

人为干扰对乌溪江流域山蜡梅种群结构与动态的影响

龚笑飞¹, 余水生¹, 张川英¹, 袁位高², 朱锦茹², 姚良锦², 李婷婷^{2,①}, 唐敏俊¹

(1. 浙江省遂昌县生态林业发展中心, 浙江 遂昌 323300; 2. 浙江省林业科学研究院, 浙江 杭州 310023)

摘要: 为了揭示乌溪江流域山蜡梅 (*Chimonanthus nitens* Oliv.) 野生种群的生存现状和受干扰程度,对浙江省遂昌县乌溪江流域天然林和干扰林中山蜡梅种群的结构特征、动态指数、静态生命表、存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线进行分析,并进行生存分析和时间序列预测。结果表明:天然林中,山蜡梅种群结构为增长型;各径级的个体数和标准化个体存活数随径级增加而减少,生命期望总体上随径级增加而下降;存活曲线趋于 Deevey-Ⅱ型中的 B₁亚型,死亡率曲线和消失率曲线均呈双峰型,2个峰值分别出现在Ⅱ级[1.5 cm<基径(BD)≤2.0 cm]和Ⅵ级(3.5 cm<BD≤4.0 cm);从生存率函数看,该山蜡梅种群具有幼龄期锐减、中龄期稳定、老龄期快速衰减的特点;经过2、4、6个径级时间后,天然林中山蜡梅种群各径级的个体数量逐渐增多。干扰林中,山蜡梅种群结构为稳定型,Ⅰ级(BD≤1.5 cm)和Ⅱ级的生命期望明显高于其他径级,存活曲线趋于 Deevey-Ⅰ型,Ⅰ级至Ⅳ级(2.5 cm<BD≤3.0 cm)的死亡率和消失率呈现负值;从生存率函数看,干扰林中山蜡梅种群具有幼龄期递增、中龄期递减、老龄期衰退的特点;预测结果显示:在山蜡梅种群的小径级个体未得到及时补充的情况下,随着时间推移,种群存在全面衰退的风险。整体来看,乌溪江流域山蜡梅种群结构仍为增长型。目前,该区域山蜡梅种群受干扰程度尚在其耐受阈值内,但若不及时采取保护措施,势必对种群发展造成不利影响。建议采取原地保护、人工播种或补植实生苗及建立种质资源保存库等方式加强对该区域山蜡梅种群的保护和管理,促进其种群自然更新和种群恢复。

关键词: 山蜡梅; 种群结构; 种群动态; 生存分析; 时间序列预测

中图分类号: Q948.15; S718.54; S793.9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2022)06-0073-11

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2022.06.08

Effects of human disturbance on population structure and dynamics of *Chimonanthus nitens* in Wuxijiang River Basin GONG Xiaofei¹, YU Shuisheng¹, ZHANG Chuanying¹, YUAN Weigao², ZHU Jinru², YAO Liangjin², LI Tingting^{2,①}, TANG Minjun¹ (1. Suichang Ecological Forestry Development Center of Zhejiang, Suichang 323300, China; 2. Zhejiang Academy of Forestry, Hangzhou 310023, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2022, 31(6): 73-83

Abstract: To reveal the survival status and disturbance degree of wild population of *Chimonanthus nitens* Oliv. in Wuxijiang River Basin, structure pattern, dynamic index, static life table, survival curve, mortality rate curve, and vanishing rate curve of *C. nitens* population in natural forest and disturbance forest in Wuxijiang River Basin in Suichang County of Zhejiang Province were analyzed, and survival analysis and time sequence prediction were conducted. The results show that in natural forest, the population structure of *C. nitens* is growth type; the individual number and standardized survival number of individuals of each diameter class decrease with the increase of diameter class, and the life expectancy decreases with the increase of diameter class in general; the survival curve tends to B₁ subtype of Deevey-Ⅱ type, the mortality rate curve and vanishing rate curve both show bimodal pattern, and the two peak values appear at Ⅱ [1.5 cm<basal diameter (BD)≤2.0 cm] and Ⅵ (3.5 cm<BD≤4.0 cm) classes, respectively; from the survival rate function, this *C. nitens* population has the characteristics of sharp decline in the early stage, stable in the middle stage, and rapid decline in the late stage; after two, four,

收稿日期: 2022-06-30

基金项目: 遂昌县乌溪江库区天然蜡梅属植物群落特征与遗传多样性研究(2020ZCZX020); 省属科研院所扶持专项(2021F1065-4)

作者简介: 龚笑飞(1968—),男,浙江遂昌人,本科,高级工程师,研究方向为森林培育与森林生态。

①通信作者 E-mail: tingtingli71@163.com

引用格式: 龚笑飞, 余水生, 张川英, 等. 人为干扰对乌溪江流域山蜡梅种群结构与动态的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(6): 73-83.

and six diameter class time, the individual number of each diameter class of *C. nitens* population in natural forest gradually increases. In disturbance forest, the population structure of *C. nitens* is stable type, the life expectancy of I ($BD \leq 1.5$ cm) and II classes is evidently higher than that of the other diameter classes, the survival curve tends to Deevey-I type, and the mortality rate and vanishing rate of I to IV (2.5 cm $< BD \leq 3.0$ cm) classes are negative; from the survival function, the *C. nitens* population in disturbance forest has the characteristics of progressive increase in the early stage, progressive decrease in the middle stage, and decline in the late stage; the prediction result shows that in the case of small diameter class individuals in *C. nitens* population not supplemented in time, the population has a risk of total decline over time. Overall, the population structure of *C. nitens* in Wuxijiang River Basin is still growth type. At present, the disturbance degree of *C. nitens* population in this area is within the tolerance threshold, but if conservation measures are not taken timely, the development of the population will be adversely affected. It is suggested to take measures such as *in situ* conservation, artificial seeding or replanting seedlings, and construction of germplasm resources preservation bank to strengthen the conservation and management of *C. nitens* population in this area, and promote the natural regeneration and population recovery of *C. nitens* population.

Key words: *Chimonanthus nitens* Oliv.; population structure; population dynamics; survival analysis; time sequence prediction

山蜡梅 (*Chimonanthus nitens* Oliv.) 隶属于蜡梅科 (Calycanthaceae) 蜡梅属 (*Chimonanthus* Lindl.), 为常绿灌木, 常生于山地疏林中或石灰岩山地, 主要分布于皖、浙、苏、赣、闽、湘、鄂、云、贵等省^[1,2]。山蜡梅含有多种活性成分 (如黄酮类、生物碱和香豆素等)^[3], 其根和叶都具有极高的药用价值, 可镇咳祛痰、消毒抑菌、降压、增强免疫, 是中国宝贵的中药资源^[4]。在农林活动活跃区, 山蜡梅野生资源常因竹林和其他树种的抚育而被大量砍伐, 加上过度采挖, 其野生资源大量减少, 自然更新日益困难^[5]。

植物的种群结构能够反映其在时间和空间上的变化规律, 从而体现种群动态变化趋势及群落演替趋势^[6-8]。植物种群的年龄结构能够反映其生存现状、与环境的适合度以及受干扰状态, 预测种群的未来发展趋势, 对指导种群的人工复壮、更新, 恢复种群稳定性具有重要意义^[9-11]。湖南^[12]和江西^[13]等地已经先后展开了对山蜡梅野生资源的调查工作, 但关于山蜡梅的种群结构和动态特征及外界干扰对山蜡梅种群结构的影响尚不清楚, 亟待研究。

浙江省遂昌县乌溪江沿岸分布着大片以山蜡梅为主、伴生柳叶蜡梅 (*C. salicifolius* Hu) 的植物群落。笔者初步调查发现, 虽然山蜡梅为这些群落的优势种, 但在人为干扰下山蜡梅的种群数量大幅下降, 种群结构的动态平衡遭到严重破坏。为了保护这一山蜡梅野生资源, 笔者对该区域天然次生林和人为干扰林中山蜡梅的个体数量和植株大小进行了调查, 并采用多种种群生态学方法分析了该区域山蜡梅野生种

群的结构和数量变化动态, 预测了种群的未来发展趋势, 以期揭示乌溪江流域山蜡梅野生种群的生存现状和受干扰程度, 评估该山蜡梅种群与自然环境的适合度, 为有效保护和合理管理山蜡梅野生资源、保证山蜡梅野生资源的可持续利用提供理论依据。

1 研究区自然概况和研究方法

1.1 研究区自然概况

浙江省遂昌县的乌溪江流域 (东经 $118^{\circ}55'36''$ ~ $119^{\circ}00'32''$ 、北纬 $28^{\circ}21'21''$ ~ $28^{\circ}37'13''$) 全长约 56 km, 海拔 258~318 m, 属亚热带季风气候, 多年平均气温 16.8 $^{\circ}\text{C}$, 最高气温 40.6 $^{\circ}\text{C}$, 最低气温 -9.9 $^{\circ}\text{C}$, 全年雨水充足。该区域林分类型多样, 土壤为红壤、黄壤和岩性土, 呈酸性, 有机质丰富, 速效钾和水解氮含量中等到丰富, 速效磷较为缺乏。群落内乔木层植物有杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.]、苦槠 [*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schott.]、石栎 [*Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai]、青冈 [*Cyclobalanopsis glauca* (Thunb.) Oerst.]、黄瑞木 [*Adinandra millettii* (Hook. et Arn.) Benth. et Hook. f. ex Hance] 和水杉 (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng) 等; 灌木层植物有山蜡梅、杜茎山 [*Maesa japonica* (Thunb.) Moritzi. ex Zoll.]、欆木 [*Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv.]、峨眉鼠刺 (*Itea oblonga* Hand.-Mazz.)、香花崖豆藤 (*Millettia dielsiana* Harms)、白花苦灯笼 [*Tarenna mollissima* (Hook. et

Arn.) Rob.] 和水团花 [*Adina pilulifera* (Lam.) Franch. ex Drake] 等; 草本层植物有狗脊蕨 [*Woodwardia japonica* (Linn. f.) Sm.]、美丽复叶耳蕨 [*Arachniodes speciosa* (D. Don) Ching]、里白 [*Diplazium glaucum* (Thunb. ex Houtt.) Nakai]、芒萁 [*Dicranopteris pedate* (Houtt.) Nakaike]、山类芦 (*Neyraudia montana* Keng) 和淡竹叶 (*Lophatherum gracile* Brongn.) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置及植物调查 于2021年6月至10月在浙江省遂昌县境内由北向南踏查乌溪江两岸的

山蜡梅分布情况。在乌溪江流域不同区段,选择山蜡梅分布较为集中的区域,选择6个地点设置样地,依次编号P1至P6。根据实际地形划分样地,样地面积均为400 m²,每个样地平均分成4个样方。其中,P1、P2和P3样地位于乌溪江两岸的陡峭林地中,为未经人为干扰的天然次生常绿阔叶林(简称天然林),林分密度为1 800 hm⁻²;P4、P5和P6样地位于人为间伐抚育后的常绿阔叶林内(简称干扰林),林分密度为1 530 hm⁻²。各样地的基本概况见表1。测量每个样方内所有山蜡梅的基径、株高、冠幅等指标,并对样地内所有山蜡梅进行单株拍照和定位。

表1 供试乌溪江流域各样地的基本概况

Table 1 Basic status of test plots in Wuxijiang River Basin

编号 No.	样地 Plot	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	坡度/(°) Slope	坡向 Slope aspect	坡位 Slope position	面积/m ² Area	郁闭度 Canopy density
P1	孟淤 Mengyu	E118°56'36"	N28°36'16"	258	19	西 West	下 Downhill	20×20	0.70
P2	左肩 Zuojian	E118°55'44"	N28°32'10"	271	45	西北 Northwest	下 Downhill	8×50	0.50
P3	焦滩 Jiaotan	E118°58'29"	N28°24'14"	305	50	西南 Southwest	下 Downhill	10×40	0.60
P4	沙会一 Shahuiyi	E118°57'37"	N28°32'40"	276	30	西南 Southwest	中 Mid-slope	20×20	0.75
P5	沙会二 Shahui'er	E118°58'35"	N28°30'50"	259	35	西 West	下 Downhill	20×20	0.50
P6	沙会三 Shahuisan	E118°58'06"	N28°29'21"	260	25	西北 Northwest	下 Downhill	20×20	0.60

1.2.2 种群结构分析 基于种群的龄级结构与径级结构对相同环境具有反应一致性的规律^[14],以径级代替龄级划分年龄结构。根据山蜡梅的生长特性,结合实地调查结果,参照灌木、小乔木的径级划分方法^[15-17],依据基径(BD)分为8个径级,其中,BD≤1.5 cm为I级,1.5 cm<BD≤2.0 cm为II级,2.0 cm<BD≤2.5 cm为III级,2.5 cm<BD≤3.0 cm为IV级,3.0 cm<BD≤3.5 cm为V级,3.5 cm<BD≤4.0 cm为VI级,4.0 cm<BD≤4.5 cm为VII级,BD>4.5 cm为VIII级。

灌木的株高在数量性状中较为稳定,且测量误差小^[18],因此,分析植物种群的高度结构不仅可以显示其垂直空间资源竞争情况,也可以作为种群结构稳定性的辅助判断依据。依据株高(H)分为6个等级,从1.0 m起,每增加1.0 m为1个等级,即1.0 m<H≤2.0 m为H1级,2.0 m<H≤3.0 m为H2级,3.0 m<H≤4.0 m为H3级,4.0 m<H≤5.0 m为H4级,5.0 m<H≤6.0 m为H5级,H6>6.0 m为H6级。

采用WPS Office EXCEL 2019软件分别绘制山蜡梅种群的天然林(P1至P3)、干扰林(P4至P6)以及整体(P1至P6)的径级和高度级结构图。基于所

有山蜡梅植株株高和基径数据,对株高和基径进行Pearson相关性分析,参考张婕等^[19]的方法绘制山蜡梅基径和株高散点图,采用SPSS 19.0软件构建回归模型。

1.2.3 种群结构动态量化分析 参考陈晓德^[20]的方法对不同样地山蜡梅种群进行动态量化分析。用 V_n 表示该种群从 n 到 $n+1$ 径级的山蜡梅个体数量变化动态,即相邻径级间的动态指数;用 V_{pi} 表示不考虑未来外部环境干扰时,种群的数量变化动态指数,即种群动态指数;用 V_{pi}' 表示在受到外部干扰时种群的数量变化动态指数,即随机干扰动态指数。 V_n 、 V_{pi} 和 V_{pi}' 值的正值、零和负值分别表示2个径级间或整个种群的山蜡梅个体数量的增长、稳定和衰减的动态趋势。用 P_{max} 表示遭受外界干扰时,种群结构对外界干扰的敏感性指数,即随机干扰风险概率。

1.2.4 静态生命表编制及生存分析 分别编制山蜡梅种群的天然林、干扰林和整体的静态生命表,并绘制存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线。各参数的计算参考相关文献^[6,15,21]中的方法。由于编制特定时间的生命表调查的个体为多个世代的重叠,造成分析结果产生一些负值数据,本研究中的负值为人为干扰

的结果。为了分析人为干扰作用的程度,本研究未对实验数据进行匀滑处理,而直接采用实测数据。

参照杨凤祥等^[22]的方法,利用生存率函数 $S(i)$ 、积累死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(ti)$ 和危险率函数 $\lambda(ti)$ 分析山蜡梅的生存规律,各函数的计算公式参照文献^[23-25]。采用指数函数和幂函数检验山蜡梅种群存活曲线的类型^[26]。

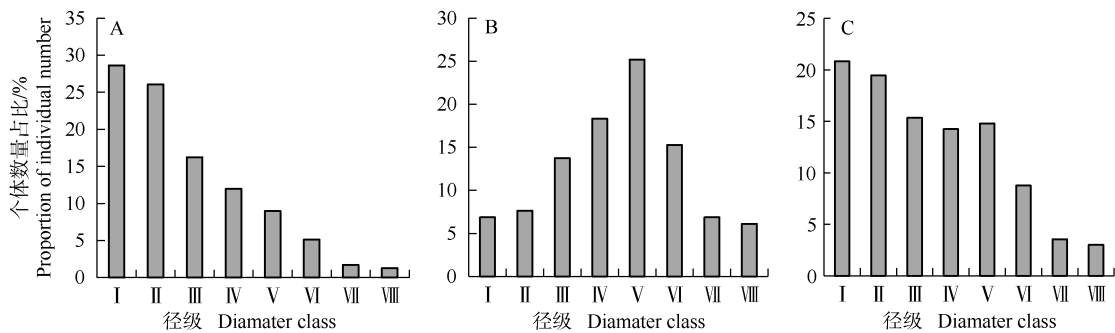
1.2.5 种群个体数量的时间序列预测 采用时间序列分析中的一次移动平均法^[25,27,28]预测山蜡梅种群在天然林和干扰林以及整个种群在未来2、4、6个径

级的发展趋势,分析乌溪江流域山蜡梅的种群动态。

2 结果和分析

2.1 山蜡梅种群的结构特征

2.1.1 径级结构特征 供试6个样地山蜡梅种群的径级结构统计结果显示:在调查的6个样地中共发现365株山蜡梅,其中天然林内有234株,干扰林内有131株,以径级为横坐标、个体数量占比为纵坐标绘制径级结构图,结果见图1。



I : $BD \leq 1.5$ cm; II : 1.5 cm $< BD \leq 2.0$ cm; III : 2.0 cm $< BD \leq 2.5$ cm; IV : 2.5 cm $< BD \leq 3.0$ cm; V : 3.0 cm $< BD \leq 3.5$ cm; VI : 3.5 cm $< BD \leq 4.0$ cm; VII : 4.0 cm $< BD \leq 4.5$ cm; VIII : $BD > 4.5$ cm. BD: 基径 Basal diameter.

A: 天然林 Natural forest; B: 干扰林 Disturbance forest; C: 整体 Whole.

图1 乌溪江流域山蜡梅种群的径级结构
Fig. 1 Diameter class structure of *Chimnanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin

结果表明:天然林内的山蜡梅个体数量在I级〔基径(BD) ≤ 1.5 cm〕和II级(1.5 cm $< BD \leq 2.0$ cm)明显高于其他径级,种群结构呈“金字塔”型,即增长型,说明天然林内的山蜡梅种群具有良好的更新潜力,可以在较长时间内稳定发展(图1-A)。干扰林内的山蜡梅小径级(I级和II级)个体数量偏少,大径级〔VII级(4.0 cm $< BD \leq 4.5$ cm)和VIII级($BD > 4.5$ cm)〕个体数量与小径级个体数量相当,中间径级〔III级(2.0 cm $< BD \leq 2.5$ cm)至VI级(3.5 cm $< BD \leq 4.0$ cm)〕的个体数量较多,种群结构呈“纺锤型”,即稳定型,说明干扰林内的山蜡梅种群结构相对稳定(图1-B)。整体来看,I级和II级的个体数量占比为40.3%,III级至VI级的个体数量占比为53.2%,VII级和VIII级的个体数量占比为6.6%,可见,供试山蜡梅种群的整体结构也表现为增长型,即中径级和小径级个体数量较多,但大径级个体数量较少(图1-C)。

2.1.2 株高与基径的相关性 基于株高和基径构建

的供试山蜡梅种群的回归模型,结果见图2。经计算,山蜡梅株高与基径的相关系数为0.646,且相关性达到极显著($P < 0.01$)水平,拟合的一元线性回归方程为 $y = 0.839x + 2.069$ ($F = 258.673, P = 2.684 \times 10^{-44}$)。说明山蜡梅的株高与基径呈极显著正相关,不同高度

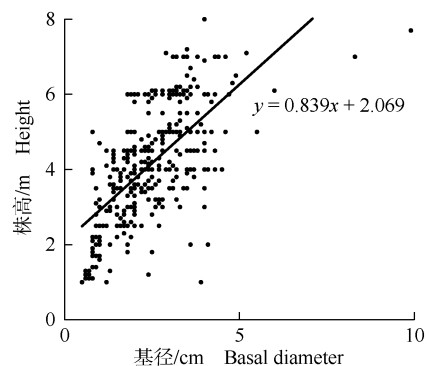


图2 基于株高和基径的乌溪江流域山蜡梅种群的回归模型
Fig. 2 Regression model of *Chimnanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin based on height and basal diameter

级的个体数量分布情况亦可以反映山蜡梅种群的年龄结构状况。

2.1.3 高度级结构特征 供试 6 个样地山蜡梅种群的高度级结构统计结果(表 2)显示:天然林中, H3 级 [3.0 m<株高(H)≤4.0 m] 山蜡梅的个体数量最多, 共 82 株, 占天然林样地内山蜡梅个体总数的 35.0%; H5 级(5.0 m<H≤6.0 m) 山蜡梅的个体数量骤减至

12 株, 占天然林样地内山蜡梅个体总数的 5.1%; H6 级(H>6.0 m) 山蜡梅的个体数量最少, 仅 8 株, 占天然林样地内山蜡梅个体总数的 3.4%。干扰林中, H5 级山蜡梅的个体数量最多, 且 H5 级和 H6 级山蜡梅的个体数量合计 63 株, 占干扰林样地内山蜡梅个体总数的 48.1%。整体来看, 山蜡梅种群的高度级结构为纺锤型, 种群结构较为稳定。

表 2 乌溪江流域山蜡梅种群的高度级结构

Table 2 Height class structure of *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin

高度级 ¹⁾ Height class ¹⁾	天然林 Natural forest		干扰林 Disturbance forest		整体 Whole	
	个体数量 Individual number	占比/% Proportion	个体数量 Individual number	占比/% Proportion	个体数量 Individual number	占比/% Proportion
H1	31	13.2	7	5.3	38	10.4
H2	51	21.8	5	3.8	56	15.3
H3	82	35.0	20	15.3	102	27.9
H4	50	21.4	36	27.5	86	23.6
H5	12	5.1	48	36.6	60	16.4
H6	8	3.4	15	11.5	23	6.3
合计 Total	234	100.0	131	100.0	365	100.0

¹⁾ H1: 1.0 m<H≤2.0 m; H2: 2.0 m<H≤3.0 m; H3: 3.0 m<H≤4.0 m; H4: 4.0 m<H≤5.0 m; H5: 5.0 m<H≤6.0 m; H6: H>6.0 m. H: 株高 Height.

2.2 山蜡梅种群的动态量化分析

对乌溪江流域山蜡梅种群的动态量化分析结果见表 3。由表 3 可见:天然林中, 山蜡梅各径级的动态指数均大于 0, 种群动态指数(V_{pi})为 27.71%, 随机干扰动态指数(V_{pi}')为 1.15%, 随机干扰风险概率(P_{max})为 0.042, 说明天然林中山蜡梅各径级的个体数量呈增长趋势, 种群较为稳定, 但易受外界干扰影响。干扰林中, V_1 至 V_4 的动态指数均小于 0, 而 V_5 至 V_7 的动态指数均大于 0, V_{pi} 值为 7.00%, V_{pi}' 值为 0.11%, P_{max} 值为 0.016, 说明干扰林中山蜡梅幼龄个

体缺失造成种群内小径级和中径级个体数量呈现衰减趋势, 种群增长趋势减弱, 趋于稳定, 同样易受外界干扰。对山蜡梅种群整体而言, 除 V_4 外, 其余 V_n 值均大于 0, 说明该山蜡梅种群个体在由 IV 级 [2.5 cm<基径(BD)≤3.0 cm] 向 V 级 (3.0 cm<BD≤3.5 cm) 转化时受到阻碍, 其余径级间的个体数量均呈增长趋势。整个种群的 V_{pi} 值为 18.38%, V_{pi}' 值为 0.21%, P_{max} 值为 0.011, 说明目前该山蜡梅种群个体数量总体呈增长趋势, 种群稳定, 但易受外界干扰。

表 3 乌溪江流域山蜡梅种群的动态指数¹⁾

Table 3 Dynamic indexes of *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin¹⁾

林分 Stand	动态指数/% Dynamic index							V_{pi}' /%	V_{pi} /%	P_{max}
	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_7			
天然林 Natural forest	8.96	37.70	26.32	25.00	42.86	66.67	25.00	27.71	1.15	0.042
干扰林 Disturbance forest	-10.00	-44.44	-25.00	-27.27	39.39	55.00	11.11	7.00	0.11	0.016
整体 Whole	6.58	21.13	7.14	-3.70	40.74	59.38	15.38	18.38	0.21	0.011

¹⁾ $V_1, V_2, V_3, V_4, V_5, V_6, V_7$: 分别表示从 I [基径(BD)≤1.5 cm] 到 II (1.5 cm<BD≤2.0 cm)、II 到 III (2.0 cm<BD≤2.5 cm)、III 到 IV (2.5 cm<BD≤3.0 cm)、IV 到 V (3.0 cm<BD≤3.5 cm)、V 到 VI (3.5 cm<BD≤4.0 cm)、VI 到 VII (4.0 cm<BD≤4.5 cm)、VII 到 VIII (BD>4.5 cm) 径级的动态指数 Representing dynamic indexes of diameter classes from I [basal diameter (BD)≤1.5 cm] to II (1.5 cm<BD≤2.0 cm), II to III (2.0 cm<BD≤2.5 cm), III to IV (2.5 cm<BD≤3.0 cm), IV to V (3.0 cm<BD≤3.5 cm), V to VI (3.5 cm<BD≤4.0 cm), VI to VII (4.0 cm<BD≤4.5 cm), VII to VIII (BD>4.5 cm), respectively. V_{pi} : 种群动态指数 Population dynamic index; V_{pi}' : 随机干扰动态指数 Random disturbance dynamic index; P_{max} : 随机干扰风险概率 Random disturbance risk probability.

2.3 山蜡梅种群的静态生命表分析

由编制的乌溪江流域山蜡梅种群静态生命表(表4)可见,天然林中,山蜡梅种群各径级的个体数(a_x)和标准化个体存活数(l_x)均随径级增加逐渐减少; I级[基径(BD) ≤ 1.5 cm]的生命期望(e_x)最高,达到3.493,总体来看,随着径级增加,各径级的 e_x 值呈逐渐下降的趋势。II级(1.5 cm < BD ≤ 2.0 cm)较 I级以及VIII级(BD > 4.5 cm)较VII级(4.0 cm < BD ≤ 4.5 cm)的 e_x 值下降幅度较大。可能山蜡梅种群小径级个体较为丰富,随着单位样方内个体的体积和数量增加,生存空间竞争加强,

自疏作用显著; III级(2.0 cm < BD ≤ 2.5 cm)至VI级(3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)为壮年期,数量逐级递减,幅度相对平缓;当径级达到VII后,山蜡梅进入老龄期,生理活动减弱,生命期望迅速降低。

干扰林中, V级(3.0 cm < BD ≤ 3.5 cm)的 a_x 和 l_x 值均最高,并在 I级至V级间随着径级增加而逐渐增大,在V级至VIII级间随着径级增加而逐渐减小; I级至IV级到下一径级的标准化死亡个体数(d_x)和个体死亡率(q_x)以及 I级至IV级(2.5 cm < BD ≤ 3.0 cm)的消失率(K_x)均为负值,说明种群中缺乏这些径级个体,特别是小径级个体;但由于

表4 乌溪江流域山蜡梅种群的静态生命表¹⁾

Table 4 Static life table of *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin¹⁾

径级 Diameter class	天然林 Natural forest								
	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln(l_x)$	K_x
I (BD ≤ 1.5 cm)	67	1 000	90	0.090	955	3 493	3.493	6.908	0.094
II (1.5 cm < BD ≤ 2.0 cm)	61	910	343	0.377	739	2 493	2.738	6.814	0.473
III (2.0 cm < BD ≤ 2.5 cm)	38	567	149	0.263	493	1 582	2.789	6.341	0.305
IV (2.5 cm < BD ≤ 3.0 cm)	28	418	104	0.250	366	1 015	2.429	6.035	0.288
V (3.0 cm < BD ≤ 3.5 cm)	21	313	134	0.429	246	597	1.905	5.748	0.560
VI (3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)	12	179	119	0.667	119	284	1.583	5.188	1.099
VII (4.0 cm < BD ≤ 4.5 cm)	4	60	15	0.250	52	104	1.750	4.089	0.288
VIII (BD > 4.5 cm)	3	45	—	—	—	45	1.000	3.802	—
径级 Diameter class	干扰林 Disturbance forest								
	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln(l_x)$	K_x
I (BD ≤ 1.5 cm)	9	134	-15	-0.111	142	1 955	14.556	4.900	-0.105
II (1.5 cm < BD ≤ 2.0 cm)	10	149	-119	-0.800	209	1 821	12.200	5.006	-0.588
III (2.0 cm < BD ≤ 2.5 cm)	18	269	-90	-0.333	313	1 672	6.222	5.593	-0.288
IV (2.5 cm < BD ≤ 3.0 cm)	24	358	-134	-0.375	425	1 403	3.917	5.881	-0.318
V (3.0 cm < BD ≤ 3.5 cm)	33	493	194	0.394	396	1 045	2.121	6.200	0.501
VI (3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)	20	299	164	0.550	216	552	1.850	5.699	0.799
VII (4.0 cm < BD ≤ 4.5 cm)	9	134	15	0.111	127	254	1.889	4.900	0.118
VIII (BD > 4.5 cm)	8	119	—	—	—	119	1.000	4.783	—
径级 Diameter class	整体 Whole								
	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	$\ln(l_x)$	K_x
I (BD ≤ 1.5 cm)	76	1 134	75	0.066	1 097	5 448	4.803	7.034	0.068
II (1.5 cm < BD ≤ 2.0 cm)	71	1 060	224	0.211	948	4 313	4.070	6.966	0.237
III (2.0 cm < BD ≤ 2.5 cm)	56	836	60	0.071	806	3 254	3.893	6.728	0.074
IV (2.5 cm < BD ≤ 3.0 cm)	52	776	-30	-0.038	791	2 418	3.115	6.654	-0.038
V (3.0 cm < BD ≤ 3.5 cm)	54	806	328	0.407	642	1 642	2.037	6.692	0.523
VI (3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)	32	478	284	0.594	336	836	1.750	6.169	0.901
VII (4.0 cm < BD ≤ 4.5 cm)	13	194	30	0.154	179	358	1.846	5.268	0.167
VIII (BD > 4.5 cm)	11	164	—	—	—	164	1.000	5.101	—

¹⁾ BD: 基径 Basal diameter. a_x : x 径级的个体数 Number of individuals of x diameter class; l_x : x 径级的标准化个体存活数 Standardized survival number of individuals of x diameter class; d_x : 从 x 到 $x+1$ 径级的标准化死亡个体数 Standardized death number of individuals from x to $x+1$ diameter class; q_x : 从 x 到 $x+1$ 径级的个体死亡率 Individual mortality rate of population from x to $x+1$ diameter class; L_x : 从 x 到 $x+1$ 径级的平均个体存活数 Average survival number of individuals from x to $x+1$ diameter class; T_x : 大于等于 x 径级的个体总数 Total individual number greater than or equal to x diameter class; e_x : x 径级的生命期望 Life expectancy of x diameter class; $\ln(l_x)$: l_x 的自然对数 Natural logarithm of l_x ; K_x : x 径级的消失率 Vanishing rate of x diameter class. —: 数据无法计算 The data cannot be calculated.

小径级植株的密度降低,其 I 级和 II 级的 e_x 值(分别为 14.556 和 12.200)明显高于干扰林其他径级和天然林相应径级,说明干扰林中山蜡梅小径级个体的生存能力较强。

总体来看,随着径级增加,整个种群的 e_x 值逐级降低;从 III 级到 IV 级的 q_x 值为负值且最低,IV 级的 K_x 值也为负值且最低;从 VI 级到 VII 级的 q_x 值最高,VI 级的 K_x 值也最高。

2.4 山蜡梅种群的存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线分析

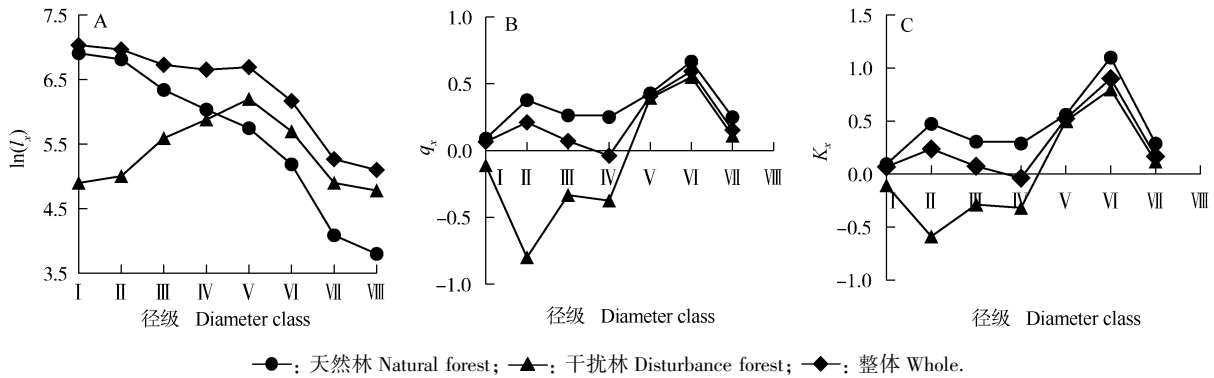
天然林山蜡梅种群存活曲线指数函数和幂函数的拟合方程分别为 $N_x = 8.166e^{-0.088x}$ ($R^2 = 0.911, F = 61.424, P = 0.000$) 和 $N_x = 7.883x^{-0.272}$ ($R^2 = 0.718, F = 12.275, P = 0.008$);种群整体存活曲线指数函数和幂函数的拟合方程分别为 $N_x = 7.745e^{-0.046x}$ ($R^2 = 0.822, F = 27.732, P = 0.002$) 和 $N_x = 7.564x^{-0.140}$ ($R^2 = 0.614, F = 9.546, P = 0.021$)。2 种函数拟合结果的 P 值均小于 0.05,达到显著水平,且指数函数的 R^2 和 F 值均大于幂函数。结合上述方程及存活曲线(图 3-A),天然林和种群整体的存活曲线更趋于 Deevey-II 型,且各径级存活个体数量相差较大,因此,天然林和种群整体的存活曲线趋于 Deevey-II 型中的 B₁ 亚型;干扰林的存活曲线趋于 Deevey-I 型,预示干扰林中的山蜡梅种群个体在达到平均生存年龄时将集中死亡。

由图 3-B 和图 3-C 所示,天然林和整体的山蜡

梅种群的死亡率曲线和消失率曲线的变化趋势一致,均呈双峰型,2 个峰值分别出现在 II 级(1.5 cm < 基径 (BD) ≤ 2.0 cm)和 VI 级(3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)。结合表 3 的 q_x 和 K_x 值,天然林和整个种群的个体数量在 II 级开始急剧降低,但 q_x 和 K_x 值均低于 50%,说明天然林和整个种群在苗期可以适应环境,维持种群稳定, q_x 和 K_x 值升高可能是由于山蜡梅苗期呈簇状迅速生长,使种群的自疏作用增强;III 级(2.0 cm < BD ≤ 2.5 cm)和 IV 级(2.5 cm < BD ≤ 3.0 cm)的 q_x 和 K_x 值上升趋势较为平缓;从 V 级(3.0 cm < BD ≤ 3.5 cm)开始, q_x 和 K_x 值迅速上升,在 VI 级时达到最高峰。干扰林中,由于人为砍伐 I 级(BD ≤ 1.5 cm)植株,使得 II 级、III 级和 IV 级的 q_x 和 K_x 值下降,甚至出现负值,这一情况在 II 级中表现尤为突出,说明供试山蜡梅种群的 I 级个体数量显著减少,前 4 个径级的植株也大量缺失,达到 V 级后, q_x 和 K_x 值迅速上升,并表现出与天然林相似的变化趋势,即达到生理极限后集中死亡。

2.5 山蜡梅种群的生存分析

由乌溪江流域山蜡梅种群的生存分析结果(表 5)可见,天然林中,山蜡梅种群的生存率函数和累积死亡率函数分别呈持续降低和持续升高的趋势,二者此消彼长。其中,生存率函数在 II 级(1.5 cm < 基径 (BD) ≤ 2.0 cm)急剧下降,且随着径级的增长,累积死亡率函数逐渐升高,VI 级(3.5 cm < BD ≤ 4.0 cm)累积死亡率达到 94.0%,此径级的生存率仅 6.0%,此时山蜡梅达到生理老龄阶段,这一研究结果与静态生命



I_x : x 径级的标准化个体存活数 Standardized survival number of individuals of x diameter class; q_x : 从 x 到 $x+1$ 径级的个体死亡率 Individual mortality rate of population from x to $x+1$ diameter class; K_x : x 径级的消失率 Vanishing rate of x diameter class. I: $BD \leq 1.5$ cm; II: $1.5 \text{ cm} < BD \leq 2.0$ cm; III: $2.0 \text{ cm} < BD \leq 2.5$ cm; IV: $2.5 \text{ cm} < BD \leq 3.0$ cm; V: $3.0 \text{ cm} < BD \leq 3.5$ cm; VI: $3.5 \text{ cm} < BD \leq 4.0$ cm; VII: $4.0 \text{ cm} < BD \leq 4.5$ cm; VIII: $BD > 4.5$ cm. BD: 基径 Basal diameter.

图 3 乌溪江流域山蜡梅种群的存活曲线(A)、死亡率曲线(B)和消失率曲线(C)
Fig. 3 Curves of survival (A), mortality rate (B), and vanishing rate (C) of *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin

表5 乌溪江流域山蜡梅种群的生存分析¹⁾Table 5 Survival analysis on *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin¹⁾

径级 Diameter class	天然林 Natural forest				干扰林 Disturbance forest				整体 Whole			
	$S(i)$	$F(i)$	$f(ti)$	$\lambda(ti)$	$S(i)$	$F(i)$	$f(ti)$	$\lambda(ti)$	$S(i)$	$F(i)$	$f(ti)$	$\lambda(ti)$
I	0.910	0.090	0.045	0.049	1.111	-0.111	-0.056	-0.050	0.934	0.066	0.033	0.035
II	0.567	0.433	0.172	0.303	2.000	-1.000	-0.444	-0.222	0.737	0.263	0.099	0.134
III	0.418	0.582	0.075	0.179	2.667	-1.667	-0.333	-0.125	0.684	0.316	0.026	0.038
IV	0.313	0.687	0.052	0.167	3.667	-2.667	-0.500	-0.136	0.711	0.289	-0.013	-0.019
V	0.179	0.821	0.067	0.375	2.222	-1.222	0.722	0.325	0.421	0.579	0.145	0.344
VI	0.060	0.940	0.060	0.990	1.000	0.000	0.611	0.611	0.171	0.829	0.125	0.731
VII	0.045	0.955	0.007	0.167	0.889	0.111	0.056	0.063	0.145	0.855	0.013	0.091
VIII	0.000	1.000	0.022	—	0.000	1.000	0.444	—	0.000	1.000	0.072	—

¹⁾ I: $BD \leq 1.5$ cm; II: $1.5 \text{ cm} < BD \leq 2.0$ cm; III: $2.0 \text{ cm} < BD \leq 2.5$ cm; IV: $2.5 \text{ cm} < BD \leq 3.0$ cm; V: $3.0 \text{ cm} < BD \leq 3.5$ cm; VI: $3.5 \text{ cm} < BD \leq 4.0$ cm; VII: $4.0 \text{ cm} < BD \leq 4.5$ cm; VIII: $BD > 4.5$ cm. BD: 基径 Basal diameter. $S(i)$: 生存率函数 Survival rate function; $F(i)$: 累积死亡率函数 Cumulative death rate function; $f(ti)$: 死亡密度函数 Mortality density function; $\lambda(ti)$: 危险率函数 Hazard rate function. —: 数据无法计算 The data cannot be calculated.

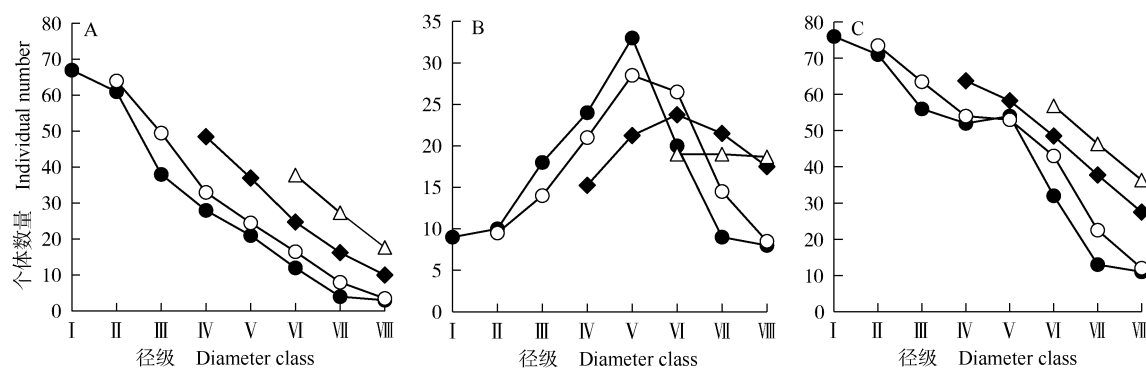
表结果一致。由此可见,该山蜡梅种群具有幼龄期锐减、中龄期稳定、老龄期快速衰减的特点。死亡密度函数在Ⅱ级快速上升,但在其他径级的变化较小。危险率函数与死亡率曲线和消失率曲线的变化趋势一致,也呈现2个高峰,分别出现在Ⅱ级和Ⅵ级。

干扰林中,山蜡梅种群的生存率函数和累积死亡率函数变化趋势恰好相反,前者先升高后降低,后者则先降低后升高,且二者均在Ⅳ级($2.5 \text{ cm} < BD \leq 3.0$ cm)出现明显拐点。由生存率函数可见,该山蜡梅种群具有幼龄期递增、中龄期递减、老龄期衰退的特点。死亡密度函数的峰值出现在Ⅴ级($3.0 \text{ cm} < BD \leq 3.5$ cm),危险率函数的峰值出现在Ⅵ级。

整体来看,乌溪江流域山蜡梅种群的生存率函数和累积死亡率函数的变化趋势与天然林基本相同,且其生存率函数较同径级天然林升高,累积死亡率和危险率较同径级天然林下降,Ⅰ级($BD \leq 1.5$ cm)至Ⅳ级的死亡密度函数低于同径级天然林,而Ⅴ级至Ⅷ级($BD > 4.5$ cm)的死亡密度函数高于同径级天然林。

2.6 山蜡梅种群的时间序列预测

对乌溪江流域山蜡梅种群经过2、4和6个径级时间后各径级的个体数量进行预测,结果见图4。结果显示:经过2、4、6个径级时间后,天然林中山蜡梅种群各径级的个体数量均逐渐增多,平均增幅分别为36.5%、87.4%和65.9%。干扰林中,受山蜡梅种群的



—●—: 当前各径级的个体数量 Number of individuals of each diameter class at present; —○—: 经过2个径级时间后各径级的个体数量 Number of individuals of each diameter class after two diameter class time; —◆—: 经过4个径级时间后各径级的个体数量 Number of individuals of each diameter class after four diameter class time; —△—: 经过6个径级时间后各径级的个体数量 Number of individuals of each diameter class after six diameter class time. I: $BD \leq 1.5$ cm; II: $1.5 \text{ cm} < BD \leq 2.0$ cm; III: $2.0 \text{ cm} < BD \leq 2.5$ cm; IV: $2.5 \text{ cm} < BD \leq 3.0$ cm; V: $3.0 \text{ cm} < BD \leq 3.5$ cm; VI: $3.5 \text{ cm} < BD \leq 4.0$ cm; VII: $4.0 \text{ cm} < BD \leq 4.5$ cm; VIII: $BD > 4.5$ cm. BD: 基径 Basal diameter.

A: 天然林 Natural forest; B: 干扰林 Disturbance forest; C: 整体 Whole.

图4 乌溪江流域山蜡梅种群的动态时间序列预测

Fig. 4 Time sequence prediction of *Chimonanthus nitens* Oliv. population in Wuxijiang River Basin

I级[基径(BD) ≤ 1.5 cm]和II级(1.5 cm $<$ BD ≤ 2.0 cm)个体被砍伐的影响,经过2个径级时间后III级(2.0 cm $<$ BD ≤ 2.5 cm)至V级(3.0 cm $<$ BD ≤ 3.5 cm)个体未得到及时补充,个体数量减少,VI级(3.5 cm $<$ BD ≤ 4.0 cm)至VIII级(BD > 4.5 cm)的个体数量增加,但随着时间推移,这3个径级的个体数量总体上趋于负增长,存在种群消失的风险。整体来看,在经过2、4和6个径级时间后,山蜡梅种群各径级个体数量的平均增幅为22.0%、47.5%和24.0%,分别为同期天然林的60.3%、54.4%和36.4%,值得注意的是,V级的个体数量在经过2个径级时间后略有减少。

3 讨 论

3.1 人为干扰对乌溪江流域山蜡梅种群结构的影响

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^[29,30],能够反映植物种群的动态变化和未来演化趋势^[31,32]。调查和分析结果表明:山蜡梅为乌溪江流域天然林中的优势种,其种群结构为增长型;干扰林中山蜡梅的种群结构由增长型转变为稳定型。McEvoy等^[33]认为,人为干扰破坏会导致植物种群密度下降,实生苗缺乏。李辛雷等^[34]发现,在野外条件下,杜鹃红山茶(*Camellia azalea* Wei)具有较高的结实率和产苗潜力,但无序砍伐和采挖等人为干扰不仅使其适宜生境破碎化,而且使其种群中小径级幼苗严重缺乏,导致种群呈衰退趋势。从供试山蜡梅的整体种群结构看,该山蜡梅种群仍属于增长型,说明目前的人为干扰水平对乌溪江流域山蜡梅种群的影响尚未超过其耐受阈值,但是若不积极采取相应保护措施,随着人为干扰程度的加剧,乌溪江流域山蜡梅种群的稳定性势必受到不利影响。

种群结构的动态量化分析能够更加准确地评价种群的结构特征^[29]。本研究中,天然林中山蜡梅种群的所有径级个体数量均呈增长趋势,种群较为稳定。干扰林中山蜡梅种群 V_1 至 V_4 的动态指数均为负值,说明干扰林中山蜡梅小径级和中径级个体数量的大量减少,使种群呈现衰退特征。相关研究结果^[35-38]表明:高脆弱性是很多濒危植物种群的共同特点,人为干扰和环境竞争致使濒危植物的种子萌发和幼苗生长受到阻碍,威胁其种群稳定性。本研究结果显示:天然林、干扰林和整个种群均易受外界干扰。因此,迫切需要对乌溪江流域的山蜡梅种群及时开展

封育保护措施,为其实生幼苗生长创造有利条件,以维持其种群个体数量的稳定性和遗传多样性。

3.2 人为干扰对乌溪江流域山蜡梅种群数量动态变化和稳定性的影响

生存函数能够更直观、具体地反映种群增长与衰亡的动态过程^[19]。生存函数分析结果显示:天然林中山蜡梅种群呈现前期锐减,中期相对稳定,后期达到生理枯竭年龄后快速衰减的特点;干扰林中,山蜡梅种群生存率和累积死亡率在IV级[2.5 cm $<$ 基径(BD) ≤ 3.0 cm]存在明显拐点,表现为幼龄期递增、中龄期递减、老龄期衰退的趋势。

静态生命表能够反映植物种群与生境及其他物种间的适应状态,体现种群的动态趋势,存活曲线、死亡率曲线和消失率曲线则能够揭示植物种群的动态特征,是种群内部各个特征的综合表现^[25]。天然林中,山蜡梅种群的死亡率曲线和消失率曲线具有相近的变化趋势,均在II级(1.5 cm $<$ BD ≤ 2.0 cm)出现次峰值,在VI级(3.5 cm $<$ BD ≤ 4.0 cm)出现最大峰值,推测可能是因为天然林中的山蜡梅在幼龄期受密度效应或其他竞争等影响形成自疏现象,而在老龄期则因自然生理衰退原因而减少。然而,在干扰林中,山蜡梅种群的死亡率和消失率在I级(BD ≤ 1.5 cm)至IV级均为负值,这很可能是由干扰林中山蜡梅幼苗缺失或数量过少所致,在一定程度上佐证了人为干扰后山蜡梅种群的生长状况相对较差。本研究还发现,干扰林中山蜡梅种群I级和II级的生存期望明显高于其他径级,说明适当减少山蜡梅幼苗数量有助于降低其幼苗的种间竞争,提高山蜡梅种群由低龄级向高龄级补充的效率,解除密度制约效应导致的幼苗、幼树自疏现象^[39,40],从而提高山蜡梅个体的早期生存率。

研究发现,种子萌发并发育成幼苗阶段受阻是引起植物濒危的主要原因^[41]。山蜡梅种子数量较多且萌生性强,其生存林分的郁闭度为0.50~0.75,适宜山蜡梅幼苗实生苗或萌生苗的生长,由此推断山蜡梅种群数量减少与其自身的繁殖能力无关,主要是受外界干扰的影响。人为干扰后,乌溪江流域山蜡梅种群中的大径级个体增幅明显高于小径级个体,这可能是因为小径级个体的定植与生存动态对环境的响应更为敏感,而大径级个体受干扰后相对较难恢复,且山蜡梅的生命周期相对较短,伴随越来越多个体进入老龄阶段,该种群将面临衰退的风险。维持种群稳定的关键是为种子萌发、幼苗定居和生长创造适宜条件,

这也是种群成功更新的关键^[42],因此,应在山蜡梅种子萌发和幼苗生长期采取必要的人工抚育措施,提高幼苗成活率,这对于维持山蜡梅野生种群的稳定性具有重要作用。

3.3 乌溪江流域山蜡梅种群的保护管理策略

合适的干扰强度和频度可以改善森林生物多样性,调整林分结构,提升森林的整体功能。为促进目的树种抚育经营和野生山蜡梅种群保护工作协调发展,建议采取以下措施对乌溪江流域山蜡梅种群进行保护和管理:1)对山蜡梅种群实施原地保护,并适度疏伐与山蜡梅存在竞争的植物以及山蜡梅的丛生枝或病弱个体,为山蜡梅拓展生存空间,提高其幼苗和幼树的生存期望;2)采取人工播种或补植实生苗到干扰林中的方式补充干扰林中的山蜡梅幼苗和幼树,以维持种群的续存和稳定;3)以乌溪江流域山蜡梅野生种群为资源搜集对象,通过遗传多样性研究,选取核心种质,建立山蜡梅近地种质资源保存库,同时,采取人工培育苗木和促进结实等方法,人为扩大乌溪江流域山蜡梅种群的分布范围。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第三十卷第二分册[M]. 北京: 科学出版社, 1979: 9-10.
- [2] 明 军, 明刘斌. 蜡梅科植物种质资源研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(增刊): 128-135.
- [3] 胡文杰, 杨书斌. 山蜡梅化学成分及其药用研究进展[J]. 江西林业科技, 2008(6): 60-62.
- [4] 张晓芹, 蓝 艳, 黄晓燕, 等. 基于科学知识图谱的山蜡梅研究热点及发展趋势分析[J]. 中国医药导报, 2018, 15(15): 139-142.
- [5] 王 建, 汪涛涌, 俞 群, 等. 赣东北山蜡梅野生资源分布与保护对策[J]. 农家参谋, 2020(35): 45-47.
- [6] 江 洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 8-26.
- [7] 胡尔查, 王晓江, 张文军, 等. 乌拉山自然保护区白桦种群的年龄结构和点格局分析[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2867-2876.
- [8] 马丹丹, 库伟鹏, 夏国华, 等. 珍稀濒危植物堇叶紫金牛种群结构及动态分析[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(3): 159-164.
- [9] NUNES Y R F, PETREIRE M, Jr. Structure and dynamics of a *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae) population in a fragment of Atlantic Forest in Minas Gerais, Brazil[J]. *Rodriguésia*, 2012, 63(2): 257-267.
- [10] CHHETRI P K, BISTA R, CAIRNS D M. Population structure and dynamics of *Abies spectabilis* at treeline ecotone of Barun Valley, Makalu Barun National Park, Nepal[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(4): 269-274.
- [11] 池 翔, 郑维列, 郭其强, 等. 藏柏种群年龄结构数量动态分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(12): 114-119.
- [12] 邱如文, 喻勋林, 蓝 肖. 湖南双牌县打鼓坪林场亮叶蜡梅群落研究[J]. 广西林业科学, 2008, 37(1): 8-12.
- [13] 孙延军, 张 冰, 林石狮, 等. 江西三清山优势种群钩锥-山蜡梅群落研究[J]. 广西植物, 2011, 31(1): 70-74.
- [14] 宋于洋, 楚光明, 胡晓静. 古尔班通古特沙漠梭梭种群径级与龄级关系的研究[J]. 西北植物学报, 2011, 31(4): 808-814.
- [15] 解婷婷, 苏培玺, 周紫鹃, 等. 荒漠绿洲过渡带沙拐枣种群结构及动态特征[J]. 生态学报, 2014, 34(15): 4272-4279.
- [16] 谭菊荣, 袁位高, 李婷婷, 等. 极小种群野生植物细果秤锤树种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2022, 42(9): 3678-3687.
- [17] 杨泉光, 柴胜丰, 吴儒华, 等. 濒危植物东兴金花茶伴生群落及其种群结构特征[J]. 广西林业科学, 2020, 49(4): 492-497.
- [18] 徐文兵, 赵 敏, 瓦勒塔, 等. 青藏高原东北缘3种灌木数量性状、龄级结构及自疏特征[J]. 草业科学, 2019, 36(5): 1207-1214.
- [19] 张 婕, 上官铁梁, 段毅豪, 等. 灵空山辽东栎种群年龄结构与动态[J]. 应用生态学报, 2014, 25(11): 3125-3130.
- [20] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 1998, 18(2): 214-217.
- [21] 张志祥, 刘 鹏, 蔡妙珍, 等. 九龙山珍稀濒危植物南方铁杉种群数量动态[J]. 植物生态学报, 2008, 32(5): 1146-1156.
- [22] 杨凤祥, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用[J]. 生态学报, 1991, 11(2): 153-158.
- [23] 田慧霞. 山西云丘山膀胱果种群动态与群落特征[D]. 临汾: 山西师范大学生命科学学院, 2016: 21-24.
- [24] 刘忠权, 董合干, 梁巧玲, 等. 孑遗植物新疆野苹果种群生命表与生存分析[J]. 干旱区资源与环境, 2016, 30(10): 98-103.
- [25] 舒 琪, 胡 璇, 徐瑞晶, 等. 海南岛甘什岭青梅种群结构与动态[J]. 林业科学, 2020, 56(5): 160-167.
- [26] 洪 伟, 王新功, 吴承祯, 等. 濒危植物南方红豆杉种群生命表及谱分析[J]. 应用生态学报, 2004, 15(6): 1109-1112.
- [27] 张文辉, 王延平, 康永祥, 等. 濒危植物太白红杉种群年龄结构及其时间序列预测分析[J]. 生物多样性, 2004, 12(3): 361-369.
- [28] 卢 杰, 郭其强, 郑维列, 等. 藏东南高山松种群结构及动态特征[J]. 林业科学, 2013, 49(8): 154-160.
- [29] 吴其超, 臧凤岐, 李呈呈, 等. 濒危树种五莲杨种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2021, 41(12): 5016-5025.
- [30] BUDRONI M A, FARRIS E, ZIRULIA A, et al. Evidence for age-structured depensation effect in fragmented plant populations: the case of the Mediterranean endemic *Anchusa sardoa* (Boraginaceae) [J]. *Ecological Complexity*, 2014, 20: 142-150.
- [31] 曹 菁, 杨同辉, 章建红, 等. 浙江天童冬青属植物的种群结构及更新类型[J]. 浙江农林大学学报, 2015, 32(1): 76-83.
- [32] SVENSSON J S, JEGLUM J K. Structure and dynamics of an

- undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline [J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 151: 67-79.
- [33] MCEVOY P M, MCADAM J H, MOSQUERA-LOSADA M R, et al. Tree regeneration and sapling damage of pedunculate oak *Quercus robur* in a grazed forest in Galicia, NW Spain: a comparison of continuous and rotational grazing systems [J]. *Agroforestry System*, 2006, 66(2): 85-92.
- [34] 李辛雷, 孙振元, 李纪元, 等. 濒危植物杜鹃红山茶种群结构和动态变化[J]. *植物资源与环境学报*, 2018, 27(2): 17-23.
- [35] 曾庆昌, 缪绅裕, 唐志信, 等. 广东连州田心梅树冲伯乐树种群及其生境特征[J]. *西部林业科学*, 2014, 43(5): 68-75.
- [36] 吴富勤. 极小种群野生植物大树杜鹃的保护生物学研究[D]. 昆明: 云南大学生命科学学院, 2015: 87-91.
- [37] 许恒, 刘艳红. 极小种群樟叶槭种群结构及动态特征[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, 43(2): 47-54.
- [38] 杨彪, 张全建, 龚旭, 等. 雅砻江冬麻豆 (*Salweenia bouffordiana*) 种群结构与动态特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(4): 1184-1194.
- [39] COMITA L S, HUBBELL S P. Local neighborhood and species' shade tolerance influence survival in a diverse seedling bank [J]. *Ecology*, 2009, 90(2): 328-334.
- [40] 林建勇, 李娟, 李俊福, 等. 采集干扰对闽楠种群结构和数量的动态影响[J]. *森林与环境学报*, 2020, 40(4): 377-385.
- [41] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析[J]. *生态学报*, 2002, 22(9): 1512-1520.
- [42] 韩文娟, 袁晓青, 张文辉. 油松人工林林窗对幼苗天然更新影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 2940-2948.
- (责任编辑: 佟金凤)

(上接第62页 Continued from page 62)

- [36] JIANG T, ZHANG M, WEN C, et al. Integrated metabolomic and transcriptomic analysis of the anthocyanin regulatory networks in *Salvia miltiorrhiza* Bge. flowers [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20: 349.
- [37] 李文彬, 刘义飞, 彭明. '红阳'猕猴桃中花青素转录调控因子 *AdGL3* 的克隆及表达分析[J]. *热带作物学报*, 2014, 35(9): 1741-1746.
- [38] 李崇晖, 杨光穗, 张志群, 等. 红掌 R2R3-MYB 转录因子基因 *AaMYB6* 调控花青素苷合成[J]. *园艺学报*, 2021, 48(10): 1859-1872.
- [39] 赵嫚, 陈仕勇, 李亚萍, 等. 外源 GABA 对盐胁迫下金花菜种子萌发及幼苗抗氧化能力的影响[J]. *江苏农业学报*, 2021, 37(2): 310-316.
- [40] WANG C, CHEN S, DONG Y, et al. Chloroplastic Os3BGlu6 contributes significantly to cellular ABA pools and impacts drought tolerance and photosynthesis in rice [J]. *New Phytologist*, 2020, 226: 1042-1054.
- [41] EDEL K H, KUDLA J. Integration of calcium and ABA signaling [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 83-91.
- [42] WANG Z, WANG F X, HONG Y C, et al. The flowering repressor SVP confers drought resistance in *Arabidopsis* by regulating abscisic acid catabolism [J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(9): 1184-1197.
- [43] ZHANG H, ZHU J, GONG Z, et al. Abiotic stress responses in plants [J]. *Nature Reviews Genetics*, 2022, 23(2): 104-119.
- [44] WANG Z, REN Z, CHENG C, et al. Counteraction of ABA-mediated inhibition of seed germination and seedling establishment by ABA signaling terminator in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(9): 1284-1297.
- (责任编辑: 佟金凤)