



珍稀濒危植物黄杉种群结构与空间分布格局

何斌, 张萍, 李青, 陈群利, 李仰征, 李望军

引用本文:

何斌,张萍,李青,陈群利,李仰征,李望军. 珍稀濒危植物黄杉种群结构与空间分布格局[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(4): 461–471.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4507>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

安徽宁国珍稀濒危植物华东黄杉的种群动态研究

Studies on Population Dynamics of An Endangered Plant of *Pseudotsuga gaussenii* in Ningguo, Anhui Province
热带亚热带植物学报. 2020, 28(4): 385–393 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4177>

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>

贵州特有植物长柱红山茶种群年龄结构及空间分布格局研究

Age Structure and Spatial Distribution Pattern of Endemic Plant *Camellia mairei* var. *lapidea* Population in Guizhou Province, China
热带亚热带植物学报. 2015(2): 205–210 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.013>

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>

草海国家级自然保护区华山松群落特征及物种多样性研究

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 44–52 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4063>

向下翻页，浏览PDF全文

珍稀濒危植物黄杉种群结构与空间分布格局

何斌, 张萍, 李青, 陈群利, 李仰征, 李望军

(贵州省典型高原湿地生态保护与修复重点实验室, 贵州工程应用技术学院生态工程学院, 贵州 毕节 551700)

摘要: 为了解珍稀濒危植物黄杉种群的生存现状和更新机制, 对贵州省威宁县黄杉自然保护区天然分布的黄杉(*Pseudotsuga sinensis*)群落的结构特征和空间分布格局进行了研究。结果表明, 黄杉种群的中龄级个体数较多, 幼龄级和老龄级个体相对较少, 呈典型的“ \cap ”型结构。种群结构动态指数 V_{pi} (13.49%) 和 V'_{pi} (0.05%) 均大于 0, 种群属于增长型, 但增长幅度逐渐降低, 对外界干扰敏感度较高。种群存活曲线趋于 Deevey-II 型, 生命期望值单调下降, 死亡率呈“V”型, 有 2 个死亡高峰, 第 1 个出现在 I 龄级, 第 2 个出现在 IX 龄级。黄杉种群除部分样地(Q2 和 Q7)呈均匀分布外, 大部分样地呈集群分布; 随龄级的增加, 空间分布格局由集群分布逐渐趋向于均匀分布。因此, 黄杉种群濒危的主要因素是幼树个体无法及时补充种群, 建议加强对幼苗的抚育和通过适度干扰, 促进黄杉种群的更新。

关键词: 黄杉; 种群结构; 空间分布格局

doi: 10.11926/jtsb.4507

Population Structure and Spatial Distribution Pattern of a Rare and Endangered Plant *Pseudotsuga sinensis*

HE Bin, ZHANG Ping, LI Qing, CHEN Qunli, LI Yangzheng, LI Wangjun

(Guizhou Province Key Laboratory of Ecological Protection and Restoration of Typical Plateau Wetlands, College of Ecological Engineering, Guizhou University of Engineering Science, Bijie 551700, Guizhou, China)

Abstract: In order to understand the survival status and regeneration mechanism of *Pseudotsuga sinensis* population, the community structure and spatial distribution pattern in Weining County Nature Reserve for *P. sinensis* of Guizhou Province were studied. The results showed that the diameter class structure of the population was a typical single-peak type, with more middle-aged individuals and fewer young and old individuals. The dynamic indexes ($V_{pi}=13.49\%$, $V'_{pi}=0.05\%$) of population structure showed a growth type, But the growth rate gradually decreased, and the sensitivity to external interference was higher. The survival curve of population tends to Deevey-II type, with the life expectancy decreased monotonously. The mortality rate showed a “V” type with two death peaks, the first appeared in I age class and the second in IX age class. Most of the sample plots showed cluster distribution, while Q2 and Q7 plots showed uniform distribution. The spatial distribution pattern changed from cluster distribution to uniform distribution along the age. Therefore, the main factor of endangered population of *P. sinensis* was the failure of young individuals to replenish population in time, it was suggested to strengthen seedling tending and promote regeneration of *P. sinensis* population through moderate disturbance.

收稿日期: 2021-08-23

接受日期: 2021-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(41871031); 贵州省科技计划项目(黔科合基础 ZK[2021]231); 贵州省教育厅创新群体重大项目(KY[2017]050); 毕节市科学技术基金重点项目([2019]3, [2019]4); 毕节市科学技术项目([2021]1); 贵州省典型高原湿地生态保护与修复重点实验室开放基金项目([2021]8); 贵州省区域内建设培育一流学科项目(黔教 XKTJ[2020]22)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41871031), the Project for Science and Technology Planning in Guizhou (Grant No. ZK[2021]231), the Project for Major Research of Innovation Group in Education Department of Guizhou (Grant No. KY[2017]050), the Project for Key Science and Technology in Bijie City (Grant No. [2019]3, [2019]4), the Project for Science and Technology in Bijie City (Grant No. [2021]1), the Opening Project for Key Laboratory of Ecological Protection and Restoration of Typical Plateau Wetlands in Guizhou (Grant No. [2021]8), and the Project for Build and Cultivate First-class Discipline in Guizhou Region (Grant No. XKTJ [2020]22).

作者简介: 何斌(1980 生), 男, 博士, 副教授, 主要从事森林生态学和植物生理生态学研究。E-mail: hebin23kewen@163.com

Key words: *Pseudotsuga sinensis*; Population structure; Spatial distribution pattern

种群是物种个体和群落间的联系纽带,是揭示群落形成和动态变化的关键^[1]。种群结构和空间分布格局作为种群的两个最基本特征,一直是种群生态学研究的核心内容^[2-3]。种群结构是植物个体与外界环境相互作用的结果^[4],能够反映种群在时间和空间上的变动规律,揭示种群的当前状态、发展与演替趋势^[5],为物种保护与植被恢复研究提供了基础。种群统计是研究种群结构的基础,普遍应用的统计方法有年龄结构、静态生命表、存活曲线和生存分析等^[6]。种群空间分布格局是种群个体在生境中水平空间上的分布或配置状况^[7],是多种生物因子和非生物因子长期相互作用的结果,能够反映种内和种间的相互关系以及环境与种群之间的相互作用^[8],为种群的形成与维持机制提供了理论解释^[9],从而有助于我们更好地认识种群的生物学特性、空间异质性和环境适应机制^[10]。目前,空间分布格局的研究方法众多^[11],应用最广的是点格局分析技术,以大样地内连续的空间调查数据为基础,虽然克服了传统方法研究尺度单一的不足^[12-13],但珍稀濒危植物常常为小种群物种,数量稀少且零星分布,甚至相距较远,因此,对珍稀濒危植物的研究以传统样地调查法更为适用。种群结构和空间分布格局贯穿于种群发展的整个生态过程,二者密切联系、相辅相成^[3]。由于受到物种生物学特性和外界环境条件的影响,种群结构和空间分布格局不仅不同物种间表现不同,而且同一物种的不同发育阶段和不同生境也存在一定的差异^[14-15]。因此,将种群结构和空间分布格局结合起来研究,对阐明种群的形成、动态变化和维持机制以及群落的稳定性和演替规律等森林生态系统的各种生态过程有着重要的意义^[16],特别是对于濒危物种种群的更新复壮和保护更是如此^[10]。

黄杉(*Pseudotsuga sinensis*)为松科(Pinaceae)黄杉属常绿乔木,是第三纪孑遗古老树种,为我国特有植物,分布范围狭窄,仅分布在云南、贵州、四川、湖南、湖北等省海拔为 800~2 600 m 的亚热带中山地带^[17]。由于黄杉树干通直、材质优良、经久耐用,一直受到人们青睐而被大量砍伐,尤其是近几十年来资源急剧下降,数量大大减少,仅在原产地的极少数偏远山区才能见到片段化分布。1984 年我国公布的《中国珍稀濒危保护植物名录》中,黄

杉被列为 III 级保护树种;1999 年国务院批准公布的《国家重点保护野生植物名录》(第一批)中,黄杉被列为 II 级濒危植物。目前,有关黄杉的研究还处于初始阶段,主要涉及群落特征^[18-22]、种群数量动态^[23]、地理分布^[24-25]和资源保护与利用^[26-27]等,但未见有关黄杉种群结构和空间分布格局的系统研究。

本研究以贵州省西北部威宁县黄杉自然保护区天然分布的黄杉种群为研究对象,以典型样地调查数据为基础,利用胸径大小分级法编制种群静态生命表和存活曲线,结合种群数量动态量化指数和生存分析法,并运用扩散系数(C)、平均拥挤度(M^*)、聚块指数(M^*/M)、丛生指数(J)、扩散型指数($I_{\&}$)和 Cassie 指数(C_a)等方法,探讨黄杉群落的种群结构和空间分布格局及其变化趋势,以反映黄杉种群的生存现状和空间分布格局,深入剖析其形成的内在机制,为黄杉种群的保育和经营管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于贵州省西北部的威宁彝族回族苗族自治县(103°36'~104°45' E, 26°36'~27°26' N),属亚热带季风性湿润气候,年均温 11.2 °C,年均降水量 739 mm,年均日照时数 1 812 h,平均海拔 2 200 m,具有低纬度、高海拔、高原台地的地理特征。黄杉多分布在海拔 2 000~2 345 m 的山地,坡度为 10°~30°,部分地区可达 50°,土壤以酸性黄壤、黄棕壤及紫色土为主,土壤 pH 值为 5.5~6.0。由于人为活动的干扰和破坏,灌木和草本层比较稀疏,灌木层主要有滇榛(*Corylus yunnanensis*)、马桑(*Coriaria nepalensis*)、杜鹃(*Rhododendron simsii*)、西南栒子(*Cotoneaster franchetii*)、细圆齿火棘(*pyracantha crenulata*)、金丝桃(*Hypericum monogynum*)和异叶花椒(*Zanthoxylum dimophyllum*)等,草本层主要有荩草(*Arthraxon hispidum*)、车前(*Plantago asiatica*)、夏枯草(*Prunella vulgaris*)、茜草(*Rubia cordifolia*)、紫花地丁(*Viola philippica*)和多种蕨类等^[18,28]。

1.2 样地设置与调查

在全面踏查的基础上,2019 年 7—10 月选择黄杉天然林集中分布的地段设置 12 块 20 m×30 m 样

地, 采用相邻格子法将每块样地划分为 24 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的小样方, 对每个样方内的所有乔木进行每木检尺, 记录种名、树高、胸径、冠幅、活枝下高等, 灌木层和草本层植物记录种名、高度、盖度和多度等; 以每个样地的两边为坐标轴, 测定所有乔木的相对坐标(x, y)。同时记录每个样地的经纬度、海拔、坡度、坡向、郁闭度等环境因子。

1.3 龄级结构划分

虽然径级和龄级之间不完全等同, 但是二者存在一定的相关性。Frost 等^[29]认为相同的环境条件下, 同一树种的径级和龄级对外界环境具有一致的响应性, 故本研究采用径级代替龄级分析黄杉的种群结构。黄杉为 II 级濒危植物, 且生长周期长, 为了避免生长锥钻取年轮对树木的人为破坏, 在解析资料缺乏的情况下, 采用空间代替时间的方法来确定黄杉的龄级结构。根据黄杉的生活史特征和野外调查数据, 参考前人^[23]对黄杉径级的划分, 采用上限排外法将黄杉种群划分为 10 级, 胸径(DBH) < 2.5 cm 为 I 级, 以后每增加 5 cm 划分 1 级, DBH \geq 42.5 cm 为 X 级。

1.4 静态生命表和存活曲线

静态生命表是根据同一时期收集的种群个体年龄资料编制而成的, 反映了某一特定时间多个世代重叠的年龄动态, 而不是对种群全部生活史的追踪^[30]。利用样地调查数据来编制静态生命表, 常常会出现死亡率为负的情况, 这与静态生命表编制的数学假设不符, 为此, 本文参照赵阳等^[31]的方法对数据进行匀滑处理, 静态生命表的计算和参数参考姜在民等^[32]的方法。

本文以标准化存活数的自然对数为纵坐标, 以龄级为横坐标, 绘制黄杉种群的存活曲线。根据 Deevy^[33]的存活曲线划分理论, 采用 Hett 等^[34]的数学模型检验黄杉种群的存活曲线类型。

1.5 种群数量动态量化分析

参照陈晓德^[35]的种群与结构动态量化分析方法定量分析黄杉种群结构数量动态及变化趋势。种群相邻龄级间个体数量变化的动态指数 $V_n = (S_n - S_{n+1}) / \max(S_n, S_{n+1})$; 种群年龄结构数量变化的动态指数

$$V_{p_i} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n};$$

考虑未来外部干扰时种群年龄

$$\text{结构动态指数 } V'_{p_i} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n / \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)}{K \sum_{n=1}^{k-1} S_n};$$

种群对外界随机干扰所承担的最大风险概率 $P_{max} = 1 / k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)$, 式中, K 为年龄级数量, S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 和第 $n+1$ 级种群个体数, 当 V_n 、 V_{p_i} 、 V'_{p_i} 取值为负、0 和正时, 说明种群个体数量呈衰退、稳定和增长的结构动态关系。

1.6 空间分布格局分析

传统方法中测定种群空间分布格局的数学模型较多, 每个模型均有其优缺点。为了避免单一模型应用中的局限性和片面性, 本研究采用多种模型计算分析黄杉种群及其不同发育阶段的分布格局, 包括 Cassie 模型中的扩散系数(C)、Lloyd 模型中的平均拥挤度(M^*)和聚块性指数(PAI)、Davidh & Moore 模型中的丛生指数(I)、Morisita 模型中的扩散型指数($I_{\&}$)和 Kunou 模型中的 Cassie 指数(Ca), 参考 Smith^[36]和魏新增等^[37]的方法计算和评判。

2 结果和分析

2.1 种群龄级结构

以龄级为横坐标, 个体数为纵坐标, 绘制黄杉种群龄级结构图(图 1)。可以看出, 黄杉天然种群龄级结构完整, 呈“ \cap ”型。黄杉种群 IV 龄级个体最多, 占总量的 25.07%, 其次为 V 和 III 龄级, 分别占总量的 20.51% 和 18.23%, 大于 V 龄级的个体数量逐渐减少, IX 和 X 龄级仅占总数的 2.85% 和 1.57%, I 和 II 龄级个体的占比较小, 分别为 3.56% 和 5.70%。这说明黄杉种群的中龄级个体数充足, 幼苗、幼龄个体较少, 老龄级个体严重缺乏。

为了更准确地评价黄杉种群结构特征, 利用种群结构动态量化分析方法对其定量描述(表 1)。 V_1 、 V_2 和 V_3 均为负数, 说明 I~III 龄级间呈衰退的结构动态关系, 种群扩张受限; $V_4 \sim V_9$ 均为正数, 说明 IV~X 龄级呈现增长的结构动态关系。对黄杉种群来说, 这种先衰退再增长的结构动态关系, 与其“ \cap ”型的年龄结构相对应。忽略外部干扰的种群年龄结构动态指数 V_{p_i} 为 13.49%, 考虑外部干扰的种群年龄结构动态指数 V'_{p_i} 为 0.05%, V_{p_i} 和 V'_{p_i} 均大于 0, 说明黄杉种群总体表现为增长种群。但是, V'_{p_i} 更趋近于 0, 且随机干扰风险极大值 P_{max} 为 0.40%, 说明黄杉种群抗干扰能力极弱, 在受到外界环境干扰

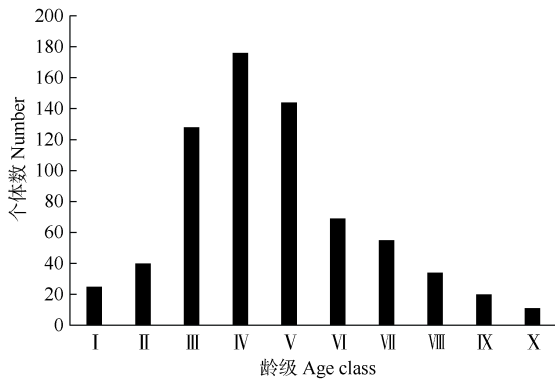


图 1 黄杉种群的龄级结构。I: DBH < 2.5 cm; II: DBH 2.5~7.5 cm; III: DBH 7.5~12.5 cm; IV: DBH 12.5~17.5 cm; V: DBH 17.5~22.5 cm; VI: DBH 22.5~27.5 cm; VII: DBH 27.5~32.5 cm; VIII: DBH 32.5~37.5 cm; IX: DBH 37.5~42.5 cm; X: DBH ≥ 42.5 cm。

Fig. 1 Age structure of *Pseudotsuga sinensis* population. I: DBH < 2.5 cm; II: DBH 2.5~7.5 cm; III: DBH 7.5~12.5 cm; IV: DBH 12.5~17.5 cm; V: DBH 17.5~22.5 cm; VI: DBH 22.5~27.5 cm; VII: DBH 27.5~32.5 cm; VIII: DBH 32.5~37.5 cm; IX: DBH 37.5~42.5 cm; X: DBH ≥ 42.5 cm.

时，种群不稳定且增长趋势不明显。

2.2 种群静态生命表和存活曲线

黄杉种群静态生命表(表 2)表明，黄杉种群龄级结构完整，各龄级的实际存活个体数(A_x)存在波动性，幼龄阶段个体损失较严重，中龄阶段种群相对稳定，老龄阶段个体较少；随着年龄的增加，标准化存活数(l_x)逐渐减少。种群的生命期望值(e_x)随着龄级的增加呈逐渐下降的趋势，说明黄杉种群的生

表 2 黄杉种群静态生命表

Table 2 Static life table of *Pseudotsuga sinensis* population

龄级 Age class (x)	DBH (cm)	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	<2.5	25	164	640	6.462	170	0.266	555	2 042	3.189	0.309
II	2.5~7.5	40	120	470	6.153	117	0.249	412	1 497	3.183	0.286
III	7.5~12.5	128	90	353	5.868	83	0.236	312	1 085	3.071	0.269
IV	12.5~17.5	176	69	270	5.599	62	0.231	239	773	2.864	0.262
V	17.5~22.5	144	53	208	5.336	49	0.236	183	535	2.573	0.269
VI	22.5~27.5	69	41	159	5.067	41	0.256	138	351	2.213	0.296
VII	27.5~32.5	55	30	118	4.771	35	0.300	100	213	1.803	0.356
VIII	32.5~37.5	34	21	83	4.415	32	0.388	67	113	1.361	0.491
IX	37.5~42.5	20	13	51	3.924	30	0.593	36	46	0.907	0.899
X	≥42.5	11	5	21	3.025	21	-	10	10	0.500	-

x : 龄级; A_x : x 龄级个体数; a_x : 平滑后 x 龄级的存活个体数; l_x : x 龄级开始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 $x+1$ 龄级的平均存活个体数; T_x : $\geq x$ 龄级的个体数; e_x : x 龄级的生命期望寿命; K_x : 消失率。

x : Age class; A_x : Number of survival at x age class; a_x : Number of survival at x age class after smoothing; l_x : Number of standard survival beginning x age class; d_x : Number of standard death at age class from x to $x+1$; q_x : Mortality rate at age class from x to $x+1$; L_x : Average number of survival at age class from x to $x+1$; T_x : Total number of survival equal or bigger than x age class; e_x : Expecting life at x age class; K_x : Vanish rate.

表 1 黄杉种群动态变化指数

Table 1 Dynamic change index of *Pseudotsuga sinensis* population

龄级 Age class	DBH (cm)	动态指数级 Dynamic index	动态指数 Dynamic index /%
I	<2.5	V_1	-35.70
II	2.5~7.5	V_2	-68.75
III	7.5~12.5	V_3	-27.27
IV	12.5~17.5	V_4	18.18
V	17.5~22.5	V_5	52.08
VI	22.5~27.5	V_6	20.29
VII	27.5~32.5	V_7	38.18
VIII	32.5~37.5	V_8	41.18
IX	37.5~42.5	V_9	45.00
X	≥42.5	V_{10}	-
		V_{P_i}	13.49
		V'_{P_i}	0.05
		P_{max}	0.40

存能力随着年龄的增加而逐渐减弱，I~III 龄级的 e_x 较高，说明此期间黄杉的生理活动相对旺盛，个体间竞争较弱，能有效的利用种群资源，种群处于生长旺盛期， e_x 在 VII 龄级后下降趋势显著，说明黄杉种群在达到一定年龄后生理机能开始衰退，生存能力较差，这种趋势与种群的生物学特征相符。

种群的死亡率(q_x)和消失率(K_x)变化趋势一致，随着龄级的增加，先降低后增加。在 I 龄级出现第 1 个峰值，死亡率和消失率分别为 0.266 和 0.309；在 II~IV 龄级死亡率和消失率逐渐下降到最低点，此时的死亡率和消失率分别为 0.231 和 0.262；在 V~IX 龄级死亡率和消失率又逐渐回升到 0.593 和 0.899，达到第 2 个峰值。

从黄杉种群的存活曲线(图 2)可见,黄杉种群存活率呈下降趋势,第 I~VII 龄级存活曲线的斜率较为平缓,死亡率较稳定;VII 龄级后,存活曲线的斜率较大,死亡率较高。黄杉种群的存活曲线介于 Deevey-I 型和 Deevey-II 型之间。采用指数方程和幂函数进行验证,判定黄杉种群存活状况,经拟合得到指数方程 $N_x=7.3683e^{-0.072x}$ ($R^2=0.8999$)和幂函数方程 $N_x=7.3887x^{-0.265}$ ($R^2=0.7092$), 指数方程的

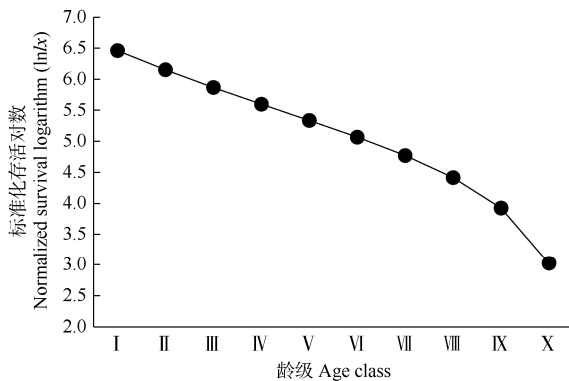


图 2 黄杉种群存活曲线。I: DBH<2.5 cm; II: DBH 2.5~7.5 cm; III: DBH 7.5~12.5 cm; IV: DBH 12.5~17.5 cm; V: DBH 17.5~22.5 cm; VI: DBH 22.5~27.5 cm; VII: DBH 27.5~32.5 cm; VIII: DBH 32.5~37.5 cm; IX: DBH 37.5~42.5 cm; X: DBH ≥42.5 cm。

Fig. 2 Survival curve of *Pseudotsuga sinensis* population. I: DBH<2.5 cm; II: DBH 2.5-7.5 cm; III: DBH 7.5-12.5 cm; IV: DBH 12.5-17.5 cm; V: DBH 17.5-22.5 cm; VI: DBH 22.5-27.5 cm; VII: DBH 27.5-32.5 cm; VIII: DBH 32.5-37.5 cm; IX: DBH 37.5-42.5 cm; X: DBH ≥42.5 cm.

表 3 黄杉种群的空间分布格局

Table 3 Spatial distribution pattern of *Pseudotsuga sinensis* population

样地 Plot	C	M*	PAI	I	I _κ	C _a	分布格局 Spatial pattern
Q ₁	2.616	9.866	1.196	1.616	1.152	0.196	C
Q ₂	0.667	2.167	0.867	-0.333	0.889	-0.133	U
Q ₃	2.000	4.500	1.286	1.000	1.231	0.286	C
Q ₄	4.222	6.222	2.074	3.222	1.879	1.074	C
Q ₅	1.874	8.124	1.120	0.874	1.094	0.120	C
Q ₆	2.400	6.400	1.280	1.400	1.221	0.280	C
Q ₇	0.444	2.444	0.815	-0.556	0.848	-0.185	U
Q ₈	1.404	8.654	1.049	0.404	1.038	0.049	C
Q ₉	3.037	6.537	1.453	2.037	1.359	0.453	C
Q ₁₀	1.311	4.061	1.083	0.311	1.067	0.083	C
Q ₁₁	2.613	9.363	1.208	1.613	1.161	0.208	C
Q ₁₂	1.238	7.238	1.034	0.238	1.026	0.034	C

C: 扩散系数; M*: 平均拥挤度; PAI: 聚块指数; I: 丛生指数; I_κ: 扩散型指数; C_a: Cassie 指数; C: 集群分布; U: 均匀分布。

C: Diffusion coefficient; M*: Mean crowding; PAI: Index of patchiness; I: Clumping index; I_κ: Index of diffusion; C_a: Cassie index; C: Clump distribution; U: Uniform distribution.

R^2 大于幂函数,说明黄杉种群的存活曲线更趋近于 Deevey-II。

2.3 种群的空间分布格局

不同样地黄杉种群的空间分布格局差异较大(表 3)。样地 Q₂ 和 Q₇ 的扩散系数(C)小于 1,说明 Q₂ 和 Q₇ 样地黄杉种群的空间分布格局为均匀分布;其他样地的扩散系数均大于 1,说明空间分布格局均为集群分布。其他分布格局指标,如聚块性指数(PAI)、丛生指数(I)、扩散型指数(I_κ)和 Cassie 指数(C_a)也得出了同样的结果。就平均拥挤度(M*)来看,样地 Q₂ 和 Q₇ 的 M* 明显小于其它样地,表现为样地内黄杉立木株数较少,个体规格较大,个体间的竞争趋于稳定,聚集程度弱化。

2.4 种群不同发育阶段的空间分布格局

从表 4 可见,不同发育阶段黄杉种群的空间分布格局不同。I~VI 龄级的扩散系数(C)、聚块性指数(PAI)、丛生指数(I)、扩散型指数(I_κ)和 Cassie 指数(C_a)明显大于 VII~X 龄级,表现为集群分布;VII~X 龄级则表现为均匀分布。从平均拥挤度(M*)来看,随着龄级的增加,黄杉种群的平均拥挤度表现为先增加后降低的趋势,在第 IV 龄级达到最大值,总体来看,I~VI 龄级的平均拥挤度明显大于 VII~X。因此,第 VII 龄级是黄杉种群由集群分布向均匀分布变化的转折点。

表 4 不同龄级黄杉种群分布格局

Table 4 Distribution pattern of *Pseudotsuga sinensis* population at different age class

龄级 Age class	DBH (cm)	<i>C</i>	<i>M*</i>	<i>PAI</i>	<i>I</i>	<i>I_κ</i>	<i>C_a</i>	分布格局 Spatial pattern
I	<2.5	1.471	2.304	1.257	0.471	1.247	0.257	<i>C</i>
II	2.5~7.5	7.330	9.913	2.766	6.330	2.658	1.766	<i>C</i>
III	7.5~12.5	6.834	11.584	2.015	5.834	1.944	1.015	<i>C</i>
IV	12.5~17.5	4.292	12.625	1.353	3.292	1.326	0.353	<i>C</i>
V	17.5~22.5	1.895	6.312	1.165	0.895	1.154	0.165	<i>C</i>
VI	22.5~27.5	2.459	5.292	1.381	1.459	1.357	0.381	<i>C</i>
VII	27.5~32.5	0.338	1.671	0.716	-0.662	0.730	-0.284	<i>U</i>
VIII	32.5~37.5	0.429	1.179	0.673	-0.571	0.686	-0.327	<i>U</i>
IX	37.5~42.5	0.424	0.924	0.616	-0.576	0.627	-0.384	<i>U</i>
X	≥42.5	0.686	0.603	0.658	-0.314	0.545	-0.342	<i>U</i>

C: 扩散系数; *M**: 平均拥挤度; *PAI*: 聚块指数; *I*: 丛生指数; *I_κ*: 扩散型指数; *C_a*: Cassie 指数; *C*: 集群分布; *U*: 均匀分布。

C: Diffusion coefficient; *M**: Mean crowding; *PAI*: Index of patchiness; *I*: Clumping index; *I_κ*: Index of diffusion; *C_a*: Cassie index; *C*: Clump distribution; *U*: Uniform distribution.

3 结论和讨论

3.1 黄杉种群的结构特征

植物种群结构特征不仅体现了种群内部个体的发展过程^[32], 而且反映了植物对外界环境的适应性^[38]。本研究表明, 黄杉天然种群龄级结构呈“ \cap ”型, 幼龄和老龄个体数量较少, 中龄个体数量较多; 种群结构动态指数显示黄杉天然种群整体为增长型种群, 但有向衰退型种群转变的趋势^[39]。这与田胜尼等^[40]对华东黄杉种群结构的研究结果相似。李肇晨等^[41]认为, 以种子繁殖为主的植物, 如果种群中幼苗和幼树个体数量缺乏, 则该种群一般趋向于衰退, 可见黄杉种群有衰退的趋势。这说明黄杉种群虽然有大量中龄林个体在有限时间内能维持其种群结构, 但是由于幼龄(特别是 I、II 龄级)个体不足无法补充中老龄个体的发展, 种群难以长期维持稳定, 这与许多濒危植物, 如羽叶丁香(*Syringa pinnatifolia*)、裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)和桫欏(*Alsophila spinulosa*)的种群特征较为类似, 也是小范围、片段化分布的濒危植物天然种群必然经历的发展过程^[42]。

森林更新过程中, 幼苗阶段是最重要和敏感的阶段^[43-44], 幼龄个体数量是维持种群稳定的基础^[45-46], 对于许多濒危物种来说更是如此^[47]。黄杉幼龄期个体存活率低、死亡率高, 这可能与物种自身的生物学特性和环境条件有关。首先, 黄杉种子结实率低且不饱满, 空瘪种子较多^[19]; 同时, 黄杉种子萌发率低, 对环境条件要求较高, 在自然更新

过程中, 常被云南松(*Pinus yunnanensis*)等天然更新能力强和抗逆性强的树种所压制^[48]。其次, 野外调查发现, 黄杉幼苗多集中在郁闭度 0.6 以上的森林中, 但是 2 a 生以上的幼苗则更多出现在林缘或林中空地, 这说明黄杉种子虽然能在隐蔽的环境下萌发并生长, 但随着年龄的增加, 需光量随之增加, 由于林下光照强度的不足, 限制了其生长发育, 使其竞争力降低导致死亡率较高。有研究表明, 阴蔽的林下环境可能是导致植物种群幼苗和幼树死亡率比较高的重要原因^[49-50]。再次, 黄杉种群呈斑块状分布, 斑块间相距较远, 种群间的基因交流存在一定障碍, 容易造成近亲繁殖, 遗传漂变概率增大, 导致种子萌芽率降低或幼苗对环境的适应性变弱。最后, 喀斯特山地特殊的生境条件, 资源条件有限, 导致种内、种间竞争加剧, 同时密度制约使种群产生了自疏作用, 造成大部分幼龄个体难以存活, 只有少量竞争能力强的个体能够存活并成功进入下一阶段生长发育。因此, 黄杉幼龄期大量个体无法顺利进入到下一阶段生长发育已经成为黄杉种群更新和发展的“瓶颈”, 如何提高其幼龄期个体的存活率和高质量的进入下一生长阶段是当前亟待解决的问题。

存活曲线分析表明, 黄杉种群的存活曲线更趋近于 Deevy-II 型, VII 龄级之前死亡率相对稳定, 大于 VII 龄级死亡率快速上升, 与静态生命表分析一致, 说明黄杉种群进入了生理衰退期, 老龄个体的发展遇到了瓶颈, 老龄个体由于自身生理机能的衰退, 对光照、空间、矿质营养等环境资源的竞争

力下降, 导致了个体的死亡以及龄级的衰退^[39], 与安徽宁华东黄杉种群的存活曲线类型相同^[40]。随着龄级的增加, 种群的死亡率和消失率先降低后增加, 这可能与黄杉自身的生物学特性和环境筛选有关。经过前期的竞争和强烈的环境筛选后, 存活的个体对环境有较强的适应能力, 黄杉种群趋于稳定, 在 II~IV 龄级死亡率和消失率逐渐下降到最低点; 此后, 黄杉个体因达到生理成熟期而逐渐自然枯死, 另一方面, 也可能是由于当地老百姓不清楚黄杉是国家保护植物, 人为砍伐导致了老龄林个体数量减少, 使黄杉种群死亡率和消失率在 V~IX 龄级达到第 2 个峰值。

3.2 黄杉种群的空间分布格局

种群空间分布格局的形成会受到很多因素的影响^[51], 自然条件下, 不同尺度上各种生物因子(种子扩散机制、繁殖特性、种内种间竞争等)和环境因子(地形、土壤、温度、水分、光照等)长期相互作用被认为是主要驱动力^[52-53]。Condit 等^[54]认为, 森林的空间分布格局具有强烈的尺度依赖性。已有研究表明, 小尺度上种群的空间分布格局主要受物种的生物学特性、种子扩散限制、种内和种间竞争等因素的影响, 大尺度上种群的空间分布格局主要受环境异质性的影响^[51]。本研究, 黄杉种群在 0~30 m 尺度内除部分样地(Q2 和 Q7)呈均匀分布外, 大部分样地均呈集群分布, 与许多森林群落中天然优势种群的空间分布格局一致^[55]。黄杉种群的集群分布与其生物学特性和生境的异质性有关。黄杉属球果类植物, 球果呈卵圆形或椭圆状卵圆形, 种子为三角状卵圆形, 周围有翅, 球果自然脱落后种子脱离, 然后主要依靠风力传播, 但由于受到种子扩散限制的影响, 传播距离不会太远, 离母树越远, 种子数量越少; 黄杉幼树的生长需要获得较多的光照, 常在林窗内或边缘聚集; 喀斯特山地生境异质性高, 裸露的岩石与土壤侵蚀形成的小生境斑块, 对种子的传播有阻碍作用, 在凹处积聚的土壤有利于黄杉个体生长, 易形成集群分布。

种群的空间分布格局不仅与研究尺度紧密相关, 而且在不同的发育阶段也存在差异。种群在不同的生活史阶段生态位、生理需求和面临的竞争压力均有差异, 个体为了充分利用有限的光照、热量、水分、土壤等资源, 在不同的发育阶段会形成不同的分布格局。许多研究表明, 随着植物种群年龄(径

级)的增加, 种群的空间分布格局由聚集分布向随机分布或者均匀分布转变或聚集程度逐渐降低^[3,56]。本研究结果表明, 黄杉种群 I~VI 龄级为集群分布, VII~X 龄级则为均匀分布, 且 IV 龄级后种群的聚集强度逐渐减弱。黄杉种群生活史初期主要受种子扩散限制和生境条件异质性的影响, 虽然黄杉种子靠风力传播, 但受种子扩散机制影响, 依然易散布于母树周围, 又由于喀斯特山地自然环境的生境异质性大, 仅有少数地段适合于种子萌发; 同时, 小径级种群个体生存需要的资源较少, 竞争能力有限, 聚集分布有助于群体效应的发挥, 从而有利于保持种群的稳定^[41,57]; 因而, 黄杉种群生活史初期形成了集群分布格局。随着黄杉的生长发育, 植株个体对光照、养分、水分的需求增大, 种内、种间竞争加剧, 受密度制约影响出现了自疏和它疏现象, 部分个体死亡, 种群密度降低, 聚集强度减弱^[58], 黄杉种群空间分布格局逐渐趋向于均匀分布。但是在一些群落中, 由于生存空间和光照、水分、营养等资源充足, 种内、种间竞争不激烈, 黄杉种群将按照其幼树的分布格局继续生长到中林龄阶段, 甚至老林龄阶段。因此, 我们认为黄杉种群的空间分布格局在生活史初期主要由物种的生物学特性、生态学特性和生境的异质性决定, 随着植株个体的生长发育, 黄杉种群的空间分布格局更多地受环境资源条件、种内和种间竞争的影响。是否存在激烈的竞争或者受到密度制约是影响黄杉种群空间分布格局变化的重要因素。

很多研究表明, 不同森林优势种群的个体空间分布格局, 随着种群年龄的增大, 种群由聚集分布向随机分布转变^[3,59]。但是, 本文的研究结果与之不符, 可能与取样面积和所处的环境条件有关。首先, 物种的空间格局具有强烈的尺度依赖性, 随尺度变化而变化^[60]。本研究虽然设置了 12 块样地, 但是样地面积只有 20 m×30 m, 而且样地间距离较远, 可能会对种群空间格局随着年龄变化的结果产生影响。其次, 种群的空间分布格局则主要受到生境异质性的影响^[61]。黄杉种群大部分生长在坡度比较大的坡面上, 在地形因子的作用下, 土壤环境资源分布较为均匀一致, 在密度制约和竞争排斥的共同作用下, 造成了黄杉群的均匀分布格局。总的来说, 随着种群的发展, 在扩散限制、密度制约、生境异质性和竞争排斥等过程影响下, 不同区域内种群的空间分布格局会有所差异。

黄杉天然种群结构呈“U”型，种群结构动态指数表明黄杉天然种群整体为增长型种群，但是种群更新不良，难以长期维持稳定，有衰退的趋势。黄杉种群在0~30 m尺度内除部分样地(Q2和Q7)呈均匀分布外，大部分样地均呈集群分布；不同生长阶段种群表现出不同的空间分布格局，随着龄级的增加，空间分布格局由集群分布逐渐趋向于均匀分布。这是由于物种的生物学特性、扩散限制、生境异质性、密度制约和竞争等因素导致不同发育阶段形成了不同的空间分布格局。因此，在黄杉种群的保护与管理中，针对黄杉自然更新不良的现象，可通过适度的干扰，如开辟林窗、合理疏伐、除去林下灌丛等方式，营造适宜其幼苗、幼树生长和存活的生境条件，提高黄杉的更新能力；针对黄杉天然种群的斑块状分布，地理隔离会导致种群遗传多样性下降的现象，在对黄杉的就地保护中，不仅要注意维持其数量，而且要建立廊道促进种群的扩散与交流。

参考文献

- [1] WU X P, ZHENG Y, MA K P, et al. Population distribution and dynamics of *Quercus liaotungensis*, *Fraxinus rhynchophylla* and *Acer mono* in Dongling Mountain, Beijing [J]. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(2): 212–223.
- [2] SOMANATHAN H, BORGES R M. Influence of exploitation on population structure, spatial distribution and reproductive success of dioecious species in a fragmented cloud forest in India [J]. *Biol Conserv*, 2000, 94(2): 243–256. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00170-6.
- [3] HU E C, WANG X J, ZHANG W J, et al. Age structure and point pattern of *Betula platyphylla* in Wulashan Natural Reserve of Inner Mongolia [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, 33(9): 2867–2876. doi: 10.5846/stxb201201170102.
- 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析 [J]. *生态学报*, 2013, 33(9): 2867–2876. doi: 10.5846/stxb201201170102.
- [4] LONG C, YANG X B, LONG W X, et al. Population structure and spatial patterns of five *Syzygium* species in tropical evergreen monsoon elfin forest, Tongguling [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, 51(2): 18–27. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150203.
- 龙成, 杨小波, 龙文兴, 等. 铜鼓岭热带常绿季雨矮林5种蒲桃属植物的种群结构及空间格局 [J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 18–27. doi: 10.11707/j.1001-7488.20150203.
- [5] MASAKI T, OTA T, SUGITA H, et al. Structure and dynamics of tree populations within unsuccessful conifer plantations near the Shirakami Mountains, a snowy region of Japan [J]. *For Ecol Manage*, 2004, 194 (1/2/3): 389–401. doi: 10.1016/j.foreco.2004.03.002.
- [6] WU Y Y, LI S Z, SUN S T, et al. Population dynamics of *Pinus massoniana* on eroded land in the soil erosion area of Changting County [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, 39(6): 2082–2089. doi: 10.5846/stxb201801280222.
- 吴语嫣, 李守中, 孙睦涛, 等. 长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态 [J]. *生态学报*, 2019, 39(6): 2082–2089. doi: 10.5846/stxb201801280222.
- [7] VELÁZQUEZ E, MARTÍNEZ I, GETZIN S, et al. An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology [J]. *Ecography*, 2016, 39(11): 1042–1055. doi: 10.1111/ecog.01579.
- [8] KUBOTA Y, KUBO H, SHIMATANI K. Spatial pattern dynamics over 10 years in a conifer/broadleaved forest, northern Japan [J]. *Plant Ecol*, 2007, 190(1): 143–157. doi: 10.1007/s11258-006-9197-1.
- [9] KANG D, GUO Y X, REN C J, et al. Population structure and spatial pattern of main tree species in secondary *Betula platyphylla* forest in Ziwoiling Mountains, China [J]. *Sci Rep*, 2014, 4: 6873. doi: 10.1038/srep06873.
- [10] BAROT S, GIGNOUX J, MENAUT J C. Demography of a savanna palm tree: Predictions from comprehensive spatial pattern analyses [J]. *Ecology*, 1999, 80(6): 1987–2005. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1987:DOASPT]2.0.CO;2.
- [11] TU H R, LI J F, LIU R H, et al. Spatial distribution patterns and association of *Loropetalum chinense* population in karst hills of Guilin, southwest China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2019, 30(8): 2621–2630. doi: 10.13287/j.1001-9332.201908.016.
- 涂洪润, 李娇凤, 刘润红, 等. 桂林岩溶石山櫟木种群空间格局及其关联性 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(8): 2621–2630. doi: 10.13287/j.1001-9332.201908.016.
- [12] YANG H X, ZHANG J T, WU B, et al. Point pattern analysis of *Artemisia ordosica* population in the Mu Us Sandy Land [J]. *J Plant Ecol*, 2006, 30(4): 563–570. doi: 10.17521/cjpe.2006.0074.
- 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 等. 毛乌素沙地油蒿种群点格局分析 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 563–570. doi: 10.17521/cjpe.2006.0074.
- [13] ZHANG J Y, CHENG K W, ZANG R G. The spatial distribution patterns and associations of the principal trees and shrubs in a natural tropical coniferous forest on Hainan Island, China [J]. *Biodiv Sci*, 2014, 22(2): 129–140. doi: 10.3724/SP.J.1003.2014.13150.
- 张俊艳, 成克武, 臧润国. 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性 [J]. *生物多样性*, 2014, 22(2): 129–140. doi: 10.3724/SP.J.1003.2014.13150.

- [14] GAO W Q, NI Y Y, LIU J F, et al. Population structure and spatial pattern of *Quercus variabilis* among different geographical areas, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, 28(2): 375–381. doi: 10.13287/j.1001-9332.201702.008.
高文强, 倪妍妍, 刘建锋, 等. 不同地理区域栓皮栎种群结构及其空间格局 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28(2): 375–381. doi: 10.13287/j.1001-9332.201702.008.
- [15] LIU H D, CHEN Q, XU Z Y, et al. Natural population structure and spatial distribution pattern of rare and endangered species *Dacrydium pectinatum* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, 40(9): 2985–2995. doi: 10.5846/stxb201905090948.
刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 等. 珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格局 [J]. *生态学报*, 2020, 40(9): 2985–2995. doi: 10.5846/stxb201905090948.
- [16] ROZAS V. Structural heterogeneity and tree spatial patterns in an old-growth deciduous lowland forest in Cantabria, northern Spain [J]. *Plant Ecol*, 2006, 185(1): 57–72. doi: 10.1007/s11258-005-9084-1.
- [17] XIONG B M, WANG Z X, TIAN K, et al. Coenological characteristics of *Pseudotsuga sinensis* forests in Qizime mountains nature reserve [J]. *Guihaia*, 2017, 37(4): 434–441. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201604025.
熊斌梅, 汪正祥, 田凯, 等. 七姊妹山自然保护区黄杉林群落学特征 [J]. *广西植物*, 2017, 37(4): 434–441. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201604025.
- [18] ZUO J B. Studies on community characteristics and natural regeneration of *Pseudotsuga sinensis* forest in western Guizhou [J]. *Guizhou For Sci Technol*, 1995, 23(1): 14–21.
左家哺. 贵州西部黄杉林群落特征与天然更新的研究 [J]. *贵州林业科技*, 1995, 23(1): 14–21.
- [19] ZHANG S B, GUO S S, JIANG J J. Studies on the community characteristics of *Pseudotsuga sinensis* stand in Yangming Mountain of Hunan Province in China [J]. *Life Sci Res*, 2004, 8(2): 178–184. doi: 10.3969/j.issn.1007-7847.2004.02.017.
张少冰, 郭署生, 蒋建军. 湖南阳明山黄杉林群落的研究 [J]. *生命科学研究*, 2004, 8(2): 178–184. doi: 10.3969/j.issn.1007-7847.2004.02.017.
- [20] 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 Resource 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.
- [21] XU Q H, YU X L. Preliminary study on the characteristics of *Pseudotsuga sinensis* community in Yangmingshan, Hunan [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 2010, 37(2): 10–14. doi: 10.3969/j.issn.1002-7351.2010.02.003.
徐期瑚, 喻勋林. 湖南阳明山黄杉群落特征的初步研究 [J]. *福建林业科技*, 2010, 37(2): 10–14. doi: 10.3969/j.issn.1002-7351.2010.02.003.
- [22] LI M G, XIE S X. Study on community and population structure of *Pseudotsuga sinensis* forest in karst mountainous region of Guizhou Province [J]. *Tianjin Agric Sci*, 2015, 21(9): 150–153. doi: 10.3969/j.issn.1006-6500.2015.09.035.
李明刚, 谢双喜. 黔北喀斯特山地黄杉林群落及种群结构研究 [J]. *天津农业科学*, 2015, 21(9): 150–153. doi: 10.3969/j.issn.1006-6500.2015.09.035.
- [23] MENG G T, CHAI Y, FANG X J, et al. A preliminary study of population dynamics of *Pseudotsuga sinensis* population in northeastern Yunnan [J]. *J NW For Univ*, 2008, 23(6): 54–59.
孟广涛, 柴勇, 方向京, 等. 滇东北黄杉种群数量动态的初步研究 [J]. *西北林学院学报*, 2008, 23(6): 54–59.
- [24] LI N. Phytogeographic studies on the genus *Pseudotsuga* [J]. *Bull Bot Res*, 1993, 13(4): 404–411.
李楠. 黄杉属植物地理学的研究 [J]. *植物研究*, 1993, 13(4): 404–411.
- [25] LI W J, FENG T, ZHOU R W, et al. Potential distribution prediction of natural *Pseudotsuga sinensis* forest in Guizhou based on Maxent model [J]. *J WChina For Sci*, 2019, 48(3): 47–52. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2019.03.008.
李望军, 冯图, 周瑞伍, 等. 基于 Maxent 模型的贵州省天然黄杉林的潜在分布预测研究 [J]. *西部林业科学*, 2019, 48(3): 47–52. doi: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2019.03.008.
- [26] SUN W B, KONG F C, ZHOU Y, et al. Current status of germplasm resources of genus *Pseudotsuga* in Yunnan and the strategies on conservation and utilization [J]. *Guihaia*, 2003, 23(1): 15–18. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.01.004.
孙卫邦, 孔繁才, 周元, 等. 黄杉属植物在云南的资源现状及保护利用研究 [J]. *广西植物*, 2003, 23(1): 15–18. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2003.01.004.
- [27] HU W B. Douglas fir ecosystem protective evaluation and idea in Meitan Guizhou [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 2015, 42(1): 173–176. doi: 10.13428/j.cnki.fjlk.2015.01.037.
胡文彬. 贵州湄潭黄杉生态系统保护性评价及保护构想 [J]. *福建林业科技*, 2015, 42(1): 173–176. doi: 10.13428/j.cnki.fjlk.2015.01.037.
- [28] HE B, LI Q, CHEN Q L, et al. Altitudinal pattern of species diversity of *Pseudotsuga sinensis* community in northwestern Guizhou, China [J]. *Ecol Environ Sci*, 2021, 30(6): 1111–1120. doi: 10.16258/j.cnki.1674-

- 5906.2021.06.001.
- 何斌, 李青, 陈群利, 等. 黔西北黄杉群落物种多样性的海拔梯度格局 [J]. 生态环境学报, 2021, 30(6): 1111–1120. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2021.06.001.
- [29] FROST I, RYDIN H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests [J]. *Ecoscience*, 2000, 7(1): 38–44. doi: 10.1080/11956860.2000.11682569.
- [30] ZHANG Z X, LIU P, CAI M Z, et al. Population quantitative characteristics and dynamics of rare and endangered *Tsuga tchekiangensis* in Jiulongshan Nature Reserve of China [J]. *J Plant Ecol*, 2008, 32(5): 1146–1156. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.05.019.
- 张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 等. 九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1146–1156. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.05.019.
- [31] ZHAO Y, QI R, JIAO J, et al. The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* at the Gahai-zecha area [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(20): 7447–7457. doi: 10.5846/stxb201710201892.
- 赵阳, 齐瑞, 焦健, 等. 尕斯库勒地区紫果云杉种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(20): 7447–7457. doi: 10.5846/stxb201710201892.
- [32] JIANG Z M, HE Z S, SU H, et al. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, 38(7): 2471–2480. doi: 10.5846/stxb201704250753.
- 姜在民, 和子森, 宿昊, 等. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征 [J]. 生态学报, 2018, 38(7): 2471–2480. doi: 10.5846/stxb201704250753.
- [33] DEEVEY E S JR. Life tables for natural populations of animals [J]. *Quart Rev Biol*, 1947, 22(4): 283–314. doi: 10.1086/395888.
- [34] 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.
- [35] 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.
- [36] SMITH P G. *Quantitative Plant Ecology* [M]. Berkeley: University of California Press, 1983.
- [37] WEI X Z, HUANG H D, JIANG M X, et al. Quantitative characteristics and spatial distribution patterns of *Euptelea pleiospermum* populations in riparian zones of the Shennongjia area, central China [J]. *J Plant Ecol*, 2008, 32(4): 825–837. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.04.011.
- 魏新增, 黄汉东, 江明喜, 等. 神农架地区河岸带中领春木种群数量特征与空间分布格局 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(4): 825–837. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.04.011.
- [38] GUREVITCH J, SCHEINER S M, FOX G A. *Ecology of Plants* [M]. Sunderland: Sinauer Associates Inc, 2002.
- [39] JI Y, CAO M Y, BAI C F, et al. Population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa* in Mount Emei [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2019, 39(3): 543–551. doi: 10.7606/j.issn.1000-025.2019.03.0543.
- 吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 等. 峨眉山桫欏种群结构与动态特征 [J]. 西北植物学报, 2019, 39(3): 543–551. doi: 10.7606/j.issn.1000-025.2019.03.0543.
- [40] TIAN S N, CHEN X, LI R Y, et al. Studies on population dynamics of an endangered plant of *Pseudotsuga gaussonii* in Ningguo, Anhui Province [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2020, 28(4): 385–393. doi: 10.11926/jtsb.4177.
- 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. doi: 10.11926/jtsb.4177.
- [41] LI Z C, CHEN Y F, HONG X J, et al. Age structure and point pattern analysis of *Dacrydium pectinatum* in Bawangling, Hainan Island [J]. *Chin J Ecol*, 2015, 34(6): 1507–1515.
- 李肇晨, 陈永富, 洪小江, 等. 海南霸王岭陆均松种群年龄结构与点格局分布特征 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(6): 1507–1515.
- [42] LIU H Y, YANG N K, LI Y Y, et al. Population structure and dynamic analysis of the rare and endangered plant *Camellia iongistyla* [J]. *Plant Sci J*, 2016, 34(1): 89–98. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10089.
- 刘海燕, 杨乃坤, 李媛媛, 等. 稀有濒危植物长柱红山茶种群特征及数量动态研究 [J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 89–98. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10089.
- [43] ZHANG J, SHANGGUAN T L, DUAN Y H, et al. Age structure and dynamics of *Quercus wutaishanica* population in Lingkong Mountain of Shanxi Province, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, 25(11): 3125–3130.
- 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 等. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态 [J]. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3125–3130.
- [44] SILVERTOWN J W. *Introduction to Plant Population Ecology* [M]. London: Longman, 1982.
- [45] YI X M, ZHANG Y, JI L Z. Population structure of *Phellodendron amurense* in Changbai Mountains of northeast China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, 32(9): 2257–2262. doi: 10.13292/j.1000-4890.2013.0318.
- 易雪梅, 张悦, 姬兰柱. 长白山黄檗种群结构 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(9): 2257–2262. doi: 10.13292/j.1000-4890.2013.0318.
- [46] XIE T T, SU P X, ZHOU Z J, et al. Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert-oasis ecotone [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, 34(15): 4272–4279. doi: 10.5846/stxb201212101776.

- 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征 [J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4272–4279. doi: 10.5846/stxb201212101776.
- [47] 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.
- 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.
- [48] HUANG H X. *Pseudotsuga sinensis*, a rare tree species, is in danger of disappearing in Weining [J]. Environ Protect Technol, 1989(4): 25–26.
- 黄鹤先. 珍稀树种黄杉在威宁已面临消失的危险 [J]. 环保科技, 1989(4): 25–26.
- [49] GUO Y X, HU Y N, LI G, et al. Spatial pattern and spatial association of *Betula albosinensis* at different developmental stages at Taibai Mountain [J]. Sci Silv Sin, 2014, 50(1): 9–14. doi: 10.11707/j.1001-7488.20140102.
- 郭垚鑫, 胡有宁, 李刚, 等. 太白山红桦种群不同发育阶段的空间格局与关联性 [J]. 林业科学, 2014, 50(1): 9–14. doi: 10.11707/j.1001-7488.20140102.
- [50] LI X X, WANG Q C, CUI G F, et al. Structure and dynamic characteristics of a wild population of endangered *Abies fanjingshanensis* [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2011, 31(7): 1479–1486.
- 李晓笑, 王清春, 崔国发, 等. 濒危植物梵净山冷杉野生种群结构及动态特征 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(7): 1479–1486.
- [51] LI S F, LIU W D, SU J R, et al. Age structure and spatial distribution patterns of *Taxus yunnanensis* population in Lanping County, Yunnan Province [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2013, 33(4): 792–799. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2013.04.022.
- 李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 等. 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(4): 792–799. doi: 10.3969/j.issn.1000-4025.2013.04.022.
- [52] SCHELLNER R A, NEWELL S J, SOLBRIG O T. Studies on the population biology of the genus *Viola*. IV. Spatial pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species [J]. J Ecol, 1982, 70(1): 273–290. doi: 10.2307/2259878.
- [53] TIAN K, CHEN L, MI X C, et al. The effect of habitat filtering on tree seedling distribution in a subtropical evergreen broadleaf forest in China [J]. Chin Sci Bull, 2013, 58(34): 3561–3569. doi: 10.1360/972013-165.
- 田锴, 陈磊, 米湘成, 等. 亚热带常绿阔叶林木本植物幼苗分布格局及其对生境过滤的响应 [J]. 科学通报, 2013, 58(34): 3561–3569. doi: 10.1360/972013-165.
- [54] CONDIT R, ASHTON P S, BAKER P, et al. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species [J]. Science, 2000, 288(5470): 1414–1418. doi: 10.1126/science.288.5470.1414.
- [55] YAO B, YU J P, LIU X J, et al. Effect of seed traits on spatial aggregation of trees in a subtropical ever-green broad-leaved forest [J]. Biodiv Sci, 2015, 23(2): 157–166. doi: 10.17520/biods.2014007.
- 姚蓓, 余建平, 刘晓娟, 等. 亚热带常绿阔叶林种子性状对木本植物聚集格局的影响 [J]. 生物多样性, 2015, 23(2): 157–166. doi: 10.17520/biods.2014007.
- [56] JIANG J, DEANGELIS D L, ZHANG B, et al. Population age and initial density in a patchy environment affect the occurrence of abrupt transitions in a birth-and-death model of Taylor's law [J]. Ecol Model, 2014, 289: 59–65. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2014.06.022.
- [57] ZHANG J T, MENG D P. Spatial pattern analysis of individuals in different age-classes of *Larix principis-rupprechtii* in Luya Mountain Reserve, Shanxi, China [J]. Acta Ecol Sin, 2004, 24(1): 35–40. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2004.01.006.
- 张金屯, 孟东平. 芦芽山华北落叶松林不同龄级立木的点格局分析 [J]. 生态学报, 2004, 24(1): 35–40. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2004.01.006.
- [58] DING Y, ZANG R G, LETCHER S G, et al. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests [J]. Oikos, 2012, 121(8): 1263–1270. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19992.x.
- [59] YUAN C M, MENG G T, FANG X J, et al. Age structure and spatial distribution of the rare and endangered plant *Alcimandra cathartii* [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32(12): 3866–3872. doi: 10.5846/stxb201109101326.
- 袁春明, 孟广涛, 方向京, 等. 珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布 [J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3866–3872. doi: 10.5846/stxb201109101326.
- [60] DU H Q, TANG M P, ZHOU G M, et al. Linking species diversity with spatial scale dependence to spatial patterns using multifractal analysis [J]. Acta Ecol Sin, 2007, 27(12): 5038–5049. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.12.012.
- 杜华强, 汤孟平, 周国模, 等. 天目山物种多样性尺度依赖及其与空间格局关系的多重分形 [J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5038–5049. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.12.012.
- [61] YAN H B, HAN Y Z, YANG X Q, et al. Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of northern China [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(9): 2311–2321.
- 闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 等. 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性 [J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2311–2321.