

doi : 10. 16473/j. cnki. xblykx1972. 2017. 05. 015

文山老君山多变石栎种群生活史特征 与空间分布格局*

何德明¹, 李金², 许琨², 范中玉², 刘维暉², 黄华², 丰燕飞¹, 韦荣彪¹

(1. 文山国家级自然保护区管护分局, 云南 文山 663099; 2. 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650201)

摘要: 多变石栎为南方山地水源林的主要树种, 具有重要的经济与生态价值。为了解其生活史动态特征与空间分布规律, 本文通过对文山老君山多变石栎林进行样方调查, 对多变石栎种群的生命表特征、年龄结构、存活曲线以及种群空间分布格局 4 个方面进行了研究。结果表明: 文山老君山多变石栎种群年龄结构呈纺锤形, 即树种组成呈中龄树比例最大, 幼树和成龄树比例较小的规律; 属于衰退型, 将形成更稳定的复合群落; 由于多变石栎林内密闭度大, 幼苗不容易成活, 而老龄立木由于接近其实际寿命, 所以死亡率都较高, 存活曲线基本接近 Deevey I 型, 即凸型曲线; 通过多变石栎点格局分析发现, 其分布呈现出随机分布的规律, 这可能与研究区的多变石栎种群所处的生态环境及其自身的生物学特性相关。

关键词: 多变石栎; 文山老君山; 种群结构; 种群动态; 点格局分析

中图分类号: Q 948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-8246 (2017) 05-0082-06

Life History Characteristics and Spatial Distribution Patterns of *Lithocarpus variolosus* Population in Laojun Mountain

HE De-ming¹, LI Jin², XU Kun², FAN Zhong-yu², LIU Wei-wei²,
HUANG Hua², FENG Yan-fei¹, WEI Rong-biao¹

(1. Wenshan Administration of National Nature Reserves, Wenshan Yunnan 663099, P. R. China;
2. Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming Yunnan 650201, P. R. China)

Abstract: *Lithocarpus variolosus* is the main tree species of the water source forest in the mountain areas of south China. In order to understand the life history characteristics and the pattern of the spatial distribution of *Lithocarpus variolosus* population, based on two sample plots in the Laojun Mountain of Wenshan Prefecture in Yunnan Province in 2016, we examined the life table characteristics, age structure, survivorship curve and spatial distribution of the *Lithocarpus variolosus* population. The results showed that: (1) The age structure of *Lithocarpus variolosus* population followed a spindle shape, which indicated that the population was declining and may be form a more stable compound community; (2) The number of young and old-aged individuals accounted for less proportion of total population, but more for the middle-aged individuals; (3) The survivorship curve of *Lithocarpus variolosus* population generally matches a Deevey Type I; (4) The spatial distribution of *Lithocarpus variolosus* population was random. Based on these findings, we conclude that its spatial patterns population were controlled by local ecological characteristics and its biotic conditions.

Key words: *Lithocarpus variolosus*; Laojun Mountain in Wenshan; population structure; population dynamics; point pattern analysis

* 收稿日期: 2016-11-24

基金项目: 西南-川藏地区本土植物清查与保护子课题 (Y4243331Y1)。

第一作者简介: 何德明 (1983-), 男, 工程师, 主要从事自然保护区工作研究。E-mail: tobming@126.com

通讯作者简介: 许琨 (1972-), 男, 高级工程师, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: xukun@mail.kib.ac.cn

种群生活史研究能反映种群在时间和空间上的变动规律, 体现种群动态及其群落的演替趋势, 对阐明生态系统的发展、群落结构的特征和发展趋势有着重要的研究意义^[1-3]; 种群空间格局分析可反映种群与生态因素之间的相互关系, 也可以反映种群间关系, 是研究种群间相互作用以及种群与环境关系的重要手段^[4]。通过对二者的研究不仅可以反映植物种群的现实状况, 更能反映种群演变的历史与未来的发展趋势^[5]。因此, 二者的相关研究一直是植物生态学的研究热点之一^[6-8]。

多变石栎 (*Lithocarpus variolosus* (Fr.) Chun) 隶属壳斗科 (Fagaceae) 柯属 (*Lithocarpus*) 乔木, 主要分布在四川西南部及云南丽江、维西、文山、昭通等地, 生于海拔 1 841-3 300m 山地杂木林中^[9-10]。前人对多变石栎的研究主要集中在植物区系^[11]、环境适应性^[12]、种子淀粉利用^[13-14]等方面。多变石栎生长速度快, 木材坚实耐用, 而且其种子可用于提取淀粉、酿酒、作饲料, 是集造林、木材、淀粉等多种利用价值于一身的优秀物种, 具有重要的经济与生态价值^[15]。多变石栎是常绿阔叶林的重要组成部分, 是南方山地水源林的主要树种^[16]。但前人对多变石栎生活史和空间分布的相

关研究较少, 本研究通过对老君山多变石栎种群的生活史特征与空间分布格局特征进行分析, 加深对其抚育更新的认识, 由此有助于更好地保护水源, 同时为保护区的科学管理提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

文山国家级自然保护区老君山片区 (以下简称“文山老君山”), 位于 103°35′-106°11′E、22°40′-24°28′N 之间, 属乌蒙山脉南支, 距文山州城区约 60km, 文山老君山中的薄竹山是滇东南第一高峰, 海拔 2 991m。多变石栎是薄竹山北坡常见树种且为优势种, 形成多变石栎斑块。伴生物种主要有小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、栲 (*Castanopsis fargesii*)、南烛 (*Vaccinium bracteatum*)、润楠 (*Machilus pingii*)、露珠杜鹃 (*Rhododendron irroratum*)、大花野茉莉 (*Styrax grandiflorus*)、多脉冬青 (*Ilex polyneura*)、西南桦 (*Betula alnoides*)、大果冬青 (*Ilex macrocarpa*)、大理柳 (*Salix daliensis*)、昆明山海棠 (*Tripterygium hypoglaucum*)。

表 1 各样地概述表

Tab. 1 General situation of sampling sites

样地名称	群落名称	经纬度	海拔 /m	样地面积 /m ²	密闭度 /%	坡度 /°	坡向	土壤 pH
Plot a	多变石栎林	23°22′48.40″N 103°56′4.03″E	2 422	900	80	23	东北	4.8
Plot b	多变石栎林	23°22′47.00″N 103°56′0.17″E	2 411	900	80	28	西北	5.2

1.2 研究方法

1.2.1 样地调查

2016年6月通过实地踏查, 结合资料分析, 按照不同演替阶段和分布特点, 随机设置了2个样地, 样地大小为30m×30m, 海拔2 400m左右。采用相邻网格法, 将2个样地划分成5m×5m的小样方(各36个)。在每个样方内, 进行群落学特征的记录, 如乔木层的每木树高、冠幅、胸径、郁闭度、坐标, 灌木的高度、盖度、株数以及样方所在地的坡向、坡度、海拔和土壤pH等环境因子(表1)。

1.2.2 生活史特征

(1) 种群径级结构 由于直接测量树木的年龄非常困难, 很多学者都使用径级结构来代替年龄

结构进行分析^[17]。本研究参照亚热带森林相关研究资料^[17-19], 根据样地内植株胸径(diameter at breast height, DBH)和树高的具体组成情况来划分径级, 多变石栎的高度小于1.3m, 其胸径为0, 用高度来划分其年龄段: 多变石栎高度小于50cm的植株较少, 为多变石栎幼苗, 将其划为I胸径级; 多变石栎高度大于等于50cm, 而胸径小于2.5cm, 为多变石栎幼树, 将其划为II胸径级; 多变石栎胸径在2.5-45.0cm区间, 其高度在1.8-15.0m之间, 为多变石栎的中树和大树, 将其划为III-V级; 而胸径大于等于45cm的多变石栎是其成龄期, 将其划为VI胸径级。即6个胸径级划分, 高度<50cm为I胸径级, 高度≥50cm、DBH<2.5cm为II胸径级, 2.5cm≤DBH<7.5cm为III胸径级,

7.5cm ≤ DBH < 22.5cm 为 IV 胸径级, 22.5cm ≤ DBH < 45.0cm 为 V 胸径级, DBH ≥ 45.0cm 为 VI 胸径级。依据多变石栎种群的胸径级, 按其生活史周期将文山老君山多变石栎种群分为 3 个年龄段: 幼龄期 (I- II 级)、中龄期 (III- V 级)、成龄期 (VI 级)。

(2) 编制种群静态生命表和绘制存活曲线
按静态生命表的编制方法, 以径级结构代替年龄结构, 统计各个径级内的多变石栎个体的数量, 编制出文山老君山多变石栎种群静态生命表, 并绘制存活曲线。

1.2.3 种群空间分布格局分析

本研究中, 采用单变量 O-ring 统计方法分析多变石栎空间分布格局, O-ring 统计是在 Ripley 的 K 函数和 Mark 相关函数的基础上, 用圆环替代 K 函数计算中使用的圆, 避免了累积效应^[20], 因此分析空间格局更准确^[21]。

O-ring 统计分析使用 Programita (Wiegand 2004 版) 软件完成, 空间尺度为 0-30m, 100 次 Monte Carlo 模拟得到 99% 的置信区间。其他数据分析采用 R 3.3.1 里面的 ggplot 包和 Excel 2013 软

件完成。

2 结果与分析

2.1 种群年龄结构

从图 1 可以看出, 在 Plot a 中, 胸径为 2.5-45cm (III- V 级) 的中龄树最多, 共为 26 株, 占多变石栎样本数量的 78.8%; 多变石栎种群胸径在 45cm 以上的成龄树 (VI 级) 最少, 为 1 株, 占多变石栎样本数量的 3.0%; 胸径小于 2.5cm 的幼龄树 (I- II 级) 总数为 6 株, 占多变石栎样本数的 18.2%。说明多变石栎在幼苗期由于林内郁闭度比较高, 而且容易受到昆虫和牛羊的啃食, 不容易成活; Plot b 中, 与 Plot a 的状况一致, 也是中龄树种最多, 有 68 株, 占多变石栎样本数量的 81.9%, 但从年龄结构上可以看出, Plot b 多变石栎群落还没发展到成熟阶段, 没有成龄树。总的来说, 文山老君山多变石栎种群年龄结构组成呈纺锤形, 树种组成呈现出中龄树比例最大, 幼树和成龄树比例较小的规律。

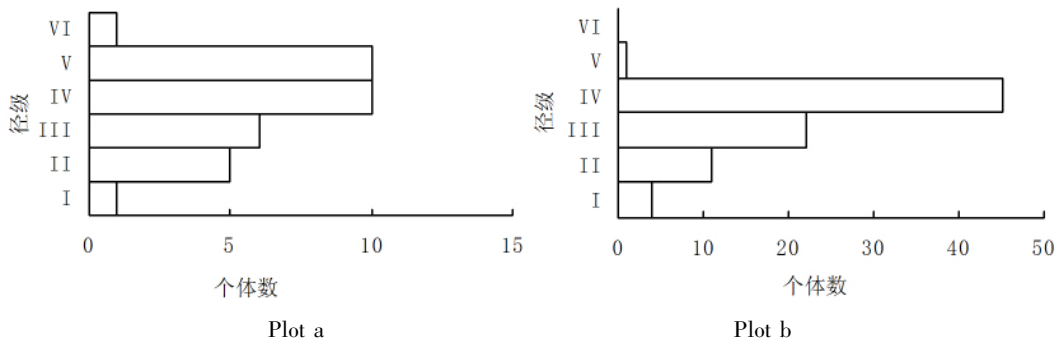


图 1 各样方多变石栎种群的年龄结构

Fig. 1 Age structure of *Lithocarpus variolosus* population in different plots

2.2 种群静态生命表

以径级结构代替年龄结构, 编制了文山老君山多变石栎种群静态生命表; 因为静态生命表是以时

间推空间, 以横向导纵向, 故在生命表中会出现死亡率为负数, 但这并不影响其反映种群的发展和衰落状况^[22]。

表 2 文山老君山多变石栎种群静态生命表 (Plot a)
Tab. 2 Life table of *Lithocarpus variolosus* population in Laojun Mountain

径级 x	存活数 / 株 N_x	存活数 标准化 L_x	$\lg L_x$	死亡数 / 株 D_x	死亡率 Q_x / %	存活个体 总数 T/株	生命期望
I	1	3.0	0.477	-	-	33.0	33.000
II	5	5.5	0.740	-	-	30.0	6.000
III	6	8.0	0.903	-	-	24.5	4.083
IV	10	10.0	1.000	0	0.000	16.5	1.650
V	10	5.5	0.740	9	0.900	6.5	0.650
VI	1	1.0	0.000	1	1.000	1.0	1.000

从表 2 和表 3 中可以看出，中龄期多变石栎存活数较多，而幼龄期和成龄期多变石栎存活数较少。实地调查发现，文山老君山多变石栎次生林中，几乎

没有胸径超过 45cm 的多变石栎，说明样地内多变石栎胸径越接近第 VI 龄级，就越接近其实际寿命。

表 3 文山老君山多变石栎种群静态生命表 (Plot b)

Tab. 3 Life table of *Lithocarpus variolosus* population in Laojun Mountain

径级 x	存活数 N_x /株	存活数 标准化 L_x	$\lg L_x$	死亡数 D_x /株	死亡率 Q_x /%	存活个体 总数 T /株	生命期望
I	4	7.5	0.875	-	-	81.5	20.375
II	11	16.5	1.217	-	-	74.0	6.727
III	22	33.5	1.525	-	-	57.5	2.614
IV	45	23.0	1.362	44	0.978	24.0	0.533
V	1	1.0	0.000	1	1.000	1.0	1.000

2.3 种群存活曲线特征

存活曲线借助存活个体数量以描述特定年龄的存活率，是作为种群动态的重要特征之一。由图 2 可知，胸径<2.5cm 的多变石栎幼龄期，存活率较低，中龄期低径级种群存活率最高，中龄期高径级存活率开始下降，而后老龄期存活率最低。从图 2 看，文山老君山的多变石栎种群的存活曲线基本接近 Deevey I 型，即凸型曲线。将文山老君山多变石栎种群各年龄级存活个体数量拟合方程描述， $Y = -0.2696x^2 + 1.5877x + 0.0052$ ， $R^2 = 0.9193$ 。

2.4 种群点格局分析

结合野外实地调查，胸径<5cm 的多变石栎个体数目少且幼苗有丛生现象，不易进行分析。本研究对胸径≥5cm 的个体进行了点格局分析。图 3 中横、纵坐标均代表 30m，树木个体坐标值用实测距离值表示。从图 3 可以看出，Plot a 和 Plot b 多变

石栎植株密度区别较大，在 Plot a 中多变石栎植株密度为 277.5 株/hm²，在 Plot b 中植株密度为 610.5 株/hm²；从图 3 可以看出，多变石栎总体上呈现出胸径越大高度越大的趋势，并且胸径大的和胸径小的呈相间分布。

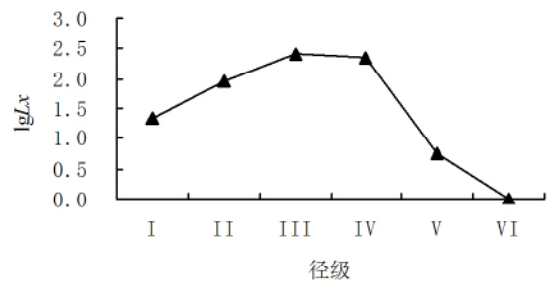


图 2 多变石栎存活曲线

Fig. 2 Survival curve of *Lithocarpus variolosus* population

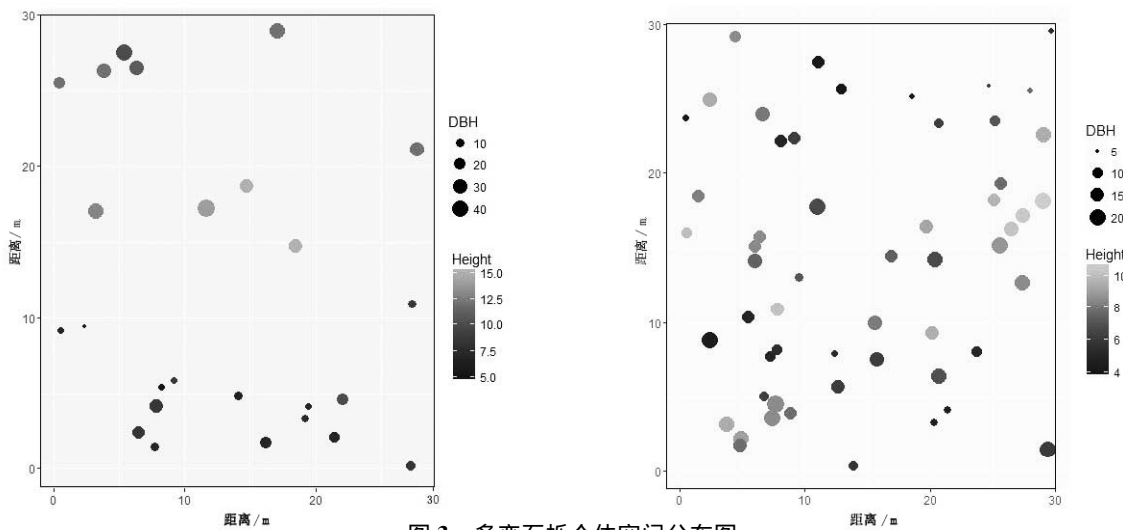


图 3 多变石栎个体空间分布图

Fig. 3 Mapped point pattern of *Lithocarpus variolosus* in different sampling sites

图4为2个样地内多变石栎种群点格局分析的结果。分析时取间隔为0.5m,最大值为30m。 $O(r)$ 值若在包迹线以内,呈随机分布;若在包迹线以

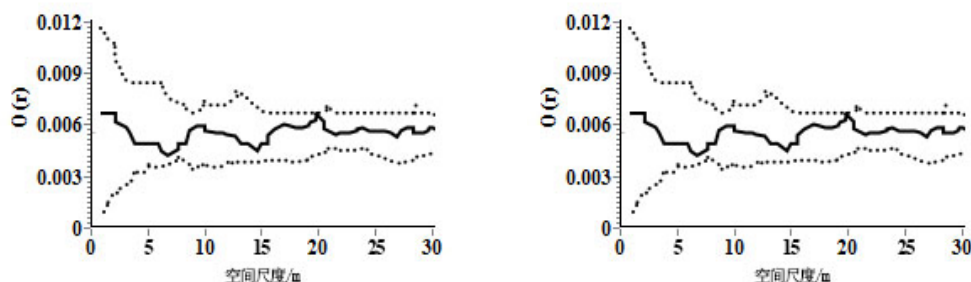


图4 多变石栎点格局分析

Fig. 4 Analytic result of spatial distribution and point pattern of *Lithocarpus variolosus*

3 结论与讨论

多变石栎在文山老君山北坡较常见,形成了以多变石栎为优势种的斑块,本研究调查发现多变石栎种群年龄结构组成呈纺锤形,即中龄树比例最大,幼树和成龄树比例较小的规律。中龄树承担了群落的主要组成部分,覆盖度较广,吸收了较多阳光,生命力也比较旺盛;成龄树较粗壮高大,上面附着附生植物,且有很多坏死的树枝,生命力已经很低;而幼树处在最底层,由于林分的密闭度比较大,所接受到的光照不多,存活率也相应较低,而且容易受到昆虫和牛羊的啃食,所以存活的数量就更少;因此,其存活曲线呈现凸型,幼树和老龄树的存活率都较低,而中龄树种数量最多,存活率也最高;从整个群落上看,出现这样的存活曲线,显示出其更新能力不足,这表明,随着时间的推移,由于幼树数量的不足,种群数量将会缓慢减少,根据目前群落的伴生物种情况,该多变石栎林将会形成更稳定的多变石栎-小叶青冈-栲复合群落。这与靳静静等对山西七里峪白桦种群生活史特征研究类似^[8],随着时间推移,白桦林将被油松林或辽东栎林所取代,形成针阔混交林。

从格局上看,多变石栎种群大小植株相间分布,能够有效利用各层的环境资源;2个样地种群都呈现随机分布;前人的研究认为从人工林到天然林,由均匀分布向随机分布发展^[23],某些树种由于种子的扩散机制制约,在出苗期呈现聚集分布^[24],另外,由于环境资源分布的不均匀,群落呈现聚集分布^[25];本研究区为天然林,种子能通过动物有效传播,样地内环境异质性较低,因此多

上,呈集群分布,在包迹线以下,呈均匀分布。从图4可以看出,Plot a和Plot b的多变石栎种群均呈随机分布。

变石栎林呈现随机分布;另外,为更深层地分析多变石栎空间格局,需要从土壤、气候、地形等环境因子进一步调查和分析^[26]。

文山老君山常绿阔叶林是文山州赖以生存和发展的最大水源林区^[27],付永刚认为文山老君山年涵养水量达到了 $1.2 \times 10^8 \text{ m}^3$ 以上,给文山州提供了丰富的水资源。多变石栎作为常绿阔叶林的重要承担者,为了更好地涵养水源,需要保护好多变石栎及其环境。

致谢:云南大学吴兆录教授对文章提出宝贵的修改意见;丽江高山植物园同事在样方调查和数据分析中给予支持和帮助;文山国家级自然保护区管护分局罗跃忠局长对项目的支持,自然保护区管护分局黄太文、梁东义、罗家旺、余金辉、薛世贵、张代明参与样方调查,在此一并感谢!

参考文献:

- [1]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.
- [2]张育新 马克明 祁建 等.北京东灵山海拔梯度上辽东栎种群结构和空间分布[J].生态学报,2009,29(6):2789-2796.
- [3]胡尔查 王晓江 张文军 等.乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析[J].生态学报,2013,33(9):2867-2876.
- [4]张金屯.植被数量生态学方法[M].北京:中国科学技术出版社,1995:1-370.
- [5]陈育 杨劼 张璞进 等.西鄂尔多斯半日花(*Helianthemum soongoricum*)种群结构和点格局分析[J].中国沙漠,2014,34(1):75-82.

[下转第92页]

参考文献:

[1]汪企明,张纪林,朱薪茹.几种柏木的引种和扦插生根遗传力的初步研究[C].全国林木遗传育种第五次学术报告会论文汇编,1986:153.

[2]兰小中,廖志华,王景升.西藏高原濒危植物西藏巨柏光合作用日进程[J].生态学报,2005,25(22):3272-3275.

[3]德庆措姆,潘刚,霍美丽.西藏林芝地区巨柏育苗与造林试验[J].林业调查规划,2008,33(6):139-141.

[4]王景升,郑维列,潘刚.巨柏种子活力与濒危的关系[J].林业科学,2005,41(4):37-41.

[5]张国强,罗大庆,王景升.西藏濒危植物巨柏的生物学与生态学特性研究[J].林业科技,2006,31(2):1-5.

[6]李乾振,李朝晖.闽东引种巨柏育苗试验初报[J].林业科技,2003,12(39):184-186.

[7]陈瑞.巨柏育苗造林技术[J].林业科技,1994,19(2):6-7.

[8]汪企明,张继林,朱薪茹.几种柏树电热温床扦插育苗技术的研究[J].江苏林业科技,1985(4):9-13.

[9]Riggs L A. Conserving genetic resources on-site in

forest ecosystems [J]. Forest Ecology and Management, 1990, 35: 45-68.

[10]兰小中,王景升,郑维列,等.巨柏细胞色素氧化酶同工酶变异分析[J].山地农业生物学报,2006,25(4):297-301.

[11]扎西次仁.西藏巨柏(*Cupressus gigantea*)的遗传多样性与精油化学成分变异及其保护生物学意义[D].上海:复旦大学,2008.

[12]康兴成,张其花.青藏高原高海拔地区柏树生长季节的探讨[J].冰川冻土,2001,23(2):140-155.

[13]高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2009.

[14]蔡艳蓉,高照良,赵晶.不同基质与施肥水平对黑麦草叶绿素及根系生长情况的影响[J].水土保持研究,2011,18(4):157-159.

[15]刘永春,毕守法,于庆和.西藏林芝巴结乡巨柏林土壤的研究[J].林业科学,1988,24(4):466-470.

[16]白宝璋,徐克章,赵景阳.植物生理学(上册:理论教程)[M].北京:中国农业科技出版社,2001:114,174,181,201.

[上接第86页]

[6]Olagoke A O, Bosire J O, Berger U. Regeneration of *Rhizophora mucronata*, (Lamk.) in degraded mangrove forest: Lessons from point pattern analyses of local tree interactions [J]. Acta Oecologica, 2013, 50(7): 1-9.

[7]Han Z Q, Liu T, Zeng X L, et al. A two-year life history cycle model for autumn and spring seedling coexistence in an annual plant - An example of intraspecific niche differentiation [J]. Ecological Modelling, 2016, 330: 16-23.

[8]靳静静,张钦弟,毕润成.山西七里峪白桦种群生活史特征与点格局分析[J].生态学报,2014,33(9):2316-2321.

[9]丁莉.云南昭通北部自然保护区种子植物区系研究[D].昆明:西南林业大学,2007.

[10]刘恩德,彭华.永德大雪山中山湿性常绿阔叶林植物区系的初步研究[J].植物分类与资源学报,2007,29(2):129-136.

[11]王利松,彭华.滇中小百草岭多变石栎林植物区系的初步研究[J].植物分类与资源学报,2004,26(2):157-165.

[12]梁晓,马祖陆,覃星铭,等.西南石漠化地区典型植物生理生化特性及抗旱性评价[J].南方农业学报,2014(3):368-375.

[13]端木忻.江西省壳斗科资源的综合利用[J].生物物质化学工程,1995(1):34-35.

[14]胡芳名,李建安,李若婷.湖南省主要橡子资源综合利用的研究[J].中南林业科技大学学报,2000,20(4):41-45.

[15]刘茂松,洪必恭.中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系[J].植物生态学报,1998(1):41-50.

[16]周伟,吴宝成,宋春风,等.中国柯属(壳斗科)植物资源与开发利用[J].中国野生植物资源,2016,35(4):60-

62.

[17]Lin S, Yu Z. Secondary forest floristic composition, structure and spatial pattern in subtropical China [J]. Journal of Forest Research, 2011, 18(1): 111-120.

[18]彭少麟.南亚热带森林群落动态学[M].北京:科学出版社,1996.

[19]达良俊,杨永川,宋永昌.浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J].植物生态学报,2004,28(3):376-384.

[20]Perry G L W, Miller B P, Enright N J. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology [J]. Plant Ecology, 2006, 187(1): 59-82.

[21]Wiegand T, Moloney K. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology [J]. Oikos, 2004, 104(2): 209-229.

[22]毕晓丽,洪伟,吴承祯,等.武夷山米槠种群生命表分析[J].热带亚热带植物学报,2001,9(3):243-247.

[23]彭舜磊.秦岭火地塘林区森林群落近自然度评价及群落生境图绘制方法研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2008.

[24]潘霞,周荣飞,顾莎莎,等.百山祖北坡常绿阔叶林多脉青冈种群结构和分布格局[J].亚热带植物科学,2013(3):227-232.

[25]李效雄,刘贤德,赵维俊.祁连山大野口流域青海云杉种群结构和空间分布格局[J].干旱区地理,2012,35(6):960-967.

[26]贾国栋,余新晓,邓文平,等.北京山区典型流域不同海拔椴树种群的空间点格局分析[J].生态环境学报,2011,20(z1):996-1002.

[27]付永刚.文山州老君山自然保护区成了文山的“母亲山”[J].云南林业,2015(1):27-28.