

黄山常绿阔叶林优势种甜槠的 种群动态与点格局分析

李小东¹, 丁 晖², 吴 俊³, 方炎明^{1*}

(1 南京林业大学 生物与环境学院/南方现代林业协同创新中心/亚热带森林生物多样性保护国家林业局重点实验室, 南京 210037; 2 环境保护部南京环境科学研究所自然保护与生物多样性研究中心/国家环境保护生物安全重点实验室, 南京 210042; 3 黄山风景区管理委员会园林局, 安徽黄山 245800)

摘 要: 该研究以黄山森林植物多样性监测的 3 个大样地(钓桥庵、云谷寺、望瀑楼)内的优势种——甜槠(*Castanopsis eyrei*)种群为对象, 分别从年龄结构、静态生命表、存活曲线、种群增长模型、生存分析和点格局分析等方面对甜槠种群的数量动态与空间分布格局进行了研究。结果表明: (1) 研究区 3 个样地的甜槠均呈现种群幼苗众多, 幼树储备丰富, 且各样地个体数均随着龄级的增加逐渐减少, 说明研究区甜槠种群均处于增长阶段, 更新能力强, 属于稳定型种群。(2) 钓桥庵和望瀑楼样地的甜槠种群存活曲线均趋近于 Deevey II 型, 两样地内甜槠各龄级均具有相近的死亡率, 出现的 3 个死亡高峰分别在幼年期、近成熟前期和老龄期。(3) 云谷寺样地的甜槠种群存活曲线趋近于 Deevey III 型, 其前期死亡率较高, 中期和后期死亡率比较低而且稳定。(4) 黄山森林植物中甜槠种群在小尺度呈显著的聚集性, 随着尺度的增加则表现为随机分布。

关键词: 甜槠; 种群动态; 点格局; 生命表

中图分类号: Q948.115⁺4 **文献标志码:** A

Population Dynamics and Point Pattern Analysis of *Castanopsis eyrei* in Dominant of the Broad-leaved Evergreen Forest in Mount Huangshan

LI Xiaodong¹, DING Hui², WU Jun³, FANG Yanming^{1*}

(1 College of Biology and the Environment/Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China/Key Laboratory of State Forestry Administration on Subtropical Forest Biodiversity Conservation, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2 Research Center for Nature Conservation and Biodiversity/State Environmental Protection Key Laboratory on Biosafety, Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042, China; 3 Garden Bureau, Mount Huangshan Scenic Area Management Committee, Huangshan, Anhui 245800, China)

Abstract: This article takes the dominant species *Castanopsis eyrei* population in three sample plots (Diaoqiaoan, Yungusi and Wangpulou) for monitoring forest plant diversity in Mount Huangshan as the research object. Using population size structure analysis, static life table, survival curve, population growth model and point pattern analysis, we studied the population size dynamics and spatial distribution pattern.

收稿日期: 2018-07-27; 修改稿收到日期: 2018-11-05

基金项目: 环境保护部-生物多样性保护专项(021108024); 安徽省黄山区维管植物多样性观测(2016-2017); 江苏高校优势学科建设工程项目(PAPD)

作者简介: 李小东(1992-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物学研究。E-mail: 1149988615@qq.com

* 通信作者: 方炎明, 教授, 主要从事植物学研究。E-mail: 2335249230@qq.com

Results showed that: (1) *Castanopsis eyrei* population in three sample plots showed a large number of seedlings, abundant saplings, and the number of individuals in each sample plot gradually decreased with the increase of age class, indicating that *C. eyrei* population was in the growth stage, with strong renewal ability, belonging to a stable population. (2) The survival curves in Diaoqiaoan and Wangpulou plots were similar to Deevey II type. The mortality rates at different age levels were similar in the two plots. The three death peaks were in juvenile stage, early maturity stage and old age. (3) the survival curve of Yungusi plot was Deevey III type, the mortality rate was higher at the young stage than the mature and aging stage. (4) *C. eyrei* population in forest plants of Mount Huangshan was contagious distribution in small scale and it turned to be uniform distribution or random distribution at large scale.

Key words: *Castanopsis eyrei*; population dynamics; point pattern; life table

甜槠(*Castanopsis eyrei*)是壳斗科锥属常绿乔木,主要分布于中国长江以南各地^[1],是常绿阔叶林或针阔混交林中的主要树种^[2]。甜槠具有特别的解剖学与导水功能特征,与多数锥属树种一样,木材为环孔材或半环孔材^[3-4],而环孔材与非等水(anisohydric)气孔调节行为关联^[5],在低水势情况下,环孔材具有比散孔材更高的气孔导度^[6]。因此,甜槠富有森林水文功能,甜槠林具有增强地表枯枝落叶持水与土壤蓄水能力、减少地表径流量与地下渗流量等水文效应^[7]。作为常绿阔叶林的优势树种,甜槠林为动物提供有利生存环境,与动物形成互惠关系。甜槠凋落物支撑了土壤节肢动物群落^[8]。在锥属树种的种子扩散与啮齿类取食^[9]、传粉服务与昆虫取食方面^[10],植物与动物形成了互惠关系。锥属树种具有独特的光合生理特征,最大净光合速率、暗呼吸速率、表观量子效率、光补偿点和光饱和点相对较低^[11],不同冠层的光合生理特性存在明显差异,最大净光合速率、暗呼吸速率、光补偿点和光饱和点等指标均以林冠上层较高,中下层较低^[12]。因此,在不同环境下,植物可以通过个体发育的差异表达或者表型可塑性表达来实现对局部环境的适应。此外,锥属树种在增加森林碳汇^[13]、应对全球气候变化^[14]等方面均有重要意义。

黄山拥有保存较好的以甜槠为主的中亚热带常绿阔叶林,甜槠林在黄山地区具有很高的生态价值,具体体现在水源涵养、物种多样性保护、生物量维持、局域性气候调节等方面^[15]。然而,黄山森林面临诸多挑战,如生物入侵^[16]、生态环境承载力限制^[17]、气候变暖^[18]自然灾害频发^[19]等。气候变暖会加剧病虫害的流行及森林脆弱性,极端天气及自然灾害发生频繁。近年来,黄山甜槠种群面临类似的挑战,甜槠大树枯梢现象时有发生。对于世界文化与自然遗产地常绿阔叶林建群种甜槠,其种群是否存在生存风险这一问题,值得我们特别关注。

本研究采用静态生命表、存活曲线、生存分析、点格局分析等种群生态学方法,借助本项目组前期获得的固定样地数据,探讨甜槠种群的大小结构与数量动态,分析甜槠种群的空间分布,为黄山的森林生物多样性的监测、管理和保护提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

黄山位于安徽省的南部(30°08'N,118°09'E),年平均气温为 15.5 °C,1 月平均气温为 2.9 °C,极端最低气温为 -10.5 °C,7 月平均气温为 27.6 °C,极端最高气温为 37.5 °C,≥10 °C 的活动积温为 4 718.3~5 002.2 °C,年平均降雨量为 1 540 mm,无霜期为 226 d。黄山是享誉全球的风景区,常绿阔叶林是其地带性植被。黄山动植物区系丰富,植被发育和保护良好,先后列入联合国教科文组织“世界文化与自然遗产名录”、中国“35 个生物多样性保护优先区域”和世界自然保护联盟“最佳管理自然保护地绿色名录”^[20]。

1.2 研究方法

1.2.1 数据采集 根据黄山中亚热带北缘植被特征,按典型性、稳定性、可操作性的原则,选择自然稳定的典型常绿阔叶林作为监测对象,在坡度相对较小、当前及潜在干扰小的林分中布设样地^[21]。2014 年,参照 CTFS 调查技术规范进行样地设置^[20],确定设立 3 块投影形状为正方形的固定样地。个样地基本信息见表 1。乔木群落样方设为 20 m×20 m 的样方,要求乔木群落样方覆盖整个样地。对样地进行每木调查,采集的甜槠数据包括:样方号、标牌编号、中文名、学名、胸径(cm)、坐标 x 和 y (m)、枝下高(m)、高度(m)、冠幅 x (m)和冠幅 y (m)。

1.2.2 种群年龄结构 种群年龄结构可以预测种群的生长量,反映种群内大、小个体的相对数量关系,同时也能够反映出种群个体在空间上的配置、数

表 1 黄山常绿阔叶林优势种甜槠研究区样地基本信息

Table 1 The Basic information of the dominant species of *Castanopsis eyrei* in the evergreen broad-leaved forest in Mount Huangshan

样地 Plot		森林类型 Forest type	海拔 Altitude/m	面积 Area/hm ²	甜槠密度 Density/hm ⁻²
编号 No.	名称 Name				
A	钓桥庵 Diaoqiaoan	常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	400~500	10.42	1 488
B	云谷寺 Yungusi	落叶阔叶林 Deciduous broad-leaved forest	500~600	1.00	52
C	望瀑楼 Wangpulou	针阔混交林 mixed broadleaf-conifer forest	600~700	1.00	188

量动态和发展趋势^[2]。由于甜槠属保护区内保护植物,禁止砍伐,又因甜槠材质较为坚硬,木芯钻取困难,年轮不易读取,也没有可靠的外部特征可以确定其年龄,因此,本研究根据样地调查所得胸径数据资料,采用较为常用的径级代替龄级的方法来分析黄山甜槠的种群结构。结合甜槠的生物学特性和生长情况,将甜槠种群划分为多个径级,第 I 径级为胸径(DBH)小于等于 5 cm、第 II 径级为 5 cm < DBH ≤ 10 cm、第 III 径级为 10 cm < DBH ≤ 15 cm。之后每级间隔 5 cm,以此类推(样地 A 划分为 14 个径级、样地 B 划分为 6 个径级、样地 C 划分为 8 个径级)。以径级代表龄级,统计各龄级株数。

1.2.3 静态生命表与存活曲线 生命表结构分析是解释种群变化的前提^[22]。黄山甜槠种群的静态生命表是根据各龄级的株数编制而成的,它不仅提供了种群出生率、死亡率等相关参数,而且其各项都是相互关联的,可以通过实测值 a_x 求得,其中 a_x 表示 x 龄级内出现的个体数, a_0 表示 I 龄级个体数; l_x 表示标准化存活数, $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x 表示 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x 表示 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期内死亡率, $q_x = d_x/l_x$; L_x 表示 x 龄级到 $x+1$ 龄级间隔期间平均存活的个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x 表示 x 龄级及其以上各龄级存活的个体总数, $T_x = \sum L_x$; e_x 表示进入 x 龄级个体的生命期望寿命, $e_x = T_x/l_x$; S_x 表示存活率,即 $x+1$ 期存活个体数与 x 期存活个体数之比, $S_x = l_{x+1}/l_x$; K_x 表示致死力或消失率,即从 x 到 $x+1$ 期受到的阻力, $K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$ 。以龄级为横坐标,以死亡率、消失率、标准化存活数的自然对数($\ln l_x$)为纵坐标,分别绘制死亡率消失率曲线、存活曲线,分析种群动态变化。

1.2.4 生存分析 为了更好地阐明黄山甜槠种群的生存规律,本研究应用生存率函数 $S(i)$ 、累计死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(t_i)$ 和危险率函数 λ

(t_i) 4 个生存分析函数,来进行种群生存分析。其计算公式为: $S(i) = S_1 \times S_2 \times S_3 \dots S_i$; $F(i) = 1 - S(i)$; $f(t_i) = (S_{i-1} - S_i)/h_i = S_{i-1}q_i/h_i$; $\lambda(t_i) = 2(1 - S_i)/[h_i(1 + S_i)] = f(t_i)/S(i)$ 。式中: n 为龄级总数; S_i 为存活率; q_i 为死亡率; h_i 为龄级宽度(区间长度); t_i 为植物种群的生存时间^[22]。

1.2.5 点格局分析 采用 Programita 软件分析甜槠种群的点格局。点格局分析方法^[23]被广泛应用于不同尺度的种群空间分布格局及其种间关系的研究^[24-25]。以研究尺度作为横坐标,上下包迹线作为纵坐标绘制函数图像。用种群实际分布数据(点图)计算得到不同尺度下的函数值,若函数值在包迹线以内,则种群呈随机分布;若函数值高于上包迹线,则种群呈集群分布;若函数值低于下包迹线,则种群呈均匀分布^[23]。植物种群的空间分布格局常常是物种的种子扩散的局限性、环境的异质性以及种内种间竞争等生物因素与非生物因素综合作用的结果。种群的空间格局分析具有尺度依赖性,不同尺度下往往呈现出不同的分布格局。

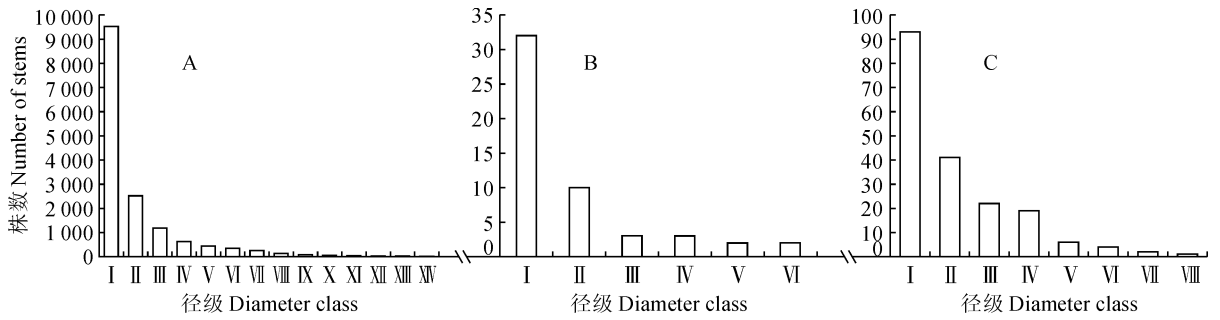
2 结果与分析

2.1 年龄结构

3 块样地甜槠种群年龄结构如图 1 所示,其中第 I 龄级个体数占总数的比例最高,分别占到 62.43%、61.53%、49.46%。第 II 龄级个体数分别占到 16.53%、19.23%、21.8%。第 III 龄级个体数分别占到 7.74%、5.76%、11.7%。从第 IV 龄级起,个体数占总数的比例均不超过 10%。个体数随着龄级的增加逐渐减少。这表明 3 块样地甜槠种群幼苗众多,幼树储备丰富,具有很强的更新能力,属于稳定型种群。

2.2 静态生命表及存活曲线

3 块样地的生命表数据详见表 2。样地 A 死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线的变化趋势基本一致,出



I ~ XV. 径级(代替龄级);DBH. 胸径; I. DBH≤5 cm; II. 5 cm < DBH ≤ 10 cm; III. 10 cm < DBH ≤ 15 cm; IV. 15 cm < DBH ≤ 20 cm; V. 20 cm < DBH ≤ 25 cm; VI. 25 cm < DBH ≤ 30 cm; VII. 30 cm < DBH ≤ 35 cm; VIII. 35 cm < DBH ≤ 40 cm; IX. 40 cm < DBH ≤ 45 cm; X. 45 cm < DBH ≤ 50 cm; XI. 50 cm < DBH ≤ 55 cm; XII. 55 cm < DBH ≤ 60 cm; XIII. 60 cm < DBH ≤ 65 cm; XIV. DBH>65 cm. 下同

图1 黄山常绿阔叶林优势种甜槠3个样地种群年龄结构

I ~ XV. Diameter class (replacing age class);DBH. Diameter at breast height; I. DBH≤5 cm; II. 5 cm < DBH ≤ 10 cm; III. 10 cm < DBH ≤ 15 cm; IV. 15 cm < DBH ≤ 20 cm; V. 20 cm < DBH ≤ 25 cm; VI. 25 cm < DBH ≤ 30 cm; VII. 30 cm < DBH ≤ 35 cm; VIII. 35 cm < DBH ≤ 40 cm; IX. 40 cm < DBH ≤ 45 cm; X. 45 cm < DBH ≤ 50 cm; XI. 50 cm < DBH ≤ 55 cm; XII. 55 cm < DBH ≤ 60 cm; XIII. 60 cm < DBH ≤ 65 cm; XIV. DBH>65 cm. The same as below

Fig. 1 Age structure of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

表2 黄山常绿阔叶林优势种甜槠3个样地种群静态生命表

Table 2 Static life table of dominant species of *Castanopsis eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

样地 Plot	龄级 Age class	胸径 DBH /cm	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
A	I	DBH<5	9 519	1 000	735.16	0.735	632.42	1 101.66	1.102	1.329	0.265
	II	5~10	2 521	264	140.77	0.532	194.46	469.24	1.772	0.758	0.468
	III	10~15	1 181	124	57.78	0.466	95.18	274.78	2.215	0.627	0.534
	IV	15~20	631	66	19.54	0.295	56.52	179.60	2.709	0.349	0.705
	V	20~25	445	46	9.25	0.198	42.13	123.08	2.633	0.230	0.802
	VI	25~30	357	37	10.82	0.289	32.09	80.95	2.159	0.340	0.711
	VII	30~35	254	26	12.50	0.469	20.43	48.86	1.831	0.632	0.531
	VIII	35~40	135	14	5.78	0.407	11.29	28.43	2.005	0.524	0.593
	IX	40~45	80	8	3.04	0.363	6.88	17.14	2.040	0.449	0.637
	X	45~50	51	5	2.94	0.549	3.89	10.26	1.914	0.795	0.451
	XI	50~55	23	2	0.11	0.044	2.37	6.37	2.632	0.047	0.956
	XII	55~60	22	2	0.21	0.091	2.21	4.00	1.732	0.113	0.909
	XIII	60~65	20	2	1.36	0.650	1.42	1.79	0.852	1.025	0.350
	XIV	DBH>65		7	1	—	—	0.37	0.37	0.500	—
B	I	DBH<5	32	1 000	687.50	0.687	656.25	1 124.99	1.125	1.163	0.312
	II	5~10	10	312	218.75	0.700	203.12	468.74	1.500	1.204	0.300
	III	10~15	3	93	0.00	0.000	93.75	265.62	2.833	0.000	1.000
	IV	15~20	3	93	31.25	0.333	78.12	171.87	1.833	0.406	0.666
	V	20~25	2	62	0.00	0.000	62.50	93.75	1.500	0.000	1.000
	VI	DBH>25		2	62	—	—	31.25	31.25	0.500	—
C	I	DBH<5	93	1 000	559.14	0.559	720.43	1 521.52	1.522	0.819	0.441
	II	5~10	41	440	204.30	0.463	338.71	801.09	1.817	0.623	0.537
	III	10~15	22	236	32.26	0.136	220.43	462.38	1.955	0.146	0.864
	IV	15~20	19	204	139.78	0.684	134.41	241.95	1.184	1.153	0.316
	V	20~25	6	64	21.51	0.333	53.77	107.54	1.667	0.406	0.667
	VI	25~30	4	43	21.50	0.500	32.26	53.77	1.250	0.692	0.500
	VII	30~35	2	21	10.76	0.500	16.13	21.51	1.000	0.694	0.500
	VIII	DBH>35		1	10	—	—	5.38	5.38	0.5	—

现 3 个死亡高峰,分别出现在第 1、7 和 10 龄级,其死亡率分别为 73.3 %、46.9 %和 54.9%。根据龄级分析,种群死亡高峰主要出现在以下 3 个时期,即幼年时期、近成熟前期和老龄阶段。第 1 个峰值产生的可能原因是甜槠幼苗个体较小,竞争力不够强,受到环境的强烈筛选,幼苗死亡率较高。第 2 个峰值是在近成熟前期和成年期,甜槠对水分和光照等资源的需求日益加大,种内竞争增大,出现了死亡高峰。第 3 个峰值伴随着甜槠种群进入生理死亡阶段而产生。样地 B 出现 2 个死亡高峰,分别为第 2 和第 4 龄级,其死亡率分别达到 70%和 33.4%。样地 C 中,出现 3 个死亡高峰,分别出现在第 1、4 和 7 龄级,其死亡率分别为 55.9%、68.0%和 50.0%(图 2)。

从 3 块样地的存活曲线(图 3)可以看出,在幼苗成长的过程中第一个过渡期(从幼苗过渡到幼树)曲线斜率较大,因而死亡率也较高。这是甜槠生物学特性和环境相互作用造成的结果。甜槠幼苗比较耐荫,但幼树和大树均喜上方光照。随着林分的郁闭,林下光照显著减弱,以光照为主导的环境因子就成为了甜槠幼树存活限制因子,只有林隙中的幼

苗和少量生命力强的幼苗有机会进入下一个生长阶段。随着树高的增加,上方光照得到改善,树高生长加快,开始进入主林层,种间和种内竞争变得更加剧烈,再次出现了死亡的高峰。

Deevey 把存活曲线分成了 3 种类型, I 型存活曲线呈凸型,表示种群的大多数个体均能生长达到其平均的生理寿命,在达到平均寿命时,几乎同时死亡; II 型存活曲线呈对角线型,表示各个龄级具有相同的死亡率; III 型存活曲线呈凹型,表示幼体死亡率较高,以后的死亡率较低而且比较稳定。本研究选用 2 种数学模型对 Deevey II 型和 Deevey III 型进行检验,即用指数方程 $Y = ae^{bx}$ 来描述 Deevey II 型存活曲线,幂函数 $Y = ax^b$ 用以描述 Deevey III 型存活曲线,运用 SPSS 统计软件进行拟合建立相应模型,采用指数模型的 F 检验及相关指数 r 值检验。测得 3 块样地的指数和幂函数种群增长模型分别为:

样地 A: $N_x = 10.543_e^{-0.21x}$ ($F = 132.292, R^2 = 0.917, P < 0.05$)

$N_x = 13.116_e^{-0.997}$ ($F = 28.981, R^2 = 0.707, P < 0.05$)

样地 B: $N_x = 7.003_e^{-0.101x}$ ($F = 22.421, R^2 =$

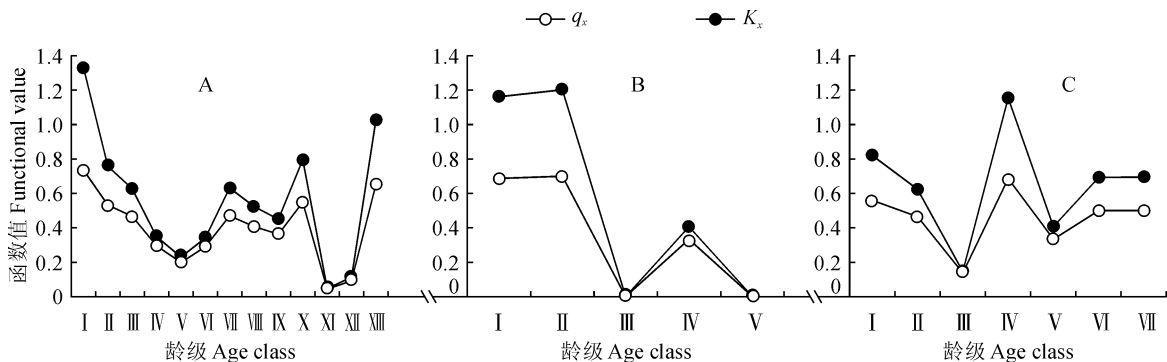


图 2 黄山常绿阔叶林优势种甜槠 3 个样地死亡率与消失率曲线

Fig. 2 Mortality rate and vanish rate curves of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

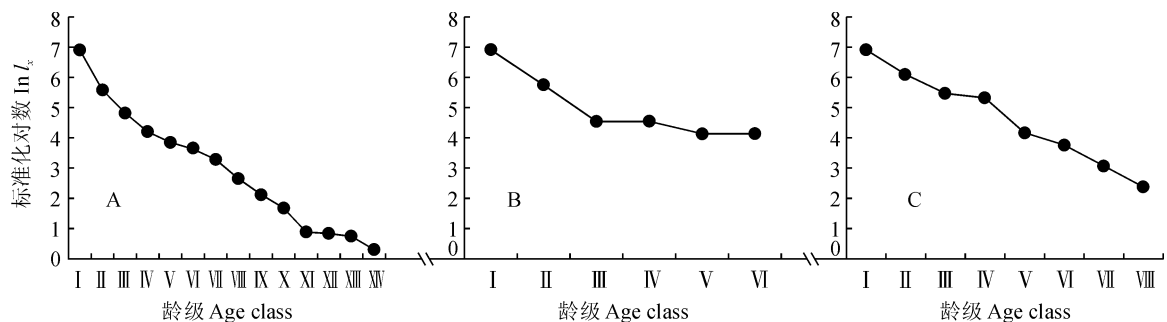


图 3 黄山常绿阔叶林优势种甜槠 3 个样地存活曲线

Fig. 3 Survival curves of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

0.849, $P < 0.05$)

$N_x = 6.853e^{-0.304}$ ($F = 88.662, R^2 = 0.957, P < 0.05$)

样地 C: $N_x = 8.482e^{-0.146x}$ ($F = 156.94, R^2 = 0.963, P < 0.05$)

$N_x = 8.168e^{-0.467}$ ($F = 26.099, R^2 = 0.813, P < 0.05$)

A 样地和 C 样地指数模型的相关系数 r 值大于幂函数模型的相关系数,因此认为,A 样地和 C 样地甜槠种群的存活曲线更趋近于 Deevey II 型存活

曲线,即表明这 2 块样地中的甜槠种群各龄级具有相近的死亡率,目前总体上正处于一种动态稳定状态。B 样地中幂函数模型的相关系数 r 值大于指数模型的相关系数,因此认为,B 样地中甜槠种群的存活曲线更趋近于 Deevey III 型存活曲线,即表明 B 样地中的甜槠种群前期死亡率较高,中期和后期死亡率比较低而且稳定,种群目前总体上正处于稳定状态。

2.3 生存分析

由 $S(i)$ 、 $F(i)$ 、 $f(t_i)$ 和 $\lambda(t_i)$ 4 个生存函数估算值(表 3,图 4)可知,3 个大样地中甜槠种群均呈现

表 3 黄山常绿阔叶林优势种甜槠 3 个样地种群生存函数值

Table 3 Survival function of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

样地 Plot	龄级 Age class	$S(i)$	$F(i)$	$f(t_i)$	$\lambda(t_i)$
A	I	0.265 0	0.735 0	0.147 0	0.232 4
	II	0.124 0	0.876 0	0.028 2	0.144 9
	III	0.066 2	0.933 8	0.011 5	0.121 5
	IV	0.046 7	0.953 3	0.003 9	0.069 2
	V	0.037 4	0.962 6	0.001 8	0.043 9
	VI	0.026 6	0.973 4	0.002 1	0.162 5
	VII	0.014 1	0.985 9	0.002 5	0.122 5
	VIII	0.008 4	0.991 6	0.001 1	0.102 2
	IX	0.005 3	0.994 7	0.000 6	0.088 7
	X	0.002 4	0.997 6	0.000 5	0.163 7
	XI	0.002 3	0.997 7	0.000 0	0.009 0
	XII	0.002 1	0.997 9	0.000 0	0.019 0
	XIII	0.000 7	0.999 3	0.000 3	0.192 5
	XIV	—	—	—	—
B	I	0.312 5	0.687 5	0.137 5	0.209 5
	II	0.093 8	0.906 2	0.043 7	0.215 4
	III	0.093 8	0.906 2	0.000 0	0.000 0
	IV	0.062 5	0.937 5	0.006 3	0.080 0
	V	0.062 5	0.937 5	0.000 0	0.000 0
	VI	—	—	—	—
C	I	0.441 0	0.559 0	0.111 8	0.155 2
	II	0.220 7	0.779 3	0.044 1	0.120 5
	III	0.190 7	0.809 3	0.006 0	0.029 2
	IV	0.060 3	0.939 7	0.026 1	0.207 9
	V	0.040 2	0.959 8	0.004 0	0.079 9
	VI	0.020 1	0.979 9	0.004 0	0.133 3
	VII	0.010 1	0.989 9	0.002 0	0.133 3
	VIII	—	—	—	—

随着龄级增大,种群生存率逐渐减小,种群累积死亡率逐渐增加的趋势。 $S(i)$ 曲线 $F(i)$ 曲线均在前面 4 个龄级变化率较大,从第 4 龄级之后, $F(i)$ 曲线和 $S(i)$ 曲线的上升和下降幅度均比较平缓,变化率较小。 $f(t_i)$ 曲线在第 1 龄级和第 2 龄级变化较大,第 2 龄级以后,曲线趋于平稳。 $\lambda(t_i)$ 曲线与 q_x 、 K_x 曲线呈现出相同的变化趋势。从 $f(t_i)$ 曲线和 $\lambda(t_i)$ 曲线可以看出:甜槠种群在第 1 龄级阶段,密度效应最大,种群危险率最高,第 1 龄级死亡率较高。第 6 龄级的种群死亡密度不大,但是由于种内和种间竞争逐步加强,所以导致种群危险率较高。A 样地中的甜槠种群表现出前期锐减,中、后期比较稳定,末期衰退的特点,这与种群的死亡率函数 q_x 曲线、消失率函数 K_x 曲线和 Deevy 存活曲线的分析结果相似。

2.4 点格局分析

根据树木个体的坐标值用实测值,得到各样地甜槠种群空间分布点图(图 5)。在 A、B 和 C 样地中,甜槠个体分别为 15 246 株、52 株和 188 株。

在 A 样地中,在尺度小于 150 m 时,甜槠种群

表现为显著的集群分布;大于 150 m,接近于随机分布。在 B 样地中,小于 20 m,为显著的集群分布;20~30 m,为显著的随机分布,30~46 m,为显著的均匀分布;大于 46 m,显著的随机分布。在 C 样地中,小于 13 m,为显著的集群分布;13~25 m,为显著的随机分布;25~37 m,为显著的均匀分布;大于 37 m,为显著的随机分布(图 6)。

综合以上结果,甜槠种群在小尺度上呈显著的聚集性,随着尺度的增加则表现为随机分布。由于样地内生境条件比较均一,外界因子对种群分布格局的影响不是很显著,所以,甜槠种群的分布主要与甜槠生物学特征有关。甜槠种群果实比较重,含有淀粉,可以靠动物传播种子也可以借助重力传播。但是传播距离是有限的,基本散落在母树周围。从种群在不同发育阶段的分布特征,可以看出种群的适应机制和生存策略。幼年期种群集聚度大,具有明显的群体效应,小龄级个体生长需要的资源较少,种内竞争较弱,聚集型分布也有利于幼苗、幼树的存活。成年植株个体增大,集聚程度有所降低,有利于充分的获取环境资源,维持个体的正常生长和群体

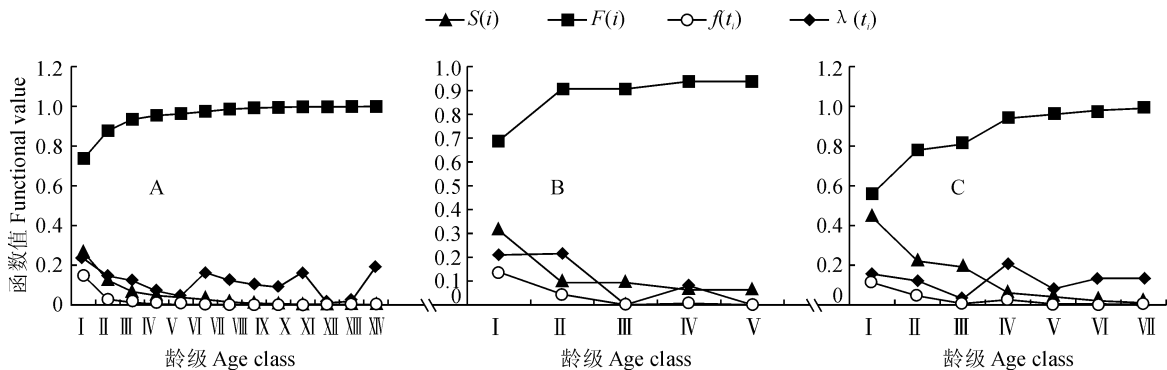


图 4 黄山常绿阔叶林优势种甜槠 3 个样地生存分析曲线

Fig. 4 Survival function curve of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

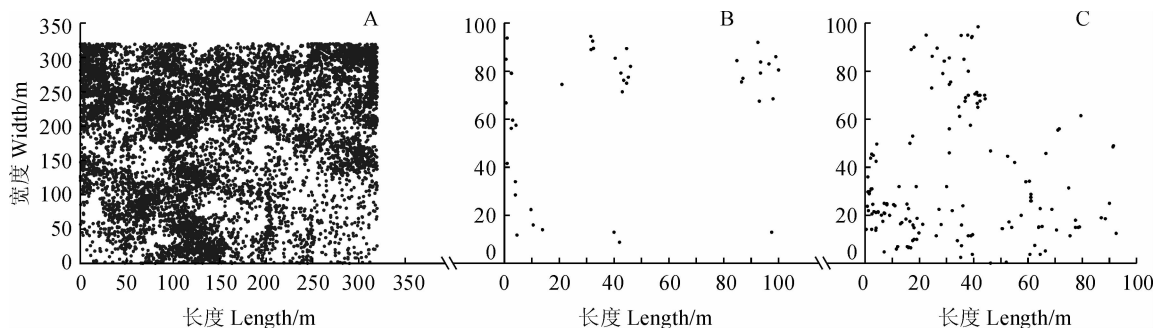


图 5 黄山常绿阔叶林优势种甜槠 3 个样地的空间分布点图

Fig. 5 Graph of spatial distribution of dominant species of *C. eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

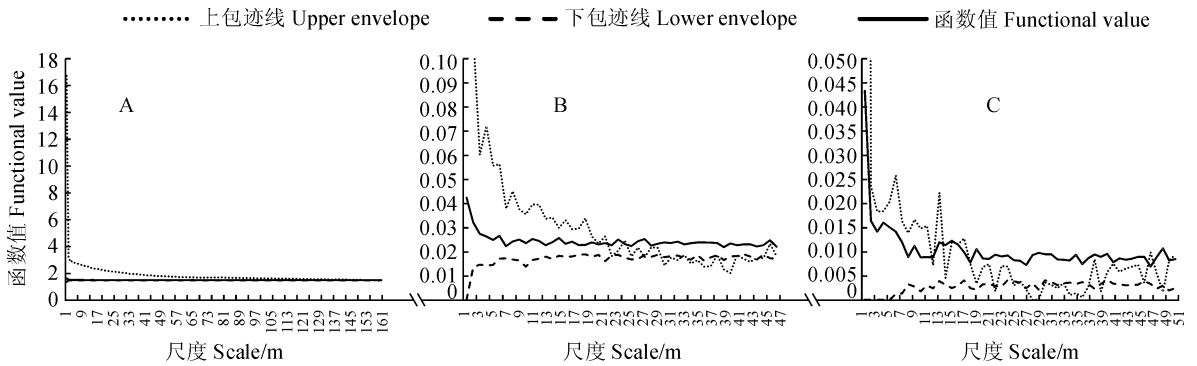


图6 黄山常绿阔叶林优势种甜槠3个样地的空间分布格局

Fig. 6 Distribution pattern of dominant species of *Castanopsis eyrei* population in evergreen broad-leaved forests of Mount Huangshan of the three plots

的稳定性。长成大树后不考虑生境的异质性,则呈现随机分布状态。

3 讨论

本研究以黄山森林植物多样性监测大样地内的典型甜槠种群为研究对象,采用多种手段对样地内的甜槠种群进行调查与分析。经调查黄山样地内的甜槠种群密度为 1 280 株/hm²,这均多于^[26-29]浙江古田山 514 株/hm²、浙江天台山 421 株/hm²、福建武夷山 144 株/hm² 和大安源 685 株/hm²。经查文献可知其样地分布均在海拔 500 m 以上,而黄山样地分布下限是 400 m。由此可见,黄山的甜槠林非常典型。

通过对年龄结构,静态生命表,存活曲线和种群增长模型的分析,表明 A、B、C 样地的甜槠种群均处于增长阶段,总共出现了 3 个死亡高峰,分别对应幼年期、近成熟前期和老龄期。幼苗和幼树数量占总体比例最高,随着龄级的增加,个体数逐渐减少。A 样地和 C 样地甜槠种群趋近于 Deevy II 型存活曲线,各龄级具有相近的死亡率。B 样地甜槠种群趋近于 Deevy III 型存活曲线,前期死亡率较高,中期和后期死亡率比较低而且稳定,属于增长型种群。研究结果尽管与颜玉娟等^[2]的研究结果不同,但与多数研究结果相吻合^[26,30-31],总体而言,种群呈现增长趋势。

点格局分析表明,甜槠种群呈现小尺度的聚集性与大尺度的随机性。本研究结果与徐学红等^[31]的研究结果相吻合,但是与李立、胡砚秋、杨云方、巩合德、Kamei 等的研究结果不同^[26,28,30,32-33]。这可能与研究所在样地的地形分布影响有关,生境的异质性对种群分布影响比较大,相比而言本研究结果所在样地较平坦,生境基本相同,所以才导致大尺度下呈现随机分布。

A、B、C3 块样地中的甜槠种群在年龄结构、死亡率、消失率、存活曲线、生存分析和种群增长方面的趋势基本一致,说明黄山的甜槠种群生存状况良好。而在点格局分析中存在差异,这主要因为 3 块样地处于不同的海拔高度,且样地面积大小不同,导致 3 块样地中甜槠种群个体数目存在差异,并且导致个体分布格局在不同的尺度下呈现不同的分布特点。

甜槠作为黄山常绿阔叶林的优势树种,正处于稳定增长的状态,不存在生存风险。这对黄山整个生态系统有重要意义,能有效地增强地表枯枝落叶持水与土壤蓄水能力、减少地表径流量与地下渗流量,又为土壤节肢动物、啮齿类、鸟类及昆虫提供必要的生存环境,同时也能调节气候变化和增加森林碳汇。这也为黄山的旅游业注入新的活力,创造出更多的发展机会。

参考文献:

- [1] LI P, HAN W X, ZHANG C, *et al.* Nutrient resorption of *Castanopsis eyrei* varies at the defoliation peaks in spring and autumn in a subtropical forest, Anhui, China [J]. *Ecological Research*, 2015, 30: 111-118.

- [2] 颜玉娟, 谢红梅, 陈星可, 等. 湖南阳明山甜槠次生林优势种群结构与分布格局研究 [J]. *林业资源管理*, 2016, 6(3): 61-66.
- YAN Y J, XIE H M, CHEN X K, *et al.* Population structure and distribution pattern of secondary *Castanopsis eyrei* forest

- in Yangmingshan, Hunan Province [J]. *Forest Resources Management*, 2016, (3): 61-66.
- [3] 谢福惠, 林大新. 壳斗科木材识别和分类[J]. 广西植物, 1984, (3): 25-35.
- XIE F H, LIN D X. Wood identification and classification of the *Castanopsis*[J]. *Guihaia*, 1984, (3): 25-35.
- [4] SHARMA C L, SHARMA M, CARTER M J, *et al.* Inter species wood variation of *Castanopsis*, species of Meghalaya [J]. *Journal of the Indian Academy of Wood Science*, 2011, 8(2): 124-129.
- [5] ELLIOTT K J, MINIAT C F, PEDERSON N, *et al.* Forest tree growth response to hydroclimate variability in the southern Appalachians[J]. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 27-41.
- [6] KLEIN T. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(6): 1 313-1 320.
- [7] 李凌浩, 林 鹏, 王其兵, 等. 武夷山不同林龄甜槠林水文学效应的比较研究[J]. 应用生态学报, 1998, 9(1): 18-22.
- LI L H, LIN P, WANG Q B, *et al.* Hydrological effect of different age *Castanopsis eyrei* stands at Wuyi Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1998, 9(1): 18-22.
- [8] 罗媛媛, 袁金凤, 沈国春, 等. 甜槠凋落叶分解中土壤节肢动物群落结构动态及其对森林片段化的响应[J]. 应用生态学报, 2011, 22(5): 1 295-1 301.
- LUO Y Y, YUAN J F, SHEN G C, *et al.* Dynamics of soil arthropod community structure and its responses to forest fragmentation during the decomposition of *Castanopsis eyrei* leaf litter [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(5): 1 295-1 301.
- [9] WANG Z, CAO L, ZHANG Z. Seed traits and taxonomic relationships determine the occurrence of mutualisms versus seed predation in a tropical forest rodent and seed dispersal system[J]. *Integrative Zoology*, 2014, 9(3): 309-319.
- [10] NAKANISHA A, YOSHIMAUR H, TOMARU N, *et al.* Patterns of pollen flow in a dense population of the insect-pollinated canopy tree species *Castanopsis sieboldii*[J]. *Journal of Heredity*, 2012, 103(4): 547-556.
- [11] 黄雅丽, 梁士楚, 韦宇静, 等. 巨尾桉与薰莪栲、红锥光响应曲线的比较研究[J]. 广西科学院学报, 2014, (4): 222-228.
- HUANG Y L, LIANG S C, WEI Y J, *et al.* Comparative study on the light response curve of photosynthesis among eucalyptus grandis *E. uro-phylla*, *Castanopsis fissa* and *Castanopsis hystrix*[J]. *Journal of Guangxi Academy of Sciences*, 2014, (4): 222-228.
- [12] 孟 陈, 徐明策, 李俊祥, 等. 栲树冠层光合生理特性的空间异质性[J]. 应用生态学报, 2007, 18(9): 1 932-1 936.
- MENG C, XU M C, LI J X, *et al.* Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics of *Castanopsis fargesii* canopy [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(9): 1 932-1 936.
- [13] TRIPATHI S, THAPA C B, SHARMA A, *et al.* Biomass carbon content in schima- *Castanopsis* forest of midhills of Nepal: a case study from jaisikuna community forest, kaski [J]. *International Journal of Environment*, 2017, 6(4): 72-78.
- [14] CAO F X, QI C J, LI G R, *et al.* Climate change effects on southern subtropical and tropical tree species in Ganzhou City, China[J]. *British Journal of Environment & Climate Change*, 2012, 2(2): 163-179.
- [15] 江国华, 汪秀琴, 吴泽民. 安徽查湾甜槠林不同大小林隙温度因子对比分析[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2016, 13(33): 4-10.
- JIANG G H, WANG X Q, WU Z M. Comparative analysis of temperature factors in different sizes of *Castanopsis eyrei* forests in Chawan, Anhui[J]. *Journal of Yangtze University (Natural Science Edition)*. 2016, 13(33): 4-10.
- [16] 赵锦年, 余盛明, 姚剑飞, 等. 黄山风景区松材线虫病危险性评估 II. 松天牛携带线虫状况的监测[J]. 林业科学研究, 2004, 17(1): 72-76.
- ZHAO J N, YU S M, YAO J F, *et al.* PWN risk assessment in Huangshan Scenic Area II. monitoring of nematode carried by pine borer beetles[J]. *Forest Research*, 2004, 17(1): 72-76.
- [17] 卢学英, 蒋 宁, 胡利军. 黄山风景区旅游环境承载力研究[J]. 河南工程学院学报(社会科学版), 2018, (1): 25-28.
- LU X Y, JIANG N, HU L J. Study on tourism environmental carrying capacity in Mount Huangshan Scenic Area [J]. *Journal of Henan Institute of Engineering (Social Science Edition)*, 2018, (1): 25-28.
- [18] 夏尚光, 周业勇. 气候变化对黄山区域生物多样性保护的影响与对策[J]. 安徽林业科技, 2013, 39(4): 16-19.
- XIA S G, ZHOU Y Y. Impacts of climate change on conservation of regional biodiversity in the Yellow Mountains and coping strategies[J]. *Anhui Forestry Science and Technology*, 2013, 39(4): 16-19.
- [19] 高 展, 许剑勇, 王 胜, 等. 黄山风景区暴雨山洪灾害风险区划研究[J]. 暴雨灾害, 2015, 34(3): 281-285.
- GAO Z, XU J Y, WANG S, *et al.* Research on regional risk zonation of mountain torrent disasters in Huangshan Scenic Area[J]. *Torrential Rain and Disasters*, 2015, 34(3): 281-285.
- [20] 丁 晖, 方炎明, 杨新虎, 等. 黄山亚热带常绿阔叶林的群

- 落特征[J]. 生物多样性, 2016, **24**(8): 875-887.
- DING H, FANG Y M, YANG X H, *et al.* Community characteristics of a subtropical evergreen broad-leaved forest in Huangshan, Anhui Province, East China[J]. *Biodiversity Science*, 2016, **24**(8): 875-887.
- [21] 魏海燕, 王军才, 刘济明, 等. 雷山常绿阔叶林甜槠栲的单木生物量估测[J]. 贵州农业科学, 2015, **43**(43): 163-167.
- WEI H Y, WANG J C, LIU J M, *et al.* Estimation on single-tree biomass of evergreen broad-leaved forest with *Castanopsis eyrei* in Leishan[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2015, **43**(43): 163-167.
- [22] 汪洋, 黄芳, 张汉菊, 等. 珍稀植物红椿种群生命表与生存分析[J]. 林业调查规划, 2017, **42**(4): 17-22.
- WANG Y, HUANG F, ZHANG H J, *et al.* Life table and survival analysis of endangered toona ciliate population[J]. *Forest Inventory and Planning*, 2017, **42**(4): 17-22.
- [23] RIPLEY BD. Modelling spatial patterns [J]. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 1977, **39**(2): 172-212.
- [24] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析[J]. 植物生态学报, 1998, (4): 344-349.
- ZHANG J T. Analysis of spatial point pattern for plant species[J]. *Journal of Plant Ecology*, 1998, (4): 344-349.
- [25] 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析[J]. 生态学报, 2004, **24**(1): 35-40.
- ZHANG J T, MENG D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain reserve, Shanxi, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(1): 35-40.
- [26] 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.
- LI L, CHEN J H, REN H B, *et al.* Spatial patterns of *Castanopsis eyrei* and *schima superba* in mid-subtropical broad-leaved evergreen forest in Gutianshan National Reserve, China[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(3): 241-252.
- [27] 金则新, 朱小燕, 林恒琴. 浙江天台山甜槠种内与种间竞争研究[J]. 生态学杂志, 2004, **23**(2): 22-25.
- JIN Z X, ZHU X Y, LIN H Q. Intraspecific and interspecific competition in *Castanopsis eyrei* in Tiantai Mountain of Zhejiang Province [J]. *Chinese Journal of Ecology*. 2004, **23**(2): 22-25.
- [28] 杨云方, 丁晖, 徐海根, 等. 武夷山典型常绿阔叶林 4 个主要植物种群点格局分析[J]. 生态与农村环境学报, 2013, **29**(2): 184-190.
- YANG Y F, DING H, XU H G, *et al.* Point pattern analysis of four main plant populations in evergreen broad-leaved forests typical of Wuyi Mountains, Southeast China [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2013, **29**(2): 184-190.
- [29] 杨青, 丁晖, 方炎明, 等. 武夷山大安源甜槠常绿阔叶林群落物种组成及多样性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2014, **23**(1): 44-50.
- YANG Q, DING H, FANG Y M, *et al.* Analyses on species composition and diversity of evergreen broad-leaved forest community of *Castanopsis eyrei* at Da'an Yuan in Wuyi Mountain [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2014, **23**(1): 44-50.
- [30] 胡砚秋, 李文斌, 崔佳玉, 等. 亚热带常绿阔叶林优势种个体及生物量的点格局分析[J]. 生态学报, 2016, **36**(4): 1 066-1 072.
- HU Y Q, LI W B, CUI J Y, *et al.* Spatial point patterns of dominant species by individual trees and biomass in a subtropical evergreen broad-leaved forest [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(4): 1 066-1 072.
- [31] 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.
- XU X H, YU M J, HU Z H, *et al.* The structure and dynamics of *Castanopsis eyrei* population in Gutian Mountain Natural Reserve in Zhejiang, East China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(3): 645-653.
- [32] 巩合德, 杨国平, 鲁志云, 等. 哀牢山常绿阔叶林树种多样性及空间分布格局[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 143-150.
- GONG H D, YANG G P, LU Z Y, *et al.* Diversity and spatial distribution patterns of trees in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains [J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 143-150.
- [33] KAMEI M, NAKAGOSHI N. Geographic assessment of present protected areas in Japan for representativeness of forest communities [J]. *Biodiversity & Conservation*, 2006, **15**(14): 4 583-4 600.

(编辑:潘新社)