

DOI: 10.5846/stxb202106171607

雷颖,何雪娜,王佳敏,刘俊婷,谭兴旺,赵彬,刘锦春.重庆喀斯特生境中桢楠种群结构与动态特征.生态学报,2022,42(12):4903-4911.

Lei Y, He X N, Wang J M, Liu J T, Tan X W, Zhao B, Liu J C. Population structure and dynamic characteristics of *Phoebe zhennan* S. Lee in karst areas of Chongqing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(12): 4903-4911.

重庆喀斯特生境中桢楠种群结构与动态特征

雷 颖¹, 何雪娜¹, 王佳敏¹, 刘俊婷¹, 谭兴旺², 赵 彬², 刘锦春^{1,*}

1 西南大学生命科学学院, 三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

2 重庆市永川区国有林场, 重庆 402100

摘要: 桢楠是我国珍稀濒危树种, 国家二级保护植物, 野生多散生于海拔 1500 m 以下的亚热带常绿阔叶林中。而喀斯特生境岩石裸露、土壤浅薄贫瘠、岩溶干旱频发, 理论上并不适合喜湿耐荫且喜酸性土壤的桢楠生长及幼苗更新。因此重庆市大足区和永川区喀斯特生境中的天然桢楠种群可能存在一定的更新困难。为明确这两个桢楠种群的生存现状及动态特征, 采用野外调查法, 从径级结构、静态生命表、存活曲线、结构动态及分布格局等方面分析桢楠种群结构及其数量动态规律, 以期预测种群未来发展趋势, 为喀斯特地区桢楠种群的保护、群落更新及植被恢复提供理论基础。结果表明: (1) 大足区桢楠种群的年龄结构趋于稳定型, 而永川区桢楠种群的年龄结构为增长型。两地区幼苗充足但死亡率高。(2) 静态生命表及相关曲线分析显示, 两个桢楠种群存活数量总体上随径级增大而减少; 两个桢楠种群的生存期望值在不同径级间存在波动, 大足区桢楠种群在第 II 径级而永川区则是第 IV 径级期望值最高。(3) 两个种群的存活曲线均为 Deevey-III 型, 即幼树死亡率较高, 并且种群的增长速度较为缓慢。(4) 大足区种群为随机分布, 永川区种群为集群分布; 种群各生长发育阶段均为集群分布, 但聚集强度随着龄级的增加而减弱。桢楠种群在喀斯特地区生长周期长, 天然更新能力较强但对外部干扰敏感。建议加强对幼苗的抚育工作, 提高幼苗存活率, 促进桢楠种群的天然更新和恢复。

关键词: 桢楠; 径级结构; 种群动态; 分布格局; 存活曲线

Population structure and dynamic characteristics of *Phoebe zhennan* S. Lee in karst areas of Chongqing

LEI Ying¹, HE Xuena¹, WANG Jiamin¹, LIU Juntong¹, TAN Xingwang², ZHAO Bin², LIU Jinchun^{1,*}

1 School of Life Sciences, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China

2 The State-owned Forest Farm of Yongchuan District, Chongqing 402100, China

Abstract: *Phoebe zhennan* S. Lee is a rare and endangered tree species in China, a nationally protected secondary plant. It is mostly scattered in the wild in subtropical evergreen broad-leaved forests below 1500 m above sea level. As the primary populations are almost destroyed, the existing resources are limited and scattered. Karst habitat has exposed rocks, shallow and barren soil and frequent drought. In theory, it is not suitable for the growth and seedling regeneration of *P. zhennan*, which likes humidity, shade and acid soil. Therefore, it may be difficult to renew the natural *P. zhennan* population in karst habitats in Dazu District and Yongchuan District of Chongqing. To explore the survival status and distribution model of the two *P. zhennan* populations, the field survey method is used to analyze the structure and the dynamic law of the populations and their quantity, by assessing the diameter structure, static life table, survival curve, structural dynamics and distribution

基金项目: 重庆市自然科学基金项目 (cstc2020jcyj-msxmX0244); 中央高校基本科研业务费专项 (XDJK2020B037); 国家自然科学基金项目 (31500399)

收稿日期: 2021-06-17; 网络出版日期: 2022-02-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

pattern. It is hoped that the future development trend of the population can be predicted, and the theoretical basis for the protection, community renewal and vegetation restoration of the karst area will be provided. The results showed that: (1) the age structure of *P. zhennan* population in Dazu District tended to be a stable type, while it was an increase type in Yongchuan District. Both areas had abundant seedlings but with high mortality rates. (2) The individual numbers of both populations of *P. zhennan* generally decreased with the diameter class increased. The life expectation of the two *P. zhennan* populations fluctuated between different diameter classes. It was the highest in the diameter class II in the population of *P. zhennan* in Dazu District, while it highest in the diameter class IV in Yongchuan District. (3) Both populations had Deevey-III type survival curves, that was, the mortality of young trees was relatively high, and a relatively low population growth rate. (4) The population in Dazu District was randomly distributed, while that of the Yongchuan District was consolidated. *P. zhennan* were clustered populations at the growth and development stage, but their strength weakened with the growth of the age group. The population of *P. zhennan* in the karst region had a long growing time, a strong capacity for natural regeneration but sensitive to external disturbances. It is suggested to enhance seedling selection and improve seedling survival to promote natural renewal and restoration of *P. zhennan* population.

Key Words: *Phoebe zhennan* S. Lee; diameter structure; population dynamics; distribution pattern; survival curve

种群结构与动态特征是种群生态研究的两大核心^[1-2],是植物种群的生物学特性对环境长期适应和选择的结果^[3]。珍稀濒危树种在植物的系统演化和遗传育种中占据着重要地位,且在经济、科研和文化等方面有着较高的价值,其数量稀少,生境特殊^[4]。珍稀保护树种在特定生境下的种群结构和动态特征以及繁殖更新情况,可以反映珍稀树种与环境之间的相互关系,对分析种群的现实情况、预测种群未来的走向以及实施合理的保护措施有重要意义。

桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee)为樟科(Lauraceae)楠属(*Phoebe* Nees)的高大乔木,是珍稀濒危树种^[5-6]。由于历年来对桢楠的滥砍滥伐,其原生林几乎被毁,加上桢楠后期生长缓慢^[7]和遗传多样性较低^[8]等原因,导致现存资源有限且分布零散^[9]。研究表明,桢楠喜湿耐荫,适宜在酸性土壤的山腰山谷中生存^[10],野生多散生于海拔 1500 m 以下的亚热带常绿阔叶林中^[5,11]。然而,在野外调查中发现重庆市大足区及永川区的喀斯特生境中也存在长势良好的桢楠林。

喀斯特生境是一种整体资源量低的脆弱生境,其岩石裸露率高、土壤浅薄且呈斑块化分布、土壤营养贫瘠且持水性能较差^[12]。由于生境特点和人类活动的影响,喀斯特地区的植被常呈退化之势,乔木树种生存困难。受喀斯特生境独特地貌形成的地理屏障限制,植物种子很难通过水流、风力和重力等非生物因子进行长距离传播而到达适宜其萌发的微生境中;且喀斯特的特殊生境也不利于后期种子的萌发和幼苗的生长,从而对后期植物种群的空间分布产生重要影响^[13]。因此我们推测喀斯特地区的桢楠种群可能存在结构不稳定、更新困难等问题。

目前对于桢楠的研究大多集中在抗性生理^[14-15]、营养生理^[16-17]和群落特征^[18-20]等方面,也有少数研究关注了部分楠木种群的结构和动态特征。如吴大荣等^[21]研究了福建罗卜岩闽楠种群,发现该种群空间分布格局总体上具有由集群向随机分布的趋势,具有较强的自然更新的能力。徐振东^[18]和李贤碧等^[22]研究表明,贵州思南县楠木种群和湖北利川楠木种群所在群落物种组成均较丰富,更新能力强。然而,曾凡勇和冯邦贤^[23]的研究却发现,德江沙溪楠木群落物种多样性整体偏低,更新能力较弱。可见,楠木种群结构和动态特征与其所在的群落环境及群落物种组成有一定的关系。

因此,本研究通过对重庆喀斯特生境中的两个桢楠种群的年龄结构、数量动态特征与空间分布格局的定量研究,明确其在喀斯特生境中的生存现状,揭示其动态规律和未来发展趋势,以期为桢楠种群的保护、群落更新和植被恢复提供理论依据。

1 研究区概况

研究区域选择重庆市大足区高坪镇纸槽沟和永川区太岚坳,是桢楠的天然群落分布区。该区四季分明,春季回温早,夏季气温高,降雨分布不均匀,光照充足,雨热同季,属于亚热带季风气候。地貌以丘陵、山地为主,坡地面积较大。土壤为黄壤土,中性至微酸性^[7]。

重庆市大足区高坪镇纸槽沟(29°50'N,105°39'E),海拔 480 m,境内分布的野生楠木占地约 200 hm²,集中成片达 107 hm²,林内百年树龄以上 2 万余棵,主要以黄绒润楠(*Machilus grijsii*)为主。该楠木林已有两三百年的历史,一直由该地村民守护。该区年均无霜期 323 d,全年均降水量 727 mm,集中在 5—9 月。该区域内有高等植物 24 科 28 属 31 种。

重庆市永川区太岚坳(29°33'N,105°53'E)大碑寺公路附近,海拔 628 m,境内分布的天然桢楠占地约 64 hm²,林内最高树龄有上百年。当地村民从 1957 年起对此林进行严格管理,现林场为桢楠建立了一套完整的保护体系,实现全方位立体化的保护。该区年均无霜期 317 d,年均降水量 1015 mm,集中在 5—8 月。该区域内有高等植物 26 科 36 属 38 种。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

由于两个区域的桢楠林林分均比较简单,因此设计的样方面积均为 10 m×10 m。根据地形特点,大足区的桢楠林中共设置 7 个样方,呈“一”字形排列,永川区共设置 10 个样方,呈环状分布。调查并记录所有样方内桢楠的个体数、树高、胸径、高度和冠幅等指标。同时测定和记录各样地的海拔、坡度、坡向、郁闭度、草本覆盖度和凋落物厚度(表 1)。

表 1 桢楠种群环境条件
Table 1 The environmental conditions of *P. zhennan* population

位置 Location	样方号 Plot number	海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Gradient	郁闭度/% Crown density	草本盖度/% Herb coverage	平均胸径 Mean diameter/cm	凋落物厚度 Litter thickness/cm
大足区	1	491	SW224°	10°	90	20	26.67	2.0
	2	463	SW230°	44°	80	30	26.12	2.5
	3	457	SE132°	40°	90	15	16.82	3.0
	4	436	N9°	15°	75	28	19.93	1.5
	5	447	SW235°	35°	75	45	17.46	3.0
	6	423	NW295°	10°	85	20	21.07	2.5
	7	417	NW290°	30°	90	20	22.93	3.0
永川区	1	550	NW321°	25°	95	50	23.38	5.0
	2	540	NW60°	18°	90	45	25.53	3.0
	3	550	NE60°	34°	75	35	12.48	3.5
	4	570	NE65°	11°	70	80	29.36	4.0
	5	568	SE107°	45°	80	3	28.07	1.0
	6	383	NW294°	21°	75	30	14.99	1.0
	7	557	NW297°	9°	60	65	12.37	2.5
	8	544	SE152°	9°	85	65	16.93	2.5
	9	471	NW319°	8°	90	10	18.47	2.0
	10	541	NW340°	13°	80	20	15.86	2.0

S: 南 South; N: 北 North; E: 东 East; W: 西 West

2.2 种群径级划分

由于同一树种的年龄结构(龄级)和径级对相同的环境所呈现出的规律具有一致性^[24],再加上树木年龄

获取比较困难,因此采用径级结构代替年龄结构的方法。根据所得调查数据和已有研究^[7,25-26],将桢楠划分为8个龄级:第Ⅰ龄级,幼苗, $H < 2.5$ m;第Ⅱ龄级,幼树, $H \geq 2.5$ m,胸径 < 10 cm;第Ⅲ龄级,中树, $10 \text{ cm} \leq$ 胸径 < 15 cm;第Ⅳ龄级,中树, $15 \text{ cm} \leq$ 胸径 < 20 cm;第Ⅴ龄级,成树, $20 \text{ cm} \leq$ 胸径 < 25 cm;第Ⅵ龄级,成树, $25 \text{ cm} \leq$ 胸径 < 30 cm;第Ⅶ龄级,成树, $30 \text{ cm} \leq$ 胸径 < 35 cm;第Ⅷ龄级,老树,胸径 ≥ 35 cm。

2.3 静态生命表及存活曲线

静态生命表是用特定时间点上调查种群内各个年龄组上存活状况的数据编制而成的^[27]。

在调查中系统误差不可避免,有可能会出现生命表中的死亡率为负值的情况,这是由于静态生命表反映的是世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而不是该种群的全部生活史^[28]。因此在编制生命表之前对实测数据进行匀滑处理^[29]得到 a_x (实际存活个体数经匀滑处理后所得存活数),编制出桢楠种群的静态生命表。

此外,采用 Hett 和 Loucks^[30]的方法检验桢楠种群的存活曲线。指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 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。

2.4 种群年龄结构及动态分析

运用陈晓德^[31]的种群结构动态量化分析方法,得到桢楠种群年龄结构的动态指数,从而对种群动态(V)进行定量的描述。在方法中, V_n 取正值、负值、零值时分别反映种群两相邻龄级个体数量的增长、衰退、稳定的结构动态关系; V_{pi} 、 V'_{pi} 取正值、负值、零值分别反映种群个体数量的增长、衰退、稳定。计算公式如下:

$$\text{种群龄级间动态指数 } V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$$

$$\text{忽略外部干扰时,种群年龄结构的数量变化动态指数 } V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)$$

$$\text{考虑外部干扰时,种群结构动态指数 } V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) \sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

$$\text{随机干扰风险最大值 } P_{\max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)}$$

式中, S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 和第 $n+1$ 龄级的个体数; k 为种群大小数量级。

2.5 种群空间结构分析

采用扩散系数(C),并进行 t 检验,从而判断桢楠的空间分布格局,同时使用负二项指数(K)、丛生指数(I)、平均拥挤度(M^*)和聚块性指数(PAI)、以及聚集度指数(C_a)等多个指标拟合桢楠种群的分布格局^[32]。具体计算公式如下:

(1) 扩散系数 C

$$C = V/m$$

当 $C > 1$ 、 $C = 1$ 和 $C < 1$ 时,种群表现为聚集、随机和均匀分布。

(2) 负二项指数 K

$$K = \frac{m^2}{V - m}$$

当 $K < 0$ 时为均匀分布; $K > 0$ 为聚集分布,低 K 值表示丛生比较显著,即聚集强度大,高 K 值表示丛生程度低,聚集强度弱;当 K 值趋于无穷大时(一般为 $K < 8$),种群逼近泊松分布。

(3) 丛生指数 I

$$I = \frac{V}{m} - 1$$

丛生指数 $I > 0$ 、 $I = 0$ 和 $I < 0$ 时,种群分别表现为聚集、随机和均匀分布。

(4) 平均拥挤度和聚块性指标

$$M^* = m + \frac{V}{m} - 1 = m + I$$

$$PAI = M^* / m$$

M^* 为平均拥挤度,代表的是样方内生物个体的拥挤程度; PAI 为聚块性指标,当 $PAI > 1$ 时,为聚集分布; $PAI = 1$ 时,为随机分布; $PAI < 1$ 时,为均匀分布。

(5) 聚集指数

$$C_a = \frac{I}{m}$$

当 $C_a < 0$ 、 $C_a = 0$ 、 $C_a > 0$ 时,种群分别表现为均匀分布、随机分布、聚集分布。

以上所有公式中 V 和 m 均分别表示种群方差和均值。

3 结果与分析

3.1 种群年龄结构

大足区与永川区两个桢楠种群年龄结构均为幼苗、幼树株数多,中、成、老树个体比例大致相同,整体为增长型(图 1)。在桢楠种群实际调查中,样方内的幼苗由于生存空间的限制不可能全部存活,且桢楠幼苗 20 cm 以下的个体成活率较低。大足区的第 I 龄级幼苗平均高度 0.42 m,0.2 m 以上的幼苗占总体幼苗的 60% (16 棵),由此来看,大足区桢楠种群各龄级数目相当,幼苗、幼树、中树、老树比例基本相同,大足桢楠种群的年龄结构应该为稳定型。永川区的 0.2 m 以上的幼苗占总体幼苗的 74% (248 棵),第 I 龄级幼苗远大于其他龄级,但永川区桢楠种群依然呈幼树多的增长型。

3.2 静态生命表与存活曲线

随着径级的增加,两个种群的标准化存活个体数 (l_x)、消失率 (K_x) 和死亡率 (q_x) 逐渐减小,说明桢楠幼苗、幼树的死亡率较高,种群易受外界环境的干扰(表 2)。大足区桢楠种群的生命期望 (e_x) 在幼苗、幼树和中树 (I—IV 龄级) 阶段较高,并且随着个体的生长而下降,符合种群生态学特征。永川区种群中树的生命期望 (e_x) 达到顶峰,说明该种群正处于活力旺盛的时期,此后开始逐渐降低。

大足区桢楠种群前期死亡率较高,后期较低(表 2、图 2);永川区桢楠种群幼苗幼树死亡率较高(表 2、图 2)。两个桢楠种群存活曲线均与 Deevey-III 型拟合程度较高(表 3)。

3.3 种群年龄结构的动态变化分析

大足区桢楠种群在 V_1 、 V_2 、 V_3 、 V_6 和 V_7 均大于 0,种群呈现增长的结构动态, V_4 等于 0,种群呈稳定状态, V_5

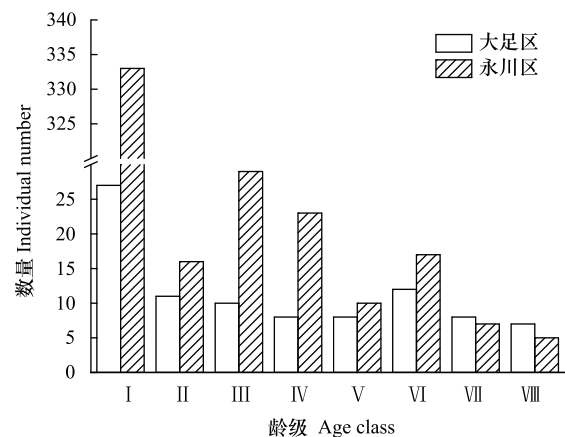


图 1 桢楠种群龄级结构图

Fig.1 Age class structure diagram of *P. zhennan* population

I—VIII 表示桢楠的年龄结构划分为第 1—8 龄级

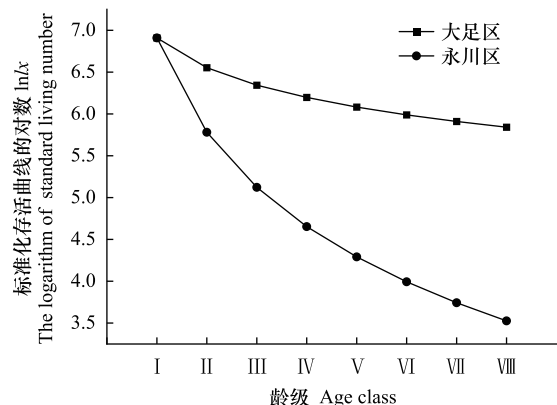


图 2 桢楠种群存活曲线

Fig.2 Survival curve of *P. zhennan* population

小于 0,表明这个龄级的桢楠种群呈衰退状态;永川区的 V_2 和 V_5 均小于 0,种群呈衰退状态(表 4)。

表 2 桢楠种群静态生命表
Table 2 Static life table of *P. zhennan* population

位置 Location	龄级 Age-class	径级/cm Diameter classes	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
大足区	I	<10	27	20	1000	6.908	299	0.299	850	3810	3.81	0.356
	II	<10	11	14	701	6.552	132	0.188	635	2960	4.224	0.208
	III	10—15	10	12	569	6.344	78	0.137	530	2325	4.085	0.148
	IV	15—20	8	10	491	6.197	53	0.108	464	1795	3.655	0.114
	V	20—25	8	9	438	6.082	39	0.089	418	1158	2.645	0.093
	VI	25—30	12	8	399	5.989	30	0.076	384	912	2.287	0.079
	VII	30—35	8	7	369	5.91	24	0.066	356	528	1.434	0.069
	VIII	>35	7	7	344	5.841	—	—	172	172	0.5	0
永川区	I	<10	333	169	1000	6.908	676	0.676	662	1300	1.3	1.127
	II	<10	16	55	324	5.781	156	0.483	246	638	1.97	0.659
	III	10—15	29	28	168	5.122	63	0.374	136	392	2.341	0.468
	IV	15—20	23	18	105	4.653	32	0.304	89	256	2.44	0.363
	V	20—25	10	12	73	4.291	19	0.257	64	167	2.287	0.297
	VI	25—30	17	9	54	3.994	12	0.222	48	103	1.904	0.251
	VII	30—35	7	7	42	3.743	8	0.195	38	55	1.305	0.217
	VIII	>35	5	6	34	3.526	—	—	17	17	0.5	0

A_x :存活个体数 Survivor; a_x :匀滑处理后存活个体数 survivors number after smoothing treatment; l_x :标准化存活个体数 Standardized survivors number; $\ln l_x$:标准化存活个体数的自然对数 The natural logarithm of standardized survivors number; d_x :标准化死亡个体数 Standardized number of mortality; q_x :死亡率 Mortality; L_x :标准化平均存活的个体数 Standardized mean survivors number; T_x :标准化存活个体总数 Standardized total individual number; e_x :个体生命期望值 Life expectation of individual; K_x 消失率 Vanish rate; I—VIII表示桢楠的年龄结构划分为第 1—8 龄级

表 3 桢楠种群存活曲线的检验模型
Table 3 Test models of survival curves of *P. zhennan* population

位置 Location	曲线方程 Curve function	R^2	F	P
大足区	$y = 6.8785 e^{-0.022x}$	0.9319	81.989	0.000
	$y = 6.9219 x^{-0.081}$	0.9994	9737.636	0.000
永川区	$y = 7.0314 e^{-0.092x}$	0.9647	164.098	0.000
	$y = 7.1278 x^{-0.324}$	0.9900	594.715	0.000

表 4 桢楠种群年龄结构动态指数/%
Table 4 Dynamic indices of *P. zhennan* population age structure

位置 Population	指数等级 Index									
	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7	V_{pi}	V'_{pi}	P_{max}
大足区	59.26	9.09	20.00	0.00	-33.33	33.33	12.05	25.4	0.45	1.79
永川区	95.20	-44.83	20.69	56.52	-41.18	58.82	28.57	77.4	1.94	2.5

V_1 — V_7 :相邻龄级数量动态变化指数 Quantitative index of adjacent age class; V_{pi} :种群数量动态变化指数 Quantitative dynamics index of population; V'_{pi} :受外界干扰时种群数量动态变化指数 Quantitative dynamics index of population by external interference; P_{max} :随机干扰风险概率极大值 The maximum of probability in random disturbance

种群总体动态变化指数分析结果显示:大足区($V_{pi} = 25.40\%$)和永川区($V_{pi} = 77.40\%$)种群动态指数均大于 0,种群整体结构属于增长型(表 4)。当不忽略外部干扰时,种群龄级结构动态指数 $V'_{pi} = 0.45\%$ 和 $V_{pi} = 1.94\%$ 均趋于 0,且种群结构对随机干扰的敏感指数,即随机干扰风险的极大值 $P_{max} = 1.79\%$ (大足)、 $P_{max} = 2.50\%$ (永川)(表 4),说明永川的桢楠种群结构对随机干扰的敏感性更大。因此,当两个种群在受到外部干

扰的情况下,大体上仍然是增长型的种群,只不过增长速度较慢,并且对外界干扰敏感度高。

3.4 桢楠种群空间分布格局

大足区桢楠种群呈随机分布,聚集指数为 0.07;永川区桢楠种群呈聚集分布,聚集指数为 5.35(表 5)。两个种群在不同龄级上均呈聚集分布,从聚集强度来看,大足区和永川区桢楠种群均为幼苗聚集程度最大(表 6)。

表 5 桢楠种群分布格局
Table 5 Distribution pattern of *P. zhennan* population

位置 Location	方差 Variance	平均值 Mean	<i>C</i>	<i>t</i>	<i>K</i>	<i>I</i>	<i>M</i> [*]	PAI	<i>C_a</i>	分布格局 Distribution patterns
大足区	25.33	13.00	1.95	1.64	13.70	0.95	13.95	1.07	0.07	随机
永川区	10402.00	44.00	236.41	499.38	0.19	235.41	279.41	6.35	5.35	聚集

C:扩散系数 Coefficient of diffusion;*K*:负二项参数 Negative binomial distribution index;*I*:丛生指数 Clumping index; *M*^{*}:平均拥挤度 Mean crowding;PAI:聚块指数 Index of patchiness ;*C_a*:Cassie 指标 Cassie index

表 6 桢楠不同径级分布格局
Table 6 Distribution pattern of different diameter classes in *P. zhennan*

位置 Location	龄级 Age-class	方差 Variance	均值 Mean	<i>C</i>	<i>t</i>	<i>K</i>	<i>I</i>	<i>M</i> [*]	PAI	<i>C_a</i>	分布格局 Distribution patterns
大足区	I	89.27	3.86	23.14	38.35	0.17	22.14	26	6.74	5.74	聚集
	II	19.36	2.20	8.80	11.03	0.28	7.80	10	4.55	3.55	聚集
	III	16.00	2.00	8.00	9.90	0.29	7.00	9	4.50	3.50	聚集
	IV	10.24	1.60	6.40	7.64	0.30	5.40	7	4.38	3.38	聚集
	V	10.24	1.60	6.40	7.64	0.30	5.40	7	4.38	3.38	聚集
	VI	23.04	2.40	9.60	12.16	0.28	8.60	11	4.58	3.58	聚集
	VII	10.24	1.60	6.40	7.64	0.30	5.40	7	4.38	3.38	聚集
	VIII	7.84	1.40	5.60	6.51	0.30	4.60	6	4.29	3.29	聚集
永川区	I	9980.01	33.30	299.70	633.64	0.11	298.70	332	9.97	8.97	聚集
	II	31.35	2.29	13.71	23.79	0.18	12.71	15	6.56	5.56	聚集
	III	102.98	4.14	24.86	44.63	0.17	23.86	28	6.76	5.76	聚集
	IV	73.47	3.83	19.17	31.47	0.21	18.17	22	5.74	4.74	聚集
	V	18.75	2.50	7.50	7.96	0.38	6.50	9	3.60	2.60	聚集
	VI	31.61	2.13	14.88	25.96	0.15	13.88	16	7.53	6.53	聚集
	VII	7.84	1.40	5.60	6.51	0.30	4.60	6	4.29	3.29	聚集
	VIII	4.69	1.25	3.75	3.37	0.45	2.75	4	3.20	2.20	聚集

4 讨论

多数研究者认为桢楠适合生长在土壤深厚、湿润潮湿的地方,而喀斯特地区土层浅薄,且容易出现干湿交替的现象,不宜桢楠生长。然而,大足区桢楠种群年龄结构属于稳定型,永川区种群年龄结构属于增长型,这与种群动态分析的结果一致,说明桢楠也能在喀斯特地区生长,但是两个区域的种群动态量化分析中仍存在局部龄级间衰退的现象。

大足区种群成树阶段呈衰退状态,永川区的幼树和成树也出现类似的情况,即在幼树、成树阶段呈衰退型。由于两地区的桢楠一直受到当地村民的保护,因此推测该阶段的生存压力主要是环境和种群自我调节导致的。桢楠幼树有一定的耐阴性^[33],而成树对光的需求逐渐增强^[34],且桢楠林郁闭度均在 70%以上。随着龄级的增长,所需养分和光照逐渐增加,导致部分竞争力弱的成树无法进入林冠层。Janzen^[35]提出动物取食、幼苗竞争的强度会受种子/幼苗与母株的距离有关,越近发生的频率越高。由于永川区 20 cm 以下的幼苗较

多且呈聚集型分布(5号、6号样地凋落物厚度较小,种子萌发率远高于其他样地),推测其密度效应较强,种内竞争过于激烈且幼苗数量很可能远远超过了当地的环境容纳量,大部分幼苗无法成功转向幼树阶段,所以在一定范围内出现大量幼苗,且幼苗都在母株周围,大大提高了桢楠幼苗的死亡率。这与 Comita 和 Hubbell 等^[36]研究的幼苗密度与耐阴性对幼苗存活影响的结果一致。再加上喀斯特地区土壤资源匮乏,水土易从岩石裂隙中流失,雨后即处于干旱缺水的状态^[37],这对抵抗能力差的幼苗、幼树来说是致命,因此呈衰退状态。

从生命表、存活曲线和种群动态分析来看,大足区和永川区桢楠种群前期幼苗和幼树死亡率较高,此后死亡率逐渐下降。从种群年龄结构动态变化指数来看,在不忽略外部干扰时,两个桢楠种群整体结构呈增长型,这与湖北来凤县桢楠种群^[9]的调查结果相反。其主要原因是大足区和永川区的桢楠种群长期以来受到人为干扰的强度较小,而来凤县的桢楠受人为砍伐严重。但这两个区域的桢楠种群也存在动态指数小于0的阶段,说明两个种群增长缓慢且对外界干扰敏感度高。

桢楠种群的空间分布格局受自身繁殖方式和环境的影响较大。整体而言,大足区桢楠种群的空间分布格局为随机分布,永川区桢楠种群为集群分布。研究表明,集群分布是楠木种群常见的分布方式^[21]。原因是桢楠的种子传播能力不强,主要是靠自由掉落和鸟类传播,因此常聚集在母树附近,呈现聚集分布。永川区桢楠种群集群分布,一是与桢楠的种子传播力有关,另一方面也与其地形原因不易扩散有关。这也可能是对喀斯特环境的一种积极响应策略,因为聚集分布可以增强种群抵抗外界干扰的能力。而大足区的桢楠种群呈现随机分布的状况,其原因可能是种群内部之间的竞争导致的,幼苗充足,且幼苗到成树之间的竞争较为激烈,因而对资源(光照、水分和养分等)的需求加大,竞争加剧,从而形成均匀分布的格局。同时,大足区与永川区的森林小气候的不同,可能也是导致桢楠种群空间分布格局差异的另一原因,永川区的年平均降雨量比大足区多 288 mm,土壤微酸性,海拔较高,因此永川区更适合桢楠的生存,且在一定范围内可利用的资源相对丰富,能容纳的桢楠就更多。此外,大足区楠木林的范围是永川区桢楠林的 3 倍左右,可能是由于两者的尺度不同导致调查结果有差异,这也能看出桢楠种群发育过程中,分布格局由集群分布向随机分布发展。

可见,重庆大足区与永川区两个桢楠种群生存现状良好,整体呈现稳定趋势,但局部龄级间仍存衰退现象。与我们的推测相反,喀斯特生境中桢楠种群仍有较强的更新能力,但因种群生长周期长^[7],遗传多样性较低^[8],对外部干扰敏感,适应能力较差。因此,对桢楠种群的保护仍不能掉以轻心,需要制定适宜的保护措施,进行科学合理的管理。同时建议在幼苗幼树死亡率高的情况下可以采用人工辅助措施,将幼苗从聚集的地方移植一部分出去,减少内部的竞争压力,待幼苗长成小树时再将其移植到合适的野外分布区,在现有条件下不断扩大桢楠资源,创造更多的生态价值和经济价值。

参考文献(References):

- [1] 王泳腾, 黄治昊, 王俊, 张童, 崔国发. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征. 生态学报, 2021, 41(7): 2826-2834.
- [2] 杨彪, 张全建, 龚旭, 段晨松, 张远彬. 雅砻江冬麻豆 (*Salweenia bouffordiana*) 种群结构与动态特征. 生态学报, 2020, 40(4): 1184-1194.
- [3] 郑师章, 吴千红, 王海波, 陶芸. 普通生态学:原理、方法和应用. 上海: 复旦大学出版社, 1994.
- [4] 李伟. 苏南地区 3 种国家级珍稀保护树种的种群生态学研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2015.
- [5] 郑万钧. 中国树木志-第一卷. 北京: 中国林业出版社, 1983.
- [6] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第三十一卷). 北京: 科学出版社, 1982.
- [7] 薛沛沛, 陈本文, 祝元春, 钱涛. 重庆市珍贵用材树种桢楠生长规律. 湖北农业科学, 2020, 59(24): 128-132.
- [8] 张伟. 桢楠种质资源遗传多样性和水肥管理技术对幼树生长与生理特性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2015.
- [9] 何舒怀, 马永征, 费永俊. 湖北来凤楠属植物群落物种构成及特点研究. 山地农业生物学报, 2017, 36(1): 45-49.
- [10] 吴月森, 于鹏宇, 周明芹, 费永俊. 咸丰县楠木种群结构及其群落特征研究. 湖北林业科技, 2017, 46(1): 38-43.
- [11] 赵冀. 楠木古今浅谈. 四川林业科技, 1980, (3): 87-88.
- [12] Zhang Z H, Hu G, Zhu J D, Ni J. Aggregated spatial distributions of species in a subtropical karst forest, southwestern China. Journal of Plant Ecology, 2013, 6(2): 131-140.
- [13] Du H, Hu F, Zeng F P, Wang K L, Peng W X, Zhang H, Zeng Z X, Zhang F, Song T Q. Spatial distribution of tree species in evergreen-

- deciduous broadleaf karst forests in southwest China. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 15664.
- [14] 周鑫. 涝渍胁迫对桢楠幼苗生长及生理特性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [15] 铁得祥. 桢楠幼树生长、生理特性对镉胁迫的响应及其对镉的富集特性[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [16] Olatunji O A, Pan K W, Tariq A, Zhang L, Wu X G, Sun X M, Luo H Y, Song D G, Li N N. The responses of soil microbial community and enzyme activities of *Phoebe zhennan* cultivated under different soil moisture conditions to phosphorus addition. *IForest-Biogeosciences and Forestry*, 2018, 11(6): 751-756.
- [17] Tariq A, Pan K W, Olatunji O A, Graciano C, Li N N, Li Z L, Song D G, Sun F, Justine M F, Huang D, Gong S X, Pandey B, Idrees M, Dakhil M A. Role of nitrogen supplementation in alleviating drought-associated growth and metabolic impairments in *Phoebe zhennan* seedlings. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2019, 182(4): 586-596.
- [18] 徐振东. 湖北利川楠木种群生态及群落特征研究[D]. 荆州: 长江大学, 2016.
- [19] 陈应江, 袁丛军, 李晓芳, 潘端云. 贵州楠杆自然保护区楠木种群动态研究. *安徽农业科学*, 2019, 47(14): 122-125.
- [20] 王琦, 李因刚, 柳新红, 吴代坤, 刘芳齐, 何云核. 湖北恩施桢楠林群落组成与结构. *林业科学研究*, 2013, 26(1): 21-28.
- [21] 吴大荣, 朱政德. 福建省罗卜岩自然保护区闽楠种群结构和空间分布格局初步研究. *林业科学*, 2003, 39(1): 23-30.
- [22] 李贤碧, 李昌权, 冯邦贤. 贵州思南县楠木群落类型研究. *种子*, 2015, 34(6): 57-60.
- [23] 曾凡勇, 冯邦贤. 德江沙溪楠木群落结构及物种多样性研究. *贵州科学*, 2014, 32(6): 16-19.
- [24] Wu J X, Zhang X M, Deng C Z, Liu G J, Li H. Characteristics and dynamics analysis of *Populus euphratica* populations in the middle reaches of tarim river. *Journal of Arid Land*, 2010, 2(4): 250-256.
- [25] 李林, 魏识广, 黄忠良, 曹洪麟, 莫德清. 猫儿山两种孑遗植物的更新状况和空间分布格局分析. *植物生态学报*, 2012, 36(2): 144-150.
- [26] 龚召松. 湖南楠木次生林立地质量评价与生长模型研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2020.
- [27] 杨持, 严重玲, 杨允菲, 高玉葆, 盛连喜. *生态学(第三版)*. 北京: 高等教育出版社, 2014.
- [28] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 张海娜, 李善家. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. *生态学报*, 2014, 34(15): 4272-4279.
- [29] 王进, 姚兰, 艾训儒, 朱江, 刘松柏. 鄂西南不同区域亮叶桦种群结构与动态特征. *应用生态学报*, 2020, 31(2): 357-365.
- [30] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [31] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. *生态学报*, 1998, 18(2): 214-217.
- [32] 郑元润. 不同方法在沙地云杉种群分布格局分析中的适用性研究. *植物生态学报*, 1997, 21(5): 480-484.
- [33] 曾武, 程建勤, 林锦容, 黎建伟, 李家宇, 钟春海. 遮荫处理对桢楠幼苗生长的影响. *林业科技通讯*, 2016, (4): 37-39.
- [34] 龙汉利, 张炜, 宋鹏, 何兴炳, 谭斌, 辜云杰, 李晓清. 四川桢楠生长初步分析. *四川林业科技*, 2011, 32(4): 89-91.
- [35] Janzen D H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 1970, 104(940): 501-528.
- [36] Comita L S, Hubbell S P. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank. *Ecology*, 2009, 90(2): 328-334.
- [37] Liu J, Shen Y X, Zhu X A, Zhao G J, Zhao Z M, Li Z J. Spatial distribution patterns of rock fragments and their underlying mechanism of migration on steep hillslopes in a karst region of Yunnan Province, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, 26(24): 24840-24849.