

DOI: 10.5846/stxb202005291400

吴其超, 臧凤岐, 李呈呈, 马燕, 高燕, 郑勇奇, 臧德奎. 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征. 生态学报, 2021, 41(12): 5016-5025.

Wu Q C, Zang F Q, Li C C, Ma Y, Gao Y, Zheng Y Q, Zang D K. Population structure and dynamics of endangered *Populus wulianensis*. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 5016-5025.

濒危树种五莲杨种群结构与动态特征

吴其超¹, 臧凤岐², 李呈呈¹, 马燕¹, 高燕³, 郑勇奇², 臧德奎^{1,*}

¹ 山东农业大学林学院, 黄河下游国家林业局林业重点实验室, 泰安 271018

² 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林木遗传育种重点实验室, 国家林业局森林培育重点实验室, 北京 100091

³ 烟台昆嵛山林场, 烟台 264112

摘要:五莲杨(*Populus wulianensis*)为山东特有种,属于极小种群野生植物。以昆嵛山国家级自然保护区内的五莲杨种群为研究对象,旨在通过建立静态生命表,绘制种群存活曲线来描述其种群的结构特征,使用4个生存函数进行种群的生存分析,运用数量动态指数定量描述种群的数量动态特征,并采用谱分析方法揭示种群年龄结构更替过程的周期性和结构的波动性。结果表明:(1)五莲杨种群龄级结构呈基部极宽顶部狭窄的金字塔形,种群存活曲线趋近于Deevey-Ⅲ型,幼龄个体数量丰富但存活率极低,种群增长性低;(2)死亡率和消失率曲线呈现“降低-增长-降低-增长”的复杂动态变化,种群在Ⅰ龄级死亡率最高;(3)生存分析表明该种群生存力低,具有前期锐减,中期和后期衰退的特点,呈现衰退特征;(4)种群数量动态指数显示种群呈增长趋势,但种群稳定性差且抗干扰能力弱;(5)谱分析表明该种群除受到基波影响外还受到个别小周期波动的显著影响。繁殖策略、有限的空间和资源是限制五莲杨种群增长的主要因素。建议对五莲杨种群进行原地保护的同时,通过输入实生苗防止种群在多个世代后因无性繁殖而导致抗性和遗传多样性降低。

关键词:五莲杨;种群结构;静态生命表;存活曲线;生存分析

Population structure and dynamics of endangered *Populus wulianensis*

WU Qichao¹, ZANG Fengqi², LI Chengcheng¹, MA Yan¹, GAO Yan³, ZHENG Yongqi², ZANG Dekui^{1,*}

¹ Key Laboratory of State Forestry Administration for Silviculture of the Lower Yellow River, Forestry College, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

² State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Laboratory of Forest Silviculture and Tree Cultivation, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

³ Yantai Kunyu Mountain Forest Farm, Yantai 264112, China

Abstract: *Populus wulianensis*, a wild plant species with extremely small population, is endangered and endemic in Shandong Province, China. In this study, the structural characteristics of *P. wulianensis* population distributed in Kunyu Mountain National Nature Reserve was investigated by establishing a static life table and drawing population survival curves. Four survival functions, number dynamic index, and the spectral analysis were used to describe survival status, population dynamics and the periodicity and structural volatility of the population-age-structure replacement process of *P. wulianensis*, respectively. The results are as follows. Firstly, the age-class structure of *P. wulianensis* population was a pyramid type with a very wide base and a narrow top. Its population survival curve appeared as Deevey-Ⅲ type. The number of young individuals was abundant but the survival rate was at an extremely low level. The population growth rate was very low. Secondly, the tendency of mortality and vanish curves was decrease-increase-decrease-increase, which showed the mortality

基金项目:山东省农业良种工程项目(2019LZGC01802)

收稿日期:2020-05-29; 网络出版日期:2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zangdk@sdau.edu.cn

rate of *P. wulianensis* population was the highest at age class I. Thirdly, its survival analysis revealed that *P. wulianensis* population was at an extremely low viability level in the whole life cycle with the characteristics of a sharp decrease in the early stage and decline in the middle and late stages. Fourthly, although population dynamic index suggested that the population was increasing, its population stability was poor and the anti-interference ability was weak. Fifthly, spectral analysis demonstrated that the population was not only affected by the fundamental wave but also significantly affected by some separated small periodic fluctuations. Reproduction strategy, limited space and resource conditions are the major factors limited the growth of *P. wulianensis* population. Given these, in situ conservation should be introduced and seedlings importation is also recommended so as to avoid the population from decreasing resistance and genetic diversity due to asexual reproduction after multiple generations.

Key Words: *Populus wulianensis*; population structure; static life table; survival curve; subsistence analysis

种群结构与动态是种群的重要属性,是种群生态学研究的核心内容之一^[1-2]。基于静态生命表所构建的种群存活曲线和引入的生存函数既能反映种群目前的生存状态,又能揭示研究物种与环境的适合度^[3-5]。种群动态量化分析能够较好地预测种群动态变化趋势^[6-7]。谱分析方法可以揭示种群周期性波动的数量特征^[8]。近几十年来,濒危物种的研究和保护受到了全世界的广泛关注^[9-10]。采用上述方法揭示濒危树种的种群结构与动态特征,探讨导致物种濒危的机制,对濒危植物种群及群落的保护和管理具有重要意义。

五莲杨(*Populus wulianensis*)为杨柳科(*Salicaceae*)杨属(*Populus*)落叶乔木,仅分布于山东的昆崙山、招虎山和九仙山,生境狭窄,个体数量少,为极小种群野生植物^[11]。目前,关于五莲杨的研究仅在组织快繁体系的建立及试管苗玻璃化防治^[12]、叶绿体基因组序列^[13]等方面有报道。关于该濒危树种的种群结构与数量动态特征尚不清楚。该研究内容的缺失不利于有针对性地开展濒危树种五莲杨的科学保护和管理。前期调查表明,昆崙山国家级自然保护区内的五莲杨种群数量占该树种全部成年个体数量的92%以上,且群落保存相对完整,受人为干扰少。以该保护区内的五莲杨为研究对象,运用静态生命表和生存分析理论,结合数量动态指数和谱分析方法定量分析五莲杨种群结构与数量动态特征。以期制定科学的保护策略提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

昆崙山位于山东半岛东部,地理坐标为121°37'0"—121°51'0"E,37°12'20"—37°18'50"N,属长白山系、崂山山脉,地层为晚元古代胶东群第二岩组和新生代第四纪冲洪积物,主峰泰礴顶海拔923m。气候属于暖温带季风气候,受太平洋暖湿气流和西伯利亚干冷气流控制,四季分明、雨热同期。年均气温11.9℃,年均降水量984.4mm,年均相对湿度71%,无霜期200d左右。土壤以棕壤为主,质地多为砂壤质,有机质及养分含量较高,pH值在4.5—5.5之间,呈酸性或微酸性。五莲杨集中分布于核心区的沟谷地带,地理坐标为121°45'28.19"—121°45'61.98"E,37°16'38.51"—37°16'49.86"N,海拔188—308m。群落内乔木层除五莲杨(*Populus wulianensis*)外,主要有赤松(*Pinus densiflora*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)和栗(*Castanea mollissima*),灌木主要有小米空木(*Stephanandra incisa*)、三桠乌药(*Lindera obtusiloba*)、郁李(*Cerasus japonica*)、辽东水蜡树(*Ligustrum obtusifolium* subsp. *suave*)、小花扁担杆(*Grewia biloba* var. *parviflora*)、花木蓝(*Indigofera kirilowii*),藤本植物有菝葜(*Smilax china*)、华东菝葜(*S. sieboldii*)等,草本层有大披针藎草(*Carex lanceolata*)、蕨(*Pteridium aquilinum* var. *Latiusculum*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与调查方法

设置样地15个,样地大小为20m×20m,总样地面积6000m²。对样地内胸径(DBH)≥5cm的五莲杨进行每木检尺,记录胸径、株高、冠幅等指标,并统计胸径<5cm个体数量。对样地进行定位,记录每个样地的海

拔、坡向、坡度和林分郁闭度等生境因子。

1.2.2 径级划分标准

采用空间代替时间的方法,以胸径或株高作为龄级的划分标准来分析濒危树种的种群动态变化规律得到大多数学者的认可^[14-15]。根据样地调查数据和五莲杨的生活史特点,将其划分为 9 个龄级: I (DBH<5cm)、II (5cm≤DBH<10cm)、III (10cm≤DBH<15cm)、IV (15cm≤DBH<20cm)、V (20cm≤DBH<25cm)、VI (25cm≤DBH<30cm)、VII (30cm≤DBH<35cm)、VIII (35cm≤DBH<40cm) 和 IX (40≤DBH)。统计每个龄级内的个体数量,编制静态生命表,分析其种群动态变化。根据五莲杨的生长发育特点,9 个龄级可以归为 5 个阶段:幼龄(I 龄级)、低龄(II—III 龄级)、中龄(IV—V 龄级)、高龄(VI—VII 龄级)和老龄(VIII—IX 龄级)。

1.2.3 种群动态量化方法

种群动态量化方法参考陈晓德的种群与群落结构动态量化分析方法^[16-17]:

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

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

式中, V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 级的个体数量变化; V_{pi} 为在忽略外部干扰情况下整个种群结构的数量变化动态指数; S_n 为第 n 级种群个体数; S_{n+1} 为第 $n+1$ 级种群个数, k 为种群年龄级数量。

在考虑未来外部干扰的条件下, V_{pi} 与年龄级数量(k)以及各龄级内的个体数(S_n)有关,因此,可将公式(2)修正为:

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

$$P_{\text{极大}} = \frac{1}{K \text{Min}(S_1, S_2, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式中, V_n 、 V_{pi} 、 V'_{pi} 取正、零、负值时分别反映种群个体数量的增长、稳定和衰退的结构动态关系。当 P 为最大值时,才会对种群动态 V'_{pi} 构成最大影响。

1.2.4 种群静态生命表建立与存活曲线的分析方法

静态生命表的编制遵循以下计算关系式^[8,18]:

$$l_x = \left(\frac{a_x}{a_0} \right) \times 1000 \quad (5)$$

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

$$q_x = \left(\frac{d_x}{l_x} \right) \times 100\% \quad (7)$$

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

$$T_x = \sum_x L_x \quad (9)$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (10)$$

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

$$S_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \quad (12)$$

式中, a_x 为匀滑后 x 龄级内的存活个体数; l_x 为第 x 龄级开始时标准化存活个数; d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级期间的

标准化死亡数; q_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间死亡率; L_x 为第 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间仍存活的个体或区间寿命; T_x 为第 x 龄级到超过第 x 龄级的个体总数; e_x 为进入第 x 龄级个体的声明期望或平均期望寿命; K_x 为消失率(损失度); S_x 为存活率。由于静态生命表反映的是特定时间下多个世代重叠的年龄动态^[4,19],因而编制过程中出现死亡率为负的情况不符合静态生命表编制的假设。故采用匀滑技术对 x 龄级内现有个体数 A_x 进行处理,得到修正匀滑后 x 龄级内的存活个体数 a_x ^[8,20]。

以龄级为横坐标,标准化存活数对数 $\ln l_x$ 、死亡率 q_x 和消失率 K_x 为纵坐标,分别绘制种群存活曲线、死亡率和消失率曲线。采用 Hett 和 Loucks 提出的数学模型检验昆崙山五莲杨种群存活状况符合哪种类型曲线(Deevey-II 型和 Deevey-III 型曲线)^[21-22]。描述方程分别如下:

$$N_x = N_0 e^{-bx} \quad (13)$$

$$N_x = N_0 x^{-b} \quad (14)$$

式中, N_x 为匀滑后 x 龄级内存活数, N_0 为种群形成初期的个体存活数, b 为死亡率。

1.2.5 生存分析方法

引入生存率函数 $S_{(i)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡密度函数 $f_{(i)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(i)}$ 进行种群的生存分析^[23-24]:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots S_i \quad (15)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (16)$$

$$f_{(i)} = \frac{S_{i-1} - S_i}{h_i} \quad (17)$$

$$\lambda_{(i)} = \frac{2(1 - S_i)}{[h_i(1 + S_i)]} \quad (18)$$

式中, S_i 为存活率, h_i 为龄级宽度。根据 4 个生存函数绘制生存率曲线、累计死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。

1.2.6 谱分析方法

谱分析方法可以用来研究林木种群年龄结构更替过程的周期性和结构的波动性^[14-15],为 Fourier 级的展开,可以写成以下正弦波的形式:

$$N_t = A_0 + \sum_{k=1}^p A_k \sin(\omega_k t + \theta_k) \quad (19)$$

式中, N_t 为 t 时刻种群的大小; A_0 为周期变化的平均值; A_k 为各谐波的振幅($k=1,2,\dots,p;p=n/2,n$ 为时间系列总长度,即龄级总数),其值大小反映各周期作用的大小; p 为谐波总个体数; θ_k 为相角; ω_k 为谐波频率。

谱分析正弦波形式中的各参数可以由以下数学模型得出:

$$A_0 = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n X_t \quad (20)$$

$$A_k^2 = a_k^2 + b_k^2 \quad (21)$$

$$\omega_k = \frac{2\pi k}{T} \quad (22)$$

$$\theta_k = \arctg\left(\frac{a_k}{b_k}\right) \quad (23)$$

$$a_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \cos \frac{2\pi k(t-1)}{n} \quad (24)$$

$$b_k = \frac{2}{n} \sum_{t=1}^n X_t \sin \frac{2\pi k(t-1)}{n} \quad (25)$$

式中, a_k 和 b_k 为参数估计值,将种群各年龄个体分布视为一个时间系列 t , X_t 为 t 年龄时序列个体数; T 为正弦

波的基本周期,即时间系列 t 的最长周期($T=n$ 是已知的)。

同时,考虑到各龄级个体数相差较大的实际情况,在进行谱分析运算前将 X_t 进行对数处理,使用 $\ln(X_t + 1)$ 代替 X_t 。然后计算各种情况下各个波形的振幅(A_k),其中 A_1 为基波, $A_2, A_3, \dots, A_n$ 为谐波,每个谐波周期分别为基本周期的 $1/2, 1/3, \dots, 1/n$ 。

2 结果与分析

2.1 五莲杨种群分布现状及结构特征

昆嵛山的五莲杨种群龄级结构呈金字塔形(图1),各龄级中,幼龄个体(I龄级)数量最多,占总株数的86.62%,其次是低龄(II—III)个体,仅占6.60%,中龄(IV—V)、高龄(VI—VII)和老龄(VIII—IX)个体数量总和不及全部株数的7%,说明幼龄植株很难通过强烈的环境筛向低龄过渡。调查表明,几乎所有的幼龄个体为根蘖苗,野外种群难以通过有性生殖的方式完成群落的更新。

种群动态量化方法能够更为准确地评价种群的结构特征^[25-26]。五莲杨种群 $V_1—V_4, V_6—V_8$ 大于0,而 V_5 小于0,表明种群整体上表现为“增长-衰退-增长”的结

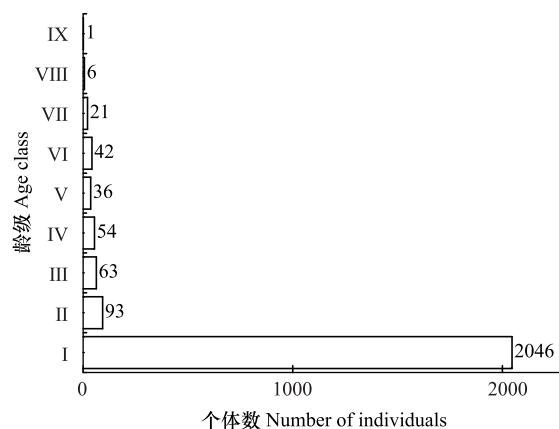


图1 五莲杨种群龄级结构

Fig.1 Age structure of *Populus wulianensis* population

构动态关系(表1)。数量动态变化指数 $V_{pi} > V'_{pi} > 0$,说明昆嵛山的五莲杨种群呈增长趋势,但 V'_{pi} 趋近于0,因而该种群不稳定且在干扰情况下增长趋势不明显。随机干扰风险极大值 $P_{极大}$ 为11.11%,说明五莲杨种群对外界随机干扰具有极高的敏感性,种群稳定性差且抗干扰能力极弱(表1)。

表1 五莲杨种群动态变化指数/%

Table 1 Dynamic indices of *Populus wulianensis* population

V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7	V_8	V_{pi}	V'_{pi}	$P_{极大}$
95.45	32.26	14.29	33.33	-14.29	50.00	71.43	83.33	99.99	9.63	11.11

V_n :种群从 n 到 $n+1$ 的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population from age class n to age class $n+1$; V_{pi} :忽略外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is ignored; V'_{pi} :考虑外部干扰时种群的数量动态变化指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is under considering; $P_{极大}$:随机干扰风险极大值 Random disturbance probability

2.2 五莲杨种群静态生命表与存活曲线

2.2.1 五莲杨种群静态生命表分析

静态生命表(表2)表明,昆嵛山五莲杨种群的标准存活数(l_x)随着龄级的增加而逐渐减少。植株个体的生命期望(e_x)随着龄级的增加呈现先增加后降低的趋势。除达到生理衰亡期的老龄个体的生命期望值小于1外,幼龄个体的生命期望值也仅为0.654。低龄和中龄个体具有较高的生命期望,但最高生命期望值发生在III龄级,这可能归因于通过强烈环境筛进入到III龄级的个体抗性和对环境的适应性有所增强,而进入到IV龄级后,有限的生存空间加剧了种内和种间竞争,致使个体生命期望逐渐降低。此外,所有龄级的最大生命期望值为3.040,说明五莲杨种群在整个生长周期对环境的适应能力较弱。

2.2.2 死亡率和消失率曲线分析

种群的死亡率和消失率反映了种群数量随龄级增加的动态变化^[7]。昆嵛山五莲杨种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线变化趋势总体一致,随着龄级的增加呈现出“降低-增长-降低-增长”的复杂动态变化,表明种群处于极不稳定的状态(图2)。结合表2可知,五莲杨幼苗数量丰富,根蘖繁殖的方式致使幼苗呈现聚集分布模式,加剧了自疏,该过程的个体死亡率高达95.5%。显然幼龄个体很难通过强烈的环境筛向低龄过渡,种

群续存率低。

表 2 五莲杨种群静态生命表
Table 2 Static life table of *Populus wulianensis* population

龄级 Age class	径级/cm DBH class	组中值 Mean value	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
I	DBH<5	2.5	2046	2046	1000	6.908	955	0.955	523	654	0.654	3.091	0.045
II	5≤DBH<10	7.5	93	93	45	3.817	15	0.323	38	132	2.898	0.389	0.677
III	10≤DBH<15	12.5	63	63	31	3.427	4	0.143	29	94	3.040	0.154	0.857
IV	15≤DBH<20	17.5	54	54	26	3.273	8	0.296	22	65	2.463	0.351	0.704
V	20≤DBH<25	22.5	36	38	19	2.922	4	0.237	16	43	2.289	0.270	0.763
VI	25≤DBH<30	27.5	42	29	14	2.651	4	0.276	12	26	1.845	0.323	0.724
VII	30≤DBH<35	32.5	21	21	10	2.329	4	0.381	8	14	1.357	0.480	0.619
VIII	35≤DBH<40	37.5	6	13	6	1.849	4	0.615	4	6	0.885	0.956	0.385
IX	40≤DBH	42.5	1	5	2	0.894	2	1.000	1	1	0.500	0.894	0.000

DBH:胸径 Diameter at breast height; 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 :标准化存活个体数 The standardized number of surviving individuals of age class x ; $\ln l_x$:标准化存活数对数 the natural logarithm of l_x ; d_x :死亡率 The standardized number of mortality from age class x to age class $x+1$; q_x :死亡率 Mortality rate from age class x to age class $x+1$; L_x : x 到 $x+1$ 龄级间隔期间存活个体数 The number of surviving individuals from age class x to age class $x+1$; T_x :第 x 龄级到超过第 x 龄级的个体总数,Total individuals number of age class x and age class elder than x ; e_x :期望寿命 Life expectancy; K_x :消失率 Vanish rate; S_x :存活率 Survival rate

2.2.3 存活曲线分析

种群存活曲线能够描述种群个体在各龄级的存活情况和反映种群数量动态变化的特征^[27-28]。由图 3 可知,五莲杨种群数量在 I—II 龄级急剧下降,在 III—VII 龄级下降趋势逐渐缓慢,进入到 VIII 龄级后下降趋势开始加剧,呈现出“凹凸”的变化趋势。Helt 和 Loucks 的数学模型检验结果见表 3。两种拟合模型均达到了极显著的水平,而幂函数模型的 $R^2(0.910)$ 和 $F(70.583)$ 大于指数函数模型的 $R^2(0.799)$ 和 $F(27.853)$,且幂函数模型的 P 值更小,表明昆崙山五莲杨种群存活曲线趋近于 Deevey-III 型,该种群具有在幼龄期死亡率极高的特点。模型检验的结果与存活曲线的变化趋势基本一致。

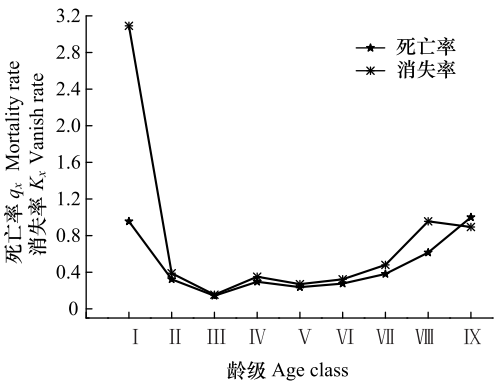


图 2 五莲杨种群死亡率和消失率曲线

Fig.2 Mortality and vanish curves of *Populus wulianensis* population

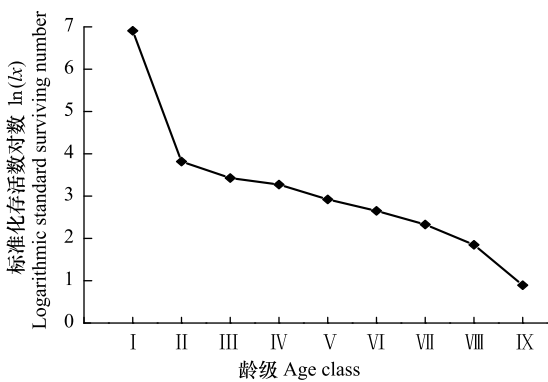


图 3 五莲杨种群的存活曲线

Fig.3 Survival curve of *Populus wulianensis* population

2.3 五莲杨种群的生存分析

昆崙山五莲杨种群生存率与累计死亡率曲线和死亡密度与危险率曲线分别见图 4 和图 5。由图 4 可知,随着龄级的增加,种群生存率呈单调递减趋势,累计死亡率呈单调递增趋势,二者互补,种群生存率远低于累

计死亡率。在第 I 龄级时生存率便低于 0.05,且累计死亡率高于 0.95,说明种群在早期的幼龄阶段就开始进入衰退状态。

表 3 五莲杨种群存活曲线的检验模型

Table 3 Test models of survival curves of <i>Populus wulianensis</i> population					
存活曲线类型 Type	拟合模型 Test model	方程 Equation	R^2	F	P
Deevey- II	$N_x = N_0 e^{-bx}$	$N_x = 710.693e^{-0.546x}$	0.799	27.853	0.001
Deevey- III	$N_x = N_0 x^{-b}$	$N_x = 1087.467x^{-2.219}$	0.910	70.583	<0.001

N_x : 匀滑后 x 龄级内存活数 The correction value of A_x ; N_0 : 种群形成初期的个体存活数 Number of surviving individuals in the early formation stage of population; x : 龄级 Age class

由图 5 可知,死亡密度和危险率曲线的变化趋势与生存率和累计死亡率曲线的变化趋势基本一致。死亡密度在第 I 龄级时最高,为 0.1909;从第 I 龄级向第 II 龄级过渡时呈现锐减趋势,随后递减趋势平缓。此外,第 I 龄级时危险率高达 0.9130,随后逐渐增加。说明幼龄个体死亡率极高,且种群在整个生长周期都面临着极高水平的死亡风险。4 个生存函数曲线表明,昆嵛山五莲杨种群生存力低,具有“前期锐减,中期和后期衰退”的特点,处于衰退状态。

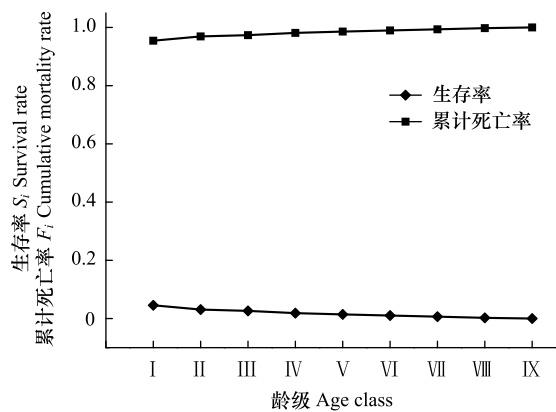


图 4 五莲杨种群生存率与累积死亡率曲线
Fig.4 Survival rate and cumulative mortality rate functional curves of *Populus wulianensis* population

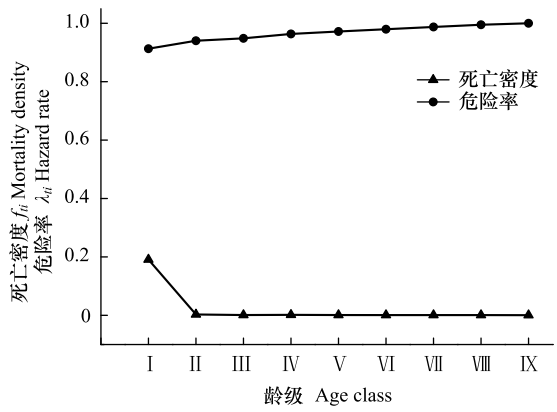


图 5 五莲杨种群死亡密度与危险率曲线
Fig.5 Mortality density and hazard rate functional curves of *Populus wulianensis* population

2.4 五莲杨种群数量动态的谱分析

种群更新的动态是通过该种群不同龄级个体数量的分布波动来表现的,基波的周期长度为种群本身所固有,由种群波动的特性所决定,表现了种群基本周期的波动^[29-30]。昆嵛山五莲杨种群的谱分析表 4 显示基波 A_1 (1.299) 小于谐波 A_2 (1.386),说明种群的数量动态变化受到基波的影响但并不是最显著的。与天然更新过程的周期波动一样,五莲杨生长动态也表现出个别的小周期波动,如 A_2 (1.386)。 A_2 处的波动约在空间序列径级 15—20cm 处,对应第 IV 龄级。这种小周期的波动与五莲杨种群的低龄和中龄阶段的生长有关,进入该阶段的低龄个体和中龄个体对空间、养分和光照的需求增大,发生了强烈的自疏和他疏作用,最终导致部分树木无法正常生长而死亡。该时期的种群数量动态与五莲杨种群死亡率和消失率曲线(图 3)中第 IV 龄级出现的死亡率和消失率小高峰一致。此外, A_2 在所有 A_k 数值中最大,说明昆嵛山五莲杨种群生长过程中受到该小周期波动的显著影响。

表 4 五莲杨种群的周期性波动

Table 4 Periodic fluctuation of *Populus wulianensis* population

谐波 Resonance spectra	A_0	A_1	A_2	A_3	A_4	A_5
振幅值 Amplitude value	3.715	1.299	1.386	1.226	1.152	1.150

3 讨论

3.1 五莲杨种群的结构与数量动态特征

植物种群的年龄结构是其生物学特性和环境因子共同作用的结果^[26,31],能够反映一个种群的动态变化和发展趋势^[32-33]。静态生命表是研究种群动态的重要方法,能够从整体上反映种群的数量结构特征和存活过程^[34]。本研究显示,昆崙山五莲杨种群年龄结构呈基部极宽顶部狭窄的金字塔形,种群存活曲线趋近于 Deevey-III 型。Helt 和 Loucks 的模型检验结果、种群的死亡率和消失率曲线及数量动态指数(V'_{pi} 趋近于 0)均显示出该种群幼龄个体极高的死亡率。与存活曲线相比,生存函数能够更直观、具体地反映种群的结构与动态^[35]。生存分析表明五莲杨种群具有前期锐减,中期和后期衰退的特点。尽管年龄结构显示昆崙山的五莲杨种群具有增长性,但该增长处于极低水平。生存分析和其他相关分析结果均表明该种群生存力低,稳定性差且对外界干扰敏感性高,呈现衰退的特征。与尕斯库勒湖地区的紫果云杉^[35]和长汀水土流失区侵蚀劣地的马尾松^[36]等增长型种群的龄级结构一致,昆崙山五莲杨种群具有数量丰富的幼龄个体,但幼龄个体的存活率远低于上述种群。同时,五莲杨种群的生存分析与四川省新龙县境内的雅砻江冬麻豆^[7]和峨眉山的杪栲^[26]等衰退型种群的生存分析相似,与尕斯库勒湖地区的紫果云杉^[35]和长汀水土流失区侵蚀劣地的马尾松^[36]等增长型种群的研究结果相反。此外,昆崙山五莲杨种群的 $P_{极大}$ (11.11%) 高于中卫香山和贺兰山沟两个羽叶丁香种群(9%和 5%)^[4]和洮河上游三个林区紫果云杉种群(2.08%, 3.57%和 3.13%)^[37]的 $P_{极大}$,说明该种群的稳定性差且抗干扰能力更弱。种群的死亡率和消失率以及谱分析结果也证实该种群处于不稳定的波动变化状态。

五莲杨种群的年龄结构与动态特征与其繁殖策略和有限的空间与资源密切相关。种子和幼苗是植物生活史中十分关键的环节^[15],幼苗阶段是森林更新过程中最重要和敏感的阶段^[38-39]。研究表明建成机制是制约更新的重要机制,而幼苗是种群天然更新的瓶颈^[40-41]。调查发现群落内五莲杨种群难以通过有性生殖的方式完成群落的更新,所有幼龄个体几乎为根蘖苗。无性繁殖的方式会导致种群在多个世代之后抗性和遗传多样性降低,使其适应环境的能力下降。根蘖繁殖所导致的聚集分布的模式使五莲杨种群绝大多数幼龄个体(95.5%)因强烈的自疏和他疏作用死亡,从而难以通过强烈的环境筛向低龄和中龄个体过渡。尽管进入到下一龄级的幼龄个体在抗性方面有所增强,当五莲杨由低龄级向中高龄级生长的过程中,自身对空间和资源的需求增大,有限的生存空间和资源条件成为限制五莲杨种群增长的主要因素。强烈的种内和种间竞争致使五莲杨种群在整个生长周期处于高水平的死亡风险和低水平的生存率中。此外,种群在生长过程中表现出“增长-衰退-增长-衰退”的不稳定结构动态和低生命期望也与群落内强烈的种内和种间竞争有密切联系。研究表明,该地区的五莲杨种群所面临的生存形势十分严峻。

3.2 五莲杨种群的保护对策

为更好地保护五莲杨种群,我们建议采取以下保护措施。首先,昆崙山的五莲杨种群数量占总分布数量的 92% 以上,该种群稳定性差且抗干扰能力弱。因此采取原地保护的策略,避免对其栖息地造成破坏。在原地保护的基础上进行科学的管理,适当地疏伐对五莲杨种群生长造成严重影响的其他树种和病弱的五莲杨个体。其次,开展五莲杨种群的实生苗繁育工作,采取有效的措施向群落内输入一定数量的实生苗,或探索在分布区内撒种育苗,防止种群在多个世代后因无性繁殖而导致抗性降低,提高种群的生存力,降低群落内幼苗的高死亡率。此外,实生苗的种子必须从该原生种群采集,以防止远交衰退所带来的遗传退化等风险^[42]。最后,结合原地保护的管理工作,采取近地保护措施,在五莲杨现有分布区的附近,选择与原生境具有相同气候

条件的地点作为保护点,人为扩大种群的分布范围,缓解有限生存空间和资源所导致的整个生命周期高水的死亡风险和低水平的生存率。综合采取多种保护和管理措施,为五莲杨种群营造稳定的生存环境,以维持种群的存续和稳定。

参考文献(References):

- [1] 董鸣. 生态学透视: 种群生态学. 北京: 科学出版社, 2015: 143-319.
- [2] Gurevitch J, Scheiner S M, Fox G A. The Ecology of Plants. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, 2002.
- [3] 张文辉, 许晓波, 周建云, 谢宗强. 濒危植物秦岭冷杉种群数量动态. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1799-1804.
- [4] 姜在民, 和子森, 宿昊, 赵涵, 蔡靖. 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征. 生态学报, 2018, 38(7): 2471-2480.
- [5] Harcombe P A. Tree life tables. BioScience, 1987, 37(8): 557-568.
- [6] 王立龙, 王亮, 张丽芳, 刘玉洋, 徐世健. 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征. 植物生态学报, 2015, 39(10): 980-989.
- [7] 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.
- [8] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 王广艳, 张小平. 大别山五针松种群结构及动态研究. 长江流域资源与环境, 2016, 25(1): 55-62.
- [9] Aboukhalid K, Machon N, Lambourdière J, Abdelkrim J, Bakha M, Douaik A, Korbecka-Glinka G, Gaboun F, Tomi F, Lamiri A, Al Faiz C. Analysis of genetic diversity and population structure of the endangered *Origanum compactum* from Morocco, using SSR markers: implication for conservation. Biological Conservation, 2017, 212: 172-182.
- [10] Qiu Y X, Hong D Y, Fu C X, Cameron K M. Genetic variation in the endangered and endemic species *Changium smyrnioides* (Apiaceae). Biochemical Systematics and Ecology, 2004, 32(6): 583-596.
- [11] 臧德奎. 山东珍稀濒危植物. 北京: 中国林业出版社, 2017: 245-246.
- [12] 王艳, 吴丹, 刘立江, 韩义, 孙涛, 王宁, 解孝满, 董昕, 鲁仪增. 五莲杨(*Populus wulianensis*)再生体系建立及试管苗玻璃化的防治. 分子植物育种, 2019, 17(19): 6434-6446.
- [13] Wang Y, Li W Q, Xie X M, Wang N, Han Y, Liu L J, Sun T, Wang H, Xu J C, Lu Y Z. The complete chloroplast genome sequence of *Populus wulianensis*. Mitochondrial DNA Part B-Resources, 2020, 5(2): 1657-1658.
- [14] 洪伟, 王新功, 吴承祯, 何东进, 廖成章, 程煜, 封磊. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1109-1112.
- [15] 江波, 周先容, 尚进, 汪建华, 宋航, 秦明一, 刘雪凝, 王庆. 中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态. 生态学报, 2018, 38(3): 1016-1027.
- [16] 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.
- [17] Leak W B. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods. Ecology, 1975, 56(6): 1451-1454.
- [18] Wratten S D, Fry G L A. Field and Laboratory Exercises in Ecology. London: Edward Arnold, 1980.
- [19] 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.
- [20] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [21] Hett J M, Loucks O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. Journal of Ecology, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [22] 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.
- [23] 冯士雍. 生存分析(I). 数学的实践与认识, 1982, (3): 72-80.
- [24] 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.
- [25] 许恒, 刘艳红. 极小种群梓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.
- [26] 吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 金林琦, 李畅, 李萍. 峨眉山桫欏种群结构与动态特征. 西北植物学报, 2019, 39(3): 543-551.
- [27] 韩路, 王家强, 王海珍, 宇振荣. 塔里木河上游胡杨种群结构与动态. 生态学报, 2014, 34(16): 4640-4651.
- [28] 易雪梅, 张悦, 王远遐, 姬兰柱, 吴培莉. 长白山水曲柳种群动态. 生态学报, 2015, 35(1): 91-97.
- [29] 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.
- [30] 刘海洋, 金晓玲, 沈守云, 张日清. 湖南珍稀濒危植物——珙桐种群数量动态. 生态学报, 2012, 32(24): 7738-7746.
- [31] Bierzychudek P. Plant biodiversity and population dynamics//Monson R K, ed. Ecology and the Environment. New York, NY: Springer, 2013: 29-65.
- [32] 袁春明, 孟广涛, 方向京, 柴勇, 李贵祥, 蔺汝涛, 王骞, 李品荣. 珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布. 生态学报, 2012, 32(12): 3866-3872.

- [33] Arista M. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 1995, 74(1/3): 81-89.
- [34] 李辛雷, 孙振元, 李纪元, 殷恒福, 范正琪, 徐翊, 罗建. 濒危植物杜鹃红山茶种群结构和动态变化. *植物资源与环境学报*, 2018, 27(2): 17-23.
- [35] 赵阳, 齐瑞, 焦健, 陈学龙, 曹家豪, 冯宜明, 杨萌萌. 琼海-则岔地区紫果云杉种群结构与动态特征. *生态学报*, 2018, 38(20): 7447-7457.
- [36] 吴语嫣, 李守中, 孙睦涛, 杨贤宇, 黄思彤, 王凯. 长汀水土流失区侵蚀劣地马尾松种群动态. *生态学报*, 2019, 39(6): 2082-2089.
- [37] 赵阳, 刘锦乾, 陈学龙, 杨萌萌, 曹家豪, 齐瑞, 曹秀文. 洮河上游紫果云杉种群结构特征. *植物生态学报*, 2020, 44(3): 266-276.
- [38] 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.
- [39] Silvertown J W. *Introduction to Plant Population Ecology*. London; Longman Group United Kingdom, 1982.
- [40] Swamy V, Terborgh J, Dexter K G, Best B D, Alvarez P, Cornejo F. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*, 2011, 14(2): 195-201.
- [41] Sánchez-Coronado M E, Coates R, Castro-Colina L, de Buen A G, Paez-Valencia J, Barradas V L, Huante P, Orozco-Segovia A. Improving seed germination and seedling growth of *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) for restoration projects in tropical rain forests. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243(1): 144-155.
- [42] 丁剑敏, 张向东, 李国梁, 王隼, 黄江, 张兆祥, 高浦新. 濒危植物居群恢复的遗传学考量. *植物科学学报*, 2018, 36(3): 452-458.