

## 孑遗植物水松 (*Glyptostrobus pensilis*) 种群生命表和谱分析

刘金福<sup>1</sup>, 洪伟<sup>1\*</sup>, 吴则焰<sup>1</sup>, 付达靓<sup>1</sup>, 何中声<sup>1</sup>, 代立春<sup>1</sup>, 陆继策<sup>2</sup>

(1. 福建农林大学林学院, 福州 350002; 2. 屏南鼓峰国有林场, 福建宁德 352300)

**摘要:** 对屏南水松 (*Glyptostrobus pensilis*) 种群依胸径大小分级, 以林木径级结构代替年龄结构, 采用匀滑技术, 编制水松种群静态生命表, 绘制死亡率曲线、危险率曲线及存活曲线, 分析水松种群动态变化趋势。结果表明, 水松种群的存活曲线趋于 Deever-III 型, 幼苗稀缺是其濒危的重要原因之一。水松种群天然更新过程是通过水松不同龄级的株数分布波动而表现的, 谱分析表明, 水松种群动态不仅受基波影响, 而且在第 10 龄级呈现较小的周期波动, 其机制与水松高生长特性有关。

**关键词:** 水松; 种群生命表; 谱分析; 屏南

中图分类号: Q948.15<sup>+</sup>8; S718.54

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2008)03-0259-05

## The Population Life Table and Periodic Fluctuation of the Relict Plant *Glyptostrobus pensilis*

LIU Jin-Fu<sup>1</sup>, HONG Wei<sup>1\*</sup>, WU Ze-Yan<sup>1</sup>, FU Da-Liang<sup>1</sup>, HE Zhong-Sheng<sup>1</sup>, DAI Li-Chun<sup>1</sup>, LU Ji-Ce<sup>2</sup>

(1. College of Forest, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China;

2. Gufeng State-owned Forest Centre in Pingnan, Ningde, Fujian 352300, China)

**Abstract:** In order to determine the population state of *Glyptostrobus pensilis*, analyze its past population structure and pre-disturbance situation and forecast its future population dynamics, the population life table and periodic fluctuation of *G. pensilis* were analyzed by space deducing time method. The static life table, the survivorship curve, the mortality rate curve and danger rate were compiled using the diameter at breast height class to represent the age class structure and smooth out technique. The results showed that the survival curve of the population appeared to be of the Deever-III type. The high mortality of seedlings was one of the main reasons which led the *G. pensilis* population becoming endangered. The natural regeneration process of the *G. pensilis* population can be represented by the fluctuation of the distribution of the number of trees in different age grades. Spectral analysis of the population showed that the natural regeneration of *G. pensilis* was a minor periodic change in the tenth age grades.

**Key words:** *Glyptostrobus pensilis*; Population life table; Spectral analysis; Pingnan

种群动态是研究种群大小或数量在时间、空间上的变化规律。生命表和存活曲线是研究种群数量动态变化和进行种群统计的重要工具, 生命表结构分析是解释种群变化的前提<sup>[1-4]</sup>。通过种群生命表的编制, 从中分析出生率、死亡率等重要参数, 可提供更多关于种群年龄结构和数量统计方面的信息, 有助于揭示种子散布、萌发及幼苗种群建立等特征<sup>[5,6]</sup>。复杂的周期现象可由不同振幅和相应的谱波组成, 谱分析是探讨种群天然分布的波动性和年

龄更替过程周期性的数学工具, 种群天然更新动态可通过种群不同龄级的株数分布波动来表现<sup>[7,8]</sup>。因此进行植物种群生命表的编制和谱分析对于揭示种群的数量特征具有重要的现实意义。

水松 (*Glyptostrobus pensilis*), 别名水帝松、水杉松等, 属杉科水松属, 是我国特有的单种植物, 国家一级保护植物。水松作为一种罕见的古生代孑遗树种, 仅零星分布于我国南方, 在古生代时曾广泛分布于北半球, 由于自然地理因素和人为活动的影响, 水

收稿日期: 2007-10-29, 修回日期: 2008-01-25。

基金项目: 福建省科技厅资助高校项目 (2006F50009)。

作者简介: 刘金福 (1966 -), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事森林生态学和野生动植物保护利用研究 (E-mail: fjljf@126.com)。

\* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: fjhongwei@126.com)。

松数量日益减少,处于濒危状态。水松生长于沼泽地,耐水湿,是造船、造桥的优良材料;树根轻松浮力大,能做救生工具和木塞;枝叶和果实均可入药;树干粗壮挺直,枝叶疏密适度,既是风景林,又是防风固堤的好树种。水松在研究杉科植物的系统发育,古植物学和第四纪冰川气候等方面都有重要的科学价值,被世界保护监测中心列为稀有种、中国植物红皮书列为濒危树种,其濒危状况受到国内外许多学者高度关注。徐英宝<sup>[9]</sup>对珠江三角洲地区的水松进行了调查;韩丽娟等<sup>[10]</sup>对水松生物学特性和保护、水松的次生韧皮部解剖及其系统位置进行了分析;徐祥皓等<sup>[11]</sup>指出水松地理分布的状况;李发根<sup>[12]</sup>探讨了水松地理分布和濒危原因。尽管许多学者从不同角度初步探讨了水松濒危机制问题,但对水松林生态学濒危机制研究并不多见,尤其对福建屏南上楼成片水松林生态学保护研究尚未见报道。本研究在前人研究的基础上,运用“空间代时间”、“横向代纵向”的方法编制水松种群静态生命表,分析其种群数量特征,通过谱分析,探讨水松种群数量变动规律,对水松天然林的保护无疑具有重要意义,以期为揭示濒危植物水松生长过程规律及其生态濒危机制提供重要科学依据。

## 1 调查区自然概况

屏南岭下乡上楼水松(*Glyptostrobus pensilis*)林位于闽东北鹭峰山脉中段、闽东第一高峰东峰尖北麓的一片沼泽地中,即北纬26°58′,东经118°57′处,属中亚热带海洋性季风气候,春夏雨热同期,秋冬光温互利,光能充足,热量丰富,雨水充沛,四季分明,冬无严寒,夏无酷暑,昼夜温差大,具有明显的高山气候特点。屏南岭下乡海拔1208 m,年平均气温为11~16℃,年降雨1842.3 mm,成片原生天然水松群落位于山坡的狭长地段,终年有泉水流入,枝繁叶茂,树干挺拔虬劲。周边旱地上,马尾松、柳杉等植被环绕生长。水松林树高多在15 m左右,胸径多在40~60 cm之间,最大一株高达17 m,胸径76 cm。水松天然林下土壤类型主要是暗红壤,土层比较厚,水肥条件好,位于山谷通风口处,通风透气性良好。地面植被以铺地黍(*Panicum repens*)和画眉草(*Eragrostis pilosa*)为主,长势茂盛。伴生树种以马尾松(*Pinus massoniana*)为主。据专家考证,树龄多在千年以上,是世界罕见、中国仅有最大的原生天然水松林,被誉为“植物活化石群”。

## 2 材料和方法

### 2.1 调查方法

以屏南天然水松林为调查对象,设置标准地调查海拔、坡度、坡向、坡位、土壤条件和群落类型等因子。野外共调查5个20 m×20 m样地,总面积为2000 m<sup>2</sup>。采用相邻格子法,将每个样地划分为16块5 m×5 m的小格子样方,对每个样方进行每木检尺,记录样方内所有植株的种名、树高、胸径、冠幅、枝下高(起测径阶≥4 cm)和各树种的调查密度、盖度以及幼苗种类和株数。

### 2.2 生命表编制

由于水松生长周期长,在一个同种群内追踪所有个体的命运是不现实的。可通过现实不同年龄阶段个体数量来推测种群时间上的动态过程,即在特定时间点上观察种群内各个年龄组上的存活状况。考虑到测定每个种群个体年龄比较困难,故采用空间替代时间的方法,即将林木依胸径大小分级,从而把树木径级从小到大的顺序视为时间顺序关系,第1径级对应第1龄级,第2径级对应第2龄级,如此一一对应,统计各龄级株数,编制水松种群静态生命表,进而分析其动态变化。考虑本研究区各样地间的生境条件比较一致,对所有样地水松进行集中处理,再进行生命表编制。

特定时间生命表一般包括如下内容: $x$ 是单位时间年龄等级的中值; $a_x$ 是在 $x$ 龄级内的现有个体数; $l_x$ 是在 $x$ 龄级开始时的标准化存活个体数; $d_x$ 是从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内的标准化死亡数; $q_x$ 是从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内的死亡率; $L_x$ 是从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内还存活的个体数; $T_x$ 是从 $x$ 龄级到超过 $x$ 龄级的个体总数; $e_x$ 是进入 $x$ 龄级个体的生命期望或平均期望寿命; $K_x$ 是消失率(损失度)。表中各项均是相互关联的,可通过实测值求得,其关系如下:

$$l_x = (a_x/a_0) \times 1000,$$

$$d_x = l_x - l_{x+1},$$

$$q_x = (d_x/l_x) \times 100\%,$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1})/2,$$

$$T_x = \sum_{x}^{\infty} L_x,$$

$$e_x = T_x/l_x,$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x-1}。$$

### 2.3 谱分析方法

谱分析方法可揭示种群数量的周期性波动,是

探讨林分分布波动性和年龄更替过程周期性的数学工具<sup>[7,8]</sup>,水松种群的天然更新过程是通过不同龄级株数的分布波动而表现,复杂的周期现象可由不同振幅和相应的谱波组成,写成正弦波形式:

$$N_t = A_0 + \sum_{k=1}^n A_k \sin(\omega_k t + \theta_k)。$$

式中, $A_0$ 为周期变化的平均; $A_k(k=1,2,3,\cdots,p)$ 为各谐波的振幅,标志其所起作用的大小,其值的差异反映了各周期作用的大小差别; $\omega_k$ 及 $\theta_k$ 分别为谐波频率及相角; $t$ 为龄级; $N_t$ 为 $t$ 时刻种群的大小。

将种群各年龄个体分布视为一个时间系列 $t$ ,以 $X_t$ 表示 $t$ 年龄序列时个体数; $n$ 为系列总长度; $p=n/2$ 为谐波的总个数; $T$ 为正谐波的基本周期,即为时间系列 $t$ 的最长周期,可用下式来估计 Fourier 分解中的各个参数,即:

$$A_0 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n X_t,$$
$$A_k^2 = a_k^2 + b_k^2,$$
$$\omega_k = 2\pi k/T,$$
$$\theta_k = \arctg(a_k/b_k),$$
$$a_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \cos \frac{2\pi k(t-1)}{n},$$
$$b_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \sin \frac{2\pi k(t-1)}{n}。$$

因水松各龄级个体数量相差较大,在计算时进行对数化处理,即以 $X'_t = \ln(X_t + 1)$ 代换公式中的 $X_t$ ( $X_t$ 值即表1中 $a_x$ 所对应的数值)。利用谱分析公式可计算出各个波形的振幅 $A_k$ 值( $k=1,2,3,\cdots,p,p=n/2$ )。 $A_1$ 为基波, $A_2 \sim A_9$ 为各个谐波。每个谐波的周期分别是基本周期的 $1/2,1/3,\cdots,1/p$ 。

3 结果与分析

3.1 水松种群生命表与存活曲线分析

由于静态生命表是反映多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而不是对这一种群的全部生活史的追踪,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。对此,Wretten等<sup>[13]</sup>认为,生命表分析中产生一些负值,与数据假设技术不符,但仍提供了有用的生态记录,即表明种群并非静止不动,而是在发展或衰落之中。考虑到水松处于濒危状态,目前存活数量极少,屏南水松天然林多为上百年的中老龄树,很少幼苗幼树更新,依文献[9]关于水松生长规律研究结果,前期胸径增长速度快,中后期增长速度明显下降。故在编制生命表时,第1~4龄级对应的胸径跨度为8 cm,第5龄级后对应的胸径跨度为4 cm,并采用匀滑技术对数据进行处理,修正后得 $a'_x$ ,由此编制出水松种群特定时间的生命表,见表1。

表1 表1 水松种群的静态生命表  
Table 1 The static life of *Glyptostrobus pensilis* population

龄级 Age class	径级 Range	组中值 Mean value	$a_x$	$a'_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$K_x$
1	0~8	4	5	3	231	5.442	-154	-0.667	308	5674	24.587	-0.511
2	8~16	12	3	5	385	5.953	-76	-0.198	423	5366	13.952	-0.182
3	16~24	20	6	6	462	6.135	-538	-1.166	731	4943	10.710	-0.773
4	24~32	28	13	13	1000	6.908	308	0.308	846	4230	4.230	0.368
5	32~36	34	9	9	692	6.539	77	0.111	654	3384	4.888	0.118
6	36~40	38	5	8	615	6.422	77	0.125	577	2730	4.436	0.134
7	40~44	42	4	7	538	6.288	77	0.143	500	2153	3.998	0.154
8	44~48	46	4	6	462	6.145	77	0.167	423	1653	3.582	0.182
9	48~52	50	12	5	385	5.953	77	0.200	346	1230	3.198	0.223
10	52~56	54	4	4	308	5.730	77	0.250	269	884	2.873	0.288
11	56~60	58	4	3	231	5.442	77	0.334	192	615	2.665	0.405
12	60~64	62	2	2	154	5.037	77	0.000	154	423	2.750	0.000
13	64~68	66	1	2	154	5.037	77	0.501	115	269	1.749	0.693
14	68~72	70	1	1	77	4.343	0	0.000	77	154	2.002	0.000
15	72~76	74	1	1	77	4.343	-	-	-	77	1.001	4.343

注: $a_x$ —在 $x$ 龄级内现有个体数; $a'_x$ — $a_x$ 修正值; $l_x$ —在 $x$ 龄级开始时标准化存活个体数; $\ln l_x$ — $l_x$ 对数化; $d_x$ —从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数; $q_x$ —从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内死亡率; $L_x$ —从 $x$ 到 $x+1$ 龄级间隔期内还存活的个体数; $T_x$ —从 $x$ 龄级到超过 $x$ 龄级的个体总数; $e_x$ —进入 $x$ 龄级个体的生命期望或平均期望寿命; $K_x$ —消失率。  
Notes: $a_x$ —Existing number of  $x$  age grade;  $a'_x$ —The correction value of  $a_x$ ;  $l_x$ —Standardized number of survivors at the beginning of  $x$  age grade;  $\ln l_x$ —The natural logarithm of  $l_x$ ;  $d_x$ —Standardized number of mortality from  $x$  to  $x+1$  age grade;  $q_x$ —Mortality from  $x$  to  $x+1$  age grade;  $L_x$ —Number of survivors from  $x$  to  $x+1$  age grade;  $T_x$ —Individual number between  $x$  age grade and surpassing  $x$  age grade;  $e_x$ —Life expectation of individual in  $x$  age grade;  $K_x$ —Disappearance rate.

由表 1 可知,水松种群的维持依赖于中龄个体。第 1~3 龄级死亡率为负,表明幼苗、幼树库严重不足,该种群要保证持续发展需补充相应数量的幼苗、幼树,否则种群将走向衰退。幼苗、幼树在通过一个选择强度较高的环境筛之后,以高死亡率为代价,形成数量较为稳定的中龄成树。进入生理衰老期后,种群死亡率提高。种群幼龄级个体数量太少,中老龄个体数量较大,随着时间的推移,种群老化问题日趋严重。

存活曲线是反映种群个体在各年龄级的存活状况曲线,是借助于存活个体数量来描述特定年龄死亡率,通过把特定年龄组的个体数量相对时间作图而得到。以径级相对年龄为横坐标,以存活量的对数值为纵坐标,绘制水松种群的存活曲线(见图 1)。

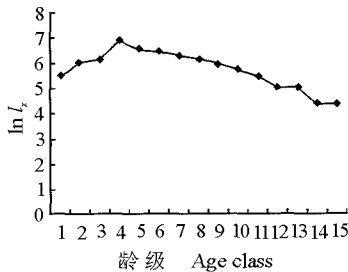


图 1 水松种群存活曲线  
Fig. 1 Survival curve of *Glyptostrobus pensilis* population

以标准化最高存活量为起点,屏南水松种群存活曲线在第 4 龄级后存活数呈明显下降趋势,环境筛的选择强度较大,死亡率较高,达 30.8%,第 6~12 龄级死亡率基本趋于一致,到第 14 龄级后存活数量减少但趋于稳定,可能与其生长过程中生境的变迁有关。从整体上来看,水松种群的存活曲线呈现 De-vey-Ⅲ类型。

种群死亡率曲线反映种群死亡率的动态变化过程,以死亡率为纵坐标,以年龄级为横坐标,绘制水松种群的死亡率曲线及其亏损率曲线(见图 2)。从图 2 可知水松种群死亡率曲线与亏损率曲线基本一致,反映了水松种群的一般特征:在第 1~5 龄级时,损失度比较大,表明此时环境筛的选择强度很高,水松幼苗幼树生长和竞争能力都不强,受到环境筛的

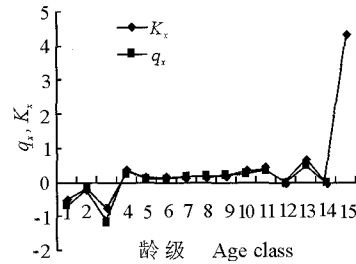


图 2 水松种群亏损率和死亡率曲线  
Fig. 2 Killing power( $K_x$ ) value curve and mortality rate ( $q_x$ ) curve of *Glyptostrobus pensilis* population

强烈选择而淘汰;第 5~12 龄级波动基本不大,死亡率变化比较稳定,第 13 龄级时呈一个小死亡高峰,第 15 龄级时损失度达到最大值,但总体趋向于平稳。

3.2 水松种群动态的谱分析

水松种群天然更新过程是通过水松不同龄级的株数分布波动表现的。依谱分析方法,其结果见表 2。从表 2 中求出的振幅  $A$  值来看,水松种群天然更新波动明显,其基波  $A_1 = 1.752$  最大,基波表现了水松种群最基本的周期波动,其波动周期长度为种群本身所固有的,由种群波动特性所决定,表明水松种群的数量变化受其生命周期中生物学特性的控制。考虑所调查的水松种群资料限制,时间系列长度未能表现出基本周期,不能反应出明显的固有波动周期,但其存在性是肯定的。

水松种群数量动态除受基波影响外,还显示出个别小周期波动,即表 2 中  $A_5$ 。其空间序列胸径在 53 cm 处,对应第 10 龄级。据野外实地调查,屏南水松天然林主林层高度约为 18 m,其对应的胸径为 50~60 cm,由此可知  $A_5$  空间序列胸径在 53 cm 处产生小周期波动,对应树高生长已达到主林层高度,即小周期的波动性基本上与水松的高生长特性是一致的,可见水松种群数量周期的波动与水松高生长特性有关。水松经过环境筛选,一部分个体最终达到主林层高度,林木开始产生分化,数量进行调节,有利于种群的发展。从表 2 可知,水松种群数量动态是存在周期性波动的,且其表现出的波动不是单一周期,即在大周期内有小周期的多谐波迭加的特征,但这种小周期对大周期影响不大,可能与环境限

表 2 水松种群的周期性波动  
Table 2 Periodic fluctuation of *Glyptostrobus pensilis* population

谐波 Resonance apsectra	$A_1$	$A_2$	$A_3$	$A_4$	$A_5$	$A_6$	$A_7$	$A_8$
振幅值 Amplitude value	1.752	1.368	0.636	0.504	0.598	0.437	0.365	0.348

注: $A_1 \sim A_8$  表示各谐波的振幅。  
Notes: $A_1 \sim A_8$  represents the amplitudes of every harmonic.

制因素影响有关,表现出水松对外界环境变化的抵抗力减弱,促使水松种群呈现减少趋势。

#### 4 讨论

水松种群生命表分析表明,整体上水松种群存活曲线属于 Deever-Ⅲ型,反映了水松种群数量动态变化趋势,即幼龄级个体数量少,甚至出现幼树连续断代现象,但中老龄个体数量较多,随着时间的推移,种群老化问题日趋严重,总体上呈现衰退趋势。

波动出现于所有植被中,周期性波动可成为种群稳定性维持的一个机制,而谱分析方法可用于表明这种机制。水松种群谱分析结果揭示出水松种群存在着明显的周期性,表现为基波周期内的小周期波动,即水松在天然更新过程中呈现周期波浪式变化,但这种变化表现水松种群数量减少趋势。

针对水松种群数量减少趋势,开展相应保护工作是非常必要的。可考虑采取人工促进更新技术,扩大水松人工林的栽植规模,以提高水松种群数量,达到保护和恢复水松资源目的。至于水松种群濒危机制,有待进一步深入探讨。

#### 参考文献:

- [1] 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.
- [2] 张文辉,王延平,康永祥等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析[J]. 生物多样性,2004,12(3):361-369.
- [3] Harper J L. Population Biology of Plants[M]. London: Academic Press, 1977.
- [4] Stewart G H. The dynamics of old-grow *Pseudotsuga* forest in the western Cascades Range, Oregon, USA[J]. *Vegetation*, 1989, 82: 79-94.
- [5] Stewart G H, Rose A B. The significance of life history strategies in the developmental history of mixed beech forest, New Zealand[J]. *Vegetation*, 1990, 87: 101-114.
- [6] Skoglund J, Verwijst T. Age structure of woody species population in relation to seed rain, germination and establishment along the river Dalaven, Sweden[J]. *Vegetation*, 1989, 82: 25-34.
- [7] Armesto J J, Casassa I, Dollenx O. Age structure and dynamics of Patagonian beech forests in Torres del Paine National Park, Chile[J]. *Vegetation*, 1992, 98: 13-22.
- [8] 刘金福,洪伟,樊后保等. 中国珍稀格氏栲林的数量特征[J]. 应用与环境生物学报,2002,8(1):247-253.
- [9] 徐英宝,余醒. 珠江三角洲的水松生长调查[J]. 华南农学院学报,1980,1(4):107-110.
- [10] 韩丽娟,胡玉熹. 中国特有植物水松林的生物学特性及其保护[J]. 长春师范学报,1996,3(2):29-35.
- [11] 徐祥皓. 水松的生态及地理分布[J]. 华南师范学报,1989, 32-35.
- [12] 李发根,夏念和. 水松地理分布及其濒危原因[J]. 热带亚热带植物学报,2004,12(1):13-20.
- [13] Wretten S. Field and Laboratory Exercises in Ecology[M]. London: Edward Arnold Publishers Limited, 1980. 85-98.