第 3 集　　高原生物学集刊　　No. 3
1984 年 12 月　　ACTA BIOLOGICA PLATEAU SINICA　　Dec., 1984

矮嵩草草甸美丽风毛菊 (*Saussurea superba*) 空间分布格局的初步研究*

陆国泉　杨福囤　王启基　史顺海
(中国科学院西北高原生物研究所)

植物种群的个体在空间的分布格局是植物种群生态学所关注的一个基本课题。研究分布格局的目的在于定量地描述种群在空间的数量变化，并寻求其能描述这种变化的数学表达式。这对定量地确定生态系统中通过该种群的能流和物流有着重要的意义。

有关植物种群的分布格局的研究，国外的报道早已很普遍，Greig-Smith (1964) 和 Kershaw (1973) 的著作中已有专章予以论述。但国内的研究报道尚不多见，有关青藏高原植物种群空间分布格局的研究基本无人进行。为开展这方面的工作，1982 年 7 月我们在青海海北高寒草甸定位站对草甸上主要植物种群的分布格局作了初步调查，在数据整理中我们发现美丽风毛菊 (*Saussurea superba*) 的分布格局属于随机的 Poisson 分布型。由于随机分布的种群在自然界中并不多见，所以这一发现必然会引起高原生态学者的注意。现将我们对美丽风毛菊所做的工作报道如下：

一、工作地点和方法

1. 工作地点

工作地点位于青海海北定位站气象站西南侧矮嵩草草甸样地内。该地区的自然环境已另文介绍 (杨福囤，1982)。作为初步研究，我们选择植被大体均匀无镶嵌状的地段取样。

2. 取样方法

(1) 系统取样，采用"相邻样方的格子"取样 (Greig-Smith, 1964)。在矮嵩草草甸由于草丛低矮密集，用线绳布置格子时最小格子不宜大，我们选用了 5×5 厘米^{2}的小样方作为基本的最小格子单位，共 512 个。全部格子连接成一个 80 × 160 厘米^{2}的样方，此面积已超过矮嵩草草甸群落的最小面积 50×50 厘米^{2}的 5 倍。然后将每个格子中出现的美丽风毛菊株数记录在印好格子的记录纸上(图 1-a)，用作数据分析。

(2) 随机取样法 (阳含熙，1981)。用线绳在草甸上建立直角坐标系，从 Fisher 数字

* 本项研究蒙夏武平教授鼓励与支持，阳含熙教授、孙儒泳教授审阅文稿，谨致谢忱。

表上得到随机数字确立取样的坐标位置，取样样方大小为 10 × 10 厘米²。每次取样在 200×200 厘米²的样地共 400 个样方中抽取 80 个样方作为一个样本。总共取 20 个样本，抽取样方总数共 1600 个。对每个样本中每个样方内出现的美丽风毛菊株数按 0 株、1 株、2 株、3 株、4 株、5 株共六个等级记载频数，结果见表 2。

二、数据分析和结果

1. 数据分析

由系统取样得来的数据用来分析样方大小变化时美丽风毛菊空间分布格局是否会有变化，是否都符合 Poisson 分布。数据须进一步处理，原始的数据叫做 1 级区组数据，然后合并相邻的两个格子单位的数据得到一个长方形的双单位组，它是原单位大小的两倍，而数量只有一半，这就构成了 2 级区组数据。在 2 级区组的基础上再合并相邻的两个长方形的双单位组得到一个正方形的四单位组，再继续合并又可得到一个长方形的八单位组，等等。一共可得到 10 级区组，从 1 到 10 每级区组分别含有 512、256、128、64、32、16、8、4、2、1 个格子。每级区组格子中所含的美丽风毛菊株数见图 1 a—j。在下面的分析中我们把每级区组中的一个格子看作是一个样方，然后判别各级区组样方中的美丽风毛菊数量的分布型。供判别的标准有两种：

(1) 方差/均值的 t 检验判别法 (Greig-Smith, 1964)

在理论上，方差/均值 = 1　Poisson 分布型

方差/均值 < 1　均匀分布型

方差/均值 > 1　群聚分布型

在统计学上，采用 t 检验来确定方差/均值的实测值与理论预期值 1 的差异显著程度。$t = \frac{\text{实测值} - 1}{\text{标准误}}$。式中标准误 $= \sqrt{2/N-1}$，N 为各级区组中的样方数。在 d=0.05 以下的显著平准上差异不显著则认为符合 Poisson 分布。计算结果列于表 1，可看出美丽风毛菊的分布格局在各区组均基本符合 Poisson 分布。

表 1　各级区组方差/均值的实测值与理论值差异的 t 检验

Table 1　The t-test of the difference between observed value and expected value of variance: mean in each block

区组 Block size	均值 Mean	方差 Variance	方差/均值 Variance/Mean	样方数 N	标准误 Standard error	t 检验 t-test
1	0.271	0.2686	0.9911	512	0.0626	$t = 0.1422$ $t_{0.50} = 0.677$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
2	0.543	0.5472	1.0077	256	0.0886	$t = 0.0869$ $t_{0.50} = 0.677$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
3	1.086	1.0555	0.9719	128	0.1255	$t = 0.2239$ $t_{0.50} = 0.677$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
4	2.172	2.3986	1.1043	64	0.1782	$t = 0.5853$ $t_{0.50} = 0.679$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
5	4.344	5.5877	1.2863	32	0.2540	$t = 1.1272$ $t_{0.20} = 1.310$ $t < t_{0.20}$ $P > 0.20$
6	8.688	12.3625	1.4229	16	0.3651	$t = 1.1583$ $t_{0.20} = 1.341$ $t < t_{0.20}$ $P > 0.20$
7	17.375	20.8393	1.1994	8	0.5345	$t = 0.3731$ $t_{0.50} = 0.711$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
8	34.750	24.2500	0.6978	4	0.8165	$t = 0.3701$ $t_{0.50} = 0.765$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$
9	69,500	84.5000	1.2158	2	1.4142	$t = 0.1526$ $t_{0.50} = 1.000$ $t < t_{0.50}$ $P > 0.50$

							1				1		1						2		1					1	
			1													1	1	1		1	2						
				1			1	1	1						1												
			1			1			1			1	1			1					4			2			
	1		1						1	1		1			1								1		1		1
		1	2			1		1			1			1						1					1		
				1		1		2					1						1				2	1	1		
1	1				1						1	1			1		1				1	1	1				
									1	1				1	1	1	1							1			
	1		1					1	1					2			1		1	1							1
	2				1		1				1		1														
1				1					2		1				2	1							1				
			1	1							1	1			1		2	1				1	1				
1	1	1		1		1	1		1		1			2				1				1					
	1		1			1	1	1					1	1						1							
	1							1		1			1				1		1			1					1

a

				1		1	1				2	1			1
	1								2	1	3				
		1		2	1			1							
	1		1		1		2		1		4		2		
1		1			2	1		1					1	1	1
	3		1	1		1	1				1			1	
		1	1	2			1			1			3	1	
2			1			2		1	1			2	1		
					2			2	2					1	
1	1			1	1			2	1	1	1				1
2			1	1		1	1								
1		1			2	1		2	1				1		
		2				1	1	1	2	1		1	1		
2	1	1	2	1	1		2		1			1			
1	1		1	2			1	1			1				
1				1	1		1		1	1		1			1

b

	1			1		1	1		2	1	5	1			1
	1	1	1	2	2		2	1	1		4		2		
1	3	1	1	1	2	2	1	1			1		1	2	1
2		1	2	2		2	1	1	1	1		2	4	1	
1	1			1	3			4	3	1	1			1	1
3		1	1	1	2	2	1	2	1				1		
2	1	3	2	1	1	1	3	1	3	1		2	1		
2	1		1	3	1		2	1	1	1	1	1			1

c

1		1	2	2	6	1	1
1	2	4	2	2	4	2	
4	2	3	3	1	1	1	3
2	3	2	3	2	1	6	1
2		4		7	2		2
3	2	3	3	3		1	
3	5	2	4	4	1	3	
3	1	4	2	2	2	1	1

d

2	2	5	4	4	10	3	1
6	5	5	6	3	2	7	4
5	2	7	3	10	2	1	2
6	6	6	6	6	3	4	1

e

4	9	14	4
11	11	5	11
7	10	12	3
12	12	9	5

f

15	20	19	15
19	22	21	8

g

35	34
41	29

h

76	63

i

139

j

图 1　a—j 分别表明 1—10 级区组样方中美丽风毛菊株数

Fig. 1　The number of individuals of *Saussurea superba* in the quadrats from block size 1 to 10 showed in a—j respectively

(2) 森下 (Morisita) 指数 I_δ 判别法(伊藤秀之，1977)。

$I_\delta = 1$　　Poisson 分布型

$I_\delta < 1$　　均匀分布型

$I_\delta > 1$　　群聚分布型

$$I_\delta = \frac{Q\sum_{i=1}^{Q} n_i(n_i - 1)}{N(N-1)}$$

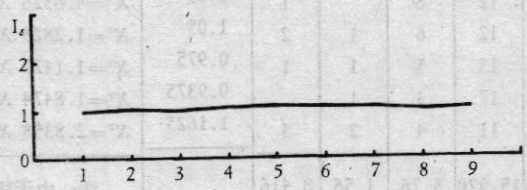
式中　Q 为样方数

N 为个体总数

n_i 为第 i 个样方中的个体数

按上式分别对各级区组计算 I_δ 值，结果见图 2。图形表明美丽风毛菊的分布格局在各级区组均基本符合 Poisson 分布。

Block size	1	2	3	4	5	6	7	8	9
I_δ	0.9609	1.0143	0.9742	1.0476	1.0643	1.0460	1.0101	0.9934	1.0016



区组 block size

图 2　I_δ 值的变化曲线

Fig. 2　The curve of I_δ-value

2. 分析结果

随机取样得来的 20 个样本数据用来验证当样方大小固定在 10×10 厘米²时，是否普遍遵从 Poisson 分布。首先计算样本平均数的均值，用它来近似地看作总体平均数，即 Poisson 分布的唯一参数 λ。然后根据 λ 值安排 Poisson 分布，得其 0 株、1 株、2 株、3 株、4 株、5 株以上各项的理论预期频数值，再与 20 个样本的实测频数作 χ^2 适合性检验。采用 Yates 的矫正公式(贵州农学院主编《生物统计附试验设计》，1980)

$$\chi^2 = \Sigma \frac{\left(|0 - E| - \frac{1}{2}\right)^2}{E}$$

在 $d = 0.05$ 的显著水准上，χ^2 的实测值小于 7.81 (自由度为 3 时 $\chi^2_{0.05}$ 之值) 则认为符合 Poisson 分布。检验结果(表 2)表明 20 个样本皆基本符合 Poisson 分布。

表 2 随机取样样本的实测频数和 χ^2 检验

Table 2 Observed frequency by random sampling and χ^2-test

样本实测频数值 Observed value of sampling	样本号 No.	频数分布 Distribution of frequency						均值 mean value	χ^2 适合性检验 χ^2-test
		0	1	2	3	4	5 株		
	1	24	26	19	7	3	1	1.275	$X^2=1.9127$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	2	26	32	17	4	1		1.025	$X^2=0.8381$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	3	24	35	16	5			1.025	$X^2=1.8038$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	4	30	30	13	5	2		0.9875	$X^2=0.6045$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	5	26	31	14	8	1		1.0875	$X^2=0.2588$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	6	31	33	11	3	1	1	0.9125	$X^2=2.6658$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	7	23	28	18	9	2		1.2375	$X^2=1.6253$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	8	23	36	11	8	2		1.125	$X^2=3.3859$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	9	20	37	15	5	3		1.175	$X^2=3.3437$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	10	31	28	16	1	3	1	1.0	$X^2=1.1300$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	11	34	20	20	5	1		0.9875	$X^2=5.2160$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	12	24	29	13	8	4	2	1.3125	$X^2=4.8979$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	13	21	31	14	9	5		1.325	$X^2=5.5944$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	14	21	35	14	7	2	1	1.2125	$X^2=2.5672$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	15	34	25	13	7	1		0.95	$X^2=2.4309$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	16	36	23	12	8		1	0.95	$X^2=4.6326$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	17	31	28	12	6	1	2	1.05	$X^2=1.2828$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	18	32	28	13	5	1	1	0.975	$X^2=1.1427$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	19	31	28	17	3	1		0.9375	$X^2=1.8474$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
	20	24	36	11	4	2	3	1.1625	$X^2=2.8358$ $X^2_{0.05}=7.81$ $X^2<X^2_{0.05}$ $p>0.05$
理论预期频数值 Expected value		27.016	29.328	15.920	5.76	1.56	0.416	$\lambda=1.0856$	注：由于统计学上的原因，X^2 检验时频数小于 5 的项须合并。
					7.736				

三、讨　论

1. 随机分布的意义　植物种群在空间的分格布局有二种类型：

(1) 非随机分布型，方差/均值≠1，又分两种：(1)规则分布型，方差/均值<1，在自然界中极少见，多见于人工群落；(2) 群聚分布型，方差/均值>1，在自然界普遍存在是绝大多数植物种群的空间分布型。

(2) 随机分布型，在自然界中较为少见。属于这种分布格局的特征是样方中的植物量(株数、盖度或植物重量)是一个随机变量，它的概率分布一般服从 Poisson 分布，这是与非随机分布型的基本差异。因而这种格局是可以用概率统计来处理的，在定量研究植物种群生态中有其独特的意义。例如，一个植物种群在某一特定地区的数量通常是用多度和频度这两种概念来表示的，但它们都不如密度这一概念准确。对同一地区一个种多度的评价常常由于标准不同而因人而异，概念较为含糊。频度使用起来比较方便，但往往存在有不同密度却可得到相同频度的情况，它不能准确反映个体在空间的数量。密度是

精确的概念，但使用不便，为得到密度需要对植物个体计数，颇为费时。当植物种群个体属随机分布（Poisson 分布）时，则频度与密度的数量关系可用下式表示：

$$m = -\log_e\left(1 - \frac{F}{100}\right)$$

式中 m 为密度；F 为频度。

通过频度来换算密度使我们得到一种使用方便并能准确表示个体在空间数量的方法。此关系式（Svedberg（1922），Kylin（1926）和 Greig-Smith，1964）皆提出过（Greig-Smith，1964）。只是由于自然界中绝大多数植物种群都属于非随机分布而使用较少。由于本项研究的对象美丽风毛菊普遍分布于青藏高原嵩草草甸各类草场，又是马、牛、羊较为喜食的牧草，它的分布格局被证实属于随机分布型，必然会为我们确定生态系中通过该种群的物流和能流以及定量的研究它的资源，或通过它的数量变化研究草场的变化带来许多便利之处。

2. 方法问题 验证一个种群在空间的分布是否符合 Poisson 分布须从多方面予以证实。本项研究中的系统取样法能测定样方大小变化时分布格局的变化，但由于 Greig-Smith 的系统取样法代表性差，需要随机取样来补充。随机取样的数据较为可靠，但很花费时间，不可能在每一级区组上都取样。为保证所得结论的可靠性，我们采用了两种取样法和三种判别标准来确定美丽风毛菊的空间分布型。

3. 格局的成因 一个种群的空间格局经验证符合 Poisson 分布，不能看作是数学上的巧合，更重要的是应该从该种群的生物——生态学特性给予合理的解释。植物种群的空间分布型是该种群的繁殖方式和营养生长方式等自身行为同周围的生物和非生物的环境因子互相作用的结果在空间分布上的反映。我们认为美丽风毛菊随机分布的格局成因主要有下面几点：

（1）美丽风毛菊种子的散播最主要是依靠风力。虽然它不像蒲公英的种子能随风飘荡，但每当高寒草甸暖季结束，美丽风毛菊种子成熟之后，高原上的强风将脱落在地的美丽风毛菊枯死的花序头，上面带有成熟的种子吹走。草甸上草丛低矮，大风无所阻挡，尽可能施展威力。可以看到美丽风毛菊的花序头被吹得遍地翻滚，并且很远很远，从而到处播下了它的种子。从概率上讲就是使种子散播到每一个样方的机遇都可能相等，或每一个样方所接受的种子数的概率分布都可能相同。这就使美丽风毛菊种子能随机的分布在草甸上。

（2）美丽风毛菊种子在萌发生长过程中将会遇到激烈的竞争。可以推论，在植被大体属于匀质的地区，竞争的激烈程度会影响到美丽风毛菊的存活率，但一般不会改变它的分布格局。也就是会影响 Poisson 分布参数 λ 的大小，但不改变 Poisson 分布型。

（3）美丽风毛菊虽为多年生草本植物，但在自身的生长过程中极少行营养繁殖，几乎终身都是单株生活。这就保证了它的随机分布格局不存在因营养繁殖而改变的情况，这是相异于莎草、禾草之处。以上三点说明美丽风毛菊的分布格局是生物同环境相互作用的产物，符合生态学的现象，而并非数学上的巧合。当然，这绝不是说我们认为任何地方的美丽风毛菊都是随机分布的。如果上述条件不得以实现，例如在微地形造成的避风区，或草丛较为高大的地区，都不能保证美丽风毛菊种子的随机散播。再有，环境因子有明显镶嵌的地方，也必然会破坏随机分布的格局。此外，草甸上牲畜的采食和鸟类的叨啄，

鼠类造成的鼠洞、鼠丘也会影响风力传播所形成的格局，这种影响愈大其分布格局偏离 Poisson 分布也就愈大。

4. 需进一步探讨的课题 由于格局的成因与环境因子有密切的关系，当环境因子发生梯度变化时，即使植被是匀值的，Poisson 分布参数值 λ 会发生什么变化？有无相关关系？是正相关还是负相关？是线性相关还是非线性相关？都是需要进一步探讨的。此外，在植被明显出现镶嵌的地区，鼠类活动干扰严重的地区，美丽风毛菊的分布格局又将是怎样的也值得探讨。

四、小　结

(1) 本项研究中我们采用了系统取样法和随机取样法，使用方差/均值 t 检验，森下 (Morisita) 指数判别法以及 χ^2 适合性检验证实了美丽风毛菊的空间分布格局属于随机分布型，基本符合 Poisson 分布。

(2) 美丽风毛菊的随机型空间分布格局的成因是：a. 依靠风力传播种子，终身单株生活不行营养繁殖的自身行为；b. 青藏高原的强风，草甸草丛低矮等环境条件的综合作用。

参　考　文　献

杨福囤，1982，青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况。夏武平主编，高寒草甸生态系统，1—8，甘肃人民出版社。

阳含熙、卢泽愚　1981，植物生态学的数量分类方法，386—466，科学出版社。

贵州农学院主编，1980，生物统计附试验设计，农业出版社。

伊藤秀三，1977，群落の组成と構造，113—141，朝倉書店。

Eason, G., C. W. Cales, G. Gettinby, 1980: Mathematics and statistics for the Bio-Sciences, Chichester, Ellis Horwood Limited.

Greig-Smith, P. 1964: Quantitative plant ecology, 2nd edition, 1—19 54—93, London, Butterworth.

Kershaw K. A. 1973: Quantitative and dynamic plant ecology, 2nd edition, London, Edward Arnold.

ON THE PATTERN OF DISTRIBUTION OF *SAUSSUREA SUPERBA* IN *KOBRESIA HUMILIS* MEADOW

Lu Guoquan　Yang Futun　Wang Qiji　Shi Shunhai

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

In order to measure the pattern of distribution of *Saussurea superba*, both systematic and random sampling have been used. By t-test of variance: mean ratio, Morisita index and χ^2 test, the results show that the pattern of distribution of *S. superba* is random. Its distribution is a Poisson distribution.

The causes of random distribution of *S. superba* are:

(1) The hard winds in the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau can randomly bring the seeds of *S. superba* to anywhere.

(2) During the whole life *S. superba* has only one individual plant and doesn't have non-sexual reproduction, so its random pattern wouldn't be changed in its life.