

# 极小种群野生植物峨眉含笑种群结构与数量动态

肖书礼, 付梦媛, 杨科, 陈小红\*

(四川农业大学 林学院, 成都 611130)

**摘要:** 该研究以极小种群野生植物——峨眉含笑(*Michelia wilsonii*)为对象, 采用样地调查法对雅安市周公山峨眉含笑野生种群进行群落调查, 依据空间代替时间理论及匀滑技术, 将种群动态变化情况量化, 编制种群静态生命表, 绘制存活曲线、死亡率曲线、消失率曲线和生存函数曲线分析其年龄结构现状, 并用时间序列预测模型对其未来的数量动态进行预测, 以揭示峨眉含笑的生存潜力和濒危机制, 为该种群的恢复与重建提供依据。结果表明: (1) 研究区内峨眉含笑种群的数量变化动态指数  $V_{pi}$  和  $V_{pi}'$  均大于 0, 年龄结构呈倒 J 型, 存活曲线趋于 Deevey- II 型, 种群结构属于增长型, 但种群的演替过程存在波动性, 幼苗的数量丰富但向幼树的发展受阻, 幼树向中、壮树阶段的补充也有所减少, 种群存在衰退风险。(2) 峨眉含笑野生种群的死亡率和消失率均在第 I 龄级、第 VII ~ VIII 龄级和第 X 龄级出现高峰, 而在第 II ~ VI 龄级阶段比较稳定。(3) 随龄级增加, 峨眉含笑种群的生存率持续下降, 累积死亡率持续上升, 危险率在第 I 龄级时最高(1.308), 死亡密度在第 VII ~ VIII 龄级降至最低, 在整个龄级阶段中对应龄级的危险率均高于生存率, 种群存在断代衰退的风险。(4) 时间序列预测分析表明, 经历未来 2、4、6、8 个龄级时间后, 中、壮树阶段个体数量有减少的趋势。研究认为, 峨眉含笑野生种群具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点。

**关键词:** 峨眉含笑; 种群结构; 种群数量动态; 静态生命表; 生存分析

**中图分类号:** Q948.15<sup>+</sup>4      **文献标志码:** A

## Population Structure and Quantitative Dynamics of an Extremely Small Population, *Michelia wilsonii*

XIAO Shuli, FU Mengyuan, YANG Ke, CHEN Xiaohong\*

(College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

**Abstract:** The study focused on the extremely small population of wild plants——*Michelia wilsonii*. The plot investigation method was used to investigate the community of the wild population of *M. wilsonii* in Zhougong Mountain, Ya'an City. According to the theory of space replacement time and smooth out method, we compiled the static life table and plotted the survival curve, mortality curve, disappearance rate curve and survival function curve to analyze its current population structure. The forecasting model of time sequence analysis were used to predict its future quantitative dynamics. in order to reveal the survival potential and endangered mechanism, provide a basis for the restoration and reconstruction of the population. The results showed that: (1) at the study area, the age structure dynamic index  $V_{pi}$  and  $V_{pi}'$  both are greater than 0. The age structure of *M. wilsonii* population showed an inverted J-shaped, survival curve tends to Deevey- II type, which showed that the *M. wilsonii* population was the growing type, but the popula-

收稿日期: 2019-04-16; 修改稿收到日期: 2019-07-03

基金项目: 国家林草局珍稀濒危物种野外救护与繁育项目(003Z2400)

作者简介: 肖书礼(1995-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态方面的研究。E-mail: xiaoshuli19951126@outlook.com

\* 通信作者: 陈小红, 副教授, 硕士生导师, 主要从事植物生理生态方面的研究。E-mail: xiaohong\_chen@sicau.edu.cn

tion structure also has volatility. The number of seedlings is abundant, the development of saplings is hindered, the supplement of saplings to the middle and strong trees was reduced, which means there was a risk of decline. (2) The trends of mortality, disappearance rate of the *M. wilsonii* wild population were similar, they all peaked at age class I, VII—VIII and X, and more stable at age class II—VI. (3) With the increase of the age class, the survival rate of the *M. wilsonii* population continue to fall, the cumulative mortality continue to rise. The highest hazard rate was showed in the first I age class, reached 1.308, in the VII—VIII age class, death density lowered to a minimum, and in the stage of the whole age class corresponding to the hazard rate are higher than the survival rate, the population was at risk of decline. (4) The forecasting model of time sequence analysis indicated that after 2, 4, 6, 8 years of age class in the future, there is a decreasing trend in the number of individuals in the middle and strong tree stage. Based on this study, the *M. wilsonii* wild population had the characteristics of sharp reduction in the early age period, stable in the middle age period and decline in the late age period.

**Key words:** *Michelia wilsonii*; population structure; population quantitative dynamics; static life table; survival analysis

极小种群野生植物 (plant species with extremely small populations, PSESP) 是指分布地域狭窄或呈间断分布, 长期受到外界因素胁迫干扰, 呈现出种群退化和数量持续减少, 种群及个体数量都极少, 已经低于稳定存活界限的最小可存活种群, 而且随时濒临灭绝的野生植物种类<sup>[1]</sup>。极小种群植物的拯救保护强调对种群数量、规模、结构特征和动态变化的监控与管理, 以期实现天然种群保护、人工种群重建和种质资源保存的目标<sup>[2]</sup>。因此, 研究极小种群野生植物的种群结构与数量动态特征, 认识种群的生存现状及发展动态, 揭示种群生态特性、生存潜力和濒危机制, 提出种群恢复与重建策略显得尤为重要<sup>[3-4]</sup>。

生命表、存活曲线、生存分析和时间序列分析是研究植物种群结构与数量动态的重要手段, 不仅可以揭示种群的生存现状和更新策略, 还可以预测未来的种群数量动态和演变趋势<sup>[5-6]</sup>。编制静态生命表, 绘制存活曲线, 得出存活率、死亡率、消失率等参数, 引入生存分析函数, 计算生存函数估计值, 可以将抽象的种群结构量化, 直观地反映种群内不同龄级个体数量的分布和配置状况, 揭示种群生存现状。时间序列分析可以反映种群受干扰情况, 预测种群未来的年龄结构和动态发展趋势<sup>[7]</sup>。目前已有学者对海南风吹楠 (*Horsfieldia hainanensis*)<sup>[8]</sup>、对开蕨 (*Phyllitis scolopendrium*)<sup>[9]</sup>、梓叶槭 (*Acer catalpiifolium*)<sup>[10]</sup>、黄梅秤锤树 (*Sinojackia huangmeiensis*)<sup>[11]</sup> 等极小种群野生植物开展了种群结构与动态的研究, 认为极小种群野生植物普遍存在适宜生境被破坏, 部分龄级数量缺失, 种群自然更新困难等问题, 很好地阐述了极小种群植物的濒危原因,

并提出了合理的保护措施。但前人研究多针对的是人为干扰相对较小、分布范围极为狭窄的原生种群, 而对受人为活动影响较大, 分布零星, 残存成片的孤立次生林开展的种群结构与数量动态研究却不多见。

峨眉含笑 (*Michelia wilsonii*) 为木兰科 (Magnoliaceae) 含笑属 (*Michelia*) 的常绿乔木, 是中国 120 种极小种群野生植物之一<sup>[2]</sup>, 其天然分布范围十分狭窄, 通常零星分布于四川盆地低山丘陵区常绿阔叶林中<sup>[12]</sup>, 在全国第二次重点保护野生植物调查过程中, 在雅安周公山发现一处残存成片的野生种群, 实属罕见。在这成片集中分布的峨眉含笑种群中, 虽然林相保存较完好, 但其周围的原生常绿落叶阔叶林植被已被砍伐殆尽, 被茶园和坡耕地包围, 其生境严重孤立面临灭绝风险。本研究选择以峨眉含笑为优势树种的野生群落为研究对象, 建立 0.48 hm<sup>2</sup> 的固定样地, 调查样地内所有单株的生长状况, 系统性地测算种群结构相关参数, 分析现有种群的结构特征, 以期能揭示该峨眉含笑种群当前的生存状况并预测其未来的发展趋势, 探讨其濒危原因并提出种群恢复与重建对策, 为峨眉含笑野生种群的就地保护与野外回归提供参考。

## 1 研究区概况

峨眉含笑野生种群位于雅安市雨城区周公山北侧山坡中上部 (103°2'40"~103°3'7"E, 29°57'55"~29°58'18"N), 海拔 900~1 100 m, 群落总面积约 14.8 hm<sup>2</sup>。该区属于亚热带湿润性季风气候, 年平均气温 16.2 °C, 7 月平均气温 25.3 °C, 1 月平均气温 6.1 °C, 年平均降水量 1 774.3 mm, 年平均蒸发

量 1 011.2 mm,年平均相对湿度 79%,年平均日照时数 1 039.6 h,年平均无霜期 304 d;土壤类型为山地黄壤,pH 值 4.5~6.0,土层厚度 40~60 cm<sup>[13]</sup>。峨眉含笑为该群落的乔木层优势树种,伴生有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、华中樱桃(*Cerasus conradinae*)、栗(*Castanea mollissima*)、日本杜英(*Elaeocarpus japonicus*)、刺楸(*Kalopanax septemlobus*)、灯台(*Bothrocaryum controversum*)、南酸枣(*Choerospondias axillaris*)等乔木树种,林分郁闭度为 0.8~0.9;林下主要有水竹(*Phyllostachys heteroclada*)、姬蕨(*Hypolepis punctata*)及一些禾草等植物,盖度达 80%以上。林内穿插有道路,但未见明显的砍伐破坏痕迹。

## 2 研究方法

### 2.1 样地设置及野外调查

在对峨眉含笑野生群落全面踏查的基础上,建立面积为 0.48 hm<sup>2</sup> 的固定监测样地,用全站仪将样地划分为 12 个 20 m×20 m 的连续样方,记录样方内所有胸径(DBH)≥2.5 cm 的峨眉含笑个体的胸径、树高、冠幅和位置坐标等,并挂牌标记以便进行长期观测。胸径<2.5 cm 或高度≤1.3 m 的幼树,地径(D)<1.0 cm 或高度<50 cm 的幼苗,记录其地径、高度和株数。每个样方的四角均用水泥桩固定,记录各样方的经纬度、海拔、坡度、坡向、土壤类型、郁闭度等生境指标。固定监测样地位于研究区中心,海拔 1 035 m,坡度 21°,坡向为南坡,土壤类型为山地黄壤。

### 2.2 年龄结构划分

采用空间代替时间方法<sup>[14]</sup>,以立木径级结构代替龄级结构分析峨眉含笑的种群动态。参考长蕊木兰(*Alcimandra cathcartii*)年龄结构的划分方法<sup>[15]</sup>,结合峨眉含笑的生长特点,将峨眉含笑根据胸(地)径大小划分为 11 个径级,第 I 径级为幼苗(D≤1 cm),第 II 径级为幼树(1<D≤2.5 cm),第 III 径级为小树(2.5<DBH≤7.5 cm),此后每隔 5 cm 为一级,以此类推,DBH>42.5 cm 为第 XI 径级。第 IV、V、VI 龄级划分为中树,第 VII、VIII、IX 龄级为壮树,第 X、XI 龄级为老树。将树木径级增长顺序看作时间顺序,径级与龄级一一对应,根据实测胸(地)径统计各龄级个体株数,以对应龄级为横坐标,株数为纵坐标绘制龄级分布图。

### 2.3 种群年龄结构动态分析

参考陈晓德<sup>[16]</sup>推导的植物种群结构动态量化

分析方法,引入种群内相邻两龄级间个体数量的变化动态  $V_n$ 、忽略外部干扰时整个种群的数量变化动态  $V_{pi}$  和修正各龄级个体数  $S_n$  和年龄级数量  $k$  产生的外部干扰的种群数量变化动态  $V_{pi}'$  来分析峨眉含笑的种群年龄结构动态。计算公式如下:

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

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

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

式中  $S_n$ 、 $S_{n+1}$  分别代表第  $n$ 、 $n+1$  龄级的个体数量; $k$  指最大年龄级; $V_n$ 、 $V_{pi}$ 、 $V_{pi}'$  值为正、负、0 时分别反映种群个体数量呈增长、衰退和稳定的动态关系。

### 2.4 静态生命表编制

根据种群静态生命表编制的原理与方法<sup>[17]</sup>,参照解婷婷<sup>[18]</sup>的计算方法,在统计种群各径级个体数的基础上,编制峨眉含笑种群静态生命表。由于本研究调查的是野生种群,为防止编制中可能出现死亡率为负的情况,本文参考江洪<sup>[19]</sup>的方法对数据进行分段匀滑处理。

$$l_x = \frac{a_x}{a_0} \times 1\,000 \quad (4)$$

$$d_x = l_x - l_{x+1} \quad (5)$$

$$q_x = \frac{d_x}{l_x} \times 100\% \quad (6)$$

$$L_x = \frac{(l_x + l_{x+1})}{2} \quad (7)$$

$$T_x = \sum_x^{\infty} L_x \quad (8)$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (9)$$

$$K_x = \frac{\ln l_x}{\ln l_{x+1}} \quad (10)$$

$$S_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} \quad (11)$$

式中  $a_x$  为  $x$  龄级内实际存活个体数; $a_x^*$  为  $x$  匀滑修正后存活数; $l_x$  为标准化后的存活数(以 1 000 为基准); $\ln l_x$  为  $l_x$  的自然对数; $d_x$  为从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内标准化死亡个体数; $q_x$  为从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内的死亡率; $L_x$  为从  $x$  到  $x+1$  龄

级间隔期内还存活的个体数;  $T_x$  为从  $x$  龄级到超过  $x$  龄级的个体总数;  $e_x$  为进入  $x$  龄级个体的生命期望;  $K_x$  为消失率;  $S_x$  为存活率。

## 2.5 存活曲线绘制

存活曲线是借助于存活个体数量来描述特定年龄死亡率,反映种群个体在各年龄段存活状况的曲线。本研究中以标准化存活数的自然对数值  $\ln L_x$  为纵坐标,径级对应龄级为横坐标绘制峨眉含笑种群的存活曲线。根据 Deevey 提出的存活曲线划分理论<sup>[20]</sup>,并参考 Hett 和 Loucks 的检验方法<sup>[21]</sup>,运用指数函数模型  $N_x = n_0 e^{-bx}$  和幂函数模型  $N_x = N_0 x^{-b}$  对存活曲线的类型进行拟合检验。

## 2.6 生存分析方法

引入生存率函数  $S_{(i)}$ 、累积死亡率函数  $F_{(i)}$ 、死亡密度函数  $f_{(i)}$  和危险率函数  $\lambda_{(i)}$  对峨眉含笑的种群动态及生存规律进行分析,参考李玲<sup>[22]</sup>的计算方法。计算各生存函数估计值,以径级对应龄级为横坐标,生存函数估计值为纵坐标,绘制生存率曲线、累积死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3, \dots \times S_i \quad (12)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (13)$$

$$f_{(i)} = \frac{(S_{(i-1)} - S_i)}{h_i} \quad (14)$$

$$\lambda_{(i)} = \frac{2(1 - S_i)}{h_i(1 + S_i)} \quad (15)$$

式中  $S_i$  为存活率,  $h_i$  为龄级宽度。

## 2.7 时间序列预测

时间序列分析在濒危植物种群动态预测方面具有较高的准确性和可靠性<sup>[23]</sup>,本研究采用的一次移动平均法对峨眉含笑种群经历 2、4、6、8 个龄级时间后的种群数量动态进行预测<sup>[24]</sup>。计算公式如下:

$$M_t^{(l)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (16)$$

式中,  $n$  表示需要预测的时间(本文中为龄级), (1)表示 1 次移动平均,  $t$  表示龄级,  $X_k$  表示  $k$  龄级内的个体数量,  $M_t^{(l)}$  表示经过  $n$  龄级后到达  $t$  龄级种群的个体数量。

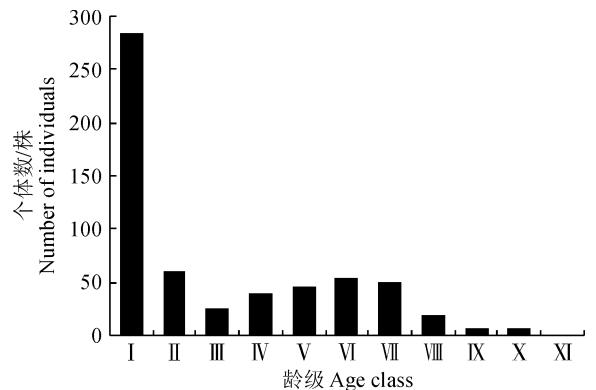
# 3 结果与分析

## 3.1 峨眉含笑种群年龄结构及数量动态特征

该峨眉含笑种群共有个体 586 株,胸径最大为 43 cm,树高 17.5 m,最小幼苗地径 0.6 cm,苗高 0.2 m。从图 1 可以看出,各龄级个体数量分布近似为倒 J 型,幼苗的数量最多,为 282 株,占总数的

48.1%,表明峨眉含笑种子萌发情况良好,大量幼苗构成了种群繁衍扩大的重要储备;幼树 59 株,数量远低于幼苗,仅占总数的 10.1%;小树 26 株,占总数的 4.4%;中树阶段各龄级的数量差异不大,此阶段个体数为 138 株,占总数的 23.5%;壮树阶段个体数为 74 株,占总数的 12.6%;老树阶段个体数量较少,为 7 株,占总数的 1.2%。以上分析表明,该峨眉含笑种群的幼龄个体数量充足,年龄结构完整,有较大的增长潜力。但在幼苗向幼树发展的过程中,个体数量急剧减少,锐减了 79.08%,这一阶段受到环境筛的限制导致个体转化率极低。随着时间推移和树木继续生长,中壮树逐渐衰老死亡,但幼树数量不足导致无法对其及时更新补充,可能导致种群出现衰退趋势。

相邻龄级间的数量动态指数  $V_n$  随着龄级的增加呈现较大波动,正、负和 0 值均有出现(表 1)。 $V_1$  值大于 0 且为除老树阶段外的最大值,这表明峨眉含笑幼苗数量充足; $V_3 - V_5$  值小于 0,说明在第 II 龄级向第 V 龄级发展时种群受到明显阻碍,处在幼、小、中树阶段的龄级个体数量偏低。忽略外部干扰



I ~ XI. 种群年龄结构(D. 地径; DBH. 胸径): I. 幼苗,  $D \leq 1$  cm; II. 幼树,  $1 < D \leq 2.5$  cm; III. 小树,  $2.5 < DBH \leq 7.5$  cm; IV. 中树,  $7.5 < DBH \leq 12.5$  cm; V. 中树,  $12.5 < DBH \leq 17.5$  cm; VI. 中树,  $17.5 < DBH \leq 22.5$  cm; VII. 壮树,  $22.5 < DBH \leq 27.5$  cm; VIII. 壮树,  $27.5 < DBH \leq 32.5$  cm; IX. 壮树,  $32.5 < DBH \leq 37.5$  cm; X. 老树,  $37.5 < DBH \leq 42.5$  cm; XI. 老树,  $DBH > 42.5$  cm。下同

图 1 峨眉含笑种群年龄结构

I ~ XI. Population age structure (D. Ground diameter; DBH. Diameter at breast height): I. Seedling,  $D \leq 1$  cm; II. Sapling,  $1 < D \leq 2.5$  cm; III. Small tree,  $2.5 < DBH \leq 7.5$  cm; IV. Middle tree,  $7.5 < DBH \leq 12.5$  cm; V. Middle tree,  $12.5 < DBH \leq 17.5$  cm; VI. Middle tree,  $17.5 < DBH \leq 22.5$  cm; VII. Strong tree,  $22.5 < DBH \leq 27.5$  cm; VIII. Strong tree,  $27.5 < DBH \leq 32.5$  cm; IX. Strong tree,  $32.5 < DBH \leq 37.5$  cm; X. Old tree,  $37.5 < DBH \leq 42.5$  cm;

XI. Old tree,  $DBH > 42.5$  cm. The same as blew

Fig. 1 Age structure of *M. wilsonii* population

表 1 峨眉含笑种群龄级结构动态变化指数

Table 1 Age structure dynamic index of *M. wilsonii* population

| 龄级 Age class | 径级范围 Diameter class range/cm | 种群动态指数级 Dynamic index | 动态指数值 $V_n$ Dynamic index value |
|--------------|------------------------------|-----------------------|---------------------------------|
| I            | $D \leq 1$                   | $V_1$                 | 0.790 8                         |
| II           | $1 < D \leq 2.5$             | $V_2$                 | 0.559 3                         |
| III          | $2.5 < DBH \leq 7.5$         | $V_3$                 | -0.350 0                        |
| IV           | $7.5 < DBH \leq 12.5$        | $V_4$                 | -0.111 1                        |
| V            | $12.5 < DBH \leq 17.5$       | $V_5$                 | -0.150 9                        |
| VI           | $17.5 < DBH \leq 22.5$       | $V_6$                 | 0.056 6                         |
| VII          | $22.5 < DBH \leq 27.5$       | $V_7$                 | 0.640 0                         |
| VIII         | $27.5 < DBH \leq 32.5$       | $V_8$                 | 0.666 7                         |
| IX           | $32.5 < DBH \leq 37.5$       | $V_9$                 | 0.000 0                         |
| X            | $37.5 < DBH \leq 42.5$       | $V_{10}$              | 0.833 3                         |
| XI           | $DBH > 42.5$                 | $V_{11}$              | 1.000 0                         |
|              |                              | $V_{pi}$              | 0.491 7                         |
|              |                              | $V_{pi}'$             | 0.044 7                         |

的种群年龄结构动态指数  $V_{pi}$  为 0.491 7, 而修正外部干扰后的种群年龄结构动态指数  $V_{pi}'$  为 0.044 7,  $V_{pi}'$  相比  $V_{pi}$  更趋近于 0, 这说明各龄级个体数和年龄级数量在很大程度上影响了种群年龄结构动态。虽然增长、衰退和稳定的动态变化交替出现, 但  $V_{pi}$  和  $V_{pi}'$  均大于 0, 说明该种群总体表现为增长型, 幼、小、中树阶段个体的缺乏可能会成为种群自然更新的阻碍。

### 3.2 峨眉含笑种群静态生命表与存活曲线

由峨眉含笑种群静态生命表(表 2)可以看出, 各龄级实际存活个体数  $a_x$  具有波动性, 总体表现为随着龄级增加存活个体数不断减少, 其中幼苗阶段个体数量最多。生命期望值  $e_x$  能够反映龄级内个体的期望寿命及其对环境适应能力的高低, 随着龄级增加,  $e_x$  出现先升高后降低的变化, 幼苗与壮、老树阶段的生命期望值低于幼、小、中树阶段, 拐点出现在幼树, 此时的生命期望值最大, 为 5.586, 这说明幼苗一旦长成幼树, 就可以拥有较高的生命期望值, 完成自然更新的可能性更高。

从图 2 可以看出, 存活曲线前期的斜率较大, 死亡率较高; 中期曲线较为平缓, 死亡率较稳定; 后期死亡率又升高。根据 Deevey 的理论可知该峨眉含笑种群的存活曲线显然不属于 I 型, 而介于 II 型和 III 型之间, 使用 Hett 和 Loucks 的数学模型对其进行检验得到:

Deevey-II 型存活曲线 ( $N_x = 8.3455e^{-0.113x}$ ,  $R^2 = 0.7068$ )。

Deevey-III 型存活曲线 ( $N_x = 8.3531e^{-0.427x}$ ,  $R^2 = 0.5086$ )。

前者的  $R^2$  (0.7608) 显著大于后者 (0.5086), 所以认为该峨眉含笑种群存活曲线更趋于 Deevey-II 型, 种群在各年龄阶段的死亡率基本相同。

随着龄级增加(图 3), 死亡率  $q_x$  和消失率  $K_x$  的变化趋势基本一致, 大致呈 U 型, 先急剧降低到最小值, 随后平稳发展, 最后升高到最大值。第 I 龄级幼苗阶段个体数锐减, 死亡率最高, 达到 0.791, 消失率为 1.565, 这个峰值出现的原因是幼苗到幼树阶段的断崖式衰减; 在第 II—VI 龄级死亡率和消失率均降至低谷, 都仅有 0.033, 这一阶段为峨眉含笑种群的平稳期; 在第 VII—VIII 龄级死亡率升高到 0.655, 消失率为 1.066, 这个高峰出现的原因是此阶段峨眉含笑个体逐渐进入乔木层, 在演替发育过程中面临较大的生存竞争, 同群落内乔木层的生态位重叠不断加大, 林分内的资源无法满足其生长需要; 在第 X 龄级死亡率继续升高到 0.810, 消失率为 1.658, 都达到最高值, 说明此时峨眉含笑已逐渐进入衰退期, 自然稀疏导致个体数量不断减少。峨眉含笑种群的死亡率、消失率曲线与存活曲线相呼应, 都反映出峨眉含笑种群的生存现状, 具有前期(第 I 龄级)锐减、中期(第 II—VI 龄级)稳定、后期(第 VII—XI 龄级)衰退的特点。

### 3.3 峨眉含笑种群生存分析

峨眉含笑种群的 4 个生存函数估计值见表 3, 生存率随龄级增加持续下降, 累积死亡率则持续上

表 2 峨眉含笑种群静态生命表

Table 2 Static life table of *M. wilsonii* population

| 龄级<br>Age class | 径级范围<br>Diameter class range/cm | $a_x$ | $a_x^*$ | $l_x$ | $\ln l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $T_x$ | $e_x$ | $K_x$ |
|-----------------|---------------------------------|-------|---------|-------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| I               | $D \leq 1$                      | 282   | 282     | 1000  | 6.908     | 791   | 0.791 | 605   | 1772  | 1.772 | 1.565 |
| II              | $1 < D \leq 2.5$                | 59    | 59      | 209   | 5.342     | 7     | 0.033 | 206   | 1168  | 5.586 | 0.034 |
| III             | $2.5 < DBH \leq 7.5$            | 26    | 57      | 202   | 5.308     | 7     | 0.035 | 199   | 962   | 4.762 | 0.035 |
| IV              | $7.5 < DBH \leq 12.5$           | 40    | 55      | 195   | 5.273     | 4     | 0.021 | 193   | 764   | 3.915 | 0.021 |
| V               | $12.5 < DBH \leq 17.5$          | 45    | 54      | 191   | 5.252     | 3     | 0.016 | 190   | 571   | 2.987 | 0.016 |
| VI              | $17.5 < DBH \leq 22.5$          | 53    | 53      | 188   | 5.236     | 11    | 0.059 | 183   | 381   | 2.027 | 0.060 |
| VII             | $22.5 < DBH \leq 27.5$          | 50    | 50      | 177   | 5.176     | 113   | 0.638 | 121   | 199   | 1.121 | 1.017 |
| VIII            | $27.5 < DBH \leq 32.5$          | 18    | 18      | 64    | 4.159     | 43    | 0.672 | 43    | 78    | 1.219 | 1.114 |
| IX              | $32.5 < DBH \leq 37.5$          | 6     | 6       | 21    | 3.045     | 0     | 0.000 | 21    | 36    | 1.690 | 0.000 |
| X               | $37.5 < DBH \leq 42.5$          | 6     | 6       | 21    | 3.045     | 17    | 0.810 | 13    | 15    | 0.690 | 1.658 |
| XI              | $DBH > 42.5$                    | 1     | 1       | 4     | 1.386     | —     | —     | 2     | 2     | 0.500 | —     |

注： $a_x$ ， $x$  龄级内实际存活个体数； $a_x^*$ ， $a_x$  匀滑修正后存活数； $l_x$ ，标准化后的存活数(以 1000 为基准)； $\ln l_x$ ， $l_x$  的自然对数； $d_x$ ，从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内标准化死亡个体数； $q_x$ ，从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内的死亡率； $L_x$ ，从  $x$  到  $x+1$  龄级间隔期内还存活的个体数； $T_x$ ，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； $K_x$ ，消失率。破折号(—)表示由于 XI 为最后一个龄级而无法计算的数据

Note:  $a_x$ ，Individual number of age class;  $a_x^*$ ，The revised data of  $a_x$ ;  $l_x$ ，Standard survival individuals number (base on 1 000);  $\ln l_x$ ，The natural logarithm of  $l_x$ ;  $d_x$ ，The standardized number of death individuals from age class  $x$  to  $x+1$ ;  $q_x$ ，Mortality from age class  $x$  to  $x+1$ ;  $L_x$ ，The number of surviving individuals from age class  $x$  to  $x+1$ ;  $T_x$ ，The total individual number of age class  $x$  and age classes older than  $x$ ;  $e_x$ ，Life expectancy of individuals in the age class  $x$ ;  $K_x$ ，Disappearance rate. Dashes (—) represent the incalculable data because XI is the last age class

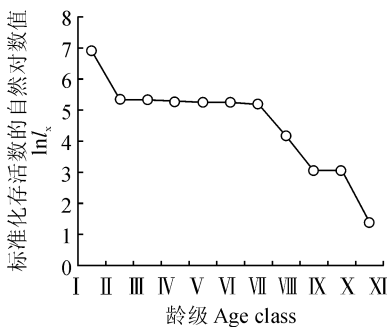


图 2 峨眉含笑种群存活曲线

Fig. 2 Survival curve of *M. wilsonii* population

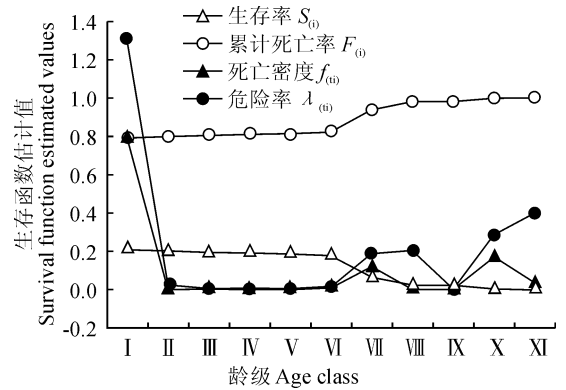


图 4 峨眉含笑种群生存函数曲线

Fig. 4 Survival function curves of *M. wilsonii* population

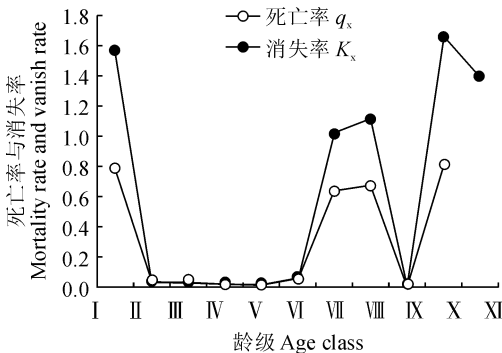


图 3 峨眉含笑种群死亡率和消失率曲线

Fig. 3 Mortality rate ( $q_x$ ) and vanish rate ( $K_x$ ) value curves of *M. wilsonii* population

升,二者互补(图 4)。

生存率曲线和累积死亡率曲线的变化幅度都在第 I 龄级最大,生存率从 1 骤降至 0.209,累积死亡率从 0 升高至 0.791,这也反映出峨眉含笑幼苗高死亡率的现象;在第 II—IX 龄级生存率曲线和累积死亡率曲线的变化幅度都较为平缓,到第 X 龄级后,种群的生存率 < 1%,累积死亡率 > 99%,说明种群在此龄级之后逐渐进入生理衰老期,表现出衰退特征。

种群的死亡密度和危险率曲线的趋势相似,在第 I 龄级危险率最高,达到 1.308,幼苗生长成幼树

受到明显限制;死亡密度在第Ⅷ、Ⅸ龄级发生波动,降至0,说明此龄级的个体全部存活进入下一龄级,这可能是由于此阶段的峨眉含笑已在竞争中取得优势导致的;在第Ⅹ-Ⅺ龄级随着种群进入生理衰老期,死亡密度和危险率的趋势出现差异,这可能是由于峨眉含笑老树阶段个体总数少,导致种群的死亡密度降低而危险率依然升高。总体来看,危险率均高于对应龄级的生存率,说明种群存在断代衰退的风险。4个生存函数结合来看,与静态生命表、存活曲线的分析结果一致,都体现出该峨眉含笑种群具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点。

### 3.4 峨眉含笑种群时间序列预测

根据峨眉含笑种群各龄级统计数据,通过一次移动平均法预测各径级在未来2、4、6、8个径级后的数量变化。结果(表4)显示:在经过2龄级时间以后,Ⅳ龄级个体数由40减少到33,Ⅴ龄级由45减少至43,Ⅵ龄级由53减少到49;经过4龄级时间后,Ⅴ龄级由45减少至43,Ⅵ龄级由49减少至41,Ⅶ龄级由52减少至47;经过6龄级时间后,Ⅶ龄级由47减少至46;经过8龄级时间后,个体数未出现减少的情况。而经过其他龄级时间的各龄级个体数量则呈增加趋势,且经历的时间越久,龄级越高,个

表3 峨眉含笑种群4个生存函数估计值

Table 3 Estimated values of four survival functions of *M. wilsonii* population

| 龄级<br>Age class | 径级范围<br>Diameter class range/cm | 生存率<br>$S_{(t)}$ | 累积死亡率<br>$F_{(t)}$ | 死亡密度<br>$f_{(t)}$ | 危险率<br>$\lambda_{(t)}$ |
|-----------------|---------------------------------|------------------|--------------------|-------------------|------------------------|
| I               | $D \leq 1$                      | 0.209            | 0.791              | 0.790 8           | 1.308                  |
| II              | $1 < D \leq 2.5$                | 0.202            | 0.798              | 0.000 0           | 0.023                  |
| III             | $2.5 < DBH \leq 7.5$            | 0.195            | 0.805              | 0.000 2           | 0.007                  |
| IV              | $7.5 < DBH \leq 12.5$           | 0.191            | 0.809              | 0.000 0           | 0.004                  |
| V               | $12.5 < DBH \leq 17.5$          | 0.188            | 0.812              | 0.000 1           | 0.004                  |
| VI              | $17.5 < DBH \leq 22.5$          | 0.177            | 0.823              | 0.007 6           | 0.012                  |
| VII             | $22.5 < DBH \leq 27.5$          | 0.064            | 0.936              | 0.116 7           | 0.188                  |
| VIII            | $27.5 < DBH \leq 32.5$          | 0.021            | 0.979              | 0.005 3           | 0.200                  |
| IX              | $32.5 < DBH \leq 37.5$          | 0.021            | 0.979              | 0.000 0           | 0.000                  |
| X               | $37.5 < DBH \leq 42.5$          | 0.004            | 0.996              | 0.166 7           | 0.286                  |
| XI              | $DBH > 42.5$                    | 0.000            | 1.000              | 0.033 3           | 0.400                  |

表4 峨眉含笑种群动态变化的时间序列分析

Table 4 Time sequence analysis of dynamic change age of *M. wilsonii* population

| 龄级<br>Age class | 径级范围<br>Diameter class range/cm | 原始数据<br>Primary data | $M_2^{(1)}$ | $M_4^{(1)}$ | $M_6^{(1)}$ | $M_8^{(1)}$ |
|-----------------|---------------------------------|----------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| I               | $D \leq 1$                      | 282                  |             |             |             |             |
| II              | $1 < D \leq 2.5$                | 59                   | 171         |             |             |             |
| III             | $2.5 < DBH \leq 7.5$            | 26                   | 43          |             |             |             |
| IV              | $7.5 < DBH \leq 12.5$           | 40                   | 33          | 102         |             |             |
| V               | $12.5 < DBH \leq 17.5$          | 45                   | 43          | 43          |             |             |
| VI              | $17.5 < DBH \leq 22.5$          | 53                   | 49          | 41          | 84          |             |
| VII             | $22.5 < DBH \leq 27.5$          | 50                   | 52          | 47          | 46          |             |
| VIII            | $27.5 < DBH \leq 32.5$          | 18                   | 34          | 42          | 39          | 72          |
| IX              | $32.5 < DBH \leq 37.5$          | 6                    | 12          | 32          | 35          | 37          |
| X               | $37.5 < DBH \leq 42.5$          | 6                    | 6           | 20          | 30          | 31          |
| XI              | $DBH > 42.5$                    | 1                    | 4           | 8           | 22          | 27          |

注: $M_2^{(1)}$ . 未来2个龄级后的植株个体数; $M_4^{(1)}$ . 未来4个龄级后的植株个体数; $M_6^{(1)}$ . 未来6个龄级后的植株个体数; $M_8^{(1)}$ . 未来8个龄级后的植株个体数

Note: $M_2^{(1)}$ . Number of individual plants after 2 age classes in the future; $M_4^{(1)}$ . Number of individual plants after 4 age classes in the future; $M_6^{(1)}$ . Number of individual plants after 6 age classes in the future; $M_8^{(1)}$ . Number of individual plants after 8 age classes in the future

体数量增加的幅度越大。如第Ⅺ龄级,在经过2、4、6、8龄级时间之后,分别增长了3倍、7倍、21倍、26倍。表明该峨眉含笑种群在未来的较长时间内都有足够的成年个体,其在群落的地位仍会是优势种,但由于中、壮树阶段个体数量有衰减趋势,长期保持这种趋势可能导致种群出现龄级断层,自然更新更加困难。

## 4 讨论

### 4.1 峨眉含笑种群结构及生存动态

对周公山峨眉含笑野生种群的种群结构与数量动态分析表明:该峨眉含笑种群的Ⅰ、Ⅱ龄级的个体数量最多,其年龄结构大致呈倒J型,存活曲线为Deevey-Ⅱ型,该种群幼苗数量充足,年龄结构完整,种群结构为增长型。但观察第Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ龄级个体数量的变化情况可以看出,幼苗的数量优势对推动种群向前发展的贡献程度极低,仅有20.9%的幼苗能顺利生长为幼树,仅有9.2%的幼苗能长成小树,以高死亡率换取少量的个体能通过环境筛选发育为幼树,并最终进入营养生长和生殖生长,完成全部生活史,这种幼苗与幼树、小树间较低的转化率将可能导致该峨眉含笑种群实际的种群结构与数量动态与存活曲线反映出的Deevey-Ⅱ型即(增长型种群)存在一定差异。数量动态指数的分析也表明峨眉含笑种群动态存在波动性,该峨眉含笑种群出现了3次负增长现象,分别在第Ⅲ、Ⅳ、Ⅴ龄级,这说明峨眉含笑幼苗对其他龄级的补充是不连续和不稳定的,幼、小树阶段个体的缺乏可能阻碍种群的自然更新。因此可以推断该峨眉含笑种群虽然整体呈增长趋势,但其自然更新仍存在一些隐患。这种特征与南方红豆杉(*Taxus wallichiana* var. *mairei*)<sup>[17]</sup>、珙桐(*Davidia involucrata*)<sup>[25]</sup>非常相似。

### 4.2 探讨峨眉含笑种群的濒危原因

时间序列预测的结果表明中、壮树阶段个体的数量有衰减趋势,这与种群年龄结构动态变化分析得出的结论不完全一致。这是因为经过2、4、6龄级时间后,原本处于幼、小、中树阶段的个体已生长成下一阶段的个体,数量减少的趋势也由原来的幼、小、中树阶段逐渐演变为中、壮树阶段。中、壮树阶段个体的衰退趋势从基本上分析还是由幼树数量不足导致的,随着演替的进行,幼树向中、壮树阶段的补充可能会有所减少。而经过其他龄级时间的各龄级个体数量均呈增加趋势,这与种群年龄结构动态变化分析的结论一致,均指出该种群总体表现为增

长型,这可能是由于现存中、壮树阶段的个体数量在较长时间内仍能维持后续龄级的正常自然更新,所以短期内种群不会出现毁灭性的衰退。峨眉含笑的这种情况与裸果木<sup>[7]</sup>的时间序列分析结果表现一致,幼苗受到的环境限制将导致幼树的数量不足,缺乏幼树个体的补充将导致种群内中、壮树阶段的个体出现衰退趋势,长期保持这种趋势可能导致种群出现龄级断层,自然更新更加困难,最终导致种群的濒危,幼苗所受的环境限制将成为限制种群自然更新的主要因素。这与洪伟等<sup>[17]</sup>对南方红豆杉的研究结果相似。而结合4个生存函数反映出的该峨眉含笑种群具有前期锐减、中期稳定、后期衰退的特点,前期的锐减可能是导致峨眉含笑濒危的主要原因。

从种群年龄结构来看,濒危植物珙桐<sup>[26]</sup>、秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)<sup>[27]</sup>和香果树(*Emmenopterys henryi*)<sup>[28]</sup>种群的年龄结构特征均表现为幼苗数量极少,种群内大树数量较多,这与本研究中峨眉含笑有的幼苗数量优势表现不一致。翠柏(*Calocedrus macrolepis*)种群<sup>[29]</sup>则与峨眉含笑有相似的表现,都表现为林下种子的自然萌发能力较强,林下幼苗数量较多,出现这种情况的原因可能是果实成熟后大量种子掉落于地面,林地环境条件适宜种子的萌发。从种群数量动态变化的趋势来看,峨眉含笑表现出的特点与濒危植物梓叶槭<sup>[10]</sup>、云南红豆杉(*Taxus yunnanensis*)<sup>[30]</sup>和浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)<sup>[31]</sup>的区别在于:除由群落内竞争和个体衰老导致的2个衰退高峰外,在幼苗到幼树阶段也出现衰退高峰。而同样在幼苗到幼树期出现衰退高峰的濒危植物翠柏和海南风吹楠的研究认为此阶段出现衰退高峰的原因有3种:幼苗的种内竞争、幼苗的抗逆性差以及环境对幼苗的强烈筛选作用。

在本研究区域中峨眉含笑种群林下幼苗的生长状况良好,由幼苗抗逆性差导致衰退的可能性较低。而从幼苗具有数量优势,幼树、小树的数量却较少,可以看出幼苗阶段的种内竞争十分激烈。更深入的研究指出林下幼苗的更新与林下光环境异质性有较强的关联性<sup>[32-33]</sup>,对长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes*)的研究发现长柄双花木幼苗处在人为营造的裸露地时会因为强光照射而死亡<sup>[24]</sup>,翠柏种群则是因为林下光照较弱无法满足幼苗生长的光照需求导致幼树数量少,在样地调查时发现峨眉含笑幼苗表现出较强的需光性,推测光环境筛可能是幼苗生长的重要限制因子。因此,



认为光环境筛和种内竞争的共同作用可能是导致幼苗阶段高死亡率的重要原因,也是峨眉含笑濒危的重要原因。

#### 4.3 峨眉含笑种群的保护与恢复措施

总的来说,目前该峨眉含笑种群林下幼苗数量丰富,有足够的成年植株,年龄结构相对完整,种群存活曲线接近 Deevey-II 增长型,短期内种群将不会出现毁灭性的衰退,但从长远来看,幼树的长期缺乏将严重制约该种群的自然更新和发展,导致种群逐渐衰退。为加强对这一极小种群野生植物的就地

保护和种群复壮,针对该峨眉含笑种群在幼苗到幼树阶段自然更新受到限制的现状,需对现有种群进行适度人工干预,适当去除林下灌丛,改善林下透光度,促进幼苗向幼树的转换;将分布较密集的幼苗移栽到林内其他较空旷处;该种群为相对孤立次生林,周边环境受人为干扰相对严重,今后应加强植树造林,促进生态环境逐步恢复,为种群自然更新提供条件;并加强基础研究,开展峨眉含笑幼苗生长特性研究,寻找其生长限制因子,更深入探究种群濒危机制。

#### 参考文献:

- [1] REN H, ZHANG Q, LU H, *et al.* Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China [J]. *Ambio*, 2012, **41**(8): 913-917.
- [2] 孙卫邦, 韩春艳. 论极小种群野生植物的研究及科学保护[J]. 生物多样性, 2015, **23**(3): 426-429.  
SUN W B, HAN C Y. Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP)[J]. *Biodiversity Science*, 2015, **23**(3): 426-429.
- [3] 臧润国, 董 鸣, 李俊清, 等. 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究[J]. 生态学报, 2016, **36**(22): 7 130-7 135.  
ZANG R G, DONG M, LI J Q, *et al.* Conservation and restoration for typical critically endangered wild plants with extremely small population[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(22): 7 130-7 135.
- [4] MEEK M H, WELLS C, TOMALTY K M, *et al.* Fear of failure in conservation: The problem and potential solutions to aid conservation of extremely small populations [J]. *Biological Conservation*, 2015, **184**(1): 209-217.
- [5] 杨立荣, 张治礼, 云 勇, 等. 濒危植物海南龙血树的种群结构与动态[J]. 生态学报, 2018, **38**(8): 2 802-2 815.  
YANG L R, ZHANG Z L, YUN Y, *et al.* The population structure and dynamics of *Dracaena cambodiana*, an endangered tree on Hainan Island[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(8): 2 802-2 815.
- [6] WEI X, WU H, MENG H, *et al.* Regeneration dynamics of *Euptelea pleiospermum* along latitudinal and altitudinal gradients: Trade-offs between seedling and sprout [J]. *Forest Ecology and Management*, 2015, 353: 232-239.
- [7] 王立龙, 王 亮, 张丽芳, 等. 不同生境下濒危植物裸果木种群结构及动态特征[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(10): 980-989.  
WANG L L, WANG L, ZHANG L F, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* in different habitats[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(10): 980-989.
- [8] 蒋迎红, 项文化, 何应会, 等. 极小种群海南风吹楠种群的数量特征及动态[J]. 中南林业科技大学学报, 2017, **37**(8): 66-71+80.  
JIANG Y H, XIANG W H, HE Y H, *et al.* Population quantitative characteristics and dynamics of *Horsfieldia hainanensis*, a rare and extremely small population plant[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2017, **37**(8): 66-71+80.
- [9] 黄祥童, 尹 航, 黄启健, 等. 极小种群野生植物对开蕨种群结构特征和群落物种多样性[J]. 生态学报, 2018, **38**(7): 2 481-2 492.  
HUANG X T, YIN H, HUANG Q J, *et al.* Characteristics of population structure and community species diversity of an extremely small population of protected *Phyllitis scolopendrium*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2 481-2 492.
- [10] 许 恒, 刘艳红. 珍稀濒危植物樟叶槭种群径级结构与种内种间竞争关系[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(6): 1 160-1 170.  
XU H, LIU Y H. Relationship between diameter class structure and intraspecific and interspecific competitions of precious and endangering plant *Acer catalpiifolium*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(6): 1 160-1 170.
- [11] 王世彤, 吴 浩, 刘梦婷, 等. 极小种群野生植物黄梅秤锤树群落结构与动态[J]. 生物多样性, 2018, **26**(7): 749-759.  
WANG S T, WU H, LIU M T, *et al.* Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by a plant species with extremely small population (*Sinojackia huangmeiensis*) in central China[J]. *Biodiversity Science*, 2018, **26**(7): 749-759.
- [12] 何 飞, 马钦彦, 刘兴良, 等. 四川野生木兰科植物生物学特性及其地理分布特点[J]. 北京林业大学学报, 2008, **30**(S1): 272-277.  
HE F, MA Q Y, LIU X L, *et al.* Biological characteristics and geographical distribution of wild *Magnoliaceae* plants in Sichuan Province, southwest China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, **30**(S1): 272-277.
- [13] 王德艺, 郝建锋, 李 艳, 等. 川西周公山柳杉人工林群落的边缘效应[J]. 生物多样性, 2016, **24**(8): 940-947.  
WANG D Y, HAO J F, LI Y, *et al.* Examination of edge effects in a *Cryptomeria fortunei* plantation in Zhongong Mountain, western Sichuan[J]. *Biodiversity Science*, 2016,

- 24(8): 940-947.
- [14] FROST I, RYDIN H. Spatial pattern and size distribution of the animal-dispersed tree *Quercus robur* in two spruce-dominated forests [J]. *Écoscience*, 2000, 7(1): 38-44.
- [15] 袁春明, 孟广涛, 方向京, 等. 珍稀濒危植物长蕊木兰种群的年龄结构与空间分布[J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3 866-3 872.
- YUAN C M, MENG G T, FANG X J, *et al.* Age structure and spatial distribution of the rare and endangered plant *Alcimandra cathcartii* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(12): 3 866-3 872.
- [16] 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.
- CHEN X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(2): 214-217.
- [17] 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): 1 109-1 112.
- HONG W, WANG X G, WU C Z, *et al.* Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(6): 1 109-1 112.
- [18] 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, 35(15): 4 272-4 279.
- XIE T T, SU P X, ZHOU Z J, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert-Oasis ecotone [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(15): 4 272-4 279.
- [19] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992: 11-12.
- [20] DEEVEY EDWARD S J R. Life tables for natural populations of animals [J]. *Quarterly Review of Biology*, 1947, 22(4): 283-314.
- [21] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of *Balsam fir* and *Eastern hemlock* [J]. *Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1 029-1 044.
- [22] 李玲, 张光富, 王锐, 等. 天目山自然保护区银杏天然种群生命表[J]. 生态学杂志, 2011, 30(1): 53-58.
- LI L, ZHANG G F, WANG R, *et al.* Life table of natural *Ginkgo biloba* population in Tianmu Mountain Nature Reserve [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(1): 53-58.
- [23] 刘金福, 洪伟. 格氏栲种群个体年龄与胸径的时间序列模型研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(3): 283-288.
- LIU J F, HONG W. Time series model of individual age and diameter in *Castanopsis kawakamii* population [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(3): 283-288.
- [24] 肖宜安, 何平, 李晓红, 等. 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态[J]. 植物生态学报, 2004, 28(2): 252-257.
- XIAO Y A, HE P, LI X H, *et al.* Study on numeric dynamics of natural population of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(2): 252-257.
- [25] 吴明开, 沈志君, 刘海, 等. 梵净山自然保护区珙桐天然种群生命表与生存分析[J]. 生态学杂志, 2012, 31(6): 1 419-1 424.
- WU M K, SHEN Z J, LIU H, *et al.* Life table and survival analysis of natural *Davidia involucrata* population in Fanjing Mountain Nature Reserve, Guizhou Province of Southwest China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(6): 1 419-1 424.
- [26] 张望, 操国兴, 刘光华, 等. 四川省喇叭河自然保护区珙桐种群结构与分布格局[J]. 浙江林学院学报, 2008, 25(4): 451-457.
- ZHANG W, CAO G X, LIU G H, *et al.* Population structure and distribution pattern of *Davidia involucrata* involucrata at Labahe Nature Reserve of Sichuan Province [J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2008, 25(4): 66-69.
- [27] 张文辉, 许晓波, 周建云, 等. 濒危植物秦岭冷杉种群数量动态[J]. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1 799-1 804.
- ZHANG W H, XU X B, ZHOU J Y, *et al.* Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(10): 1 799-1 804.
- [28] 康华靖, 刘鹏, 陈子林, 等. 不同生境果树种群的径级结构与分布格局[J]. 林业科学, 2007, 43(12): 22-27.
- KANG H J, LIU P, CHEN Z L, *et al.* Size-class structure and distribution pattern of *Emmenopterys henryi* in different habitats [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(12): 22-27.
- [29] 刘方炎, 李昆, 廖声熙, 等. 濒危植物翠柏的个体生长动态及种群结构与种内竞争[J]. 林业科学, 2010, 46(10): 23-28.
- LIU F Y, LI K, LIAO S X, *et al.* Interspecific competition, population structure and growth dynamics of endangered *Calocedrus macrolepis* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(10): 23-28.
- [30] 苏建荣, 张志钧, 邓疆, 等. 云南红豆杉种群结构与生命表分析[J]. 林业科学研究, 2005, 18(6): 651-656.
- SU J R, ZHANG Z J, DENG J, *et al.* Population structure and life table of endangered *Taxus yunnanensis* [J]. *Forest Research*, 2005, 18(6): 651-656.
- [31] 吴显坤, 谢春平, 汤庚国, 等. 祁门浙江楠种群结构与数量动态研究[J]. 四川农业大学学报, 2015, 33(3): 258-264.
- WU X K, XIE C P, TANG G G, *et al.* Population structure and quantitative dynamics of *Phoebe chekiangensis* in Qimen County [J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2015, 33(3): 259-264.
- [32] LEI T T, LECHOWICZ M J. Diverse responses of maple saplings to forest light regimes [J]. *Annals of Botany*, 1998, 82(1): 9-19.
- [33] SCHOLES J D, PRESS M C, ZIPPERLEN S W. Differences in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings [J]. *Oecologia*, 1976, 109(1): 41-48.