

台湾相思种群生命过程及谱分析

闫淑君¹, 洪伟², 洪滔², 吴承祯², 林秀琴¹

(1. 福建农林大学园艺学院, 福州 350002; 2. 福建农林大学林学院, 福州 350002)

摘要: 以种群生命表及生存分析理论为基础, 编制台湾相思种群静态生命表, 绘制存活曲线、死亡率曲线、亏损度曲线、死亡密度函数曲线、累积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, 台湾相思有 1 个死亡高峰, 存活曲线趋于 Deevey-Ⅱ型; 并应用谱分析方法研究台湾相思种群动态, 结果表明, 在台湾相思种群自然更新过程中存在着明显的周期性。

关键词: 台湾相思; 生命表; 谱分析

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2005)05-0439-05

Life Procession and Spectral Analysis of *Acacia confusa* Population

YAN Shu-Jun¹, HONG Wei², HONG Tao², WU Cheng-Zhen², LIN Xiu-Qin¹

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

2. Forest College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Based on the life table of population and the theory of survival analysis, the authors worked out a static life table of *Acacia confusa*, drew the curves of mortality rate, survival rate, killing value, survival rate function, mortality density function, cumulative mortality rate and hazard rate function, and analyzed the life process of population. The results showed that the population had one peaks of mortality, and the survival curve of the population trended to the type of Deevey-Ⅱ. Then spectral analysis of the population dynamics of *A. confusa* was made, which showed that there was a marked regularity of periodic fluctuation in the process of natural regeneration of *A. confusa*.

Key words: *Acacia confusa*; Life table; Spectral analysis

种群统计是研究种群数量动态的一种方法, 它的核心是生命表^[1], 生命表一般有特定年龄生命表和特定的时间生命表之分。其中特定年龄生命表又称动态生命表, 它可以分析影响种群数量变动的关键因素, 估算种群趋势和组建预测模式; 但在自然环境下, 要取得编表的完整数据很困难, 特别是世代重叠、年龄较长的种群更是如此, 故在多数动物和植物中使用较少^[2,3]。特定时间生命表是在一个特定的时间断面上观察种群内各个年龄组上的存活状况(存活比率), 并且根据这个比率估计每个年龄组中的死亡率, 故称为静态生命表。在自然种群中, 特别是世代重叠、年龄较长的种群中应用价值很大, 从表中我们可以判断出什么年龄的死亡危险最大。静态生命表可以用 Leslie 矩阵建立种群数量的预测模式。如

果我们知道了影响不同年龄等级死亡的主要原因, 那么我们就断定大多数的死亡原因是什么, 也就是说, 一个物种所面临的使它数目下降的许多危险中最重要的是什么危险^[4-8]。

波动可出现于所有的植被中, 而谱分析方法可以揭示种群数量变动的周期波动。Veblen 等通过老龄林结构和动态分析认为: 优势种的更替是周期循环的, 而不是一个连续发展的过程, 伍业钢等^[9]首次将谱分析方法应用于阔叶红松林的演替与天然更新过程的研究, 认为红松天然根系过程呈周期波浪式发展, 是其稳定的一个特点, 吴明作等^[10]对栓皮栎种群进行过数量动态的谱分析, 谱分析方法在研究种群动态中得到了应用^[11-13]。

鼓山是有一千多年历史的游览胜地, 耸立于福

收稿日期: 2005-03-21, 修回日期: 2005-05-16。

基金项目: 福建农林大学青年教师基金资助项目(03A04)。

作者简介: 闫淑君(1975—), 女, 讲师, 博士生, 从事生态学研究, 发表学术论文 20 余篇(E-mail: yshuj@163.net)。

州东郊,距市区 12 km,海拔 969 m。顶峰有一巨石其形如鼓,相传每当风雨之际,便有鼓声传出,因而得名。现为国家重点风景名胜。鼓山也是福州市民登山健身的重要场所,每到周末和节假日都有大批的游客来此登山游玩。台湾相思(*Acacia confusa*)种群是鼓山植被的主要优势种群,研究它的结构及动态发展对鼓山风景区的管理和经营具有重要的指导意义。

1 研究区概况

鼓山风景名胜位于福建省会所在地福州市东郊,主峰海拔 969 m,总面积 48 km²,鼓山风景名胜区地处亚热带,是典型的亚热带季风气候,夏长冬短,霜冻少,气温偏高,雨量充沛,光照略少,年平均气温 19.4~20.1℃,较常年偏高 0.4~0.7℃;年总降雨量 1313 mm,雨季时间长,结束迟,气候温和,雨量充沛,四季常青。乔木层主要有马尾松(*Pinus masonniana*)、台湾相思(*Acacia confusa*)、木荷(*Schima superba*)、樟树(*Cinnamomum camphora*);灌木层主要有杜鹃(*Rhododendron simsii*)、山茶(*Camellia japonica*)、黄瑞木(*Adinandra millettii*)、天料木(*Homalium cochinchinense*)、桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*);草本层较少,主要是淡竹叶(*Lophatherum gracile*)、芒萁(*Dicranopteris dichotoma*)等。

2 研究方法

2.1 调查方法

在台湾相思+马尾松+木荷群落中设置 20 m×20 m 的样地 9 块,共 3 600 m²。对样地内所有物种记录其胸径、树高、株数等指标,每一样地随机设置 3 个 1 m×1 m 的小样方,调查草本层草本植物种类、数量;并记录整个样地的植被状况和生境条件。

2.2 年龄结构分析方法

树木生长周期长,不可能追踪所有的个体生长周期;因此,只能通过现实不同年龄阶段的数量来推测种群时间上的动态过程,由于测定每一种群个体年龄较困难,故采用空间推时间的方法,根据所调查的数据(幼苗、幼树多,中树、大树少)的特点,即将林木按胸径大小分级,每级间隔 4 cm,0~4 cm 为第 1 径级,4~8 cm 为第 2 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 径级对应第 I 龄级,第 2 径级对应第 II 龄级,如此一一对应,统计各龄级株数,编制台湾相思种群静态生命表,进而分析其动态变化。

2.3 生命表编制

特定时间生命表一般包含如下栏目: a_x 为单位时间年龄等级内现有个数; 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 x 到 $x+1$ 龄级间隔期还存活的个体数; 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 为消失率(损失度)^[4]。

生命表中各项都是相互关系的,可以通过实测值 a_x 或 d_x 求得,其关系如下:

$$l_x = a_x / a_0 \times 1000; d_x = l_x - l_{x+1};$$

$$q_x = d_x / l_x \times 100\%.$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2; T_x = \sum_{x+1}^{\infty} L_x;$$

$$e_x = T_x / l_x; K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}.$$

同时,本文引入生存分析中的 4 个函数项目于台湾相思生命表栏目中,即生存函数 $S(t)$ 、累积死亡率函数 $F(t)$ 、死亡密度函数 $f(t)$ 、危险率函数 $\lambda(t)$ ^[5-7]。

$$\hat{S}_i = \hat{P}_1 \hat{P}_2 \cdots \hat{P}_i (\hat{P}_i \text{ 为存活频率}); \hat{F}_i = 1 - \hat{S}_i;$$

$$\hat{\lambda}(t_i) = \frac{\hat{f}(t_i)}{\hat{S}(t_i)} = \frac{2\hat{q}_i}{h_i(1 + \hat{p}_i)};$$

$$\hat{f}(t_i) = \frac{\hat{S}_i - \hat{S}_{i+1}}{h_i} = \frac{\hat{q}_i \hat{S}_{i-1}}{h_i} (h_i \text{ 为区间长度}, q_i \text{ 为}$$

死亡频率)。

2.4 生命表中数据处理

静态生命表就是在同一时间(或某个调查期)内,用收集到的样地内一个种群所有个体的年龄数据编制而成的生命表。它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。

本研究采用“空间推时间,横向导纵向”的方法,故调查所得的数据并不完全满足编生命表的 3 个假设,因此在编表中可能出现死亡率负值的情况^[3],江洪在云杉种群生命表的编制过程中采用了匀滑技术,这里也采用相似的方法进行处理,经匀滑修正后得 a_x ,然后,据此编制出台湾相思种群特定时间生命表。

2.5 谱分析方法

谱分析是富里叶级数的展开,Fourier 证明过复杂的周期现象可以由不同的振幅和相应的谐波组成,写成正弦波形式。

$$N_i = A_0 + A_1 \sin(\omega_1 t + \theta_1) + A_2 \sin(\omega_2 + \theta_2) + \cdots + A_p \sin(\omega_p + \theta_p) = A_0 + \sum_{k=1}^p A_k \sin(\omega_k + \theta_k).$$

式中, A_0 为周期变化的平均; A_k 为各谐波的振幅, 标志其所起作用的大小; ω_k 及 θ_k 分别为谐波率及相角; N_t 为 t 时刻种群的大小。

将种群各年龄个体数分布视为一个时间系列 t , 以 x_t 表示为 t 年龄序列时个体数(本文采用前面划分的径级序列作为其年龄序列); n 为系列总长度; $p=n/2$ 为谐波的总个数; T 为正弦波的基本周期即时间系列 t 的最长周期, 即资料总长度, 这里 $T=n$ 是已知的。则可利用下式来估计 Fourier 分解中的各个参数^[9], 即:

$$A_0=\frac{2}{n} \cdot \sum_{i=1}^n X_i; A_k=a k^2+b k^2;$$

$$\omega_k=2 \pi k / T; \theta_k=\arctg \left(a_k+b_k\right) ;$$

$$a_k=\frac{2}{n} \cdot \sum_{i=1}^n x_i \cdot \cos \frac{2 \pi k}{n} \cdot (t-1) ;$$

$$b_k=\frac{2}{n} \cdot \sum_{i=1}^n x_i \cdot \cos \frac{2 \pi k}{n} \cdot (t-1) 。$$

3 结果与分析

3.1 生命表编制

3.1.1 生命表中数据处理结果 由于本研究采用“空间推时间, 横向导纵向”的方法, 故调查所得的数据并不完全满足编生命表的3个假设, 因此在编表中

出现了死亡率负值的情况, 经匀滑处理后得 a_x (表1)。

表 1 台湾相思调查数据与匀滑处理数据表
Table 1 Investigated data and smoothed data of *Acacia confusa*

台湾相思存活数 Survival numbers	龄级 Age grade							
	I	Ⅰ	Ⅱ	Ⅳ	V	Ⅵ	Ⅶ	Ⅷ
存活数 Survival numbers	71	101	63	26	19	1	2	2
匀滑修正后存活数 Survival numbers after smoothed	97	76	55	34	14	9	4	1

3.1.2 编制台湾相思种群生命表 以 3 600 m² 样地面积的调查数据, 根据静态生命表的编制方法和生存理论编制台湾相思种群静态生命表和生存分析函数值表(表 2、表 3)及各年龄组死亡率、消失率曲线(图 1)。从死亡率(q_x)和消失率(K_x)来看, 台湾相思在Ⅳ、Ⅵ、Ⅶ龄级有较高的死亡率和较大的消失率。第Ⅳ和第Ⅵ龄级有较高的死亡率和较大的消失率, 是由于幼苗、幼树的竞争能力弱的物种丰富, 因此种内和种间的竞争较为激烈; 第Ⅶ龄级的死亡率和致死力高, 是由于树龄老化, 以及土壤、水分和温度等生态因子对其限制有关, 也有可能是因为病虫害的发生而使植物体死亡率增强, 当然与人类的干扰也有密切的关系。由表 3 可知, 台湾相思种群生存

表 2 台湾相思种群静态生命表
Table 2 Life table of *A. confusa* population

龄级 Agegrade	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	K_x	e_x
I	97	1000	6.908	216	0.216	892	2492	0.243	2.492
Ⅰ	76	784	6.664	217	0.277	676	1600	0.324	2.041
Ⅱ	55	567	6.34	216	0.381	459	924	0.48	1.63
Ⅳ	34	351	5.861	207	0.59	248	465	0.891	1.325
V	14	144	4.97	51	0.354	119	217	0.473	1.507
Ⅵ	9	93	4.533	52	0.559	67	98	0.819	1.054
Ⅶ	4	41	3.714	31	0.756	26	31	1.411	0.756
Ⅷ	1	10	2.303	10	1	5	5	—	0.5

Notes: a_x —Existing number to per age grade; l_x —Standardized number of survivors at 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; K_x —Disappearance rate; e_x —Life expectation of individual in x age grade.

表 3 4 个函数估算值
Table 3 Estimated values of four functions

龄级 Age grade	生存函数 S_x	积累死亡率函数 F_x	死亡率密度函数 f_x	危险率函数 λ_x
I	0.784	0.216	0.0362	0.0404
Ⅰ	0.567	0.433	0.0360	0.0535
Ⅱ	0.351	0.649	0.0345	0.0784
Ⅳ	0.144	0.856	0.0085	0.1394
V	0.093	0.907	0.0087	0.0717
Ⅵ	0.041	0.959	0.0052	0.1294
Ⅶ	0.010	0.990	0.0017	0.2026
Ⅷ	0.000	1.000	0.0000	0.3333

Notes: S_x —Survival function; F_x —Accumulation mortality function; f_x —Mortality density function; λ_x —Hazard rate functional.

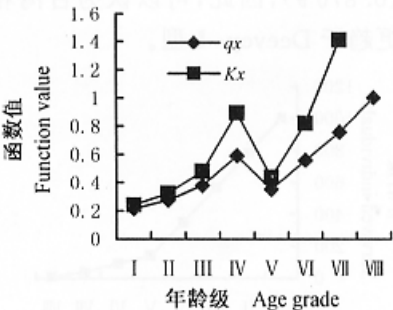


图 1 台湾相思种群死亡率和损失度曲线
Fig. 1 q_x and K_x value curve of *A. confusa* population

率呈单调递减,相应的积累死亡率呈单调增加,其下降或增加的幅度使前期高于后期,说明台湾相思种群幼树死亡率较高。生命期望的极大值与死亡密度的极小值相对应。4 个函数估计值说明台湾相思具有前期增长、后期稳定的特点,其相应的生存函数、积累死亡率函数和危险率函数曲线如图 2。

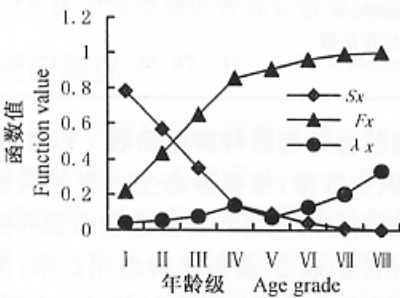


图 2 台湾相思种群生存函数(S_x)、积累死亡率函数(F_x)和危险率函数(A_x)曲线
Fig. 2 Survival rat(S_x), mortality density(F_x) and hazard rate(A_x) functional curval of *A. confusa* population

3.1.3 存活曲线绘制 存活曲线是借助于存活个体数量来描述特定年龄死亡率,它是通过把特定年龄组的个体数量相对作图而得到,其绘制方法有两种,一是以存活量的对数值 $lg l_x$ 为纵坐标,以年龄为横坐标作图;另一种方法是用存活数量对年龄作图,但年龄用平均寿命期望的百分离差来表示,本文以存活量为纵坐标,以年龄为横坐标作图(图 3)。Deevey 把存活曲线分成三种类型^[1],台湾相思的存活曲线表明前期存活数呈直线下降趋势,即前期死亡率较高,环境筛的选择强度大,第 V 龄级后趋于平缓。采用两种数学模型对 Deevey-Ⅱ型和 Deevey-Ⅲ型进行检验,经建立其相应模型得到:

$$N_x=291.59e^{-0.6317x}(r=0.9731);$$
$$N_x=235.16x^{-1.9822}(r=0.8769).$$

由于指数模型的 r 值(0.9731)大于幂函数模型的 r 值(0.8769),因此,可以认为台湾相思种群存活曲线更趋于 Deevey-Ⅱ型。

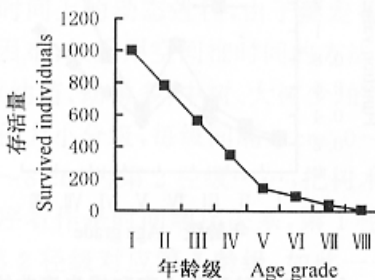


图 3 台湾相思种群存活曲线
Fig. 3 Survival curve of *A. confusa* population

3.2 台湾相思种群数量动态的谱分析

3.2.1 数据处理 因所用资料各径级个体数量相差大,在计算时进行了对数化,即以 $X_t=\ln(X_t+1)$ 代换公式中的 X_t 利用谱分析公式计算各种情况下各个波形的振幅 A_k 值($k=1,2,\cdots p;p=n/2$)^[8],结果见表 4。 A_1 为基波, $A_2\sim A_4$ 为各个谐波, A_k 值的大小反映了各周期作用大小的差别;每个谐波的周期分别是基本周期的 $1/2,1/3,\cdots,1/p$ 。

表 4 台湾相思种群的周期性波动
Table 4 Periodic fluctuation of *A. confusa* population

种群 Population	A_1	A_2	A_3	A_4
台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	0.2683	0.5312	0.4465	0.2583

3.2.2 台湾相思自然更新过程的谱分析 台湾相思种群更新的动态,是通过台湾相思不同龄级的株数分布波动表现的。在考察台湾相思种群周期波动性时,必须先求出所有的振幅 A_k 值,并按大小排列(表 4)。由表 4 可以看出有一个比较明显的周期 A_2 , A_2 反映出 $8\times 4/2=16$ cm 的周期。根据谱分析的结果可以看出,台湾相思天然更新是存在周期性的。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。

4 讨论

由台湾相思种群生命表分析表明,其种群死亡率高峰出现在Ⅳ、Ⅵ和Ⅶ龄级的年龄阶段,其形成原因与其生物学特性及环境因素有关,对于一个植物有机体,生活在一个复杂的群落中,它死亡的原因也是复杂的。植物体的生长不仅受所生长的生物环境的影响,而且还受到气候条件的影响,如遇到冻害、洪涝灾害、厄尔尼诺等天气异常现象,也会导致植株的死亡,也就是说,种群的死亡和生存率是种群内在的变化与极端环境条件相互作用的结果。因此,关于台湾相思死亡高峰的出现原因还有待于进一步探讨。生命过程分析表明,台湾相思种群存活曲线经统计检验趋于 Deevey-Ⅱ型。

引入生命表栏目中的几个函数很好地说明了种群的结构和动态变化。生存函数与分布函数、死亡密度函数及危险率函数之间是相互换算的,因此在实际中可按实际情况选择使用。生存函数曲线与生存曲线相比,是任意时间 t (龄级)的函数,曲线同实际情况较之生存曲线更直观、具体。危险率曲线、死亡率曲线和损失度曲线变化趋势相似,都是前期变化

幅度大,后期变化幅度小。同时,根据台湾相思种群特定的生存数据,可对生存函数(或其他相关函数)进行估计和检验。说明生存函数在台湾相思种群生命表分析中有着很好的实际应用价值。

台湾相思生长受多因子影响,谱分析结果揭示出台湾相思种群存在着明显的周期性,与天然更新过程周期性长短相呼应,这反映了台湾相思种群动态的周期波动特征,其结果关系尚待研究。本研究结果证明了台湾相思天然更新过程从个体数量到生长都是呈周期波浪式发展的,这是稳定植物群落中优势种群的特征。了解台湾相思生长和天然更新过程的周期性,对于森林的持续经营,促进林木生长都有一定的意义。

参考文献:

- [1] 孙儒泳,李博,诸葛阳,尚玉昌著. 普通生态学[M]. 北京:高等教育出版社,1997. 59—66.
- [2] 单国桢编著. 动物种群生态学[M]. 北京:科学出版社,1983.
- [3] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京:中国林业出版社,1992. 7—139.
- [4] 祝宁,臧润国. 刺五加种群生态学的研究 I. 刺五加的种群统计[J]. 应用生态学报,1994,5(2):237—240.
- [5] 冯士雍. 生存分析 I[J]. 数学的实践与认识,1982(3):72—80.
- [6] 冯士雍. 生存分析 II[J]. 数学的实践与认识,1982(4):64—74.
- [7] 冯士雍. 生存分析 III[J]. 数学的实践与认识,1983(1):70—76.
- [8] 吴承祯,洪伟,谢金寿. 长苞铁杉种群生命表[J]. 应用生态学报,2000,11(3):333—336.
- [9] 伍业刚,韩金轩. 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.
- [10] 吴明作,刘玉萃. 栓皮栎种群数量动态的谱分析与稳定性[J]. 生态学杂志,2000,19(4):23—26.
- [11] 毕晓丽,洪伟,吴承祯,闫淑君,蓝斌. 黄山松种群动态[J]. 林业科学,2002,38(1):61—67.
- [12] 闫淑君,洪伟,吴承祯,毕晓丽. 丝栗栲种群生命过程及谱分析[J]. 应用与环境生物学报,2002,8(4):351—355.
- [13] 封磊,洪伟,吴承祯,兰思仁. 珍稀濒危植物南方铁杉种群动态研究[J]. 武汉植物学研究,2003,21(5):401—405.