

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2014.11.014

习水自然保护区桫欏种群结构与分布格局研究^①

徐德静¹, 郭能彬², 王鹏鹏¹, 何跃军¹, 穆军³

1. 贵州大学 林学院, 贵阳 550025; 2. 贵州赤水桫欏国家级自然保护区管理局, 贵州 赤水 5647003;
3. 贵州习水自然保护区管理局, 贵州 习水 564600

摘要: 为了更好地了解丹霞地貌桫欏种群动态与分布格局, 根据对桫欏种群的样地调查和数据统计, 将桫欏个体依茎干高度分级, 编制其静态生命表, 绘制存活曲线、危险率函数和死亡密度函数曲线等; 运用 $v/m, k, CA, m^*/m$ 和 C 共 5 种聚集度指标测定其种群的空间分布格局及其动态。结果表明: 现阶段桫欏种群结构为衰退型, 桫欏种群以中龄林为主, 幼株个体数量严重缺失, 种群死亡趋势是生长后期高于生长前期, 在 VI, VII 龄级阶段出现死亡高峰; 种群分布格局近似于随机分布。

关键词: 桫欏; 种群结构; 分布格局; 丹霞地貌

中图分类号: Q948.15⁺7

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2014)11-0093-06

种群结构是种群最基本的特征, 是遗传生态学研究的核心内容^[1], 种群结构及其动态变化规律不仅能反映种群空间上的变动规律, 对阐明生态系统发展、群落结构特征和发展趋势有着极其重要的科学价值^[2-5]。种群分布格局是森林群落中各种维持机制相互作用的最直接反映, 通过其特征分析种群的动态过程及主要的维持机理, 能更好地解释自然群落中生物多样性的维持机制^[6-9]。因此, 研究种群结构和空间分布格局的目的不仅是对种群的水平结构进行定量描述, 更重要的是揭示格局的成因, 阐述种群及群落的动态变化, 为保护措施的制定和恢复重建提供一定的科学依据^[10-13]。

桫欏 *Alsophila spinulosa* 又称树蕨是现今仅存的木本蕨类植物, 被誉为“蕨类植物之王”, 经过第四纪冰川的袭击, 桫欏的生存受到严重的影响, 生境的改变和人为的破坏使得适宜桫欏生长的生境不断减少, 桫欏正处于濒危状态。桫欏科植物的古老性和子遗性, 是研究物种形成与植物地理分布关系及古生物学、古气候学的理想材料, 具有极为重要的科研、经济及文化价值。桫欏幸免于难并且在丹霞地貌内形成群落, 这与桫欏种群结构和分布密不可分, 桫欏种群的结构和分布格局的研究对于揭示桫欏种群与环境间的相互关系, 正确评价种群在群落中的作用和地位具有十分重要的意义, 至今, 有关利用静态生命表和生存分析理论对丹霞地貌桫欏种群结构动态与分布格局的研究鲜有报道。本文以贵州习水自然保护区桫欏种群为研究对象, 分析其种群结构及动态, 探索桫欏种群数量特征, 揭示桫欏群落空间结构特征, 以期对丹霞地貌桫欏种群濒危机制的探索以及群落演替趋势预测、合理保护提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于贵州习水、赤水交界地段的国家级自然保护区长嵌沟童仙溪景区内, 地理位置为 106°09'36"E, 28°31'24"N, 海拔 600~800 m, 属亚热带湿润季风气候, 地貌为侏罗系白垩系紫红色长石石英砂岩、粉砂岩、细砂岩发育形成的丹霞地貌, 土壤类型为紫色砂壤土, 日照充足, 雨量丰富, 年均气温在

① 收稿日期: 2013-07-05

基金项目: 贵州省科技厅社会发展攻关资助项目(黔科合 SY[2010]3040 号)。

作者简介: 徐德静(1987-), 女, 贵州遵义人, 硕士研究生, 主要从事森林生态学及恢复生态学等研究。

通信作者: 何跃军, 教授。

11.3~11.8 ℃之间,年降雨量为 900~1 300 mm,年相对湿度 82%~91%,日均温超过 10 ℃的积温为 3 462.9~5 888.3 ℃,年最高平均气温(7月)为 21.8~28.0 ℃,最低平均气温(1月)为 0.7~7.9 ℃.研究群落为桫欏 *Alsophila spinulosa* + 贵州琼楠 *Beilschmiedia kweichowensis* + 粗糠柴 *Mallostus philippinensis* + 线柱苕苔 *Rhynchotechum obovatum* 群落.

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

在桫欏集中分布区约 3 000 m²范围内选取有代表性的地段建立样地,设置 21 个半径为 6 m 的样圆,每个样圆面积为 113.04 m²,对各样圆内的乔木进行每木检尺,测量树高、胸径、枝下高、冠幅等,其中乔木树种高度小于 3 m 的归入灌木.

1.2.2 龄级划分

鉴于桫欏无径向生长的特征,年龄难以跟踪调查,选用茎干高度作为个体年龄的指标研究其种群动态^[14].本文依据桫欏植株个体高度将种群划分为 10 个级别, $H \leq 1$ m 的植株对应于第 1 龄级, $1 < H \leq 2$ m 的植株对应于第 2 龄级, $2 < H \leq 3$ m 的植株对应于第 3 龄级,以后高度每间隔 1 m 划作一个龄级,统计各龄级株数,编制桫欏种群年龄结构图(H : 树高).

1.2.3 静态生命表编制

采用“空间代替时间”的方法,编制静态生命表^[15-17].

1.2.4 生存分析

为了更好地分析桫欏种群动态变化趋势,阐明其生存规律,本文采用以下 4 个种群生存分析函数^[18-19],即生存率函数 $S(i)$, 积累死亡率函数 $F(i)$, 死亡率密度函数 $f(i)$ 和危险率函数 $\lambda(i)$.

1.2.5 分布格局测定

本文选用以下方法进行桫欏种群分布格局判断和检验^[13, 20-23]: 方差/均值(v/m)的 t 检验法^[15, 20-25]、丛生指数(C)、负二项参数(k)、平均拥挤度(m^*)与聚块性指数(m^*/m)、Cassie 指标(CA)阐明其生存规律.

2 结果与分析

2.1 种群年龄结构分析

种群结构通过不同年龄个体的数量分布状况,反映出种群的数量动态与发展趋势^[21].在设置的 3 000 m²样地内,桫欏种群年龄结构基本为基部缺失、中部较宽、顶部狭窄的分布特征(图 1),反应了幼龄和老龄个体少,以中龄林为主,种群结构极不稳定,呈衰退型.结果发现:桫欏 I~III 龄植株最少,只占总株数的 17%; IV~VI 龄级中树在整个桫欏生活史所占比例达到 71%,表明此龄级阶段所代表的中树龄桫欏占种群的主导地位; VII~IX 龄级植株占总株数的 12%;且 IX 龄级的个体数量最少,仅占总株数的 1.22%.

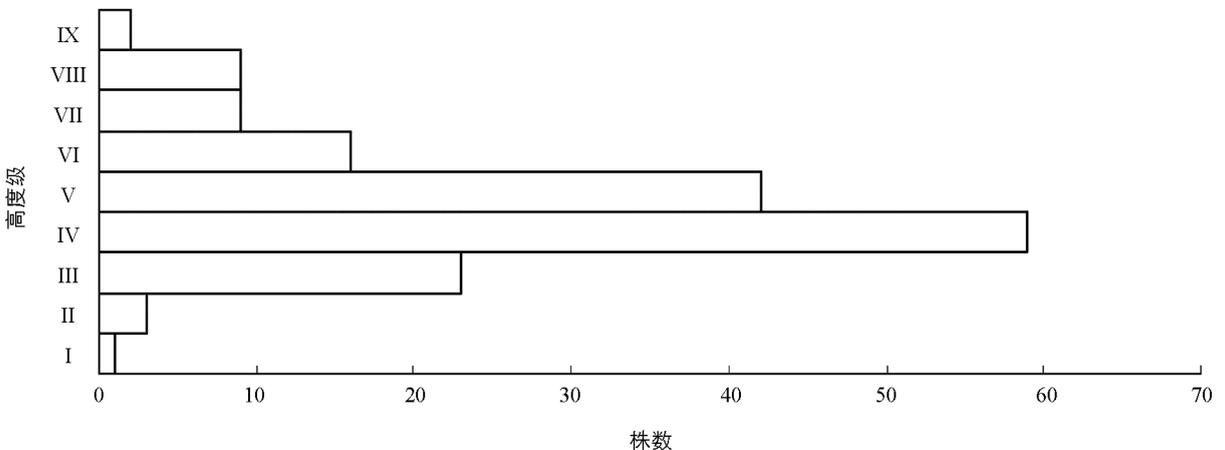


图 1 桫欏种群年龄结构图

2.2 杪椋种群静态生命表与存活曲线分析

平均生命期望(e_x)反映 x 龄级内个体的平均生存能力. 由表 1 可以看出, 杪椋种群生命期望值随高度级增加而逐级递减, 符合种群生物学特性. 同时也可以看出杪椋种群的死亡率(q_x)和致死力(K_x)变化趋势一致, 即在死亡高峰期处出现致死力的极大值, 反映出大的环境选择压力与高死亡率的对应. 在 I 龄级的死亡率最低, 可能缘于该龄级的个体大多数生长在群落下层, 个体间竞争压力小, 随着个体的生长, 死亡率逐渐增加, 但在增大的过程中, 在 VI~VII 龄级死亡率(q_x)最大, 其原因可能是缘于种内和种间竞争的加剧导致其数量锐减, 后期伴随着杪椋进入生理年龄, 种群逐渐衰退.

以存活数量的对数值 $\ln(x)$ 为纵坐标, 以龄级为横坐标绘制杪椋种群存活曲线(图 2), 存活曲线反映出存活数随着径级的增加而减少, 采用两种数学模型对杪椋种群存活曲线 Deevey- II 型和 Deevey- III 型进行检验, 建立其相应模型

$$Nx = 8.431x^{-0.333} \quad F = 11.524 \quad R = 0.7887$$

$$Nx = 8.740e^{-0.102} \quad F = 38.231 \quad R = 0.9192$$

由于指数函数的 F 检验值及相关指数 R 值均大于幂函数模型的 F 检验值和相关指数 R 值, 可以认为, 杪椋种群存活曲线更趋于 Deevey- II 型. 种群生命表和存活曲线从整体上反映了杪椋种群数量动态变化趋势.

表 1 杪椋种群静态生命表

龄级	高度级	a_x	a'_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	0~1	1	40	1 000	150	0.150	925	3 401	3.40	0.163
II	1~2	3	34	850	150	0.176	775	2 476	2.91	0.194
III	2~3	23	28	700	150	0.214	625	1 701	2.43	0.241
IV	3~4	59	22	550	150	0.273	475	1 076	1.96	0.318
V	4~5	42	16	400	150	0.375	325	601	1.50	0.470
VI	5~6	16	10	250	150	0.600	175	276	1.10	0.916
VII	6~7	9	4	100	75	0.750	63	101	1.01	1.386
VIII	7~8	9	1	25	0	0.000	25	38	1.52	0.000
IX	8~9	2	1	25	25	1.000	13	13	0.52	—

2.3 种群生存分析

由图 3 可知, 杪椋种群的生存率单调下降, 积累死亡率单调上升, 二者互补; 生存率曲线和积累死亡率曲线在前 6 个龄级下降或上升幅度都较大, 在第 4 龄级处出现拐点, 生存率锐减, 积累死亡率骤增; 从第 VII 龄级阶段开始, 种群生存率曲线和积累死亡率曲线的升降都比较平缓, 分别呈逐步下降和上升趋势, 说明杪椋种群在此龄级后逐渐进入生理衰老期, 种群呈现衰退的症状.

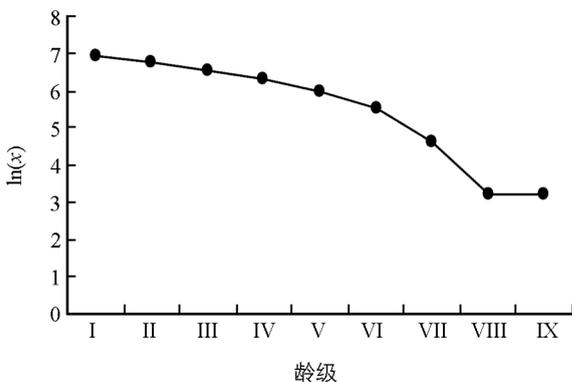


图 2 杪椋种群存活曲线

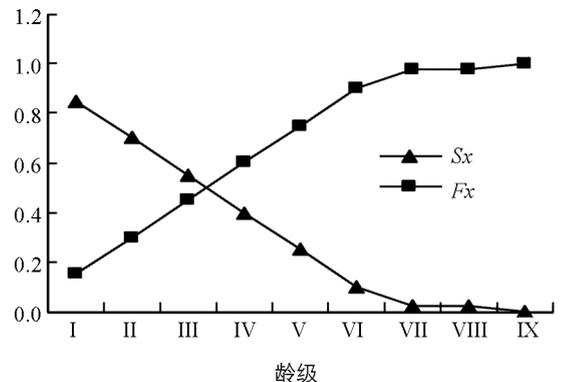


图 3 杪椋种群生存率(S_x)和积累死亡率函数曲线(F_x)

由图 4 可知, 杪椋种群死亡密度和危险率函数曲线的变化情况基本相似, 危险率函数曲线呈单调上升, 以 V 龄级为拐点, 后期上升趋势远远大于前期, 而死亡密度函数曲线在 I 龄级~V 龄级保持稳定, V

龄级之后开始锐减,且在Ⅶ龄级达到最低点。

2.4 桫欏种群空间分布格局

种群分布格局是种群在水平空间上配置或分布状况,是种群生存状态的表现指标^[25]。应用聚集度指数对样地内桫欏种群空间分布格局进行测定,其结果(表 2)表明各项聚集度指标值一致,桫欏种群空间分布格局大体上的趋势是Ⅳ~Ⅴ龄级集群分布,这种集群格局在某种程度上有利于种群形成生长的小环境,同时增强种群对其他植物侵入产生竞争等不利环境的抗性,增加其在群落中的竞争力以及种群对营养空间的占据与巩固^[15]。其他龄级为均匀分布或随机分布。从桫欏种群的整体来看,空间分布格局的类型为随机分布, $v/m = 1.01 \approx 1$, $t = 0.02$, 差异不显著; $k = 1164.33$; $CA = 0$; $C = 0.01 > 0$; $m * / m = 1$, 均表明长嵌沟自然保护区桫欏种群整体为随机分布,种群分布格局和聚集强度的分析结果与桫欏种群数量统计特征相吻合。Ⅰ~Ⅲ龄级植株数量稀少,呈均匀分布和随机分布现象,Ⅳ~Ⅴ龄级个体数量较多,密度相对较大,因此表现为聚集分布,但随着后期个体的生长,种内、种间竞争加剧,不利于一些大型植株生长而最终引起死亡,导致种群空间扩散强烈,同时生理性衰老逐渐增加,对病虫害的抗性逐渐降低,这在一定程度上减少了桫欏的大树株数,从而导致了Ⅵ~Ⅸ龄级均匀分布的形成。

表 2 桫欏种群空间格局分析

龄级	株数/ X	方差/均值 v/m			负二项参数 $/k$	Cassie 指标 $/CA$	聚块性指数 ($m * \cdot m^{-1}$)	丛生指标 $/C$
		V	t	格局				
Ⅰ	1	0.30	-2.22	均匀分布	-11.11	-0.09	0.91	-0.70
Ⅱ	3	0.15	-2.69	均匀分布	-9.17	-0.11	0.89	-0.85
Ⅲ	23	1.48	1.51	随机分布	16.36	0.06	1.06	0.48
Ⅳ	59	16.78	49.89***	聚集分布	0.49	2.02	3.02	15.78
Ⅴ	42	7.48	20.51***	聚集分布	1.20	0.83	1.83	6.48
Ⅵ	16	0.43	-1.80	均匀分布	-13.69	-0.07	0.93	-0.57
Ⅶ	9	0.01	-3.13	均匀分布	-7.88	-0.13	0.87	-0.99
Ⅷ	9	0.01	-3.13	均匀分布	-7.88	-0.13	0.87	-0.99
Ⅸ	2	0.22	-2.48	均匀分布	-9.96	-0.10	0.90	-0.78
总体	164	1.01	0.02	随机分布	1164.33	0.00	1.00	0.01

* $p < 0.01$; ** $p < 0.005$; *** $p < 0.001$.

3 讨论

种群年龄结构分析是揭示种群结构现状和更新策略的重要途径之一,是探索种群动态的有效方法。运用“空间序列代替时间变化”的方法,以大小(高度级)结构代替年龄结构分析桫欏种群的结构特征,研究表明桫欏种群为衰退型,种群存活曲线趋于 Deevey-Ⅱ型。生存率单调下降,累积死亡率单调递增,种群的死亡率与消失率生存率曲线变化趋势基本一致。桫欏在Ⅰ龄级死亡率较低,在Ⅵ~Ⅶ龄级阶段出现死亡高峰。桫欏幼苗阶段Ⅱ~Ⅲ龄级死亡率较高,可能在此期间存在一道较强的环境筛作用,导致个体很难通过而大量死亡;当幼株生长到中树Ⅳ~Ⅴ龄级时成活率较高,中树生长到一定阶段可能缘于种内和种间竞争的加剧导致其数量锐减,后期伴随着桫欏进入生理年龄,种群逐渐衰退。植物濒危过程是生活史各个环节以及竞争力、适应力等综合生存能力与环境因子相互作用的生态过程,要全面地了解种群特征、种群间相互作用及种群与环境间的关系,还需用物种多样性、生态位、种间联结等研究手段进行科学研究,确保这一濒危物种的更新和繁育^[26]。

种群的分布格局是物种与环境长期相互作用的结果,它不仅受物种本身生态生物学特性和竞争排斥的

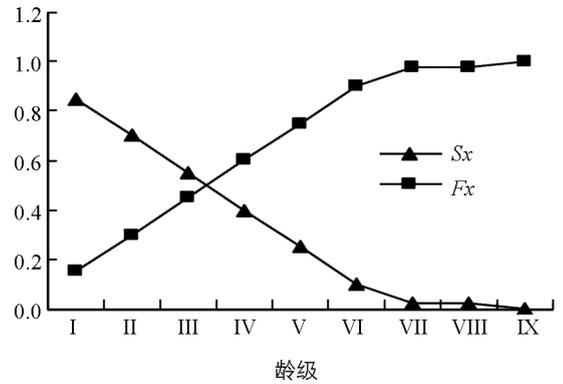


图 4 桫欏种群死亡密度函数(F_x)和危险率函数曲线(λ_x)

影响, 而且与物种的生境条件(包括土壤、地形、地貌)等有密切关系^[27]. 影响杪椋种群特征的主要因子是水分和热量条件, 根据样地调查发现, 长嵌沟童仙溪景区内生境条件较均衡, 水热条件较好, 因此杪椋种群空间分布格局表现为随机分布. 种群密度在某种程度上也影响着种群的分布格局, 种群密度大, 个体间相互拥挤, 易形成集群分布; 而种群密度小, 个体分布分散, 则多表现为随机分布或均匀分布^[27]. 杪椋在幼苗期(Ⅱ~Ⅲ龄级)死亡率高, 幼株密度小, 且老龄化个体较少, 所以在Ⅰ~Ⅲ龄级和Ⅵ~Ⅸ龄级内杪椋表现为均匀分布或随机分布, 杪椋成体数量相对较多且稳定, 而在中龄林阶段杪椋个体数量较多, 种群密度较大, 因此在Ⅳ~Ⅴ龄级内杪椋表现为聚集分布.

杪椋种群的衰退与群落种类的组成与结构有关^[8], 导致濒危植物衰退的原因主要有 2 个: 一是自身适应力、繁殖力低下; 二是外界干扰导致其数量迅速减少^[28]. Norman^[29]认为濒危植物所依赖的生境破碎化可加速其濒危进程. 当前生态旅游是使生境破碎化的主要原因, 会造成自然保护区内杪椋生境的改变, 因此应降低对自然保护区核心区的旅游开发.

参考文献:

- [1] 钟章成. 植物种群生态研究进展 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2001, 26(2): 230—236.
- [2] HOU J H, MI X C, LIU C R, et al. Spatial Patterns and Associations in *Quercus-Betula* Forest in Northern China [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, 15(3): 407—414.
- [3] MASAK T, OTA T, SUGITA H, et al. Structure and Dynamics of Tree Populations with in Unsuccessful Conifer Plantations Near the Shirakami Mountains a Snowy Region of Japan [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 194(1): 389—401.
- [4] 吴晓蕾, 郑豫, 马克平. 北京东灵山地区辽东栎、大叶白蜡和五角枫种群分布格局与动态 [J]. *植物学报*, 2002, 44(2): 212—223.
- [5] 钟章成. 我国植物种群生态研究的成就与展望 [J]. *生态学杂志*, 1992, 11(1): 4—8.
- [6] GREIG S P. *Quantitative Plant Ecology* [M]. London: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [7] 袁春明, 孟广涛, 方向京, 等. 珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布 [J]. *生态学报*, 2012, 32(12): 2866—2872.
- [8] HE F L, DUNCAN R P. Density-Dependent Effects on Tree Survival in an Old-Growth Douglas Fir Forest [J]. *Journal of Ecology*, 2000, 88(4): 676—688.
- [9] PLOTKIN J B, POTTS M D, LESLIE N, et al. Species-Area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2000, 207(1): 81—99.
- [10] 杨宁, 邹冬生, 杨满元, 等. 贵州雷公山秃杉的种群结构和空间分布格局 [J]. *西北植物学报*, 2011, 31(10): 2100—2105.
- [11] 袁素芬, 陈亚宁, 李卫红, 等. 新疆塔里木河下游灌丛地上生物量及其空间分布 [J]. *生态学报*, 2006, 26(6): 1818—1824.
- [12] BORCHSENIUS F, KJAER N P, LAWESSON J E. Vegetation Structure and Diversity of an Ancient Temperate Deciduous Forest in SW Denmark [J]. *Plant Ecology*, 2004, 175(1): 121—135.
- [13] 刘贵峰, 丁易, 臧润国, 等. 天山云杉种群分布格局 [J]. *应用生态学报*, 2011, 22(1): 9—13.
- [14] 宋萍, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物杪椋种群结构与动态研究 [J]. *应用生态学报*, 2005, 16(3): 413—418.
- [15] 林玥, 任坚毅, 岳明. 长白山红桦种群结构与空间分析 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1335—1345.
- [16] 杨慧, 娄安如, 高益军, 等. 北京东灵山地区白桦种群生活史特征与空间分布格局 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(2): 272—282.
- [17] 任青山, 杨小林, 崔国发, 等. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态 [J]. *生态学报*, 2007, 27(7): 2699—2677.
- [18] 谭一波, 詹潮安, 肖泽鑫, 等. 广东南澳岛中华楠种群结构及动态特征 [J]. *生态学杂志*, 2010, 29(10): 1901—1906.
- [19] 张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 等. 龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1146—1156.
- [20] 康华靖, 陈子林, 刘鹏, 等. 大盘山自然保护区香果树种群结构与分布格局 [J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 389—396.
- [21] 李秋爽, 张超, 王飞, 等. 鄂尔多斯高原油蒿种群分布格局对降水梯度的反应 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2105—2110.

- [22] 杨 旭, 于明坚, 丁炳扬. 凤阳山白豆杉种群结构及群落特性的研究 [J]. 应用生态学报, 2005, 16(7): 1189—1194.
- [23] 郑 燊, 杨 蓉, 龙 伟. 荣昌大坝村主要植物群落和植物种群格局分析 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2009, 34(3): 170—178.
- [24] 陈香波, 田 旗, 张启翔. 夏蜡梅种群结构与分布格局研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(1): 66—71.
- [25] 陈小荣, 李 乐, 夏家天, 等. 百山祖亮叶水青冈种群结构和分布格局 [J]. 浙江农林大学学报: 自然科学版, 2012, 29(5): 647—654.
- [26] 尚 进, 李旭光, 石胜友. 重庆涪陵磨盘沟桫欏种群结构与分布格局 [J]. 西南农业大学学报: 自然科学版, 2003, 25(3): 197—199.
- [27] 茹文明, 张桂萍, 毕润成, 等. 濒危植物脱皮榆种群结构与分布格局研究 [J]. 应用与环境生物学报, 2001, 13(1): 14—17.
- [28] 秦远好, 谢德体, 王 壮. 旅游活动对自然保护区游憩地带植物的影响 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2008, 30(10): 105—112.
- [29] ELLSTRAN N C. ELAM D R. Population Genetic: Consequences of Small Popuation Size: Implications for Plant Conservation [J]. Annu Rev Ecol Syst, 1993, 24: 217—242.

Structure and Distribution Pattern of *Alsophila spinulosa* Populations in Danxia Landform in Xishui Nature Reserve

XU De-jing¹, GUO Neng-bin², WANG Peng-peng¹,
HE Yue-jun¹, MU Jun³

1. Forestry College of Guizhou University, Guiyang 550025, China;

2. The Management Bureau of Chishui *Alsophila Spinulosa* National Nature Reserve, Chishui Guizhou 564703, China;

3. The Management Bureau of Xishui National Nature Reserve, Xishui Guizhou 564600, China

Abstract: In order to understand the population structure and distribution pattern of *Alsophila spinulosa* in Danxia landform, a sample plot investigation was conducted in Xishui, Guizhou, in which the *A. spinulosa* trees were graded according to their height. Based on the statistical data, a static life table of this plant species was worked out and their survivorship curve, hazard rate function curve and mortality rate function curve were plotted. Then five aggregation indices (v/m , K , CA , m^*/m and C). were used to determine the spatial distribution pattern and dynamics of the population. The results showed that at the present time the structure of the local *A. spinulosa* population was of the diminishing type, middle age of stand was predominant, and the number of young individuals was very small. The death rate of the population was higher in the later stage than in the earlier stage, and the peak of mortality occurred in height classes VI and VII. The population exhibited a distribution pattern similar to random distribution.

Key words: *Alsophila spinulosa*; population structure; distribution pattern; Danxia landform

责任编辑 夏 娟

