



安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究

田胜尼, 陈鑫, 李仁远, 龚园园, 奚晓宇, 任宇晴

引用本文:

田胜尼, 陈鑫, 李仁远, 等. 安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(4): 385–393.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4177>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

珍稀濒危植物紫纹兜兰的种群结构和数量动态

Population Structure and Quantitative Dynamics of Rare and Endangered Plant *Paphiopedilum purpuratum*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 375–384 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4180>

尧山国家级自然保护区种子植物区系研究

Floristic Studies of Seed Plants in Yaoshan National Nature Reserve

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 217–226 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4097>

极小种群博罗红豆的群落物种组成和空间分布格局

Species Composition and Spatial Distribution Pattern of *Ormosia boluoensis* with Extremely Small Population

热带亚热带植物学报. 2020, 28(3): 301–309 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4151>

二色仙人掌, 中国仙人掌科一新归化种

Opuntia cespitosa Rafinesque, A New Naturalized Species of Cactaceae from China

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 192–196 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4140>

植物营养体胎生研究进展

Research Progress of Vegetative Vivipary in Plants

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 209–216 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4124>

安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究

田胜尼¹, 陈鑫¹, 李仁远², 龚园园¹, 奚晓宇¹, 任宇晴¹

(1. 安徽农业大学生命科学学院, 合肥 230036; 2. 宁国市林业局, 安徽 宣城 242300)

摘要: 为探讨华东黄杉(*Pseudotsuga gaussenii*)种群的年龄结构和动态变化, 以径级结构取代龄级结构, 运用匀滑技术建立静态生命表, 引入4个生存函数对安徽宁国华东黄杉种群数量的动态变化特征进行分析。结果表明, 华东黄杉种群为衰退型, 幼龄期的华东黄杉株数较少, 仅占总株数3.78%; 中龄期的植株数量较多, 占80.04%。华东黄杉种群的生命期望值随龄级增加而逐渐降低, 种群的存活曲线属于Deevey-II型。群落中种子萌发率低, 林下幼苗少, 这与群落郁闭度高、林下光强不足、个体竞争能力差有关。华东黄杉幼龄个体不足, 中高龄级植株无法及时补充, 人为干扰严重, 致使华东黄杉种群结构不稳定。因此, 建议建立保护小区来保护华东黄杉种群。

关键词: 华东黄杉; 静态生命表; 存活曲线; 种群动态; 龄级结构

doi: 10.11926/jtsb.4177

Studies on Population Dynamics of An Endangered Plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province

TIAN Sheng-ni¹, CHEN Xin¹, LI Ren-yuan², GONG Yuan-yuan¹, XI Xiao-yu¹, REN Yu-qing¹

(1. College of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Forestry Bureau of Ningguo, Xuancheng 242300, Anhui, China)

Abstract: In order to understand the age structure and dynamic changes of *Pseudotsuga gaussenii* population, four survival functions were used to discuss the dynamic changes of *P. gaussenii* population in Ningguo, Anhui province by replacing age classes with size classes and establishing static life table with smoothing technique. The results showed that *P. gaussenii* in Ningguo was declining population. The number of individuals at juvenile stage was very small, accounting for 3.78% with low survival, while the number of individuals at middle-age stage was high, accounting for 80.04%. The life expectancy of *P. gaussenii* decreased with the increment of age. The survival curve of *P. gaussenii* population belonged to Deevey-II type. The seed germination rate was low and there were few seedlings, which were related to the high canopy density, the insufficient light intensity and the poor individual competitiveness in the community. The young individuals were insufficient, individuals at middle- and high-age could not be supplemented in time, and human disturbance was too serious, which caused to unstable population structure of *P. gaussenii*. Therefore, it was recommended that small reserve would be established to protect *P. gaussenii* population.

Key words: *Pseudotsuga gaussenii*; Static life table; Survival curve; Population dynamic; Age class structure

种群是构成植物群落的基本单位, 其中种群数量动态变化是种群的重要特征, 且种群动态是研究珍稀濒危植物种群生态学的核心问题^[1], 研究种群

年龄结构与动态有利于阐明种群的稳定性与演替的规律。生命表和存活曲线是研究种群动态变化的重要工具, 通过建立和分析生命表, 不仅可以观察

收稿日期: 2019-11-28 接受日期: 2020-02-06

基金项目: 安徽省教育厅自然科学基金重点项目(kj2017A149); 国家级大学生创新项目(201810364034)资助

This work was supported by the Key Project for Natural Science of Department of Education in Anhui Province (Grant No. kj2017A149), and the Student Innovation Project for National University (Grant No. 201810364034).

作者简介: 田胜尼(1971~), 男, 研究方向为植物生态学。E-mail: tiansn@ahau.edu.cn

种群数量的一系列变化特征,还能进一步明确种群变化的规律与机制^[2-3]。生存分析的 4 个函数辅助种群生命表的分析,可以更好地阐明种群的生存变化规律^[4]。因此,对植物种群进行生命表的编制和生存分析,有利于阐述种群数量变化的深远意义。

华东黄杉(*Pseudotsuga gaussenii*)为松科(Pinaceae)黄杉属植物,分布区域狭小,主要分布于中国华东地区亚热带高海拔区域,被列为国家 II 级保护濒危植物。华东黄杉木材具有硬度适中、不翘不裂、耐用等特点,是为上等的珍贵木材^[5]。但由于生境恶化,砍伐严重,以及自身可育度极低等原因,导致其成为濒危物种。因此,研究华东黄杉种群的数量变化特征并揭示其变化规律,对于研究华东黄杉的濒危机制和保护利用具有十分重要的意义。

目前,针对华东黄杉的研究主要集中于种群遗传多样性^[6]和华东黄杉大痣小峰生物学特性^[7],有关华东黄杉种群与群落方面的研究仅见于对江西三清山华东黄杉群落结构与物种多样性的报道^[8],对于种群数量动态变化研究还未见报道。对植物种群数量动态的研究,不仅有利于揭示种群的发展现状和发展趋势,还有利于体现植物与环境相互作用的结果^[9]。

安徽皖南山区是华东黄杉重要分布区之一。根据野外实地调查,在黄山风景区、清凉峰自然保护区、石台牯牛降和休宁六股尖等地有华东黄杉的零星植株分布。据安徽省第二次重点野生植物野外调查,绩溪清凉峰十八龙潭、歙县清凉峰老拐队、休宁六股尖,华东黄杉植物数量均出现的大幅度下降。目前,在宣城市宁国甲路镇境内残存有一片华东黄杉群落,也是安徽境内面积最大、个体数量最多的华东黄杉居群。该华东黄杉群落的存在,对研究华东黄杉濒危机制具有重要意义。基于此,本文对安徽省宁国华东黄杉天然林为研究对象,以胸径结构代替年龄结构的方法,采用种群生命表和生存分析,了解华东黄杉种群的现存状况和探讨未来变化趋势,为华东黄杉种群的恢复、保护管理与濒危机制等提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

研究地在安徽省宁国市甲路镇庄村境内,主

要包括小坞浪、大坞浪、横路岭、毛竹园棵、榧树坟和高坑浪等区域,地处东经 118°57'29",北纬 30°22'54"附近,海拔 540~760 m。该地区气候属于亚热带季风亚湿润气候区,气候温和、光照充足、雨量充沛、四季分明,年均温 14.4℃~16.6℃,年均降水量为 1 426 mm,全年无霜期 226 d。根据实地调查,华东黄杉主要分布在海拔 650~750 m 的区域,植被类型可分为 2 类,一类为毛竹林,毛竹林主要以毛竹(*Phyllostachys heterocyclus*)为主,华东黄杉自然混交其中,长势受毛竹的影响较大。另一类为针阔叶混交林,乔木树种主要有马尾松(*Pinus massoniana*)、华东野核桃(*Juglans cathayensis* var. *formosana*)、香榧(*Torreya grandis*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、朵花椒(*Zanthoxylum molle*)、豹皮樟(*Litsea coreana*)、小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、马银花(*Rhododendron ovatum*)、石栎(*Lithocarpus glaber*)、山鸡椒(*Litsea cubeba*)、锥栗(*Castanea henryi*)、天竺桂(*Cinnamomum pedunculatum*)、山樱花(*Cerasus serrulata*)、野漆树(*Toxicodendron succedaneum*)、乌饭树(*Vaccinium bracteatum*)和木荷(*Schima superba*)等;灌木优势种有杜鹃(*Rhododendron simsii*)、茶树(*Camellia sinensis*)、红瑞木(*Swida alba*)、棣棠(*Kerria japonica*)、大叶冬青(*Ilex latifolia*)、硃砂根(*Ardisia crenata*)和格药柃(*Eurya muricata*)等;林下草本植物极少,只在林隙间有少量草本植物,主要有紫花堇菜(*Viola grypoceras*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)、太平莓(*Rubus pacificus*)、双蝴蝶(*Tripterospermum chinense*)、蓬蘽(*Rubus hirsutus*)、兔儿伞(*Syneilesis aconitifolia*)、淫羊藿(*Epimedium brevicornu*)、黄精(*Polygonatum sibiricum*)等物种。

1.2 调查方法

在安徽省宁国市甲路镇庄村境内,经充分踏查后,选择具有代表性的华东黄杉分布区域作为调查样地,设置 20 m×20 m 的大样地 10 个,共计 4 000 m²。对样方内的所有胸径≥2.5 cm 乔木进行每木调查法,记录坡向、海拔、树高、冠幅、胸径,并对其中的华东黄杉进行挂牌标记,统计株数。在每个大样方设置 5 个 5 m×5 m 与 5 个 1 m×1 m 小样方,在小样方中统计和记录灌木与草本种类,并记录海拔、坡度、坡向、郁闭度和群落类型等基本信息(表 1)。

表 1 华东黄杉群落的样地概况

Table 1 Status of 10 plots of *Pseudotsuga gaussenii* population

样地 Plot No.	海拔 (m) Altitude	坡度 (°) Slope	坡向 Aspect	岩石裸露率 /% Rock coverage	郁闭度 /% Canopy density	优势种 Dominant species
1	690	30	SW	10	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>
2	735	30	SW	10	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>
3	740	40	S	15	90	华东黄杉, 马尾松, 石栎 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Pinus massoniana</i> , <i>Lithocarpus glaber</i>
4	750	35	SW	10	90	华东黄杉, 木荷 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Schima superba</i>
5	680	25	SW	25	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>
6	730	35	SW	15	90	华东黄杉, 马尾松 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Pinus massoniana</i>
7	700	30	SW	20	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>
8	740	30	SW	15	95	华东黄杉, 石栎, 小叶青冈 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Lithocarpus glaber</i> , <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>
9	750	35	SW	15	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>
10	755	40	SW	10	95	华东黄杉, 毛竹 <i>Pseudotsuga gaussenii</i> , <i>Phyllostachys heterocyclus</i>

1.3 龄级结构分析

华东黄杉材质硬度大, 通过钻取木芯获得龄级的方法不可取, 而通过砍伐来获得华东黄杉个体的年龄数据对其破坏性太大。因此, 本文采用立木级结构取代龄级结构, 是一种空间代替时间的方法^[10-12]。许多学者对种群大小结构立木级的划分, 提出了不同的标准^[13-14]。本文根据华东黄杉生活史特点并参考相关文献, 划分为 8 个径级, 相邻径级间隔 5 cm。在样地调查到的华东黄杉个体胸径最小为 6.8 cm, 胸径最大为 47.3 cm, 胸径的分级为: 5~10 cm 为第 1 径级; 10~15 cm 为第 2 径级, 以此类推, 40~45 cm 为第 8 径级, 分别用 I~VIII 龄级表示, 种群动态的分析以这 8 个龄级为基础。

1.4 种群动态分析

采用陈晓德的种群动态量化方法^[15], 并根据 Leak^[16]的理论划分华东黄杉种群结构类型。根据下式计算: $S_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%$, $V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n}$ $\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \times V_n)$, 式中, V_n 表示从当前龄级到下一龄级, 即龄级间的华东黄杉株数的变化, V_{pi} 表示种群数量的动态指数。 S_n 表示当前龄级的立木株数; S_{n+1} 表示下一龄级的立木株数。

当考虑到未来外部因素对华东黄杉种群的干扰时, 受干扰的种群数量动态指数为 $V'_{pi} = \sum_{n=1} (S_n \times S_n) / [K \times \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_K) \times \sum_{n=1} S_n]$, 式中, K 代表龄级总数。 V'_{pi} 为正值, 说明华东黄杉种群呈增长的

趋势, 负值说明种群呈衰退的趋势, 如果为 0 说明将保持稳定的状态。

1.5 静态生命表编制

根据不同龄级的个体数, 编制华东黄杉种群的静态生命表。 a_x 表示在 x 龄级内现有个体数; l_x 是在 x 龄级开始时的标准化存活个体数(一般转化为 1 000); d_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间的标准化死亡数; q_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间的死亡率; L_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间存活的个体数; T_x 是 $\geq x$ 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 为种群消失率(损失度)。具体计算公式如下: $l_x = a_x / a_0 \times 1000$; $d_x = l_x - l_{x+1}$; $q_x = d_x / l_x$; $L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$; $T_x = \int_x^\infty L_x$; $e_x = T_x / l_x$ 。

根据野外调查结果, 如果直接用实测的华东黄杉各龄级株数绘制静态生命表, 则会出现死亡率为负值的情况, 这与科学的数学假设期望不符。参考江洪^[17]的方法, 采用匀滑技术对数据 a_x 进行处理, 华东黄杉种群的静态生命表则根据匀滑处理之后的数据 a_x^* 绘制(表 2)

根据静态生命表数据绘制存活曲线、死亡曲线、死亡率曲线和消失率曲线, 并依据 Hett 等提出的 2 种数学模型^[18], 即 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和 $N_x = N_0 x^b$, 分别描述 Deevey-II 型和 Deevey-III 型存活曲线。

1.6 生存分析

为了更好地阐述华东黄杉生存规律, 分析种群结构形式, 引入生存分析中的 4 个函数, 分别为生存函数 $S(t)$ 、积累死亡率函数 $F(t)$ 、死亡密度函数

$f(t)$ 、危险率函数 $\lambda(t)$ ，具体计算公式如下： $S_i = P_1 P_2 \dots P_i$ ； $F_i = 1 - S_i$ ； $f(t_i) = (S_{i-1} - S_i) / h_i = S_{i-1} q_i / h_i$ ； $\lambda(t_i) = 2q_i / h_i (1 + P_i)$ ，式中， P_i 为存活频率， q_i 为死亡频率， h_i 为区间长度。

2 结果和分析

2.1 种群的龄级结构

根据安徽省宁国市甲路实地调查的华东黄杉径级数据，得到华东黄杉种群的龄级结构(图 1)。华东黄杉种群共有 476 株，平均胸径为 21.7 cm。第 I 龄级的华东黄杉有 18 株，占样地总株数的 3.78%，幼龄期的株数较少，幼苗、幼树缺乏一定量的储备，这可能与华东黄杉群落郁闭度强和种子萌发率低等因素有关。实地调查时，群落内极少见到华东黄杉幼苗(胸径 ≤ 2.5 cm)，仅在群落的外缘或在深山的小路两旁，阳光可照射处偶见有华东黄杉幼苗。第 II~V 龄级的株数最多，有 381 株，占样地总株数的 80.04%。第 VI~VIII 龄级的株数急剧下降，仅有 77 株，占样地总株数的 16.18%，说明中老年华东黄杉受到环境因素影响和人为干扰较大，导致华东黄杉大量死亡。由此可知，华东黄杉在各龄级均有分布，但各龄级数量存在差异，中间龄级的株数较多，幼龄和老龄株数较少，特别是幼龄个体数量极少。种群整体结构呈现为纺锤形，表现出华东黄杉种群为衰退型，这与群落中的毛竹、马尾松、石砾等高大乔木挤占其营养空间有关。毛竹、马尾松、石砾等物种冠幅较大，致使华东黄杉树冠得不到充足的阳光，

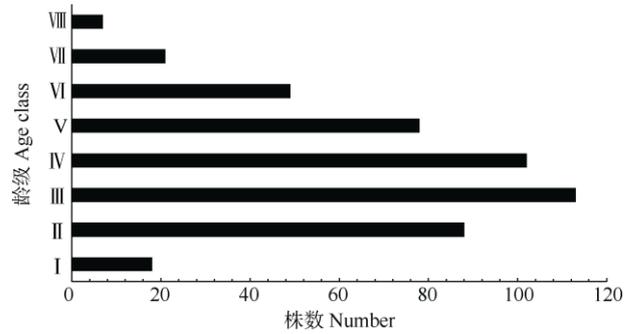


图 1 华东黄杉种群的年龄结构

Fig. 1 Age structure of *Pseudotsuga gaussenii* population

营养生长受到一定程度的影响。华东黄杉植株根部土层被毛竹、杂灌侵占，其根系很难向周边延伸。同时种群较小、种群间存在远程生殖隔离、植物种子寄生性虫害严重、雌雄花期不遇等原因，也是导致华东黄杉种群呈现衰退、极度濒危状态。

进一步分析表明，华东黄杉种群的数量动态指数(V_n)在毗邻的龄级间分别为-79.55%、-22.12%、9.73%、23.53%、37.18%、57.14%和 66.67%。华东黄杉种群整体动态指数 V_{pi} 为 15.40%，受干扰的动态指数 V_{pi}' 为 0.107%。由此可见，虽然整体的动态指数为正值，种群处在稳定的结构状态，但 V_{pi}' 极低，所以种群未来的增长趋势缓慢，有衰退的趋势，这与野外实际调查结果一致。

2.2 种群静态生命表

生命期望值 e_x 是种群中某龄级的个体在未来表现出的存活能力^[18]。从种群静态生命表(表 2)可

表 2 华东黄杉种群的静态生命表

Table 2 Static life table of *Pseudotsuga gaussenii* population

龄级 Age class	DBH (cm)	中间值 Median	a_x	a_x^*	l_x	$lg l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	k_x
I	5~10	7.5	18	118	1 000	3.00	161	16.100	920	3 554	3.554	0.08
II	10~15	12.5	88	99	839	2.92	161	19.190	759	2 634	3.139	0.09
III	15~20	17.5	113	80	678	2.83	161	23.746	598	1 875	2.765	0.12
IV	20~25	22.5	102	61	517	2.71	161	31.141	437	1 277	2.470	0.16
V	25~30	27.5	78	42	356	2.55	17	4.775	348	840	2.360	0.02
VI	30~35	32.5	49	40	339	2.53	119	35.103	280	492	1.451	0.19
VII	35~40	37.5	21	26	220	2.34	118	53.636	161	212	0.964	0.33
VIII	40~45	42.5	7	12	102	2.01	-	-	51	51	0.500	-

a_x : x 龄级内现有个体数; l_x : x 龄级的标准化存活个体数; d_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级的标准化死亡数; q_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级的死亡率; L_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级存活的个体数; T_x : $\geq x$ 龄级的个体总数; e_x : 进入 x 龄级个体的平均期望寿命; k_x : 种群消失率。

a_x : Survival number of x age class; l_x : Standardized number of surviving individuals at x age class; d_x : Standardized number of mortality from x to $x+1$ age class; q_x : Mortality rate from x to $x+1$ age class; L_x : Number of surviving individuals from x to $x+1$ age class; T_x : Total number of survival individuals of more than x age class; e_x : Average life expectancy of individual beginning x age class; k_x : Vanish rate of population.

以看出, 宁国华东黄杉的生命期望值随龄级的增加而逐渐降低。其中第 I 和 II 龄级华东黄杉幼苗的生命期望值较大, 分别为 3.554 和 3.139, 可能与幼苗初期个体生命力较强及所需求的生存空间较小等因素有关。随着龄级的增大, 华东黄杉所需的营养和生存空间变大, 与毛竹、马尾松等伴生植物发生竞争, 种间竞争的增大导致了华东黄杉的生命期望值持续下降。第 IV 和 V 龄级的生命期望值相近, 可能是华东黄杉到达壮年, 竞争力和生命力较强。

2.3 种群的存活曲线和死亡曲线

存活曲线和死亡曲线是反映种群数量动态变化的重要特征值^[19], 本研究以华东黄杉各龄级的标准存活量和标准死亡量为纵坐标, 以龄级为横坐标, 绘制出华东黄杉种群标准存活曲线和标准死亡曲线(图 2)。

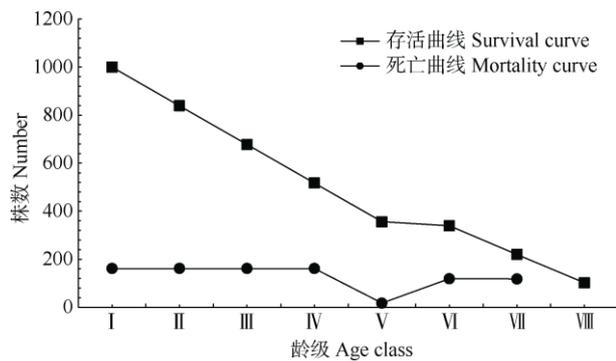


图 2 华东黄杉种群的存活曲线和死亡曲线
Fig. 2 Survival curve and mortality curve of *Pseudotsuga gaussenii* population

华东黄杉种群从 I ~ IV 龄级的死亡数维持在较高水平, 可能与种群生存环境恶劣有关, 幼龄阶段的华东黄杉很难在毛竹密布的环境下获得充足的光照与养分。在第 V 龄级的死亡数量大幅度降低, 存活数量较多, 说明中龄级华东黄杉的存活率较高。第 VI 龄级之后, 死亡数量又开始增加, 并趋于稳定。

根据 Deevey 对存活曲线的划分, 可将存活曲线分为 3 个基本类型。从图 2 可见, 华东黄杉种群的存活曲线位于 Deevey-II 型和 Deevey-III 型之间。本文采用 2 种模型对华东黄杉种群的存活曲线进行检验, 运用 SPSS 统计分析软件对华东黄杉存活曲线进行拟合, 分别得到 $N_x=1335.11e^{-0.924x}$ ($R=$

0.989)和 $N_x=1095.65x^{-0.644}$ ($R=0.926$)。可以直观看出, 由于指数函数的相关系数 R 大于幂函数的 R , 因此, 华东黄杉种群的存活曲线更趋于 Deevey-II 型。

2.4 种群死亡率曲线与消失率曲线

以静态生命表中的死亡率和消失率为纵坐标, 以龄级为横坐标, 绘制出华东黄杉种群的死亡率和消失率曲线(图 3)。可见, 华东黄杉种群的死亡率与消失率曲线高度吻合, I ~ IV 龄级间的死亡率和消失率逐渐上升, 反映出华东黄杉在生长的前中期遭受的环境选择压力较大。第 V 龄级的死亡率与消失率急剧下降至最低点, 反映出这个阶段的华东黄杉种群较为稳定, 处在旺盛期。从第 VI 龄级后, 死亡率又急剧上升并到达最高点, 可能是此时种群进入生命的最后阶段, 植株因为生理性功能退化, 逐渐衰老死亡。

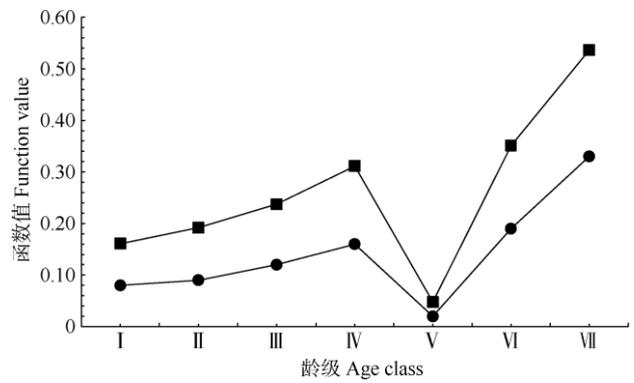


图 3 华东黄杉种群的死亡率曲线与消失率曲线
Fig. 3 Curves of mortality rate and vanish rate of *Pseudotsuga gaussenii* population

2.5 种群生存分析

以生存分析的 4 个函数估算值为纵坐标, 以华东黄杉径级对应的龄级为横坐标, 分别绘制出华东黄杉种群的生存率函数与积累死亡率函数曲线(图 4)和死亡密度函数与危险率函数曲线(图 5)。华东黄杉种群第 I 龄级的生存率函数值为 0.839, 第 II 龄级为 0.678, 随龄级的增加, 生存率函数值逐渐下降。随龄级的增加, 积累死亡率函数(F)值逐渐上升。随龄级的增加, 死亡密度函数(f_i)和危险率函数(λ)则表现为先下降后上升的变化趋势, 第 V 龄级最低, 分别为 0.003 和 0.009。生存率函数曲线与积累死亡率函数曲线呈现相反的变化趋势, 前者随龄级的增大而下降, 后者随龄级的增大而上升。华东

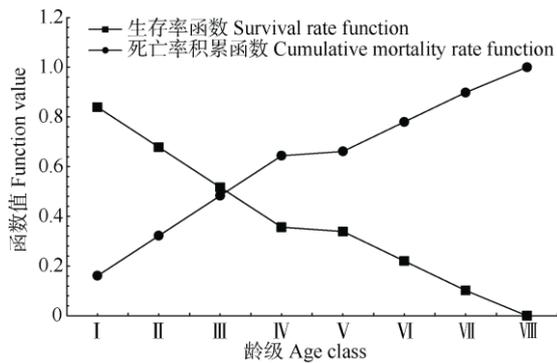


图4 华东黄杉种群生存率函数和积累死亡率函数曲线

Fig. 4 Curves of cumulative mortality rate function and survival rate function of *Pseudotsuga gaussenii* population

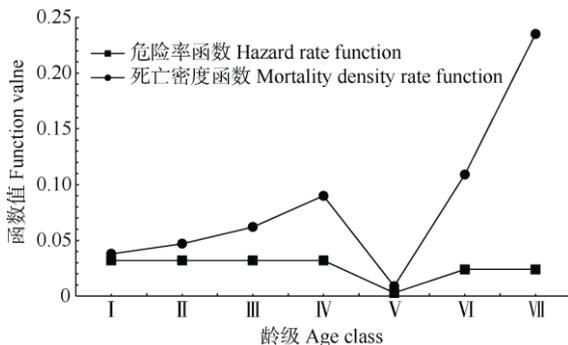


图5 华东黄杉种群的死亡密度函数与危险率函数曲线

Fig. 5 Curves of mortality density function and hazard rate function of *Pseudotsuga gaussenii* population

黄杉种群在第Ⅲ龄级生存率函数值与积累死亡率函数值相近；在第Ⅳ和Ⅴ龄级，生存率函数与积累死亡函数变化微小；第Ⅵ~Ⅷ龄级，生存率函数与积累死亡率函数均快速下降或上升。第Ⅰ~Ⅳ龄级的危险率函数稳步上升，同时死亡密度函数保持相对稳定的水平，第Ⅴ龄级的危险率函数突降到最低点，同时死亡密度函数也略有下降，之后龄级的危险率函数突升。4个生存分析函数表明，华东黄杉种群数量在前中期锐减，在中期保持稳定，在中后期再度下滑，这与依据华东黄杉种群的静态生命表绘制的存活曲线、死亡率曲线和消亡率分析结果一致。

3 结论和讨论

对于植物种群而言，年龄结构能够在一定程度上直观表现出物种与环境之间的相互适应关系，并

体现它们在群落中的作用和地位^[20]。通过对安徽宁国华东黄杉种群建立静态生命表并研究相关曲线，结果显示华东黄杉种群具有前中期锐减、中期稳定、中后期衰退的特征。目前尚未见到其他地区华东黄杉种群年龄结构报道，但根据张文辉等^[21]对濒危植物种群的状态研究，珍稀濒危植物在一般情况下表现为衰退型。安徽宁国华东黄杉种群的龄级呈现纺锤形，幼龄及老龄华东黄杉个体数偏少，整体种群目前尚处在稳定的状态，这与分布在福建永安的珍稀濒危植物长苞铁杉群落^[22]的年龄结构相一致。野外实地调查发现，华东黄杉群落整体生境呈现破碎化，人为干扰比较频繁，种群结构正遭到严重影响。种群个体空间增长和群落面积扩大可能因山核桃种植的限制受到严重制约，未来种群数量出现衰退的可能性加剧。如群落不能有效得到及时保护，华东黄杉群落退化的可能性难以避免。

华东黄杉存活曲线趋向于Deevey-II型，这与南京南山朴树^[23]、南方红豆杉^[24]和华北落叶松^[25]等种群的存活曲线类型一致。华东黄杉幼龄期的存活率较低，死亡率较高。在复杂的群落关系中，幼龄植株的死亡与自身的生物学特性和环境因子的变化均影响种群动态和群落结构。引起华东黄杉濒危的因素既有物种自身的内因，同时也有外界因子的影响。华东黄杉的开花期较长，一般需要15 a才能开花结果^[6]，开花后球果种子经常败育，结实率较低，空瘪种子较多，有的球果种子全部不孕，可孕种子极少^[6]。笔者曾将采集的华东黄杉球果种子进行萌发试验，未见1粒种子可萌发，这可能与种子没有成熟和空瘪有关。华东黄杉种子萌发率低或难以萌发的原因值得进一步研究。华东黄杉种子繁殖力较低，一些个体未发育到成熟期便已死亡，导致种群结构呈现衰退型。宁国华东黄杉种群呈现孤岛化，与邻近的黄山和江西的三清山居群空间距离较远，居群间的基因流存在一定的阻障，影响本居群的遗传多样性，致使种子萌发率低或幼苗对环境的适应性差。华东黄杉通常分布于小地形、小气候的特殊环境中，需要特殊的生态位^[6]。植物在长期演替过程中，形成了与本地生境气候一致的顶级群落结构，由于全球气候的变化，CO₂浓度升高、温度上升、氮沉降增加，影响物种的空间分布格局、生长策略和存活机制响应^[26]。对于植物说，足够的光照和生长空间是物种成长的必要因素。野外实地调查时，大片华东黄杉与毛竹混生在一起，毛竹顶

部枝叶茂盛,冠层连接在一起,导致群落郁闭度太大,幼龄华东黄杉很难获得充足的光照,或达不到其需光的基本要求^[27],导致幼苗死亡率较高,只有在林隙有一定的光照,可见到华东黄杉幼苗生长定居。人为干扰也是华东黄杉种群退化的重要因素之一,当地种植山核桃为农林业的经济支柱产业,也给当地村民带来极大的回报,自20世纪90年代起,较多区域森林树木被人为砍伐,发展山核桃产业。另外,早期村民尚不清楚华东黄杉属于国家保护物种,造成华东黄杉一些大树遭到无意砍伐,致使种群数量下降。近几年,一些公司为了发展山核桃产业,租用华东黄杉周边林地开发利用,造成山体水土流失,同时人为活动频繁加剧,极不利于本华东黄杉种群的结构稳定。华东黄杉群落一侧的针阔叶混交林因栽植山核桃遭到人为清除,华东黄杉群落直接暴露出来,因缺少一定面积的缓冲林带,可能会加重华东黄杉生境的恶化和种群的退化。

如何保护濒危物种是目前讨论较多的问题,其关键是保护好现存已有的种群或群落。一个物种从起源地迁移,经历种子萌发、幼苗生长、种内竞争、种间竞争和对各种不良环境的抗争适应,最后形成一个稳定成熟群落,往往需要几百年,甚至上千年的时间。华东黄杉群落在安徽宁国呈孤岛式分布于山体的顶部,具有一定的历史年代。实地调查时,在华东黄杉群落的山体一侧下方,自然定居有大量古老高大的香榧(*Torreya grandis*),胸径大多超1 m以上,这些植株因遭到自然病虫害侵蚀,树干中间已形成巨大的空洞,可以印证安徽宁国华东黄杉种群具有一定原始特征。因此,务必采取一些必要的措施,改善种群的生存条件,加强该群落的保护,以提高现存华东黄杉种群的数量,确保现有群落不再遭到破坏,面积不再减少。首先,要加强现有种群的就地保护,在华东黄杉种群分布区域,可适量砍伐毛竹以降低群落郁闭度、提高群落的透光率,使种群幼苗个体获得足够的阳光,促进种群天然自我更新能力。其次,当地政府和林业主管部门加大珍稀植物保护的宣传力度,在主要路口设立宣传牌等,提高村民对珍稀物种的保护意识。第三,在华东黄杉的分布地,尽快设立华东黄杉保护小区,确保群落真正得到有效保护,制定切实可行的措施,禁止当地居民或企业在华东黄杉群落周边区域继续砍伐树木,开垦山体,种植山核桃等经济作

物。第四,针对华东黄杉种群本身可育度较低的繁育特点,开展相应的科学研究,如对华东黄杉进行人工辅助传粉,提高雌蕊受粉率,以获得更多可萌发的种子;加大种子萌发特性的研究,提高种子萌发率和幼苗的成活率;通过组培、嫁接等无性快速繁殖,加大华东黄杉的人工育苗工作;选择适宜地点,建立华东黄杉人工繁育基地,确保物种种质资源得到有效保护;选择海拔和生境适宜的地带开展异地保护,以扩大种群的空间分布范围,以期华东黄杉种群得到有效保护和恢复。

致谢 本项目在野外调查过程中,得到了宁国市林业局大力支持,在此深表谢意!

参考文献

- [1] WU M K, SHEN Z J, LIU H, et al. Life table and survival analysis of natural *Davidia involucrata* population in Fanjing Mountain Nature Reserve, Guizhou Province of southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2012, 31(6): 1419–1424. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0210.
吴明开, 沈志君, 刘海, 等. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析 [J]. *生态学杂志*, 2012, 31(6): 1419–1424. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0210.
- [2] BEGON M, MORTIMER M. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants [M]. Oxford London: Blackwell Scientific Publication, 1982: 130–131.
- [3] HONG W, WANG X G, WU C Z, et al. Life table and spectral analysis of endangered plant *Taxus chinensis* var. *mairei* population [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2004, 15(6): 1109–1112. doi: 10.13287/j.1001-9332.2004.0235.
洪伟, 王新功, 吴承祯, 等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 1109–1112. doi: 10.13287/j.1001-9332.2004.0235.
- [4] YANG F X, WANG S Q, XU H G, et al. The theory of survival analysis and its application to life table [J]. *Acta Ecol Sin*, 1991, 11(2): 153–158.
杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用 [J]. *生态学报*, 1991, 11(2): 153–158.
- [5] Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Rare and Endangered Plants in China [M]. Shanghai: Shanghai Education Press, 1989: 40–41.
中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危植物 [M]. 上海: 上海教育出版社, 1989: 40–41.
- [6] LI Y, LU S B, LIU X Y, et al. ISSR analysis of the genetic diversity of

- Pseudotsuga gaussenii* flous of Sanqing Mountain in Jiangxi Province [J]. *Acta Agric Univ Jiangxi*, 2009, 31(4): 685–689. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2009.04.020.
- 李艳, 鲁顺保, 刘晓燕, 等. 江西三清山华东黄杉种群遗传多样性研究 [J]. *江西农业大学学报*, 2009, 31(4): 685–689. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2009.04.020.
- [7] ZHANG J F, HU G L, TANG R F. Preliminary observation of biological characteristics of *Megastigmus huangshan* Xu [J]. *For Pest Dis*, 1994(2): 8–9.
- 章今方, 胡国良, 汤仁发. 华东黄杉大瘿小蜂生物学特性初步观察 [J]. *森林病虫通讯*, 1994(2): 8–9.
- [8] GUO W, SHEN R J, WU J H, et al. Analysis on community composition and structure of *Pseudotsuga gaussenii* in Sanqing Mountain of Jiangxi Province [J]. *J Plant Resour Environ*, 2007, 16(3): 46–52. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2007.03.009.
- 郭微, 沈如江, 吴金火, 等. 江西三清山华东黄杉群落的组成及结构分析 [J]. *植物资源与环境学报*, 2007, 16(3): 46–52. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2007.03.009.
- [9] ZHANG W H, ZU Y G, LIU G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22(9): 1512–1520. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.09.021.
- 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析 [J]. *生态学报*, 2002, 22(9): 1512–1520. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2002.09.021.
- [10] JOHNSON J B. Stand structure and vegetation dynamics of a subalpine wooded fen in Rocky Mountain National Park, Colorado [J]. *J Veget Sci*, 1997, 8(3): 337–342. doi: 10.2307/3237322.
- [11] CAI F. A study on the structure and dynamics of *Cyclobalanopsis glauca* population at hills around West Lake in Hangzhou [J]. *Sci Silv Sin*, 2000, 36(3): 67–72. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2000.03.011.
- 蔡飞. 杭州西湖山区青冈种群结构和动态的研究 [J]. *林业科学*, 2000, 36(3): 67–72. doi: 10.3321/j.issn:1001-7488.2000.03.011.
- [12] YANG X, YU M J, DING B Y, et al. Population structure and community characteristics of *Pseudotaxus chienii* in Fengyangshan National Natural Reserve [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, 16(7): 1189–1194. doi: 10.13287/j.1001-9332.2005.0123.
- 杨旭, 于明坚, 丁炳扬, 等. 凤阳山白豆杉种群结构及群落特性的研究 [J]. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1189–1194. doi: 10.13287/j.1001-9332.2005.0123.
- [13] CHEN Y Z, MA X Q, FENG L Z, et al. The population life table and periodic fluctuation of *Cinnamomum micranthum*, an endangered plant [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, 26(12): 4267–4272. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2006.12.046.
- 陈远征, 马祥庆, 冯丽贞, 等. 濒危植物沉水樟的种群生命表和谱分析 [J]. *生态学报*, 2006, 26(12): 4267–4272. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2006.12.046.
- [14] LIU R T, BIR C, YAN G Q. Population dynamics and spectral analysis of rare-endangered plant *Juglans mandshurica* in Shanxi Province [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2007, 25(3): 255–260. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2007.03.008.
- 刘任涛, 毕润成, 闫桂琴. 山西稀有濒危植物山核桃种群动态与谱分析 [J]. *武汉植物学研究*, 2007, 25(3): 255–260. doi: 10.3969/j.issn.2095-0837.2007.03.008.
- [15] CHEN X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, 18(2): 214–217. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.1998.02.017.
- 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究 [J]. *生态学报*, 1998, 18(2): 214–217. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.1998.02.017.
- [16] LEAK W. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods [J]. *Ecology*, 1975, 56(6): 1451–1454. doi: 10.2307/1934714.
- [17] JIANG H. Population Ecology of *Picea asperata* [M]. Beijing: China Forestry Press, 1992: 20–24.
- 江洪. 云杉种群生态学 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 20–24.
- [18] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock [J]. *J Ecol*, 1976, 64(3): 1029–1044. doi: 10.2307/2258822.
- [19] NIU C J, LOU A R, SUN R Y, et al. *Foundations in Ecology* [M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press, 2015: 60–67.
- 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 等. 基础生态学 [M]. 第 3 版. 北京: 高等教育出版社, 2015: 60–67.
- [20] FAN H L, HONG W, WU C Z, et al. Population structure and dynamics of dominant species in *Castanopsis fargesii* secondary forest in Datian County, Fujian Province [J]. *J Plant Resour Environ*, 2004, 13(3): 44–49. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2004.03.010.
- 范海兰, 洪伟, 吴承祯, 等. 福建大田栲树次生林优势种群结构与动态 [J]. *植物资源与环境学报*, 2004, 13(3): 44–49. doi: 10.3969/j.issn.1674-7895.2004.03.010.
- [21] ZHANG W H, WANG Y P, KANG Y X, et al. Age structure and time sequence prediction of populations of an endangered plant, *Larix potaninii* var. *chinensis* [J]. *Biodiv Sci*, 2004, 12(3): 361–369. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.03.009.
- 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. doi: 10.3321/j.issn:1005-0094.2004.03.009.
- [22] WU C Z, HONG W, XIE J S, et al. Life table analysis of *Tsuga*

- longibracteata* population [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2000, 11(3): 333–336. doi: 10.13287/j.1001-9332.2000.0085.
- 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 等. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析 [J]. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 333–336. doi: 10.13287/j.1001-9332.2000.0085.
- [23] LING Y, ZHANG G F, WANG R. Dynamics of *Celtis sinensis* population in Laoshan National Forest Park of Nanjing [J]. *J Ecol Rural Environ*, 2011, 27(2): 28–34. doi: 10.3969/j.issn.1673-4831.2011.02.006.
- 凌云, 张光富, 王锐. 南京老山国家森林公园朴树种群动态 [J]. *生态与农村环境学报*, 2011, 27(2): 28–34. doi: 10.3969/j.issn.1673-4831.2011.02.006.
- [24] SUN Q W, WANG L, ZHANG X P, et al. Study on the population dynamics of *Taxus chinensis* var. *mairei* in the mountain area of southern Anhui Province [J]. *For Res*, 2009, 22(4): 579–585. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2009.04.020.
- 孙启武, 王磊, 张小平, 等. 皖南山区南方红豆杉种群动态研究 [J]. *林业科学研究*, 2009, 22(4): 579–585. doi: 10.3321/j.issn:1001-1498.2009.04.020.
- [25] ZHANG Q D, ZHANG J D, SURIGUGA, et al. Life table and spectral analysis of *Larix principis-rupprechtii* populations in the Pangquangou Nature Reserve [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2010, 16(1): 1–6. doi: 10.3724/SP.J.1145.2010.00001.
- 张钦弟, 张金屯, 苏日古嘎, 等. 庞泉沟自然保护区华北落叶松种群生命表与谱分析 [J]. *应用与环境生物学报*, 2010, 16(1): 1–6. doi: 10.3724/SP.J.1145.2010.00001.
- [26] HE P C, YE Q. Plant functional traits: From individual plant to global scale [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2019, 27(5): 523–533. doi: 10.11926/jtsb.4108.
- 贺鹏程, 叶清. 基于植物功能性状的生态学研究进展: 从个体水平到全球尺度 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 523–533. doi: 10.11926/jtsb.4108.
- [27] XU R J, HUANG C T, ZHOU X G, et al. Species diversity and dominate population dynamics of *Triadica rotundifolia* community in Qingxin and Yangshan Counties, Guangdong [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2013, 21(6): 496–504. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.06.002.
- 徐瑞晶, 黄川腾, 周雪刚, 等. 清新和阳山县圆叶乌柏群落物种多样性和优势种群动态探讨 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2013, 21(6): 496–504. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.06.002.