

武夷山米槠种群生命表分析

毕晓丽 洪伟 吴承祯 闫淑君

(福建农林大学林学院, 福建 南平 353001)

摘要: 根据武夷山国家级自然保护区米槠种群的调查材料, 编制其静态生命表, 进行生存分析。通过绘制亏损率曲线、存活曲线、死亡率曲线、生存函数曲线, 分析种群数量动态变化。结果表明, 米槠种群有1个死亡高峰, 出现在II龄级的年龄阶段; 存活曲线趋于Deevey-III型; 引入生命表中的几个函数能较好地说明种群的结构和动态变化。

关键词: 种群; 生命表; 存活曲线; 米槠

中图分类号: Q948.121

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2001)03-0243-05

LIFE TABLE ANALYSIS OF *CASTANOPSIS CARLESII* POPULATION IN WUYISHAN

BI Xiao-li HONG Wei WU Cheng-zhen YAN Shu-jun

(Forestry college, Fujian Agriculture and Forestry University, Nanping 353001, China)

Abstract: Based on the data on *Castanopsis carlesii* population in Wuyishan Nature Reserve, Fujian, the curves of lose rate, survival, mortality rate, and survival function of the population were made for static life table to analyse the population dynamics. The population had a peak of mortality at II age class, and survival curve of the population belongs to the type III of Deevey, representing that the mortality rate of young individuals was high and was followed by a low and stable mortality. The functions used in static life table could well explain the structure and dynamics of *Castanopsis carlesii* population.

Key words: Population; Life table; Survival curve; *Castanopsis carlesii*

种群生态学是研究现代生态学各层次间的联结和枢纽。种群动态是种群生态学的核心, 是研究种群大小或数量的规律。种群数量变动和空间分布规律是种群生态学的主要研究任务, 其中许多方法和理论日益成熟, 如各种取样调查方法、空间分布格局的各种模型的提出、植物种群调节中的自然稀疏与 $-3/2$ 幂定律等等, 这些理论和方法大大推动了种群数量动态的研究。生命表和存活曲线是进行种群统计和研究种群数量动态变化的重要工具, 生命表结构分析是解释种群变化的前提, 而生命表结构又是这一分析的首要工作^[1], 存活曲线是常见而又直观的方法。通过对种群生命表的编制可得死亡率、亏损率等重要参数, 从而可为种群数量统计提供更多的信息。米槠 (*Castanopsis carlesii*) 又称小红栲、小叶槠, 是我国东部湿润亚热带地区常绿阔叶林中重要树种之一, 分布于长江以南各省区, 在福建省的分布以闽北、闽东为最多, 性喜温暖湿润^[2]。有关武夷山地带性植被米槠

林的生态学研究甚少,而其生命表分析则更鲜见报道^[3,4]。本研究利用“空间代时间”、“横向导纵向”的方法编制武夷山米楮种群的静态生命表,以探讨米楮林米楮种群的数量动态变化。

1 研究区概况

福建省武夷山国家级自然保护区位于福建省武夷山、建阳、光泽、邵武四县(市)交界处,北部与江西省毗连。地处北纬 $27^{\circ}33'$ – $27^{\circ}54'$,东经 $117^{\circ}27'$ – $117^{\circ}51'$,总面积 $56\,527\text{ hm}^2$ 。它是世界同纬度现存面积最大,保存最完整的中亚热带森林生态系统。区内自然资源丰富,保存有完好的地带性常绿阔叶林群落,1979年被国务院列为国家重点自然保护区。它是东南亚大陆生物多样性最丰富的地区,被中外生物学家誉为“绿色翡翠”,“昆虫世界”等,是具有全球生物多样性保护意义的地区,在《中国生物多样性行动计划》中,被确定为最优先保护的生物多样性热点之一。1987年9月加入联合国教科文组织“人与生物圈”计划的国际生物圈保留地网。

本区气候属于典型的亚热带季风气候,年平均气温在 8.5 – 18°C 之间,极端最低温 -15°C ,年降水量一般为 $1\,486$ – $2\,150\text{ mm}$,年蒸发量 $1\,000\text{ mm}$ 左右,相对湿度 78% – 84% ,无霜期 253 – 272 d 。土壤类型主要有红壤、黄红壤、黄壤和山地草甸地,其中红壤基本上分布在海拔 700 m 以下,黄红壤分布于 700 – $1\,050\text{ m}$,黄壤分布于海拔 $1\,050$ – $1\,900\text{ m}$,山地草甸土分布在 $1\,900\text{ m}$ 以上,土壤呈酸性。米楮林分布于海拔 600 m 以下的山谷,缓林地,群落成分由丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、南岭栲(*C. fordii*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、木荷(*Schima superba*)、红楠(*Machilus thunbergii*)等树种组成。群落外貌浅、深绿色相间,林冠波状起伏^[5]。

2 研究方法

2.1 调查方法

在自然保护区内选择未受人为干扰的原始状态下的米楮种群为研究对象,在具代表性的米楮分布地段设置4个 $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ 的样地进行群落调查,同时对每一样地的灌木层采用 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$,草本层采用 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 的样方进行灌草层植被调查。每一样地挖3个土壤主剖面 and 2个辅剖面,详细记载土壤情况并取土样带回室内分析。对样地内所有物种进行每木检尺(起测径级 $>4\text{ cm}$),记录其树高、胸径、冠幅等指标及胸径 $<4\text{ cm}$ 的幼苗、幼树的株数,并记录整个样方的植被情况和生境条件。

2.2 年龄结构分析

树木生长周期长,不可能追踪所有的个体生长周期,故通过现实不同年龄阶段的个体数量来推测种群时间上的动态过程。但由于测定每一种群个体年龄较困难,故采用空间代时间的方法,即将林木依胸径大小分级,每级间隔 4 cm , 0 – 4 cm 为一径级, 4 – 8 cm 为二径级……,而把树木径级从小到大的顺序看作时间顺序关系,第一径级对应I龄级,第二径级对应第II龄级,以此类推,统计各龄级株数,编制米楮种群静态生命表,进而分析其动态变化。

2.3 生命表编制

特定时间生命表一般包含如下内容: x —单位时间年龄等级的中值; a_x —在 x 龄级内现有个体数; l_x —从 x 龄级开始时标准化存活个体数(一般转化为1000); d_x —从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数; q_x —从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率; L_x —从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的个体数; T_x —从 x

龄级到超过x龄级的存活个体总数; e_x —进入x龄级个体的生命期望寿命; K_x —亏损率(损失度)^[5]。

表中各项都是相互关联的, 可以通过实测值 a_x 或 d_x 求得, 其关系如下:

$$l_x = a_x / a_0 \times 1000; d_x = l_x - l_{x+1}; q_x = d_x / l_x \times 100\%; L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2; T_x = \sum_x L_x; e_x = T_x / l_x; K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$$

同时引入生存分析中的4个函数项目于米槠种群生命表栏目中, 即生存函数S(t)、积累死亡率函数F(t)、死亡密度函数f(t)、危险率函数 $\lambda(t)$ ^[6-8]。

$$\hat{S}_i = \hat{p}_1 \hat{p}_2 \wedge \hat{p}_i \quad (\hat{p}_i \text{ 为存活频率}), \hat{F}_i = 1 - \hat{S}_i, \hat{f}(t_i) = \frac{\hat{S}_{i-1} - \hat{S}_i}{h_i} = \frac{\hat{S}_{i-1} \hat{q}_i}{h_i} \quad (h_i \text{ 为区间长度}, \hat{q}_i \text{ 为死亡频率})$$

$$\hat{\lambda}(t_i) = \frac{\hat{f}(t_i)}{\hat{S}(t_i)} = \frac{2\hat{q}_i}{h_i(1+\hat{p}_i)}$$

3 结果和分析

3.1 生命表编制

3.1.1 生命表数据的处理

由于静态生命表用同一时期收集到的种群所有个体的径阶编制而成, 它反映了多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间, 而不是对同生种群的全部生活史追踪^[9], 在生命表中会出现死亡率为负的情况^[10], 因此本文采取匀滑技术^[10]进行处理。经匀滑修正后得 a_x (表1), 再据此编制出米槠种群特定时间的生命表。

表1 米槠种群静态生命表

Table 1 Static life table of *Castanopsis carlesii* population

龄级 Age class	径级 DBH (cm)	组中值 Mean value	存活数 Survival individuals	$a_x^{1)}$	$l_x^{2)}$	$\ln l_x$	$d_x^{3)}$	$q_x^{4)}$	$L_x^{5)}$	$T_x^{6)}$	$e_x^{7)}$	$K_x^{8)}$
I	0-4	2	113	88	1000	6.908	375	0.375	813	1979	1.979	0.470
II	4-8	6	40	55	625	6.438	375	0.600	438	1166	1.866	0.917
III	8-12	10	12	22	250	5.521	68	0.272	216	728	2.912	0.291
IV	12-16	14	16	16	182	5.204	46	0.313	159	512	2.813	0.317
V	16-20	18	12	12	136	4.913	34	0.250	119	353	2.596	0.290
VI	20-24	22	7	9	102	4.613	22	0.216	91	234	2.294	0.241
VII	24-28	26	7	7	80	4.382	12	0.150	69	143	1.788	0.339
VIII	28-32	30	10	5	57	4.403	12	0.211	51	74	1.298	0.236
IX	32-36	34	1	4	45	3.807			23	23	0.511	

1) Survival individuals in x age class; 2) Standard survival individuals in x age class; 3) Mortality individuals from x to x+1 classes; 4) Mortality rate from x to x+1 classes; 5) Survival individuals from x to x+1 classes; 6) Total survival individuals from x age class to above x age class; 7) Expected survival time in individuals of x class; 8) Lose rate

3.1.2 生命表编制

以匀滑技术处理后得到的 a_x 值, 根据静态生命表的编制方法和生存分析理论编制米槠种群静态生命表和生存分析函数值表(表1、2)及亏损率曲线(图1)^[6-8]。损失度在II龄级最大, 其后上下波动变化幅度较小。

表2 4个函数值的估算

Table 2 Estimated value of the survival functions

龄级 Age class	径级 DBH (cm)	组中值 Mean value	$S_1^{(1)}$	$F_1^{(2)}$	$f(t)^{(3)}$	$\lambda(t)^{(4)}$
I	0-4	2	0.625	0.375	0.094	0.150
II	4-8	6	0.250	0.750	0.094	0.376
III	8-12	10	0.182	0.818	0.017	0.093
IV	12-16	14	0.136	0.864	0.009	0.066
V	16-20	18	0.102	0.918	0.006	0.059
VI	20-24	22	0.080	0.920	0.006	0.075
VII	24-28	26	0.057	0.943	0.003	0.053
VIII	28-32	30	0.045	0.955	0.011	0.244
IX	32-36	34	0.000	1.000	0.000	0.000

1) Survival rate function; 2) Accumulated mortality rate function;

3) Mortality density function; 4) Hazard rate function

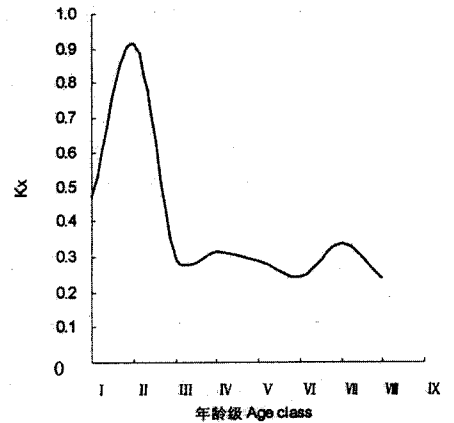
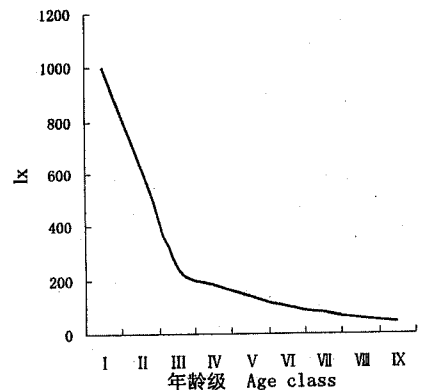
3.2 存活曲线绘制

本文以存活量 l_x 为纵坐标,以径级相对的年龄级作横坐标,作存活曲线图(图2)。Peal(1923)在对死亡率进行分类时,首先提出了种群存活曲线。Deevey(1947)随后把存活曲线分成三型: I型(又称a型)存活曲线呈凸型,表示种群的大多数个体均能实现其平均的生理寿命,在达到平均寿命时节,几乎同时死亡; II型(又称b型)存活曲线呈对角线型,表示各龄级具有相同的死亡率; III型(又称c型)存活曲线呈凹型,表示幼体死亡率高,以后的死亡率低而稳定^[11]。据Deevey的划分,由图得知,本研究中的米楮种群的存活曲线应属于III型,存活曲线反映了米楮种群整体的数量动态的变化趋势及结构特征。从图2可以看出米楮种群幼年存活值较高, II龄后存活数量迅速下降,此后趋于稳定。

以死亡率为纵坐标,以径级相对的龄级为横坐标,作死亡率曲线图(图3),反映米楮种群死亡率的动态变化。从图3中可以看到II龄级时死亡率出现最高峰,只有25%的幼树进入下一阶段,此后动态变化趋于平衡。这可能是由于米楮结实丰富,幼苗耐庇荫,常出现稠密的幼林,而在I龄级后幼苗已发育成幼树,又由于米楮喜温暖湿润的环境,这时对水分需求量大,竞争强度加大,因此死亡率升高,但是随着树木进入成熟期,在与其他树种的竞争时,常处于优势的位置,而保持相对稳定的生长。

3.3 生存函数曲线绘制

引入生存分析中的4个函数,以函数值为纵坐标,以径级相对的年龄级为横坐标作图(图4)。由图得知,生存率函数单调下降,累积死亡率函数单调上升,且这2个函数的变化幅度均为前期大于后期,说明米楮种群幼年死亡率高,长成之后,种群趋于平衡稳定。由3个曲线图(图1、3、4)可以看出亏损率曲线、死亡率曲线和危险率函数曲线变化趋势相似。

图1 米楮种群的亏损率(K_x)曲线Fig. 1 Lose rate (K_x) curve of *Castanopsis carlesii* population图2 米楮种群的存活曲线(l_x)Fig. 2 Survival curve (l_x) of *Castanopsis carlesii* population

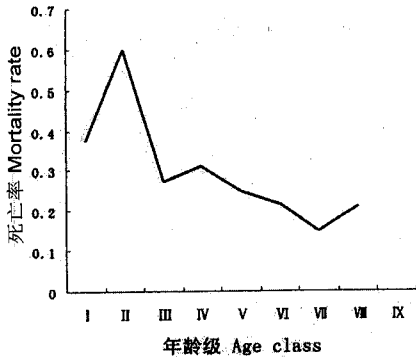


图 3 米槠种群死亡率曲线

Fig. 3 Mortality rate curve of *Castanopsis carlesii* population

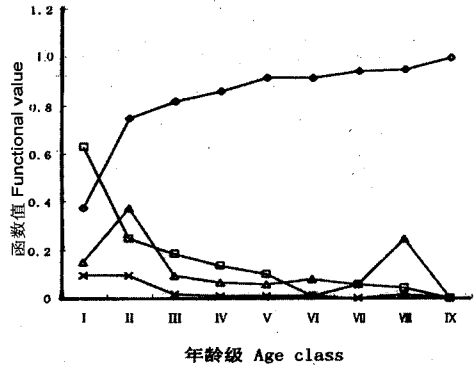


图 4 米槠种群生存函数曲线

Fig. 4 Functional value curve of *Castanopsis carlesii* population

□ S_t ; ◇ F_t ; × $f(t)$; △ $\lambda(t)$ For symbols see Tab. 2

4 讨论

米槠种群生命表分析表明,米槠种群死亡最高峰出现在 II 龄级阶段,米槠种群的存活曲线属于 Deevey-III 型曲线。

新引入生命表栏目中的几个函数能很好地说明种群的结构和动态变化。生存函数与积累死亡率函数、死亡密度函数及危险率函数之间是相互换算的,因此在实际中可按具体情况选择使用。生存分析函数曲线同存活曲线相比,是任意时间(龄级)的函数,其描述实际情况较存活曲线更直观、具体。危险率函数曲线、死亡率曲线同亏损率曲线变化趋势相似,都是前期变化幅度大,后期变化幅度小。根据米槠种群特定的生存数据,可对生存函数(或其他相关函数)进行估计和检验,说明生存函数在米槠种群生命表分析中有着很高的实际应用价值。

本文缺少米槠解析木材料,只能以径级代替龄级进行生命表分析。在原始状态下,米槠种群在空间上分布的各个不同大小等级能够代表时间上的顺序发生的不同等级水平,即米槠种群基面积的空间分布可以看成是种群以时间顺序发生的各个阶段具有的基面积水平,这就是用“空间序列”代替“时间序列”的基本思路^[13]。

参考文献:

- [1] 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析 [J]. 应用生态学报, 2000, 11 (3): 333-336.
- [2] 《福建森林》编辑委员会. 福建森林 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1993, 43-47.
- [3] 洪伟, 吴承祯. Shannon-Wiener 指数的改进 [J]. 热带亚热带植物学报, 1999, 7 (2): 120-124.
- [4] 陈建忠. 武夷山米槠种群数量动态研究 [J]. 福建林学院学报, 1996, 16 (4): 370-374.
- [5] 何建源. 武夷山研究 [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 1994, 56.
- [6] 祝宁, 臧润国. 刺五加种群生态学的研究 II. 刺五加的种群统计 [J]. 应用生态学报, 1994, 5 (2): 237-240.
- [7] Silvertown J W. 祝宁, 王义弘, 陈文斌译. 植物种群生态学导论 [M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1987, 19-74.
- [8] 冯士雍. 生存分析 I [J]. 数学的实践与认识, 1982, (3): 72-80.
- [9] 冯士雍. 生存分析 II [J]. 数学的实践与认识, 1982, (4): 64-74.
- [10] 冯士雍. 生存分析 III [J]. 数学的实践与认识, 1983, (1): 70-76.
- [11] 江洪. 云杉种群生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1992, 7-139.
- [12] 苏智先, 王仁卿. 生态学概论 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1993, 41-44.
- [13] 曹广侠, 林璋德. 云冷杉林建群种的种群优势增长动态研究 [J]. 植物生态学与地植物学学报, 1991, 15 (3): 207-215.