

DOI: 10.5846/stxb202011052827

赵家豪, 叶钰倩, 孙晓丹, 兰文军, 方毅, 陈斌, 关庆伟. 江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布. 生态学报, 2022, 42(10): 4032-4040.

Zhao J H, Ye Y Q, Sun X D, Lan W J, Fang Y, Chen B, Guan Q W. Population dynamics and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis* in Wuyishan, Jiangxi Province. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(10): 4032-4040.

江西武夷山珍稀濒危植物南方铁杉种群动态与空间分布

赵家豪^{1,2}, 叶钰倩^{1,2}, 孙晓丹³, 兰文军⁴, 方毅⁴, 陈斌^{1,2}, 关庆伟^{1,2,*}

1 南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037

2 南京林业大学南京现代林业创新协同中心, 南京 210037

3 自然资源部第一海洋研究所海洋生态研究中心, 青岛 266061

4 江西武夷山国家级自然保护区管理局, 上饶 334515

摘要:明晰江西武夷山国家级自然保护区内 180 年生的珍稀濒危植物南方铁杉(*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*)的种群特征, 并提出针对性的保护策略, 对南方铁杉种群的就地保护具有现实意义。通过分析保护区内 6.4 hm²动态监测固定样地的南方铁杉种群数据, 编制了静态生命表, 绘制了存活曲线、死亡率和消失率曲线、生存函数曲线, 采用了时间序列模型对种群数量特征进行未来预测; 同时, 运用点格局分析 Ripley's *K* 函数中的成对相关函数 $g(r)$ 判断不同生长阶段的南方铁杉种群在不同尺度下的空间分布格局。结果表明: (1) 南方铁杉种群的年龄结构呈“金字塔”型, 属于衰退型种群; 各龄级间的数量变化动态关系显示该种群在当前阶段呈增长型, 但是种群的天然更新能力较差; (2) 南方铁杉种群的存活曲线表现为 Deevey-I 型, 种群个体在进入生理死亡阶段后产生一定的波动; (3) 南方铁杉种群的生存率随龄级增加而逐渐下降, 累积死亡率逐渐递增; 死亡密度整体偏低, 在第 1—2 龄级较高, 总体波动幅度较小; 危险率曲线总体呈现上升的趋势; (4) 在经过不同龄级的时间后, 南方铁杉幼龄树数量降低, 中龄树和老龄树数量持平或增加; 在未来的演替过程中, 南方铁杉幼龄树的不足导致个体数出现波动; (5) 总体上, 南方铁杉幼龄树和中龄树在样地中主要呈聚集分布。老龄树在 0—80 m 的尺度下呈随机分布。种群所有个体 $g(r)$ 值趋势与幼龄树类似, 皆呈聚集分布。综上, 要进一步加强保护南方铁杉以维持其种群数量, 则需采取除灌、清理病腐木等良性干扰措施以改善林内南方铁杉幼苗生长环境, 为该地区的南方铁杉种群续存创造有利的生境条件。

关键词: 南方铁杉; 种群动态; 年龄结构; 空间分布; 点格局分析

Population dynamics and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis* in Wuyishan, Jiangxi Province

ZHAO Jiahao^{1,2}, YE Yuqian^{1,2}, SUN Xiaodan³, LAN Wenjun⁴, FANG Yi⁴, CHEN Bin^{1,2}, GUAN Qingwei^{1,2,*}

1 College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

2 Co-Innovation Center for the Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

3 Marine Ecology Research Center, First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, China

4 Administrative Bureau of Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, Shangrao 334515, China

Abstract: This paper aims to clarify the population dynamics and spatial distribution of the rare and endangered plant *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis* in Jiangxi Wuyishan National Nature Reserve, and attempt to put forward the targeted reservation strategies. It is of practical significance for the local conservation and the sustainable management of natural

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2016YFC0502703)

收稿日期: 2020-11-05; 网络出版日期: 2022-01-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guanqian999@163.com

forests. Based on the first inventory of 6.4 hm² long-term plot in the Nature Reserve, population dynamics of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* were analyzed through establishing static life table, depicting survival curve and mortality rate and vanish rate, and applying time sequence analysis. At the same time, function $g(r)$ deduced by function $K(r)$ of Ripley was used to determine the spatial distribution pattern of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* population at different growth stages and scales. The results showed that (1) the age structure of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* was a “pyramidal” type, belongs to a recession population. The dynamics of quantitative change among age class indicated that the population was growing at the present stage, but the renewal ability of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* was poor comparatively. (2) The survival curve tended to be the type of Deevey-I. The numbers of population fluctuated slightly after the stage of physical death. (3) The survival rate of population gradually decreased with age raising, and the cumulative mortality rate was the opposite. As a whole, the mortality density was low, and the fluctuation range was small. The risk functional curve showed a monotonous upward trend. (4) After different age classes of time, the number of young trees decreased and the number of middle and old trees increased or unchanged. In future succession, the shortage of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* young trees resulted in individual numbers to fluctuate. (5) *T. chinensis* var. *tchekiangensis* young and middle trees were mainly aggregated in plot totally. Old trees were randomly distributed at scales of 0—80 m. And $g(r)$ values of all trees were similar to young trees. Therefore, to further strengthen the conservation of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* for maintaining its population numbers, the benign interference measures can be implemented such as proper removal of shrubs or rotten woods to improve the growth environment of seedlings, which eventually create favorable habitat surroundings for the continuation of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* populations in this area.

Key Words: *Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*; population dynamics; age structure; spatial distribution; point pattern analysis

植物种群动态和空间分布格局是植物种群生态学研究的核心内容之一,主要研究植物种群数量在时间和空间的变化规律、密度的大小、分布与空间结构和种群动态调节机理等^[1]。研究植物的种群结构与动态研究可以客观反映植物种群历史动态特征及现状,并预测未来演变发展趋势^[2]。目前学者通常对濒危植物的种群数量动态特征和空间分布格局进行分析,能够对濒危种群的现状认知和保护策略探讨提供强有力的科学依据。例如:刘浩栋等^[3]通过探讨珍稀濒危植物陆均松(*Dacrydium pectinatum*)天然种群的龄级结构及分布格局,为陆均松的保护和恢复提出了合理的适应性策略;任毅华^[4]发现了色季拉山急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var. *smithii*)不同龄级立木的空间格局分布规律,为该种群保护与实践提供理论依据。因此分析珍稀濒危植物的种群动态和空间分布格局很有必要,对珍稀濒危植物的保护和管理具有重要的指导意义^[5]。

南方铁杉(*Tsuga chinensis* var. *tchekiangensis*)属松科铁杉属,为铁杉(*Tsuga chinensis* (Franch.) Pritz)的变种,南方铁杉分布广,但数量少而分散^[6]。江西武夷山国家级自然保护区海拔 1500—1900 m 范围内的南方铁杉的分布面积达 1560 hm²,是这一特有珍稀物种在我国少有的较大天然种群分布区域^[7]。目前已有学者报道了关于南方铁杉地种群数量动态^[8]、更新能力^[9]、种间关系^[10]、生态位特征^[11]、林隙干扰规律^[12]及菌根生态学^[13]等方面的研究。关于南方铁杉的种群动态研究最早由杜道林^[14]报道,发现贵州茂兰的南方铁杉种群呈衰退状态,更新能力极差。江西武夷山猪母坑地区^[15]、广西猫儿山^[16]及湖南桃源洞牛石坪地区^[17]南方铁杉种群同样存在种群衰退、无法天然更新的现象。张志祥等^[18]发现浙江九龙山的南方铁杉种群发育具有波动性,但仍属于稳定型种群。另外,王大来^[19]和何建源等^[20]利用几项聚集度指标测定发现莽山和福建武夷山的南方铁杉呈随机分布。杨清培等^[6]用点格局分析发现南方铁杉幼苗分布随研究尺度增长由聚集分布向随机分布演变。浙江九龙山^[21]的南方铁杉在幼苗和幼树阶段呈集群分布,中树和大树向随机分布发展。综上所述可以发现,由于影响南方铁杉更新和分布的因素较为复杂,不同地区的南方铁杉种群动态特征和空间分布结果具有较大争议。

为进一步诠释南方铁杉种群动态和空间分布特征,本文以江西武夷山国家级自然保护区内 180 年生的南方铁杉种群为对象,通过年龄结构分析、静态生命表、存活曲线、生存分析和时间序列预测等方法,探讨建群种南方铁杉的种群结构和动态,阐明其天然更新能力。目前点格局分析方法应用于种群的空间分布研究较多,比只能分析单一尺度的传统方法更能揭示种群在连续样地中的扩散过程^[4],因此本文采用点格局分析 Ripley's K 函数衍生的成对相关函数 $g(r)$ 明晰各生长阶段的南方铁杉在不同尺度下的空间分布格局^[22],综合探讨该地南方铁杉种群的保护策略,以期珍稀濒危植物南方铁杉的就地保护提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

江西武夷山国家级自然保护区位于江西省上饶市铅山县南沿、武夷山脉北段西北坡,地理位置 117°39'30"—117°55'47"N,27°48'11"—28°00'35"E,平均海拔约 1200 m,属于海洋性气候和大陆性气候的过渡地带,区内地貌形态为强烈侵蚀的岩浆岩中山地貌,土壤是典型的亚热带中山土壤^[23]。年均气温 14.2℃;年均降水量 1814—3545 mm;年均蒸发量 553—941 mm;年均湿度 80%—92%。保护区主要为中亚热带中山山地森林生态系统,植物地理区系呈现由温带向亚热带过渡的现象^[24];植物种类十分丰富,主要有南方铁杉、红豆杉(*Taxus chinensis*)、香榧(*Torreya grandis*)、鹅掌楸(*Liriodendron chinensis*)、川黄槿(*Phellodendron chinensis*)等 21 种重点野生植物保护对象^[25]。

1.2 样地设置

根据史密斯桑尼亚热带研究所的热带森林科学研究中心(The Center for Tropical Forest Science, CTFS)样地建设标准^[26],2014 年于江西武夷山国家级自然保护区的核心区黄岗山设置了南方铁杉针阔混交林动态监测固定样地,中心点坐标为 27°50'26" N,117°45'43" E,固定样地面积为 6.4 hm²(400 m×160 m),运用全站仪将其分成 160 个 20 m×20 m 的样方。2015 年 8 月在每个 20 m×20 m 样方内对胸径(DBH)≥1 cm 的木本植物进行物种鉴别、坐标定位、胸径测量和编号挂牌,记录每个调查对象的胸径、树高、冠幅等指标^[24]。在每个 20 m×20 m 样方中,随机设置 16 个 1 m×1 m 的小样方,记录每个小样方内草本种名及盖度等指标。样地调查结果如表 1。

表 1 江西武夷山固定样地基本情况表
Table 1 Basic factors for permanent plot in Jiangxi Wuyishan

海拔 Altitude/m	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	郁闭度 Canopy density	林分密度 Stand density/ (株/hm ²)	丰富度 Abundance	灌木盖度 Shrub coverage/%	草本盖度 Herbaceous coverage/%
1800	西北	25	0.85	1600	89	42	35

1.3 种群动态特征计算方法

1.3.1 年龄结构

种群年龄结构不仅可以反映种群不同个体的组成情况,也反映了种群数量动态及发展趋势,对其分析是揭示种群结构现状和更新策略的重要途径之一^[27]。由于南方铁杉生长缓慢,缺少解析木资料,因此以立木级结构代替种群年龄结构分析种群数量动态^[28]。本研究中种群径级结构为:胸径 5 cm 以下的南方铁杉为第 1 龄级,胸径 5—10 cm 为第 2 龄级,胸径 10—20 cm 为第 3 龄级,之后以 10 cm 为一间隔,以及类推至 100 cm 以上为第 12 龄级数。根据南方铁杉生长规律^[29],其中 1—4 龄级为幼龄级,5—8 龄级为中龄级,9—12 龄级为老龄级。

1.3.2 种群结构动态量化分析

本文对种群内两相邻龄级间个体数量变化动态(V_n)和整个种群年龄结构的数量变化动态(V_{pi})进行计算^[30],来描述南方铁杉种群年龄结构龄级间和整体的数量变化动态。考虑到种群不可避免地受到随机的外

部环境地干扰,则对(V_{pi})进行修正得(V'_{pi})。公式分别如下:

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\%; \quad V_{pi} = \sum_{n=1}^{K-1} (S_n \times V_n) / \sum_{n=1}^{K-1} S_n; \quad V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{K-1} (S_n \times V_n)}{K \times \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_K) \times \sum_{n=1}^{K-1} S_n}$$

式中, S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 年龄级种群个体数, K 为最大龄级。

1.3.3 静态生命表和生存分析

根据吴承祯等^[31]的计算方法对南方铁杉静态生命表进行计算和绘制,且采用“匀滑技术”解决生命表绘制时出现死亡率为负的情况。同时本文引入生存分析中的4个函数:生存函数 $S(t)$ 、累积死亡率函数 $F(t)$ 、死亡密度函数 $f(t)$ 、危险率函数 $\lambda(t)$ ^[32],用于分析南方铁杉的种群动态。

1.3.4 种群数量动态的时间序列预测模型

采用线性平稳时间序列分析中的一阶移动平均模型^[33]对南方铁杉种群年龄结构动态进行预测。其模型如下:

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

式中, n 为预测的龄级时间, t 为龄级, X_k 为第 k 龄级的个体数, $M_t^{(1)}$ 表示经过 n 龄级时间后 t 龄级的种群数量。

1.3.5 空间分布格局

点格局分析广泛应用于固定大样地内的种群空间格局研究,通过种群个体的空间坐标数据分析不同尺度下种群的分布格局。南方铁杉种群在我国数量稀少,多为零星分布,但在保护区内有较大区域的分布,采用点格局分析更为合适。因此使用单变量成对相关函数 $g(r)$ 分析不同尺度下各龄级的种群空间分布格局。成对相关函数 $g(r)$ 由Ripley's K 函数衍生^[22],计算公式如下:

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_r(u_{ij})}{W_{ij}} \quad (i \neq j); \quad g(r) = \frac{1}{2\pi r} \times \frac{dK(r)}{dr}$$

式中, r 为空间尺度,即研究半径, A 为固定样地面积, n 为样地内南方铁杉种群总数量, u_{ij} 为种群个体 i 到个体 j 之间的距离, I_r 为指示函数, W_{ij} 为边缘校正系数。

通过100次Monte-Carlo随机模拟得到置信区间为99%的上下两条包迹线,若 $g(r)$ 值在上包迹线之上,则种群成聚集分布;若 $g(r)$ 值在上下包迹线之内,则种群成随机分布;若 $g(r)$ 值在下包迹线之下,则种群成均匀分布。

1.3.6 数据处理与分析

通过Microsoft Excel 2016用于数据校对和整理,并用于静态生命表编算、动态量化分析、生存函数估算和时间序列预测计算。点格局数据计算和分析则使用生态学软件Programita完成,所选空间尺度为0—80 m,步长为1 m。其余数据制图利用Origin 9.0软件完成。

2 结果与分析

2.1 南方铁杉种群年龄结构及动态量化分析

本样地中,南方铁杉种群共894株,各龄级的个体数量如图1所示,种群年龄结构分布总体上呈“金字塔”型,显示南方铁杉种群属于衰退型种群。个体数在第4龄级出现波动,其个体数低于第3及第5龄级,但仍高于第6龄级。种群个体数主要集中在2—8龄级,所占比例约90.38%。

表2为南方铁杉种群各龄级间的数量变化动态关

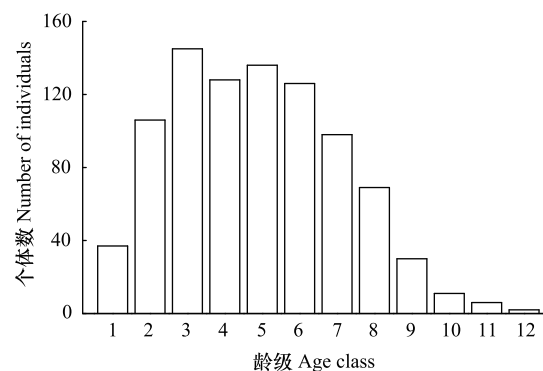


图1 江西武夷山固定样地南方铁杉种群年龄结构

Fig.1 Age structure of *T. chinensis* var. *tchekiangensis* population in permanent plot in Jiangxi Wuyishan

系。其中, V_1 、 V_2 和 V_4 小于 0, 表示南方铁杉种群在第 1—3、4—5 龄级间呈现衰退的结构动态; V_3 、 V_5 — V_{11} 大于 0, 表示该种群在第 3—4、5—12 龄级间呈增长的结构动态, 说明南方铁杉幼树定居阶段以及生长阶段易受环境的影响, 种群中、老龄级抵抗干扰能力较强。数量变化动态指数 V_{pi} 和 V'_{pi} 分别为 10.41% 和 0.43%, 皆大于 0, 表示南方铁杉种群在当前阶段呈增长型。但是龄级间出现的衰退结构主要发生在幼龄中, 幼苗和幼树的缺乏可能是种群进行天然更新的阻碍。

表 2 南方铁杉种群龄级结构动态变化指数/%

Table 2 Dynamic index of number change between adjacent age structure of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7	V_8	V_9	V_{10}	V_{11}	V_{pi}	V'_{pi}
-65.09	-26.90	11.72	-5.88	7.35	22.22	29.59	56.52	70.00	45.45	66.67	10.41	0.43

V_n : 第 n 龄级和第 $n+1$ 龄级间的数量变化动态指数 Number dynamic index from age class n to $n+1$; V_{pi} : 忽略外部干扰时种群的数量变化动态指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is ignored; V'_{pi} : 考虑外部干扰影响时种群的数量变化动态指数 Number dynamic index of the population when the external disturbance is considered

2.2 静态生命表与存活曲线、死亡率和消失率曲线

南方铁杉种群的静态生命表如表 3 所示, 随着龄级的增加, 南方铁杉种群各龄级存活量 (l_x) 逐渐减少, 各龄级个体的生命期望 (e_x) 逐渐降低, 仅在第 10 龄级种群个体生命期望出现细微波动, 其值略高于第 9 龄级的个体生命期望。

表 3 江西武夷山固定样地南方铁杉种群静态生命表

Table 3 Life table of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population in permanent plot in Jiangxi Wuyishan

龄级 Age class	a	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
1	37	158	1000	6.908	95	0.095	953	5162	5.162	0.100
2	106	143	905	6.808	95	0.105	858	4209	4.651	0.111
3	145	128	810	6.697	95	0.117	763	3351	4.136	0.125
4	128	113	715	6.572	95	0.133	668	2588	3.619	0.143
5	136	98	620	6.430	95	0.153	573	1920	3.096	0.166
6	126	83	525	6.263	95	0.181	478	1347	2.564	0.200
7	98	68	430	6.064	88	0.204	386	869	2.019	0.229
8	69	54	342	5.835	152	0.445	266	483	1.413	0.588
9	30	30	190	5.247	120	0.632	130	217	1.143	0.999
10	11	11	70	4.248	32	0.460	54	87	1.250	0.611
11	6	6	38	3.638	25	0.658	26	33	0.869	1.073
12	2	2	13	2.565	—	—	7	7	0.553	2.565

x : 龄级 age class; a : 第 x 龄级内的个体数 individual number of age class x ; a_x : 匀滑后 x 龄级内的个体数 the revised data of a ; l_x : 标准化存活数 standardized survival number; $\ln l_x$: 标准化存活数对数 the natural logarithm of l_x ; d_x : 死亡数量 amount of death; q_x : 死亡率 mortality rate; L_x : x 到 $x+1$ 龄级间隔期间存活个体数 the survival individual number from age class x to $x+1$; T_x : 存活总数 total survival number; e_x : 生命期望 life expectancy; K_x : 消失率 disappearance rate

图 2 中, 南方铁杉种群的存活曲线显示随着龄级增长, $\ln l_x$ 值逐渐减少, 总体呈现出“凸”型, 表现为 Deevey-I 型。从图 3 中可知, 南方铁杉种群的死亡率和消失率曲线变化趋势基本一致, 皆在第 9 龄级出现峰值; 在第 10 龄级出现谷值。有可能是南方铁杉种群在 9 龄级之后进入生理死亡年龄, 种群个体快速减少, 因此出现一定的波动。

2.3 南方铁杉种群生存分析

表 4 为南方铁杉种群的 4 个生存函数估算值, 结合图 4 和图 5, 可以看出南方铁杉种群的生存率随龄级增加而逐渐下降, 累积死亡率逐渐递增, 且二者互补。在第 9 龄级前, 二者增加或下降的幅度较大, 其中, 在第 7—9 龄级之间幅度最大, 第 9 龄级之后, 生存率 $S(t)$ 和累积死亡率 $F(t)$ 变化幅度有所放缓。

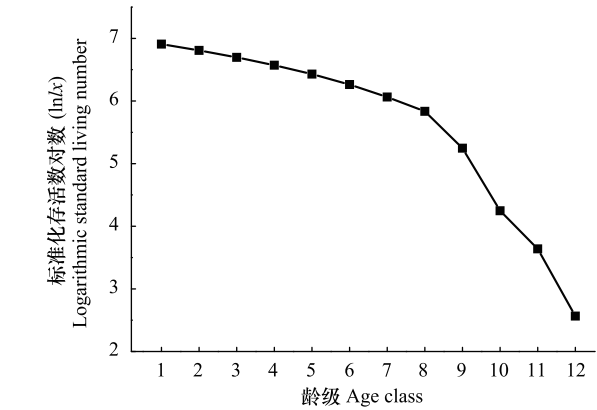


图2 南方铁杉种群存活曲线

Fig.2 Survival curve of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

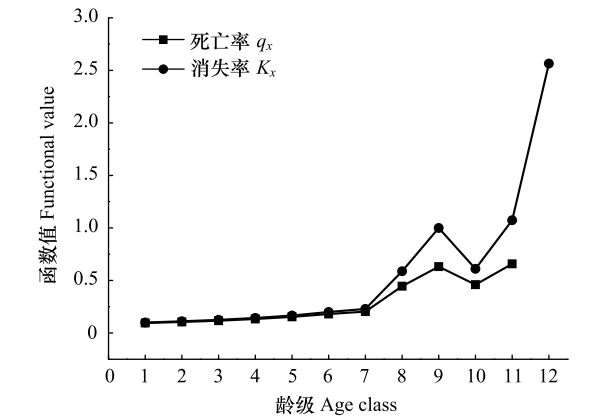


图3 南方铁杉种群死亡率(q_x)和消失率(K_x)曲线

Fig.3 Mortality rate (q_x) and vanish rate (K_x) value curve of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

表4 南方铁杉种群生存函数估算值

Table 4 Estimated values of four functions of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

龄级 Age class	$S(t)$	$F(t)$	$f(t)$	$\lambda(t)$	龄级 Age class	$S(t)$	$F(t)$	$f(t)$	$\lambda(t)$
1	0.905	0.095	0.019	0.020	7	0.342	0.658	0.009	0.098
2	0.810	0.190	0.019	0.042	8	0.190	0.810	0.015	0.136
3	0.715	0.285	0.009	0.033	9	0.070	0.930	0.012	0.174
4	0.620	0.380	0.009	0.047	10	0.038	0.962	0.003	0.185
5	0.525	0.475	0.009	0.062	11	0.013	0.987	0.003	0.195
6	0.430	0.570	0.009	0.080	12	0.000	1.000	0.001	0.200

$S(t)$:生存率 survival rate; $F(t)$:累积死亡率 cumulative mortality rate; $f(t)$:死亡密度 mortality density; $\lambda(t)$:危险率 risk functional curves

死亡密度 $f(t)$ 整体偏低,在第1和第2龄级出现最大值,为0.019,最小值出现在第12龄级,为0.001,总体波动幅度较小。危险率 $\lambda(t)$ 曲线总体呈现上升的趋势,在第2龄级出现波动,其值高于第3龄级而低于第4龄级。第7—9龄级上升幅度较快,第3—7、9—12龄级上升幅度较低。

2.4 种群时间序列分析

利用时间序列预测模型对未来3、6、9个龄级时间后南方铁杉个体数进行推演,得出表5。表中可知,在3个龄级时间之后,第3、第4龄级个体数降低,第5龄级个体数持平,第6龄级之后个体数的预测值皆上升。在6个或者9个龄级之后,仅第6、9龄级的个体数降低,其余龄级个体数皆增加。总体来说,幼龄树不足导致不同龄级的时间后南方铁杉个体数出现少许波动。

表5 南方铁杉种群数量的时间序列分析

Table 5 Time sequence analysis of age structure of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

龄级 Age class	原始数据 Initial data	$M_3^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_9^{(1)}$	龄级 Age class	原始数据 Initial data	$M_3^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_9^{(1)}$
1	37				7	98	120	123	
2	106				8	69	98	117	
3	145	96			9	30	66	98	97
4	128	126			10	11	37	78	94
5	136	136			11	6	16	57	83
6	126	130	113		12	2	6	36	67

$M_3^{(1)}$ 、 $M_6^{(1)}$ 、 $M_9^{(1)}$ 分别是经过3、6、9龄级时间后南方铁杉种群数量的预测 $M_3^{(1)}$ 、 $M_6^{(1)}$ 、 $M_9^{(1)}$ is a prediction of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population after the time of age class 3,6 and 9, respectively

2.5 空间分布格局

南方铁杉种群在不同龄级的空间分布格局如图 6 所示。南方铁杉幼龄树 $g(r)$ 值皆高于上包迹线, 在 0—80 m 的尺度下都呈聚集分布。中龄树聚集程度较老龄树相比降低, 在 0—1 m 的尺度下呈随机分布, 在 1—80 m 尺度下显示为聚集分布。老龄树 $g(r)$ 值皆处于两条包迹线之间, 在 0—80 m 的尺度下呈随机分布。样地中南方铁杉种群的所有个体 $g(r)$ 值趋势与幼龄树类似, 皆呈聚集分布。

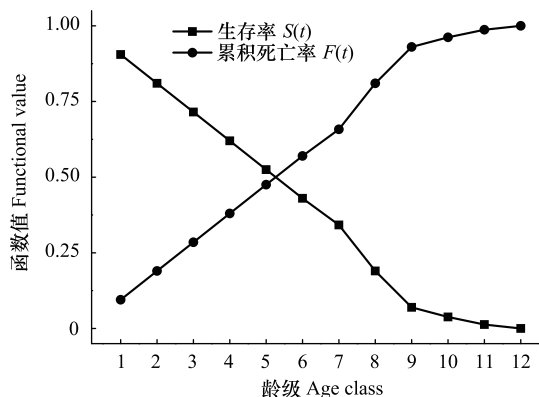


图 4 南方铁杉种群生存率函数 ($S(t)$) 和累积死亡率 ($F(t)$) 函数曲线

Fig.4 Survival rate ($S(t)$) and cumulative death rate ($F(t)$) curves of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

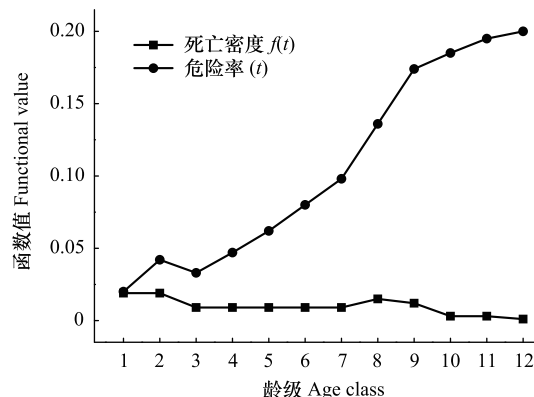


图 5 南方铁杉种群死亡密度 ($f(t)$) 和危险率 ($\lambda(t)$) 函数曲线

Fig.5 Mortality density ($f(t)$) and risk function ($\lambda(t)$) curves of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

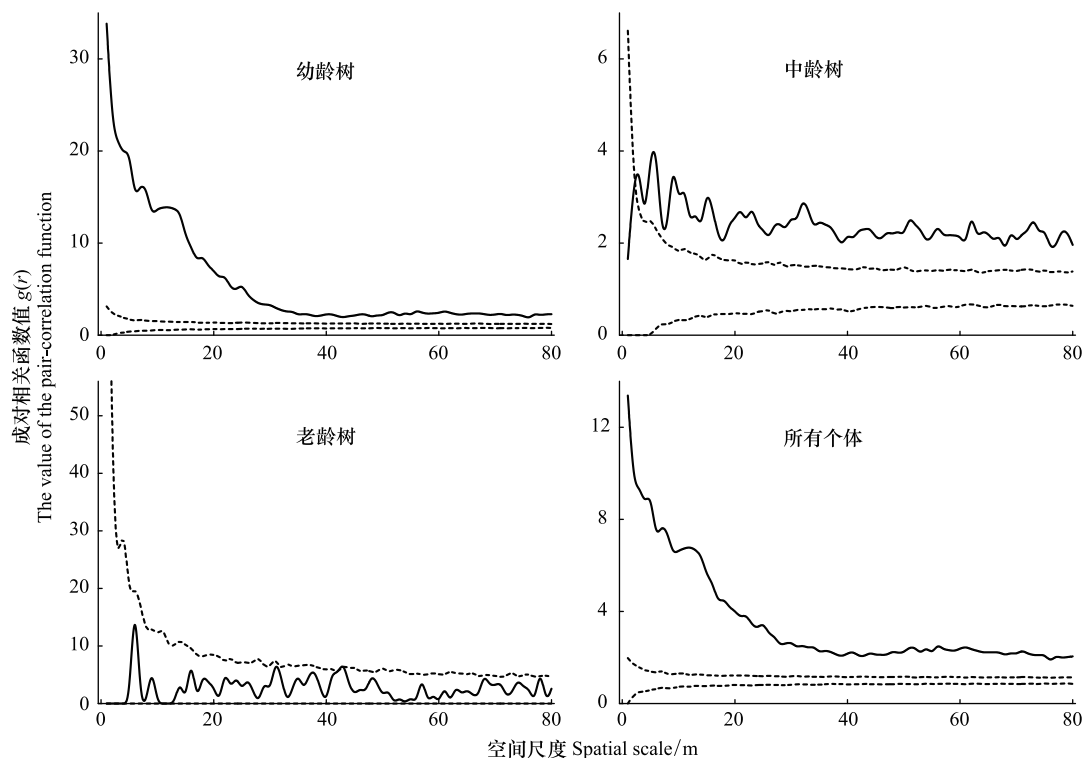


图 6 南方铁杉种群空间点格局分析

Fig.6 Point pattern analysis of *T. chinensis* var. *tchekiensis* population

图中实线为 $g(r)$ 函数值, 虚线为 Monte-Carlo 随机模拟得到的上下两条包迹线

3 结论与讨论

3.1 南方铁杉种群动态和更新能力

南方铁杉属阳性慢生树种,在早期生长较慢^[29],一旦摆脱不利条件,南方铁杉的生长将趋于稳定。本样地中南方铁杉种群的径级结构总体呈“金字塔”型,属于衰退型种群,主要在幼龄时存在衰退状态。南方铁杉种群存活曲线呈现出 Deevey-I 型,目前属于稳定型种群,与李林等^[16]对广西猫儿山及郭连金等^[15]在武夷山猪母坑地区等对南方铁杉的调查研究类似,再结合时间序列预测分析,表明现阶段南方铁杉各龄级个体数量在经过不同龄级时间后略有增长,易出现波动,种群自然更新能力较差。这与浙江九龙山^[18]和湖南桃源洞梨树洲^[17]的南方铁杉种群研究结果相反,其原因可能是本研究固定样地高海拔且是人为干扰较少的原始林,林下的高郁闭的现状无法得到改善,不利于南方铁杉生长。

生存分析函数能很好地表现种群的结构和动态变化,结果表明南方铁杉种群具有前期缺乏、中期波动、后期减少、总体衰退的特点。祁红艳等^[34]认为南方铁杉生长缓慢、林下受压“早衰”、甚至死亡是南方铁杉缺乏竞争优势、更新困难的原因。树种在不同生长阶段对资源和空间的需求和耐性会表现出差异性^[35],南方铁杉在林下不具有优势,无法获得充足的空间的光照等条件导致其幼苗和幼树的生态位宽度较低^[11];郭连金^[15]发现南方铁杉种子散布能力弱,自然迁移能力低,且休眠期较长,这也使样地中个体数量不足。随着龄级的增长,生长期的南方铁杉对光照、空间等资源的需求越来越迫切,出现强烈的环境筛;另外,由于群落中种内和种间竞争的加强,尤其是林冠层多脉青冈、青冈等大乔木的竞争^[11],导致种群数量在中龄级出现波动;后期老龄树伴随着南方铁杉进入生理死亡年龄,虽然具有较发达的根系,但仍无法提供老龄树庞大的生物量^[29],因此种群进入衰退阶段。

3.2 南方铁杉种群的空间分布

植物种群分布格局主要受物种自身特性、种群相互关系及外部生境差异性的影响,可以反映种群个体在水平空间上彼此的关系及其在群落中的作用和地位^[36]。已有研究表明随着种群年龄的增加,种群的空间格局的聚集程度逐渐降低,表现为由聚集分布向随机分布转变^[37],同样,南方铁杉种群在不同生长阶段也会呈现不同的分布状态^[6]。南方铁杉幼龄树和中龄树在样地基本呈聚集分布,老龄树呈随机分布,且幼龄树的聚集程度比中龄树大,这很可能由南方铁杉的种子扩散机制、种内或种间竞争决定。南方铁杉种子扩散能力较差^[15],使得幼苗幼树多聚集在母树周围,表现出较高的聚集程度。

随着龄级的增长,环境筛作用对种群动态的影响越发明显,呈聚集分布的幼龄树在生长过程中受到环境因子、种内种间竞争的干扰后个体数量锐减,逐渐降低聚集程度,最后呈随机分布。种群进入老龄阶段后呈随机分布,是因为此时南方铁杉多为大径级个体,对周围环境干扰的抵抗能力较强,具有稳定的资源获取和空间占用能力,生长或存活主要受自身生理特性影响,该结果也与本文种群动态特征的研究结果一致。

3.3 南方铁杉种群保护策略

南方铁杉种群在多地出现“断层”的现象^[15-17],将会导致这一种群趋于濒临灭绝,但是至今仍没有切实有效的保护政策。江西武夷山的南方铁杉种群动态特征和空间格局显示该种群不具备自我更新和维持的能力和潜力,其更新依赖于母树周围充足的种子源。原始林林冠层的高度郁闭性现状和来自林下植被的持续性种间竞争,很有可能对该地区的南方铁杉种群造成不可逆的影响。

近年来,我国对濒危植物的保护研究集中在两个方面,一是重点考虑濒危植物的种群动态监测和遗传多样性保护^[38]。二是减轻或消除胁迫性生态因子如人为干扰对珍稀植物种群维持的不利影响^[39],而本研究所得结论恰好相反,亟需人为的良性干扰促进南方铁杉幼苗更新。因此,可以在保护南方铁杉现有种群数量的基础上,适度地采取除灌、清理病腐木等科学措施保证林内南方铁杉种子萌发和幼苗定居具有良好环境,为该地区的南方铁杉种群续存创造有利的生境条件。

参考文献 (References):

- [1] Maua J O, Tsingalia H M, Cheboiwo J, Odee D. Population structure and regeneration status of woody species in a remnant tropical forest: a case study of South Nandi forest, Kenya. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 21: e00820.
- [2] 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.
- [3] 刘浩栋, 陈巧, 徐志扬, 吴春燕, 陈永富. 珍稀濒危树种陆均松天然种群结构与空间分布格局. *生态学报*, 2020, 40(9): 2985-2995.
- [4] 任毅华, 周尧治, 侯磊, 方江平, 罗大庆. 季色拉山急尖长苞冷杉种群不同龄级立木的空间分布格局. *生态学报*, 2021, 41(13): 5417-5424.
- [5] 秦爱丽, 马凡强, 许格希, 史作民, 陈其勇. 珍稀濒危树种峨眉含笑种群结构与动态特征. *生态学报*, 2020, 40(13): 4445-4454.
- [6] 杨清培, 金志农, 裴利洪, 施建敏, 程松林, 郭英荣, 陈伏生. 江西武夷山南方铁杉更新格局及代际关联性分析. *生态学杂志*, 2014, 33(4): 939-945.
- [7] 袁荣斌, 邹思成, 兰文军, 徐新宇. 江西武夷山国家级自然保护区南方铁杉资源调查初报. *江西林业科技*, 2012, (4): 37-39, 60-60.
- [8] 冯祥麟, 胡刚, 刘正华. 贵阳高坡南方铁杉群落特征及种群动态调查研究. *贵州林业科技*, 2011, 39(2): 26-29.
- [9] 杨清培, 钟安建, 金志农, 程松林, 裴利洪, 施建敏, 郭英荣, 陈伏生, 邹思成. 江西武夷山南方铁杉群落分类及更新能力评价. *江西农业大学学报*, 2014, 36(6): 1275-1283.
- [10] 赵峰. 莽山南方铁杉种群间关系研究. *中国农学通报*, 2011, 27(31): 68-72.
- [11] 赵家豪, 叶钰倩, 陈斌, 袁在翔, 刘江南, 杨涛, 袁荣斌, 关庆伟. 江西武夷山南方铁杉针阔混交林主要植物生态位特征. *林业科学*, 2021, 57(1): 191-199.
- [12] 何建源, 卞羽, 吴焰玉, 陈灿, 柯贤石, 徐自坤, 方燕鸿, 郑群力. 南方铁杉林林隙自然干扰规律. *西南林学院学报*, 2009, 29(6): 7-10.
- [13] 钱晓鸣, 黄耀坚, 张艳辉, 吴久玲, 陈仁华, 刘国富, 黄长兵, 谭荣锋. 武夷山自然保护区南方铁杉外生菌根生物多样性. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2007, 36(2): 180-185.
- [14] 杜道林, 刘玉成, 刘川华. 茂兰喀斯特山地南方铁杉种群结构和动态初探. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 1994, 19(2): 169-174.
- [15] 郭连金, 洪森荣, 夏华炎. 武夷山自然保护区濒危植物南方铁杉种群数量动态分析. *上饶师范学院学报*, 2006, 26(6): 74-78.
- [16] 李林, 魏识广, 黄忠良, 曹洪麟, 莫德清. 猫儿山两种种子遗植物的更新状况和空间分布格局分析. *植物生态学报*, 2012, 36(2): 144-150.
- [17] 丁巧玲, 刘志成, 王蕾, 蔡松辰, 石祥刚, 曾茂生, 廖文波. 湖南桃源洞国家级自然保护区南方铁杉种群结构与生存分析. *西北植物学报*, 2016, 36(6): 1233-1244.
- [18] 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.
- [19] 王大来. 莽山南方铁杉种群格局分布格局研究. *中国农学通报*, 2010, 26(1): 74-77.
- [20] 何建源, 卞羽, 吴焰玉, 陈灿, 柯贤石, 徐自坤, 方燕鸿, 郑群力. 不同坡向濒危植物南方铁杉的分布格局. *中国农学通报*, 2010, 26(13): 122-125.
- [21] 张志祥, 刘鹏, 刘春生, 李成惠, 张家银, 廖进平, 徐晟. 珍稀濒危植物南方铁杉种群结构与空间分布格局研究. *浙江林业科技*, 2009, 29(1): 7-14.
- [22] 拓锋, 刘贤德, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂, 马剑, 武秀荣, 赵晶忠, 马雪娥. 祁连山大野口流域青海云杉种群空间格局及其关联性. *植物生态学报*, 2020, 44(11): 1172-1183.
- [23] 赵家豪, 袁景西, 袁在翔, 王小民, 陈斌, 郑元庆, 关庆伟. 武夷山南方铁杉针阔混交林不同地形土壤营养元素分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2020, 44(4): 176-182.
- [24] 陈斌, 赵家豪, 关庆伟, 薛建辉, 郭英荣. 江西武夷山中亚热带南方铁杉针阔混交林群落组成与结构. *生态学报*, 2018, 38(20): 7359-7372.
- [25] 方福清. 福建、江西武夷山自然保护区种子植物区系比较. *亚热带农业研究*, 2017, 13(2): 110-114.
- [26] Condit R. Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 1995, 10(1): 18-22.
- [27] Klimas C A, Kainer K A, Wadt L H O. Population structure of *Carapa guianensis* in two forest types in the southwestern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2007, 250(3): 256-265.
- [28] Brodie C, Houle G, Fortin M J. Development of a *Populus balsamifera* clone in subarctic Quebec reconstructed from spatial analyses. *Journal of Ecology*, 1995, 83(2): 309-320.
- [29] 罗金旺. 福建光泽南方铁杉天然林的生长规律与生物量. *福建林学院学报*, 2011, 31(2): 156-160.
- [30] 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.
- [31] 吴承祯, 洪伟, 谢金寿, 吴继林. 珍稀濒危植物长苞铁杉种群生命表分析. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 333-336.
- [32] 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.
- [33] 袁在翔, 金雪梅, 马婷瑶, 陈斌, 关庆伟, 王玲. 南京灵谷寺栓皮栎种群结构与动态. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1488-1494.
- [34] 祁红艳, 金志农, 杨清培, 袁荣斌, 裴利洪, 施建敏, 欧阳明. 江西武夷山南方铁杉生长规律及更新困难的原因解释. *江西农业大学学报*, 2014, 36(1): 137-143, 208-208.
- [35] Braz M I G, De Cássia Quitete Portela R, Cosme L H M, Marques V G C, De Mattos E A. Germination niche breadth differs in two co-occurring palms of the Atlantic Rainforest. *Natureza & Conservação*, 2014, 12(2): 124-128.
- [36] Devaney J L, Jansen M A K, Whelan P M. Spatial patterns of natural regeneration in stands of English yew (*Taxus baccata* L.); Negative neighbourhood effects. *Forest Ecology and Management*, 2014, 321: 52-60.
- [37] Jiang J, DeAngelis D L, Zhang B, Cohen J E. 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. *Ecological Modelling*, 2014, 289: 59-65.
- [38] 马克平. 监测是评估生物多样性保护进展的有效途径. *生物多样性*, 2011, 19(2): 125-126.
- [39] 黄至欢. 中国珍稀植物濒危原因及保护对策研究进展. *南华大学学报: 自然科学版*, 2020, 34(3): 42-50.