

北京松山自然保护区油松种群生活史及其空间分布格局

牛丽丽¹ 余新晓¹ 刘淑燕¹ 刘彦¹ 岳永杰¹ 王小平² 陈俊崎²

(¹ 北京林业大学水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室 ² 北京市园林绿化国际项目合作管理办公室)

摘要: 该文从生命表特征、年龄结构、存活曲线以及种群不同龄期个体空间分布格局4个方面,研究了松山自然保护区油松种群的生活史动态特征与空间分布规律。结果表明:①油松种群在其生长过程中,当胸径达到22.5 cm左右时,由于种内不同个体间为争夺空间与阳光,将遭遇一次死亡高峰;随后将进入一个平稳的生长期,随着龄级的增长,死亡率逐渐升高,直至其衰老死亡。②油松种群的存活曲线基本接近DeeveyⅢ型(曲线凹型)。③油松种群不同龄期个体的分布格局、龄期间的空间关联与尺度有密切的关系,在小尺度上油松各龄期趋于聚集分布,龄期间有较强的关联性;当空间尺度大于临界值时,油松各龄期趋于随机分布,龄期间的空间关联性减弱。

关键词: 种群结构; 空间分布格局; 空间关联; 龄期; 种群动态

中图分类号:S718.54 文献标识码:A 文章编号:1000-1522(2008)增刊2-0017-05

NIU Li-li¹; YU Xin-xiao¹; LIU Shu-yan¹; LIU Yan¹; YUE Yong-jie¹; WANG Xiao-ping²; CHEN Jun-qi². Life history characteristics and spatial distribution of *Pinus tabulaeformis* population in Songshan Nature Reserve of Beijing. *Journal of Beijing Forestry University* (2008)30(Supp. 2)17-21[Ch, 18 ref.]

¹ Key Laboratory of Soil and Water Conservation & Desertification Combating of Ministry of Education, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

² Beijing Forestry and Parks Department of International Cooperation, Beijing, 100029, P. R. China.

This paper analyzes the life history characteristics and spatial distribution of *Pinus tabulaeformis* population in Songshan Nature Reserve through four aspects (life table characteristics, age structure, survival curve, and spatial pattern of individuals in different ageclasses). Results showed that, 1) there is a peak of mortality at the DBH of about 22.5 cm, which was caused by intraspecific competition for space and light resource. Then the population will enter a stable growth period, after which mortality increases gradually with ages until they die. 2) The survival curve of *P. tabulaeformis* population generally matches the Deevey Type III, and the seedlings have a low survival rate due to high crown density. 3) The spatial pattern of different ageclasses *P. tabulaeformis* and the spatial association among individuals depend on spatial scales. In small scales, individuals of all ageclasses *P. tabulaeformis* tend to clumping distribution, and the spatial association among individuals in different ageclasses *P. tabulaeformis* is considerably strong. By contrast, if the scales enlarge beyond these points, individuals of all ageclasses *P. tabulaeformis* disperse randomly, and their spatial association weakens.

Key words population structure; spatial pattern; spatial association; ageclass; population dynamics

空间格局长期以来被认为是决定植物群落竞争关系的主要因子^[1-3],生态学的许多领域也越来越强调空间格局^[4]。种群的空间结构不仅能客观地体现群落的发展趋势,而且对阐明种群生态特性、更新对策乃至群落的形成及其稳定性与演替规律等都具有重要意义^[5-6]。种群结构及其动态变化规律也一直是植物生态学的研究热点之一。对于种群短期的研

究,可以探讨群落内优势种的结构和空间分布,分析种群种内和种间竞争来揭示种群生活对策和动态机制^[7-8]。本研究通过对油松(*Pinus tabulaeformis*)种群生活史特征、年龄结构、种群空间分布格局等方面的研究,探讨松山自然保护区油松种群的分布和动态规律及影响机制,为更好地保育油松群落与生态环境提供一定的理论依据。

收稿日期:2008-06-15

<http://www.bjfujournal.cn>, <http://journal.bjfu.edu.cn>

基金项目:北京市科委重大项目(D070600100091)、“十一五”国家科技支撑计划项目(2006BAD03A02)。

第一作者:牛丽丽,博士生。主要研究方向:森林生态、水土保持。电话:13811786471 Email:niulili1981@126.com 地址:100083 北京林业大学12信箱。

责任编辑:余新晓,教授,博士生导师。主要研究方向:水土保持、生态学、生态水文。电话:010-62338846 Email:yuxinxiao@bjfu.edu.cn 地址:同上
(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

1 研究区概况

松山自然保护区是华北地区的国家级自然保护区之一,位于北京市延庆县境内西北部,地理位置东经 $115^{\circ}30' \sim 115^{\circ}39'$,北纬 $40^{\circ}32' \sim 40^{\circ}33'$,总面积4 667 hm²。地处燕山山脉,属于强烈切割的中山地带,区内山势陡峭,沟谷纵横,海拔在600~2 240 m之间。保护区属暖温带大陆性季风气候,年平均气温8.5°C,最高气温39°C,最低气温-27.3°C,年降水量493 mm,年平均日照2 836.3 h,无霜期152.8 d。土壤有明显的垂直分布带,在同一垂直带内,则随不同坡向、坡度和植被情况而异。自下而上土壤类型为山地褐土、山地棕壤和山地草甸土。自然保护区内有保存完好的天然油松林和大量的桦树(*Betula alba*)、榆树(*Ulmus pumila*)、核桃揪(*Juglans mandshurica*)、白蜡(*Fraxinus chinensis*)为主的落叶阔叶次生林,森林覆盖率达96.79%。

2 研究方法

2.1 样地调查

本研究采用样地调查法进行调查。2007年6月,在松山自然保护区的天然油松林内设置一固定标准地。采用相邻网格法,将标准地划分为20 m×20 m小样方,进行乔木层调查。在每个标准地内沿两条对角线方向取20 m×20 m小样方6个,在每个小样方的四角和中间位置设置5 m×5 m幼苗更新样方。主要调查因子包括树种、距离(每株定位)、胸径、树高、枝下高、冠幅等。

2.2 数据处理

2.2.1 生命表的编制

由于实际测得树木的年龄比较困难,所以以树木的胸径大小作为度量树木年龄大小的指标。正常气候条件下,胸径愈粗,其树龄就愈大,反之亦然。根据调查所得数据,将胸径(DBH)在2.5 cm以下的油松幼苗定为DBH I 级,其后以5 cm为步长增加一级,即 $2.5 \text{ cm} \leq DBH < 7.5 \text{ cm}$,作为II级,依次类推。总共将松山油松种群的年龄结构划分为7个龄级。统计各个龄级内的油松株数,按照静态生命表的编制方法和各样地的不同分别编制油松种群的静态生命表。

静态生命表^[9-10]一般包含如下栏目: x 为单位时间内年龄等级的中值; a_x 为在 x 龄级内出现的个体数; a_0 为第1个龄级内出现的个体数; l_x 为在 x 龄级开始时标准化存活个体数(一般转化为1 000); d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数; q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的死亡率; L_x 为从 x 到 $x+1$

龄级间隔期内存活的个体数; T_x 为从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x 为进入 x 龄级个体的生命期望寿命。其中,各项之间又相互关联,可以通过实测值 a_x 或 d_x 求得,其关系如下: $l_x = (a_x / a_0) \times 1000$; $d_x = l_x - l_{x+1}$; $q_x = (d_x / l_x) \times 100\%$; $L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$; $e_x = T_x / l_x$ 。

由于静态生命表只反映了世世代代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而不是对同一种群的全部生活史的追踪^[11],并且调查中存在系统误差,在生命表中会出现死亡率为负的情况,因此本文采用匀滑技术^[12]进行处理,对 a_x 进行匀滑修得 a'_x ,据此编制油松种群静态生命表。

2.2.2 年龄结构图与存活曲线的绘制

以调查数据的个体数为纵坐标,径级为横坐标,绘制油松种群的年龄结构柱状图。以各生命表中的径级为横坐标,以 $\lg L_x$ 为纵坐标绘制油松种群的存活曲线。

2.2.3 种群空间分布格局分析

乔木的生命期比较长,同一种群不同龄期的个体分布格局不一定相同,并会随时间呈现一定的变化规律,且在环境因素的作用下,会加强或破坏这种动态变化规律^[13-14]。因此,本文在检验油松种群整体空间分布格局的同时,也分析了其不同发育阶段的格局类型。依据已经分类好的油松种群的胸径径级,按其生活史周期分为3个阶段:幼龄期, DBH I 级;中龄期, DBH II ~ IV 级;成年期, DBH V ~ VII 级。同时分析油松种群这3个龄期的空间分布格局及其龄期间的关系。

对油松不同龄期的分布格局,本文采用 Ripley's L 函数进行分析,计算公式如下:

$$L(r) = \sqrt{k(r)/\pi} - r$$

式中, $k(r)$ 为某一个体从任一点起到距离 r 以内的数目的期望值; $L(r)$ 为 $k(r)$ 的变形。

如果 $L(r) = 0$,则是空间完全随机分布;如果 $L(r) > 0$,则表明在以任意点为圆心、半径为 r 的圆内的个体数比在空间完全随机情况下多,是聚集分布;如果 $L(r) < 0$,则表明以任意点为圆心、半径为 r 的圆内的个体数比在空间完全随机情况下少,是均匀分布。

龄期间的关系分析公式如下:

$$L_{12}(r) = \sqrt{K_{12}(r)/\pi} - r$$

式中, $K_{12}(r)$ 为两个物种的个体在距离 r 内的数目的期望值; $L_{12}(r)$ 为 $K_{12}(r)$ 的变形。

当 $L_{12}(r) = 0$ 表明两个种在 r 尺度下无关联性,当 $L_{12}(r) > 0$ 表明二者为正关联,当 $L_{12}(r) < 0$

表明二者为负关联。

函数采用 Monte Carlo 检验拟合包迹线。假定种群是随机分布,则用随机模型拟合一组点的坐标值,对每一 r 值,进行计算;同样用随机模型再模拟一组点的坐标值,分别计算不同尺度 r 的值。这一过程重复进行直到达到事先确定的次数,得到的最大值和最小值分别为上、下包迹线的坐标值。拟合次数对 99% 的置信水平就为 100 次^[15]。用 r 作为横坐标,上下包迹线作为纵坐标绘图,置信区间一目了然。

3 结果与分析

3.1 油松种群生命表特征分析

北京松山自然保护区油松种群静态生命表见表

表 1 油松种群静态生命表

TABLE 1 Life table of *P. tabulaeformis* population

龄级	径级/cm	a_x	a'_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
I	0~2.5	12	443	1 000	6.91	169	0.17	915	2 695	2.70
II	2.5~7.5	331	368	831	2.92	163	0.20	749	1 780	2.14
III	7.5~12.5	596	296	668	2.82	167	0.25	585	1 031	1.54
IV	12.5~17.5	385	222	501	2.70	345	0.69	328	446	0.89
V	17.5~22.5	69	69	156	2.19	129	0.83	91	118	0.76
VI	22.5~27.5	16	12	27	1.43	14	0.50	20	27	1.01
VII	27.5~30	1	6	14	1.13	0	0	7	7	0.52

从表 1 中生命期望一栏可以看出:油松年轻的种群平均生存余年最长,随龄级的增加,生命期望值基本上呈递减趋势,这种趋势符合种群的生物学特征,体现了生命力下降的趋势。而在第 VII 龄级,生命期望值增高,自第 VII 龄级开始生命期望值又逐渐降低。这可能是由于第 V 龄级油松种群经历自疏作用后,处于稳定发展期,且生命力仍相对旺盛,因此具有较高的生命期望值,这一阶段油松种群的生存能力较强。

3.2 油松种群年龄结构分析

从图 1 中可看出,油松种群的胸径结构呈现明显的倒“J”字形,种群分布极不均匀,油松种群胸径在 2.5 cm 以下的小树较少,占群落总个体数的 0.9%;胸径为 2.5~17.5 cm 的中龄林最多,个体数为 1 312 株,占群落总个体数的 93.1%;胸径大于 17.5 cm 以上的成年树总数为 86 株,占群落总个体数的 6%。可见松山油松种群中,中龄林比例最大,幼树和成龄林比例都较小。群落中大量的个体都集中在同一林分下,由于空间限制,造成种群内竞争激烈,为了争夺空间与阳光,随着种群个体的生长,大部分小树将会被淘汰,种群内的大树数量会明显增加。

3.3 油松种群存活曲线特征

存活曲线能反映生物种群存活率或死亡率随年

1。从表 1 可看出,油松种群的死亡率随龄级的增加大致为上升趋势。种群越年轻,生长力越旺盛,能有利地利用群落内的空间和土壤条件,死亡率较低;反之越接近其实际寿命,利用土壤养分、水分、光照等条件生长的能力下降,死亡率较高。而在第 V 龄级死亡率出现一个高峰,这是由于此龄级的油松个体已进入林冠层,大量的油松个体都集中在同一林冠层内,由于同一水平空间有限,造成种群内较大的种内竞争,为了争夺空间与阳光,产生自疏现象,因此死亡率升高。这说明油松纯林群落在其生长过程中,当胸径达到 22.5 cm 左右时,由于种内不同个体间为争夺空间与阳光,将遭遇一次死亡高峰;随后进入一个平稳的生长期,随着龄级的增长而死亡率逐渐升高,直至其衰老死亡。

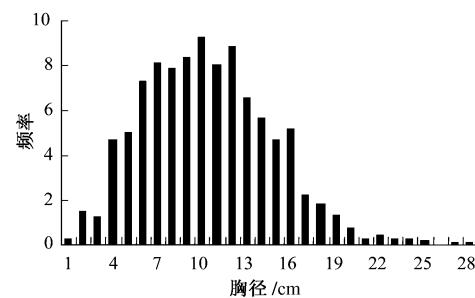


图 1 油松径级结构

FIGURE 1 DBH structure of *P. tabulaeformis*

龄的变化情况,从而能作为种群动态的重要特征之一^[13]。图 2 是北京松山自然保护区油松种群的存活曲线。从图 2 可以看出,油松种群的存活曲线基本接近 Deevey III 型,即曲线凹型。说明油松种群早期死亡率高,一旦活到某一年龄,死亡率就降低。其原因在于油松群落基本上是油松纯林,而第 I 龄级的油松幼苗树高较低,位于林下,接受不到充足的光照,同时与大树共同竞争土壤水分及营养物质,从而影响了幼苗的存活;进入第 II 龄级的油松,树高接近林冠层,光照资源相对增大,存活率增高;进入中龄期后,油松个体生长迅速,其树冠进入种群的林冠层,竞争力很强,因而存活率最高;随后由于种群间与种群内为争夺空间与阳光而发生竞争,产生自疏与它疏作用,使种群的存活率开始下降。

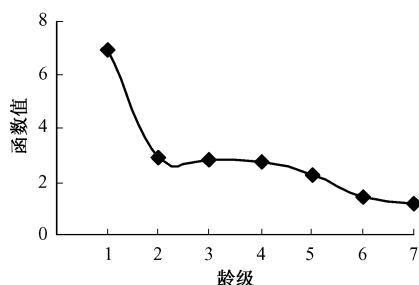


图2 油松种群存活曲线

FIGURE 2 Survival curve of *Pinus tabulaeformis*

3.4 油松种群空间分布格局分析

3.4.1 不同龄期的油松种群空间分布格局

植物种群的空间格局不但因种而异,而且同一种在不同发育阶段、不同的生境条件下也有明显差别^[16],这与森林群落的自然稀疏过程、干扰格局以及环境的变化有密切关系^[17]。即使同一龄期的个体在不同尺度下也有不同的分布格局,这主要是由

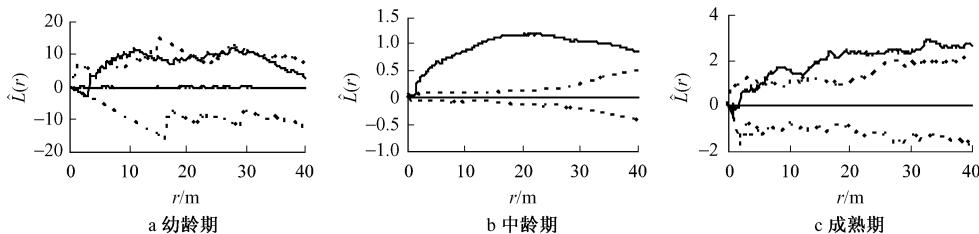


图3 油松各龄期点格局分析结果

FIGURE 3 Results of point pattern analysis in three age classes of *P. tabulaeformis*

注:实线表示由实际数据计算所得的值,虚线表示用Monte Carlo检验的置信区间。下同。

3.4.2 不同龄期间的关系分析

油松幼龄期、中龄期和成熟期的空间相关关系分析结果见图4。幼龄期和中龄期之间的相关关系在0~1 m尺度上空间关联很小,在大于1 m尺度上呈现空间正关联。幼龄期和成熟期之间的相关关系在16.25~23.75 m和24.5~25.25 m尺度上呈现空间正相关,在其余尺度上 $L_{12}(r)$ 值在包迹线围成的置信区间内,空间关联性很小。中龄期和成熟期的相关关系与幼龄期和中龄期间的相关关系相同,即在0~1 m尺度上空间关联很小,在大于1 m尺度上呈现空间正关联,且在大于40 m的某个尺度上

环境的异质性造成的。油松3个龄期的点格局分析结果见图3。从图3可以看出,油松种群3个龄期在40 m以内的尺度上,均有聚集分布趋势,中龄期和成熟期的值大于0且超出上包迹线的现象较普遍,表明这两个时期油松种群主要呈现集群分布。幼龄期(图3a)在4.5~5 m、6.25~9.5 m、10.25~13.5 m、20.75~26 m和31~32 m尺度上呈现聚集分布,其余尺度上呈现随机分布。中龄期(图3b)在0~1 m尺度上呈现随机分布;大于1 m尺度上, $L(r)$ 值已超出包迹线围成的置信区间,开始呈现聚集分布。成熟期(图3c)在开始0~5 m尺度上呈现随机分布,在大于5 m尺度上呈现聚集分布。另外,在大于40 m的某个尺度上,中龄期和成熟期的空间分布也将变为随机分布。分析表明,油松不同发育阶段种群分布格局与尺度关系密切,当尺度较小时,分布格局基本上呈随机分布;随着尺度的增加,呈聚集分布;当尺度达到一定程度又呈现随机分布。

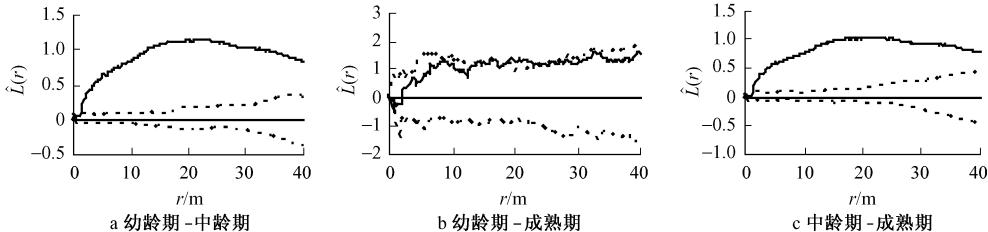


图4 油松各龄期间空间关系的分析结果

FIGURE 4 Analysis results of spatial association in different age classes *P. tabulaeformis*

4 结论与讨论

北京松山自然保护区油松种群的存活曲线接近Deevey III型,即曲线凹型。说明油松种群幼苗期由于阳光、养分的竞争,死亡率较高;中龄期油松个体生长迅速,其树冠进入种群的林冠层,竞争力很强,因而存活率最高;随后由于种群间与种群内为争夺空间与阳光而发生竞争,产生自疏与它疏作用,使种群的存活率开始下降。

油松种群的空间格局和空间尺度(主要指40 m内的尺度)有密切关系。在较小的空间尺度上油松种群各个龄期都倾向于集群分布,当空间尺度大于30或40 m的某个尺度上,各个龄期转而倾向于随机分布;与此同时,在较小的空间尺度上各龄期间的空间关联表现为正或负的空间关联性;在较大的空间尺度上这些空间关联趋于减弱。种群的空间分布和空间关联性是一致的^[18],由此可推断油松种群在较小的空间尺度上倾向于非随机分布,具有明显的空间关联性;在大于某临界尺度时却倾向于随机分布,同时空间关联变得微弱。

种群的数量和密度及其发育状况,决定了群体的结构和特性,而种群的密度和空间分布格局,又是影响群体发展的主要因素。因此对种群空间分布格局的研究,能从客观的数量基础上说明群落的演替动态过程。种群空间分布格局的研究,通常都是在一个群落中对不同种群在该群落中的空间分布情况进行统计,从而判断其在群落中的空间分布格局。本文对油松种群空间分布格局的研究,将研究区域内的油松种群按照其年龄结构分为不同的个体群,分析了不同龄期的个体群在群落中空间分布格局的变化规律。这客观地反映了油松种群结构的动态变化规律。

参 考 文 献

[1] GODWIN H. Dispersal of pond flora [J]. *Journal of Ecology*, 1923, 11: 160-164.

[2] WATT A S. Pattern and process in the plant community [J]. *Journal of Ecology*, 1947, 35: 1-22.

[3] VNDEL A J, DUECK T. The importance of the physical pattern of plant species in replacement series [J]. *Oikos*, 1982, 39: 59-62.

[4] LIEBHOLD A M, GUREVITCH J. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology [J]. *Ecography*, 2002, 25: 553-557.

[5] 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种群结构及其更新类型研究[J].植物生态学报,2004,28(2):376-384.

DA L J, YANG Y C, SONG Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong national forest park, Zhejiang Province, eastern China [J]. *Acta Phytocology Sinica*, 2004, 28(2): 376-384.

[6] NANAMI S, KAWAGUCHI H, TATENO R, et al. Sprouting traits and population structure of cooccurring *Castanopsis* species in an evergreen broad leaved forest in southern China [J]. *Ecological Research*, 2004, 19: 341-348.

[7] BORCHSENIUS F, NIELSEN P K, LAWESSON E. Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark [J]. *Plant Ecology*, 2004, 175: 121-135.

[8] MIYADOKORO T, NISHIMURA N, YAMAMOTO S. Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old growth coniferous forest, central Japan [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 182: 259-272.

[9] 毕晓丽,洪伟,吴承祯,等.黄山松种群统计分析[J].林业科学,2002,38(1): 61-67.

BI X L, HONG W, WU C Z, et al. Population statistics analysis of *Pinus taiwanensis* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(1): 61-67.

[10] 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.

WU C Z, HONG W, XIE J S, et al. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 333-336.

[11] 刘金福,洪伟,格氏栲种群增长动态预测研究[J].应用与环境生物学报,1999,5(3):247-253.

LIU J F, HONG W. A study on forecast of population dynamics of *Castanopsis kawakamii* [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 1999, 5(3): 247-253.

[12] 江洪·云杉种群生态学[M].北京:中国林业出版社,1992: 7-13.

JIANG H. *Population ecology of Picea asperata* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992: 7-13.

[13] 于大炮,周莉,董百丽,等.长白山北坡岳桦种群结构及动态分析[J].生态学杂志,2004,23(5):30-34.

YU D P, ZHOU L, DONG B L, et al. Structure and dynamics of *Betula ermanii* population on the northern slope of Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(5): 30-34.

[14] MOLLES M G. *Ecology: Concepts and applications* [M]. New York: McGraw-Hill Companies Inc, 2001: 169-172.

[15] RIPLEY B D. Modeling spatial pattern [J]. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 1977, 39: 172-212.

[16] 谢宗强,陈伟烈,刘正宇,等.银杉种群的空间分布格局[J].植物学报,1999,41(1):95-101.

XIE Z Q, CHEN W L, LIU Z Y, et al. Spatial distribution pattern of *Cathaya argyrophylla* population [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(1): 95-101.

[17] 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.

[18] 杨洪晓,张金屯,吴波.毛乌素沙地油蒿种群点格局分析[J].植物生态学报,2006,30(4):563-570.

YANG H X, ZHANG J T, WU B. Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Mu Us sandy land [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30(4): 563-570.