

安徽琅琊山青檀种群数量动态

张兴旺¹，张小平²，郭传友¹，丁建华¹ (1. 淮北师范大学生命科学院资源植物生物学安徽省重点实验室，安徽淮北 235000; 2. 安徽师范大学安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室，安徽 芜湖 241000)

摘要: 以种群生命表和生存分析理论为基础,采用胸径大小分级法和分段匀滑技术,编制琅琊山青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)种群静态生命表,绘制了死亡率曲线、消失率曲线、存活曲线和生存函数曲线并分析种群数量特征,结合种群动态量化方法和时间序列预测模型分析种群数量动态变化。结果表明:(1)琅琊山青檀种群属稳定增长型。种群径级结构大体呈倒“J”型分布,中、幼龄阶段个体数量较为丰富,老龄阶段个体数量相对较少,种群在发育过程中存在一定波动性,但种群数量变化动态指数 $V_{p,i}$ 和 $V_{p,i}'$ (考虑外部干扰时)均大于0。(2)青檀种群死亡率曲线和消失率曲线变化趋势基本一致,均出现2个高峰,一个出现在第II龄级,另一个出现在第XI(或XII)龄级;存活曲线经统计检验趋于Deevey-II型。(3)青檀种群的生存率曲线单调下降,累计死亡率曲线单调上升,生存率下降趋势表现为前期高于后期,累计死亡率则相反;生存函数曲线显示,青檀种群具有前期薄弱、中期稳定和后期衰退的特点。(4)在未来2、4、6、8和10 a内,青檀种群幼龄级个体数量相对丰富,种群呈稳定增长趋势。

关键词: 青檀; 种群动态; 生命表; 琅琊山

中图分类号: X176; Q948 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673 - 4831(2012)05 - 0493 - 07

Dynamics of *Pteroceltis tatarinowii* Population in Langya Mountain of Anhui Province. ZHANG Xing-wang¹, ZHANG Xiao-ping², GUO Chuan-you¹, DING Jian-hua¹ (1. Key Laboratory of Resources and Plant Biology of Anhui, School of Life Science, Huaibei Normal University, Huaibei 235000, China; 2. Key Laboratory of Conservation and Employment of Biological Resources of Anhui, Anhui Normal University, Wuhu 241000, China)

Abstract: Based on the theories of population life table and survival analysis, a static life table and curves of the survival rate, mortality rate and vanishing rate as well as survival function curve, of *Pteroceltis tatarinowii* population in the Langya Mountain of Anhui Province were worked out for analysis of quantitative characteristics of the population using the diameter at breast height (DBH) classification method and the section smoothing technique. Further on for analysis of dynamics of the population quantity the method of quantification of population dynamics and the time series prediction model were used. Results show that 1) the population of *Pteroceltis tatarinowii* in the Langya Mountain is of the type of steady growth. The structure of DBH class of the population appeared roughly in the shape of an invert "J"; trees middle and young in age were relatively high in number, but those old in age relatively low. Although the population may be subject to certain fluctuation during its development process, the two dynamic indexes of $V_{p,i}$ and $V_{p,i}'$ (taking into account the external interference) of the population quantity were both higher than zero. 2) The curves of the mortality rate and the vanishing rate of the population varied in a similar trend, each with two peaks popping up at the 2nd age class and the other at the 11th or 12th. Statistic test shows that the survival rate curve tends to be of the type of Deevey-II. 3) The survival rate of the population decreased monotonically, while the cumulative mortality rate increased in the same manner. The falling trend of the survival rate was more apparent in the early stage than in the late stage, whereas that of the cumulative mortality rate was just the reverse. The survival functional curve shows that the *Pteroceltis tatarinowii* population is characterized by weakness in the early age period, stableness in the middle age period, but decline in the old age period. 4) The time sequence model predicts that young individuals would be relatively abundant, and the population will show a trend of steady growth in the next 2, 4, 6, 8 and 10 years.

Key words: *Pteroceltis tatarinowii*; population dynamic; life table; Langya Mountain

收稿日期: 2011 - 11 - 18

基金项目: 国家自然科学基金(30840020, 30970292); 淮北师范大学青年科研项目(2011qxm48); 安徽省高校省级自然科学基金项目(KJ2012Z349)

① 通信作者 E-mail: zhangxingwang79@126.com

青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)又名翼朴、檀树,为榆科青檀属落叶乔木,是我国特有的单种属植物,对研究榆科系统发育有很高的学术价值^[1]。自然植被的大量破坏以及人为过度砍伐利用导致青檀分布范围和资源量不断减少,在1992年出版的《中国植物红皮书》中青檀被列为国家三级保护植物^[1]。因此,研究青檀种群的数量特征并揭示其种群濒危的机制,对于青檀的保护、繁育与利用具有十分重要的现实意义。

目前,针对青檀的研究主要集中在叶生理特性及形态解剖结构^[2]、种子生理特性^[3-4]、幼苗水分生理^[5]、人工林栽培管理和檀皮质量与加工等方面^[6-7],有关其种群与群落方面的研究仅见于对青檀群落结构与物种多样性的报道^[8],尚缺乏种群数量动态方面的研究。研究植物种群数量动态不仅可以揭示种群的现实状况和发展过程中的某些机理,还可展现植物种群与环境适应的结果^[9],同时也是开展物种保护与种群恢复研究的基础。基于此,笔者以分布于安徽琅琊山国家森林公园内群落结构稳定、自然更新良好的青檀天然次生林为研究对象,在野外调查基础上,利用胸径大小分级法编制种群静态生命表,统计分析种群的数量特征,同时应用种群动态量化分析方法以及时间序列预测模型分析种群结构动态和未来发展趋势,以期揭示青檀种群与环境因子之间的关系及种群适应机制,同时也为青檀种群的恢复、物种保护与资源合理利用提供科学依据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区自然概况

琅琊山位于安徽省滁州市郊西南部(32°14'~32°20' N, 118°11'~118°20' E),海拔100~320 m。该地区地处北亚热带北缘,属于亚热带湿润季风气候区,雨量充沛,四季分明,年平均气温约15.2℃,1月平均气温1.6~1.9℃,7月平均气温28.2~28.5℃,极端最低气温-10℃,极端最高气温41.2℃;全年无霜期约210~230 d;年平均降水量1100 mm;年平均日照时数约2079~2269 h。土壤为典型的石灰岩山地黄棕壤及下蜀系土母质上的黏盘黄棕壤^[10]。琅琊山于1985年成为国家级森林公园,1988年成为国家级风景名胜区,优越的自然条件和长期的严格保护使这里形成了以榆科树种占优势的茂盛天然次生林,成为我国东部保存最好的北亚热带森林植被之一^[11]。青檀林主要分布于醉翁亭至南天门一线约3.5 km的沟谷或山坡,群

落乔木层主要由青檀、榉树(*Zelkova schneideriana*)、朴树(*Celtis tetrandra*)、麻栎(*Quercus acutissima*)、栎树(*Koelrcuteria paniculata*)等组成,伴生的灌木层有山胡椒(*Lindera glauca*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)、柘树(*Cudrania tricuspidata*)、小叶女贞(*Ligustrum quihoui*)等,伴生的草本层植被有麦冬(*Ophiopogon japonicus*)、菝葜草(*Arthraxon hispidus*)、马兰(*Kalimeris indica*)、透骨草(*Phryma letostachya*)、明党参(*Changium smyrniodes*)、石蒜(*Lycoris radiata*)等,层间植被主要有络石(*Trachelospermum jasminoides*)、菝葜(*Smilax china*)、海金沙(*Lygodium japonicum*)、五叶木通(*Akebia quinata*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地调查

在琅琊山景区,青檀集中分布于醉翁亭至南天门一线100~230 m的沟谷两侧,群落类型为次生落叶阔叶林。在全面踏查的基础上选取生境、林相一致且人为干扰较少的地段,设置20 m×20 m样地10个,共计4000 m²。采用相邻格子法将每个样地分成16个5 m×5 m的小样方,对样方内乔木、灌木进行每木调查,记录其胸径、树高、冠幅、枝下高等指标,同时以每个样地的两边为坐标轴,测定每株青檀的坐标(x, y)。每木调查时,如果某个树桩上有多个无性系分株,则记录径级最大的分株。在每个样地的4角与中央分别设置1个2 m×2 m的小样方,记录草本层和层间植物的名称、高度或盖度等指标,并记录各样地群落类型、海拔高度、坡向、坡度、郁闭度等生境指标(表1)。

1.2.2 数据处理

由于测定植物种群个体年龄较为困难,故将林木按胸径大小分级,以立木级结构代替年龄结构分析种群动态。关于种群大小结构立木级的划分,许多学者提出了不同的标准^[12-14]。根据青檀的生活史特点,参考范繁荣等^[15]和梁士楚^[16]的径级划分方法,将种群划分为12个径级,胸径<2.5 cm划为第1径级,之后每隔5 cm为1个径级,将树木径级从小到大的顺序看作是时间顺序关系,统计各龄级株数,编制青檀种群静态生命表,进而分析其动态变化。

1.2.3 种群动态分析方法

采用陈晓德^[17]的量化方法定量描述青檀种群动态,其计算公式为

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

$$V_{p,i} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{K-1} S_n} \cdot \sum_{n=1}^{K-1} (S_n \cdot V_n); \quad (2)$$

当考虑未来的外部干扰时, 计算公式为

$$V_{p,i}' = \frac{\sum_{n=1}^{K-1} (S_n \cdot V_n)}{K \cdot \min(S_1, S_2, \dots, S_K) \cdot \sum_{n=1}^{K-1} S_n} \quad (3)$$

式(1)~(3)中, V_n 为种群从第 n 到 $n+1$ 龄级的个体数变化动态; S_n 和 S_{n+1} 分别为第 n 与 $n+1$ 龄级种群个体数; $V_{p,i}$ 和 $V_{p,i}'$ 为整个种群数量变化动态指数; K 为种群龄级数。 V_n 值区间为 $[-1, 1]$, V_n 取正、负、零值时分别反映种群 2 个相邻龄级个体数增长、衰退、稳定的结构动态关系, $V_{p,i}$ 和 $V_{p,i}'$ 取正、负、零值时反映的动态关系与 V_n 一致。

表 1 各样地青檀种群概况

Table 1 General information of 10 *Pteroceltis tatarinowii* populations scattered in Langya Mountain

样地	海拔/m	坡度/(°)	坡向/(°)	岩石裸露率/%	郁闭度/%	群落类型
1	190	30	NW 20	60	0.80	青檀+化香
2	230	35	W	55	0.65	青檀+朴树+醉翁榆
3	180	30	NW 15	15	0.85	青檀+榉树+麻栎
4	160	25	SE 30	30	0.75	青檀+五角枫
5	145	15	SE 20	20	0.70	青檀+五角枫
6	130	25	SE 20	35	0.80	青檀+榉树
7	125	35	SE 25	25	0.85	青檀+栎树
8	150	20	SW 15	35	0.75	青檀+五角枫
9	130	15	SW 10	60	0.75	青檀+朴树
10	120	20	SW 15	40	0.80	青檀+朴树+化香

1.2.4 生命表编制

特定时间生命表所包含的变量及其物理意义: x 为单位时间龄级的中值; a_x 为第 x 龄级现有个体数; l_x 为第 x 龄级开始时标准化(一般转化为 1 000)存活个体数; d_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数; q_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率; L_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间仍存活的个体数或区间寿命; T_x 为第 x 龄级到超过第 x 龄级的个体总数; e_x 为进入第 x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命; S_x 为存活率; K_x 为消失率(损失度)。特定时间生命表中各变量间是相互关联的, 可以通过实测值 a_x 或 d_x 求得, 其计算公式参见文献[18]。

1.2.5 生存分析方法

为了更好地阐明青檀种群的生存规律, 笔者引入生存率函数 $S(i)$ 、累计死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(t_i)$ 和危险率函数 $\lambda(t_i)$ 进行种群生存分析, 这 4 个函数的计算公式^[19-20]为: $S(i) = S_1 \times S_2 \times \dots \times S_i$, S_i 为存活率; $F(i) = 1 - S(i)$; $f(t_i) = (S_{i-1} - S_i)/h_i$, h_i 为龄级宽度; $\lambda(t_i) = 2(1 - S_i)/[h_i(1 + S_i)]$ 。根据上述 4 个函数值, 绘制生存率曲线、累计死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。

1.2.6 种群动态的时间序列预测模型

参考肖宜安等^[21]的方法, 应用时间序列分析中的移动平均法对青檀种群动态进行预测分析, 计算方法为

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t x_k \quad (4)$$

式(4)中, n 为需要预测的未来时间; $M_t^{(1)}$ 为未来 n 年时 t 龄级的种群大小, 以 1 a 为 1 个龄级; x_k 为当前 k 龄级的种群大小。

2 结果与分析

2.1 青檀种群龄级结构分析

由图 1 可知, 青檀种群各龄级均有一定的数量分布, 第 I、II 龄级个体密度分别为 565、345 株·hm⁻², 占总数的比例分别为 40.14% 和 24.51%, 说明青檀种群幼苗、幼树储备较为丰富; 进入第 III 龄级, 个体密度迅速降低, 占总数的 11.19%; 在第 IV~X 龄级, 个体密度出现波动, 其中第 IV、VI、IX 龄级波动较大, 均低于后一个龄级, 这可能与种群自身的生物学特性有关; 第 XI、XII 龄级个体密度再次下降, 分别为 10、5 株·hm⁻², 表明青檀种群进入生理衰老期。整体来看, 种群龄级结构呈倒“J”型分布, 表明琅琊山青檀种群发展稳定。对种群结构动态的量化分析表明, 相邻龄级间个体数量变化动态指数 (V_n) 分别为 38.93%、54.35%、41.27%、-8.11%、51.35%、-18.18%、50.00%、90.91%、-85.71%、42.86% 和 50.00%, 种群在第 IV~V、VI~VII、IX~X 龄级的 V_n 均为负值, 说明青檀在这 3 组龄级间更新较差, 个体数量呈衰退趋势。整个

种群年龄结构的动态指数 $V_{p,i}$ 为 40.48% ,当考虑外部干扰时, $V_{p,i}' = 3.37\% > 0$ 。由此可见,琅琊山青檀种群虽然有波动变化,但目前仍然为稳定增长型。

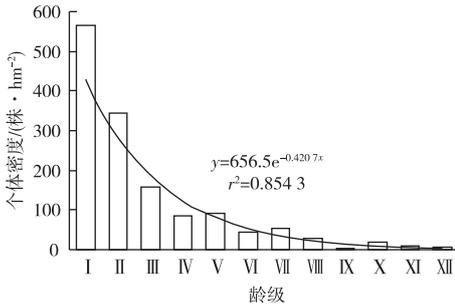


图1 青檀种群龄级结构
Fig.1 Size class structure of *Pteroceltis tatarinowii* population

2.2 青檀种群特定时间生命表

对野外调查数据整理后发现,如果直接以实测存活数编制种群的静态生命表,其死亡率会出现负值。参考江洪^[22]和范繁荣等^[15]的方法,采用分段匀滑技术,对 a_x 值进行匀滑修正后得到 a_x^* 值,据此

编制琅琊山青檀种群静态生命表(表2)。由表2可知,青檀种群结构存在一定的波动性。幼年阶段个体数量较多,成年阶段相对稳定,幼年个体向各龄级的发育并不连续。在幼苗阶段,个体死亡率为0.389,略低于幼树、小树阶段,主要是由于该龄级个体生长在群落下层,个体间竞争压力较小。进入幼树、小树阶段,青檀对光照、水分、养分、空间等环境因子的需求逐渐增大,而青檀是慢生树种,树干解析结果表明,琅琊山青檀生长至第33年时,胸径(去皮)仅为8.3 cm,树高只有10.8 m^[23],青檀在群落中多处于林木亚层;此外,青檀是阳生树种,其耐荫性随年龄增大而减弱^[24],因此在这一阶段的种内、种间竞争中青檀处于劣势,导致死亡率较高。在第X龄级之后,个体死亡率再次出现峰值,主要与种群的生理衰老有关。种群平均期望寿命在第IV龄级达最高值,为3.927,表明此阶段的青檀个体生理活动旺盛,生存质量较高。而后随着龄级增长,平均生命期望逐渐下降,说明随着青檀个体的生长发育,其生存能力逐渐降低,显示出种群的生理衰竭。

表2 青檀种群静态生命表

Table 2 Static life table of *Pteroceltis tatarinowii* population

龄级	径级/cm	组中值/cm	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	S_x	K_x
I	0 ~ <2.5	1.25	226	226	1 000	6.908	389	0.389	806	1 997	1.997	0.611	0.493
II	2.5 ~ <7.5	5	138	138	611	6.415	332	0.543	445	1 191	1.949	0.457	0.784
III	7.5 ~ <12.5	10	63	63	279	5.631	142	0.510	208	746	2.674	0.491	0.711
IV	12.5 ~ <17.5	15	34	31	137	4.920	18	0.131	128	538	3.927	0.869	0.141
V	17.5 ~ <22.5	20	37	27	119	4.779	17	0.143	111	410	3.445	0.857	0.154
VI	22.5 ~ <27.5	25	18	23	102	4.625	18	0.176	93	299	2.931	0.824	0.324
VII	27.5 ~ <32.5	30	22	19	84	4.301	18	0.214	75	206	2.452	0.786	0.111
VIII	32.5 ~ <37.5	35	11	15	66	4.190	17	0.258	58	131	1.945	0.742	0.298
IX	37.5 ~ <42.5	40	1	11	49	3.892	18	0.367	40	73	1.490	0.633	0.458
X	42.5 ~ <47.5	45	7	7	31	3.434	18	0.581	22	33	1.065	0.419	0.869
XI	47.5 ~ <52.5	50	4	3	13	2.565	9	0.692	9	11	0.846	0.308	1.179
XII	≥52.5	≥55	2	1	4	1.386			2	2	0.500	0	1.386

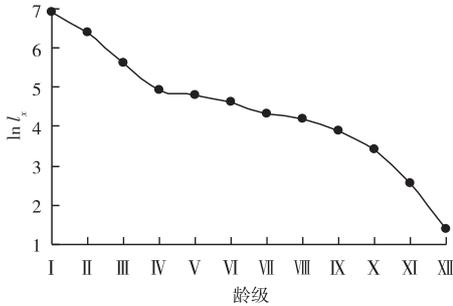
a_x 为存活数; a_x^* 为匀滑后存活数; l_x 为标准化存活数; d_x 为标准化死亡数; q_x 为死亡率; L_x 为区间寿命; T_x 为总寿命; e_x 为生命期望; S_x 为存活率; K_x 为消失率。

2.3 存活曲线、死亡率曲线及消失率曲线

由图2可知,由于青檀种群在前期死亡率较高,故存活曲线斜率较大,环境筛的选择强度大,只有4.92%的幼树能够穿过此筛进入第IV龄级,第IV~IX龄级死亡率逐渐下降,并趋于稳定,第X龄级之后青檀存活数量再次呈现迅速下降趋势。青檀种群在第I~III龄级死亡率较高,究其原因,可能是因为青檀一般生长在石灰岩山地,生境条件较为恶劣,不能为其生长发育提供充足的水肥条件,对幼

苗的存活造成一定影响。此外,青檀是一种喜阳喜钙树种,在早期更新的过程中对光资源的需求量较大,而其所处林分郁闭度较高,林内光照条件差,使林冠下的低龄级个体生长受抑制,加之与同层植物间的生存竞争激烈,因而导致低龄级个体死亡率较高。按Deevey的划分,存活曲线一般有3种基本类型。青檀的存活曲线介于II型和III型之间,HEIT等^[25]在检验估算的存活状况是符合Deevey-II型曲线还是符合Deevey-III型曲线时,采用2种数学模

型,即:指数方程式 $N_x = N_0e^{-bx}$ 用以描述 Deevey- II 型存活曲线;幂函数 $N_x = N_0x^{-b}$ 用以描述 Deevey-III 型存活曲线。这里采用上述 2 种模型对青檀种群存活曲线类型进行检验,运用 SPSS 13.0 统计分析软件进行拟合,建立相应模型,得 $N_x = 271.576e^{-0.408x}$, $F = 152.525$, $r = 0.969$; $N_x = 421.083x^{-1.854}$, $F = 58.116$, $r = 0.924$ 。由于指数模型的 F 检验值及相关系数 r 值均大于幂函数模型,因此认为青檀种群的存活曲线更趋于 Deevey- II 型。



l_i 为标准化存活数。

图2 青檀种群存活曲线

Fig.2 Survival curve of *Pteroceltis tatarinowii* population

青檀种群的死亡率和消失率曲线反映了种群的一般特征。图3显示死亡率和消失率曲线变化趋势基本一致,即在死亡高峰期出现消失率的极大值,反映出大的环境选择压力与高死亡率的对应。

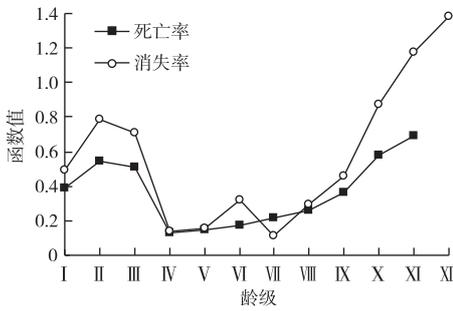


图3 青檀种群死亡率和消失率曲线

Fig.3 Mortality rate (q_x) and vanishing rate (K_x) curves of *Pteroceltis tatarinowii* population

在第II龄级出现第1个峰值,死亡率和消失率分别为54.3%和78.4%,进入第IV龄级之后死亡率曲线趋于平缓,消失率曲线出现小幅波动,进入第IX龄级之后开始缓慢上升,死亡率和消失率分别第XI和XII龄级达到第2个峰值。青檀自身的生物学特性与所处生境的相互作用决定了死亡率和消失率曲线变化的趋势。靠种子自然散布萌发的实生

苗以及萌蘖繁殖的青檀幼苗分布型均呈较强的聚集分布,在幼苗向幼树发育的过程中,较为激烈的种内、种间竞争致使幼龄个体大量死亡,形成第1个死亡高峰。进入第IV龄级之后,个体密度为85株·hm⁻²,相比前3个龄级有所降低,来自种内的竞争明显减小,种群的死亡率曲线趋于平稳,消失率曲线在第VI、VII龄级出现波动,可能受到一定程度的人为干扰。死亡率和消失率曲线第2个峰值产生的原因主要是种群进入生理死亡年龄,个体逐渐消亡;另外,生长空间、土壤深度等环境因子的限制以及人为砍伐可能也是形成死亡率高峰的原因。

2.4 种群生存分析

青檀4个生存函数的估算值见表3。以龄级为横坐标,以生存函数估算值为纵坐标作图(图4)。

表3 青檀种群生存分析函数估算值

Table 3 Estimated values of survival analytic functions of *Pteroceltis tatarinowii* population

龄级	径级/cm	组中值/cm	$S(i)$	$F(i)$	$f(t_i)$	$\lambda(t_i)$
I	0 ~ <2.5	1.25	0.611	0.389	0.155	0.193
II	2.5 ~ <7.5	5	0.279	0.721	0.066	0.149
III	7.5 ~ <12.5	10	0.137	0.863	0.028	0.136
IV	12.5 ~ <17.5	15	0.119	0.881	0.003	0.028
V	17.5 ~ <22.5	20	0.102	0.898	0.003	0.030
VI	22.5 ~ <27.5	25	0.084	0.916	0.003	0.038
VII	27.5 ~ <32.5	30	0.066	0.934	0.003	0.047
VIII	32.5 ~ <37.5	35	0.049	0.951	0.003	0.059
IX	37.5 ~ <42.5	40	0.031	0.969	0.003	0.089
X	42.5 ~ <47.5	45	0.013	0.987	0.003	0.163
XI	47.5 ~ <52.5	50	0.004	0.996	0.001	0.211
XII	≥52.5	≥55	0	1.000	0.000	0.400

$S(i)$ 为生存率函数; $F(i)$ 为累计死亡率函数; $f(t_i)$ 为死亡密度函数; $\lambda(t_i)$ 为危险率函数。

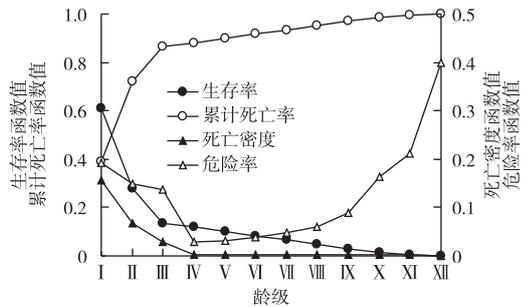


图4 青檀种群生存率、累计死亡率、死亡密度和危险率函数曲线

Fig.4 Survival rate, cumulative mortality rate, mortality density and risk functional curves of *Pteroceltis tatarinowii* population

由图4可知,青檀种群的生存率随龄级增大呈

单调递减,累计死亡率呈单调递增;生存率曲线和累计死亡率曲线在前3个龄级变化幅度较大,从第IV龄级开始,种群生存率曲线和累计死亡率曲线的升降都比较平缓,分别呈逐渐下降和上升趋势,到第IX龄级,种群生存率不足5%,累计死亡率大于95%,说明种群在此龄级进入生理衰老阶段,大量个体由于到达生理年龄而死亡,种群呈现衰退特征。

青檀种群的死亡密度曲线在前3个龄级锐减,进入第IV龄级时降至低点,随后趋于平稳;危险率曲线与死亡率、消失率曲线的变化趋势基本一致,分别在第I、II龄级和第XII龄级出现峰值。分析认为,低龄级出现峰值主要与青檀自身的生物学特性以及群落环境的影响有关;第IX龄级之后的死亡密度不是很大,但由于生理衰老,种群的危险率逐渐增大。4个生存函数曲线表明,青檀种群具有前期薄弱、中期稳定、后期衰退的特点,这与种群的死亡率、消失率曲线和存活曲线的分析结果基本一致。

2.5 时间序列预测

以青檀种群各径级对应的龄级个体数为基准年数据,按照一次移动平均法预测各龄级在未来2、4、6、8和10 a后的株数(图5)。由图5可知,青檀种群各龄级个体数的峰值在序列中依次向后推移。随着时间的推移,中、老龄阶段青檀个体数逐渐增多,但幼龄株数相对丰富,种群具有较为充足的后备资源,能够补充在中龄阶段由于种内、种间竞争而减少的个体数。从种群动态预测结果来看,如果能维持现有生境状况,青檀种群具备较好的更新能力,种群呈稳定增长趋势。

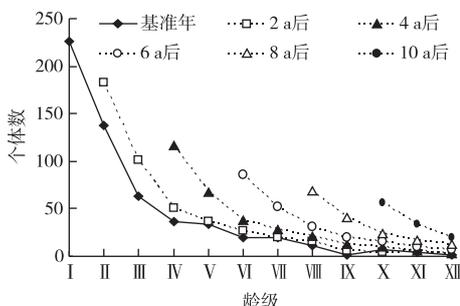


图5 青檀种群年龄结构的时间序列预测

Fig.5 Time sequence analysis of age structure of *Pteroceltis tatarinowii* population

3 讨论

对于多年生植物种群,应用空间差异代替时间变化的方法研究其种群数量动态具有重要的现实

意义,年龄结构和静态生命表以及种群动态预测都是基于现有调查数据,能够反映种群的基本属性,结果符合种群的自然动态规律^[26]。笔者研究表明,安徽琅琊山青檀种群的径级结构大体呈倒“J”型分布,种群各个立木级均有分布,但以中幼龄个体数居多,这与分布于江淮丘陵大蜀山大叶榉^[27]、浙江九龙山南方铁杉种群^[18]的年龄结构类型相一致。种群在更新过程中存在一定的波动性,个别龄级间的种群 V_n 虽然为负值,但其 $V_{p,i}$ 和 $V_{p,i}'$ (考虑外部干扰时)值均大于0,说明种群属于稳定增长型。一般而言,珍稀濒危植物的种群年龄结构多呈衰退型^[28],但在适宜的生境条件下呈增长型。琅琊山作为全国10个重点森林公园之一以及国家级风景名胜,其生境条件受到了较好的保护,加之地处江淮丘陵之间,自然条件较好,目前的生境条件适宜青檀生存。傅松玲等^[23]对琅琊山青檀天然林群落特征及发展前景的研究表明,在琅琊山天然次生林中,青檀是群落进展种,在自然演替状态下,以青檀为优势种的群落将进行进展演替,这与种群时间序列预测结果基本一致。

青檀种群生命表显示,存活曲线趋于 Deevey-II型,存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线从整体上反映了青檀种群数量的动态变化趋势。在琅琊山青檀种群中,幼苗和幼树较为丰富,老龄阶段个体数较少,种群在更新过程中,基本经历2次死亡高峰,第1次高峰发生在第II龄级,第2次高峰发生在第XII龄级。对于一个植物体而言,生活在复杂的群落里,其死亡的原因是多方面的,可能与其自身的生物生态学特性以及环境因素有密切关系^[18]。琅琊山青檀种群在幼龄阶段出现死亡高峰的主要原因有2个:(1)青檀是一种喜阳喜钙树种,在幼苗成长过程中需要充分光照条件,如果上层郁闭度太大,光照不够,则会导致幼苗生长不良甚至死亡。在实地调查中发现,青檀常与榉树、朴树、化香、栎树等混生在一起,由于生长较为缓慢^[23],在群落中多处于林冠亚层,而琅琊山青檀群落郁闭度较高,这使得青檀在群落生境中处于被动适应的地位,在对空间的利用上无论是地上还是地下都不占优势。此外,琅琊山土壤类型为典型的石灰岩黄棕壤,岩石裸露率高,土层薄,水肥条件较差,故在幼龄阶段受到强烈的环境筛选。(2)青檀的繁殖方式主要为种子繁殖和萌蘖生殖,其果实为具翅的坚果,在种子传播过程中受风力影响较大,在群落生境中易形成小斑块,因而造成青檀幼苗分布型为较强的聚集分布,在由幼苗向幼树发育的过程中,生境条件的

差异导致大量自疏发生。第2个死亡率高峰的出现更多地与青檀进入生理死亡年龄有关,生存空间、土壤深度等环境因子的限制以及病虫害、人为干扰也可能是形成死亡率高峰的原因。

许多学者在研究濒危植物种群生命表的过程中都进行了生存函数分析,其结果与生命表分析基本一致^[12-14,18]。李玲等^[29]在天目山自然保护区银杏天然种群生命表中也应用了这4个生存函数,结果表明,该种群具有前期薄弱、中期稳定、后期衰退的特点。笔者研究中4个生存函数曲线表明,青檀具有与天目山银杏相似的种群结构与动态特点。青檀种群在前期由于自身的生物学特性及受群落生境的影响,导致种群数量锐减;随着个体的发展,进入中期后,在群落中占据一定的空间和环境资源,种群数量趋于稳定;后期伴随着青檀进入生理死亡年龄,种群逐渐衰退。

4 结论

保护濒危物种的关键是保护其现有种群,为此建议进一步加强对青檀种群的保护以改善其种群状况。针对琅琊山青檀种群在幼龄更新过程中死亡率较高的原因,应对郁闭度较高的天然林进行适度的人为干扰,通过间伐、砍灌、清理林下活地被物等抚育措施,建立小面积林窗,使青檀更新层能够接受更多的光照,以便为更新层个体的发育创造有利生境。由于青檀生态适应性较强,可分布于不同的气候带,笔者仅对分布于北亚热带边缘的琅琊山天然青檀种群进行结构和动态分析,其结果仅能反映该种群在某一特定时间和特定空间的特性,并不能反映整个种群的天然属性。不同地带青檀种群数量特征有何差异还需要进一步的研究。

参考文献:

- [1] 傅立国,金鉴明. 中国植物红皮书: 稀有濒危植物[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 386-387.
- [2] 张兴旺, 张小平, 杨开军, 等. 珍稀植物青檀叶的解剖结构及其生态适应性特征[J]. 植物研究, 2007, 27(1): 38-42.
- [3] 洪香香, 方升佐, 杜艳. 青檀种子休眠机理及萌发条件的探讨[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(1): 9-13.
- [4] 张兴旺, 操璟璟, 龚玉霞, 等. 珍稀植物青檀种子休眠与萌发的研究[J]. 生物学杂志, 2007, 24(4): 28-31.
- [4] 韦小丽, 喻理飞, 朱守谦, 等. 土壤干湿交替对青檀幼苗生理及生长的影响[J]. 林业科学, 2007, 43(8): 24-28.
- [6] 方升佐, 崔同林, 虞木奎. 成土母岩和条龄对青檀檀皮质量的影响[J]. 北京林业大学学报, 2007, 29(2): 124-127.
- [7] 洪香香, 方升佐, 田野, 等. 钙离子浓度对青檀生长和檀皮质量的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15(9): 1502-1506.
- [8] 汪殿蓓, 李建华, 田春元, 等. 大贵寺国家森林公园野生青檀群落结构及物种多样性[J]. 武汉工程大学学报, 2011, 33(6): 50-54.
- [9] 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.
- [10] 安徽植被协作组. 安徽植被[M]. 合肥: 安徽科学技术出版社, 1981: 12-13.
- [11] 晋秀龙, 陆林, 覃逸明. 游憩活动对琅琊山风景区两种草地植物种子发芽率的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(12): 6834-6842.
- [12] 刘任涛, 毕润成, 闫桂琴. 山西稀有濒危植物山核桃种群动态与谱分析[J]. 武汉植物学研究, 2007, 25(3): 255-260.
- [13] 封磊, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物南方铁杉种群动态研究[J]. 武汉植物学研究, 2003, 21(5): 401-405.
- [14] 陈远征, 马祥庆, 冯丽贞, 等. 濒危植物沉水樟的种群生命表和谱分析[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 4268-4272.
- [15] 范繁荣, 潘标志, 马祥庆, 等. 白桂木的种群结构和空间分布格局研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(2): 176-181.
- [16] 梁士楚. 贵阳喀斯特山地云贵鹅耳枥种群结构和动态初探[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1992, 16(2): 109-116.
- [17] 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): 215-217.
- [18] 张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 等. 九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.
- [19] 凌云, 张光富, 王锐. 南京老山国家森林公园朴树种群动态[J]. 生态与农村环境学报, 2011, 27(2): 28-34.
- [20] 冯士雍. 生存分析: I [J]. 数学的实践与认识, 1982(3): 72-80.
- [21] 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.
- [22] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 11-12.
- [23] 傅松玲, 李宏开. 琅琊山青檀天然林群落特征及发展前景的探讨[J]. 经济林研究, 1997, 15(1): 13-15.
- [24] 刘桂华. 青檀耐荫性的初步研究[J]. 经济林研究, 1996, 14(2): 7-10.
- [25] HETT J M, LOUCKS O L. Age Structure Models of Balsam Fir and Eastern Hemlock [J]. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [26] 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 等. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析[J]. 应用与环境生物学报, 2010, 16(1): 1-6.
- [27] 程红梅. 大蜀山大叶榉种群数量动态研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2009, 29(3): 65-69.
- [28] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析[J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1513-1519.
- [29] 李玲, 张光富, 王锐, 等. 天目山自然保护区银杏天然种群生命表[J]. 生态学杂志, 2011, 30(1): 53-58.

作者简介: 张兴旺(1979—), 男, 安徽寿县人, 讲师, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: zhangxingwang79@126.com