

DOI: 10.5846/stxb202110132894

卫波宁, 常子惠, 张永娟, 王素娟, 德吉. 雅鲁藏布江三大支流流域小花水柏枝种群结构及动态特征. 生态学报, 2022, 42(24): 10241-10252.

Wei B N, Chang Z H, Zhang Y J, Wang S J, De J. Population structure and dynamic characteristics of *Myricaria wardii* in the basin of three branches of Yarlung Zangbo River. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(24): 10241-10252.

# 雅鲁藏布江三大支流流域小花水柏枝种群结构及动态特征

卫波宁, 常子惠, 张永娟, 王素娟, 德吉\*

西藏大学理学院, 拉萨 850000

**摘要:**小花水柏枝 (*Myricaria wardii*) 为西藏特有物种, 是重要的藏药资源, 主要分布于雅鲁藏布江 (简称雅江) 三大支流河谷流域。为探索小花水柏枝种群结构及分布特征, 在雅江三大支流拉萨河、年楚河和尼洋河流域设定 15 个样点, 每个样点 5 个样方, 测量小花水柏枝的基径大小, 用径级大小划分年龄结构, 通过编制静态生命表并绘制存活曲线来描述种群结构, 并使用种群动态量化和时间序列分析预测小花水柏枝种群数量变化。结果表明: 雅江三大支流小花水柏枝种群径级结构均为底部狭窄中部膨大的非典型金字塔结构。动态指数显示三大支流小花水柏枝种群均为增长型但增长趋势不明显, 并且对外界干扰比较敏感, 抗干扰能力较差。静态生命表及相关曲线显示三大支流小花水柏枝种群存活数量和生命期望随着径级增大逐渐下降, 三大流域小花水柏枝种群均发生不同程度的波动, 整体呈现不稳定的状态。生存分析和时间序列分析均表明缺乏幼苗是导致未来小花水柏枝衰退的主要原因, 且预测年楚河和拉萨河小花水柏枝种群将更快进入衰退期, 尼洋河流域小花水柏枝种群衰退期较晚。同时, 幼苗所占比例与居群所在地降水量显著正相关, 因此高降水量的尼洋河流域更适合小花水柏枝的生存。然而此环境的小花水柏枝种群数量对干扰较敏感, 建议在雅江三大支流流域经济发展的同时加强对小花水柏枝种群幼苗保护, 保护和改善小花水柏枝种群生境, 以维持其种群的天然更新和恢复。

**关键词:**小花水柏枝; 种群结构; 静态生命表; 生存分析; 时间序列分析

## Population structure and dynamic characteristics of *Myricaria wardii* in the basin of three branches of Yarlung Zangbo River

WEI Boning, CHANG Zihui, ZHANG Yongjuan, WANG Sujuan, DE Ji\*

College of science, Tibet University, Lasa 850000, China

**Abstract:** *Myricaria wardii* is one of species of *Myricaria*, which is endemic to Tibet and an important resource of Tibetan medicine. It is mainly distributed in the basin of three branches of Yarlung Zangbo River (or Yarlung River, for short), namely Niyang River, Lhasa River and Nianchu River. In order to explore the population structure and distribution characteristics of *M. wardii* species, 15 sample plots and 5 sample sites in each plot, were determined, and from which we collected basic diameter of *M. wardii*. Population dynamics quantization and time sequence analysis were used to predict potential population changes of *M. wardii*. Characteristics of the population structure were described by establishing a static life table and drawing a population survival curve. The results showed that the population diameter class structure of *M. wardii* species in the basin of three branches of Yarlung River was atypical pyramid structure with narrow bottom and enlarged middle. The dynamic index showed that the population of *M. wardii*. in the three tributaries were all growing, but the growth was not obvious, and they were sensitive to external disturbances and had poor anti-interference ability. The

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32060087)

收稿日期: 2021-10-13; 网络出版日期: 2022-07-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dekyi1981@utibet.edu.cn

static life table and the correlation curve showed that the survival number and life expectancy of the populations of *M. wardii* in the three tributaries gradually decreased with the increase of diameter class. The populations of *M. wardii* in the three tributaries all fluctuated to varying degrees, showing an unstable state as a whole. Both survival analysis and time series analysis showed that the lack of seedlings was the main reason for the decline of *M. wardii* in the future, and it was predicted that the populations of *M. wardii* in the Nianchu River and Lhasa River would enter the decline period sooner, while the decline period of the populations of *M. wardii* in the Niyang River were relatively later. At the same time, the proportion of seedlings was significantly positively correlated with the precipitation where the population was in, so that the Niyang River Basin with high precipitation was more suitable for the survival of *M. wardii*. However, the population of *Myricaria wardii* is more sensitive to disturbance in this environment. It is recommended to strengthen the protection of the seedlings of *M. wardii* population while developing economy of the three tributaries of the Yarlung River, then protect and improve the population environment of *M. wardii*, so as to maintain its natural renewal and recovery.

**Key Words:** *Myricaria wardii*; population structure; life table; survival analysis; time sequence analysis

种群是物种进化的基本单位,种群生态学是研究物种与环境之间相互作用的学科。种群的结构与动态特征是种群重要的属性,也是种群生态学研究的核心内容之一<sup>[1-2]</sup>。种群结构包括径级结构、高度结构及年龄结构等<sup>[3]</sup>,它既可反映种群内不同大小个体数量的分布和配置状况,也能反映种群的数量动态及其未来发展与演变趋势<sup>[4]</sup>。研究植物的种群结构与动态特征有利于揭示种群生物学特性与生境之间的关系,对物种的保护和管理具有重要的理论指导意义<sup>[5]</sup>。

水柏枝为柽柳科(*Tamaricaceae*)水柏枝属(*Myricaria Desv.*)植物,为灌木或亚乔木,生殖方式为种子繁殖,具有清热解毒的药用价值。同时,该属植物还可以保土固沙,护岸护坡,也可以用作畜牧饲料和观赏植物<sup>[6]</sup>。根据野外调查发现和文献记载,小花水柏枝存在被乱砍滥伐滥用和被食草类动物过度采食的现象,并且正在成为渐危物种<sup>[7]</sup>。由于小花水柏枝是西藏的特有物种,所以对小花水柏枝的研究较少,主要集中在化学成分研究等方面。西藏地区小花水柏枝种群生态学研究没有报道,为探究小花水柏枝生态学特性,深入了解小花水柏枝在西藏地区的渐危程度和受胁状况,阐明小花水柏枝的种群现状,对野生小花水柏枝种群的保护提供科学依据,所以对现存小花水柏枝种群数量结构和动态特征展开调查与研究,为今后小花水柏枝种群生态评估和保护策略的提出提供基础数据。

## 1 研究区概况

研究区域为雅鲁藏布江三大支流尼洋河、拉萨河和年楚河。尼洋河流域位于西藏自治区东南部,雅鲁藏布江中下游左岸<sup>[8]</sup>,平均海拔约 3274m,流域面积约 17535km<sup>2</sup>,气候为高原温带半湿润季风气候,年均气温约 8.5℃,年均降水量约 1295mm<sup>[9]</sup>。拉萨河流域位于西藏地区的中南部,雅鲁藏布江中游的左岸,平均海拔约 3691m,流域面积约 32871km<sup>2</sup>,气候为高原温带半干旱季风气候,年平均气温约 5.3℃,年均降水量约 460mm<sup>[10-11]</sup>。年楚河流域位于西藏自治区西南部,雅鲁藏布江中游右岸,平均海拔约 4065m,流域面积约 11130km<sup>2</sup><sup>[12]</sup>,气候为高原温带半干旱季风气候,年平均气温约 4.8℃,年降水量约 330mm<sup>[13]</sup>,三大支流降水均集中在 6—9 月。植物群落主要由旱生植物组成,主要包括沙棘(*Hippophae rhamnoides Linn*)、鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)、绢毛蔷薇(*Rosa sericea*)、西藏嵩草(*Kobresia tibetica Maxim*)、拉萨小檗(*Berberis hemsleyana*)、小花水柏枝等。

## 2 研究方法

### 2.1 样点设置和调查方法

根据西藏地区小花水柏枝的分布状况,选择间隔大于 40km 左右的分布区设置样点,共设置 15 个样点

(图 1,表 1),其中尼洋河流域设置样点 5 个(NY1—5),拉萨河流域设置样点 5 个(LS1—5),年楚河流域设置样点 5 个(NC1—5),每个样点设置 5 个 10m×10m 的样方,样方面积共计 7500m<sup>2</sup>。记录样方内所有小花水柏枝的个体数,基径,高度以及冠幅等指标。

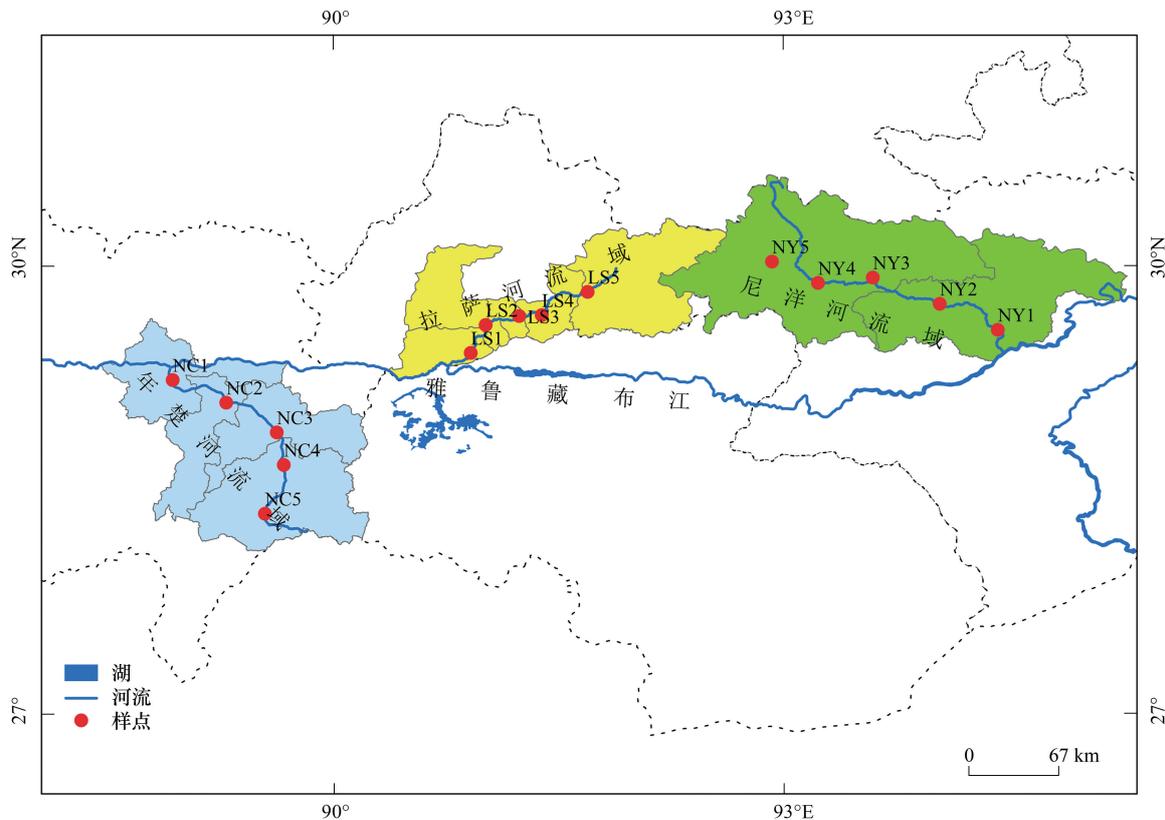


图 1 小花水柏枝种群样点图

Fig.1 Population sample plot of *M. wardii*

NY:尼洋河;LS:拉萨河;NC:年楚河

表 1 小花水柏枝各居群基本信息

Table 1 Basic information of each population of *M. wardii*

种群 Populations	种群所在位置 Locations	所属流域 Belongs to basin	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Elevation	气温/℃ Air temperature	降水量/mm Precipitation	参考文献 References
NY1	林芝巴宜区	尼洋河	94.42715833°	29.57435198°	2942	8.6	720.7	[8,13]
NY2	林芝章八村	尼洋河	94.03966881°	29.74865056°	3073	8.0	831.1	[8,13]
NY3	林芝巴河镇	尼洋河	93.59313076°	29.92466690°	3271	7.3	791.9	[8,13]
NY4	林芝工布江达县城	尼洋河	93.22763866°	29.88862206°	3435	6.6	658.6	[8,13]
NY5	林芝金达镇	尼洋河	92.92057272°	30.03133470°	3652	6.0	600	[13]
LS1	拉萨曲水县	拉萨河	90.91100782°	29.41961536°	3630	7.5	415.05	[14]
LS2	拉萨堆龙德庆县	拉萨河	91.01076050°	29.60689307°	3641	5.15	331	[15]
LS3	拉萨城关区	拉萨河	91.23391899°	29.66693256°	3675	8	420	[16]
LS4	拉萨达孜县	拉萨河	91.38463135°	29.67273269°	3699	6.7	444.8	[13]
LS5	拉萨墨竹工卡县	拉萨河	91.69104197°	29.82836003°	3812	7.2	565	[16]
NC1	日喀则市区	年楚河	88.92261413°	29.23776507°	3787	6.3	434	[13]
NC2	日喀则白朗县	年楚河	89.28018318°	29.08629936°	3930	5.9	361	[13]
NC3	日喀则江孜县	年楚河	89.61708150°	28.88709890°	4014	4.7	288.3	[13]
NC4	日喀则康马县	年楚河	89.66377527°	28.66908470°	4169	3.1	245	[13]
NC5	日喀则孟扎村	年楚河	89.53825074°	28.34237439°	4424	2.4	240	[13]

NY:尼洋河;LS:拉萨河;NC:年楚河

## 2.2 种群径级结构划分

小花水柏枝为灌木,无年轮,难以获取年龄结构,所以本研究采用径级结构代替小花水柏枝年龄结构<sup>[17-20]</sup>。由于小花水柏枝为多分支的灌木,选择最粗枝干的基径大小作为灌木的基径大小,并使用可以精确到 0.01mm 的锐能(RAYENR)数显游标卡尺进行基径的测量。根据基径(BD)的分布,将小花水柏枝基径大小划分为 11 个径级(I—XI),第 I 径级为幼苗( $BD \leq 2\text{mm}$ );第 II 径级( $2\text{mm} < BD \leq 4\text{mm}$ )、第 III 径级( $4\text{mm} < BD \leq 6\text{mm}$ )、第 IV 径级( $6\text{mm} < BD \leq 8\text{mm}$ )为低龄阶段;第 V 径级( $8\text{mm} < BD \leq 10\text{mm}$ )、第 VI 径级( $10\text{mm} < BD \leq 12\text{mm}$ )为中年阶段;第 VII 径级( $12\text{mm} < BD \leq 14\text{mm}$ )、第 VIII 径级( $14\text{mm} < BD \leq 16\text{mm}$ )、第 IX 径级( $16\text{mm} < BD \leq 18\text{mm}$ )为高龄阶段;第 X 径级( $18\text{mm} < BD \leq 20\text{mm}$ )、第 XI 径级( $BD > 20\text{mm}$ )为老龄阶段。

## 2.3 种群动态量化方法

为了定量描述不同流域小花水柏枝的种群动态,本研究小花水柏枝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<sup>[21]</sup>。具体公式如下:

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

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

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

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

式中, $V_n$ 代表种群各径级个体数量的动态变化; $S_n$ 为各径级的个体数量; $V_{pi}$ 代表忽略外界条件干扰的情况下整个种群的数量变化动态; $k$ 为总径级数;在考虑到外部干扰的情况下, $V_{pi}$ 还与径级总数( $k$ )和径级内个体数量( $S_n$ )有关。 $V'_{pi}$ 为考虑未来的外部干扰时,整个种群结构的数量变化动态指数;当  $P$  为最大值时,可以对种群动态  $V_{pi}$  产生最大影响。

## 2.4 种群静态生命表的编制与存活曲线的绘制

静态生命表是根据某一特定时间,对种群作一个年龄结构的调查而获得数据来编制的生命表,并能从中看出种群的生存和繁殖对策。静态生命表多用于木本植物种群的统计研究,参考吴承祯、江洪、项小燕等方法<sup>[22-24]</sup>,编制三大支流小花水柏枝种群静态生命表。具体公式如下:

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

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

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

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

$$T_x = l_x + l_{x+1} + l_{x+2} + \dots + l_{x+n} \quad (9)$$

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

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

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

式中, $A_x$ 为  $x$  径级存活数; $a_x$ 为  $x$  径级修正值; $l_x$ 为  $x$  径级标准化存活数; $\ln l_x$ 为  $x$  径级标准化存活对数; $d_x$ 为  $x$  径级到  $x+1$  径级死亡数; $q_x$ 为  $x$  径级死亡率; $L_x$ 为  $x$  到  $x+1$  径级的平均存活数; $T_x$ 为  $x$  径级及以后各径级的存活个体总数; $e_x$ 为进入  $x$  径级个体的生命期望; $K_x$ 为  $x$  径级的消失率; $S_x$ 为  $x$  径级的存活率。

此外,以径级为横坐标,标准化存活数对数为纵坐标绘制三大支流小花水柏枝种群存活曲线。

## 2.5 生存分析方法

为了揭示小花水柏枝的种群变化规律,本研究引入生存分析方法中的种群生存率函数  $S_{(i)}$ 、种群累计死亡率函数  $F_{(i)}$ 、种群死亡密度函数  $f_{(ii)}$  以及种群危险率函数  $\lambda_{(ii)}$ ,来进行小花水柏枝的种群生存分析<sup>[25-26]</sup>。具体公式如下:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \times \cdots \times S_i \quad (13)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (14)$$

$$f_{(ii)} = (S_{i-1} - S_i) / h_i \quad (15)$$

$$\lambda_{(ii)} = 2 \times (1 - S_i) / [h_i \times (1 + S_i)] \quad (16)$$

式中,  $h_i$  为径级宽度,  $S_i$  为存活率。

根据四个生存函数分别绘制生存率曲线, 累计死亡率曲线, 死亡密度曲线和危险率曲线。

## 2.6 时间序列分析方法

时间序列分析可以预测种群未来发展的趋势, 本研究采用时间序列分析的一次平移法对小花水柏枝种群的年龄结构进行预测<sup>[27]</sup>。

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (17)$$

式中,  $n$  为需要预测的时间,  $t$  为径级,  $X_k$  为  $k$  径级的个体数量,  $M_t^{(1)}$  为经过未来  $n$  个径级后的数量。本研究对经过 2、4、6、8 径级时间后的小花水柏枝种群各径级的个体数量进行预测。

## 3 结果与分析

### 3.1 小花水柏枝种群分布现状及结构特征

经野外测量分析结果发现在尼洋河流域、拉萨河流域、年楚河流域设定的 5 个样点分别分布小花水柏枝 580 株、691 株和 439 株。根据三大流域小花水柏枝种群径级结构图(图 2)显示, 三大流域小花水柏枝种群径级结构均为底部狭窄中部膨大的非典型金字塔结构, 并不同程度的缺乏幼苗和老龄个体。尼洋河流域小花水柏枝种群各径级数量分布比较均匀, 拉萨河和年楚流域小花水柏枝种群数量集中在低龄个体, 从中龄阶段开始急剧下降。幼苗是种群稳定发展的基础, 将环境因子(海拔, 气温和降水)与小花水柏枝种群幼苗所占比例(图 3)进行关联分析可知, 小花水柏枝种群幼苗所占比例与降水量( $P < 0.05$ )为显著正相关, 表明随着降水量

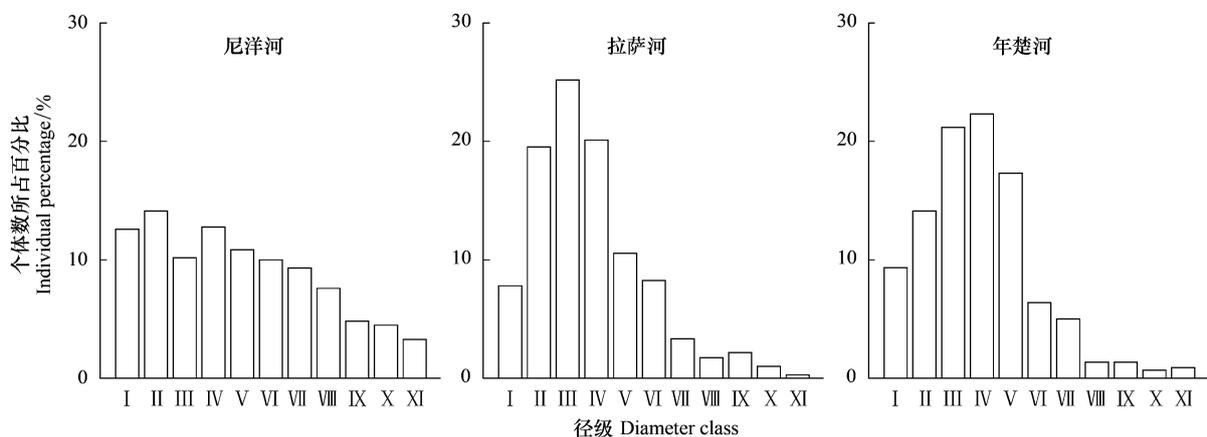


图 2 小花水柏枝种群径级结构

Fig.2 The size structure of *M. wardii*

11 个径级(I—XI), 第 I 径级为幼苗 ( $BD \leq 2\text{mm}$ ); 第 II 径级 ( $2\text{mm} < BD \leq 4\text{mm}$ )、第 III 径级 ( $4\text{mm} < BD \leq 6\text{mm}$ )、第 IV 径级 ( $6\text{mm} < BD \leq 8\text{mm}$ ) 为低龄阶段; 第 V 径级 ( $8\text{mm} < BD \leq 10\text{mm}$ )、第 VI 径级 ( $10\text{mm} < BD \leq 12\text{mm}$ ) 为中龄阶段; 第 VII 径级 ( $12\text{mm} < BD \leq 14\text{mm}$ )、第 VIII 径级 ( $14\text{mm} < BD \leq 16\text{mm}$ )、第 IX 径级 ( $16\text{mm} < BD \leq 18\text{mm}$ ) 为高龄阶段; 第 X 径级 ( $18\text{mm} < BD \leq 20\text{mm}$ )、第 XI 径级 ( $BD > 20\text{mm}$ ) 为老龄阶段

的增加,幼苗所占比例逐渐增加。由于尼洋河流域降水量高于拉萨河和年楚河流域,因此尼洋河流域小花水柏枝种群较稳定。

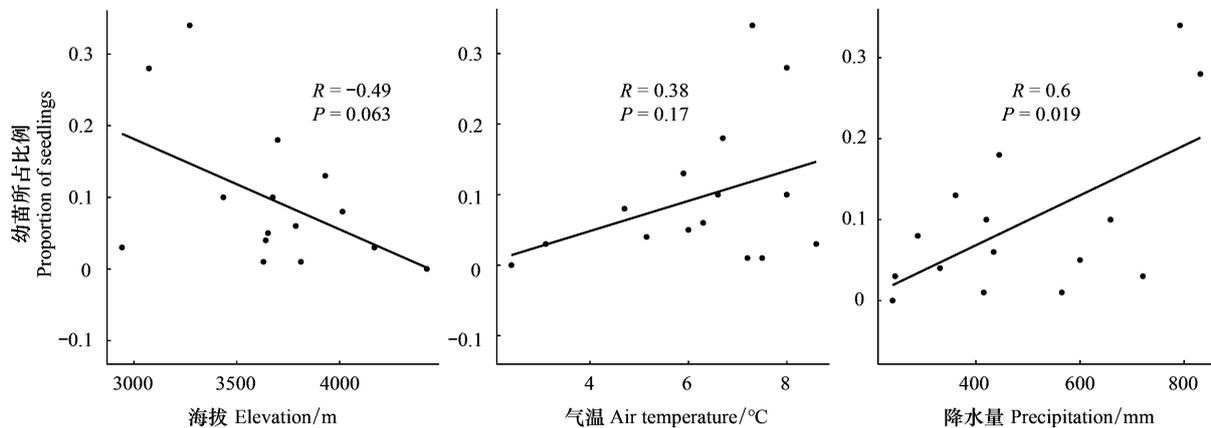


图3 小花水柏枝种群幼苗与环境因子关联分析

Fig.3 Correlation analysis between seedlings and environmental factors

根据种群动态量化方法对三大流域小花水柏枝种群的结构特征进行分析,结果如表2所示,尼洋河流域小花水柏枝种群  $V_1$  和  $V_3$  小于0,表明第 I—II、第 III—IV 径级呈现衰退的结构动态;  $V_2$ 、 $V_4$ — $V_{10}$  大于0,第 II—III、IV—XI 径级呈现增长的结构动态。拉萨河流域小花水柏枝种群  $V_1$ — $V_2$ 、 $V_8$  小于0,表明第 I—III、VIII—IX 径级呈现衰退的结构动态;  $V_3$ — $V_7$ 、 $V_9$ — $V_{10}$  大于0,第 III—VIII、IX—XI 径级呈现增长的结构动态。年楚河流域小花水柏枝种群  $V_1$  和  $V_{10}$  小于0,表明第 I—II、X—XI 径级呈现衰退的结构动态;  $V_2$ — $V_9$  大于0,第 II—X 径级呈现增长的结构动态。三大流域小花水柏枝种群第 I—II 径级生长过程中均呈现衰退的结构动态,表明小花水柏枝种群出生率较低。年楚河流域小花水柏枝种群整体上表现为“衰退-增长-衰退”的趋势,拉萨河和尼洋河流域小花水柏枝种群整体表现为“衰退-增长-衰退-增长”的往复波动性结构动态关系。通过进一步分析种群动态指数  $V_{pi}$  和  $V'_{pi}$ ,虽然三大流域小花水柏枝种群总体动态变化指数  $V_{pi}$  和  $V'_{pi}$  均大于0但均趋近于0,表明三大流域小花水柏枝种群均为增长型但增长趋势不明显。随机干扰风险极大值  $P_{极大}$  分别为尼洋河流域 0.48%,拉萨河流域 4.55%,年楚河流域 3.03%,表明尼洋河流域小花水柏枝种群对环境适应能力比拉萨河和年楚河流域强。

表2 小花水柏枝种群动态变化指数

Table 2 Dynamic index of *M. wardii* population

种群动态指数 Dynamic index	尼洋河 Niyang River	拉萨河 Lhasa River	年楚河 Nianchu River	种群动态指数 Dynamic index	尼洋河 Niyang River	拉萨河 Lhasa River	年楚河 Nianchu River
$V_1$	-10.98	-60.00	-33.87	$V_8$	36.36	-20.00	0.00
$V_2$	28.05	-22.41	33.33	$V_9$	7.14	53.33	50.00
$V_3$	-20.27	20.11	5.10	$V_{10}$	26.92	71.43	-25.00
$V_4$	14.86	47.48	22.45	$V_{pi}$	10.35	17.26	26.58
$V_5$	7.94	21.92	63.16	$V'_{pi}$	0.54	8.63	8.86
$V_6$	6.90	59.65	21.43	$P_{极大}$	0.48	4.55	3.03
$V_7$	18.52	47.83	72.73				

$V_n$ : 种群从  $n$  到  $n+1$  级的数量动态变化指数;  $V_{pi}$ : 忽略外部干扰时整个种群结构的数量动态变化指数;  $V'_{pi}$ : 考虑外部干扰时整个种群结构的数量动态变化指数;  $P_{极大}$ : 随机干扰风险极大值

### 3.2 小花水柏枝种群静态生命表

小花水柏枝种群静态生命表表明(表 3),三大流域小花水柏枝种群的植株个体的生命期望( $e_x$ )和存活数( $l_x$ )均随着径级的增加而逐渐减少,这符合生物学特性。三大流域的小花水柏枝种群植株个体的最大生命期望值尼洋河流域(6.550)>拉萨河流域(4.534)>年楚河流域(4.056),表明尼洋河流域小花水柏枝种群对环境的适应能力较强,年楚河流域小花水柏枝种群对环境的适应能力较弱。种群的死亡率和消失率可以反映种群数量随径级增长的动态变化。由死亡率和消失率曲线(图 4)可见,三大流域小花水柏枝种群消失率均大于死亡率,死亡率和消失率的变化趋势基本一致,三大流域小花水柏枝种群均发生不同程度的波动,说明三大流域小花水柏枝种群容易受外界环境干扰。种群存活曲线能够描述种群个体在各径级的存活情况和反映种群数量动态变化的特征。由图 5 可知,拉萨河和年楚河流域小花水柏枝种群存活曲线较接近,I 至 V 级存活曲线下降比较平缓,之后下降趋势迅速增加。但是尼洋河流域小花水柏枝种群存活数随径级增大下降趋势较均匀,这说明尼洋河流域小花水柏枝种群各径级死亡率比拉萨河和年楚河流域低,外界环境对其种群数量干扰影响相对较小。

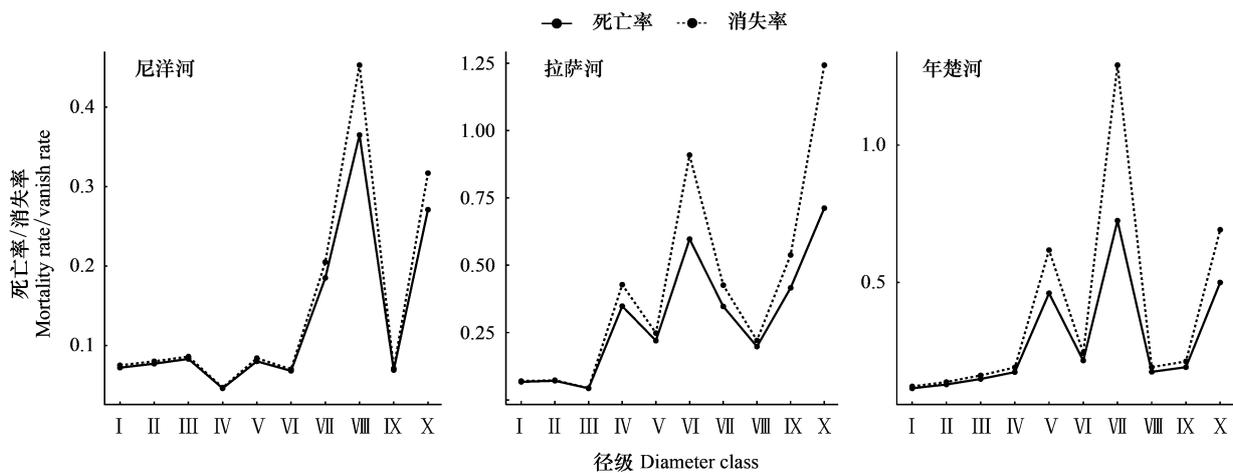


图 4 小花水柏枝种群死亡率和消失率

Fig.4 Mortality and vanish rate of *M. wardii* population

### 3.3 小花水柏枝种群生存分析

种群生存率和累计死亡率曲线如图 6 所示,随着径级的不断增加,三大流域小花水柏枝种群生存率均不断下降,累计死亡率不断上升,两者趋势相反。尼洋河流域小花水柏枝种群生存率在第 VI 径级后急剧下降,拉萨河流域小花水柏枝种群生存率在第 III 径级便开始急剧下降,而年楚河流域小花水柏枝种群生存率从第 I 径级便开始迅速下降。在第 VII 径级左右,尼洋河流域小花水柏枝种群的生存率和累计死亡率达到平衡,说明在第 VII 径级左右后,尼洋河流域小花水柏枝种群开始逐渐向衰退的趋势发展。而拉萨河和年楚河流域小花水柏枝种群在第 IV 径级左右就已经开始进入衰退状态,这反映出年楚河和拉萨河流域小花水柏枝种群更早进入衰退期,尼洋河流域小花水柏枝种群衰退期较晚。

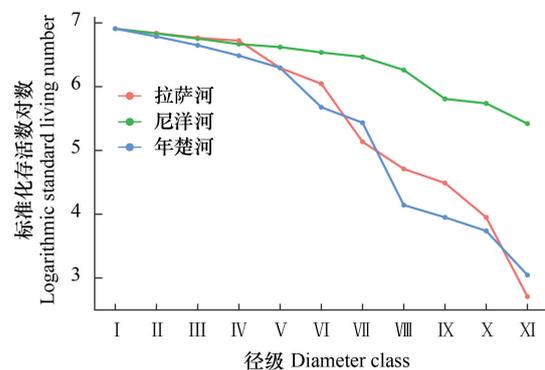


图 5 小花水柏枝种群存活曲线

Fig.5 Survival curve of *M. wardii* population

死亡密度和危险率变化曲线如图 7 所示,随着年龄的增加。种群的危险率在不断增加,拉萨河流域和年楚河流域的小花水柏枝种群危险率分别从 III 径级、I 径级就开始急剧上升,但是尼洋河流域小花水柏枝种群的

表 3 小花水柏枝种群静态生命表

Table 3 Static life table of *M. wardii* population

河流 River	径级 Diameter class	基径 BD/mm	$A_x$	$a_x$	$l_x$	$\ln l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$	$K_x$	$S_x$
尼洋河	I	$BD \leq 2$	73	84	1000	6.908	72	0.072	964	6550	6.550	0.075	0.928
	II	$2 < BD \leq 4$	82	78	928	6.833	71	0.077	893	5586	6.020	0.080	0.923
	III	$4 < BD \leq 6$	59	72	857	6.753	71	0.083	822	4639	5.413	0.086	0.917
	IV	$6 < BD \leq 8$	74	66	786	6.667	36	0.046	768	3871	4.925	0.047	0.954
	V	$8 < BD \leq 10$	63	63	750	6.620	60	0.080	720	3103	4.137	0.084	0.920
	VI	$10 < BD \leq 12$	58	58	690	6.536	47	0.068	667	2383	3.453	0.070	0.932
	VII	$12 < BD \leq 14$	54	54	643	6.466	119	0.185	584	1716	2.669	0.205	0.815
	VIII	$14 < BD \leq 16$	44	44	524	6.261	191	0.365	429	1132	2.160	0.453	0.635
	IX	$16 < BD \leq 18$	28	28	333	5.808	23	0.069	322	703	2.111	0.071	0.931
	X	$18 < BD \leq 20$	26	26	310	5.737	84	0.271	268	381	1.229	0.317	0.729
	XI	$BD > 20$	19	19	226	5.420	-	-	113	113	0.500	-	-
拉萨河	I	$BD \leq 2$	54	135	1000	6.908	67	0.067	967	4534	4.534	0.070	0.933
	II	$2 < BD \leq 4$	135	126	933	6.838	66	0.071	900	3567	3.823	0.073	0.929
	III	$4 < BD \leq 6$	174	117	867	6.765	37	0.043	849	2667	3.076	0.044	0.957
	IV	$6 < BD \leq 8$	139	112	830	6.721	289	0.348	686	1818	2.190	0.428	0.652
	V	$8 < BD \leq 10$	73	73	541	6.293	119	0.220	482	1132	2.092	0.248	0.780
	VI	$10 < BD \leq 12$	57	57	422	6.045	252	0.597	296	650	1.540	0.909	0.403
	VII	$12 < BD \leq 14$	23	23	170	5.136	59	0.347	141	354	2.082	0.426	0.653
	VIII	$14 < BD \leq 16$	12	15	111	4.710	22	0.198	100	213	1.919	0.221	0.802
	IX	$16 < BD \leq 18$	15	12	89	4.489	37	0.416	71	113	1.230	0.538	0.584
	X	$18 < BD \leq 20$	7	7	52	3.951	37	0.712	34	42	0.808	1.243	0.288
	XI	$BD > 20$	2	2	15	2.708	-	-	8	8	0.533	-	-
年楚河	I	$BD \leq 2$	41	96	1000	6.908	115	0.115	943	4056	4.056	0.122	0.885
	II	$2 < BD \leq 4$	62	85	885	6.786	114	0.129	828	3113	3.518	0.138	0.871
	III	$4 < BD \leq 6$	93	74	771	6.648	115	0.149	714	2285	2.964	0.162	0.851
	IV	$6 < BD \leq 8$	98	63	656	6.486	114	0.174	599	1571	2.395	0.191	0.826
	V	$8 < BD \leq 10$	76	52	542	6.295	250	0.461	417	972	1.793	0.618	0.539
	VI	$10 < BD \leq 12$	28	28	292	5.677	63	0.216	261	555	1.901	0.243	0.784
	VII	$12 < BD \leq 14$	22	22	229	5.434	166	0.725	146	294	1.284	1.291	0.275
	VIII	$14 < BD \leq 16$	6	6	63	4.143	11	0.175	58	148	2.349	0.192	0.825
	IX	$16 < BD \leq 18$	6	5	52	3.951	10	0.192	47	90	1.731	0.213	0.808
	X	$18 < BD \leq 20$	3	4	42	3.738	21	0.500	32	43	1.024	0.692	0.500
	XI	$BD > 20$	4	2	21	3.046	-	-	11	11	0.524	-	-

BD: 基径 Base diameter;  $A_x$ :  $x$  龄级内现有个体数;  $a_x$ : 匀滞后  $x$  龄级内的存活个体数;  $l_x$ :  $x$  龄级开始时标准化存活个体数;  $d_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内标准化死亡数;  $q_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间死亡率;  $L_x$ : 从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期间还存活的个体数;  $T_x$ : 从  $x$  龄级到超过  $x$  龄级的个体总数;  $e_x$ : 进入  $x$  龄级个体的生命期望或平均期望寿命;  $K_x$ : 消失率

危险率在 VI 径级后才急剧上升。尼洋河流域小花水柏枝种群的死亡密度在 VIII 径级达到最大值,拉萨河流域小花水柏枝种群的死亡密度在 IV 径级就达到最大值,年楚河流域小花水柏枝种群死亡密度在 V 径级便达到最大值。这说明不同河流的生境不同,环境压力对小花水柏枝种群的影响也不同,除尼洋河流域外都集中在 VI 径级前,既小花水柏枝种群发展的前期和中期。

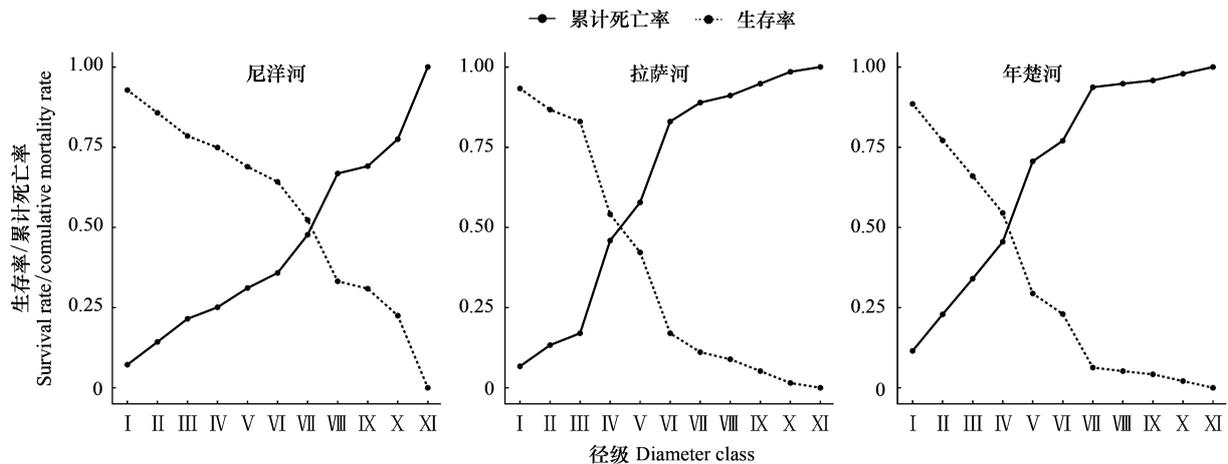


图 6 小花水柏枝种群生存率和累计死亡率

Fig.6 Survival rate and cumulative mortality rate of *M. wardii* population

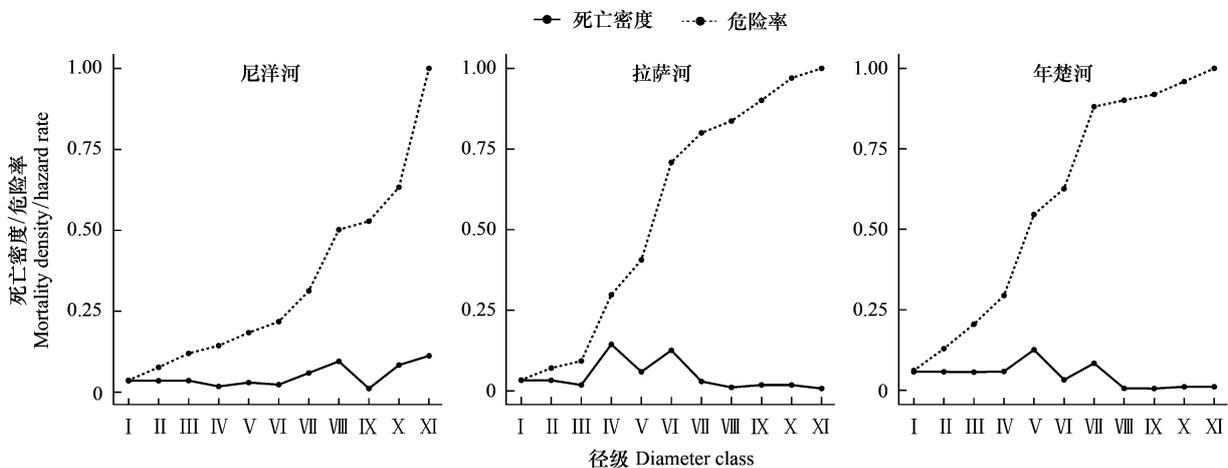


图 7 小花水柏枝种群死亡密度和危险率

Fig.7 Mortality density and hazard rate of *M. wardii* population

### 3.4 小花水柏枝种群时间序列分析

根据不同河流小花水柏枝种群各径级个体数,对未来 2、4、6、8 径级的个体数进行预测(表 4)。在经历 2、4、6、8 径级后,三大流域小花水柏枝种群数量均从 V 径级之后呈现增加的趋势,然而在种群发展的前期,时间序列预测各个径级数量呈减少的趋势,表明三大流域小花水柏枝种群在未来均不同程度的缺乏幼苗。因此,从整个小花水柏枝种群的发展阶段来看,虽然中老龄个体数量在未来可以得到补充,但是由于缺少幼苗,种群更新将难以持续,所以三大流域小花水柏枝种群在未来仍然会不同程度的趋于衰退。

表 4 小花水柏枝种群动态变化的时间序列分析

Table 4 Time sequence analysis of dynamic indices of *M. wardii* population

径级 Diameter class	尼洋河				拉萨河				年楚河						
	原始数据	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	原始数据	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$	原始数据	$M_2^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_8^{(1)}$
I	73					54					41				
II	82	78				135	95				62	52			
III	59	71				174	155				93	78			
IV	74	67	72			139	157	126			98	96	74		
V	63	69	70			73	106	130			76	87	82		
VI	58	61	64	68		57	65	111	105		28	52	74	66	
VII	54	56	62	65		23	40	73	100		22	25	56	63	
VIII	44	49	55	59	63	12	18	41	80	83	6	14	33	54	53
IX	28	36	46	54	58	15	28	27	53	79	6	6	16	39	49
X	26	27	38	37	51	7	11	14	31	63	3	5	9	24	42
XI	19	23	29	38	46	2	5	9	19	41	4	4	5	12	30

$M_i^{(1)}$ : 经过 2,4,6,8 龄级时间后小花水柏枝的种群大小; (1): 移动平均法中的一次移动平均法标识

## 4 讨论

### 4.1 小花水柏枝种群的结构与数量动态特征

植物种群年龄结构是由自身生物学特性和环境因子共同影响的结果<sup>[28-29]</sup>,可以反映种群的动态变化和发展趋势<sup>[30-31]</sup>。因雅江三大流域分布海拔不同,生境有较大差别,因此比较雅江三大流域小花水柏枝种群特征可以显现小花水柏枝种群分布特征与环境的关联。从年龄结构来看,三大流域小花水柏枝种群年龄结构均为底部狭窄中部膨大的非典型金字塔结构,这与雅砻江冬麻豆(*Salweenia bouffordiana*)、西南地区大王杜鹃(*Rhododendron rex* subsp.*rex*)和安西地区裸果木(*Gymnocarpus przewalskii*)<sup>[32-34]</sup>的年龄结构较相似。三大流域小花水柏枝种群均不同程度的缺乏幼苗,幼苗是维持种群发展稳定的基础<sup>[35-36]</sup>。小花水柏枝各种群幼苗占比和环境因子关联分析表明降水量是影响小花水柏枝种群幼苗数量的主要因素。小花水柏枝种群所在区域降水量越大,其幼苗占比就越高。水柏枝属植物繁殖方式主要为种子繁殖,种子传播途径主要为风传播和水传播。根据野外观察,幼苗主要生长在含水率较高的河滩上,在含水率较低的河谷几乎没有幼苗。因此,推测小花水柏枝种子萌发和结实对生境中水分条件要求较高。缺乏幼苗种群的潜在更新能力较差,难以保持长期稳定<sup>[37-38]</sup>,对很多渐危植物更是如此<sup>[39]</sup>。

### 4.2 不同河流小花水柏枝种群的发展趋势

小花水柏枝种群动态量化分析显示三大流域小花水柏枝种群均为增长型但增长趋势不明显,分析其原因可能是因为现存低中龄个体数较多可以维持种群的持续,这与时间序列分析结果一致。但是时间序列分析显示,三大流域小花水柏枝种群幼苗在未来会持续减少,种群更新将难以维持,仍然会继续衰退,进一步说明幼苗缺乏是小花水柏枝种群衰退的重要原因,这与燕山山脉黄檗(*Phellodendron amurense*)、安西地区裸果木和长白山水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)的时间序列分析较相似<sup>[20,29,34]</sup>。此外随机干扰风险极大值  $P_{极大}$ (尼洋河 0.48%、拉萨河 4.55%、年楚河 3.03%),表明尼洋河流域小花水柏枝种群对环境适应能力比拉萨河和年楚河流域强。种群生命表是判断种群发展趋势的重要指标之一,对植物的保护和利用具有重要的意义<sup>[40]</sup>。根据小花水柏枝种群静态生命表显示尼洋河流域生境更适合小花水柏枝种群生存。生存分析显示尼洋河小花水柏枝种群在第 VII 径级左右后进入衰退趋势,但是拉萨河小花水柏枝种群和年楚河小花水柏枝种群却在第 IV 径级左右后便进入衰退趋势,这表明尼洋河流域的小花水柏枝种群更晚进入衰退期,这与静态生命表所得结果一致。同时,尼洋河各径级死亡率低于拉萨河和年楚河,幼苗占比大于拉萨河和年楚河,各径级数量占比比较均匀。年楚河小花水柏枝种群数量较少,密度较低,各径级数量占比差异明显,种群衰退趋势最明显,可能

是由于拉萨河和年楚河流域小花水柏枝居群生境中水分条件较差限制小花水柏枝的生长。结合以上分析推测小花水柏枝种群适合在降水量较高水分条件较好的尼洋河流域中生存。

#### 4.3 小花水柏枝种群的保护及恢复对策

雅鲁藏布江三大流域小花水柏枝种群低龄数量较丰富,年龄结构比较完整,预测在不受到外界干扰下短期内不会出现毁灭性的衰退<sup>[41]</sup>。但是小花水柏枝幼苗占比较低,其衰退风险较高,其种群保护和恢复应受到重视。小花水柏枝作为药用植物,存在被乱砍滥伐滥用和被食草类动物过度采食的现象,这些因素加剧了小花水柏枝种群衰退趋势,因此人工保护措施的介入是保护和恢复小花水柏枝种群的关键。针对小花水柏枝种群现状,本文提出以下保护建议和恢复策略。首先对小花水柏枝种群进行合理利用和对生境进行改善,严格控制放牧强度并优先利用种群发展趋势较好的尼洋河流域小花水柏枝,降低人类和动物对小花水柏枝种群的干扰破坏。其次,根据本文研究结果,提高种群内幼苗的数量是小花水柏枝种群恢复的关键。因此可以通过人工采集小花水柏枝种子并将其撒播在水分条件较好的生境,以此提高小花水柏枝幼苗数量,减弱小花水柏枝种群衰退趋势。本文对雅鲁藏布江三大流域小花水柏枝种群进行了系统的研究和分析,为了更好的保护和利用小花水柏枝藏药资源,有必要开展遗传背景研究。由于雅江三大流域修建公路铁路日益频繁,在雅江三大流域工程建设前对小花水柏枝种群进行生态安全评估具有重要意义。

#### 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, 2016.
- [ 2 ] Gurevitch J, Scheiner S M, Fox G A. The Ecology of Plants. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauser Associates, 2002.
- [ 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 ] 刘普幸. 疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究. *自然资源学报*, 2011, 26(3): 429-439.
- [ 5 ] Wu CZ, Hong W, Xie JS, Wu JL. Life table analysis of *Tsuga longibracteata* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11: 333-336.
- [ 6 ] 华丽, 张道远, 潘伯荣. 中国怪柳属和水柏枝属的分子系统学研究. *云南植物研究*, 2004, 26(3): 283-289.
- [ 7 ] 王勇, 刘义飞, 刘松柏, 黄宏文. 中国水柏枝属植物的地理分布、濒危状况及其保育策略. *武汉植物学研究*, 2006, 24(5): 455-463.
- [ 8 ] 达瓦次仁, 巴桑赤烈, 白玛, 其美多吉. 尼洋河流域水文特性分析. *水文*, 2008, 28(4): 92-94.
- [ 9 ] 苏立彬, 郭永刚, 吴悦, 杨永涛. 基于 DEM 的尼洋河流域地貌形态分析. *中国水土保持科学*, 2020, 18(3): 12-21.
- [ 10 ] Lin X D, Zhang Y L, Yao Z J, Gong T L, Wang H, Chu D, Liu L S, Zhang F. The trend on runoff variations in the Lhasa River Basin. *Journal of Geographical Sciences*, 2008, 18(1): 95-106.
- [ 11 ] Qin H H, Gao B, He L, Hu X H, Dong L, Sanjay D, Dong A, Sun Z X, Wan W. Hydrogeochemical characteristics and controlling factors of the Lhasa River under the influence of anthropogenic activities. *Water*, 2019, 11(5): 948.
- [ 12 ] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏河流与湖泊. 北京: 科学出版社, 1984: 115-120.
- [ 13 ] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏自然地理. 北京: 科学出版社, 1982.
- [ 14 ] 西藏自治区地方志编纂委员会总编西藏自治区曲水县地方志编纂委员会编撰. 曲水志. 北京: 方志出版社, 2016.
- [ 15 ] 西藏自治区地方志编纂委员会总编西藏自治区堆龙德庆县地方志编纂委员会编撰. 堆龙德庆县志. 北京: 中国藏学出版社, 2010.
- [ 16 ] 庞有智, 拉多, 张燕杰, 李春海, 许斌. 西藏拉萨河流域中下游不同植被类型表土花粉组合特征与年均降水量关系的研究. *微体古生物学报*, 2017, 34(2): 160-169.
- [ 17 ] 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.
- [ 18 ] 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.
- [ 19 ] 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.
- [ 20 ] 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.
- [ 21 ] 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.
- [ 22 ] 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.
- [ 23 ] 江洪. 云杉种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [ 24 ] 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.

- [25] 冯士雍. 生存分析(I). 数学的实践与认识, 1982, (3): 72-80.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] 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.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] Arista M. The structure and dynamics of an *Abies pinsapo* forest in southern Spain. *Forest Ecology and Management*, 1995, 74(1): 81-89.
- [32] 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.
- [33] 杨慧琴, 刘圆媛, 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.
- [34] 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.
- [35] 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.
- [36] Mooers B H M, Jonathan S. Introduction to plant population ecology. *Journal of Range Management*, 1989, 42(3): 261.
- [37] 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.
- [38] 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.
- [39] 谢宗强, 陈伟烈, 路鹏, 胡东. 濒危植物银杉的种群统计与年龄结构. 生态学报, 1999, 19(4): 523-528.
- [40] 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.
- [41] 肖书礼, 付梦媛, 杨科, 陈小红. 极小种群野生植物峨眉含笑种群结构与数量动态. 西北植物学报, 2019, 39(7): 1279-1288.