

DOI: 10.5846/stxb202104291124

谭菊荣, 袁位高, 李婷婷, 许国良, 吴正柱, 陈小明, 李卫忠, 许惠春, 库伟鹏, 朱锦茹, 吴初平. 极小种群野生植物细果秤锤树种群结构与动态特征. 生态学报, 2022, 42(9): 3678-3687.

Tan J R, Yuan W G, Li T T, Xu G L, Wu Z Z, Chen X M, Li W Z, Xu H C, Ku W P, Zhu J R, Wu C P. Population structure and dynamic characteristics of an extremely small population plant *Sinojackia microcarpa*. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3678-3687.

极小种群野生植物细果秤锤树种群结构与动态特征

谭菊荣^{1,2}, 袁位高², 李婷婷^{2,*}, 许国良³, 吴正柱³, 陈小明³, 李卫忠³, 许惠春³, 库伟鹏¹, 朱锦茹², 吴初平²

1 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 杭州 311300

2 浙江省林业科学研究院, 杭州 310023

3 建德林场, 建德 311600

摘要:细果秤锤树(*Sinojackia microcarpa*)是中国特有极小种群植物之一,属国家Ⅱ级重点保护植物。为揭示该种群的生存潜力与濒危机制,为种群保护提供依据,采用样地调查法在浙江省建德市细果秤锤树自然集中分布区进行野外调查,以空间代替时间研究了细果秤锤树种群的结构特征,绘制了种群静态生命表及种群存活曲线,并应用种群动态和时间序列量化预测种群未来发展态势。结果表明:(1)细果秤锤树的径级、高度和冠幅结构均表明该种群龄级结构总体呈衰退型,种群幼年树淘汰率较高,中年树到老年树过渡阶段适应力增强,生长情况较前期稳定。(2)生活曲线属 Deevey-Ⅲ型,早期死亡率高,生存分析揭示细果秤锤树种群具有前期锐减的动态特征。(3)时间序列分析预测在未来 2、4、6、8 个龄级后,细果秤锤树的年龄结构存在幼年个体数下降,中、老年树占优势的衰退风险。(4)种群动态指数表明该种群结构总体波动大,抗外界干扰能力较弱,环境对个体的选择作用较强。为促进种群自然更新,应加强就地保护措施,降低人为干扰对个体生存环境的威胁,提高幼苗至幼树转化率,实现种群恢复。

关键词:细果秤锤树;极小种群;生命表;生存曲线;种群动态指数

Population structure and dynamic characteristics of an extremely small population plant *Sinojackia microcarpa*

TAN Jurong^{1,2}, YUAN Weigao², LI Tingting^{2,*}, XU Guoliang³, WU Zhengzhu³, CHEN Xiaoming³, LI Weizhong³, XU Huichun³, KU Weipeng¹, ZHU Jinru², WU Chuping²

1 School of forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

2 Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China

3 Jiande Forestry Farm, Jiande 311600, China

Abstract: *Sinojackia microcarpa* is one of the extremely small populations species in China, it is a level-Ⅱ national key protected plant. To reveal the survival potential and endangered mechanism of the population, and provide the basis for population protection, a sample survey was conducted in the natural concentrated distribution area of *S. microcarpa* in Jiande City, Zhejiang Province. The structural characteristics of *S. microcarpa* were studied in space instead of time, the population static life table and population survival curve were drawn, and the population dynamics and time series were used to quantitatively predict the future development trend of the population. The results showed that: (1) The structure of diameter, height and crown structure all indicated that the age structure of the population was generally declining, the young

基金项目:浙江省珍稀濒危野生动植物抢救保护行动(2021—2025);基于功能群的亚热带次生阔叶林质量提升技术与示范(2019SY08)

收稿日期:2021-04-29; 采用日期:2021-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tingtingli71@163.com

trees had high mortality, while the adaptability of the adult tree to the old tree was enhanced, and the growth situation was stable compared with the previous period. (2) The life curve belonged to the Deevey-III type, survival analysis showed that the population of *S. microcarpa* had a sharp decline in the early stage and the early mortality rate was high. (3) Time series analysis predicted that after 2, 4, 6, and 8 age classes in the future, the number of young individuals of *S. microcarpa* will decline, and the age structure will be in a decline dynamic where adult trees dominate. (4) The population dynamic index indicated that the overall structure of the population fluctuated greatly, the ability to resist external interference was weak, and the environment had a strong effect on individual selection. In order to promote the natural renewal of the population, in-situ protection measures should be strengthened to reduce the threat of human interference to the individual living environment, it will help increase the conversion rate of seedlings to saplings, and achieve the restoration of population.

Key Words: *Sinojackia microcarpa*; small population; life table; survival curve; population dynamic index

种群结构与数量动态是种群生态学研究的核心问题之一^[1-2]。种群结构包含径级结构、高度结构以及年龄结构等^[3],以上作为种群动态的研究指标既可体现种群大小个体间数量的分布和配置现状,也能反映种群的数量动态及其未来的发展与演变趋势。结合种群生命表、存活曲线和生存分析等方法研究种群结构,可以揭示种群目前的存活现状,分析植物在群落中与环境之间的适合度及相互关系^[4-5]。

当前生物界的众多物种遭受着不同程度的消失威胁,因未获得保护地位有些或已灭绝^[6]。生境要求独特、基因易流失的极小种群物种的保护是生物多样性保护内容的重中之重。目前中国多地区在极小种群野生植物保护战略框架下,相关学者基于野外群落监测调查,通过分析黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*)^[7]、重度砍伐后的崖柏(*Thuja sutchuenensis*)^[8]、密叶红豆杉(*Taxus fuana*)雌雄个体的种群结构及生境特征^[9],从而阐释其种群生存力及维持机制;运用基因组学的方法对浙江天目铁木(*Ostrya rehderiana*)^[10]进行遗传多样性分析来揭示极小种群遗传机制下的濒危机理,结合微卫星分子标记技术确定野生水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)核心种质母树资源并得以进行保存试验^[11];基于实践示范针对性地取得了就地生境改善和种群恢复、迁地保护和野外回归、繁殖特性与人工扩繁等保育方面的研究进展^[12]。就极小种群植物的拯救保护内容和技术要点而言,针对性的监测植物种群数量、规模、结构特征和动态变化,可以定量研究其致濒机理及过程,从而定向研究天然种群保护、人工种群重建和种质资源保存有关的保护生物学课题^[13-14]。

细果秤锤树(*Sinojackia microcarpa*),为安息香科秤锤树属落叶大灌木或小乔木,其花朵洁白,枝干奇特,常具棘刺,果木质,呈细梭形。由华南植物研究所陈涛先生和浙江林学院李根有教授于1997年在美国密苏里植物园学报上联名发表^[15],是中国特有极小种群野生植物,为WPESP保护工程首批优先保护的物种之一。由于细果秤锤树多分布于低海拔地段,受人为活动影响较大,适生环境退化,自然更新困难,已被世界自然保护联盟(IUCN, <http://www.iplant.cn/rep/news/34>)评估为极度濒危物种,目前仅在浙江省建德、富阳和临安等地发现零星分布且范围狭窄。2000至2007年间,建德市乌石滩林区作为细果秤锤树种群的最大集中分布地,种群资源由1052株锐减至600余株,始终低于种群稳定存活的最小界限^[16-17]。因此,亟需对细果秤锤树自然分布区进行种群资源全面复查和挂牌保护。本研究通过分析细果秤锤树的种群结构特征,预测其数量动态变化规律,探究其濒危和更新机制,为该野生植物资源的保护、恢复和可持续更新提供可靠的理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

细果秤锤树集中分布于浙江省建德市建德林场乌石滩林区(图1),主要有三个分布点,分别为乌石滩、富家坞和灵山顶。种群位于119°33'08"—119°34'05"E,29°32'56"—29°35'43"N,海拔23—429 m处。属亚热带北缘季风气候,雨量充沛,四季分明,年平均气温17.4℃。土壤类型以凝灰岩发育的红壤、黄棕色壤土为主,土层浅薄且质地较为疏松,土壤容重1.06—1.19 g/cm³;pH值4.73—5.79,呈弱酸性;3个分布点有效磷和速效钾含量均较低,其中灵山顶群落土壤碱解氮、有机碳总体含量最高,分别为105.96 mg/kg、45.23 g/kg,土壤有

机质含量均值为 45.23 g/kg。细果秤锤树原生种群所处群落类型复杂多样,多顺沿生长在岩石裸露率较大的山谷溪沟边的灌丛林中,个体呈带状分布,由山地沿山脊横跨约 3—5 km,生境受历史人为砍伐、割灌干扰较严重。

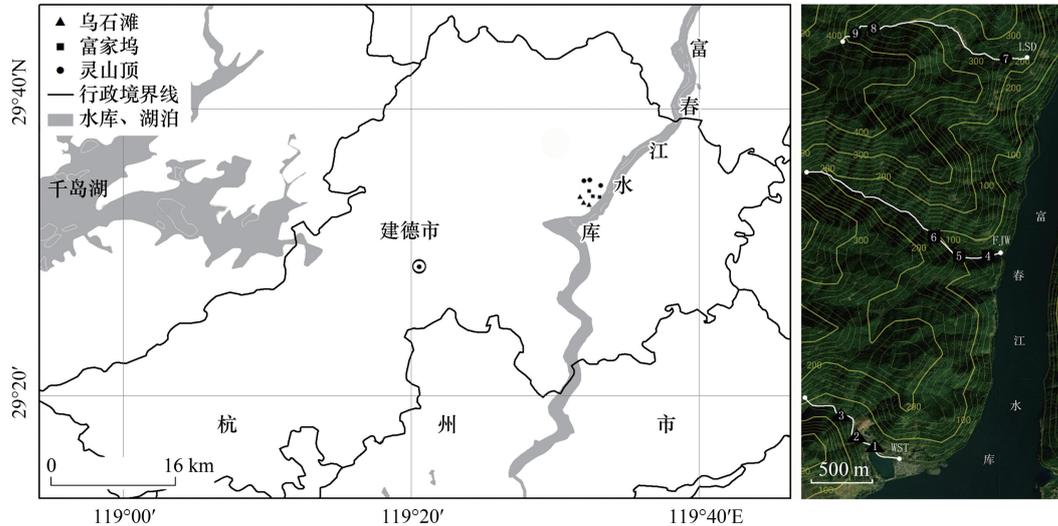


图 1 样地及资源分布路线图

Fig.1 Map of sample plots and resource distribution

1.2 样地设置与调查

细果秤锤树为典型极小种群野生植物,残存数量较少,因适存的小流域生境使得种群呈片、带状大小不等斑块状分布,样地设置受限。在全面踏查细果秤锤树野生群落的基础上,参照热带森林科学研究中心的样地建设技术规程,建立 0.18 hm² 的固定监测样地。使用全站仪在 3 个带状分布点:乌石滩、富家坞和灵山顶分别设置 3 个典型样地进行种群特征调查(表 1),共计 9 个 10 m×20 m 的长方形样方。用 GPS 定位样方,调查样方内的生境因子包括海拔、经纬度、坡向坡位、植被类型、群落高度等。对样地内所有细果秤锤树个体进行挂牌测量,记录其胸径、树高、冠幅和位置坐标,并调查幼苗幼树的更新数量。

表 1 细果秤锤树种群样地环境概况

Table 1 Environmental survey of *Sinojackia microcarpa* population in plots

分布地区 Location	样地 Plot	海拔/m Elevation	经度 Longitude	纬度 Latitude	坡向 Direction of slope	群落特征 Community characteristics	干扰 Interference
乌石滩	P1	58	119°33'10"	29°34'16"	西	香樟-板栗混交林	砍伐林下灌木及草
	P2	45	119°33'60"	29°34'18"	西	板栗林	砍伐林下灌木及草
	P3	64	119°33'00"	29°34'17"	东北	板栗林	砍伐林下灌木及草
富家坞	P4	58	119°33'42"	29°34'57"	东南	柏木-南酸枣混交林	收割林下灌木
	P5	95	119°33'36"	29°34'57"	东南	柏木林	砍伐林下灌木及草
	P6	128	119°33'24"	29°35'20"	东	柏木-拟赤杨混交林	砍伐林下灌木及草
灵山顶	P7	190	119°33'52"	29°35'35"	东北	香樟林	无
	P8	384	119°33'11"	29°35'11"	东北	毛竹林	无
	P9	396	119°33'10"	29°35'40"	东北	毛竹林	无

1.3 年龄结构划分

基于同一树种的龄级和径级在同一环境作用中符合一致性规律,可以运用空间代替时间及应用生态学中的大小结构分析法来研究细果秤锤树的种群动态^[18]。细果秤锤树与黄梅秤锤树的生长特征相近,植株基部多萌蘖分枝,无明显主干,丛生性强且排列方式不一,无法采用基径作为划分标准确定个体年龄级别。通过单丛中单个分枝胸径越大、分枝数越多,对应冠幅、株高级别越高的生活史规律,同时回归拟合分析表明树高、冠幅两者与最大胸径呈极显著相关关系($F=89.807, P \approx 0 < 0.001$),故采用单丛中最大分枝枝干作为个体胸径来划定径级结构同时辅以高度、冠幅结构^[10,18-19]。如表 2 所示,其径级划分:以胸径间隔(DBH)0.5 cm 为径阶距, I 径级 $DBH \leq 1.5$ cm, II 径级 $1.5 < DBH \leq 2.0$ cm...,类推至将胸径大于 5.5 cm 的全部归为 X 径级,同时依据细果秤锤树种群的资源调查数据,对比生活史特征将生长期划分为 3 个阶段;高度级划分:按株高大小以 1 m 为级差,1 级 $H \leq 1.0$ m,2 级 $1.0 < H \leq 2.0$ cm...,类推至将冠幅大于 9 m 的全部归为 10 级;冠幅级划分:以经过树冠中心东西、南北两垂直方向的平均冠幅表示,以 0.5 m 设为级差,1 级 $C_r \leq 0.5$ m,2 级 $0.5 < C_r \leq 1.0$ m...,类推至将胸径大于 8 m 的全部归为第 10 级,全部林木均共划为 10 个级别,3 种分级方式相互独立^[20-21]。

—表 2 细果秤锤树种群年龄结构级划分

Table 2 Level division of structure class of *Sinojackia microcarpa*

径级指标 DBH/cm	年龄级 Age class	生长期 Growing period	高度指标 H/m Height index	冠幅指标 C_r/m Crown index	高度/冠幅级 Height/Crown class
0—1.5	I	幼树	0—1.0	0—0.5	1
1.5—2.0	II		1.0—2.0	0.5—1.0	2
2.0—2.5	III		2.0—3.0	1.0—2.0	3
2.5—3.0	IV	中年树	3.0—4.0	2.0—3.0	4
3.0—3.5	V		4.0—5.0	3.0—4.0	5
3.5—4.0	VI		5.0—6.0	4.0—5.0	6
4.0—4.5	VII		6.0—7.0	5.0—6.0	7
4.5—5.0	VIII	老年树	7.0—8.0	6.0—7.0	8
5.0—5.5	IX		8.0—9.0	7.0—8.0	9
>5.5	X		>9.0	>8.0	10

DBH: 胸径 Diameter at breast height

1.4 静态生命表及存活曲线的编制

在特定时间断面上以细果秤锤树种群的年龄结构为基础数据编制静态生命表(表 3),描述种群生存动态的趋势^[22]。因调查对象细果秤锤树是野生种群,利用不同径级结构中的现存个体数来研究特定时间段的种群动态,反映的仅为多个世代重叠的年龄动态历程中的一个特定时间,而非对种群全部生活史的追踪,因此编制中出现死亡率 q_x 为负值的情况,故运用方程拟合法进行数据匀滑来处理种群数量波动的某些生态现象^[23]。本研究调查数据中第 I 龄级(26 株) < 第 II 龄级(68 株);第 III 龄级(67 株) < 第 IV 龄级(113 株),数量存在异常波动,以径级为自变量,存活株数为因变量,拟合后方程为: $y = 12231.41x^{-3.111}$ ($R^2 = 0.907, P < 0.001$)。编制细果秤锤树静态生命表,其相关参数及关系式如下: $l_x = (n_x/n_1) \times 1000, d_x = l_x - l_{x+1}, L_x = (l_x + l_{x+1})/2, L_x = (l_x + l_{x+1})/2, T_x = \sum L_x, e_x = T_x/l_x, K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$ 。

1.5 种群动态量化分析

种群动态量化分析法是根据细果秤锤树种群内相邻龄级间个体数量变化动态指数(V_n)、整个种群年龄结构的数量变化动态指数(V_{pi})以及考虑未来外部干扰时的种群年龄结构动态指数(V'_{pi})这三者客观精确地定量描述评价种群结构动态^[24]。

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

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

$$V_{pi}' = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{\min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k) k \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (3)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, S_3, \dots, S_k)} \quad (4)$$

式(1)中, V_n 为种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化动态, 式(2)中 V_{pi} 为整个种群结构的数量变化动态(忽略外部干扰), S_n 与 S_{n+1} 分别为第 n 与第 $n+1$ 龄级的个体数, k 表示种群大小年龄级数量, $V_n \in [-1, 1]$, V_n 取正、负、零值时分别反映种群两相邻龄级个体数或整个种群年龄结构增长、衰退、稳定的结构动态关系。 V_{pi} 仅适用于不考虑未来外部环境干扰的种群结构动态比较, 当考虑未来外部干扰时, 如修正后式(3)中种群年龄结构动态(V_{pi}')还取决于龄级数量(k)及各龄级个体数(S_n), V_{pi}' 也可作为衡量种群结构动态对随机干扰的敏感性指标。 V_{pi} 、 V_{pi}' 取正、负、零值时反映的动态关系与 V_n 一致, 式(4)中 P_{\max} 为种群对完全随机干扰所承担的最大风险概率^[25]。

1.6 种群数量动态的时间序列预测

种群数量动态变化时间序列预测是以种群各龄级实际存活株数为原始基础数据, 采用一次移动平均法预测年龄结构^[26]。

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (5)$$

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、6、8 龄级时间后的细果秤锤树种群各龄级的个体数量进行预测。

2 结果与分析

2.1 细果秤锤树种群年龄结构

2.1.1 种群径级结构

本次调查到 3 个分布点共计细果秤锤树 509 株, 最大胸径为 7.2 cm, 形成的种群龄级结构均较为完整(图 2), I—III 龄级个体数量占调查总体的 31.63%, IV—VII 这 4 个龄级个体数之和占总数的 61.30%, 自 IV 龄级后种群数量出现逐级递减, 反映中龄级所占比例较大, 幼龄级和老龄级占比次之的纺锤形结构, 种群结构表现为衰退型种群。

2.1.2 种群高度结构

细果秤锤树整体的种群高度结构基本呈现为中间高两边低的偏正态分布(图 3), 种群个体数随高度级的变化表现为前期递增, 幼龄级(1—3 级)共计 89 株, 占调查总体的 17.49%, 第 4—7 级分布居多共计 360 株, 个体占比 70.73%, 后期个体数逐级递减, 第 8—10 级个体数量相对少且变化趋于平缓, 个体占比 11.78%, 株高龄级分布大致呈纺锤型, 幼龄和老龄级个体共占种群数量的 29.27%, 高度结构亦表明细果秤锤树种群处于衰退型种群结构。

2.1.3 种群冠幅特征

由细果秤锤树的冠幅龄级结构可知(图 4), 同株高龄级结构分布趋势一致, 均为中龄级占比最高, 第 3—4 级个体数量相同且达到峰值, 幼龄级(1—3 级)共计 216 株, 占调查总体的 42.44%, 第 4—7 级分布居多共计 280 株, 个体占比 55.01%, 自第 4 级后就逐级递减至第 10 级为 0 株。体现细果秤锤树冠幅结构也呈较典型的

衰退型结构。

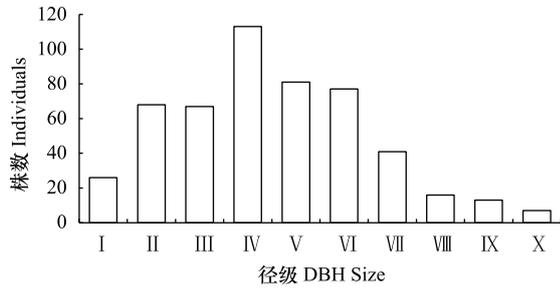


图2 细果秤锤树种群径级结构

Fig.2 DBH size structure of *Sinojackia microcarpa* population

DBH: 胸径 Diameter at breast height

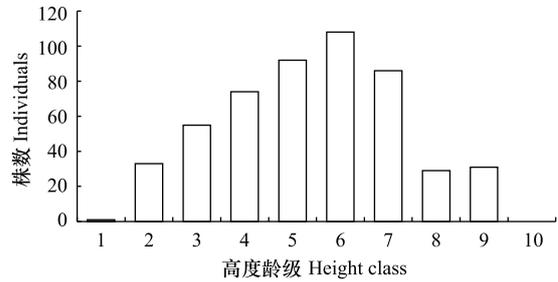


图3 细果秤锤树种群高度结构

Fig.3 Height structure of *Sinojackia microcarpa* population

2.2 细果秤锤树种群静态生命表及存活曲线

由表3可知,细果秤锤树不同龄级间所对应的个体存活数(l_x)差异明显,且总体呈现随龄级增大而下降的趋势,表明幼龄树环境适应性较差或受人为砍伐干扰因素大,经外界干扰及自然竞争优胜劣汰了总体的88.43%。 e_x 反映的是 x 龄级开始时细果秤锤树个体的生命期望,见表可知 e_x 随着龄级增加而逐渐增大,说明细果秤锤树个体在此期间已具备了较强的环境适应能力,在 VII 径级达到峰值 0.846,此龄级阶段生存能力最强。

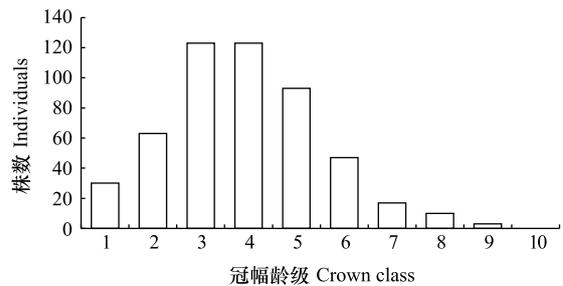


图4 细果秤锤树种群冠幅结构

Fig.4 Crown structure of *Sinojackia microcarpa* population

采用相对年龄径级为横轴,根据 Deevey 的划分类

型,由图5可知,细果秤锤树种群的存活曲线呈凹曲型,趋于 III 型,在第 I—III 龄级几乎呈直线下下降趋势,表示种群的大多数个体幼年期死亡率较高,一旦活到中期的某一年龄,死亡率就较低而后稳定。随着龄级增大,曲线斜率越小,说明细果秤锤树幼龄级死亡率大,自然更新只有 1.3%的幼树能进入到 IV 龄级。

表3 细果秤锤树种群静态生命表

Table 3 Static life table of *Sinojackia microcarpa* population

龄级 Age class	胸级 DBH/cm	a_x	a_x^*	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	DBH ≤ 1.5	26	12231	1000	6.908	884	0.884	558	678	0.558	2.156
II	1.5 < DBH ≤ 2.0	68	1416	116	4.752	83	0.717	74	120	0.642	1.262
III	2.0 < DBH ≤ 2.5	67	401	33	3.490	20	0.601	23	46	0.700	0.919
IV	2.5 < DBH ≤ 3.0	113	160	13	2.571	6	0.488	10	23	0.756	0.668
V	3.0 < DBH ≤ 3.5	81	82	7	1.903	3	0.439	5	13	0.780	0.578
VI	3.5 < DBH ≤ 4.0	77	46	4	1.325	1	0.370	3	8	0.815	0.461
VII	4.0 < DBH ≤ 4.5	41	29	2	0.863	1	0.345	2	5	0.828	0.423
VIII	4.5 < DBH ≤ 5.0	16	19	2	0.440	0	0.316	1	3	0.842	0.379
IX	5.0 < DBH ≤ 5.5	13	13	1	0.061	0	0.308	1	1	0.846	0.368
X	5.5 < DBH	7	9	1	0.061	-	-	0	0	0.500	-0.307

x 表示某一特定龄级, a_x 为龄级内现有个体数; a_x^* 为匀滑修正后的存活数, l_x 为 x 龄级开始时标准化存活个体数; d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级期间内标准化死亡个体数; q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级期间的死亡率; L_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级期间的平均存活个体数或区间寿命; T_x 为从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x 为 x 龄级开始时个体的平均生命期望寿命; K_x 为各年龄组消失率

细果秤锤树种群死亡率 q_x 和消失率 K_x 曲线变化趋势大体一致,图 6 中显示两者均在第一龄级出现峰值,表明在此阶段通过环境筛选和外界干扰后植株生长受到较大阻碍,从而形成死亡高峰,自第 II 龄级起死亡速率逐渐减缓,个体死亡比重降低,在 IX 龄级个体向 X 级阶段的发展过程中,死亡率和消失率显著降低,死亡率为 30.8%,消失率为 36.8%,说明中年树到老年树过渡阶段适应力增强,生长情况较前期稳定。

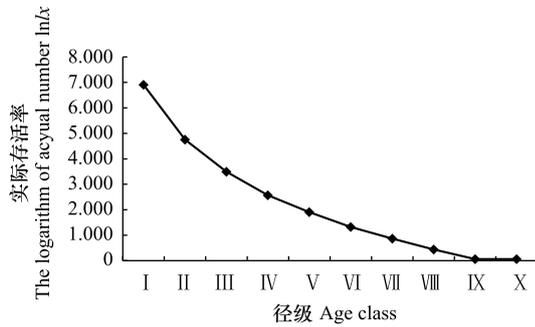


图 5 细果秤锤树种群存活曲线 $\ln I_x$

Fig.5 Survival curve ($\ln I_x$) of *Sinojackia microcarpa* population

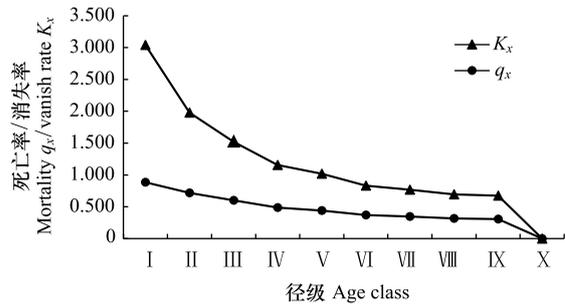


图 6 细果秤锤树种群死亡率(q_x)和消失率曲线(K_x)

Fig.6 Mortality rate (q_x) and vanish rate (K_x) curves of *Sinojackia microcarpa* population

q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级期间的死亡率; K_x 为各年龄组消失率

2.3 细果秤锤树种群动态量化分析

由表 4 可知,细果秤锤树相邻龄级间数量变化动态指数随龄级的增大呈现较大波动,其中仅 V_1 级小于 0,说明 I—II 龄级之间个体数量呈衰减的动态结构关系,种群扩张受限,剩余的龄级间均为增长关系。 $V_{pi} = 0.1268, V'_{pi} = 0.0018, V_{pi} > V'_{pi}$,在不考虑外部干扰时的 V_{pi} 指数大于 0,为 0.1268,考虑随机干扰时的 V'_{pi} 指数仅为 0.0018,两者均趋近于 0,表明细果秤锤树种群动态结构总体波动大,抗外界干扰能力较弱。种群结构对随机干扰的敏感指数即随机干扰风险极大值 $P_{max} = 0.014$,说明受外界环境干扰时,种群结构增长性低且对外界干扰敏感度较高,说明其环境适应性低,同时由于种群年龄结构幼龄个体更新困难,老龄级的未来个体数增多,细果秤锤树种群将面临衰退威胁。

表 4 细果秤锤树种群动态变化指数

Table 4 Dynamic index of *Sinojackia microcarpa*

龄级 Age	数量动态指数级 Number dynamic index class	动态指数 Number dynamic index/%	龄级 Age	数量动态指数级 Number dynamic index class	动态指数 Number dynamic index/%
I—II	V_1	-61.76	VII—VIII	V_8	18.75
I—II	V_2	1.47	IX—X	V_9	46.15
II—III	V_3	40.71	种群动态指数 V_{pi}		12.68
III—IV	V_4	28.32	Population dynamics index		
IV—V	V_5	4.94	随机干扰敏感指标 V'_{pi}		0.18
V—VI	V_6	46.75	Random disturbance index		
VI—VII	V_7	60.98	随机干扰风险概率 P_{max}		1.42
			Random disturbance probability		

V_n 表示种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化动态, V_1 为种群从第 I 到 II 龄级的个体数量变化, V_2, \dots, V_9 以此类推

2.4 细果秤锤树种群时间序列预测

由表 5 分析可知,在未来的 2、4、6、8 个龄级后,细果秤锤树幼年 (I—III) 及成年 (IV—VI) 个体数整体趋于稳定,但在种群前期,第 II 龄级经过 2 个龄级时间后个体数下降了 30.88%,种群前中期,第 IV 龄级经过 2、4 个龄级时间后个体数分别下降了 20.35%、38.94%;种群自第 VII 龄级起均有不同幅度的增加趋势,即老龄个体同一龄级随经历时间增加个体存活数渐增,但由于幼树个体储量不够丰富且更新不良呈消减动态趋势,随时

间推移,最终也会导致种群数量的衰减及种群结构的不完整。

表 5 细果秤锤树种群数量动态时间序列预测

Table 5 Time sequence prediction of number dynamics of *Sinojackia microcarpa*

龄级 Age class	实际存活数 Survival number	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$
I	26				
II	68	47			
III	67	68			
IV	113	90	69		
V	81	97	82		
VI	77	79	85	72	
VII	41	59	78	75	
VIII	16	29	54	66	61
IX	13	15	37	57	60
X	7	10	19	39	52

(1): 移动平均法中的一次移动平均法标识

3 讨论

3.1 细果秤锤树种群的结构特征

植物种群结构研究是反映种群个体生长过程中立地条件优劣及对环境适应性强弱的一种方式,此间种群的生长过程具有一定的波动性^[22]。其中径级结构是物种所在群落稳定性和生长发育状况的衡量指标,植物种群垂直株高可描述种群的高度结构以揭示种群特点^[20,27],冠幅在一定程度上可描述物种的同化能力及空间占据和利用能力^[28]。本研究中建德乌石滩林区的细果秤锤树野生种群径级结构和高度、冠幅结构规律呈现一致性,整体结构完整但表现出衰退的趋势。富家坞分布点的细果秤锤树个体数量较多,乌石滩次之,灵山顶最少,三个分布点的 I—III 龄级(幼龄树)种群个体分别占总数量的 11.79% 乌石滩、14.73% 富家坞和 12.44% 灵山顶,均未超过种群数量的 1/3,处于灵山顶的种群因海拔较高且地势复杂不易受到人为干扰和破坏,最能体现原生生境,但幼年树个体占比与另两个分布点无显著差异,三个分布点所在群落中均未发现实生小苗,整个种群幼龄个体更新不良,说明细果秤锤树种群更新受阻。

3.2 细果秤锤树种群的数量动态趋势

种群数量动态分析以建立种群静态生命表、绘制存活曲线来判断种群发展趋势,解释植物种群与环境的相互作用,有助于针对性指导珍稀濒危植物的保护工作^[29]。本研究静态生命表及存活曲线结果表明,该种群的年龄结构为纺锤状衰退型,种群动态变化指数也显示种群前期薄弱、对外界干扰敏感程度较高的特征。通过对比安息香科的濒危属—秤锤树属中江西狭果秤锤树^[30]、湖北黄梅秤锤树^[10]以及湖南长果安息香^[16]这 3 种濒危植物的种群结构特征(表 6),从龄级结构情况来看,彭泽狭果秤锤树、长果安息香与细果秤锤树种群均呈现衰退型,永修狭果秤锤树与黄梅秤锤树的龄级结构呈倒“J”型和偏倒“J”型,表明个体更新良好,从存活曲线类型来看,狭果秤锤树、长果安息香种群均为 Deevey-I 型,说明种群几乎所有个体都能达到生理寿命,而细果秤锤树种群呈 Deevey-III 型,反映早期幼苗、幼树死亡率高,经环境筛选才能过渡到老龄级,与死亡高峰期是 1—3 年幼龄个体的裂叶沙参(*Adenophora lobophylla* Hong)^[31]种群以及前期存活率较低的紫果云杉(*Picea purpurea*)种群^[25]的生活史及生殖力情况相类似;更新状况中狭果秤锤树种群由于林下为砂性土壤,透气性好且不积水,天然适合于果皮坚硬且具有深休眠特性的种子沙藏,故狭果秤锤树实生苗较丰富^[32]。而细果秤锤树喜生于溪沟边,种子多被溪水冲泡逐流,其次近溪沟边的林下壤土成分中多石砾,土质颗粒粘结性不够,保肥及持水力较低,种子贮藏及萌发条件欠佳,同长果安息香均表现出因种子萌发困难而导致未来种群数量呈衰退趋势的共性。

表 6 秤锤树属 (*Sinojackia*) 濒危物种和细果秤锤树的种群结构特征比较Table 6 The comparison in same genu population between endangered species and *Sinojackia microcarpa*

种 Species	种群 Population	龄级结构 Age class	存活曲线 Survival curve	致濒因素 Endangered causes	现存状态 Existing status
狭果秤锤树 <i>Sinojackia rehderiana</i>	江西永修种群	倒“J”型增长	Deevey- I 型	人为生境破坏	种子自然更新良好
黄梅秤锤树 <i>Sinojackia huangmeiensis</i>	江西彭泽种群	衰退型	Deevey- I 型	基数小;立地环境	极危
长果安息香 <i>Sinojackia dolichocarpa</i>	湖北种群	偏倒“J”型增长	—	人为砍伐	萌芽自然更新良好
细果秤锤树 <i>Sinojackia microcarpa</i>	湖南种群	衰退型	Deevey- I 型	种子萌发率低,大树倒伏	极危
	建德种群	衰退型	Deevey- III 型	人为砍伐,更新受阻	极危

3.3 细果秤锤树种群的保护对策与研究建议

植物种群更新主要受种源、传播和建成的限制,幼苗的补给及存活生长情况影响着种群更新的成败,小尺度上植物幼苗的建成取决于微环境^[33]。因细果秤锤树多茎刺不利于开路行走而遭历史人为砍伐活动影响较大,故应加强细果秤锤树种群的封育保护,重点监测细果秤锤树残存种群数量及其分布生境。就地保护是濒危植物解濒最及时有效的措施,防止人为破坏,综合巩固好现存的种群数量及生境,更好地释放和发挥种群增长潜力,能使种群在一定时期内保持相对稳定的数量,得到恢复发展;同时,建德细果秤锤树分布区多处于水陆交替的不稳定环境,调查中有细果秤锤树根系经水涝冲刷而裸露的情况,与长喙毛茛泽泻 (*Ranalisma rostratum*) 等生境敏感且生态幅狭窄的植物一样,此类小种群植物一经旱化或周期性水深变化影响则有消亡风险^[34],当地林业部门应制定拯救该树种遭受自然灾害的紧急预案,加固基础设施或建立近地、异地保护点。本研究中,建德地区细果秤锤树种群结构呈衰退型,且为零星或聚集狭域分布,导致种群遗传多样性降低,环境适应力和进化潜力减弱^[35],因此亦需从遗传学角度研究致濒的内因原因,构建细果秤锤树居群的核心种质资源圃,必要时采取人工辅助授粉和繁育措施,降低败育风险,提高种子萌发率,扩大种群数量。

参考文献 (References):

- [1] 张文辉,王延平,康永祥,刘祥君. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析. 生物多样性, 2004, 12(3): 361-369.
- [2] 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.
- [3] Holeksa J, Saniga M, Szwarzgryk J, Dziedzic T, Ferenc S, Wodka M. Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. European Journal of Forest Research, 2007, 126(2): 303-313.
- [4] Omelko A, Ukhvatkina O, Zhmerenetsky A, Sibirina L, Petrenko T, Bobrovsky M. From young to adult trees: how spatial patterns of plants with different life strategies change during age development in an old-growth Korean pine-broadleaved forest. Forest Ecology and Management, 2018, 411: 46-66.
- [5] 王泳腾,黄治昊,王俊,张童,崔国发. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征. 生态学报, 2021, 41(7): 2826-2834.
- [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] 王世彤,吴浩,刘梦婷,张佳鑫,刘检明,孟红杰,徐耀粘,乔秀娟,魏新增,卢志军,江明喜. 极小种群野生植物黄梅秤锤树群落结构与动态. 生物多样性, 2018, 26(7): 749-759.
- [8] 赵志霞,赵常明,邓舒雨,申国珍,谢宗强,熊高明,李俊清. 重度砍伐后极小种群野生植物崖柏群落结构动态. 生物多样性, 2020, 28(3): 333-339.
- [9] 宋垚彬,徐力,段俊鹏,张卫军,申屠晓露,李天翔,臧润国,董鸣. 西藏极小种群野生植物密叶红豆杉种群的性比及雌雄空间格局. 生物多样性, 2020, 28(3): 269-276.
- [10] 王光炯,张丽芳,赵明水,李因刚,柳新红. 基于高通量测序的天目铁木转录组分析. 分子植物育种, 2021, 19(6): 1864-1875.
- [11] 吴漫玲,姚兰,艾训儒,朱江,朱强,王进,黄小,洪建峰. 水杉原生种群核心种质资源的繁殖特性. 生物多样性, 2020, 28(3): 303-313.
- [12] 臧润国. 中国极小种群野生植物保护研究进展. 生物多样性, 2020, 28(3): 263-268.
- [13] 孙卫邦,韩春艳. 论极小种群野生植物的研究及科学保护. 生物多样性, 2015, 23(3): 426-429.

- [14] 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.
- [15] Chen T, Li G Y. A new species of *sinojackia* Hu (Styracaceae) from Zhejiang, East China. *Novon*, 1997, 7(4): 350-352.
- [16] 姚小洪, 叶其刚, 康明, 黄宏文. 秤锤树属与长果安息香属植物的地理分布及其濒危现状. *生物多样性*, 2005, 13(4): 339-346.
- [17] 张则瑾, 郭焱培, 贺金生, 唐志尧. 中国极小种群野生植物的保护现状评估. *生物多样性*, 2018, 26(6): 572-577.
- [18] 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.
- [19] Frost I, Rydin H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests. *Écoscience*, 2000, 7(1): 38-44.
- [20] 林婷, 石雅, 王海洋, 张俊. 重庆地区毛叶木姜子种群结构及开花特征分析. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2020, 45(7): 47-54.
- [21] 朱贵珍, 丁彦芬, 卓启苗, 余慧, 董丽娜. 南京紫金山红柴枝种群结构及动态特征. *东北林业大学学报*, 2020, 48(1): 29-33.
- [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] 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.
- [24] 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.
- [25] 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.
- [26] 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.
- [27] 周玉泉, 苏群, 张颢, 李树发, 唐开学, 蹇洪英. 极危植物中甸刺玫的分布及种群数量动态. *植物遗传资源学报*, 2016, 17(4): 649-654, 662-662.
- [28] 江海都, 柴胜丰, 唐健民, 蒋运生, 韦霄. 广西喀斯特地区黄枝油杉林的生境及种群结构特征. *广西科学院学报*, 2020, 36(1): 56-64.
- [29] Bierzychudek P. Plant biodiversity and population dynamics//Monson R K, ed. *Ecology and the Environment*. New York: Springer, 2014.
- [30] 徐惠明. 濒危植物狭果秤锤树的生态学初步研究[D]. 广州大学, 2017.
- [31] 张文辉, 祖元刚. 濒危种裂叶沙参种群生命表和存活曲线的研究及其与广布种泡沙参的对照. *植物生态学报*, 1999, 23(1): 76-86.
- [32] 周赛霞, 高浦新, 潘福兴, 龙晶, 胡余楠, 刘向平, 彭焱松. 狭果秤锤树自然种群分布格局. *浙江农林大学学报*, 2020, 37(2): 220-227.
- [33] 李宁, 白冰, 鲁长虎. 植物种群更新限制——从种子生产到幼树建成. *生态学报*, 2011, 31(21): 6624-6632.
- [34] 朱光冕, 曾柏全, 曾文斌, 沈燕, 詹鹏, 陈介南, 吕贤良. 弱光下不同水深对长喙毛茛泽泻生长及生理特性的影响. *生态学报*, 2019, 39(19): 7295-7301.
- [35] 姚志, 郭军, 金晨钟, 刘勇波. 中国纳入一级保护的极小种群野生植物濒危机制. *生物多样性*, 2021, 29(3): 394-408.