

## 桂花野生种群生命表及生存分析

林勇明<sup>1,2</sup> 洪滔<sup>3</sup> 吴承祯<sup>3</sup> 洪伟<sup>3</sup> 胡喜生<sup>3</sup> 宋萍<sup>3</sup> 范海兰<sup>3</sup>

(1 中国科学院研究生院 2 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所 3 福建农林大学森林生态研究所)

**摘要:**为了研究福建省长汀县石峰寨风景区的桂花种群动态和数量特征,该文以种群生命表及生存分析理论为基础,编制桂花种群静态生命表,绘制存活曲线、死亡率曲线、亏损率曲线、死亡密度函数曲线、积累死亡函数曲线和危险率函数曲线,分析种群生命过程.结果表明,桂花有 1 个死亡高峰,存活曲线趋于 Deevy-Ⅱ型;并应用谱分析方法研究桂花种群动态,结果表明,在桂花种群自然更新过程中存在着明显的周期性.桂花种群在群落中占优势地位的原因与其生物学特征、丰富的种子库、适宜的环境条件等有关.

**关键词:**桂花种群, 生命表, 生存分析

中图分类号: S685.13; S718.5 文献标识码: A 文章编号: 1000-1522(2007)03-0185-04

LIN Yong-ming<sup>1,2</sup>; HONG Tao<sup>3</sup>; WU Cheng-zhen<sup>3</sup>; HONG Wei<sup>3</sup>; HU Xi-sheng<sup>3</sup>; SONG Ping<sup>3</sup>; FAN Hai-lan<sup>3</sup>. **Life table and survival analysis of *Osmanthus fragrans* wild population.** *Journal of Beijing Forestry University* (2007) 29(3) 185-188 [Ch, 13 ref.]

1 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049, P. R. China;

2 Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Ministry of Water Conservancy, Chengdu, 610041, P. R. China;

3 Institute of Forest Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, 350002, P. R. China.

In order to study the population dynamic and quantitative characteristics of *Osmanthus fragrans* in Shifengzhai of Changting County, Fujian Province, based on the life table of population and the theory of survival analysis, a static life table of *O. fragrans* was worked out and the curves of survival, mortality rate, lose rate mortality density function, cumulative mortality function, as well as risk rate function were drawn in this paper. Meanwhile, the life process of *O. fragrans* population was analyzed. Results show that the population has one peak of mortality, and survival curve of the population trends to the type of Deevy-Ⅱ. Then spectral analysis of the population dynamics of *O. fragrans* was made, which shows that there is a marked regularity of periodic fluctuation in the process of natural regeneration of *O. fragrans*. Moreover, the reasons that the population dominated in the community are related to the biological characteristics and abundant seed pool of the population, appropriate surroundings, etc.

**Key words** *Osmanthus fragrans* population, life table, survival analysis

桂花(*Osmanthus fragrans*)为我国传统十大名花之一,被原国家轻工业部等列为我国重要经济树种,在南方 13 省(区)大面积推广种植.在福建省长汀县石峰寨风景区保存有一片以桂花为优势种的天然次生林,面积达 5.4 hm<sup>2</sup>,实属少见<sup>[1]</sup>.本文利用种群生命表及生存分析理论对桂花种群进行初步探讨,统计分析其种群数量特征,了解桂花的生长对策,揭示桂花种群在群落中处于优势地位的原因,并探讨谱分析在桂花种群数量动态分析中的适用性,为桂花的合理开发利用、种质资源的保护提供理论

依据,并为今后深入研究桂花野生种群提供参考.

## 1 研究区域概况

调查地位于福建省长汀县石峰寨风景区,属武夷山脉南段低山丘陵地区.长汀县地处北纬 25°04'~26°02',东经 116°02'~116°40',气候属于中亚热带季风性气候,年均气温 18.7℃,1 月平均气温 9.8℃,7 月均温 26.5℃,极端最低气温-8.0℃,极端最高气温为 35.1℃,10℃以上年积温 5 873℃,年日照时数 4 423 h,年降雨量 1 636 mm,相对湿度 81%,无霜

收稿日期:2006-03-20

http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:福建省教育厅科研基金项目(K02047)、中国博士后科研基金项目、福建省科技厅重大基金项目(2001F007).

第一作者:林勇明,博士生.主要研究方向:山地生态系统.电话:028-85219146 Email:monkey1422@163.com 地址:610041 四川省成都市人民南路四段九号成都山地所.

期约 282 d. 桂花群落林分面积 5.4 hm<sup>2</sup>, 海拔 400~462.4 m, 坡度 29°~35°. 成土母岩为石灰岩, 土壤由石灰岩发育而成, 土层薄, 质地粘重, 呈中性至弱碱性反应, 但土壤较为肥沃, 石灰岩多裸露于地面, 裸露面达到 60%<sup>[1]</sup>. 风景区内桂花分布广, 在整个风景区中桂花多与云山青冈 (*Cyclobalanopsis rubium*)、枫香 (*Liquidambar formosana*)、米槠 (*Castanopsis carlesii*) 等混生. 其他伴生树种主要为大叶桂樱 (*Laurocerasus zippeliana*)、盐肤木 (*Rhus chinensis*)、木 (*Loropetalum chinensis*)、竹叶花椒 (*Zanthoxylum armatum*) 等, 灌木层植物有刺藤子 (*Sageretia melliana*)、小构树 (*Broussonetia kazinoki*)、山牡荆 (*Vitex quinata*) 等, 草本层以千根草 (*Euphorbia thymifolia*)、江南星蕨 (*Microsorium fortunei*)、黑莎草 (*Gahnia tristis*)、乌蕨 (*Stenoloma chusanum*) 等为主.

## 2 研究方法

### 2.1 野外调查方法

在福建省长汀县石峰寨风景区选择桂花为优势的次生林群落为研究对象, 在全面勘察的基础上, 于风景区南坡和北坡上、中、下 3 个坡段, 分别设置具代表性的样地 (20 m×30 m) 1 个, 共 6 块样地, 总样地面积为 3 600 m<sup>2</sup>. 记录每个样地的海拔、坡向、坡度等指标, 对样地内进行每木调查, 调查各物种植高、地径(胸径)、冠幅、冠高、枝下高等数据. 同时, 在每个样地中随机设置 6 个 5 m×5 m 样方进行灌木层调查, 6 个 1 m×1 m 样方进行草本层调查.

### 2.2 龄级划分

由于测定植物种群个体年龄较为困难, 故采用空间推时间的方法, 即将林木依胸径(或地径)大小分级, 以立木级结构代替年龄结构分析种群动态. 对于种群大小结构立木级的划分标准, 各个学者提出不同的标准<sup>[2-3]</sup>. 根据桂花生活史特点, 其主干不是很明显, 故利用地径来划分种群年龄结构, 地径 0~2 cm 为第 1 径级, 2~4 cm 为第 2 径级, 4~6 cm 为第 3 径级……把树木径级从小到大的顺序看作是时间顺序关系, 第 1 径级对应 1 龄级, 第 2 径级对应 2 龄级, 如此一一对应, 统计各龄级株数, 编制桂花

种群静态生命表, 进而分析其动态变化.

### 2.3 生命表编制

静态生命表<sup>[4]</sup>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;  $l_x$  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;  $K_x$  为各年龄组致死力(亏损率)<sup>[5]</sup>. 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:  $l_x = a_x/a_0 \times 1\ 000$ ;  $d_x = l_x - l_{x+1}$ ;  $q_x = d_x/l_x \times 100\%$ ;  $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$ ;  $e_x = T_x/l_x$ ;  $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ .

由于本研究采用“空间推时间, 横向导纵向”的方法, 且调查当中存在系统抽样误差, 在编表过程中可能出现死亡率为负值的情况, 本文采用匀滑 (Smooth out) 技术<sup>[6]</sup> 进行处理, 对  $a_x$  进行匀滑修正得  $a'_x$ , 据此编制桂花种群静态生命表.

同时, 为更好地分析桂花种群的结构形式, 阐明其生存规律, 引入生存分析中的 4 个函数项目于生命表中, 即生存率函数  $S(t)$ 、积累死亡率函数  $F(t)$ 、死亡密度函数  $f(t)$ 、危险率函数  $\lambda(t)$ <sup>[7-9]</sup>.

### 2.4 谱分析方法

本文采用伍业钢等<sup>[10]</sup> 介绍的方法进行桂花种群数量动态谱分析.

## 3 结果与分析

### 3.1 桂花种群特定时间生命表

静态生命表反映多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间, 而不是对同种群的全部生活史追踪<sup>[6]</sup>, 根据桂花种群调查资料, 把桂花种群分为 8 个龄级.

根据静态生命表的编制方法和生存理论编制桂花静态生命表和生存分析函数值表(表 1、2)及各年龄组积累死亡率、生存率和危险率曲线(图 1).

表 1 桂花种群静态生命表

TABLE 1 Static life table of *O. fragrans* population

龄级	径级/cm	$a_x$	$a'_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$K_x$	$e_x$
I	0~2	437	455	1 000	6.908	95	0.095	953	2 433	0.099	2.433
II	2~4	534	412	905	6.808	92	0.102	859	1 480	0.108	1.634
III	4~6	295	370	813	6.701	697	0.857	465	621	1.943	0.764
IV	6~8	41	53	116	4.758	81	0.695	76	156	1.198	1.339
V	8~10	9	16	35	3.560	9	0.256	31	80	0.288	2.275
VI	10~12	9	12	26	3.272	6	0.228	23	49	0.288	1.858
VII	12~14	6	9	20	2.985	5	0.253	18	26	0.251	1.314
VIII	14~16	3	7	15	2.733	0	0	8	8		0.52

表2 生存分析函数估算值

TABLE 2 Estimated values of survival analysis function

龄级	径级/cm	$S(t)$	$F(t)$	$f(t)$	$\lambda(t)$
I	0~2	0.906	0.095	0.047	0.052
II	2~4	0.813	0.189	0.046	0.057
III	4~6	0.116	0.884	0.348	2.991
IV	6~8	0.035	0.965	0.041	1.156
V	8~10	0.026	0.974	0.004	0.167
VI	10~12	0.020	0.980	0.003	0.167
VII	12~14	0.015	0.985	0.002	0.143
VIII	14~16	0	1	0.008	

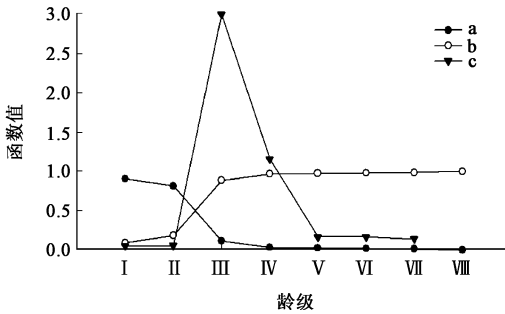


图1 生存率(a)、积累死亡率(b)和危险率(c)曲线  
FIGURE 1 Curves of survival rate(a), accumulated mortality rate(b) and risk rate(c)

桂花种群死亡密度与危险率动态趋势基本相似(表2), 积累死亡率与生存率在第3龄级时产生了明显的波动, 桂花种群在这个龄级时积累死亡率从0.189上升到0.884, 生存率从0.813降至0.116, 即当桂花种群从第3龄级向第4龄级发展时, 死亡率最高, 第4龄级向第5龄级发展时出现了死亡率次高峰期. 分析其原因, 主要是由于随着聚集生长在一起桂花幼体由于个体的不断增大, 个体在从幼树阶段向成树阶段发展时, 各个体彼此侵占对方的植株空间, 个体与个体之间相互排挤, 对营养空间的需求也随之增大, 局域内的光照、水分、养分和空间等因子已不能满足其要求, 植株间竞争加大, 自疏作用更加明显, 个体间的分化现象严重, 导致死亡率增高. 其他因素如土层过薄造成根系相互缠结、动物践踏、人类对其幼体、成株的挖掘等都会导致桂花幼体的大量丧失. 这两个死亡高峰期过后, 桂花种群处于死亡平缓期, 在群落中桂花种群主要竞争形式由种内向种间竞争过渡, 桂花已具有相当的竞争能力, 可在与其他物种的竞争中调整并不断协调与其他物种的关系, 从而有利于群落的演替, 并不断完善群落结构与功能; 因此种群在相对平衡稳定的状态中发展.

3.2 存活曲线的绘制

存活曲线的绘制方法有两种, 一是以存活量的对数值  $\ln l_x$  为纵坐标, 以年龄为横坐标作图; 另一种方法是存活量对年龄作图, 但年龄用平均寿命期

望的百分离差来表示. 本文以存活量  $l_x$  为纵坐标, 以年龄为横坐标作图(图2). Deevey (1947)把存活曲线分成3型<sup>[11]</sup>: I型是凸曲线, 属于该型的种群绝大多数都是能活到该物种年龄, 早期死亡率较低, 但当活到一定生理年龄时, 短期内几乎全部死亡; II型是直线, 也称对解线型, 属于该型的种群各年龄的死亡率基本相同; III型是凹曲线, 早期死亡率高, 一旦活到某一年龄, 死亡就较低. 桂花种群前期存活数在第3龄级往第4龄级发展时急剧下降, 此期环境筛选的选择强度大, 致使幼龄个体大量死亡, 只有11.6%的幼体能够穿过此筛进入第4龄级. 早期3个龄级的死亡率较低与其幼体聚集生长的生物学特性有关. Hett 等<sup>[12]</sup>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, 采用两种数学模型进行检验, 即指数方程式  $N_x = N_0 e^{-bx}$  用以描述Deevey-II型存活曲线, 幂函数  $N_x = N_0 x^{-b}$  描述Deevey-III型存活曲线. 这里采用上述两种模型进行桂花种群存活曲线类型的检验, 经建立其相应模型得到:  $N_x = 2763.883e^{-0.7141083x}$  ( $R = 0.953$ );  $N_x = 2630.305x^{-2.38685}$  ( $R = 0.915$ ).

由于指数模型  $R$  值均大于幂函数模型的  $R$  值, 可以认为, 桂花种群存活曲线更趋于Deevey-II型. 种群生命表和存活曲线从整体上反映了桂花种群数量动态变化趋势.

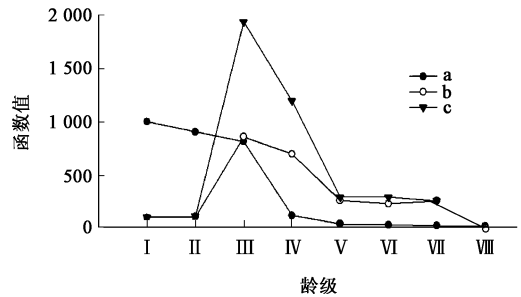


图2 存活函数(a)、死亡率(b)和亏损率(c)曲线  
FIGURE 2 Curves of survival, mortality rate and loss rate of *O. fragrans*

3.3 种群生存分析

桂花种群的存活率呈单调减少, 相应的积累死亡率呈单调增加, 其下降或增加的幅度是前期高于后期, 显示幼龄种群的死亡率较高(表2). 种群死亡密度函数曲线呈现前期下降, 后期平缓稳定的特点, 在第3龄级时出现凸点, 与生命期望的凹点相对应, 两者呈现互补形式. 而危险率函数曲线与积累死亡率曲线形式有些差异, 但其波动的波峰均在第3龄级, 在第3龄级与第4龄级桂花种群由于种内竞争及外界因素作用, 危险率相对较高, 积累死亡率经过第3龄级的高峰后, 其波动值相对于危险率较低, 故

积累死亡率曲线变化不大(图1)。

### 3.4 种群数量动态的谱分析

桂花种群数量动态的谱分析表明,桂花种群数量动态表现出的波动性不是单一周期,而是两个以上周期的迭加,大周期内存在着小周期(表3)。各周期的振幅  $A_k$  值不同,即各周期作用大小不同,基本上随周期的减小而减小,说明桂花种群动态主要受较大周期所主宰。其中基波  $A_1$  在  $A_k$  值中最大,表明桂花种群的数量动态变化过程受基波的影响最显著,表现出明显的大周期,基波表现了基本周期的波动,明显的基本周期表现出桂花种群整个生命过程的规律性,其周期长度为种群所固有,由种群波动特性决定,说明桂花种群数量动态受其整个生命周期生物学特征控制的趋向性是明显的。小周期波动是指那些较短周期长度的波动,在  $A_3$  到  $A_4$  存在着较小的波动,波动不很明显,这个波动可能是人为破坏桂花较大个体所造成的,若种群未受人为破坏小周期波动可能不会产生。

特定生命表和谱分析的前提是对种群的胸径或地径划分,若采取不同的径级划分方法是否对种群数量动态存在着影响,影响程度如何,采取何种径级划分更能表现种群数量动态还有待于进一步研究。

表3 桂花种群的周期性波动

TABLE 3 Periodic fluctuation of *O. fragrans* population

谐波	$A_1$	$A_2$	$A_3$	$A_4$
振幅值	2.830	0.676	0.579	0.645

## 4 讨论与结论

根据 Malcolm 等人<sup>[13]</sup>的观点,只要种子库充足,气候条件、种子萌发条件适宜,耐阴性植物也可以在早期演替阶段占优势地位。结合以上观点,桂花种群还可以在群落中保持优势地位的原因为:桂花种群以种子及萌生苗繁殖,种子为核果且不具翅,不易随风传播,在重力作用下密集分布于母树周围,群落土壤中存在大量的桂花种子,且萌生苗从根部萌发后,易形成几株拥在一起生长,这种生长方式在一定程度上改变微气候和小生境,提高种群对不良因素的抵御能力,当地环境又适宜桂花的生长。桂花幼体通过环境筛的强度过滤和筛选及人类对其幼体的挖掘(谋取利益)等,导致大量的幼体丧失,仅有少量幼体发育为成树。生长过程分析也表明,桂花种群在幼体向成树发育过程中存在一个死亡高峰,其存活曲线经统计检验趋于 Deevy-Ⅱ型。

谱分析表明,桂花种群存在明显的基波,由于所调查的时间系列长度未足够长到表现基本周期,林分尚未达到成熟阶段,不能表现出明显的固有波动周期长度,但其存在性是肯定的。因此,桂花生长动态周期性波动特征及其因果联系,尚待进一步研究。

## 参 考 文 献

- [1] 董建文,范小明,吴东来,等. 福建长汀石峰寨景区桂花次生林群落物种数量特征[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(4): 40-44.  
DONG J W, FAN X M, WU D L, et al. Quantitative characteristics of species in secondary forest community of *Osmanthus fragrans* in Shifengzhai of Changting County, Fujian Province [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2002, 11(4): 40-44.
- [2] 洪伟,王新功,吴承祯,等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析[J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1 109-1 112.  
HONG W, WANG X G, WU C Z, et al. Life table and spectral analysis of endangered population *Taxus chinensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(6): 1 109-1 112.
- [3] 马宇飞,李俊清. 湖北七姊妹山珙桐种群结构研究[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(3): 12-16.  
MA Y F, LI J Q. Population structure of *Davidia involucrate* in Mt. Seven-sister Nature Reserve of central China's Hubei Province [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(3): 12-16.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] 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.
- [7] 冯士雍. 生存分析 I [J]. 数学的认识与实践, 1982(3): 72-80.  
FENG S Y. Survival analysis I [J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 1982(3): 72-80.
- [8] 冯士雍. 生存分析 II [J]. 数学的认识与实践, 1982(4): 64-74.  
FENG S Y. Survival analysis II [J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 1982(4): 64-74.
- [9] 冯士雍. 生存分析 III [J]. 数学的认识与实践, 1983(1): 70-76.  
FENG S Y. Survival analysis III [J]. *Mathematics in Practice and Theory*, 1983(1): 70-76.
- [10] 伍业钢,韩进轩. 阔叶红松林红松种群动态的谱分析[J]. 生态学杂志, 1988, 7(1): 19-23.  
WU Y G, HAN J X. A spectral analysis of the population dynamics of Korea pine in the mixed broad-leaved forests [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1988, 7(1): 19-23.
- [11] NOBLE J C. The population biology of plants with clonal growth (I): The morphology and structure demography of *Carex arenaria* [J]. *Journal of Ecology*, 1979, 67: 983-1 008.
- [12] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. *Journal of Ecology*, 1976, 64: 1 029-1 044.
- [13] MALCOLM L, HUNTER J R. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1999: 106.

(责任编辑 董晓燕)