

濒危植物元宝山冷杉种群生命表分析

李先琨* 向悟生 唐润琴

广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)
中国科学院

摘要:应用相邻格子法对元宝山冷杉种群进行野外调查,编制种群的静态生命表;根据试验结果编制幼苗期动态生命表。结果表明:元宝山冷杉种群结构存在明显的周期性和波动,出现多个死亡高峰,个体胸径超过 18 cm 后,期望寿命陡降,存活曲线趋于 Deevey-III 型;一年生幼苗死亡率高达 48%。

关键词:元宝山冷杉;种群生命表;濒危植物

中图分类号:Q948.121

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2002)01-0009-06

Analysis of the Life Table of Endangered Population *Abies yuanbaoshanensis*

LI Xian-kun^{*} XIANG Wu-sheng TANG Run-qin

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: *Abies yuanbaoshanensis* is an endangered species endemic to Guangxi in a limited area with less than 900 individuals, and is listed in the Plant Red Data Book of China. Field data were obtained from five 20 m × 30 m plots in Yuanbaoshan Nature Reserve by using tally with contiguous grid quadrat method for time-specific life table, and data from cultured seedlings in nursery for dynamic life table. An obvious periodic fluctuation in size structure of the population was shown. Expecting life of individuals larger than 18 cm DBH lowered obviously. The survival curve of the population appeared to be a type of Deevey-III. The mortality of one-year-old seedlings reached 48%.

Key words: *Abies yuanbaoshanensis*; Population life table; Endangered species

种群统计的核心是建立反映种群全部生活史的各年龄组或生活态级出生率、死亡率,甚至包括迁移率在内的信息综合表,即生命表^[1-3]。周纪伦等认为生命表的结构分析是解释种群数量变化的前提和首要工作^[4],生命表是记录任一龄级种群生存到下一龄级的数目比例的一览表,是统计种群死亡过程的有效方式,能直观地表明种群各年龄或年龄段的实际生存个体数、死亡数及其预测种群的生命趋势,反映种群从出生到死亡的动态关系,描述种群个体的生死过程,综合判断种群的数量变化。生命表始于人口寿命统计,1963年 Miller 最先应用于植物种群的研究^[5]。常用的生命表主要有两类:特定年龄生命表和特定时间生命表。特定年龄生命表又称动态生命表,是以同生群为对象,根据其不同年龄阶段中的生死动态和命运,建立动态生命表的难度较大,尤其是寿命长达百年或千年的木本植物种群甚至是不可能的,因而多用于短命植物种群的统计。特定时间生命表也称静态生命表,是根据某个种群在特定时间断面上的年龄结构而建立的生命表,它提供了一个种

收稿日期:2001-07-24 接受日期:2001-11-22

基金项目:国家自然科学基金(39960018),广西自然科学基金(桂科自 9811013,桂科配 0007008)。

* 通讯联系人 Corresponding author

群出生率和死亡率的一般概念,尤其是当动态生命表不能产生时,更具有特殊的意义,因此,静态生命表都用于长命的木本植物种群的统计研究。另外,还有动态混合生命表和图解生命表等类型^[4-6]。我国 80 年代后期在植物种群生命表的编制与研究方面做了大量工作,但对濒危植物种群生命表的研究相对较少^[2,3,7-10]。

元宝山冷杉(*Abies yuanbushanensis*)是 70 年代发现的新种,为世界上仅产于广西融水县中部元宝山的孑遗、濒危植物,是研究我国第四纪冰川时期植物区系和气候变迁的“活化石”,被收录在《中国植物红皮书》(第一卷)中,为一级保护的濒危植物,并作为全球重点保护的针叶树列入 1998 年 IUCN 拟订的“针叶树行动计划”中^[11-13]。

由于元宝山冷杉分布范围窄、数量少,种群数量不足 900 株,成年个体仅百余株,加之自然更新能力差,结实周期长、结实量极少,种群处于极度濒危状态。对于元宝山冷杉种群,除国内只有少数科研人员作过初步的调查^[14],通过对元宝山冷杉种群的特定时间生命表进行分析,并结合试验结果编制种群幼苗期动态生命表,研究其种群动态和苗期适合度,对保存物种多样性具有重要的现实意义。

1 分布地自然概况及群落特征

元宝山冷杉分布区位于广西融水县中部的元宝山自然保护区(国家森林公园),地处 25°22′-25°32′N, 109°07′-109°13′E 之间,是广西起源最古老的山体,为大苗山脉的主峰之一,呈南北走向,属中山地貌,一般海拔 1 000-1 500 m,主峰蓝坪峰海拔为 2 081 m,最低处海拔为 285 m。元宝山属中亚热带,山地气候特征明显,据元宝山气象站资料,年平均气温 16.4℃,1 月平均气温 4-8℃,极端最低气温-8℃,7 月平均气温 24-27℃,极端最高气温 32℃,≥10℃的年活动积温 5 300℃;年降水量达 2 379 mm,是广西降水量最多的地区之一^[15]。林内湿度达 90%以上。土壤主要为花岗岩发育而成的山地红壤、山地黄壤和山地黄棕壤。

元宝山冷杉分布在海拔 1 700-2 050 m 范围的中山针阔混交林内,乔木层优势种为元宝山冷杉、南方铁杉(*Tsuga chinensis* var. *tehkiangensis*)、南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)、青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、木莲(*Manglietia fordiana*)、红岩杜鹃(*Rhododendron haofui*)、红皮木姜(*Listea pedunculata*)、尾叶山茶(*Camellia caudata*)、杜鹃一种(*Rhododendron* sp.)。灌木层以箭竹(*Sinarundinaria nitida*)为主,草本以短药沿阶草(*Ophiopogon boeckianus*)、苔草(*Carex* sp.)等种类为主。群落总盖度 95%以上,乔木层郁闭度 0.85 以上,灌木层盖度 40%-60%,草本层盖度 60%-90%。林内潮湿、苔藓相当发达、附生现象突出、枯立木、枯倒树较多,地被物丰富。土壤为花岗岩发育的棕黄壤,覆盖度较小,岩石出露较多,土层浅(30-50 cm),质地疏松。

2 调查和研究方法

全面勘查元宝山冷杉分布状况,掌握其群落特征,选取有代表性的地段建立样地,分别设置 20 m × 30 m 的样方 5 块。用相邻格子法进行每木调查,以 5 m × 5 m 为基本格子单元,记录树高 $H \geq 3$ m 的全部乔木树种的胸径、树高、枝下高、冠幅等,灌木(包括乔木植物的幼苗幼树)和草本也同时进行详细调查。

为保护每一个个体,采用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,许多学者提出了不同的标准^[6,16,17],根据元宝山冷杉生活史特点,依据有关文献的方法^[6,16,18],将

种群划分为 9 个胸径级(x), 编制元宝山冷杉种群的静态生命表, 进行种群分析。

结合种群的野外调查, 选定结果株, 在球果已成熟、种鳞脱落前采集球果带回桂林广西植物研究所内进行试验, 待球果风干至种鳞分离、种子自行脱出时, 选取纯净种子于 25℃ 恒温的培养箱中培养, 发芽后移至事先混合好火烧土和沙在灭菌处理过的盆中培育, 并保证湿度和荫蔽。出苗结束后, 记录苗木数量, 切实注意苗圃的管理, 此后, 定期进行观测记录。利用幼苗成苗后一年的观测数据(2000 年 3 月-2001 年 5 月), 编制苗期动态生命表, 进行苗期适合度评价。

3 结果和讨论

3.1 种群的特定时间生命表

从 1992-2000 年, 通过数次调查表明, 元宝山冷杉种群数量不大, 种群个体的总和不足 900 株, 其中成年个体约百余株。在集中分布区设置的 3 000 m² 样方内, 有元宝山冷杉个体 194 株, 占种群个体总数的 20% 左右。从种群结构来看, 幼苗阶段的数量(106 株) 明显高于后几个阶段, DBH ≥ 20 cm 的个体有 31 株, 其中 45 cm 以上有 3 株。

由表 1 可知元宝山冷杉种群结构存在波动性。幼年阶段个体较丰富, 成年阶段数量稳定, 表明其幼年阶段的个体向成年阶段的发育是不连续的。幼苗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, 得以发育成幼树($D \approx 3.0$ cm)。幼树生长过程中, 在 DBH 为 3-9 cm 这个阶段, 再次经受环境筛的强度过滤和筛选, 以致中龄径级(DBH=9-18 cm) 数量较少或缺失, 使计算死亡率和存活率时出现间隔, 而少量的个体穿越环境筛得以进入营养生长和生殖生长阶段, 并完成全部生活史。由图 1a 可以看出, 种群的存活曲线图上出现一些扰动, 峰期可能是林窗的出现, 植株受筛选的强度减小, 进入主林层的数量增多, 而谷期则可能是因为林分密度增大, 主林层负荷过重, 此时能进入其间的植株减少。综合而言, 种群的存活曲线仍表现为 Deevey-III 型。

表 1 元宝山冷杉种群特定时间生命表(1999)
Table 1 Time-specific life table of *Abies yuanbaoshanensis* population (1999)

序号 No.	胸径区间 (cm) Diameter interval (X-X')	区间长度 (cm) Interval scale	各区间存 活数(Xx)	存活数标 准化(Lx)	LogLx	各区间死亡数 标准化 (Dx)	死亡率 (Qx)	期望寿 命(Ex)
1	H: 0-100		141	1000	3.000	908	0.908	0.865
2	H>100, D<3.0		13	92	1.964	64	0.696	3.462
3	3-9	6.0	4	28	1.447	14	0.500	9.232
4	9-18	6.0	2	14	1.146	/	/	16.964
5	18-24	6.0	14	99	1.996	49	0.500	1.828
6	24-30	6.0	7	50	1.699	7	0.140	2.130
7	30-36	6.0	6	43	1.633	15	0.349	1.395
8	36-45	9.0	4	28	1.447	7	0.250	0.875
9	>45	20.0	3	21	1.322			

Xx: Survival individual at interval; Lx: Standard survival individuals; Dx: Standard mortality individuals at interval;
Qx: Mortality rate; Ex: Expecting life

由图 1b 可知, 死亡率曲线几度出现明显的峰值, 表明种群在第 1、2、5 级有较高的死亡率, 说明元宝山冷杉种群发育初期, 个体数目尚丰富, 由于种内种间的竞争和群落环境条件的作用, 种群在幼苗幼树阶段、从幼树进入小树阶段、从乔木层第 3 亚层→第 2 亚层和从第 2 亚层→第 1 亚层转化的过程中, 都伴随着个体数目的急剧减少。在种群进入第 1 亚层后, 所剩个体数目较少, 个体

数的减少带来较高的死亡率。这可能是因为种群的更新与林窗有一定关系,由样方资料可知其幼树、小树一般都出现在林窗附近。由于元宝山冷杉群落环境的影响,林内的幼树向小树生长转化过程中对光资源的需求相对不足,而林窗空间能提供相对充足的光资源有利于其个体的生长发育和种群的更新。平均期望寿命(E_x)反映的是胸径级(x)的平均生存能力,元宝山冷杉种群的 E_x 值在个体胸径为 9–18 cm 时达到最大,表明此阶段种群的生存质量较高,是元宝山冷杉生理活动的旺盛期。 E_x 值在个体胸径大于 18 cm 后陡降,仅相当于上一级的 10%左右,显示了种群的生理衰退。

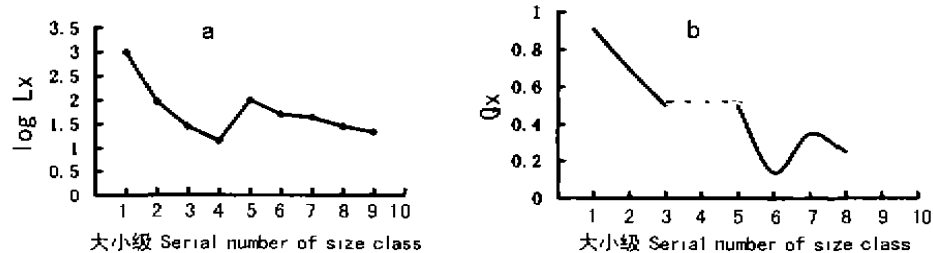


图 1 元宝山冷杉种群存活(a)及死亡率(b)曲线

Fig. 1 Survival (a), mortality curves (b) of *Abies yuanbaoshanensis* population

元宝山冷杉种群是天然林,而且是由“空间推时间”,故调查所得数据并不完全满足编表的 3 个假设。因此,生命表的编制中会出现死亡率为负值的情况,对于这种情况,S. D. Wretten 等认为“生命表分析中产生一些负的 D_x 值,这与数学假设技术不符,但仍能提供有用的生态学记录,即表明种群并非静止不动,而是在迅速的发展或衰落之中”^[11]。

元宝山冷杉是高度濒危的类群,种群数量较少,对于这类植物的研究,调查抽样的强度要达到什么程度,从我们设置的样地来看,包括了 20%左右的种群个体,研究结果能如实反映元宝山冷杉种群的现状及其发展趋势。

3.2 幼苗存活动态

种子和幼苗期被认为是植物生活史周期中最脆弱的阶段,关系到种群的生存与发展^[19,20],研究幼苗的存活动态将有助于阐明种群繁殖适应性。

种子在培养箱内大约经过 10 d 即开始发芽,发芽率为 18.9%,发芽的种子置入苗床后 5–7 d 成苗,期间仍有部分种子霉烂而无法成苗。播种饱满的 1 300 粒种子,有 206 粒种子发芽,置入苗床后共获得幼苗 150 株用于观测试验,从 2000 年 5 月 12 日–2001 年 5 月 11 日的一个生长季里,死亡率为 48%,幼苗存活率为 52%。幼苗的危险死亡期(死亡率最高时期)发生在成苗后的 47–82 d,这个时期苗木死亡数达到 38 株,占全部死亡数 72 株的一半以上,平均每天死亡率 0.0029–0.014,说明幼苗死亡事件集中发生在幼苗早期(表 2,图 2)。幼苗死亡的原因可能是因为苗木抗逆性弱,环境条件对于幼苗的胁迫作用较强,而且该季节恰逢高温高湿,苗木易受病菌侵害。在野外调查也发现幼苗死亡率高的情况。

植物适合度可区分为生殖适合度和生存适合度^[9],种子和幼苗的存活能力属生存适合度分量,从播种到出苗这一阶段,适合度指标是出苗率,从出苗到一个生长季后,适合度指标是苗木存活率^[10]。元宝山冷杉结实量少、种子的饱满率低(约 40%),种子发芽出苗率也极低,仅为 18.9%^[14],而幼苗存活率又只有 52%,这些数字表明,结实产量本来就 very 低的元宝山冷杉的种子只有不到 5%能够存活到

一个生长季之后, 种子和幼苗的生存适合度低是元宝山冷杉种群濒危的主要原因之一。

表 2 元宝山冷杉幼苗期动态生命表

Table 2 Seedling dynamic life table of *Abies yuanbaoshanensis*

日期 Date (03/2000-05/2001)	时间间隔 Time interval	间隔期 (Tx) Days of interval	存活数 (Nx) Survival individuals	存活比率 (Lx) Survival rate	间隔期死亡数 (dx) Mortality individuals at interval	平均每天死亡率(qx) Mean mortality rate per day
3.27-5.12	0-47	47	150	1.0000		
5.12-5.19	47-54	7	146	0.9733	4	0.0038
5.19-5.26	54-61	7	143	0.9533	3	0.0029
5.26-6.2	61-68	7	129	0.8600	14	0.0140
6.2-6.9	68-75	7	122	0.8133	7	0.0078
6.9-6.16	75-82	7	112	0.7467	10	0.0117
6.16-6.23	82-89	7	112	0.7467	0	0
6.23-6.30	89-96	7	112	0.7467	0	0
6.30-7.7	96-103	7	106	0.7067	6	0.0077
7.7-7.14	103-110	7	103	0.6867	3	0.0040
7.14-7.21	110-117	7	103	0.6867	0	0
7.21-7.28	117-124	7	102	0.6800	1	0.0014
7.28-8.4	124-131	7	102	0.6800	0	0
8.4-8.11	131-138	7	102	0.6800	0	0
8.11-8.18	138-145	7	100	0.6667	2	0.0028
8.18-8.25	145-152	7	100	0.6667	0	0
8.25-9.1	152-159	7	99	0.6600	1	0.0014
9.1-9.8	159-166	7	98	0.6533	1	0.0014
9.8-9.15	166-173	7	96	0.6400	2	0.0029
9.15-9.22	173-180	7	96	0.6400	0	0
9.22-9.29	180-187	7	96	0.6400	0	0
9.29-10.6	187-194	7	96	0.6400	0	0
10.6-10.13	194-201	7	96	0.6400	0	0
10.13-10.20	201-208	7	95	0.6333	1	0.0015
10.20-10.27	208-215	7	94	0.6267	1	0.0015
10.27-11.3	215-222	7	94	0.6267	0	0
11.3-11.10	222-229	7	94	0.6267	0	0
11.10-11.17	229-236	7	94	0.6267	0	0
11.17-11.24	236-243	7	89	0.5933	5	0.0076
11.24-12.1	243-250	7	89	0.5933	0	0
12.1-12.8	250-257	7	83	0.5533	6	0.0096
12.8-12.15	257-264	7	82	0.5467	1	0.0017
12.15-12.22	264-271	7	82	0.5467	0	0
12.22-12.29	271-278	7	82	0.5467	0	0
12.29-1.5	278-285	7	82	0.5467	0	0
1.5-1.12	285-292	7	82	0.5467	0	0
1.12-1.19	292-299	7	82	0.5467	0	0
1.19-1.26	299-306	7	82	0.5467	0	0
1.26-2.2	306-313	7	82	0.5467	0	0
2.2-2.9	313-320	7	82	0.5467	0	0
2.9-2.16	320-327	7	82	0.5467	0	0
2.16-2.23	327-334	7	81	0.5400	1	0.0017
2.23-3.2	334-341	7	81	0.5400	0	0
3.2-3.9	341-348	7	81	0.5400	0	0
3.9-3.16	348-355	7	81	0.5400	0	0
3.16-3.23	355-362	7	81	0.5400	0	0
3.23-3.30	362-369	7	81	0.5400	0	0
3.30-4.6	369-376	7	81	0.5400	0	0
4.6-4.13	376-383	7	81	0.5400	0	0
4.13-4.20	383-390	7	81	0.5400	0	0
4.20-4.27	390-397	7	81	0.5400	0	0
4.27-5.4	397-404	7	78	0.5200	3	0.0053
5.4-5.11	404-411	7	78	0.5200	0	0
5.11-5.18	411-418	7	78	0.5200	0	0

4 结论

元宝山冷杉种群幼年阶段个体较丰富,幼苗通过环境筛的作用,以高死亡率为代价发育成幼树,幼树生长过程中,再次经受环境筛的强度过滤和筛选,使得中龄径级数量较少或缺失,少量的个体穿越环境筛得以进入营养生长和生殖生长阶段,并完成全部生活史。种群的存活曲线图上出现一些扰动,可能是因为种群的更新与林窗有关,种群的存活曲线表现为 Deevey-III 型。元宝山冷杉种群的期望寿命在个体胸径为 6-18 cm 时达到最大,在个体胸径大于 18 cm 后陡降,仅相当于上一级的 30% 左右,显示种群的生理衰退。

结实产量本来就 very 低的元宝山冷杉的实生苗只有不到 5% 能够存活到一个生长季之后,幼苗的死亡主要发生在幼苗早期。种子和幼苗的生存适合度低是元宝山冷杉种群濒危的主要原因之一。

致谢: 本所苏宗明、宁世江、欧祖兰、李瑞棠等同志共同参加了艰苦的野外调查工作,元宝山自然保护区管理所石明贵副所长协助调查,谨致以衷心的感谢!

参考文献:

- [1] Harcombe P A. Tree life tables [J]. *Biosci*, 1987, 37: 557-567.
- [2] 谢宗强, 陈伟烈, 路鹏, 等. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构 [J]. *生态学报*, 1999, 19(4): 523-528.
- [3] 张文辉, 祖元刚. 濒危植物裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照 [J]. *植物生态学报*, 1999, 23(1): 76-86.
- [4] 周纪伦, 郑师章, 杨特. 植物种群生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1992.
- [5] Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology [M]. London: Longman Press, 1982, 75-155.
- [6] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学 [M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995.
- [7] 董鸣. 元宝山马尾松种群年龄结构动态初步研究 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, 11(1): 50-58.
- [8] 胡玉佳, 王寿松. 海南岛热带雨林优势种—青梅种群增长的矩阵模型 [J]. *生态学报*, 1988, 8(2): 104-110.
- [9] 江洪. 云杉种群生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [10] 方炎明, 曹航南, 尤录祥. 鹅掌楸苗期动态生命表 [J]. *应用生态学报*, 1999, 10(1): 7-10.
- [11] 傅立国. 中国植物红皮书(第一册) [M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [12] 于永福. 中国野生植物保护工作的里程碑—《国家重点保护野生植物名录(第一批)》 [J]. *植物杂志*, 1999, (5): 3-11.
- [13] 向巧萍. 中国的几种珍稀濒危冷杉属植物及其地理分布成因的探讨 [J]. *广西植物*, 2001, 21(2): 113-117.
- [14] 唐润琴, 李先焜, 欧祖兰, 等. 濒危植物元宝山冷杉结实特性与种子繁殖力初探 [J]. *植物研究*, 2001, 21(3): 210-215.
- [15] 李先焜, 黄玉清, 苏宗明. 元宝山南方红豆杉种群分布格局及动态 [J]. *应用生态学报*, 2000, 11(2): 169-172.
- [16] 赵学农, 刘伦辉, 高圣义, 等. 版纳青梅种群结构动态与分布格局 [J]. *植物学报*, 1993, 35(7): 552-560.
- [17] Brodie C, Howle G, Fortin M J. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Québec reconstructed from spatial analyses [J]. *J Ecol*, 1995, 83: 309-320.
- [18] 史密士 R L. 李建东, 张国全, 季莹, 等译. 生态学原理和野外生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1988.
- [19] Harper J L. Population Biology of Plants [M]. London: Academic Press, 1977.
- [20] Alexander H M, Wulff R D. Experimental ecological genetics in *Plantago* [J]. *J Ecol*, 1985, 73: 271-282.

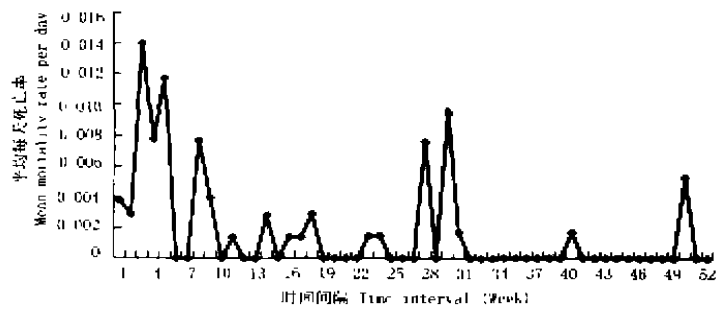


图 2 元宝山冷杉幼苗死亡率曲线

Fig. 2 Mortality rate curve of *Abies yuanbushanensis* seedlings