DOI: 10.5846/stxb202105101218
卢玉鹏,陈玮,王小玲,高柱,何兴元.基于生命表的大兴安岭兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)种群数量特征及动态分析.生态学报,2022,42(13):5416-5426.
Lu Y P, Chen W, Wang X L, Gao Z, He X Y.Demography analysis of *Rhododendron dauricum* (Ericaceae) population in the Great Khingan Mountains based on life table.Acta Ecologica Sinica,2022,42(13):5416-5426.

基于生命表的大兴安岭兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)种群数量特征及动态分析

卢玉鹏[1,2],陈 玮[2],王小玲[1],高 柱[1],何兴元[2,*]
1 江西省科学院生物资源研究所, 南昌 330096
2 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016

摘要:兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)是大兴安岭森林群落灌木层的优势种,其种群统计研究尚属空白。以大兴安岭呼中区不同海拔和林型的兴安杜鹃种群为对象,编制了静态生命表,计算生存分析函数,采用时间序列分析种群数量动态。结果表明,低海拔梯度(600m)的落叶松林中,兴安杜鹃幼龄级(Ⅰ—Ⅱ)个体较多,占 67.31%,且幼龄级死亡率和消失率较低,存活率较高,存活曲线为 Deevey Ⅰ型曲线,为增长型种群。种群的衰退期转折点在Ⅱ—Ⅲ龄级,未来种群数量呈增长趋势。中低海拔梯度(600—900m)的白桦林中,中龄级(Ⅱ—Ⅲ)个体数量较多,占 45%以上,中龄级死亡率和消失率较低,存活率较高,存活曲线为 Deevey Ⅰ型曲线,为稳定型种群。种群的衰退期转折点在Ⅲ—Ⅴ龄级之间,由于种群密度制约,未来种群数量逐渐趋于衰退。高海拔梯度(1200m)的落叶松林中,种群个体总数最少。其中,Ⅰ龄级个体数量最多,占 33.52%,但死亡率和消失率较高,存活率较低,Ⅱ—Ⅴ龄级死亡率和消失率较低,存活率较高,存活曲线为 Deevey Ⅲ型曲线,为增长型种群,但增长趋势较弱。种群的衰退期转折点在Ⅴ龄级,未来种群数量呈增长趋势,但由于环境限制,种群数量更趋于稳定。可以认为,大兴安岭兴安杜鹃种群数量整体稳定。海拔和林型是影响兴安杜鹃种群数量的重要因素,海拔为 600—900m,郁闭度为 45%—50%的白桦林为兴安杜鹃的适宜生境,成为灌木层中的主要优势种。

关键词:兴安杜鹃;种群数量;生命表;海拔梯度;林型

Demography analysis of *Rhododendron dauricum* (Ericaceae) population in the Great Khingan Mountains based on life table

LU Yupeng[1,2], CHEN Wei[2], WANG Xiaoling[1], GAO Zhu[1], HE Xingyuan[2,*]
1 *Institute of Biological Resources, Jiangxi Academy of Sciences, Nanchang* 330096, *China*
2 *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*

Abstract: *Rhododendron dauricum* is one of the main dominant species in the shrub layer of the Great Khingan Mountains. However, the demography analysis of the population is still in the blank. In this study, the population of wild *R. dauricum* with different elevations and forest types in Huzhong District of the Great Khingan Mountains was taken as the object. A static life table was compiled, the survival analysis functions were calculated, and population dynamics were analyzed by time series. The results showed that in the *Larix gmelinii* forest with low elevation gradient (600 m), there are more juvenile individuals (age class Ⅰ—Ⅱ) of *R. dauricum*, accounting for 67.31%. Their mortality and disappearance rate are low, and the survival rate is high. The survival curve is Deevey Ⅰ. Therefore, it is a growth population. The turning point of

基金项目:国家重点研发计划(2016YFC0500306);江西省科学院科技专项(2020YYB05)
收稿日期:2021-05-10; **网络出版日期**:2022-03-18
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hexy@ iae.ac.cn

the population decline period is in the age class Ⅱ—Ⅲ, and the population number will increase in the future. In the *Betula platyphylla* forest with low and middle elevation gradient (600—900 m), there are more middle-aged individuals (age class Ⅱ—Ⅲ) of *R. dauricum*, accounting for more than 45%. Their mortality and disappearance rate are low, and the survival rate is high. The survival curve is Deevey Ⅰ. Therefore, it is a stable population. The turning point of the population decline period is between the age classes of Ⅲ—Ⅳ or Ⅳ—Ⅴ. Due to the restriction of population density, the population number will gradually decline in the future. In *L. gmelinii* forests with high elevation gradient (1200 m), the total number of individuals of *R. dauricum* is the smallest. The number of individuals at the age class Ⅰ is the largest, accounting for 33.52%, but their mortality and disappearance rate is higher, and the survival rate is lower. Moreover, the death and disappearance rate of individuals at the age class Ⅱ—Ⅴ is lower, and the survival rate is higher. The survival curve is Deevey Ⅲ. Therefore, it is a growth population, but the growth trend is weak. The turning point of the population decline period is at age class Ⅴ, and the population number will increase in the future, but due to environmental constraints, the population number tends to be more stable. In conclusion, the population size of *R. dauricum* in the Great Khingan Mountains is stable overall. Elevation and forest type are important factors affecting the population number of *R. dauricum*. The *B. platyphylla* forest with an elevation of 600—900 m and canopy density of 45%—50% is the suitable habitat for *R. dauricum*, and *R. dauricum* is the main dominant species in shrub layer.

Key Words: *Rhododendron dauricum*; population quantitative; life table; elevation gradient; forest type

兴安杜鹃(*Rhododendron dauricum*)俗名达子香,是一种分布于大兴安岭、小兴安岭和长白山的灌木。兴安杜鹃是我国东北森林区灌木层中优势种,是杜鹃属植物在我国分布的北界[1]。研究发现,我国兴安杜鹃的遗传多样性水平较高,长白山脉和辽东半岛可能是其遗传多样性中心,而俄罗斯境内兴安杜鹃遗传多样性最高的是西西伯利亚南部的居群[2—3]。在人工栽培方面,兴安杜鹃以种子进行苗木繁殖不存在问题,但幼苗形态建成较缓慢,且对光照和上层树种有一定要求,适宜林下种植[4—6]。在药用方面,兴安杜鹃的叶中含有杜鹃素、伞形花内酯、东莨菪素、杜鹃醇等物质,可治疗慢性支气管炎、冠心病等疾病;根中含强心苷、香豆素内酯及三萜化合物,可以治疗急性痢疾、肠炎[7—8]。此外,兴安杜鹃中还被提取分离出具有抗 HIV 活性、抗氧化活性和抑制组胺释放活性的物质[9—10]。目前兴安杜鹃的野生种群受到关注较少,种群的数量特征未见报道,种群的生存现状不是十分清楚。

生命表广泛应用于种群数量研究[11],其中静态生命表的核心思想是“空间代替时间”,关键是对植物年龄的划分,通常使用一些易于测量和识别的特征来划分年龄结构,比如胸径(地径)、高度、叶片疤痕等。静态生命表操作方便可以在短时间内取得数据,又可延伸出生存分析函数、时间序列分析等数量分析方法[12—14]。因此对于生长周期较长的植物,多采用静态生命表进行种群结构与动态分析。金慧等[15]采用生命表分析了长白山区濒危植物朝鲜崖柏(*Thuja koraiensis*)的种群数量,发现种群龄级结构呈“∩”,属于衰退型种群,应适当采取人工抚育。拓锋等[16]采用生命表分析了祁连山青海云杉(*Picea crassifolia*)种群数量动态,发现种群中幼苗和小树储量丰富,存活曲线为 Deevey Ⅱ型,为稳定增长型种群,应加强对幼龄级植株生存环境的保护和改善。应用静态生命表分析技术可以快速理解兴安杜鹃种群生存现状和发展趋势。

种群结构与动态,除与物种自身生物学特征有关外,还会受到非生物和生物环境影响[17—18]。海拔作为一个综合性环境因子,与气候、土壤、植被等多种因子相关,是影响植物种群分布的重要环境因子[19]。林型是影响郁闭度、林下小气候和林下植被的重要生物因素,兴安杜鹃作为一种林下灌木,与上层林木(林型)密切相关[20]。因此通过分析大兴安岭兴安杜鹃种群统计特征,并分析种群统计特征与海拔和林型的关系,进而掌握种群的生存现状、发展动态及其影响机制,为科学合理地利用和保护野生兴安杜鹃资源提供科学依据和参考建议。

1 研究材料和方法

1.1 样地设置和群落调查

调查样地隶属于黑龙江省大兴安岭地区的呼中区,位于大兴安岭的北部山脉伊勒呼里山北坡(51°14′40″—52°25′N, 122°39′30″— 124°21′E),总面积约 7.42×10^{3}km^2(图 1)。该地区属于寒温带大陆性季风气候,夏季较短,冬季漫长且寒冷,年平均气温-4.3℃,绝对最低温度-52℃,绝对最高温度 32℃,年平均降水量497.7mm,年平均蒸发量 905.7mm,年平均日照时数 2365h,积温 1800—2000℃(≥10℃),年度无霜期 80—100d(图 2)。呼中区的平均海拔是 812m,最高的两座山峰为大白山(伊勒呼里山主峰,大兴安岭北部最高峰)海拔 1528m,小白山海拔 1404m,最低海拔 420m,位于呼玛河北部。土壤类型有棕色针叶林土、草甸土、沼泽土、河滩森林土和石质土,其中最具代表性的是棕色针叶林土。植被属于泛北极区系中的东西伯利亚区系,以西伯利亚区系为主,与东北区系和蒙古区系混合,地带性植被类型为寒温带针叶林。乔木层的优势种主要有落叶松(*Larix gmelinii*)、樟子松(*Pinus sylvestris*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)、钻天柳(*Chosenia arbutifolia*)等;灌木层的优势种主要有偃松(*Pinus pumila*)、兴安杜鹃、杜香(*Ledum palustre*)和越橘(*Vaccinium vitis-idaea*)等;草本层的优势种主要有小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)、薹草属(*Carex*)和野豌豆属(*Vicia*)等[21—22]。

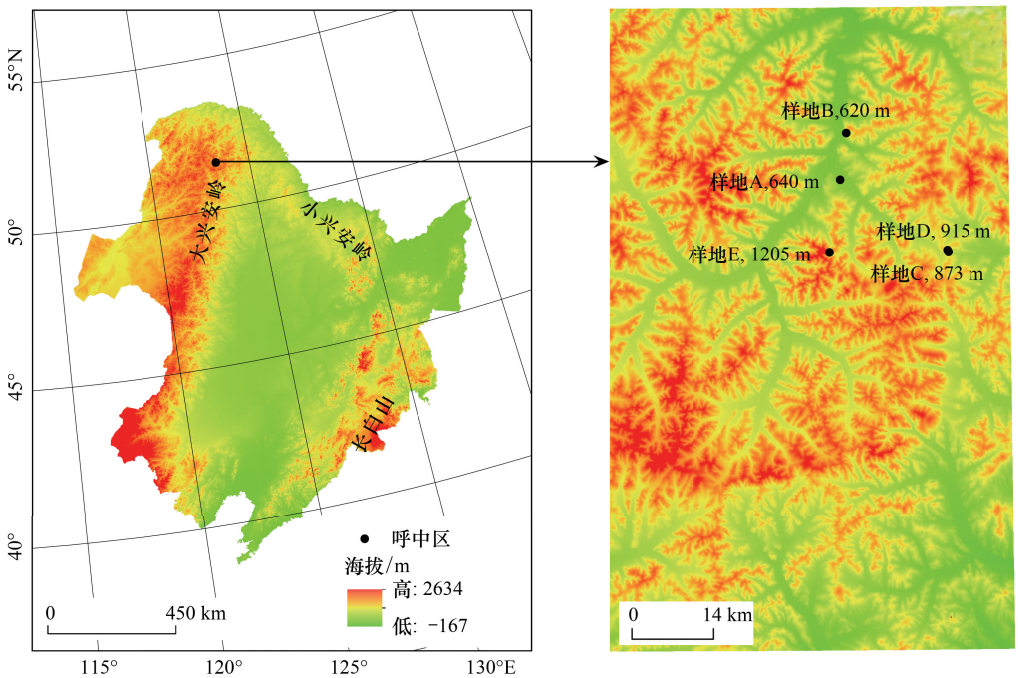

图 1 研究区及样地设置信息

Fig.1 The information of study area and plots

样地设置中,样地 C 和样地 D 经纬度接近,但坡位和坡向不同

2018 年 5 月—8 月选择三个海拔梯度(600m、900m 和 1200m)共设置了 5 个面积为 60m×60m 样地(图 1,表 1)。样地 A、B 为 600m 海拔梯度,样地 C、D 为 900m 海拔梯度,样地 E 为 1200m 海拔梯度。在每个样地,用手持 GPS 和地质罗盘测量和记录了经纬度、海拔、坡向、坡度、坡位、林型、林龄和郁闭度等信息,开展群落调查。

1.2 兴安杜鹃龄级测量和划分

采用标准木方法,通过树木年轮分析仪测量标准木的年龄,建立兴安杜鹃地径与年龄的关系模型。在所

有样地内,测量和记录了兴安杜鹃的地径,同时采集部分植株的地径部分用于测量年龄。将取样的地径部分切成 2cm 左右的小段后,用砂纸打磨至年轮清晰可视后,利用树木年轮仪(Olympus—SZX7)测量了取样植株的年龄[23]。然后利用 SigmaPlot12.5 软件对兴安杜鹃年龄和地径进行了建模拟合。根据拟合结果以及样地内兴安杜鹃个体径级大小,多数个体地径在 0—10mm 范围内,10—12mm 的个体数量较少,而 12mm 以上的个体极少,将兴安杜鹃分为 6 个龄级:地径≤4mm 为Ⅰ龄级,地径 4—6mm 为Ⅱ龄级,地径 6—8mm 为Ⅲ龄级,地径 8—10mm 为Ⅳ龄级,地径 10—12mm 为Ⅴ龄级,地径≥12mm 为Ⅵ龄级。其中,Ⅰ—Ⅱ为幼龄级,Ⅲ—Ⅳ为中龄级,Ⅴ—Ⅵ为老龄级。

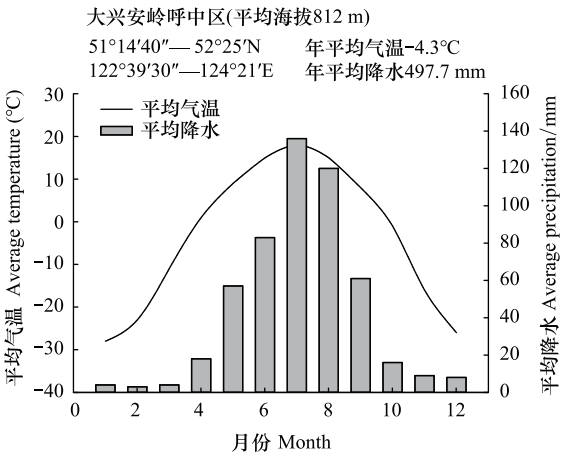

图 2　研究区生物气候图解

Fig.2　The bioclimatograph of study area

表 1　样地特征

Table 1　Characteristics of the five field survey plots

参数 Parameters	样地 A Plot A	样地 B Plot B	样地 C Plot C	样地 D Plot D	样地 E Plot E
经度 Longitude	E123°34′37.49″	E123°35′33.49″	E123°50′41.46″	E123°50′34.70″	E123°32′54.44″
纬度 Latitude	N51°43′55.87″	N51°48′17.12″	N51°37′7.63″	N51°37′15.12″	N51°37′10.68″
海拔 Elevation/m	640	620	873	915	1205
地形 Terrain	山地	山地	山地	山地	山地
坡向 Aspect	东北坡	西坡	东南坡	西南坡	南坡
坡度 Slope/(°)	5	20	10	10	15
坡位 Slope position	下部	中下部	下部	山顶	中上部
森林起源 Forest origin	次生林	次生林	次生林	次生林	原始林
干扰程度 Disturbance	轻度	轻度	轻度	轻度	轻度
林型 Forest type	落叶松林	白桦林	白桦林	白桦林	落叶松林
林龄 Forest age/a	30——40	30——40	30——40	30——40	100——150
郁闭度 Canopy density/%	65	45	50	45	20
乔木层优势种 Dominant species in tree layer	落叶松	白桦、山杨	白桦	白桦	落叶松
灌木层优势种 Dominant species in shrub layer	兴安杜鹃、杜香、越橘	兴安杜鹃、杜香、越橘	兴安杜鹃、越橘	兴安杜鹃、杜香、越橘	偃松、越橘
草本层优势种 Dominant species in herb layer	红花鹿蹄草、草地风毛菊、大叶野豌豆、舞鹤草	小叶章、丛薹草	小叶章、舞鹤草	小叶章、舞鹤草	刺虎耳草、香鳞毛蕨、丛薹草
土壤类型 Soil type	棕色针叶林土	泥炭沼泽土	棕色针叶林土	棕色针叶林土	棕色针叶林土

样地 E 中有兴安杜鹃分布,但不是优势种

1.3　静态生命表

以径级代替龄级的方法,统计各径级的个体数,进而编制了兴安杜鹃种群的静态生命表[24—26]。5 个样地被视为 5 个相互独立种群。静态生命表中,纵表头为划分的龄级,横表头生命表参数,包括 a_x、l_x、$\ln l_x$、d_x、q_x、L_x、T_x、e_x、K_x 和 S_x。其中,x 为龄级,a_x 为 x 龄级内现有的存活数;l_x 为存活份数,即 x 龄级开始时的标准化存活数;d_x 为 x 龄级和 x+1 龄级间标准化死亡数;q_x 为 x 龄级的个体死亡率;L_x 为区间寿命,即 x 龄级和 x+1 龄级间的存活个数;T_x 为总寿命,即 x 龄级及其以上各龄级的存活个体总数;e_x 为期望寿命(生命期望或存活余年),即总寿命与该龄级标准化存活个体数之比;K_x 为消失率;S_x 为存活率。各参数计算公式如下:

$$l_x = \frac{a_x}{a_0} \times 1000$$

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

$$q_x = \frac{d_x}{l_x}$$

$$L_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2}$$

$$T_x = \sum_x L_x$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x}$$

$$K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$$

$$S_x = \frac{l_{x+1}}{l_x}$$

1.4 生存分析函数

生存分析函数包括种群生存率函数 $S_{(i)}$、累计死亡率函数 $F_{(i)}$、死亡密度函数 $f_{(ui)}$ 和危险率函数 $\lambda_{(ui)}$，可以更全面地分析种群数量变化[27—28]。4 种函数计算公式如下：

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

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)}$$

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

$$\lambda_{(ui)} = \frac{2(1 - S_i)}{h_i(1 + S_i)}$$

式中，h_i 为龄级宽度。

1.5 时间序列分析

采用时间序列分析中的一次移动平均法，对种群数量未来发展趋势进行了预测[18, 29]。计算公式如下：

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

式中，$M_t^{(1)}$ 为经过未来 n 个龄级时间后 t 龄级的种群大小。n 为需要预测的时间（龄级时间），X_k 为 k 龄级内的个体数。分别对 1、2、3、4 个龄级时间后的兴安杜鹃种群数量进行了预测。

2 结果与分析

2.1 兴安杜鹃年轮和地径的关系

根据兴安杜鹃地径和年龄的拟合结果，二者存在明显的线性关系，拟合曲线为 $y = 0.4261 + 1.007x$（$R^2 = 0.8119$，$P<0.01$），x 为兴安杜鹃地径（mm），y 为兴安杜鹃年龄（a）（图 3）。

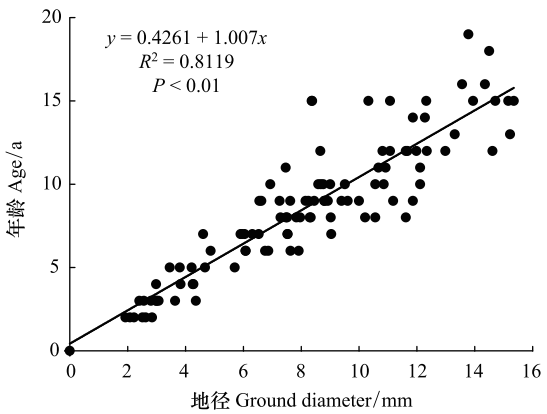

图 3 兴安杜鹃地径与年龄的关系

Fig. 3 Relationship between ground diameter and age of *Rhododendron dauricum*

2.2 兴安杜鹃种群静态生命表

根据种群各龄级的个体数，计算生命表参数，得到

兴安杜鹃种群的静态生命表(表 2)。此外,为了保持数据的准确性,并没有对数据进行平滑处理,因此对于部分数据死亡率存在负值。结果表明,低海拔梯度(600m)的落叶松林中(种群 A),兴安杜鹃幼龄级个体数量最多,占个体总数的 67.31%。幼龄级个体的死亡率和消失率较低,存活率较高。因此,种群 A 为增长型种群。中低海拔梯度(600—900m)的白桦林中(种群 B、C、D),中龄级个体数最多,分别占个体总数的 47.49%、47.96%和 45.64%。Ⅰ—Ⅲ龄级个体的死亡率和消失率较低,存活率较高,且期望寿命表明个体均可存活到Ⅳ或Ⅴ龄级。因此,种群 B、C、D 为稳定型种群。高海拔梯度(1200m)的落叶松林中(种群 E),种群个体总数远少于其他种群。Ⅰ龄级个体数量最多,占个体总数的 33.52%,死亡率和消失率较高,存活率较低,表明Ⅰ龄级个体成长为Ⅱ龄级的概率较低。而Ⅱ—Ⅵ龄级的个体数量较为接近,Ⅱ—Ⅴ龄级死亡率和消失率较低,存活率较高,且期望寿命表明个体均可存活到Ⅴ或Ⅵ龄级。因此,种群 E 为增长型种群。

表 2　兴安杜鹃种群生命表

Table 2　Life-table of *Rhododendron dauricum* population

种群 Population	龄级 Age class	径级 Diameter class	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x	S_x
A	Ⅰ	≤4	9757	1000	6.908	6	0.006	997	2453	2.453	0.006	0.994
	Ⅱ	4—6	9700	994	6.902	412	0.415	788	1456	1.465	0.536	0.585
	Ⅲ	6—8	5676	582	6.366	313	0.538	425	668	1.149	0.771	0.462
	Ⅳ	8—10	2625	269	5.595	170	0.632	184	243	0.902	1.000	0.368
	Ⅴ	10—12	966	99	4.595	80	0.813	59	59	0.594	1.675	0.187
	Ⅵ	≥12	181	19	2.921	19	1.000	9	59	0.500	2.921	0.000
B	Ⅰ	≤4	11060	1000	6.908	-390	-0.390	1195	4848	4.848	-0.329	1.390
	Ⅱ	4—6	15370	1390	7.237	-115	-0.083	1447	3653	2.629	-0.080	1.083
	Ⅲ	6—8	16645	1505	7.317	448	0.298	1281	2206	1.466	0.354	0.702
	Ⅳ	8—10	11685	1057	6.963	705	0.667	704	925	0.876	1.100	0.333
	Ⅴ	10—12	3891	352	5.863	261	0.743	221	221	0.629	1.359	0.257
	Ⅵ	≥12	1000	90	4.504	90	1.000	45	45	0.500	4.504	0.000
C	Ⅰ	≤4	10865	1000	6.908	-351	-0.351	1176	5973	5.973	-0.301	1.351
	Ⅱ	4—6	14680	1351	7.209	-263	-0.194	1483	4797	3.550	-0.178	1.194
	Ⅲ	6—8	17535	1614	7.386	74	0.046	1577	3315	2.054	0.047	0.954
	Ⅳ	8—10	16735	1540	7.340	677	0.440	1202	1738	1.128	0.579	0.560
	Ⅴ	10—12	9376	863	6.760	654	0.758	536	536	0.621	1.418	0.242
	Ⅵ	≥12	2270	209	5.342	209	1.000	104	104	0.500	5.342	0.000
D	Ⅰ	≤4	5868	1000	6.908	-342	-0.342	1171	5641	5.641	-0.294	1.342
	Ⅱ	4—6	7875	1342	7.202	-120	-0.090	1402	4470	3.331	-0.086	1.090
	Ⅲ	6—8	8580	1462	7.288	51	0.035	1437	3068	2.098	0.036	0.965
	Ⅳ	8—10	8280	1411	7.252	640	0.454	1091	1631	1.156	0.605	0.546
	Ⅴ	10—12	4523	771	6.647	461	0.599	540	540	0.701	0.913	0.401
	Ⅵ	≥12	1815	309	5.734	309	1.000	155	155	0.500	5.734	0.000
E	Ⅰ	≤4	839	1000	6.908	569	0.569	716	2254	2.254	0.841	0.431
	Ⅱ	4—6	362	431	6.067	119	0.276	372	1539	3.566	0.323	0.724
	Ⅲ	6—8	262	312	5.744	-95	-0.305	360	1167	3.737	-0.266	1.305
	Ⅳ	8—10	342	408	6.010	33	0.082	391	807	1.980	0.085	0.918
	Ⅴ	10—12	314	374	5.925	-83	-0.223	416	416	1.111	-0.201	1.223
	Ⅵ	≥12	384	458	6.126	458	1.000	229	229	0.500	6.126	0.000

a_x: x 龄级内现有的存活数; l_x: 存活份数,即 x 龄级开始时的标准化存活数; d_x: x 龄级和 x+1 龄级间标准化死亡数; q_x: x 龄级的个体死亡率; L_x: x 龄级和 x+1 龄级间的存活个数; T_x: 总寿命,x 龄级及其以上各龄级的存活个体总数; e_x: 期望寿命,即总寿命与该龄级标准化存活个体数之比; K_x: 消失率; S_x: 存活率。A、B、C、D、E 为种群编号,分别代表样地 A、B、C、D、E 内的兴安杜鹃种群。Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ为龄级编号,分别代表地径≤4mm、4—6mm、6—8mm、8—10mm、10—12mm、≥12mm 的个体

2.3 兴安杜鹃种群存活曲线

种群的存活曲线表明,中低海拔梯度种群(A、B、C、D)的存活曲线为 Deevey Ⅰ型曲线,即凸曲线,表明种群早期死亡率较低,种群内大多数个体能活到一定的生理年龄,之后死亡率上升,个体逐渐死亡(图 4)。而高海拔梯度的种群(E)为 Deevey Ⅲ型曲线,即凹曲线,表明种群早期死亡率较高,种群内大多数个体无法生长成为成熟个体,但一旦生长到一定生理年龄,死亡率大大降低。

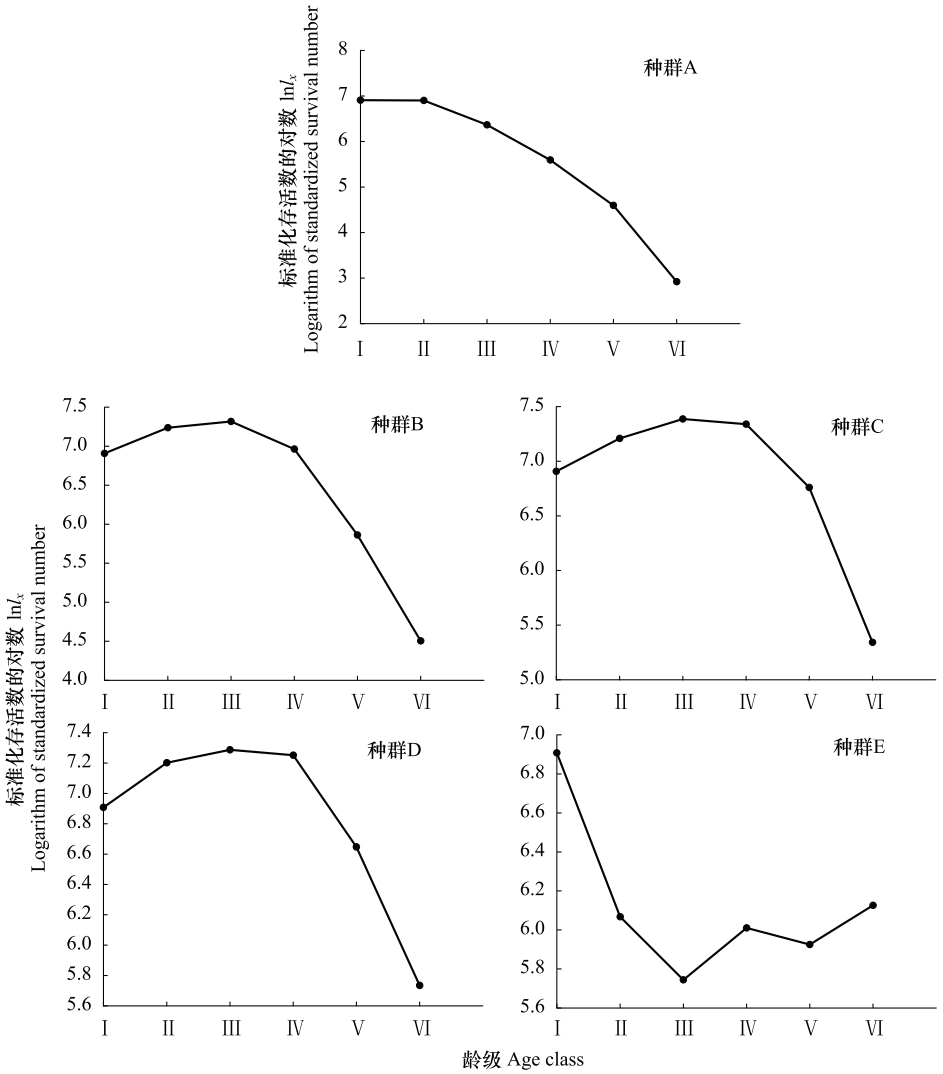

图 4 兴安杜鹃种群存活曲线

Fig.4 The survival curves of *Rhododendron dauricum* population

A、B、C、D、E 为种群编号,分别代表代表样地 A、B、C、D、E 内的兴安杜鹃种群;Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ为龄级编号,分别代表地径≤4mm、4—6mm、6—8mm、8—10mm、10—12mm、≥12mm 的个体

2.4 兴安杜鹃种群生存分析函数

种群生存分析函数表明,低海拔落叶松林中(种群 A),随龄级增大,生存率逐渐降低,累积死亡率和危险率逐渐升高。在Ⅱ和Ⅲ龄级之间,生存率和累计死亡率达到平衡,死亡密度最高,此阶段之后种群进入衰退期(表 3)。中低海拔白桦林中(种群 B、C、D),在Ⅰ—Ⅲ龄级阶段,生存率较高且基本一致,之后逐渐下降,危险率则相反。累积死亡率与生存率为互补趋势,种群 B、C、D 分别在Ⅲ—Ⅳ、Ⅳ—Ⅴ和Ⅳ—Ⅴ龄级达到平衡,同时死亡密度达到最高点,之后种群进入衰退期。高海拔落叶松林中(种群 E),Ⅰ—Ⅴ龄级生存率较为接近且均小于 50%,累积死亡率均大于 50%。随龄级增大,危险率呈下降趋势,死亡密度在Ⅰ和Ⅳ—Ⅴ龄级阶段较

高,表明种群早期死亡率很高,在Ⅳ—Ⅴ龄级阶段之后,种群进入衰退期。

表 3　兴安杜鹃种群生存分析函数计算值

Table 3　The calculated value of survival analysis function of *Rhododendron dauricum* population

种群 Population	龄级 Age class	生存率函数 $S_{(i)}$ Survival rate	累计死亡率函数 $F_{(i)}$ Cumulative mortality	死亡密度函数 $f_{(ti)}$ Death density	危险率函数 $\lambda_{(ti)}$ Hazard rate
A	Ⅰ	0.994	0.006	0.001	0.001
	Ⅱ	0.582	0.418	0.205	0.262
	Ⅲ	0.269	0.731	0.061	0.368
	Ⅳ	0.099	0.901	0.047	0.462
	Ⅴ	0.019	0.981	0.090	0.684
	Ⅵ	0.000	1.000	—	—
B	Ⅰ	1.000	0.000	0.000	0.000
	Ⅱ	1.000	0.000	0.153	0.000
	Ⅲ	1.000	0.000	0.190	0.175
	Ⅳ	0.352	0.648	0.185	0.500
	Ⅴ	0.090	0.910	0.038	0.591
	Ⅵ	0.000	1.000	—	—
C	Ⅰ	1.000	0.000	0.000	0.000
	Ⅱ	1.000	0.000	0.078	0.000
	Ⅲ	1.000	0.000	0.120	0.023
	Ⅳ	0.863	0.137	0.197	0.282
	Ⅴ	0.209	0.791	0.159	0.610
	Ⅵ	0.000	1.000	—	—
D	Ⅰ	1.000	0.000	0.000	0.000
	Ⅱ	1.000	0.000	0.126	0.000
	Ⅲ	1.000	0.000	0.062	0.018
	Ⅳ	0.771	0.229	0.209	0.293
	Ⅴ	0.309	0.691	0.072	0.427
	Ⅵ	0.000	1.000	—	—
E	Ⅰ	0.431	0.569	0.142	0.199
	Ⅱ	0.312	0.688	0.000	0.160
	Ⅲ	0.408	0.592	0.000	0.000
	Ⅳ	0.374	0.626	0.194	0.043
	Ⅴ	0.458	0.542	0.000	0.000
	Ⅵ	0.000	1.000	—	—

2.5　兴安杜鹃种群预测

时间序列分析表明,低海拔落叶松林中(种群 A),经过 1、2、3、4 个龄级时间后,各龄级的个体数量均呈增加趋势,表明种群未来数量为增长趋势(图 5)。中低海拔白桦林(种群 B、C、D),经过 1、2、3、4 个龄级时间后,Ⅱ和Ⅲ龄级的个体数量呈下降趋势,Ⅴ和Ⅵ龄级的个体数量呈增加趋势,表明种群在未来阶段逐渐趋于衰退。对于高海拔落叶松林种群(E),经过 1、2、3、4 个龄级时间后,低龄级个体呈增加趋势,高龄级个体呈下降趋势。因此,在未来阶段,种群 E 有一定程度的增长趋势,但趋向稳定。

3　讨论

3.1　兴安杜鹃种群数量总体现状

根据生命表分析结果,大兴安岭兴安杜鹃种群为增长型或稳定型种群,即在没有外部干扰的条件下,种群近期不存在衰退或消失的风险。从系统进化的角度讲,杜鹃属植物对高海拔和寒冷的环境都有一定的适应能

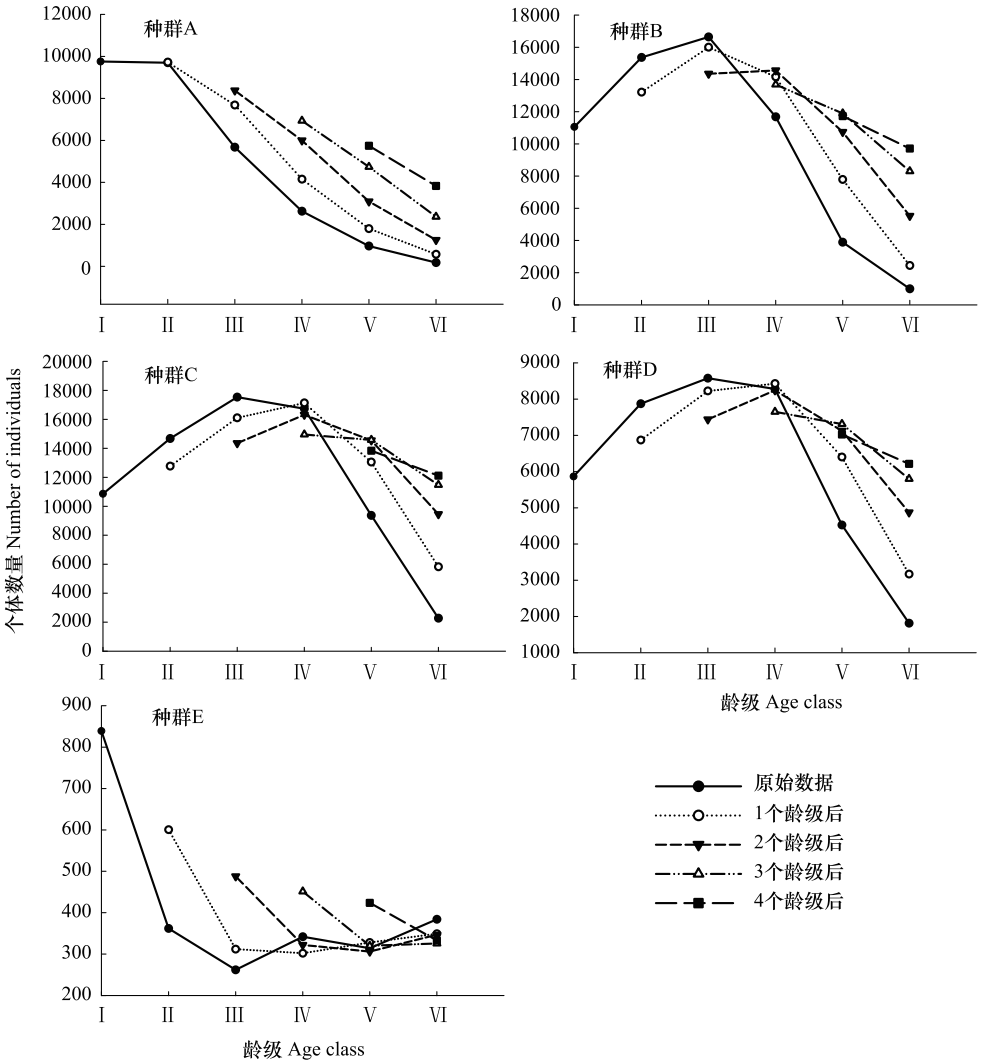

图 5 兴安杜鹃种群时间序列分析

Fig.5 Time series analysis of *Rhododendron dauricum* population

力[30]。兴安杜鹃为半常绿灌木,幼枝被柔毛和鳞片,叶片近革质,因此适宜分布于寒冷环境。成熟植株高度最高可达 2m,在灌木层中具有较强的竞争优势。自身生物学和生态位特征决定兴安杜鹃种群数量具有一定稳定性[20, 31]。

研究表明杜鹃属植物种群的数量特征则存在一定程度的种间差异。金慧等[24]研究了长白山地区牛皮杜鹃(*R. aureum*)的种群数量特征,发现其为衰退型种群,且海拔越高,种群的衰退期越早。郭其强等[32]研究了西藏色季拉山薄毛海绵杜鹃(*R. aganniphum*)的种群年龄结构,发现其幼龄个体数量相对不足。李贵祥等[33]研究了云南省腾冲县的大树杜鹃(*R. protistum*)种群数量特征,发现其为稳定性种群。其中,牛皮杜鹃为濒危植物,大树杜鹃为极危植物。牛皮杜鹃自身幼苗存活率低,繁殖能力差,且生长在高海拔的严苛环境中,种群呈衰退趋势。大树杜鹃为高大乔木,目前数量较少主要是受人为干扰的影响,随着近年来保护力度的加强,种群数量趋于稳定。对于薄毛海绵杜鹃,幼龄级个体缺乏也是由于其生长的高海拔环境不利于幼苗生长。可以认为,影响杜鹃属植物种群数量的主要因素是自身生物学和生态学特点,其次是外部环境条件,其中人为干扰不可忽视。

3.2 兴安杜鹃种群数量动态

时间序列分析结果表明,白桦林中兴安杜鹃种群(B、C、D),随着时间的推移,幼龄级和中龄级个体数量

减少,老龄级个体数量增加,种群呈衰退趋势。究其原因可以认为是种内的“自疏效应”在发挥主导作用。种群 B、C、D 的种群密度较高,占 5 个种群个体总数的 84.25%,通常会导致种内竞争加剧,进而可能导致“自疏”效应[34]。大量成熟个体的存在,必然消耗大量资源,导致种内竞争力相对较弱的幼龄级个体生长空间狭小,幼龄个体存活率下降。有研究表明,荒漠绿洲过渡带的柽柳(*Tamarix chinensis*)种群,随着径级的增大,个体对环境资源的争夺,加剧了种内竞争,从而使个体数量递减[35]。胡尔查等[36]研究了乌拉山自然保护区的白桦种群结构,发现在Ⅲ、Ⅳ径级种内竞争最为激烈,为了争夺生长空间和必需的光照,产生了自疏现象。因此,对于种群 B、C、D,可以认为种内竞争是导致未来种群数量下降的重要原因。这里需强调的是,这种衰退也是可逆的,随着生存空间的变化,种群数量有趋于稳定的可能性。

3.3　兴安杜鹃种群数量与海拔和林型的关系

立地条件是影响植物种群数量的重要因素[37]。王立龙等[18]研究了不同立地条件下裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)种群数量特征,发现水冲滩地的种群数量最大,其次是山间冲沟,最后是平缓戈壁。而海拔和林型均是立地条件的重要组成因素,5 个兴安杜鹃种群的立地条件可划分为 3 个海拔高度和 2 种林型。随着海拔高度的上升,兴安杜鹃种群大小有下降的趋势,种群 B 和 C 总个体数最多,种群 A 和 D 总体数量相对较少,而种群 E 最少,且远远小于前四个种群,仅占 5 个种群总数量的 1.25%。可以认为海拔是制约兴安杜鹃种群数量的重要因素。高海拔区域寒冷、多风、乔木层稀疏且地表多为山石、土壤结构与厚度不良,不利于兴安杜鹃生存。同时在高海拔梯度,灌木层中偃松占据绝对优势,使兴安杜鹃的生态位宽度受到压缩[20]。

种群生命表和生存分析函数等分析结果表明,低海拔落叶松林中种群(A)幼龄级个体数量较多,且种群衰退期的转折点在Ⅱ和Ⅲ龄级之间,这远远早于其他 4 个种群。这是因为落叶松林郁闭度较大,无法保障兴安杜鹃生长所需的光照条件。对于高海拔落叶松林中种群(E),幼年个体的死亡率很高,特别是龄级Ⅰ到龄级Ⅱ的死亡率为 0.569,因此年幼的个体很难生长成为成熟个体。这与种群 E 所在的高海拔环境有关,当个体到达龄级Ⅱ之后,死亡率大大降低,表明兴安杜鹃幼龄虽然不适宜海拔 1200m 的环境,但成熟个体能够在这一海拔高度正常生存。对于中低海拔白桦林下种群(B、C、D),种群数量较为稳定,表明其立地条件适宜兴安杜鹃生存,即海拔梯度 600—900m、郁闭度 45%—50%的环境。因此,兴安杜鹃对海拔和光照条件具有一定的需求,这与其他杜鹃属植物的相关研究一致[1, 38]。比如,在重庆白马山林场,灌木状、大灌木状和乔木状的杜鹃属植物分布的海拔梯度逐渐升高,需要的光照条件逐渐从中等日照强度向强日照、光照充足的环境过渡[39]。在云南省小白草岭,林分密度和郁闭度较大,使大王杜鹃(*R. rex*)种子光照不足而影响萌发和向幼苗、幼树转化[40]。

4　结论

大兴安岭兴安杜鹃种群一般为增长型或稳定型种群,幼龄级和中龄级(Ⅰ—Ⅳ)的个体,即地径在 0—10mm 的个体数量较多,且个体的死亡率和消失率较低,存活率较高,种群的期望寿命为Ⅳ或Ⅴ龄级,即个体存活至后期的概率较大。目前兴安杜鹃种群整体稳定,海拔和林型是影响兴安杜鹃种群数量的重要因素。600—900m 海拔梯度中,兴安杜鹃种群数量较多,是灌木层中的优势种。而 1200m 海拔梯度中,兴安杜鹃种群数量较少,不再是灌木层中的优势种,且Ⅰ龄级的个体死亡率和消失率较高,存活率较低。郁闭度 45%—50%的白桦林中,兴安杜鹃种群数量较多,为稳定型种群。而落叶松林中,郁闭度相对较高,兴安杜鹃种群数量相对较少。

参考文献(References):

[1] Lu Y P, Liu H C, Chen W, Yao J, Huang Y Q, Zhang Y, He X Y. Conservation planning of the genus Rhododendron in Northeast China based on current and future suitable habitat distributions. Biodiversity and Conservation, 2021, 30(3): 673-697.

[2] Jiang N, Man L, Zhang W, Dong H X, Wang H Y, Li M R, Shi F X, Sun M Z. Chloroplast view of the population genetics and phylogeography of a widely distributed shrub species, Rhododendron dauricum (Ericaceae). Systematic Botany, 2016, 41(3): 626-633.

[3] Polezhaeva M A, Pimenova E A, Tikhonova N A, Korchagina O S. Plastid DNA diversity and genetic divergence within Rhododendron dauricum s. l. (R. dauricum s.s., R. ledebourii, R. sichotense and R. mucronulatum; Ericaceae). Plant Systematics and Evolution, 2018, 304(6): 763-774.
[4] 徐娟, 于德利, 刘焕婷. 兴安杜鹃和迎红杜鹃种子、幼苗及苗木生长特性研究. 森林工程, 2010, 26(2): 24-26.
[5] 曹玉峰, 徐娟, 林永木, 王秀伟. 不同光照条件对兴安杜鹃和迎红杜鹃光合生理的影响. 东北林业大学学报, 2008, 36(8): 19-20.
[6] 郁永英, 张志军, 刘桂英. 野生兴安杜鹃和迎红杜鹃的园林应用. 国土与自然资源研究, 2009(3): 78-79.
[7] 惠宇. 兴安杜鹃活性成分的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2012.
[8] Popescu R, Kopp B. The genus Rhododendron: an ethnopharmacological and toxicological review. Journal of Ethnopharmacology, 2013, 147(1): 42-62.
[9] Kashiwada Y, Yamazaki K, Ikeshiro Y, Yamagishi T, Fujioka T, Mihashi K, Mizuki K, Cosentino L M, Fowke K, Morris-Natschke S L, Lee K H. Isolation of rhododaurichromanic acid B and the anti-HIV principles rhododaurichromanic acid A and rhododaurichromenic acid from Rhododendron dauricum. Tetrahedron, 2001, 57(8): 1559-1563.
[10] Taura F, Iijima M, Kurosaki F. Daurichromenic acid and grifolic acid: Phytotoxic meroterpenoids that induce cell death in cell culture of their producer Rhododendron dauricum. Plant Signaling & Behavior, 2018, 13(1): e1422463.
[11] Franco M, Silvertown J. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. Ecology, 2004, 85(2): 531-538.
[12] van Tussenbroek B I. Static life-table analysis and demography of the foliar shoots of the tropical seagrass Thalassia testudinum. Bulletin of Marine Science, 2002, 71(3): 1247-1256.
[13] 吴语嫣, 李守中, 孙眭涛, 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.
[14] 舒琪, 胡璇, 徐瑞晶, 商泽安, 漆良华. 海南岛甘什岭青梅种群结构与动态. 林业科学, 2020, 56(5): 160-167.
[15] 金慧, 赵莹, 刘丽杰, 贾翔, 代玉红, 秦立武, 王超, 尹航. 长白山区濒危植物朝鲜崖柏种群数量特征及动态. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1563-1570.
[16] 拓锋, 刘贤德, 黄冬柳, 王立, 刘润红, 赵维俊, 敬文茂. 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态. 生态学报, 2021, 41(17): 6871-6882.
[17] Hegazy A K, Hammouda O, Lovett-Doust J, Gomaa N H. Population dynamics of Moringa peregrina along altitudinal gradient in the northwestern sector of the Red Sea. Journal of Arid Environments, 2008, 72(9): 1537-1551.
[18] 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.
[19] 杨蕾, 孙晗, 樊艳文, 韩威, 曾令兵, 刘超, 王襄平. 长白山木本植物叶片氮磷含量的海拔梯度格局及影响因子. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1228-1238.
[20] Lu Y P, Chen W, Yao J, Huang Y Q, Zhang Y, Liu H C, He X Y. Multiple spatial scale analysis of the niche characteristics of the Rhododendron dauricum plant communities in northeast China. Chinese Geographical Science, 2020, 30(4): 614-630.
[21] Chen H W, Hu Y M, Chang Y, Bu R C, Li Y H, Liu M. Simulating impact of larch caterpillar (Dendrolimus superans) on fire regime and forest landscape in Da Hinggan Mountains, Northeast China. Chinese Geographical Science, 2011, 21(5): 575-586.
[22] 金屿淞. 林火对大兴安岭呼中区偃松-兴安落叶松林土壤养分变化和更新的影响[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2016.
[23] 李小龙. 祁连山4种杜鹃克隆生长特性及其年轮宽度对气候因子的响应[D].兰州: 甘肃农业大学, 2017.
[24] 金慧, 赵莹, 尹航, 秦立武, 刘丽杰, 王超, 贾翔, 李冰岩. 长白山濒危植物牛皮杜鹃(Rhododendron chrysanthum)种群数量特征与动态分析. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3123-3130.
[25] 吴明开, 沈志君, 刘海, 吴沿友, 何汝态, 邱阳, 杨妮, 杨宁. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析. 生态学杂志, 2012, 31(6): 1419-1424.
[26] 张维伟, 赵忠, 刘金良, 邓平. 桥山林区3种麻栎群落类型的种群动态与幼苗特征. 林业科学, 2021, 57(7): 1-10.
[27] 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.
[28] 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.
[29] 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.
[30] Shrestha N, Wang Z H, Su X Y, Xu X T, Lyu L S, Liu Y P, Dimitrov D, Kennedy J D, Wang Q G, Tang Z Y, Feng X J. Global patterns of Rhododendron diversity: The role of evolutionary time and diversification rates. Global Ecology and Biogeography, 2018, 27(8): 913-924.
[31] Lawesson J E, Oksanen J. Niche characteristics of Danish woody species as derived from coenoclines. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(2): 279-290.
[32] 郭其强, 罗大庆, 卢杰, 马和平. 西藏色季拉山林线薄毛海绵杜鹃种群分布. 应用生态学报, 2013, 24(5): 1329-1334.
[33] 李贵祥, 柴勇, 邵金平, 王元忠, 和丽萍, 方波. 大树杜鹃种群空间分布及生命表分析. 森林与环境学报, 2016, 36(3): 332-336.
[34] 陈俊, 艾训儒, 姚兰, 陈思艺. 木林子大样地两个青冈属优势种的点格局对比. 林业科学, 2018, 54(10): 1-10.
[35] 康佳鹏, 马盈盈, 马淑琴, 薛正伟, 杨丽丽, 韩路, 柳维扬. 荒漠绿洲过渡带柽柳种群结构与空间格局动态. 生态学报, 2019, 39(1): 265-276.
[36] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 海龙, 张雷, 张胜利, 徐鹏雁. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.
[37] 刘华, 董玲, 李丕军, 王文月, 贾瑞琪. 塔河流域不同生境条件下柽柳种群结构异质性特征. 东北林业大学学报, 2015, 43(7): 23-26, 62.
[38] Bhattacharyya D, Sanjappa M. Rhododendron habitats in India. Journal American Rhododendron Society, 2008, 62(1): 14-18.
[39] 秦坤蓉. 重庆白马山杜鹃属植物群落学环境特点研究[D].重庆: 西南大学, 2017.
[40] 杨慧琴, 刘圆缓, 刘芳黎, 胡春相, 赵昌佑, 龙波, 申仕康. 西南特有濒危植物大王杜鹃种群结构及动态特征. 西北植物学报, 2020, 40(12): 2148-2156.