

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.03.020

凤阳山常绿阔叶林优势种木荷的 种群结构与动态

彭辉¹, 周红敏^{2*}, 王宏翔³, 张弓乔⁴

(1. 凤阳山管理处, 浙江 丽水 323000; 2. 龙泉市林业科学研究院, 浙江 龙泉 323700; 3. 广西大学林学院, 广西 南宁 530004; 4. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: [目的] 对木荷 (*Schima superba*) 天然种群的种群结构和动态进行了分析预测, 旨在阐明木荷种群结构与动态的变化规律。[方法] 根据种群静态生命表、存活曲线、时间序列分析等方法, 分析凤阳山保护区木荷种群的数量动态变化。[结果] 木荷种群的年龄结构近似于倒“J”形, 龄级 I 和龄级 II 个体占种群数量的比例较大。木荷种群趋于 Deevey-II 型, 其死亡率和消失率具有相同的变化趋势。在经历 2、4、6、8 个龄级后, 种群个体数量均呈上升趋势。[结论] 木荷种群为增长型种群。种群动态指数和受外界干扰时的动态指数均为正值, 但对外界干扰敏感指数较高, 暗示种群仍面临较大的外界干扰。

关键词: 凤阳山; 木荷; 种群结构; 时间序列

中图分类号: S718.54

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)03-0179-06

种群结构是植物种群的最基本特征, 种群的结构与动态是种群生态学研究的核心之一, 是揭示阐明种群更新与维持机制的关键^[1]。分析种群现实特征并对其未来发展进行预测, 能为该物种及其群落的科学保护及可持续经营提供理论依据。生命表、存活曲线及生存分析等是研究种群结构和动态的重要方法^[2], 其中, 编制静态生命表可以展现种群的动态特征, 利用生存分析函数可以展示种群生存规律^[3], 结合时间序列分析等可以进一步探讨种群生态学过程, 预测其发展的趋势^[4]。

木荷 (*Schima superba* Gardn. et Champ.) 是山茶科 (Theaceae) 木荷属 (*Schima* Reinw.) 的常绿乔木^[5]。木荷习性偏阳, 常与杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 等混交^[6], 是我国亚热带山地最重要的乡土阔叶造林树种和重要的工业用材树种之一。木荷是中亚热带常绿阔叶林的优势树种, 也是常绿阔叶林恢复过程中的先锋树种^[7]。

在常绿阔叶林森林群落稳定和演替过程中扮演重要角色, 但目前关于木荷天然种群在常绿阔叶林演替过程中的生存现状和数量动态研究较少。鉴于此, 本研究以凤阳山常绿阔叶林木荷种群为研究对象, 通过建立静态生命表, 绘制存活曲线, 并结合种群数量动态量化研究及时间序列分析等方法深度剖析木荷种群的更新特征及生态对策, 以期对木荷天然种群进行科学保护, 进而为凤阳山常绿阔叶林植被恢复与重建提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于武夷山系洞宫山脉中段的浙江省龙泉市南的凤阳山-百山祖国家级自然保护区内 (119°06'~119°15' E、27°46'~27°58' N), 面积 151 km²。土壤以黄壤土为主, 地带性植被为中亚热带常绿阔叶林, 植被垂直分布明显。区内年平均气温 12.3 °C, 年日照 1 515.5 h, 平均相对湿度 80%,

收稿日期: 2020-12-03 修回日期: 2022-02-14

基金项目: 浙江省与中国林业科学研究院省院合作林业科技项目 (2020SY04); 国家自然科学基金项目 (31370638); 广西科技基地和人才专项 (桂科 AD20297051)

作者简介: 彭辉, 博士, 高级工程师, 研究方向为天然林经营。E-mail: 370092109@qq.com

* 通讯作者: 周红敏, 硕士, 高级工程师, 研究方向为森林培育。E-mail: 1445060304@qq.com

年蒸发量 1 171.0 mm, 年降水量 2 438.2 mm。保护区内有种子植物 164 科、659 属、1 488 种, 是南方红豆杉 (*Taxus wallichiana* var. *mairei* (Lemée H. Léveillé.) L. K. Fu et Nan Li)、伯乐树 (*Bretschneidera sinensis* Hemsl.) 等 6 种国家一级重点保护植物及多种珍稀濒危植物重要分布区^[8]。

在全面考察的基础上, 依照美国 CTFS (the Center for Tropical Forest Science) 的森林生物多样性监测规范, 在凤阳山典型常绿阔叶林内设立 80 m × 100 m 的固定样地 (海拔 1 300 m, 坡度 20°)。样地内划分为 5 m × 5 m 的小样方进行每木检尺, 调查胸径 (DBH) ≥ 1 cm 的所有乔木树种, 挂牌并记录每棵树的树种、位置坐标 (x, y)、胸径、树高、冠幅等因子; 灌草层记录各物种的高度、盖度、多度等指标。

2 研究方法

2.1 划分木荷种群龄级

在相同的环境条件下, 同一树种的径级和龄级对环境的反应规律具有一致性^[9]。因此, 在木荷种群年龄难以准确获取的情况下, 参照亚热带常绿阔叶林相关研究, 结合凤阳山 0.8 hm² 样地内实际情况^[10], 以径级结构代替年龄结构来分析木荷种群的数量动态变化。按照 DBH 的大小等级, 把径级 I (DBH < 5 cm) 作为幼树, 之后按 DBH 大小以 5 cm 为一级划分 (上限排外), 把径级 II (5 cm ≤ DBH < 10 cm) 作为小树、径级 III - 径级 V (10 cm ≤ DBH < 25 cm) 作为中树、径级 VI - 径级 IX (25 cm ≤ DBH < 45 cm) 作为大树, 共分为 4 个生长阶段^[11]。

2.2 编制静态生命表

因现实中无法对某一种群的生活史进行跟踪分析, 特定时间生命表只能根据同一时间的种群个体径级进行编制, 进而反映世代重叠的年龄动态历程^[12]。在依据自然种群的不同龄级进行分析时, 多因采取空间代替时间、径级代替龄级等会导致死亡率出现负值的情形。大多数研究会将对数据进行均滑处理, 但因此反而忽略了种群真实的生态过程。为此, 本研究采用各龄级实际个体数编制静态生命表, 并绘制种群结构图。计算公式如下:

$$l_x = a_x / a_0 \times 1\,000$$

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

$$q_x = d_x / l_x \times 100\%$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$$

$$T_x = \sum_x^{\infty} L_x$$

$$e_x = T_x / l_x$$

$$k_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$$

$$S_x = l_{x+1} / l_x$$

式中: a_x 是 x 龄级内的个体数, a_0 是 a_x 的初始值, l_x 是在 x 龄级标准化后的存活个体, 一般为 1 000, d_x 和 q_x 是从 x 龄级到 $x + 1$ 龄级间标准化的死亡数和死亡率, L_x 是 x 到 $x + 1$ 龄级的存活个体, T_x 是从 x 龄级起的个体总数, e_x 是 x 龄级的期望寿命值, k_x 是损失度 (消失率), S_x 是存活率。

2.3 拟合存活曲线

种群各龄级个体的存活状况及过程可以通过存活曲线直观反映^[13], 一般以龄级为横坐标, 以实际存活个体数 a_x 和存活个体对数值 $\ln a_x$ 为纵坐标, 绘制种群存活曲线图, 采用 Hett 等^[14] 提出的数学模型, 依据 Deevey 对存活曲线的分类, 若指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 拟合效果好, 存活曲线符合 Deevey II 型描述, 种群中各龄级个体的死亡率相同, 为对角线型。若符合幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 方程, 则存活曲线为 Deevey III 型^[15], 种群中的幼龄个体具有较高的死亡率, 随着龄级增加死亡率降低且稳定。

2.4 量化种群动态

根据陈晓德^[16] 的方法, 以种群两个相邻龄级个体的数量变化指数 (V_n)、种群年龄结构数量动态变化指数 (V_{pi}) 及考虑外部干扰时种群年龄结构动态指数 (V'_{pi}) 等客观准确的量化分析木荷种群的动态变化。公式为:

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

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

式中: V_n 是种群的 n 龄级到 $n + 1$ 龄级个体数量变化动态, V_{pi} 代表整个种群的数量动态变化指数, S_n 和 S_{n+1} 分别是相邻龄级的各组的个体数, k 表示种群的龄级数量, $\max/\min()$ 表示取其极大/极小值, V_n 、 V_{pi} 取值在 $[-1, 1]$ 之间, 取负值、

零、正值时分别表示种群相邻两个龄级间(整个种群)是衰退、稳定、增长的动态变化。当有外部干扰时,用 V'_{pi} 表示整个种群年龄结构动态,其还与龄级数量(k)及各龄级个体数(S_n)相关,则:

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

$$P_{max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)}$$

式中: V'_{pi} 也是衡量随机干扰对种群结构动态影响的指标, V_{pi} 、 V'_{pi} 取负值、零、正值时反映的动态关系与 V_n 相同, P 为种群对外界随机干扰风险的承担概率,当 P 值最大时,才对种群的 V_{pi} 影响最大。

2.5 时间序列模型

本研究中运用时间序列分析中的一次平均推移法,对木荷种群的年龄结构在未来2、4、6、8个龄级发展趋向进行预测^[17],模型为:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k$$

式中: n 为需预测的未来时间年限, t 为龄级, M_t 为未来 n 年时 t 龄级的种群存活数量,是近期的 n 个观测值在 t 时刻的平均值,称为第 n 周期的移动平均, X_k 为当前 k 龄级种群的存活数。

3 结果与分析

3.1 木荷种群年龄结构

本研究样地中共有木荷 692 株,种群密度为

0.086 5 株·m⁻²,幼树和小树的比例较高(图1),占整个种群的 84.97%。小树阶段(径级 II)个体量急剧下降,占整体的 20.8%,表明样地中木荷种群存在激烈的种内和种间竞争,幼龄个体被大量淘汰,只有少数个体能进入下一生长阶段。总体看,木荷年龄结构呈典型“倒 J 形”种群,属于增长型种群。

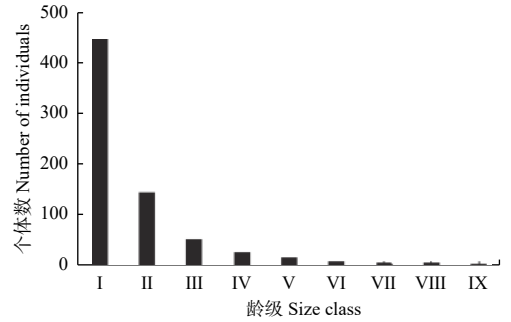


图1 凤阳山木荷种群的龄级结构

Fig. 1 Size class structure of *Schima superba* population

3.2 种群生命表

对木荷种群静态生命表的分析(表1)可知:木荷种群不同龄级个体存活数差别较大,特别是 I-II 龄级,存活个体下降迅速,在环境及竞争因素作用下淘汰了近 68% 的个体。期望寿命(e_x)反映了 x 龄级内种群个体的平均生存能力,木荷种群在 III-IV 龄级期望寿命较高,死亡率较低,在 VII 龄级后个体生命期望值较低。整体上,种群期望寿命虽呈现出小幅波动,但期望值总体偏低,呈下降趋势。木荷种群的死亡率(q_x)和消失率(K_x)二者有相同的变化趋势,均在 VI 径级出现高峰,死亡率为 71.4% 消失率为 1.253,而非呈单调递减趋势。

表 1 木荷种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Schima superba* population

龄级 Size class	径级指标 Diameter class indexes/cm	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
I	0~5	444	1 000	6.908	676	0.676	662	1056	1.056	1.126	0.324
II	5~10	144	324	5.782	207	0.639	221	396	1.222	1.019	0.361
III	10~15	52	117	4.763	59	0.500	88	176	1.500	0.693	0.500
IV	15~20	26	59	4.070	27	0.462	45	88	1.500	0.619	0.538
V	20~25	14	32	3.451	16	0.500	24	43	1.357	0.693	0.500
VI	25~30	7	16	2.758	11	0.714	10	19	1.214	1.253	0.286
VII	30~35	2	5	1.505	0	0.000	5	9	2.000	0.000	1.000
VIII	35~40	2	5	1.505	2	0.500	3	4	1.000	0.693	0.500
IX	40~45	1	2	0.812	—	—	1	1	0.500	0.812	—

3.3 种群存活曲线

存活曲线有 3 种类型，I 型是凸曲线，该类型早期死亡率低，但达到平均生理年龄时，会在短期内个体全部死亡，II 型、III 型分别为直线型和凹曲线型，II 型特征为种群各年龄段死亡率基本相同，III 型是前期种群个体死亡率高，一旦进入某一龄级死亡率低而稳定。因此，分别以实际存活个体数 a_x 和其对数值 $\ln a_x$ 做存活曲线图（图 2）。由图 2 可知： a_x 做的存活曲线图在凹型和直线型之间，

$\ln a_x$ 做图近似于直线型，因此，采用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 方程，进行拟合效果检验，结果见表 2。对比 4 个拟合方程可知：以 a_x 和 $\ln a_x$ 为因变量拟合的指数模型中 F 值和 R^2 均明显高于相应的幂函数模型，因此，认为木荷种群的存活曲线更符合 Deevey II 型描述，这表明木荷种群各龄级具有近乎相同的死亡率，与在静态生命表中的分析一致。

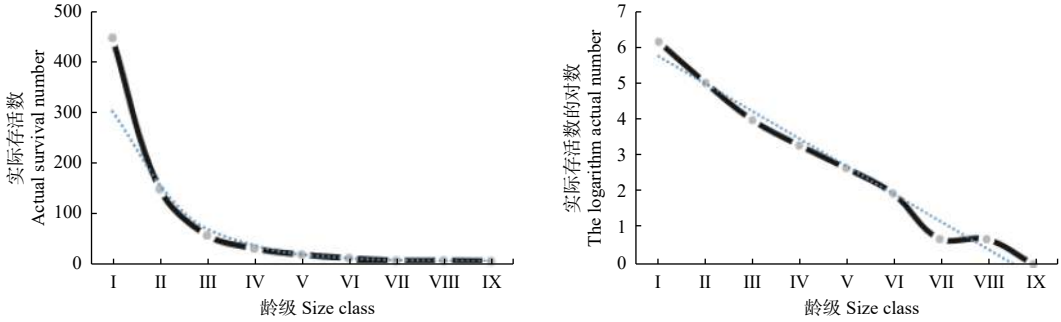


图 2 凤阳山木荷种群的存活曲线

Fig. 2 survival curve of *Schima superba* population

表 2 木荷种群存活曲线方程

Table 2 The equation of survival curve for *Schima superba* population

因变量 Dependent variable	曲线方程 Survival curve	存活曲线类型 Survival type
a_x	$Y = 447.13x^{-1.8608}, R^2 = 0.9947, F = 1318.7, p < 0.0001$	
	$Y = 1309.7e^{-1.0846x}, R^2 = 0.9987, F = 5507.6, p < 0.0001$	Deevey II
$\ln a_x$	$Y = 6.7604x^{-0.7178}, R^2 = 0.8145, F = 30.746, p < 0.001$	
	$Y = 8.3539e^{-0.2267x}, R^2 = 0.9546, F = 147.47, p < 0.0001$	Deevey II

表 3 木荷种群动态变化指数

Table 3 Dynamic index of *Schima superba* population

龄级 Size class	动态指数级 Dynamic index class	动态指数 Dynamic index value/%
I - II	V_1	67.58
II - III	V_2	63.89
III - IV	V_3	50.00
IV - V	V_4	46.15
V - VI	V_5	50.00
VI - VII	V_6	71.43
VII - VIII	V_7	0.00
VIII - IX	V_8	50.00
	V_{pi}	64.12
	V'_{pi}	7.12
	P_{max}	11.11

3.4 种群动态与时间序列

木荷种群相邻龄级数量变化动态指数随着龄级的增大表现不同（表 3），种群动态指数大多为正值，说明种群多数时期属于增长的结构动态，只是在 V_7 时处于稳定阶段， V_{pi} 和 V'_{pi} 均大于 0，说明即使受到外界随机干扰时，种群仍能处于增长状态，但对随机干扰有较高的敏感度。

以各龄级的实际存活数作为基数，以时间序列的一次平均推移法对木荷种群未来 2、4、6、8 个龄级后的存活个体数量进行预测，从表 4 可知：在未来 4 个龄级后，随着时间推移各龄级个体数量均逐渐增加，且增加的趋势增大，其中，在 VI 龄级，个体数量经过 2、4、6 个龄级后分别增加了 57.1%、257.1%、1542.9%，而 VIII 龄级经过 4、6、8 个龄

级后个体增加了2、7.5、42倍。说明今后一段时期的演替过程中,木荷种群仍会在常绿阔叶林中占据优势地位。

表4 木荷种群动态变化指数

Table 4 Time sequence of *Schima superba* population

龄级 Size class	原始数据 Primary data				
	M ₀	M ₂	M ₄	M ₆	M ₈
I	444				
II	144	294			
III	52	98			
IV	26	39	167		
V	14	20	59		
VI	7	11	25	115	
VII	2	5	12	41	
VIII	2	2	6	17	86
IX	1	2	4	7	31

4 讨论

优势物种是塑造群落结构的骨架^[18],对群落的外貌和类型具有重要调控作用。种群结构动态变化规律,反映了其对环境因子的适应^[19]。木荷喜光,种子有种翅,在样地中广泛分布。在凤阳山常绿阔叶林当前的演替阶段中,木荷种群为典型的倒“J”形,属于增长型种群,其中,龄级I和龄级II个体占种群数量的比例较大,说明木荷拥有大量的幼苗储备,这与李立等^[11]的研究结果一致。小树阶段(龄级II)竞争最激烈,个体出现死亡高峰,该阶段植物对其对环境资源,特别是光照、水分、土壤养分及生长空间的需求激增,是更新和演替过程中最敏感的阶段^[20],受Jazen-Connell效应制约,同种个体的竞争激烈,自疏明显,结果为其他物种入侵和定居提供空间,从而提高、维持群落的多样性。

静态生命表及死亡率和消失率的分析结果显示,种群的期望寿命随着龄级增大呈下降趋势但略有波动,死亡率和消失率有着相同的变化趋势,在VI径级出现高峰,可能是因为木荷种群已经开始进入生理死亡年龄阶段。存活曲线更符合Deevey-II型描述,说明外界的干扰可能一直存在,导致种群各年龄段具有相似的死亡率。相邻龄级的动态指

数均大于零($V_7=0$),为正值,说明木荷种群虽有轻微波动但一直处在增长动态变化中,种群动态指数和受外界干扰时的动态指数(V_{pi} 和 V'_{pi})均为正值,说明木荷种群为增长型种群,但对外界干扰敏感指数较高,暗示种群仍面临较大的外界干扰。

时间序列是分析预测种群未来年龄结构的重要手段^[21],研究发现,在经历2、4、6、8个龄级后,木荷种群个体数量均呈现上升趋势,特别是幼龄个体充足是,增长的潜力更大,说明充足的幼苗储备是各龄级个体增加的前提保障,幼苗多则种群增长潜力大。

5 结论

木荷作为中亚热带常绿阔叶林的优势种,对维持群落稳定具有重要意义,与清凉峰保护区木荷稳定型种群相比^[22],凤阳山保护区的木荷种群与古田山木荷种群更相似,均为增长型种群,更新良好。凤阳山木荷种群的年龄结构合理,但是对外界环境变化敏感。一旦环境遭到破坏,必将严重影响到木荷的正常生长发育。因此,必须巩固加强现有的群落结构和生境保护,避免人为干扰造成的破坏。

参考文献:

- [1] Kang D, Guo Y X, Ren C J, et al. Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwuling Mountains, China[J]. Scientific Reports, 2014, 4(1): 6873.
- [2] 舒琪,胡璇,徐瑞晶,等.海南岛甘什岭青梅种群结构与动态[J].林业科学,2020,56(5):160-167.
- [3] 杨凤翔,王顺庆,徐海根,等.生存分析理论及其在研究生命表中的应用[J].生态学报,1991,11(2):153-158.
- [4] 姜在民,和子森,宿昊,等.濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征[J].生态学报,2018,38(7):2471-2480.
- [5] 姚甲宝,曾平生,袁小平,等.间伐强度对木荷-萌芽杉木中龄混交林生长和林分结构的影响[J].林业科学研究,2017,30(3):511-517.
- [6] 周红敏,何必庭,彭辉,等.萌生杉木林空间结构特征研究[J].林业科学研究,2015,28(5):686-690.
- [7] 宋永昌.中国常绿阔叶林[M].北京:科学出版社,2013.
- [8] 胡绍庆,丁炳扬,陈征海.浙江省珍稀濒危植物物种多样性保护的关键区域[J].生物多样性,2002,10(1):15-23.
- [9] Wu J X, Zhang X M, Deng C Z, et al. Characteristics and dynamics analysis of *Populus euphratica* populations in the middle reaches of Tarim River[J]. Journal of Arid Land, 2010, 2(4): 250-256.

- [10] 徐学红, 于明坚, 胡正华, 等. 浙江古田山自然保护区甜槠种群结构与动态[J]. 生态学报, 2005, 25 (3): 645-653.
- [11] 李立, 陈建华, 任海保, 等. 古田山常绿阔叶林优势树种甜槠和木荷的空间格局分析[J]. 植物生态学报, 2010, 34 (3): 241-252.
- [12] 赵阳, 齐瑞, 焦健, 等. 瓯海-则岔地区紫果云杉种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2018, 38 (20): 7447-7457.
- [13] 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 等. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态[J]. 应用生态学报, 2014, 25 (11): 3125-3130.
- [14] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [15] 赵阳, 刘锦乾, 陈学龙, 等. 洮河上游紫果云杉种群结构特征[J]. 植物生态学报, 2020, 44 (3): 266-276.
- [16] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 1998, 18 (2): 214-217.
- [17] 肖宜安, 何平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态[J]. 植物生态学报, 2004, 28 (2): 252-257.
- [18] 刘郁, 李琪安, 刘蔚秋, 等. 深圳围岭公园植被类型及主要植物群落分析[J]. 中山大学学报:自然科学版, 2003, 42 (z2): 14-22.
- [19] 秦爱丽, 马凡强, 许格希, 等. 珍稀濒危树种峨眉含笑种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2020, 40 (13): 4445-4454.
- [20] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 等. 大别山五针松种群结构及动态研究[J]. 长江流域资源与环境, 2016, 25 (1): 55-62.
- [21] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析[J]. 生物多样性, 2004, 12 (3): 361-369.
- [22] 柳新红, 李因刚, 沈国春, 等. 清凉峰自然保护区木荷种群结构研究[J]. 林业科学研究, 2011, 24 (1): 28-32.

Structure and Dynamic Characteristics of *Schima superba* Populations in Evergreen Broad-leaved Forest in Fengyangshan Mountain

PENG Hui¹, ZHOU Hong-min², WANG Hong-xiang³, ZHANG Gong-qiao⁴

(1. Fengyangshan National Reserve, Lishui 323000, Zhejiang, China; 2. Longquan Research Institute of Forestry, Longquan 323700, Zhejiang, China; 3. College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, Guangxi, China; 4. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To evaluate the population dynamics of *Schima superba* in Fengyangshan Mountain. [Method] This study established a static life table, depicted survival curves and made predictions with a time-sequence model, based on a field investigation in a 0.8ha evergreen broad-leaved forest plot. [Result] The age structure was in an inverse-J shape, and mainly aggregated on size class I and size class II. The population approximately tended to the Deevey-II type, which grew stably at present stage. Both the mortality and disappearance rate curves exhibited the same trend. Time sequence predictive analysis showed that the number of *Schima superba* individuals increased after the 2,4,6,8 size classes, the population showed an increasing trend. [Conclusion] The population dynamic index $V_{pi} > 0$ and $V'_{pi} > 0$ indicated that the *Schima superba* population belonged to the growth type. However, the population is relative sensitive to disturbance, indicate the population affected mainly by environmental factors.

Keywords: Fengyangshan Mountain; *Schima superba*; population structure; time sequence

(责任编辑: 张 研)