

DOI: 10.5846/stxb201812242793

杨彪,张全建,龚旭,段晨松,张远彬.雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)种群结构与动态特征.生态学报,2020,40(4):1184-1194.

Yang B, Zhang Q J, Gong X, Duan C S, Zhang Y B. Population structure and dynamic characteristics of *Salweenia bouffordiana*. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(4): 1184-1194.

雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)种群结构与动态特征

杨 彪¹, 张全建^{2,3}, 龚 旭^{2,3}, 段晨松^{2,3}, 张远彬^{2,*}

1 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 西华师范大学, 南充 637002

2 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)是近年发现的冬麻豆属新种,是中国西南特有的珍稀濒危植物。本文以四川省新龙县境内的雅砻江冬麻豆种群为研究对象,采用常规的种群生态学调查方法,旨在通过建立种群静态生命表和绘制种群存活曲线来描述其种群结构特征,并利用种群数量动态预测和时间序列以量化种群未来发展趋势。结果表明:(1)雅砻江冬麻豆种群年龄级结构属于衰退型,动态指数显示该种群波动大、稳定性差、抗干扰能力低,对外界干扰具有较高的敏感性;(2)静态生命表显示雅砻江冬麻豆种群整体呈现出极不稳定的状态,种群存活曲线趋向于 Deevey-III 型,早期死亡率极高;(3)生存曲线表明种群具有前期薄弱,中期、后期衰退显著的特点;(4)时间序列分析显示该种群严重缺乏低龄个体,自然更新难以维持,未来仍然会继续衰退。建议尽快确定雅砻江冬麻豆种群的生物学地位,采取就地保护措施对雅砻江冬麻豆种群进行保护,以保证种群的更新和延续。

关键词:雅砻江冬麻豆;特有种;种群结构;存活曲线;生存分析;动态指数

Population structure and dynamic characteristics of *Salweenia bouffordiana*

YANG Biao¹, ZHANG Quanjian^{2,3}, GONG Xu^{2,3}, DUAN Chensong^{2,3}, ZHANG Yuanbin^{2,*}

1 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resource Conservation, China West Normal University, Ministry of Education, Nanchong 637002, China

2 Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: *Salweenia bouffordiana*, a *Salweenia* species discovered in recent years, is a rare and endangered endemic species in southwest China. Through field investigation of the *S. bouffordiana* population in Xinlong County of Sichuan Province, this paper aims to establish its static life table and draw its population survival curve to depict characteristics of the population structure and to use its population dynamic prediction and time series analysis to quantify potential population changes. The results are as follows. Firstly, the *S. bouffordiana* population is a declining population. The dynamic indices indicates that the population has high temporal variability, low stability and anti-interference ability, and highly sensitive to external interferences. Secondly, the static life table shows that the *S. bouffordiana* population is extremely unstable as a whole. Its survival curve belongs to the typical type of Deevey-III with the high mortality in the early stage. Thirdly, the survival functional curve shows that the *S. bouffordiana* population grows poorly in early age period and declines obviously in the rest. Fourthly, time series analyses indicate that the *S. bouffordiana* population is extremely short of individuals in early

基金项目:四川省重大科技专项课题(2018SZZX0035)

收稿日期:2018-12-24; 网络出版日期:2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyb@imde.ac.cn

age and could hardly sustain in natural regeneration. Its population structure would continue to decay in the future. *In situ* conservation should be introduced as soon as possible to maintain and improve its natural regeneration.

Key Words: *Salweenia bouffordiana*; endemic species; population structure; survival curve; survival analysis; dynamic index

种群应系指一个地区内同属于一个种的个体组成的群体^[1],种群结构是种群最基本的特征,是种群生态学研究的核心问题之一^[2-3]。极小种群是指地理分布狭小的种群,长期受到外界因素的干扰和压力,其数量小于防止灭绝所需的最低限度^[4],极小种群具有剩余种群少、栖息地受限、人为干扰严重和绝种风险极高的特征^[5]。目前,我国仅有 120 个极小种群被关注^[4-5],众多处于濒危状态的物种并未获得保护地位,而其作为生物多样性的重要组成,一旦灭绝将给人类带来不可估量的损失。当前,物种灭绝已是全球最严重的生态问题之一,直接威胁着人类社会的可持续发展^[6],而保护濒危物种已成为一个紧迫的保护生物学课题^[7]。中国作为世界上最大的生物多样性国家之一,保护中国最受威胁的野生植物物种比以往任何时候都更加迫切。

雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)是豆科冬麻豆属(*Salweenia*)植物新种^[8],为我国特有种,主要分布于四川省新龙县境内的雅砻江河谷干燥灌丛和砾石生境中^[8]。由于本种的分布范围极其狭窄,种群数量稀少,根据世界自然保护联盟条例^[9],有学者们将其保护等级定为极度濒危(Critically Endangered, CR)^[8],《中国生物多样性红色名录——高等植物卷》将其定为濒危(Endangered, EN)物种^[10]。由于缺乏对该物种的种群数量、种群结构等方面的研究,不利于后续关于该物种的相关保护策略的制定和行动的开展,需要对其现有种群数量、分布范围等进行调查与研究。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

雅砻江冬麻豆为常绿丛生灌木,高约 0.5—2 m,茎直立,被绒毛,与冬麻豆(*S. wardii*)的差别主要在于本种的小叶更大、瓣膜呈波浪状,主要分布于四川省新龙县境内的雅砻江河谷。本研究的研究区位于四川省甘孜藏族自治州新龙县,地理位置介于东经 99°37'—100°54'E、30°23'—31°32'N 之间,海拔 2760—3232 m,地处雅砻江中游高山峡谷地带。该区属青藏高原型季风气候,具有独特的大陆性高原季风气候的特点。根据新龙县气象站多年统计资料可知,全县平均气温为 7.5℃,极端最高温 32.7℃,极端最低温 -19.2℃,1 月均温 -2.3℃,7 月均温 15.1℃,≥10℃活动积温 1887℃,相对湿度在 40%左右,全年无霜期 114 d。研究区水量分布不均匀,降雨主要集中于每年 6 月至 9 月。植被群落主要有河谷灌丛、亚高山暗针叶林、高山松林、高山柏林、栎类林、桦木林、亚高山草甸、高山草甸等类型。

1.2 调查方法

由于雅砻江冬麻豆主要生长在雅砻江河谷地带,故沿河岸 1 km 范围随机布设调查样线 8 条,沿每条样线记录发现的雅砻江冬麻豆、干扰信息和生境信息。在有雅砻江冬麻豆种群分布的地段设置 5 m×5 m 样方做常规的种群学调查,共计调查样方 55 个。样方调查时记录样方的经纬度、海拔、坡向、坡度等因子,乔木层、灌木层和草本层的植物种类、盖度和高度等植被状况,并对雅砻江冬麻豆的种群及生长状况进行常规种群学调查,记录样方内雅砻江冬麻豆的幼苗数量、盖度、高度、冠幅和地径等参数。

1.3 计算方法

1.3.1 径级划分标准

对于木本植物尤其濒危物种而言,大多数学者认为在数量较少,较难获取其年龄的情况下,可用径级结构代替其年龄结构^[11]。本研究选择生物指标特征显著的地径结构来代替年龄结构,为分析其种群结构的精细动态,采用李清河等对荒漠珍稀灌木半日花种群的径级划分方法^[12]进行地径划分,即采用较小极差,每 1 mm

划分 1 个径级。根据地径(D)的分布状况,将地径划分为 25 个等级:Ⅰ级($3 \text{ mm} \leq D < 4 \text{ mm}$)、Ⅱ级($4 \text{ mm} \leq D < 5 \text{ mm}$)、Ⅲ级($5 \text{ mm} \leq D < 6 \text{ mm}$)、……、XXIV 级($26 \text{ mm} \leq D < 27 \text{ mm}$)和 XXV 级($D \geq 27 \text{ mm}$)。以上述划分为标准,统计每个龄级雅砻江冬麻豆个体数,并以此进行种群动态量化分析和建立种群静态生命表。

1.3.2 种群动态量化分析方法

种群动态量化采用陈晓德^[13]的量化分析方法定量描述雅砻江冬麻豆种群动态,以 Leak^[14]的划分理论作为确定种群结构类型的依据,公式如下:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\% \quad (1)$$

$$V_{pi} = \left(\frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \right) \times \sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n \quad (2)$$

式中, V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 级的个体数量变化;式(2)中 V_{pi} 为整个种群结构的数量变化动态指数(忽略外部干扰); S_n 、 S_{n+1} 分别为第 n 和 $n+1$ 级种群个体数; k 为种群大小级数量。而当考虑未来的外部干扰时, V_{pi} 还与年龄级数量(k)以及各龄级内的个体数(S_n)相关,可进一步将式(2)修正为:

$$V_{pi}' = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} S_n V_n}{\min(S_1, S_2, \dots, S_k) k \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (3)$$

$$P_{极大} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式中, V_n 、 V_{pi} 、 V_{pi}' 取正、负、零值时分别反映种群个体数量的增长、衰退和稳定的结构动态关系。其中, V_{pi} 值越大,说明种群的增长趋势越大,而 V_{pi}' 值越大,说明种群抗干扰能力越大,种群稳定性越好。仅当 P (种群对外界干扰所承担的风险概率)取值为最大时才会对种群动态 V_{pi}' 构成最大的影响。

1.3.3 种群静态生命表和生存分析方法

静态生命表又称特定时间生命表,多用于对长寿命的木本植物种群的统计研究,主要包括以下参数: A_x 是在 x 龄级内现有个体数; l_x 是在 x 龄级开始时标准化存活个体数; d_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数; q_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率; L_x 是从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的个体数; 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 为消失率(损失度)。它们之间的计算关系如下:

$$l_x = (a_x/a_0) \times 1000 \quad (5)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (6)$$

$$q_x = (d_x/l_x) \times 100\% \quad (7)$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1})/2 \quad (8)$$

$$T_x = \sum_x^{\infty} L_x \quad (9)$$

$$e_x = T_x/l_x \quad (10)$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1} \quad (11)$$

由于静态生命表是用同一时期收集的种群所有个体编制而成,雅砻江冬麻豆种群为天然种群,分析中利用不同龄级结构在空间上的差异来研究特定时间段的种群动态,难免存在系统抽样误差产生与数学假设技术不符的现象,但仍能提供有用的生态学记录^[15]。对于这种情况,在编制静态生命表时常采用匀滑技术对统计数据进行处理,本研究采用方程拟合方法进行匀滑处理^[15-17]。由于第Ⅵ龄级前的植株数存在明显异常,所以拟合采用第Ⅵ龄级及其之后的数据,以年龄级为自变量,以龄级对应的现存个体数 A_x 为因变量,经 R3.3.3 软件拟合得到方程: $y = 1473.506x^{-2.1263}$ ($R^2 = 0.7517$, $P < 0.001$)。经此拟合方程匀滑修正后得到修正后的 a_x ,然后据此编制出雅砻江冬麻豆种群的静态生命表。

为了检验种群存活状况是符合 Deevey-Ⅱ型还是 Deevey-Ⅲ型曲线,本文采用 Hett 和 Loucks 提出的数学模型对雅砻江冬麻豆种群存活曲线进行检验,即用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数方程 $N_x = N_0 x^{-b}$ 分别描述 Deevey-Ⅱ和 Deevey-Ⅲ型存活曲线^[18]。式中 N_x 、 N_0 分别代表 x 龄级内存活数和种群形成初期的个体数,即 N_x 、 N_0 为经匀滑后的个体存活数, b 为死亡率。

为了更好地分析雅砻江冬麻豆种群动态,阐明其生存规律,采用种群生存率函数($S_{(i)}$)、累计死亡率函数($F_{(i)}$)、死亡率密度函数($f_{(i)}$)和危险率函数($\lambda_{(i)}$)进行分析^[19-20]。计算公式如下:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times \cdots S_i \quad (12)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (13)$$

$$f_{(i)} = \frac{(S_{(i-1)} - S_{(i)})}{h_i} \quad (14)$$

$$\lambda_{(i)} = \frac{2(1 - S_{(i)})}{h_i(1 + S_{(i)})} \quad (15)$$

式中, S_i 为存活率,其计算公式为: $S_i = l_{x+1}/l_x$, h_i 为龄级宽度。依据这 4 个生存函数的估算值,绘制生存率曲线、累计死亡率曲线、死亡密度曲线与危险率曲线。

1.3.4 种群数量动态的时间序列预测方法

本研究采用时间序列分析中的一次移动平均法^[21]对雅砻江冬麻豆种群的年龄结构进行预测。

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (16)$$

式中, n 表示需要预测的时间(本研究为龄级时间), t 为龄级, X_k 为 k 龄级内的个体数量, $M_t^{(1)}$ 表示经过未来 n 个龄级时间后 t 龄级的种群大小。本文对未来经过 2、4、9、6、8、12、20 和 24 龄级时间后的种群各龄级的个体数量进行预测。

2 结果与分析

2.1 雅砻江冬麻豆种群分布现状和结构特征

雅砻江冬麻豆种群年龄结构呈纺锤形(图 1)。种群植株个体主要集中在第Ⅲ—XIV 龄级,即地径 5—17 mm 之间,占总植株数的 80.71%。其中,地径 8—15 mm 的植株数占总植株数的 56.85%,说明第Ⅵ—XII 龄级的植株数量充足,而地径 3—8 mm 和 >17 mm 之间的植株数分别占总植株数的 18.27% 和 14.72%,说明雅砻江冬麻豆种群缺乏低龄级和高龄级植株,且第Ⅰ—Ⅲ龄级的植株个体数占比之和不足 9%,第 XXIII—XXV 级的植株个体数占比之和不足 3%,表明种群有一定的更新能力,但更新后劲不足,甚为缺乏龄级两端处的植株,种群呈现出衰退状态。

根据调查样方幼苗数统计显示,约 53.57% 的样方中有雅砻江冬麻豆幼苗,其中以 1—5 株幼苗的居多,占总样方数的 39.29% (图 2),表明研究区内幼苗虽有分布,但其个体数量仍相当缺乏,种群更新能力低下。雅砻江冬麻豆种群整体呈现出中龄数量丰富,低龄数量缺乏,高龄数量严重不足的纺锤形结构,种群更新不良,种群年龄结构为衰退型。

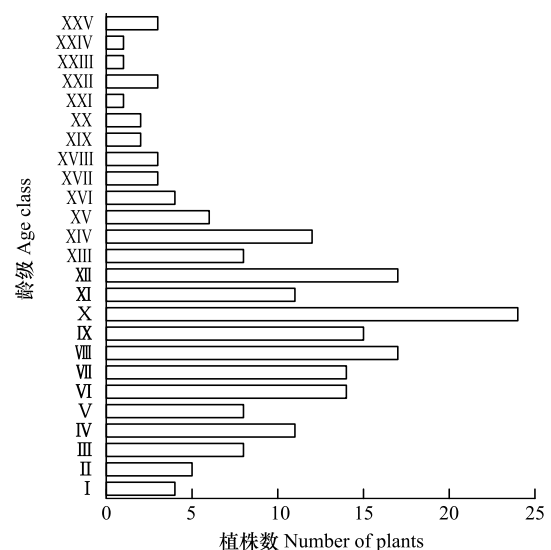


图 1 雅砻江冬麻豆种群地径结构

Fig.1 Size structure of *S. bouffordiana* population

由表 1 可知,雅砻江冬麻豆种群 V_6 、 V_{17} 、 V_{19} 、 V_{23} 均等于 0,说明第 VI—VII、XVII—XVIII、XIX—XX、XXIII—XXIV 龄级间的个体数量没有变化, V_4 、 V_8 、 V_{10} 、 V_{12} 、 V_{14} 、 V_{15} 、 V_{16} 、 V_{18} 、 V_{20} 均大于 0,说明第 IV—V、VIII—IX、X—XI、XII—XIII、XIV—XVII、XVIII—XIX、XX—XXI 龄级间的个体数量呈现增长的结构动态关系,而剩余的龄级间均呈现出个体数量减少的结构动态关系,表明种群总体呈现出“衰退—增长—衰退—增长”的往复波动性结构动态关系。进一步分析其数量动态变化指数 V_{pi} (不考虑外部干扰) 和 V_{pi}' (考虑随机干扰) 的结果显示, $V_{pi} = 0.0799$, $V_{pi}' = 0.0032$, $V_{pi} > V_{pi}'$, 虽然种群总体动态变化指数 V_{pi} 大于 0,但仅为 0.0799,且 V_{pi}' 值仅为 0.0032,均趋向于 0,表明种群波动大,种群稳定性差,抗干扰能力低。随机干扰风险极大值 $P_{极大} = 0.04$,即种群结构对随机干扰的敏感性指数为 0.04,说明雅砻江冬麻豆种群对外界随机干扰具有较高的敏感性,表明其对环境的适应力低,而且由于种群结构低龄个体更新不良,因此雅砻江冬麻豆种群应属于衰退型种群。

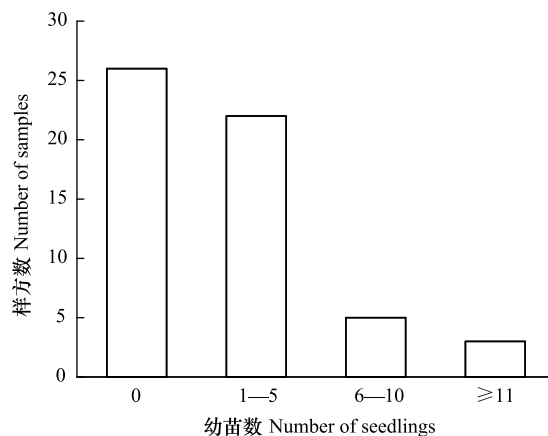


图 2 调查样方内雅砻江冬麻豆幼苗数量分布

Fig. 2 Seedling distribution of *S. bouffordiana* in samples

表 1 雅砻江冬麻豆种群个体数量变化

Table 1 Number dynamic of *S. bouffordiana* population individuals

数量变化指数 Number dynamic index	数量变化值 Number dynamic value/%	数量变化指数 Number dynamic index	数量变化值 Number dynamic value/%	数量变化指数 Number dynamic index	数量变化值 Number dynamic value/%
V_1	-20	V_9	-37.5	V_{17}	0
V_2	-37.5	V_{10}	54.17	V_{18}	33.33
V_3	-27.27	V_{11}	-35.29	V_{19}	0
V_4	27.27	V_{12}	52.94	V_{20}	50
V_5	-42.86	V_{13}	-33.33	V_{21}	-66.67
V_6	0	V_{14}	50	V_{22}	66.67
V_7	-17.65	V_{15}	33.33	V_{23}	0
V_8	11.76	V_{16}	25	V_{24}	-66.67

V_n : 种群从第 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化, V_1 为种群从第 I 到 II 龄级的个体数量变化, $V_2, \dots, V_{24}$ 以此类推 the individual number change of the population from age class n to age class $n+1$, V_1 means the individual number change of the population from age class I to age class II, the V_2 to V_{24} are calculated in the same way

2.2 雅砻江冬麻豆种群静态生命表

由雅砻江冬麻豆种群静态生命表可知,随着年龄的增大,雅砻江冬麻豆种群存活数(l_x)逐渐减小(表 2)。植株个体期望寿命(e_x)随着龄级的增加呈现出先增后减的状态,其反应了植株个体的生命期望寿命,其最小期望寿命在第 XXV 龄级处($e_x = 1$),最大期望寿命在第 XIV 龄级处($e_x = 7.667$),说明雅砻江冬麻豆种群在较高龄级阶段仍然具有较高的生命期望。种群死亡率(q_x)与消失率(K_x)反映了种群数量随着龄级增加的动态变化,雅砻江冬麻豆种群死亡率与消失率在第 XII 龄级前均随龄级增加而呈增加的状态,但在第 XII 龄级及其后出现剧烈波动,表明种群处于极不稳定状态。因此,雅砻江冬麻豆种群整体呈现出极不稳定的状态,种群发展状况差。

经 R3.3.3 软件拟合,雅砻江冬麻豆种群存活曲线的拟合方程为:

$$N_x = 186.3488e^{-0.21878x} \quad (R^2 = 0.8424, P < 0.001)$$

$$N_x = 1418.521x^{-2.10069} \quad (R^2 = 0.998, P < 0.001)$$

模型检验结果表明,两种模型的拟合结果在雅砻江冬麻豆种群中均达到了极显著水平,由于幂函数模型的 R^2 值比指数函数模型大,故认为雅砻江冬麻豆种群存活曲线更趋近于Deevey-Ⅲ型。依据Deevey的划分^[22]:Ⅰ型呈凸曲线,多数个体都能活到该物种的生理年龄,但当达到一定生理年龄时则大量死亡;Ⅱ型呈直线,说明各年龄的死亡率相等;Ⅲ型是凹曲线,早期死亡率极高。因此雅砻江冬麻豆种群具有早期死亡率极高的特点。

以龄级为横坐标,以存活数的对数为纵坐标,根据雅砻江冬麻豆种群静态生命表绘制存活曲线(图3)。由图3可知,雅砻江冬麻豆种群存活曲线在第Ⅰ到第Ⅲ龄级几乎成直线下降,进入第Ⅳ龄级后,逐渐趋缓,且变化率在第ⅩⅤ、ⅩⅥ、ⅩⅨ龄级处和第ⅩⅩⅡ龄级及其之后均为0,同时自第ⅩⅩⅠ龄级之后存活数的对数值也均为0,表明雅砻江冬麻豆种群低龄级死亡率高,中龄级植株存活率相对较高,当种群进入第ⅩⅤ、ⅩⅥ、ⅩⅨ龄级及第ⅩⅩⅠ龄级之后大部分植株会较快死亡。在存活曲线方面,雅砻江冬麻豆种群与濒危物种鹅掌楸、矮牡牡丹、裂叶沙参、木根麦冬、长喙毛茛泽泻种群的研究结果一致^[23],均为Deevey-Ⅲ型,高死亡率集中在低龄阶段,具有生殖能力的成年个体少。

表2 雅砻江冬麻豆种群静态生命表

Table 2 Static life table of *S. bouffordiana* population

龄级 Age class	地径(D) Interval/mm	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	3 mm $\leq$ D < 4 mm	4	1474	1000	6.908	771	0.771	615	1021	1.021	1.474
II	4 mm $\leq$ D < 5 mm	5	338	229	5.434	132	0.576	163	406	1.773	0.859
III	5 mm $\leq$ D < 6 mm	8	143	97	4.575	45	0.464	75	243	2.505	0.624
IV	6 mm $\leq$ D < 7 mm	11	77	52	3.951	19	0.365	43	168	3.231	0.454
V	7 mm $\leq$ D < 8 mm	8	48	33	3.497	11	0.333	28	125	3.788	0.406
VI	8 mm $\leq$ D < 9 mm	14	33	22	3.091	6	0.273	19	97	4.409	0.318
VII	9 mm $\leq$ D < 10 mm	14	24	16	2.773	4	0.25	14	78	4.875	0.288
VIII	10 mm $\leq$ D < 11 mm	17	18	12	2.485	3	0.25	11	64	5.333	0.288
IX	11 mm $\leq$ D < 12 mm	15	14	9	2.197	2	0.222	8	53	5.889	0.251
X	12 mm $\leq$ D < 13 mm	24	11	7	1.946	1	0.143	7	45	6.429	0.154
XI	13 mm $\leq$ D < 14 mm	11	9	6	1.792	1	0.167	6	38	6.333	0.183
XII	14 mm $\leq$ D < 15 mm	17	7	5	1.609	1	0.2	5	32	6.4	0.223
XIII	15 mm $\leq$ D < 16 mm	8	6	4	1.386	1	0.25	4	27	6.75	0.287
XIV	16 mm $\leq$ D < 17 mm	12	5	3	1.099	0	0	3	23	7.667	0
XV	17 mm $\leq$ D < 18 mm	6	5	3	1.099	0	0	3	20	6.667	0
XVI	18 mm $\leq$ D < 19 mm	4	4	3	1.099	0	0	3	17	5.667	0
XVII	19 mm $\leq$ D < 20 mm	3	4	3	1.099	1	0.333	3	14	4.667	0.406
XVIII	20 mm $\leq$ D < 21 mm	3	3	2	0.693	0	0	2	11	5.5	0
XIX	21 mm $\leq$ D < 22 mm	2	3	2	0.693	0	0	2	9	4.5	0
XX	22 mm $\leq$ D < 23 mm	2	3	2	0.693	1	0.5	2	7	3.5	0.693
XXI	23 mm $\leq$ D < 24 mm	1	2	1	0	0	0	1	5	5	0
XXII	24 mm $\leq$ D < 25 mm	3	2	1	0	0	0	1	4	4	0
XXIII	25 mm $\leq$ D < 26 mm	1	2	1	0	0	0	1	3	3	0
XXIV	26 mm $\leq$ D < 27 mm	1	2	1	0	0	0	1	2	2	0
XXV	D $\geq$ 27 mm	3	2	1	0	1	1	1	1	1	0

A_x : x 龄级内现有个体数 individual number of age class x ; a_x : A_x 匀滑后 x 龄级内的存活个体数 the revised data of A_x ; l_x : x 龄级开始时标准化存活个体数 the standardized number of surviving individuals of age class x ; $\ln l_x$: l_x 的自然对数 the natural logarithm of l_x ; d_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡数 the standardized number of death individuals from age class x to age class $x+1$; q_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率 mortality from age class x to age class $x+1$; L_x : 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活个体数 the number of surviving individuals from age class x to age class $x+1$; T_x : 从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数 the total individuals number of age class x and age classes elder than x ; e_x : 进入 x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命 life expectancy or average life expectancy of individuals in the age class x ; K_x : 消失率 disappearance rate

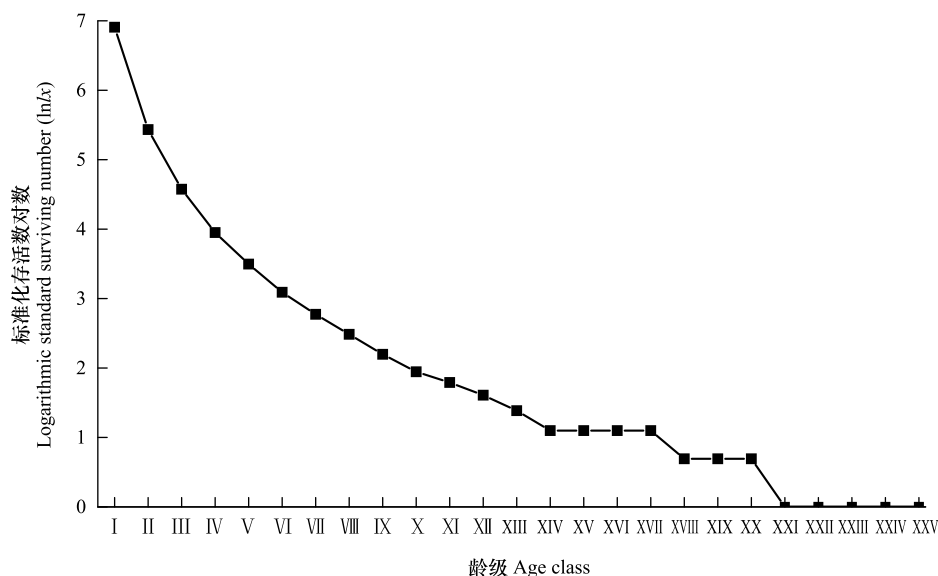


图3 雅砻江冬麻豆种群的存活曲线

Fig.3 Survival curve of *S. bouffordiana* population

2.3 雅砻江冬麻豆种群生存

由图4可知,雅砻江冬麻豆种群的生存率随龄级增大表现出先急剧减小而后趋缓的状态,累计死亡率呈现出先快速递增而后趋缓的态势,二者互补,但种群生存率远小于累计死亡率,表明种群处于衰退状态。生存率曲线和累计死亡率曲线在前3个龄级呈现出急剧升降变化,在第V龄级后逐渐趋缓,这可能和种群在低龄级的高死亡率有关,大量低龄级个体死亡,种群呈现衰退特征。在第VI龄级处,种群生存率为0.016,累计死亡率为0.984,种群已进入衰退期,表明雅砻江冬麻豆种群在生存早期已处于衰退状态。

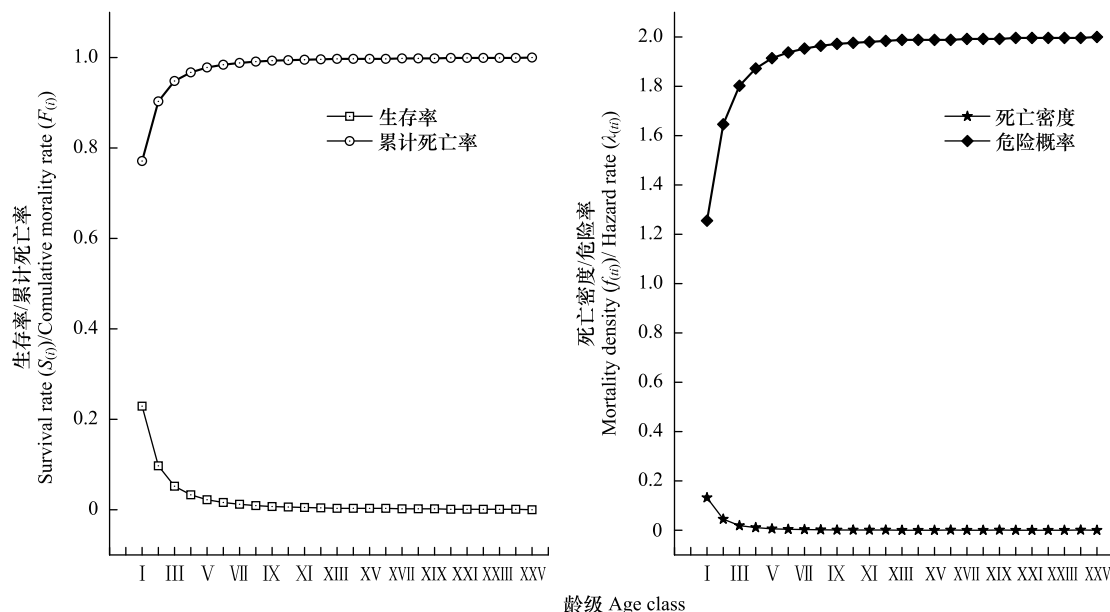


图4 雅砻江冬麻豆种群生存率、累计死亡率、死亡密度和危险率函数曲线

Fig.4 Survival rate, cumulative mortality rate, mortality density and hazard rate functional curves of *S. bouffordiana* population

种群死亡密度曲线和危险概率曲线与其生存率和累计死亡率变化趋势相似,均在前 3 个龄级急剧变化,但种群危险概率曲线一直显著大于死亡密度曲线,在进入第Ⅳ龄级后均变化趋缓,其中危险概率曲线的整体变化更显著,死亡密度曲线在第 XXV 龄级达到最小值(0),危险概率曲线在第 XXV 龄级达到最大值(2)。由 4 个生存函数曲线表明,雅砻江冬麻豆种群具有前期薄弱,中期、后期衰退显著的特点,种群生存力较低,处于衰退状态。

2.4 雅砻江冬麻豆种群数量的时间序列

雅砻江冬麻豆种群数量动态变化的时间序列预测是以其种群各龄级株数为原始数据,按照一次移动平均法预测出各龄级在未来 2、4、6、8、12、20 和 24 个龄级时间后的个体数。从表 3 分析可知,经历 2、4、6 个龄级时间,种群从第Ⅻ龄级开始之后均有不同程度的增加,经过 8 和 12 个龄级时间,从第Ⅻ龄级开始减少,而后趋于稳定,说明一旦过了一定的生理年龄,雅砻江冬麻豆种群就开始逐渐走向衰退。种群前期,在第Ⅵ龄级经过 2、4 和 6 个龄级时间后个体数分别下降了 21.43%、28.57%和 42.86%;种群前中期,在第Ⅺ龄级经过 2、4、6 和 8 个龄级时间后个体数下降了 16.67%、25.00%、37.50%和 41.67%;而种群中期,在第Ⅻ龄级经过 12 个龄级时间后个体数下降了 29.41%。表明雅砻江冬麻豆种群严重缺乏低龄个体。综合其整个发展趋势来看,雅砻江冬麻豆种群正常更新难以维持,未来仍然会继续衰退。

表 3 雅砻江冬麻豆种群动态变化的时间序列分析

Table 3 Time sequence analysis of age structure of *S. bouffordiana* population

龄级 Age class	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	$M_{12}^{(1)}$	$M_{20}^{(1)}$	$M_{24}^{(1)}$
I	4							
II	5	5						
III	8	7						
IV	11	10	7					
V	8	10	8					
VI	14	11	10	8				
VII	14	14	12	10				
VIII	17	16	13	12	10			
IX	15	16	15	13	12			
X	24	20	18	15	14			
XI	11	18	17	16	14			
XII	17	14	17	16	15	12		
XIII	8	13	15	15	15	13		
XIV	12	10	12	15	15	13		
XV	6	9	11	13	14	13		
XVI	4	5	8	10	12	13		
XVII	3	4	6	8	11	12		
XVIII	3	3	4	6	8	11		
XIX	2	3	3	5	7	10		
XX	2	2	3	3	5	9	9	
XXI	1	2	2	3	4	8	9	
XXII	3	2	2	2	3	6	9	
XXIII	1	2	2	2	2	5	9	
XXIV	1	1	2	2	2	4	8	8
XXV	3	2	2	2	2	3	8	8

$M_t^{(1)}$: 经过 2、4、6、8、12、20 和 24 龄级时间后 t 龄级的种群大小 the population size of age class t after the time of 2, 4, 6, 8, 12, 20, 24 age class; (1): 移动平均法中的一次移动平均法标识 the mark of one-time moving average in moving average method

3 讨论

植物种群结构特征能够体现种群内个体的发展过程,其径级结构能很好地反应种群动态变化^[24]。生命表是判断植物种群发展趋势的重要指标之一,对植物种群的生命表和存活曲线的分析可以反映种群现实状况、展现植物种群与环境的竞争关系,对珍稀濒危植物的保护和利用具有重要意义^[25]。本研究得出雅砻江冬麻豆种群年龄结构为纺锤形衰退型,动态指数显示种群波动大、稳定性差、抗干扰能力低,且其对生存环境适应力低、具有较高的敏感性。静态生命表显示雅砻江冬麻豆种群整体呈现出极不稳定的状态,种群发展状况差。其存活曲线为 Deevey-Ⅲ型,早期死亡率极高。生存函数曲线表明雅砻江冬麻豆种群具有前期薄弱,中期、后期衰退显著的特点,种群生存力较低,处于衰退状态。时间序列分析显示雅砻江冬麻豆种群严重缺乏低龄个体,种群正常更新难以维持,未来仍然会继续衰退。因此,雅砻江冬麻豆种群为衰退种群,急需进一步弄清雅砻江冬麻豆种群的衰退原因和衰退程度,也需对雅砻江冬麻豆种群进行生物化学与分子生物学、生态学和地理学等方面的综合研究。

通过对极小种群梓叶槭 (*Acer catalpifolium*)^[26]、多脉铁木 (*Ostrya multinervis*)^[27]、广西青梅 (*Vatica guangxiensis*)^[28]、海南风吹楠 (*Horsfieldia hainanensis*)^[29]、圆叶玉兰 (*Magnolia sinensis*)^[30]、馨香木兰 (*Magnolia odoratissima*)^[31]、大树杜鹃 (*Rhododendron protistum* var. *giganteum*)^[32]、单性木兰 (*Kmeria septentrionalis*)^[33]、伯乐树 (*Bretschneidera sinensis*)^[34] 和雅砻江冬麻豆种群的种群结构与动态特征比较发现 (表 4): (1) 从龄级结构上看,梓叶槭、大树杜鹃、伯乐树与雅砻江冬麻豆种群均呈现出衰退型; (2) 从存活曲线上看,多脉铁木、广西青梅、大树杜鹃、单性木兰与雅砻江冬麻豆种群均为 Deevey-Ⅲ型,而梓叶槭、海南风吹楠种群为 Deevey-Ⅱ型 (除馨香木兰种群为 Deevey-Ⅰ型外),这与张文辉等对十种濒危植物种群总结出来的存活曲线结论基本一致^[23]; (3) 从种群动态指数上看,梓叶槭和多脉铁木为增长型,而雅砻江冬麻豆种群均为衰退型; (4) 对种群关键威胁因素进行分析,表明种群均与种子问题或者幼苗问题有关,而外因与干扰、立地环境和竞争有关。所以,这些极小种群和雅砻江冬麻豆种群均表现出脆弱性高的共性。

表 4 极小种群和雅砻江冬麻豆的种群结构与动态特征比较分析

Table 4 The comparison in population structures and dynamic characteristics between extremely small populations and *S. bouffordiana* population

物种 Species	龄级结构 Age structure	存活曲线 Survival curve	种群动态指数 Dynamic index	关键威胁因素 Key threatening factors
雅砻江冬麻豆 (<i>Salweenia bouffordiana</i>)	纺锤形衰退型	Deevey-Ⅲ型	衰退型	幼苗少;立地环境差
梓叶槭 (<i>Acer catalpifolium</i>)	纺锤形衰退型	Deevey-Ⅱ型	增长型	结实少,种子败育率高;干扰强
多脉铁木 (<i>Ostrya multinervis</i>)	纺锤形稳定型	Deevey-Ⅲ型	增长型	种子品质差;立地环境恶劣
广西青梅 (<i>Vatica guangxiensis</i>)	“倒 J 型”增长型	Deevey-Ⅲ型	—	幼苗生长期死亡率高;竞争
海南风吹楠 (<i>Horsfieldia hainanensis</i>)	“倒 J 型”增长型	Deevey-Ⅱ型	—	幼苗→幼树转化率极低;光环境
圆叶玉兰 (<i>Magnolia sinensis</i>)	“倒 J 型”增长型	—	—	有效种子量少,幼苗不足;生境条件恶劣
馨香木兰 (<i>Magnolia odoratissima</i>)	不完整,菱形结构	Deevey-Ⅰ型	—	种子假种皮抑制萌发;过度人为干扰
大树杜鹃(<i>Rhododendron protistum</i> var. <i>giganteum</i>)	反“J”型稳定型/“J”型衰退型	Deevey-Ⅲ型	—	幼苗→幼树转化率低;自然干扰
单性木兰 (<i>Kmeria septentrionalis</i>)	非典型金字塔型稳定型	Deevey-Ⅲ型	—	种子→幼苗存在严重障碍;生存环境恶劣
伯乐树 (<i>Bretschneidera sinensis</i>)	结构不完整,呈纺锤形衰退型	—	—	幼苗死亡率高;自然灾害和人为干扰

根据种群结构与动态特征比较分析表明,雅砻江冬麻豆种群与极小种群存在多方面的相似,但其生物学地位却存在差距。确定濒危植物种群的生物学地位是植物保护工作的第一步^[35],而雅砻江冬麻豆种群的生物学地位还未引起足够的重视。任何特有种都可能受到其有限分布的威胁^[36],种群灭绝的概率与其种群大小呈负相关^[35]。雅砻江冬麻豆属于小种群,为衰退型结构,种群更新后劲乏力,生存力较低,且已处于濒危状态,面临灭绝的可能。研究发现,人类活动是造成物种濒危的首要因素^[35],而人类活动无处不在,随着人类活动的不断扩张,雅砻江冬麻豆种群的生存将面临着更为严峻的形势。因此,需要相关部门加快对雅砻江冬麻豆的研究步伐和尽快确定其生物学地位并对其进行定级,确保其得到有效保护。

就地保护是濒危植物解危的主要措施^[23],其能使保护植物避免诸多外界干扰。本文建议对雅砻江冬麻豆种群进行就地保护,在雅砻江冬麻豆集中分布的区域设立野外保护小区,使其拥有一个修养生息的生存空间,每个保护小区必须针对所保护的物种特点制定相应的保护管理办法,加强保护点原生境的保护管理力度,加强巡护、监管,严禁盗伐、开荒、放牧、火烧、种植等改变原生境生态的行为,严格保护原生境,防止人为干扰、自然灾害、兽类侵害的发生,保障原生种群的稳定和逐步繁衍壮大。

雅砻江冬麻豆种群年龄结构呈纺锤形衰退型结构、存活曲线为 Deevey-Ⅲ型、动态指数显示为衰退型、对外界干扰具有较高的敏感性,属于亟需进行生物学定位的濒危物种。使物种出现敏感性的不稳定环境因素是造成物种陷入危机的主要原因,甚至可能会引起濒危物种的灭绝,所以保护雅砻江冬麻豆幼苗定居和存活以及为其营造稳定的生存环境是维持雅砻江冬麻豆种群存续和稳定的重要措施。

参考文献 (References):

- [1] 丁岩钦. 昆虫种群数学生态学原理与应用. 北京: 科学出版社, 1980: 2.
- [2] 张志祥, 刘鹏, 蔡妙珍, 康华靖, 廖承川, 刘春生, 楼中华. 九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1146-1156.
- [3] 张婕, 上官铁梁, 段毅豪, 郭微, 刘卫华, 郭东罡. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [4] Ren H, Zhang Q M, Lu H F, Liu H X, Guo Q F, Wang J, Jian S G, Bao H O. Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *Ambio*, 2012, 41(8): 913-917.
- [5] Ma Y P, Chen G, Grumbine R E, Dao Z L, Sun W B, Guo H J. Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Biodiversity and Conservation*, 2013, 22(3): 803-809.
- [6] Pimm S L, Jenkins C N, Abell R, Brooks T M, Gittleman J L, Joppa L N, Raven P H, Roberts C M, Sexton J O. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 2014, 344(6187): 1246752.
- [7] Lindborg R, Ehrlén J. Evaluating the extinction risk of a perennial herb: demographic data versus historical records. *Conservation Biology*, 2002, 16(3): 683-690.
- [8] Yue X K, Yue J P, Yang L E, Li Z M, Sun H. Systematics of the genus *Salweenia* (Leguminosae) from Southwest China with discovery of a second species. *Taxon*, 2011, 60(5): 1366-1374.
- [9] IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria Version 3.1. Prepared by the IUCN Species Survival Commission. Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2001.
- [10] 覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 赵莉娜, 于胜祥, 刘慧圆, 刘博, 严岳鸿, 向建英, 夏念和, 彭华, 李振宇, 张志翔, 何兴金, 尹林克, 林余霖, 刘全儒, 侯元同, 刘演, 刘启新, 曹伟, 李建强, 陈世龙, 金效华, 高天刚, 陈文俐, 马海英, 耿玉英, 金孝锋, 常朝阳, 蒋宏, 蔡蕾, 臧春鑫, 武建勇, 叶建飞, 赖阳均, 刘冰, 林秦文, 薛纳新. 中国高等植物受威胁物种名录. 生物多样性, 2017, 25(7): 696-744.
- [11] 何亚平, 费世民, 蒋俊明, 陈秀明, 张旭东, 何飞. 不同龄级划分方法对种群存活分析的影响——以水灾迹地油松和华山松种群生存分析为例. 植物生态学报, 2008, 32(2): 448-455.
- [12] 李清河, 高婷婷, 李慧卿, 赵英铭, 辛智鸣. 荒漠珍稀灌木半日花种群数量动态的谱分析. 武汉植物学研究, 2009, 27(2): 171-175.
- [13] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [14] Leak W B. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. *Ecology*, 1975, 56(6): 1451-1454.
- [15] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 张海娜, 李善家. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征. 生态学报, 2014, 34(15): 4272-4279.
- [16] 刘建泉, 杨建红. 祁连圆柏种群结构和生活史分析. 干旱区资源与环境, 2015, 29(7): 140-144.

- [17] 刘忠权, 董合干, 梁巧玲, 陈卫民. 孑遗植物新疆野苹果种群生命表与生存分析. 干旱区资源与环境, 2016, 30(10): 98-103.
- [18] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [19] 冯士雍. 生存分析(I). 数学的实践与认识, 1982, (3): 72-80.
- [20] 杨凤翔, 王顺庆, 徐海根, 李邦庆. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [21] 肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 2004, 28(2): 252-257.
- [22] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992: 10-23.
- [23] 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. 生态学报, 2002, 22(9): 1512-1520.
- [24] Arista M. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. Forest Ecology and Management, 1995, 74(1/3): 81-89.
- [25] 杨小林, 王秋菊, 兰小中, 李春燕. 濒危植物大花黄牡丹(*Paeonia ludlowii*) 种群数量动态. 生态学报, 2007, 27(3): 1242-1247.
- [26] 许恒, 刘艳红. 极小种群群叶槭种群结构及动态特征. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2019, 43(2): 47-54.
- [27] 吴世斌, 库伟鹏, 周小荣, 周海伟, 纪美芬, 吴家森. 浙江省极小种群多脉铁木年龄结构与动态. 浙江农业科学, 2018, 59(8): 1381-1384.
- [28] 蒋迎红, 申文辉, 谭长强, 项文化, 彭玉华, 潘光波. 极小种群广西青梅种群结构、动态分析及保护策略. 生态科学, 2016, 35(6): 67-72.
- [29] 蒋迎红, 项文化, 何应会, 蒋焱, 林建勇, 黄荣林. 极小种群海南风吹楠种群的数量特征及动态. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(8): 66-71, 80.
- [30] 曾洪. 极小种群野生植物圆叶玉兰种群生态学研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2016: 37, 39-40.
- [31] 徐加汉, 司马永康, 徐涛, 猫玉白, 余鸿. 极小种群野生植物馨香木兰的种群结构及动态. 西部林业科学, 2016, 45(2): 35-40, 51.
- [32] 吴富勤. 极小种群野生植物大树杜鹃的保护生物学研究[D]. 昆明: 云南大学, 2015: 24-26, 88.
- [33] 张启伟, 林燕芳, 覃文更, 韦国富, 刘燕华, 唐绍清. 濒危植物单性木兰种群径级结构和生命表分析. 广西植物, 2013, 33(3): 291-294.
- [34] 曾庆昌, 缪绅裕, 唐志信, 邓冬梅, 李春波, 陶文琴. 广东连州田心梅树冲伯乐树种群及其生境特征. 西部林业科学, 2014, 43(5): 68-75.
- [35] Schemske D W, Husband B C, Ruckelshaus M H, Goodwillie C, Parker I M, Bishop J G. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. Ecology, 1994, 75(3): 584-606.
- [36] Menges E S. Population viability analysis for an endangered plant. Conservation Biology, 1990, 4(1): 52-62.