

猫儿山鹅掌楸种群不同龄级立木的点格局分析

李 博^{1,2}, 刘 合 霞³

(1. 南京林业大学 森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037; 2. 桂林师范高等专科学校 化学系, 广西 桂林 537400;
3. 广西植物研究所 园林园艺室, 广西 桂林 537400)

摘 要:以广西猫儿山大竹坪鹅掌楸天然林样地(360 m×180 m)为研究群体,应用 O-ring 函数对鹅掌楸天然种群不同龄级的空间分布格局及龄级间的关系进行分析。结果表明:该鹅掌楸种群龄级结构表现为金字塔型,属于稳定发展种群。小尺度空间范围内,该群体的空间分布格局表现为聚集分布;在 24~48 m 的中尺度空间范围内,该群体则表现为随机分布;而在 49~88 m 的空间范围时,该群体的空间分布格局趋于均匀分布;当空间尺度大于 88 m 后,又表现为随机分布。鹅掌楸不同龄级立木的空间分布格局存在差别。鹅掌楸成年群体及幼树群体在小尺度空间范围内表现为聚集分布,在中尺度及大尺度空间范围内表现为随机分布;鹅掌楸龄级老年群体在不同的空间尺度下均表现为随机分布;鹅掌楸不同龄级立木之间主要表现为小尺度上的正关联及在较大尺度上的不关联。

关键词:鹅掌楸;点格局分析;龄级;空间关联

中图分类号:S 792.21 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)21-0081-05

种群空间格局分布是指种群内个体在空间上的分布状态,其反映了在某个特定时间段内种群不同个体在

空间上的相互关系,种群的空间分布格局不仅在不同的物种中有所差别,即使是相同的物种,如果所处的发育阶段不同、环境条件不同,其分布格局也会存在明显差异^[1-3]。种群分布格局是种群和群落与它们所处的环境长期相互影响的结果,体现了所呈现出来的种群结构和群落结构的合理性,表明了现有种群结构和群落结构的稳定性与动态^[4]。对空间分布格局的研究有助于确定

第一作者简介:李博(1981-),男,广西北流人,博士研究生,讲师,研究方向为林木遗传育种。E-mail:shaonianbo@yahoo.com.cn.

基金项目:江苏省高校自然科学重大资助项目(10KJA220017);江苏省研究生培养创新工程资助项目(CXZZ12_0543)。

收稿日期:2013-06-17

[8] 赵西宁,黄占斌,何方.复水前后冬小麦光合生理特征对保水剂用量的响应[J].农业机械学报,2011,42(7):116-123.

[9] Ray I M, Townsend M S, Muncy C M. Heritabilities and interrelation-

ships of water-use efficiency and agronomic traits in irrigated alfalfa[J]. Crop Science, 1999, 39(4): 1088-1092.

Effects of Super Absorbent Polymer on Photosynthesis of *Lolium perenne* L. Under High Temperature Stress

MA Xing, LIU Kan, QUAN Jun-jiao, LU Xiao-ping, WANG Bo

(Department of Horticulture, Soochow University, Soochow, Jiangsu 215123)

Abstract: Taking *Lolium perenne* L. 'Aishente 2' as material, the effects of super absorbent polymer (SAP) on photosynthetic characteristics of it was investigated under high temperature stress. The results showed that under high temperature, net photosynthetic rate, stomata conductance, water use efficiency and light use efficiency of *Lolium perenne* L. decreased with high temperatures stress intensity and time increased. When adding SAP, net photosynthetic rate, stomata conductance, water use efficiency and light use efficiency went up remarkably. The adding of SAP brought the decreasing of transpiration rate and intercellular CO₂ concentration as well. It was clearly shown that SAP would reduce the inhibitory effect of high temperature stress on the photosynthesis of plant.

Key words: *Lolium perenne* L.; high temperature; super absorbent polymer; photosynthesis

所研究种群的种群特征、种内和种间的互动,以及环境与种群的关系,有助于生物多样性保护的研究工作,并且也有助于小种群保护育种。

随着对空间分布格局研究的不断深入,生态学家们发明了非常多的方法去研究不同尺度大小的空间分布格局,但只有点格局分析法可以对不同尺度的种群格局进行分析^[5-7]。它将存在于二维空间内的每个个体都视为一个点,所需的空间分布的点图包含了个体空间的坐标数据,然后对该点图进行格局分析,因此该方法也称为点格局分析。在拟合分析的过程中,它可以充分利用点图所包含的坐标信息,因此其具有很强的检验能力,可以分析不同尺度下的种群空间分布格局和群落内不同种之间的相互关系^[6-9]。鹅掌楸(*Liriodendron chinensis* Sarg)属木兰科鹅掌楸属落叶大乔木,是我国Ⅱ级保护植物,主要分布于长江以南,由于其适生环境受到人类破坏及自身生殖障碍的影响,鹅掌楸种群数量急剧减少,该物种已经处于濒危的状态^[10]。然而,因为分析方法的限制,鹅掌楸天然种群空间分布格局的研究尚鲜见报道。因此,该研究采用点格局分析方法对广西桂林猫儿山鹅掌楸天然种群的空间分布格局进行研究,试图从空间格局的角度了解小种群珍稀濒危物种鹅掌楸的生态学特性及生态学过程,以期为该物种的保护提供科学的参考依据。

1 材料与方法

1.1 种群概况

该研究的鹅掌楸天然群体位于广西桂林猫儿山自然保护区,该保护区属中亚热带气候,整个猫儿山林区山峦挺拔,河谷幽深,丘陵起伏,沟壑纵横,坡度一般在30°~35°;年降水量在2 100 mm以上,雨天达80%左右,相对湿度常在90%以上;常年风力较大,除盛夏南风较多外,其余季节以偏北风为主。整个林区土壤疏松、湿润,有机质含量高,矿质营养丰富,为植物的生长繁衍创造了优越的条件。落叶常绿阔叶混交林为该地区主要的植物群落类型。鹅掌楸天然群体的地理位置为东经110°23.843',北纬25°52.421',海拔1 200 m,组成该群落的乔木层树种相对单一,主要树种为鹅掌楸和枫香(*Liquidambar taiwaniana* Hance)。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及龄级划分 为使研究种群的格局显现,采样样方边长须大于50 m^[6]。2011年11月中旬,将位于猫儿山自然保护区中的大竹坪鹅掌楸天然群体作为研究群体,在该地段设置长方形样地(360 m×180 m),其面积约为6.5 hm²。样地内溪流交错,地形复杂,溪流两边是坡度为20°~30°的坡地。参考文献^[11-13]根据鹅掌楸生活史特点,采用大小结构分析法代替年龄结构,将该天然群体内的鹅掌楸划分为3个大小不一的龄级:

龄级Ⅰ, DBH<11 cm; 龄级Ⅱ, 11 cm<DBH<27 cm; 龄级Ⅲ, DBH>27 cm。调查样地内鹅掌楸的株数,分别记录各龄级所有个体的空间位置坐标及胸径、树高。

1.2.2 种群年龄结构的分析 利用保护区以前进行生态调查时所得的解析木数据^[14],通过时间序列ARIMA(1,2,2)模型分析^[15-16],模拟猫儿山鹅掌楸种群个体年龄与胸径关系,然后将实际调查数据结合ARIMA(1,2,2)模型预测所得结果进行分析,建立可以准确模拟个体年龄的组合模型: $Y = 10.449 - 1.874x + 0.228x^2 - 0.003x^3$,式中,D为猫儿山鹅掌楸种群个体胸径,A为猫儿山鹅掌楸种群个体年龄,模型相关指数R为0.994。通过获得的组合模型计算鹅掌楸种群各个个体的年龄,随后以15 a为1个龄级,将样地内的鹅掌楸分为11个龄级,具体分类标准为:0~15 a为第Ⅰ龄级;15~30 a为第Ⅱ龄级;30~45 a为第Ⅲ龄级,以此类推;统计各龄级株数占总株数的百分比,构建猫儿山鹅掌楸种群年龄结构图。

1.2.3 点格局分析 应用O-ring函数对鹅掌楸天然种群不同龄级的分布格局及龄级间的关系进行分析。成对相关函数O-ring也称为邻体密度函数(Neighborhood density function),它在Ripley's K函数的基础上进行改进,将圆环代替圆来进行计算,消除了Ripley's K函数在尺度上的累积效应,是对Ripley's K函数重要的补充^[17],因此应用范围越来越广。Perry对不同点格局方法进行比较,指出“O-ring函数计算所得的结果与实际相比最稳健、最相符”^[18]。O-ring统计主要有2种,即单变量统计和双变量统计。单变量统计用 $O_{11}(r)$ 表示统计值,主要用于单个对象的分布格局分析;而双变量统计则用 $O_{12}(r)$ 表示统计值,其主要用于2个对象的分布格局分析。其中,O-ring函数的双变量统计值为:

$$\hat{O}_{12}^w(r) = \frac{\sum_{i=1}^n \text{points}_2[R_i^w(r)]}{\sum_{i=1}^n \text{Area}[R_i^w(r)]}$$

式中, n_1 为格局1的点的数目, $\text{points}_2[R_i^w(r)]$ 表示以格局1中第i个点为圆心,r为半径,w为宽度的圆环中包括的格局2的点的数目。 $\sum_{i=1}^n \text{Area}[R_i^w(r)]$ 表示研究区域的面积。在单变量O-ring分析中,假设格局1的点和格局2的点相同。不同龄级鹅掌楸个体的空间分布,采用单变量O-ring统计方法来分析;而鹅掌楸不同龄级立木之间的关联,则采用双变量O-ring统计方法进行分析。当采用O-ring统计方法时,对于零假设选择必须十分慎重^[17]。该次研究中,首先采用完全空间随机零假设(Complete spatial randomness,CSR)对单变量进行分析和计算,如果分析结果表现为较明显的聚集分

布,则将异质性泊松过程(Heterogeneous Poisson process, HP)作为零假设,再进行计算。当对鹅掌楸不同龄级立木的空间关联性进行分析时,则采用 O-ring 双变量统计值来进行计算,此时采用的零假设为:低龄级立木对高龄级立木生长无影响,而高龄级立木对低龄级立木有影响。

1.3 数据分析

将空间尺度设置为 0~100 m,而步长则设为 1 m,然后采用 Monte-Carlo 随机模拟 99 次,获得 95%置信区间,由 2 条包迹线围成。数据分析过程采用 Programita (Wiegand,2006 版)软件完成^[5]。

2 结果与分析

2.1 鹅掌楸种群年龄结构的分析

由图 1 可以看出,鹅掌楸在每一龄级都有一定数量的分布;总体来看,该鹅掌楸种群幼龄个体数量较多,而老龄个体相对数量较少,龄级结构表现为金字塔型;其中第Ⅰ龄级个体数占该种群总数的 36.0%;而第Ⅱ龄级个体数则占总株数的 21.6%,表明该鹅掌楸种群处于稳定发展状态。

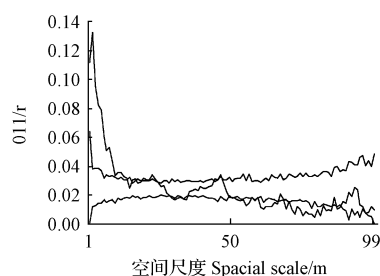


图 2 猫儿山鹅掌楸空间分布格局与分布点

Fig. 2 Mapped point pattern and spatial pattern of *Liriodendron chinensis* population in the Maoer mountains

2.3 种群不同龄级的空间分布格局

由图 3 可知,鹅掌楸不同龄级立木的空间分布格局存在差别。鹅掌楸龄级Ⅲ群体在不同的空间尺度下都表现为随机分布(图 3a);而鹅掌楸成年群体及幼树群体在小尺度空间范围内表现为聚集分布,其中,成年群体

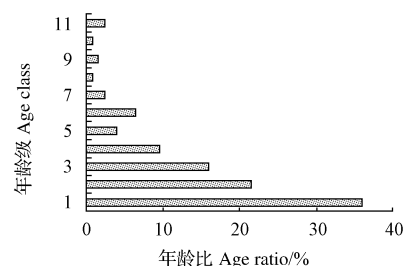


图 1 猫儿山鹅掌楸年龄级结构

Fig. 1 Age class structure of *Liriodendron chinensis* populations

2.2 种群空间分布格局

鹅掌楸天然种群全部个体在 360 m×180 m 样地中的点分布图直观地表达了该种群的空间分布状态(图 1)。而通过图 2 则可以看出,鹅掌楸种群个体在不同的空间尺度所具有的空间分布格局。当空间尺度小于 23 m 时,该群体的空间分布格局表现为聚集分布;在 24~48 m 时,该群体表现为随机分布;随后在 49~88 m 的空间范围时,该群体个体的空间分布格局则趋于均匀分布;而当空间尺度大于 88 m 后,则又为随机分布。

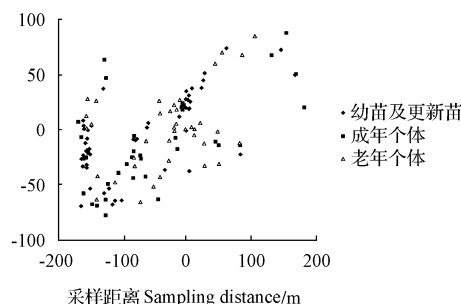


图 3 猫儿山鹅掌楸种群不同发育阶段个体的分布格局

注:(a):龄级Ⅲ;(b):龄级Ⅱ;(c):龄级Ⅰ。

Fig. 3 Population spatial patterns by age class of *L. chinensis* in the Maoer mountains

Note:(a): Age class III;(b): Age class II;(c): Age class I.

2.4 种群不同龄级立木的空间关联性

由图4可知,双变量O-ring函数分析结果显示,鹅掌楸不同龄级立木之间主要表现为小尺度上的正关联及在较大尺度上的不关联。在研究的空间尺度0~100 m

范围内,老年群体与成年群体和幼年群体基本都表现为无关联;而在10 m范围以内,成年群体与幼年群体表现为正相关,但在随后的研究范围(10~100 m)内,则不相关。

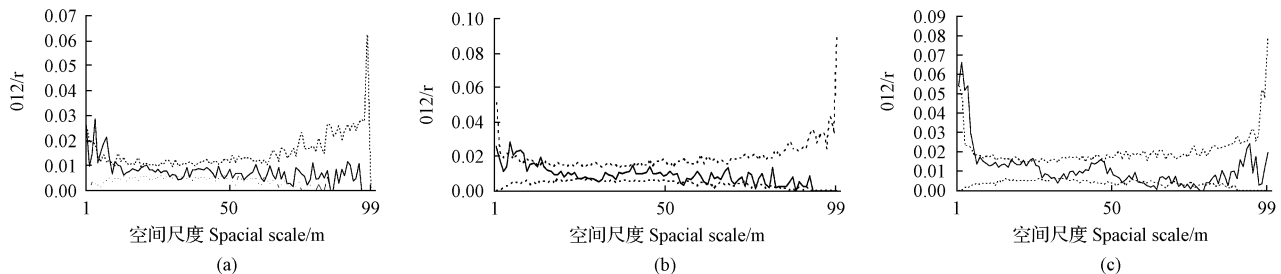


图4 猫儿山鹅掌楸种群不同发育阶段的空间关联性

注:(a):老龄与中龄的空间关联;(b):老龄与低龄的空间关联;(c):中龄与低龄的空间关联。

Fig. 4 Population spatial associations between age classes of *L. chinensis* in the Maoer mountains

Note: (a); Spatial associations of age class III and age class II; (b); Spatial associations of age class III and age class I; (c); Spatial associations of age class II and age class I.

3 结论与讨论

小尺度范围的分布格局主要由物种自身的生物学特点影响,而较大尺度范围的分布格局则主要被种群生存环境的异质性作用影响。在该研究中,猫儿山鹅掌楸天然种群在小尺度范围内为聚集分布,在中大尺度范围内则为随机及均匀分布,推测该群体具备此种分布格局的原因可能是种子短距离传播^[19],种群生存环境的异质性^[20-22],以及种群内和种群间相互竞争^[23]等因子作用而产生。

物种的生物学特性与生活环境的相互作用直接决定了植物种群空间分布格局^[22]。在较低的林龄中,物种一般会呈明显的聚集分布,而在较高的林龄中,物种的空间分布格局则会表现为随机分布或者均匀分布;随着种群龄级的增高,其聚集度一般会相应降低^[17]。该研究中猫儿山鹅掌楸天然种群的空间分布格局也符合上述规律,推测产生此种现象的原因可能是由于猫儿山鹅掌楸天然种群随着龄级的增大,种群内与种群间竞争相应加大,为满足其生存的需要,自疏、它疏效应发挥作用,从而导致整个种群个体死亡率提高,种群密度下降;而鹅掌楸属于喜光性树种,且低龄级个体所需要资源少,相互竞争较弱,低龄级个体主要在大龄个体为其创造的合适的林下空间生长,因此低龄个体就集中出现在大龄个体的斑块间隙,从而导致在小尺度范围内其空间分布格局呈聚集性分布^[24-26]。

种群不同龄级立木的空间关联性是不同龄级的同一物种在空间分布上的相互联系,描述了某一特定的时间内构成整个种群的个体间的空间分布关系及功能关系,反映该种群的生存状况及种群内的相互联系。猫儿山鹅掌楸天然种群不同龄级立木的空间关联性表现为

在中、小尺度范围内的正关联,在较大尺度上的不关联,结果表明相邻龄级的鹅掌楸个体在空间的分布上相互独立,可能是由于不同龄级立木对环境因素要求相似^[27],同时也说明不同龄级立木的空间分布交错,可以充分利用环境资源,有利于整个种群的生存和发展壮大。Leathwick等^[28]研究表明,环境异质性、外界的干扰程度和历史因素的相互作用决定了物种不同龄级之间的关系。猫儿山自然保护区鹅掌楸研究样地,除了环境异质性变化较大以外,其它可能影响因素差异并不十分突出,因此也可能导致该群体不同龄级间的相互关系表现为正关联或无关联。

该研究采用点格局分析方法对不同空间尺度(0~100 m)和不同龄级立木分布格局进行了研究,分析了鹅掌楸天然种群空间分布格局可能的形成过程,该方法可以很好地描述了不同尺度范围内同一种群不同龄级的分布特点及龄级间的空间关联性。点格局分析的结果与以前方法相比更接近实际,其已经逐渐成为空间分布格局研究的主流方法。

该研究中的猫儿山鹅掌楸天然群体数量相对较少,属于小种群珍稀濒危树种,而我国目前生物多样性保护的一项重要内容就是要对珍稀濒危的小种群树种进行保护。猫儿山自然保护区当地的生态系统及群落保护较好,人为因素对猫儿山鹅掌楸天然群体影响较少,且当地的气候及土壤等环境因子都有利于鹅掌楸群体的生长,所以整个鹅掌楸天然群体数量正在逐步增加,因此,对小种群珍稀濒危植物所处森林生态系统进行保护对于保护珍稀濒危小种群树种至关重要。

参考文献

[1] 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.

- [2] 刘淑燕,岳永杰,余新晓,等.北京山区刺槐林种群的空间点格局[J].东北林业大学学报,2010,38(4):33-36.
- [3] 祝燕,白帆,刘海丰,等.北京暖温带次生林种群分布格局与种间空间关联性[J].生物多样性,2011,19(2):252-259.
- [4] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests[J]. Ecoscience, 2000,7(1):38-44.
- [5] 张金屯,孟东平.卢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.
- [6] 张金屯.植物种群空间分布的点格局分析[J].植物生态学报,1998,22(4):344-349.
- [7] 程占红,张金屯.芦芽山生态旅游植被景观特征与地理因子的相关分析[J].生态学报,2002,22(2):278.
- [8] Riggl B D. Modelling spatial pattern[J]. Journal of the Royal Statistical Society(Series B),1977,39:17-212.
- [9] Riggall B D. Spatial statistics[M]. New York:Wiley,1981.
- [10] 郝日明,贺善安,汤诗杰.鹅掌楸在中国的自然分布及其特点[J].植物资源与环境,1995,4(1):1-6.
- [11] 魏勇,田如男,方炎明.龙王山鹅掌楸静态生命表分析[J].南京林业大学学报(自然科学版),2004,28(6):61-63.
- [12] 方炎明,章忠正,王文军.浙江龙王山和九龙山鹅掌楸群落研究[J].浙江林学院学报,1996,13(3):286-292.
- [13] 方炎明.中国鹅掌楸的地理分布与空间格局[J].南京林业大学学报(自然科学版),1994,18(2):13-18.
- [14] 李晓铁.猫儿山林区鹅掌楸生态环境调查研究[J].广西林业科技,1992,21(2):62-70.
- [15] 张荷观.时间序列的 ARIMA 模型在预测树木生长量中的应用[J].林业科学,1986,22(1):94-95.
- [16] 刘金福,洪伟.格氏栲种群个体年龄与胸径的时间序列模型研究[J].植物生态学报,1999,23(3):283-288.

- [17] Wiegand T, Moloney Karings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology[J]. Oikos,2004,104:209-229.
- [18] 尤海舟,贾成,樊华,等.格局分析的最新方法-点格局分析[J].四川林业科技,2009,30(6):106-110.
- [19] Grubb P J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche[J]. Biological Reviews,1977,52(1):107-145.
- [20] Harms K E, Wright S J, Calderón O, et al. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest[J]. Nature,2000,404:493-495.
- [21] Queenborough S A, Burslem D F R P, Garwood N C, et al. Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador[J]. Plant Ecology,2007,192(2):193-207.
- [22] Lin Y C, Chang L W, Yang K C, et al. Point patterns of tree distribution determined by habitat heterogeneity and dispersal limitation[J]. Oecologia, 2011,165(1):175-184.
- [23] He F L, Duncan R P. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth douglas fir forest[J]. Journal of Ecology,2000,88(4):676-688.
- [24] Toriola D, Chereyre P, Buttler A. Distribution of primary forest plant species in a 19-year old secondary forest in French Guiana[J]. Journal of Tropical Ecology,1998,14(3):323-340.
- [25] 张家城,陈力,郭泉水,等.演替顶极阶段森林群落优势树种分布的变动趋势研究[J].植物生态学报,1999,23(3):256-268.
- [26] Wu D R, Zhu Z D. Preliminary study on structure and spatial distribution pattern of *Phoebe bournei* in Luo Boyan Nature reserve in Fujian province[J]. Scientia Silvae Sinicae,2003,39(1):23-30.
- [27] Romme W H. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellow stone National Park[J]. Ecological Monograph,1982,52:199-221.
- [28] Leathwick J R, Mitchell N D. Forest pattern, climate and volcanism in central North Island[J]. New Zealand: Journal of Vegetation Science, 1992(3):603-614.

Spatial Pattern Analysis of Individuals in Different Age Classes of *Liriodendron chinensis* Sarg in Maoer Mountain Reserve

LI Bo^{1,2}, LIU He-xia³

(1. College of Forest Resources and Environment Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037; 2. Department of Chemistry, Guilin Normal School, Guilin, Guangxi 537400; 3. Department of Landscape Gardening, Guangxi Institute of Botany, Guilin, Guangxi 537400)

Abstract: Taking the spatial distribution pattern of *Liriodendron chinensis* Sarg (360 m × 180 m) for the natural population in Maoershan Reserve as research group. The spatial distribution pattern in this natural population of *L. chinense* was investigated in the application of O-ring function. The results showed that age class structure of *L. chinense* in the isolated population was characterized by the pyramid, indicating that the population was in an incremental status. The distribution pattern of this population was closely related to the spatial scale, with an aggregation distribution in less than 24 m, a random distribution in 24~48 m spatial scale, a hypodispersion distribution in 49~88 m spatial scale and a random distribution in larger than 88 m. The fine-scale spatial distribution pattern was obvious differences among growth stages in this natural population. Both the adult and young individuals showed aggregation distribution at smaller spatial scale, and random distribution at other spatial scale. Whereas, for those aging individuals, only one pattern of random distribution was identified at all spatial scales. The spatial correlation among development stages were positive at smaller scale, while at larger scale, no close association was identified.

Key words: *Liriodendron chinensis* Sarg; spatial pattern analysis; age class; spatial association