种局域尺度上的差异可能影响到了该植物的种群动态及河岸带的生态过程, 有可

能进一步影响到局域物种相互作用与群落构建, 值得今后的河岸带生物多样性研究给予重视。

致谢 感谢海南大学热带农林学院向文倩、黎母山自然保护区护林员黎炳新、吊罗山自然保护区护林员梁宜文和尖峰岭自然保护区护林员苏红华在野外调查工作中给予的帮助。

参考文献

- Balke T, Webb EL, van den Elzen E, Galli D, Herman PMJ, Bouma TJ (2013). Seedling establishment in a dynamic sedimentary environment: A conceptual framework using mangroves. *Journal of Applied Ecology*, 50, 740–747.
- Bendix J, Hupp CR (2000). Hydrological and geomorphic impacts on riparian plant communities. *Hydrological Processes*, 14, 2977–2990.
- Bertoldi W, Drake NA, Gurnell AM (2011). Interactions between river flows and colonizing vegetation on a braided river: Exploring spatial and temporal dynamics in riparian vegetation cover using satellite data. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36, 1474–1486.
- Bhuiyan F, Hey RD, Wormleaton PR (2010). Bank-attached vanes for bank erosion control and restoration of river meanders. *Journal of Hydraulic Engineering*, 136, 583–596.
- Burkart M (2001). River corridor plants (Stromtalpflanzen) in Central European lowland: A review of a poorly understood plant distribution pattern. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 449–468.
- Burt T, Pinay G, Sabater S (2010). What do we still need to know about the ecohydrology of riparian zones? *Ecohydrology*, 3, 373–377.
- Camporeale C, Perucca E, Ridolfi L, Gurnell AM (2013). Modeling the interaction between river morphodynamics and riparian vegetation. *Reviews of Geophysics*, 51, 379–414.
- Catford JA, Jansson R (2014). Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*, 204, 19–36.
- Corenblit D, Tabacchi E, Steiger J, Gurnell AM (2007). Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews*, 84, 56–86.
- Crosato A (2008). *Analysis and Modelling of River Meandering*. IOS Press, Amsterdam.
- Curran JC, Hession WC (2013). Vegetative impacts on hydraulics and sediment processes across the fluvial system. *Journal of Hydrology*, 505, 364–376.
- Da LJ, Yang YC, Song YC (2004). Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen

- broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 376–384. [达良俊, 杨永川, 宋永昌 (2004). 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型. 植物生态学报, 28, 376–384.]
- Drezner TD, Fall PL, Stromberg JC (2001). Plant distribution and dispersal mechanisms at the Hassayampa River Preserve, Arizona, USA. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 205–217.
- Fang MY, Fang RZ, He MY, Hu LZ, Yang HB, Chamberlain DF (2005). *Flora of China*. Vol. 14. Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing. 438.
- Garssen AG, Baattrup-Pedersen A, Voesenek LACJ, Verhoeven JTA, Soons MB (2015). Riparian plant community responses to increased flooding: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 21, 2881–2890.
- Greet J, Webb JA, Cousens RD (2011). The importance of seasonal flow timing for riparian vegetation dynamics: A systematic review using causal criteria analysis. *Freshwater Biology*, 56, 1231–1247.
- Gurnell AM, Bertoldi W, Corenblit D (2012). Changing river channels: The roles of hydrological processes, plants and pioneer fluvial landforms in humid temperate, mixed load, gravel bed rivers. *Earth-Science Reviews*, 111, 129–141.
- Han L, Wang HZ, Yu J (2013). Research progress and prospects on riparian zone ecology. *Chinese Journal of Ecology*, 22, 879–886. [韩路, 王海珍, 于军 (2013). 河岸带生态学研究进展与展望. 生态环境学报, 22, 879–886.]
- He D, Wei XZ, Li LF, Jiang MX, Yang JY, Yu J (2009). Population structure and dynamics of *Cercidiphyllum japonicum* in riparian zones of the Shennongjia Mountainous Region, central China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 469–481. [何东, 魏新增, 李连发, 江明喜, 杨敬元, 喻杰 (2009). 神农架山地河岸带连香树的种群结构与动态. 植物生态学报, 33, 469–481.]
- He HB, Zhang HJ, Jia GX (2006). Population structure and spatial distribution pattern of *Ammopiptanthus mongolicus* in Dengkou County, Inner Mongolia Autonomous Region. *Scientia Silvae Sinicae*, 42(10), 13–18. [何恒斌, 张惠娟, 贾桂霞 (2006). 磴口县沙冬青种群结构和空间分布格局的研究. 林业科学, 42(10), 13–18.]
- Horvath TG (2004). Retention of particulate matter by macrophytes in a first-order stream. *Aquatic Botany*, 78, 27–36.
- Huang XB, Li SF, Su JR, Su L (2015). Influences of selective cutting on the structure and spatial distribution patterns of a natural population of *Pinus kesiya* var. *langbianensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 8241–8250. [黄小波, 李帅锋, 苏建荣, 苏磊 (2015). 择伐对思茅松自然种群结构和空间分布格局的影响. 生态学报, 35, 8241–8250.]
- Kang HJ, Liu P, Chen ZL, Liao CC, Li CH, Chen WX, Lei ZP (2007). Size-class structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in different habitats. *Scientia Silvae Sinicae*, 43(12), 22–27. [康华靖, 刘鹏, 陈子林, 廖承川, 李成惠, 陈卫新, 雷祖培 (2007). 不同生境香果树种群的径级结构与分布格局. 林业科学, 43(12), 22–27.]
- Li XL, Sun ZY, Li JY, Xu Y, Luo J (2013). Population structure and spatial distribution pattern of *Camellia azalea* in E'huangzhang Nature Reserve of Guangdong, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 2115–2121. [李辛雷, 孙振元, 李纪元, 徐翊, 罗建 (2013). 广东鹅凰嶂自然保护区杜鹃红山茶种群结构与空间分布格局. 应用生态学报, 24, 2115–2121.]
- Liu YQ (2003). Development of research on essential characteristics of meandering rivers. *Pearl River*, (2), 1–4. [刘月琴 (2003). 弯曲型河流基本特性研究进展. 人民珠江, (2), 1–4.]
- Merritt DM, Nilsson C, Jansson R (2010a). Consequences of propagule dispersal and river fragmentation for riparian plant community diversity and turnover. *Ecological Monographs*, 80, 609–626.
- Merritt DM, Scott ML, LeRoy Poff N, Auble GT, Lytle DA (2010b). Theory, methods and tools for determining environmental flows for riparian vegetation: Riparian vegetation-flow response guilds. *Freshwater Biology*, 55, 206–225.
- Millar RG (2000). Influence of bank vegetation on alluvial channel patterns. *Water Resources Research*, 36, 1109–1118.
- Naiman RJ, Decamps H (1997). The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 621–658.
- Piégay H, Darby SE, Mosselman E, Surian N (2005). A review of techniques available for delimiting the erodible river corridor: A sustainable approach to managing bank erosion. *River Research and Applications*, 21, 773–789.
- Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pysek P, Hobbs RJ (2007). Riparian vegetation: Degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13, 126–139.
- Shi YH, Li SP, Liang WH, Song XQ, Tan JH (2010). Germplasm resources of *Rhododendron* in Hainan. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 31, 551–555. [史佑海, 李绍鹏, 梁伟红, 宋希强, 谭金红 (2010). 海南野生杜鹃花属植物种质资源调查研究. 热带作物学报, 31, 551–555.]
- Solari L, van Oorschot M, Belletti B, Hendriks D, Rinaldi M, Vargas-Luna A (2016). Advances on modelling riparian vegetation—Hydromorphology interactions. *River Research and Applications*, 32, 164–178.
- Tal M, Paola C (2010). Effects of vegetation on channel morphodynamics: Results and insights from laboratory experiments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 1014–1028.
- Tu Y (2017). Experimental study of effects of emergent rigid

vegetation on flow and sediment movement in the curved flume. PhD dissertation, China Institute of Water Resources & Hydropower Research, Beijing. (in Chinese). [涂洋 (2017). 挺水植被对弯道水流和泥沙运动影响试验研究. 博士学位论文, 中国水利水电科学研究院, 北京.]

Wei XZ, Huang HD, Jiang MX, Yang JY (2008). Quantitative characteristics and spatial distribution patterns of *Euptelea pleiospermum* populations in riparian zones of the Shennongjia area, central China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 825–837. [魏新增, 黄汉东, 江明喜, 杨敬元 (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, 825–837.]

Zhang PJ, Qing H, Zhang L, Xu YD, Mu L, Ye RH, Qiu X, Chang H, Shen HH, Yang J (2017). Population structure and spatial pattern of *Caragana tibetica* communities in Nei Mongol shrub-encroached grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 165–174. [张璞进, 清华, 张雷, 徐延达, 木兰, 晔霁罕, 邱晓, 常虹, 沈海花, 杨劫 (2017). 内蒙古灌丛化草原毛刺锦鸡儿种群结构和空间

分布格局. 植物生态学报, 41, 165–174.]

Zhang WH, Wang YP, Kang YX, Liu XJ (2005). Spatial distribution pattern of *Larix chinensis* population in Taibai Mt. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 207–212. [张文辉, 王延平, 康永祥, 刘祥君 (2005). 太白山太白红杉种群空间分布格局研究. 应用生态学报, 16, 207–212.]

Zhao ZS, Zheng YQ, Liang JY, Han ZJ, Li ZJ (2016). Spatial distribution pattern of *Populus euphratica* and *P. pruinosa* clonal ramets in Tarim River Basin, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 403–411. [赵正帅, 郑亚琼, 梁继业, 韩占江, 李志军 (2016). 塔里木河流域胡杨和灰叶胡杨克隆分株空间分布格局. 应用生态学报, 27, 403–411.]

Zhen JH, Liu GH (2008). Population structure characteristics of *Tetraena mongolica* in different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1829–1841. [甄江红, 刘果厚 (2008). 不同生境条件下四合木(*Tetraena mongolica* Maxim.)种群结构特征. 生态学报, 28, 1829–1841.]

责任编辑: 曾 波 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答