



峨眉山桫椤种群结构与动态特征

吉也,曹孟岩,白楚锋,金林琦,李畅,李萍*

(西南交通大学 生命科学与工程学院,成都 611756)

摘要:以峨眉山桫椤种群为研究对象,采用实地调查方法,以高度级(H)代替年龄级,通过建立种群静态生命表、绘制存活曲线、计算生存函数描绘其种群结构与动态特征,并运用时间序列预测模型,研究其种群生存现状及未来发展趋势。结果显示:(1)峨眉山桫椤种群结构呈现不规则金字塔形,桫椤种群内中龄级($0.6 \text{ m} < H \leq 2.1 \text{ m}$)的数量占样本总量的58.5%,幼龄级($H \leq 0.6 \text{ m}$)与老龄级($H > 4.8 \text{ m}$)分别占比12.7%和1%,幼龄个体匮乏,种群结构的维持与发展主要依靠中龄和成龄级($2.1 \text{ m} < H \leq 4.8 \text{ m}$)个体。(2)考虑未来外部干扰下的总体数量动态指数 $V'_{pi} = 3.027 > 0$,种群总体呈现增长趋势,但增长幅度逐渐降低。(3)存活曲线趋向于Deevey-II型,前期死亡率较为平稳,但后期死亡率有较大幅度上升,表明峨眉山桫椤种群具有前期减少,中期稳定,后期衰退的特点。(4)时间序列预测显示,桫椤种群在短暂增长过后,若不加以保护会逐渐走向衰退,甚至濒危。研究表明,峨眉山桫椤种群濒危的主要因素是幼树个体损失无法补充种群更新,建议在峨眉山设立局部自然保护区,并对幼苗进行抚育,加强对高效育种技术的研究,促进峨眉山桫椤种群的复壮与更新。

关键词:桫椤;种群结构;静态生命表;生存函数;时间序列预测

中图分类号:Q948.15⁺4

文献标志码:A

Population Structure and Dynamics of *Alsophila spinulosa* in Mount Emei

JI Ye, CAO Mengyan, BAI Chufeng, JIN Linqi, LI Chang, LI Ping*

(College of Life Science and Engineering, Southwest Jiaotong University, Chengdu 611756, China)

Abstract: An investigation was conducted on the population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa* in Mount Emei with the on-the-spot investigation method, adopting height class (H) to represent age class. By establishing a static life table, plotting a population survival curve, analyzing the survival function, we characterized the population structure and dynamics. In addition, by constructing a time series prediction model, was also examined and predicted the current survival status and future development trend of the population, respectively. Results showed: (1) the population structure of *A. spinulosa* in Mount Emei was irregular pyramidal. The middle-aged individuals ($0.6 \text{ m} < H \leq 2.1 \text{ m}$) shared 58.5% of the total population amount, while, the young ($H \leq 0.6 \text{ m}$) and the elder ones ($H > 4.8 \text{ m}$) only accounted for 12.7% and 1%, respectively. Young individuals were deficient, and the maintenance and development of the population structure mainly relied on the middle-aged and adult ($2.1 \text{ m} < H \leq 4.8 \text{ m}$) individuals. (2) The dynamic index of population age structure quantity with future external disturbances considered $V'_{pi} = 3.027 > 0$ showed an overall, but gradually declining growth of the population. (3) The population survival curves tended to be Deevey-II type, as the mortality rate remained stable among the 1st—6th

收稿日期:2018-12-03;修改稿收到日期:2019-01-28

基金项目:国家级大学生创新创业训练计划(201810613082)

作者简介:吉也(1997—),在读本科生。E-mail:13648002063@163.com

*通信作者:李萍,教授,硕士导师,主要从事植物学相关领域科研及教学工作。E-mail:744769813@qq.com

class, but increased acutely from the 7th class to the 8th class, which indicated the following dynamic features of the *A. spinulosa* population: early stage, declining; middle stage, stable; and last stage, recession. (4) Time series prediction revealed that after a short period of growth, the population of *A. spinulosa* would gradually decline, and the species might even become endangered if not protected. In conclusion, the research showed the loss of young individuals and failure of population replenishment is the main cause of *A. spinulosa* population's endangerment in Mount Emei. Our suggestions including the establishment of local nature reserves, artificial breeding, and the advances of research into high-efficient breeding techniques are proposed for the rejuvenation and renewal of *A. spinulosa* there.

Key words: *Alsophila spinulosa*; population structure; static life table; survival function; Time series analysis

种群是在同一时期内占有一定空间的同种生物个体的集合,是生态学的重要概念之一^[1]。种群结构是反映种群特征与生存状况的重要指标,包括种群密度、空间结构、年龄结构和性比等^[2],通常通过统计种群数量、绘制生命表和存活曲线、绘制年龄锥体图等方法来获得^[3]。种群结构描述了种群的基本特征,不仅反映了种内不同大小个体数量的分布和配置情况,也能反映种群与环境之间的适合度,结合种群动态量化分析与时间序列预测可预测未来的种群动态和演变趋势^[4-5]。对种群结构的分析研究,在生物资源的合理利用、生物保护以及病虫防治等方面具有重要的应用价值^[1]。

桫椤(*Alsophila spinulosa*)是隶属于桫椤科(Cyatheaceae)桫椤属(*Alsophila*)的一种树形蕨类植物,现为中国二级保护珍稀濒危植物^[6]。它曾广泛分布于侏罗纪至白垩纪末,为第三纪早期冰川的孑遗植物,生活历史悠久,并且还保留有孑遗植物的生物学特性。在新生代、中生代的地壳运动以及第四纪冰期的影响下,桫椤分布区大幅度收缩,最后仅残存于热带和亚热带的“避难所”里,对研究物种变迁及地理区系分布变化等具有重要作用^[7-8]。由于桫椤的孢子萌发以及配子体的结合、发育对环境要求甚高^[9],导致其生境范围较为局限,在中国主要分布于台湾、云南、贵州、四川、福建等区域^[10]。中国的桫椤研究主要集中在种群分布特征^[11]、生殖特性与人工繁殖研究^[12-14]、组织形态特征^[15]等方面,近些年也开始了对种群结构与种群密度^[8]、生态位^[16]的研究,这些研究成果为拯救与保护濒危植物桫椤提供了重要的信息。峨眉山濒危植物约30种(含变种)^[17],相关研究多集中在濒危药用植物药理分析等方面,由于地理地势等原因,导致种群生态学相关研究鲜有报道。本文统计峨眉山地区大量桫椤样本数据,进行种群结构与动态分析,以期为桫椤种群的保护和恢复提出合理的适应性对策。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

峨眉山地处中国四川盆地的西南边缘,青藏高原东麓($29^{\circ}16' \sim 29^{\circ}43'N$, $103^{\circ}10' \sim 103^{\circ}37'E$),为邛崃山南段余脉,山体南北延伸,绵延23 km,面积约 154 km^2 ,最高峰万佛顶海拔3 099 m^[18]。该区海拔落差大,气候环境复杂,植物垂直分布带明显,桫椤主要分布于海拔1 800 m以下的亚热带常绿阔叶林带,该带具有温暖湿润、雨量充沛、风微雾少的气候特点。峨眉山年均降水日数264.0 d,年均降水量1 959.8 mm,年均温度 19.94°C ^[18]。该区土壤因成土母质多样,土壤类型各异,主要有黄壤、黄棕壤、山地黄壤、山地暗棕壤及亚高山灰化土,垂直分布明显,海拔1 800 m以下属于黄壤、山地黄壤夹紫色土带。桫椤伴生植物多为热带及亚热带植物,主要有毛竹(*Phyllostachys edulis*)、大叶慈(*Dendrocalamus farinosus*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、八角枫(*Alangium chinense*)、尖叶榕(*Ficus henryi*)、中华里白(*Hicriopteris chinensis*)、肾蕨(*Nephrolepis auriculata*)、海金沙(*Lygodium japonicum*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法 在查阅文献资料和寻访当地居民的基础上,采用踏查法对峨眉山桫椤种群进行实地调查。踏查路线1:报国寺→伏虎寺→雷音寺→神水阁;踏查路线2:万年寺→白龙洞→清音阁→洪椿坪;踏查路线3:万年寺→长老坪→洗象池。发现桫椤主要分布于伏虎寺、清音阁、白龙洞附近的溪流边以及山坡背阴处,总体呈带状分布,在伏虎寺的桫椤保护区有集中分布。由于桫椤种群数量较少且分布较为分散,所在地地势陡峭,故采用路线调查法调查种群内的桫椤种群个体,记录个体的基径、树高、冠幅及生境等相关信息。

1.2.2 种群龄级划分 珍稀濒危植物种群龄级划分,通常采用“空间代替时间法”,以胸径或高度作为划分标准^[19-20]。桫椤根、茎内部虽有维管束与机械组织,但均无形成层,导致无法形成次生结构加粗生长,故而以胸径作为年龄划分标准欠妥。峨眉山毗邻四川荣县金花乡桫椤自然保护区,而桫椤这类植物的茎干生长率与生境有关^[21-22],参考周云娟等^[23]对荣县桫椤的龄级划分方法,结合生活史特征与野外调查数据特点,将峨眉山桫椤种群按照株干高度(以下用H表示)划分为8个龄级。即:I级(H≤0.3 m)、II级(0.3 m<H≤0.6 m)、III级(0.6 m<H≤1.2 m)、IV级(1.2 m<H≤2.1 m)、V级(2.1 m<H≤3.0 m)、VI级(3.0 m<H≤3.9 m)、VII级(3.9 m<H≤4.8 m)、VIII级(H>4.8 m)。根据野外调查情况和桫椤的生长特点,将I、II龄级的个体划分为幼龄个体(H≤0.6 m),将III、IV龄级的个体划分为中龄个体(0.6 m<H≤2.1 m),将V至VII龄级划分为成龄个体(2.1 m<H≤4.8 m),VIII级为老龄个体(H>4.8 m)。以上述划分为标准,统计每个龄级桫椤个体数,建立种群静态生命表。

1.2.3 种群结构动态分析 采用陈晓德^[24]种群与群落结构动态量化分析法定量描述桫椤种群结构:

种群龄级间动态指数(V_n)为:

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

其中, S_n 与 S_{n+1} 分别为第n和第n+1级种群个体数, $-1 \leq V_n \leq 1$, V_n 取正、负、零值时分别反映出种群相邻龄级间个体数量的增长、衰退、稳定的结构动态关系。

种群年龄结构数量动态变化指数(V_{pi})为:

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

其中,K为年龄级数量,此处取8。 S_n 、 V_n 意义同式(1), V_{pi} 取正、负、零值意义与式(1) V_n 一致。

考虑种群未来外部干扰的种群年龄结构指数(V'_{pi})为:

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

V'_{pi} 考虑了种群年龄级数量(K)以及种群年龄级个体数(S_n)对未来的外部干扰的“稀释效应”,对式(2)中的 V_{pi} 进行了修正。 S_n 、 V_n 意义同式(1), V_{pi} 取正、负、零值意义与式(1)中 V_n 一致。

种群对完全随机干扰所承担的最大风险概率 P_{\max} 为:

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

该值为衡量种群结构动态对干扰的敏感性指标, P_{\max} 越小,说明种群抗干扰能力越强,种群稳定性越好。

1.2.4 静态生命表与存活曲线 静态生命表是根据某一特定时间对种群做一年龄结构的调查资料而编制的生命表^[1],常用来描述种群的死亡过程,主要包括以下参数: x 为年龄级; a_x 为 x 龄级现存的个体数; l_x 为 x 龄级开始时标准化存活个体数; d_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期内标准化死亡个体数; q_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的死亡率; L_x 为从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间还存活的个体数; T_x 是从 x 龄级到超过 x 龄级的个体总数; e_x 是进入 x 龄级个体的生命期望或平均期望寿命; K_x 为消失率。由于静态生命表是用同一时期收集种群所有个体的高度编制而成,反映了一个特定时间下多个世代重叠的年龄动态,而不是对种群全部生活史的追踪^[5]。所以,在编制生命表时会出现死亡率为负值的情况,这与生命表绘制中的一些假设不符。为此,可采用匀滑技术^[25]对 A_x 进行处理,得到修正后的数据 a_x 。上述参数计算公式如下:

$$l_x = \frac{a_x}{a_0} \times 1000 \quad (5)$$

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

$$q_x = \frac{d_x}{l_x} \times 100\% \quad (7)$$

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

$$T_x = \sum_x^K L_x \quad (9)$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad (10)$$

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

存活曲线借助于存活个体数量来描述特定年龄存活率。1947年Deevey将存活曲线分为3种基本类型:Deevey-I、Deevey-II、Deevey-III。本文分别采用指数方程 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数方程 $N_x = N_0 x^{-b}$ 描述Deevey-I、Deevey-II型存活曲线^[26-27],判断桫椤种群生存曲线类型。其中, N_x 、 N_0 分别代表 x 龄级内存活数和种群形成初期的个体数,b为死亡率^[5]。

1.2.5 种群生存分析 本研究采用杨凤翔^[28]生存分析理论中的4个生存函数,对桫椤种群进行定量

生存分析。主要包括:种群生存率函数 $S_{(i)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡率密度函数 f_i 、危险率密度函数 $\lambda_{(i)}$ 。计算公式如下:

$$S_i = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots \times S_i \quad (12)$$

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

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

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

其中, S_i 为存活频率, 计算公式为 $S_i = l_{x+1}/l_x$, h_i 为龄级宽度。计算相应的生存函数值, 并绘制生存曲线。

1.2.6 种群数量时间序列预测 本研究采用时间序列分析中的一次移动平均法^[29]对峨眉山桫椤种群进行年龄结构的预测。

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

其中, n 表示需要预测的时间(本研究以龄级表示), t 表示龄级, $M_t^{(i)}$ 表示经过 n 个龄级时间后 t 龄级种群大小的预测值, X_k 为当前 k 龄级的种群大小。本研究对未来经过 2、3、4、5、6、7 个龄级时间后的种群各龄级的个体数量进行预测。

2 结果与分析

2.1 桫椤种群年龄结构

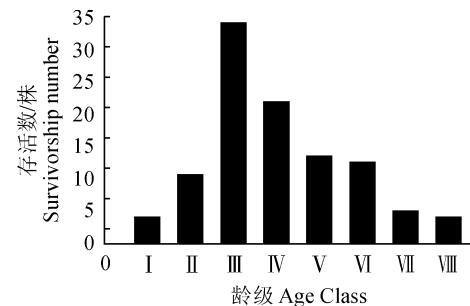
峨眉山桫椤种群龄级结构如图 1 所示, 呈现出不规则金字塔型。桫椤种群处于中龄龄级(Ⅲ、Ⅳ龄级)的数量最多, 占峨眉山桫椤样本总量的 58.5%, 幼龄龄级与老龄龄级分别占比 12.7%、1%, 说明峨眉山地区中、幼龄个体数量充足, 但幼龄个体占比较少, 数量匮乏。中老龄个体总数占比为 28.7%, 呈现逐级下降趋势。

利用种群与群落结构动态量化分析方法定量描述桫椤种群结构, 对其结构特征进行更准确的评价, 见表 1。结果显示: V_1 、 V_2 均小于零, 说明 I ~ II 龄级呈现衰退的结构动态关系; V_3 ~ V_7 均大于零, 说明 III ~ VII 龄级呈现出增长的结构动态关系。对于所有龄级, 呈现出先衰退再增长的结构动态关系, 这也与不规则金字塔型的年龄结构相对应。进一步计算总体数量动态变化指数 V_{pi} (不考虑外部干扰)与 V'_{pi} (考虑未来外部干扰), 结果显示, 桫椤种群 $V_{pi} > V'_{pi} > 0$, 说明该桫椤种群属于增长型种群, 但 V'_{pi} 十分趋近于零, 说明该桫椤种群并不稳定, 在存在外部干扰情况下, 种群的增长趋势不明显。种群对完

全随机干扰所承担的最大风险概率 $P_{max} = 12.5\%$, 说明该桫椤种群对外界随机干扰具有极高的敏感性, 种群抗干扰能力极弱, 种群稳定性差, 这也与 V'_{pi} 值极低相对应。

2.2 桫椤种群静态生命表及存活曲线

2.2.1 静态生命表分析 桫椤种群的静态生命表见表 2。结果显示, 桫椤种群各结构均较为完整, 其中第 I、II 龄级损失较大, 第 III 龄级存活个体数相对



I. $H \leq 0.3$ m; II. $0.3 < H \leq 0.6$ m; III. $0.6 < H \leq 1.2$ m;
IV. $1.2 < H \leq 2.1$ m; V. $2.1 < H \leq 3.0$ m; VI. $3.0 < H \leq 3.9$ m; VII. $3.9 < H \leq 4.8$ m; VIII. $H > 4.8$ m

图 1 峨眉山桫椤种群龄级结构

Fig. 1 Age class structure of *A. spinulosa* population in Mount Emei

表 1 峨眉山桫椤种群动态变化指数

Table 1 Dynamic indices of *Alsophila spinulosa* population in Mount Emei

龄级 Age class	种群动态指数组 Dynamic index	动态指数 Dynamic index value/%
I	V_1	-66.7
II	V_2	-73.53
III	V_3	38.24
IV	V_4	42.86
V	V_5	8.33
VI	V_6	72.73
VII	V_7	66.67
VIII	V_8	-
	V_{pi}	26.22
	V'_{pi}	3.27
	P_{max}	12.5

注: 种群龄级间动态指数; V_{pi} : 不考虑外部干扰的种群年龄结构数量动态变化指数; V'_{pi} : 考虑种群未来外部干扰的种群年龄结构指数; P_{max} : 种群对完全随机干扰所承担的最大风险概率

Note: The dynamic index between age classes; V_{pi} : The dynamic index of population age structure quantity regardless of external disturbances; V'_{pi} : The dynamic index of population age structure quantity with future external disturbances considered; P_{max} : The maximum risk probability a population takes for complete random disturbances

于第Ⅱ龄级显著提高。随着龄级增加,标准化存活数逐渐减小,与其生物学特征一致。种群标准化死亡个体数 d_x 呈现出明显的波动性,与龄级标准化存活数 l_x 密切相关,其中第Ⅱ、Ⅲ龄级死亡个体数达到峰值。绘制桫椤种群死亡率与消失率曲线,见图2。种群的死亡率 q_x 从第Ⅰ龄级至第Ⅳ龄级逐步增大,达到峰值0.455后逐步减小,至第Ⅶ龄级再次增大,说明种群在第Ⅳ、Ⅶ龄级环境的筛选作用较强,而该龄级桫椤适合庭院观赏,推测为人为采挖桫椤导致的死亡率增加。期望寿命 e_x 反映了各龄级内个体的平均生存能力^[30]。种群的寿命期望值总体上呈现下降趋势,说明该种群幼龄植株生长最旺盛,生存质量最高,随着龄级增加,个体间竞争也更加激烈,且每一龄级的 e_x 值均小于3,说明种群 $\ln l_x$ 个体的竞争自始至终都很强,生存环境严峻,种群处于强烈的淘汰期。

2.2.2 存活曲线分析 存活曲线是研究种群数量动态变化和进行种群统计的重要工具^[31]。本研究以桫椤种群标准化存活数量的对数值为纵坐标,以高度表示的龄级为横坐标,绘制桫椤种群的标准化存活曲线,如图3所示。依据 Helt 与 Loucks 的数学模型分别检验存活曲线类型,如表3所示。结果显示,存活曲线介于 Deevey-I型、Deevey-II型之间,两者值均较高,且II型曲线的拟合达到极显著标准; $F_{II} \gg F_{I} > F_{(1.6)}$,说明 Deevey-II型曲线更具有

显著性。综上,峨眉山桫椤种群的存活曲线分析显示其更趋近 Deevey-II型种群。

2.3 桫椤种群的生存分析

桫椤种群的4个生存函数估算值见表4。分别以龄级为横坐标,4个生存函数为纵坐标,绘制桫椤种群的种群生存率函数 $S_{(i)}$ 、累计死亡率函数 $F_{(i)}$ 、死亡率密度函数 $f_{(i)}$ 、危险率密度函数 $\lambda_{(i)}$ 曲线图,见图4、图5。结果显示:峨眉山桫椤种群累计死亡率单调上升,生存率单调下降,二者互补。在第二龄级与第三龄级之间, $S_{(i)}$ 与 $F_{(i)}$ 相等,此时种群达到平衡状态,在此之后,种群开始进入衰退期。桫椤在前四时期累计死亡率增长趋势显著高于后四个时期,说明桫椤在幼龄时,资源竞争压力大,种群死亡

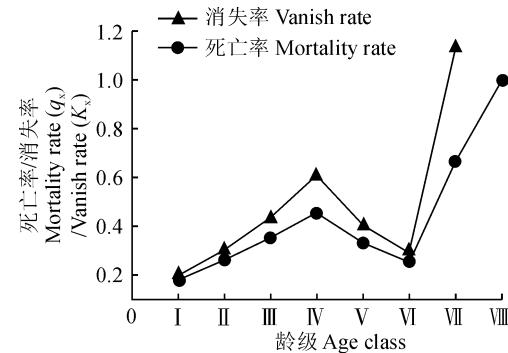


图2 峨眉山桫椤种群死亡率和消失率曲线

Fig. 2 Mortality and vanish rates of *A. spinulosa* population in Mount Emei

表2 峨眉山桫椤种群静态生命表

Table 2 Static life table of *A. spinulosa* population in Mount Emei

龄级 Age class	高度 Height	A_x	a_x	l_x	$\ln l_x$	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	K_x
I	(0.0~0.3)	3	28	1 000	6.908	179	0.179	911	2 841	2.841	0.197
II	(0.3~0.6)	9	23	821	6.711	214	0.261	714	1930	2.351	0.302
III	(0.6~1.2)	34	17	607	6.409	214	0.353	500	1216	2.003	0.435
IV	(1.2~2.1)	21	11	393	5.974	179	0.455	304	716	1.822	0.608
V	(2.1~3.0)	12	6	214	5.366	71	0.332	179	412	1.899	0.403
VI	(3.0~3.9)	11	4	143	4.963	36	0.252	125	233	1.629	0.290
VII	(3.9~4.8)	3	3	107	4.673	71	0.664	72	90	0.841	1.133
VIII	(4.8~)	1	1	36	3.54	36	1.000	18	18	0.500	—

注: x . 年龄级; A_x . x 龄级现存的个体数; a_x . A_x 匀滑修正后的数据; 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个体数; q_x . 从 x 到 $x+1$ 龄级间隔期间的死亡率; 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 为消失率

Notes: x . Age class; A_x . The number of current survivals at Age Class x ; a_x . the revised data of A_x ; l_x . The standardized number of survivals at the start of Age Class x ; d_x . The standardized number of deaths during the interval between Age Class x and Age Class $x+1$; q_x . The mortality during the interval between Age Class and Age Class $x+1$; L_x . The number of survivals during the interval between Age Class x and Age Class $x+1$; T_x . The total number of individuals from Age Class x to higher age class; e_x . The life expectancy of individuals who reach Age Class x ; K_x . The disappearance rate

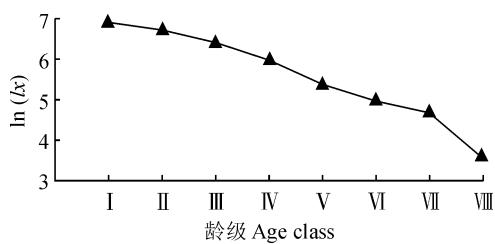


图3 峨眉山桫椤种群标准化存活曲线
Fig. 3 Standardized survival curve of *A. spinulosa* population in Mount Emei

表3 峨眉山桫椤种群存活曲线的检验模型

Table 3 Test models of survival curves of *A. spinulosa* population in Mount Emei

A. spinulosa population in Mount Emei

回归方程 Regression equation	R ²	F	α	存活曲线类型 Survival curve type
$y = 4.22x^{-0.3476}$	0.9737	222.13	0.05	Deevey-II
$y = 51.1e^{-1.461x}$	0.8084	25.317	0.05	Deevey-I

表4 峨眉山桫椤种群的生存函数估算值

Table 4 Survival functions of *A. spinulosa* population in Mount Emei

龄级 Age class	高度 Height	S _(i)	F _(i)	f _(i)	λ _(i)
I	(0.0~0.3)	0.821	0.179	0.600	0.655
II	(0.3~0.6)	0.607	0.393	0.713	1.630
III	(0.6~1.2)	0.393	0.607	0.357	1.453
IV	(1.2~2.1)	0.214	0.786	0.196	1.439
V	(2.1~3.0)	0.143	0.857	0.079	1.666
VI	(3.0~3.9)	0.107	0.893	0.040	1.793
VII	(3.9~4.8)	0.036	0.964	0.079	2.068
VIII	(4.8~)	0.000	1.000	0.040	2.222

率增长快;在第四龄级以后,种群生存率均小于0.15,且下降趋势较为平缓,说明此时桫椤主要的死亡原因逐渐由生存竞争向生理衰老转变,导致数量逐渐减少。桫椤种群的死亡率密度f_(i)和危险率λ_(i)曲线在第一至第四龄级的变化趋势基本一致,均为先上升后下降,在第Ⅱ龄级出现极大值。在第Ⅳ龄级之后,死亡率密度逐渐上升,而危险率呈现缓慢下降趋势。通过分析桫椤种群的4个生存函数可以看出,桫椤具有前期减少、中期稳定、后期衰退的生存特点,与种群静态生命表的分析结果一致。

2.4 桫椤种群数量的时间序列分析

以桫椤种群各龄级株数为原始数据,采用时间序列分析中的一次移动平均法,预测桫椤种群在未来2、3、4、5、6和7个龄级时间后的个体数。结果(表5)显示,第Ⅱ龄级数量在两个龄级时间后下降

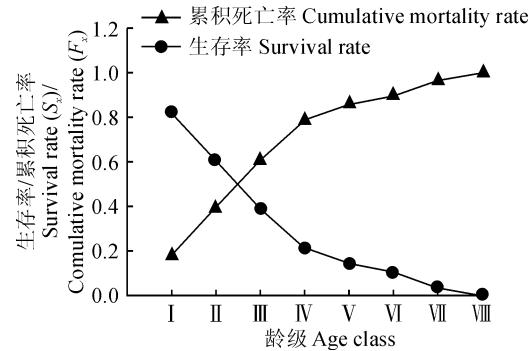


图4 峨眉山桫椤种群生存率 S_(i) 和
累计死亡率 F_(i) 曲线

Fig. 4 Survival rate (S_(i)) and cumulative mortality rate (F_(i)) curves of *A. spinulosa* population in Mount Emei

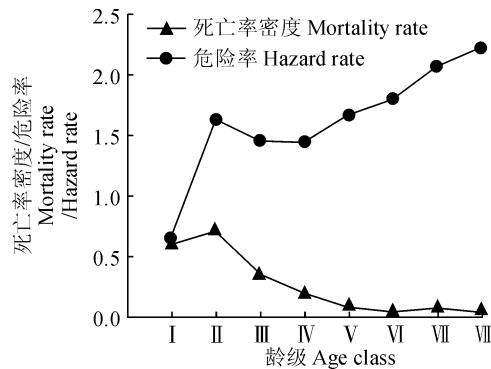


图5 峨眉山桫椤种死亡率密度 f_(i) 和危险率 λ_(i) 曲线

Fig. 5 Mortality density (f_(i)) and hazard rate (λ_(i)) curves of *A. spinulosa* population in Mount Emei

33.3%,第Ⅲ龄级在3个龄级时间后下降41.2%,这说明桫椤种群严重缺乏幼龄个体,导致幼、中龄个体的更新不够充分;第Ⅳ、Ⅴ、Ⅵ、Ⅶ、Ⅷ龄级分别在2、3、4、5、6个龄级时间后达到种群数量的峰值,随后种群数量开始下降。第Ⅳ龄级在4个龄级时间之后降幅达到39%。第Ⅴ至Ⅷ龄级的数量先增加后减少,说明桫椤种群的结构主要依靠中、成龄个体维系,短时间内该龄级会呈现一定的增长趋势,但一旦达到一定的生理年龄之后,种群开始走向衰退。综合其整个发展趋势来看,桫椤种群的正常更新难以长期维持,如果不加以保护措施,种群未来会逐渐趋向衰退,甚至濒危。

3 讨论

3.1 桫椤种群结构以及生存现状

植物种群龄级结构不仅是种群个体内部发展的

表 5 峨眉山桫椤种群动态变化的时间序列分析

Table 5 Time density and hazard rate of *A. spinulosa* population in Mount Emei

龄级 Age class	原始数据 Primary data	$M_2^{(1)}$	$M_3^{(1)}$	$M_4^{(1)}$	$M_5^{(1)}$	$M_6^{(1)}$	$M_7^{(1)}$
I	3						
II	9	6					
III	34	22	20				
IV	21	28	21	17			
V	12	17	22	19	16		
VI	11	12	19	20	17	15	
VII	3	7	12	12	16	15	13
VIII	1	2	7	6	10	14	13

注: $M_i^{(1)}$:经过2、3、4、5、6、7个龄级时间后龄级种群大小的预测值

Notes: $M_i^{(1)}$: The predicted value of population size at Age Class after 2, 3, 4, 5, 6 and 7 age-class periods, respectively

体现,同时也是其生物学特征与环境因素共同作用的结果^[32]。本研究首次对峨眉山地区桫椤种群开展种群结构研究,认为其年龄结构呈现不规则金字塔形,呈现基部较窄、中部较宽、顶部狭窄的分布特征,与赤水桫椤龄级结构特征^[7]基本一致。种群结构动态指数分析显示其整体为增长型种群,但有向衰退型种群转变的趋势,这说明峨眉山桫椤种群含有大量成龄个体,维系其种群结构,而幼龄个体的匮乏,导致不能补充中老龄个体的更新与发展,种群的长期稳定难以维持。桫椤的自然更新方式主要依靠孢子^[33],中国学者对桫椤的孢子繁殖开展了大量的研究^[13, 34],发现孢子萌发和配子体发育以及配子的交配都需要温和而湿润的环境,对环境温度、湿度、水源、阳光均有较高的要求。在实地考察中发现,峨眉山桫椤被当地居民大量移植到庭院中,导致桫椤生境破坏,并且移植环境多不宜孢子萌发与发育,这在一定程度上抑制了桫椤种群的繁殖与自然更新。

3.2 桫椤种群的动态趋势

种群静态生命表是研究种群动态的重要手段,结合存活曲线分析,可直观地表达桫椤种群的存活过程^[35]。静态生命表研究表明,峨眉山桫椤种群的死亡率与消失率变化规律基本一致,前期缓慢增加,中后期缓慢下降,末期急速上升,预示了桫椤种群前期减少、中期稳定、后期衰退的结构特征。存活曲线分析显示,峨眉山桫椤种群的存活曲线更趋近于Deevey-II型,在第VI龄级之前死亡率相对稳定,与静态生命表分析吻合,但第VI龄级之后死亡率急剧上升,说明桫椤种群老龄个体的发展遇到了瓶颈,进入了生理衰老期,老龄植株对于环境资源的竞争力以及利用率下降,导致了个体的死亡以及龄级的衰退,与习水自然保护区^[36]桫椤种群存活曲线类型相

同。生存分析表明,桫椤种群前四龄级的累计死亡率增长趋势显著高于后四龄级,这可能由于桫椤幼龄植株对阳光、水源等资源的竞争不足所导致。此外,桫椤生境广泛位于旅游开发区内,人类的栽种、砍伐、旅游等活动频繁,对幼龄桫椤植株造成践踏与破坏,也有可能是限制其正常繁衍与生长的原因。从时间序列预测分析上来看,在未来2~7个龄级时间内,幼、中龄桫椤数量会不断减少,成、老龄个体会先增多后减少,这说明桫椤种群缺乏幼龄植株的更新,如不对幼龄植株进行抚育管理,种群未来必将走向衰退。综合上述分析,峨眉山桫椤种群目前仍为增长型种群,但幼龄植株个体的匮乏,是导致其濒危趋势的原因。

3.3 桫椤种群的保护与恢复措施

根据《中国珍稀濒危植物名录》,桫椤属于近危(NT)物种,而康诗瑶等^[37]通过对峨眉山濒危植物的研究,认为峨眉山地区桫椤濒危程度更高,达到易危(VU)级别,峨眉山桫椤种群的保护已经刻不容缓。近些年来,中国的濒危植物的保护工作取得了一系列的进展^[38],目前,对濒危植物的保护主要有3种方法:就地保护,迁地保护和利用现代生物技术的保护^[39]。针对峨眉山位于旅游开发区内的实际情况,结合桫椤种群的生理特性以及种群结构,本研究认为可以从以下两个方面考虑该地区的种群保护和恢复策略,从而改善桫椤的濒危现状。

第一,建立局部自然保护区,降低外界对桫椤生境的干扰。人为践踏幼苗、移植成龄桫椤植株是峨眉山最为显著的人为破坏桫椤生境的现象。在实地调研中发现,在伏虎寺周围设立了桫椤自然保护区,在一定程度上限制了人类进入桫椤生境,从而降低了人为的破坏,因而该地桫椤种群更为完整,数量更

加充足。鉴于此,可以考虑在清音阁、白龙洞等地设立类似的保护区,改善生境破碎化的问题。此外,还应当加大桫椤的保护和宣传力度,完善濒危植物保护的相关制度,最大程度上降低人为干扰。

第二,人工播种提高孢子萌发率,研究高效繁育技术。桫椤野外繁殖方式主要依靠孢子繁殖,但孢子的萌发到形成幼孢子体的过程,对环境要求苛刻,

这也是桫椤幼苗供给不足的重要原因之一。因此,可采取人工播种的方法,将桫椤孢子粒撒播于温暖、潮湿、荫蔽的生境中,并加以管护,提高实生幼苗的数量以及种群分布范围。此外,还应当加大科研力度,尤其是高效繁育技术方面,这对桫椤种群的快速保护和恢复也具有重要意义。

参考文献:

- [1] 牛翠娟,姜安如,孙儒泳,等.基础生态学(第二版)[M].北京:高等教育出版社,2007:66-92.
- [2] 周莹莹,陈亚宁,朱成刚,等.塔里木河下游胡杨(*Populus euphratica*)种群结构[J].中国沙漠,2018,38(2):315-323.
ZHOU Y Y, CHEN Y N, ZHU C G, et al. Population structure characteristics of *Populus euphratica* in the lower reaches of Tarim River[J]. *Journal of Desert Research*, 2018, 38(2): 315-323.
- [3] 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):2802-2815.
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): 2802-2815.
- [4] 刘普幸.疏勒河中下游绿洲胡杨种群结构与动态研究[J].自然资源学报,2011,26(3):429-439.
LIU P X. Study on population structure and dynamics of *Populus euphratica* in the Middle and Lower Reaches of the Shule River Basin Oasis, Hexi Corridor. [J]. *Journal of Natural Resources*, 2011, 26(3): 429-439.
- [5] 姜在民,和子森,宿昊,等.濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征[J].生态学报,2018,38(7):2471-2480.
JIANG Z M, HE Z S, SU H, et al. Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnaefolia* Hemsl[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(7): 2471-2480.
- [6] 中国科学院植物研究所.中国珍稀濒危植物图鉴[M].北京:中国林业出版社,2013.
- [7] 宗秀虹.赤水桫椤国家级自然保护区桫椤(*Alsophila spinulosa* (Wall. ex Hook.) R. M. Tryon)群落特征及种群动态研究[D].重庆:西南大学,2017.
- [8] 鞠文彬,高信芬,包维楷.画稿溪国家级自然保护区珍稀植物桫椤种群结构与更新[J].植物科学学报,2014,32(2):113-121.
JU W B, GAO X F, BAO W K. Population structure and regeneration of the endangered tree fern *Alsophila spinulosa* in Huagaoxi national nature reserve, southwestern China[J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(2): 113-121.
- [9] 程治英,陶国达,许再富.桫椤濒危原因的探讨[J].云南植物研究,1990,12(2):186-190.
CHENG Z Y, TAO G D, XU Z F. A study on the biological characteristics and the endangering factors of *Alsophila spinulosa* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1990, 12(2): 186-190.
- [10] 宋萍,洪伟,吴承祯,等.珍稀濒危植物桫椤种群结构与动态研究[J].应用生态学报,2005,16(3):413-418.
SONG P, HONG W, WU C Z, et al. Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(3): 413-418.
- [11] 代正福,周正邦.中国野生桫椤科植物种类及其生境类型[J].贵州农业科学,2000,28(6):47-49.
DAI Z F, ZHOU Z B. Kinds and ecological type of wild Cyatheaceae ornamental plants in China[J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2000, 28(6): 47-49.
- [12] 程治英,张风雷.桫椤的快速繁殖与种质保存技术的研究[J].云南植物研究,1991,(2):181-188.
CHEN Z Y, ZHANG F L, LAN Q Y, et al. Study on the propagation and conservation of germplasm in *Alsophila spinulosa* [J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1991,(2): 181-188.
- [13] 莫新寿,刘瑞强.桫椤繁殖与移栽技术研究[J].广东林业科技,2004,20(1):20-23.
MO X. Studies on the propagation and transplanting technology of *Alsophila spinulosa* (Hook.) Tron[J]. *Forestry Science and Technology of Guangdong Province*, 2004, 20(1): 20-23.
- [14] 张祖荣,张绍彬.珍稀濒危黑桫椤的孢子繁殖技术初探[J].北方园艺,2010,(7):187-190.
ZHANG Z R, ZHANG S B. Exploring on spore breeding techniques of rare medicining using and decorative gymnosphaeras in severe danger[J]. *Northern Horticulture*, 2010, (7): 187-190.
- [15] 刘后鑫.桫椤科植物叶形态结构特征及其分类学意义[D].山西临汾:山西师范大学,2016.
- [16] 徐德静,王鹏鹏,何跃军,等.黔北丹霞地貌桫椤群落优势种群生态位研究[J].植物研究,2014,34(5):612-618.
XU D J, WANG P P, HE Y J, et al. Niche characteristics of dominant plant populations of *Alsophila spinulosa* community of Danxia landform in north Guizhou[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2014, 34(5): 612-618.
- [17] 祝正银.峨眉珍稀濒危植物[J].植物杂志,1988,(5):6-8.
ZHU Z Y. Rare and endangered plants in Mount Emei. [J]. *Life World*, 1988, (5): 6-8.
- [18] 刘开发.峨眉山气候研究[J].西南科技大学学报(哲学社会科学版),1992,(3):44-48.
LIU K F. A Study on climate in Mount Emei [J]. *Journal*

- of Southwest University of Science and Technology (Philosophy and Social Science Edition), 1992, (3): 44-48.
- [19] 周崇军. 赤水桫椤保护区桫椤种群特征[J]. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2005, 23(2): 10-14.
- ZHOU C J. The research on characteristics of *Alsophila spinulosa* population in Chishui [J]. *Journal of Guizhou Normal University* (Natural Sciences), 2005, 23(2): 10-14.
- [20] 宋萍, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物桫椤种群生命过程及谱分析[J]. 应用生态学报, 2008, 19(12): 2 577-2 582.
- SONG P, HONG W, WU C Z, et al. Population life process and spectral analysis of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(12): 2 577-2 582.
- [21] BITTNER J, BRECKLE S W. The growth rate and age of tree fern trunks in relation to habitats[J]. *American Fern Journal*, 1995, 85(2): 37.
- [22] SCHMITT J L, WINDISCH P G. Caudex growth and phenology of *Cyathea atrovirens* (Langsd. & Fisch.) Domin (Cyatheaceae) in secondary forest, southern Brazil[J]. *Revista Brasileira de Biologia*, 2012, 72(2): 397-405.
- [23] 周云娟. 四川荣县金花乡桫椤自然保护区桫椤(*Alsophila spinulosa*)种群结构与动态分析[D]. 四川雅安: 四川农业大学, 2011.
- [24] 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, (2): 104-107.
- CHEN X D. A study on the method of quantitative analysis for plant population and community structural dynamics [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, (2): 104-107.
- [25] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992.
- [26] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. *The Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1029.
- [27] 孙儒泳, 李博, 诸葛阳, 等. 普通生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1997.
- [28] 杨凤翔, 王顺庆. 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.
- YANG F X, WANG S Q. The theory of survival analysis and its application to life table[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, 11(2): 153-158.
- [29] 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 populations of the endangered species *Disanthus cercidifolius* var. *longipes* [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(2): 252-257.
- [30] 申仕康, 马海英, 王跃华, 等. 濒危植物猪血木(*Euryodendron excelsum* H. T. Chang)自然种群结构及动态[J]. 生态学报, 2008, 28(5): 2 404-2 412.
- SHEN S K, MA H Y, WANG Y H, et al. The structure and dynamics of natural population of the endangered plant *Euryodendron excelsum* H. T. Chang [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 2 404-2 412.
- [31] 韩路, 王海珍, 周正立, 等. 塔里木河上、中游胡杨种群结构与统计分析[J]. 生态学报, 2007, 27(4): 1 315-1 322.
- HAN L, WANG H Z, ZHOU Z L, et al. Population structure and demography of *Populus euphratica* in upper and middle reaches of Tarim River [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4): 1 315-1 322.
- [32] 金慧, 赵莹, 尹航, 等. 长白山濒危植物牛皮杜鹃(*Rhododendron chrysanthum*)种群数量特征与动态分析[J]. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3 123-3 130.
- JIN H, ZHAO Y, YIN H, et al. Quantitative characteristics and dynamic analysis of the endangered species *Rhododendron chrysanthum* population in Changbai Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(11): 3 123-3 130.
- [33] 杜红红. 光照、温度和pH值对4种桫椤科植物孢子萌发及早期配子体发育的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- [34] 王紫娟, 张武, 蔡菲菲. 不同培养基培养对白桫椤孢子萌发及其配子体生长发育的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2016, 31(5): 839-843.
- WANG Z J, ZHANG W, CAI F F. Effects of four different media on spore germination and gametophyte development of *sphaeropteris brunonianiana* [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University* (Natural Science), 2016, 31(5): 839-843.
- [35] 于倩, 谢宗强, 熊高明, 等. 神农架巴山冷杉(*Abies fargesii*)林群落特征及其优势种群结构[J]. 生态学报, 2008, 28(5): 1 931-1 941.
- YU Q, XIE Z Q, XIONG G M, et al. Community characteristics and population structure of dominant species of *Abies fargesii* forests in Shennongjia National Nature Reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 1 931-1 941.
- [36] 徐德静, 郭能彬, 王鹏鹏, 等. 习水自然保护区桫椤种群结构与分布格局研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, 36(11): 93-98.
- XU D J, GUO N B, WANG P P, et al. Structure and distribution pattern of *alsophila spinulosa* populations in Danxia landform in Xishui nature reserve [J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science), 2014, 36(11): 93-98.
- [37] 康诗瑶. 峨眉山市珍稀濒危植物优先保护研究[D]. 成都: 成都理工大学, 2016.
- [38] 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, (9): 1 512-1 520.
- ZHANG W H, ZU Y G, LIU G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, (9): 1 512-1 520.
- [39] 吴成贡, 蒋昌顺. 濒危植物保护生物学技术研究进展[J]. 华南热带农业大学学报, 2006, (3): 49-51.
- WU C G, JIANG C S. Research progress on techniques of conservation biology of endangered plants [J]. *Journal of South China University of Tropical Agriculture*, 2006, (3): 49-51.