

西南特有濒危植物大王杜鹃种群结构及动态特征

杨慧琴^{1,2}, 刘圆媛¹, 刘芳黎¹, 胡春相^{3,4}, 赵昌佑^{3,4}, 龙波^{1,2,4}, 申仕康^{1,2,4,5*}

(1 云南大学 生命科学学院, 昆明 650091; 2 云南大学 生态与环境学院, 昆明 650091; 3 云南轿子山国家级自然保护区管护局, 昆明 650000; 4 云南轿子山野外观测站, 昆明 650000; 5 云南省植物繁殖适应与进化生态学重点实验室, 昆明 650091)

摘要: 为了揭示高山杜鹃种群生存潜力和濒危原因, 以西南特有濒危植物大王杜鹃 (*Rhododendron rex* subsp. *rex*) 为研究对象, 通过对云南省轿子雪山和小百草岭 2 个大王杜鹃自然种群的野外植株胸径及数量的调查, 采用空间代替时间的方法建立大王杜鹃种群的径级结构、静态生命表并绘制种群存活曲线, 阐明其种群的结构特征, 利用种群数量动态预测和时间序列预测来分析种群未来的发展趋势。结果表明: (1) 云南轿子雪山和小百草岭两个样地大王杜鹃均表现出第 I ~ II 龄级个体不足的现象, 尽管两个样地内大王杜鹃种群仍表现为稳定型种群, 但其均对外界干扰具有很高的敏感性。(2) 大王杜鹃存活曲线在云南轿子雪山和小百草岭 2 个样地都趋于 Deevey- II 型, 个体平均生存能力的期望值均在幼年 (I 和 II 龄级) 个体中最大, 死亡率和消失率曲线的变化趋势基本一致。(3) 时间序列预测分析表明, 云南轿子雪山大王杜鹃种群在未来 2、4、6 年龄级后总体均呈下降趋势, 种群面临衰退危险; 小百草岭样地内, 大王杜鹃种群总体上呈增长趋势, 种群具有一定的恢复潜力。建议加强大王杜鹃自然种群生境的保护与管理从而维持其种群自然更新与发展的能力。

关键词: 大王杜鹃; 种群结构; 动态; 存活曲线; 保护策略

中图分类号: Q948.15⁺4

文献标志码: A

Population Structure and Dynamic Characteristics of an Endangered and Endemic Species *Rhododendron rex* subsp. *rex* in Southwest, China

YANG Huiqin^{1,2}, LIU Yuanhuan¹, LIU Fangli¹, HU Chunxiang^{3,4},
ZHAO Changyou^{3,4}, LONG Bo^{1,2,4}, SHEN Shikang^{1,2,4,5*}

(1 School of Life Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China; 2 School of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, China; 3 Jiaozi Mountain National Nature Reserve of Yunnan Province, Kunming 650000, China; 4 Jiaozi Mountain Field Observation Station of Yunnan Province, Kunming 650000, China; 5 Yunnan Key Laboratory of Plant Reproductive Adaptation and Evolutionary Ecology, Kunming 650000, China)

Abstract: In order to reveal the survival potential and endangered mechanism of alpine *Rhododendron* species, we conducted the studies of population structure and dynamics on two natural populations of *Rhododendron rex* subsp. *rex*, which is a rare and endangered plant that endemic to southwest of China, based on field survey. The age structure and static life tables of *R. rex* subsp. *rex* were established, and the survival, mortality and vanish curves were plotted to character the species' population structure. Meanwhile, the population dynamics were predicted by the results of a time sequence model and the quantitative

收稿日期: 2020-07-27; 修改稿收到日期: 2020-10-25

基金项目: 国家自然科学基金 (31560224, 31870529); 国家重点研发计划子课题 (2017YFC0505204); 国家科技基础调查专项 (2017FY100100); 云南省中青年学术与技术带头人后备人才项目 (2018HB0035); 云南大学青年英才培育项目

作者简介: 杨慧琴 (1995—), 女, 硕士研究生, 从事植物种质保护研究。E-mail: 2774141366@qq.com

* 通信作者: 申仕康, 博士, 教授, 硕士生导师, 从事植物种质保护与系统进化研究。E-mail: ssk168@ynu.edu.cn

dynamic index. The results indicated that: (1) the lack of the age class I ~ II was occurred in both Jiaozi snow Mountain (JM) and Xiaobaicaoling Mountain (XM) populations. Although the populations showed a stable type, both populations of *R. rex* subsp. *rex* were sensitive to external disturbance. (2) The population survival curves of JM and XM populations were trended to the Deevey-II type. The life expectancy of *R. rex* subsp. *rex* was the highest in size class I and II. The change trend of mortality curve is consistent with the vanish curve in each population. However, this change was different between the two natural populations of *R. rex* subsp. *rex*. (3) Time-sequences prediction analysis showed a decreasing trend in the number of individuals in JM population after 2, 4 and 6 years of age class in the future. However, the XM populations showed an increasing trend after 2, 4 and 6 years. Therefore, we suggest that the protection and management of wild habitat of *R. rex* subsp. *rex* populations should be strengthened to maintain its natural regeneration.

Key words: *Rhododendron rex* subsp. *rex*; population structure; dynamics; survival curve; conservation strategy

种群是个体、群落以及生态系统之间相互联系的纽带^[1-2]。种群最基本的特征是种群结构,其能够反映种群内不同龄级个体数量的分布和配置情况以及种群动态,同时也能够反映种群与环境之间的相互关系以及它在群落中的地位和作用^[3-4]。种群动态主要是研究种群数量在时间和空间上的变化特征^[2]。种群结构和动态是种群生态学研究的核心内容^[5],其对阐明种群的生存现状和更新策略,并进一步探究种群所在的群落结构特征与演替规律,以及生态系统的维持等有着重要的作用^[5-6]。种群的年龄结构、存活曲线、静态生命表和时间序列等是种群统计学的重要运用方法,不仅可以分析种群的生存现状,还可以分析种群结构经历的干扰情况、对环境条件的适应性以及预测未来的种群发展趋势,对保护和管理濒危植物具有重要的意义^[6-7]。目前,国内外学者已经对部分濒危植物开展了种群结构和动态的研究,并在此基础上提出了保护与管理策略。

杜鹃属(*Rhododendron* L.)是杜鹃花科(Ericaceae)中最大的属,广泛分布于欧洲、亚洲、北美洲,主产东亚和东南亚^[8],其中,中国西南地区是该属植物最重要的现代分布和演化中心^[9]。杜鹃花不仅是著名的木本高山花卉,在园林景观构建和园艺品种配置上具有重要的观赏价值和经济价值,同时,也是亚高山及高山森林植被的重要组成成分,在植物群落组成、物种共存以及生物多样性维持等方面具有重要价值^[9-10]。大王杜鹃(*Rhododendron rex* subsp. *rex*)是杜鹃花科杜鹃属常绿杜鹃亚属的多年生乔木,仅分布在云南东北部和四川西南部海拔2 300~3 300 m的高山森林之中^[8,11],为中国特有种,被列为国家二级重点保护野生植物^[12]。目前,国内一些学者已经对大王杜鹃的生物学特性^[10]、资

源分布以及保护遗传学^[12-13]等方面进行了研究。但以种群结构特征和数量动态为切入点的研究未见报道,而这正是物种保护和种群恢复的基础^[14]。鉴于此,本研究通过对云南轿子雪山和小百草岭两个样地内大王杜鹃种群的详细调查,开展其径级结构、生命表和种群存活曲线分析,并进行时间序列预测种群变化趋势,旨在探究:(1)大王杜鹃自然种群更新和维持是否存在“瓶颈”阶段?(2)目前生境条件下,大王杜鹃种群是否呈现衰退趋势?研究结果将揭示大王杜鹃的种群生存现状、种群结构特征及数量动态变化,从而为科学、合理地保护大王杜鹃种质资源提供依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区自然概况

云南轿子雪山国家级自然保护区位于云南省昆明市东川区与禄劝县交界处,其地貌特殊,山高谷深,海拔2 300~4 340 m,主峰雪岭海拔4 344.1 m,为滇中第一高峰,年降水量为800~1 100 mm,年平均温为0~13℃,区域冬春少雨、干湿季分明,其立体气候明显,垂直分布差异显著,属于高原季风气候类型^[15]。该自然保护区内植物资源丰富,目前记载有维管植物157科563属1 613种(亚种、变种)^[12]。野外实地调查发现,大王杜鹃群落主要分布在海拔2 400~2 650 m的硬叶常绿阔叶林中,主要伴生植物包括红棕杜鹃(*R. rubiginosum*)、黄背栎(*Quercus pannosa*)、云南勾儿茶(*Berchemia yunnanensis*)、滇西北小檗(*Berberis franchetiana*)和滇中绣线菊(*Spiraea schochiana*)等。大王杜鹃群落由于生态旅游开发,人为干扰强度大,不仅对幼苗和幼树造成直接的破坏,同时亦影响立地条件进

而影响种群的自然更新。

小百草岭地处云南滇中高原北部,属于云南高原亚地区和横断山南段亚地区的过渡带,海拔 1 200 ~ 3 647 m,垂直高差大,其亚热带和温带交融的山地立体气候孕育了丰富的物种资源,形成了山地垂直带上相对完整的植物类型,目前记载有维管植物 141 科 576 属 1 406 种^[16]。该保护区内拥有大量的杜鹃花资源,其中大王杜鹃主要生长于山腰的硬叶常绿阔叶林中,主要伴生植物有:穗序鹅掌柴(*Schefflera delavayi*)、露珠杜鹃(*R. irroratum*)、云南绣线梅(*Neillia serratisepala*)和双核枸骨(*Ilex dipyrena*)等,群落受人为干扰较少,但林下凋落物厚、林分密度以及郁闭度大。

1.2 研究方法

2017~2019 年期间,在全面勘察大王杜鹃分布的基础上,选择大王杜鹃集中分布的云南省轿子雪山和小百草岭两个种群样地为研究对象,用 GPS 全球定位仪对两个样地内大王杜鹃个体进行定位,根据实测距离对 GPS 的定位进行校正,于坐标纸上绘制(1 : 1000)投影图。根据生境斑块面积的大小,对云南省轿子雪山和小百草岭两个样地分别设置了 8 个和 12 个 20 m×20 m 的野外调查样方,并对样方内的大王杜鹃进行每木检尺(起测径阶>1 cm),记录其胸径和个体数等,同时记录样方内胸径小于 1 cm 的大王杜鹃幼苗数。

1.2.1 种群年龄结构划分 对于多年生濒危木本植物而言,较难获取其年龄的情况下,多数学者建议采用径级结构代替其年龄结构^[6]。对于种群大小结构立木的径级划分,不同的学者采用的标准有所差异,本研究主要是参考曲仲湘等^[17]对树木年龄级的划分标准,并结合大王杜鹃野外生长缓慢、小乔木的特性和已有文献对杜鹃属径级结构的划分^[18],将大王杜鹃种群划分为 7 个龄级:胸径(DBH)≤1 cm 为Ⅰ级(幼苗期)、1 cm<DBH≤3 cm 为Ⅱ级(幼树期)、3 cm<DBH≤7.5 cm 为Ⅲ级(小树期)、7.5 cm<DBH≤12.5 cm 为Ⅳ级(中年树)、12.5 cm<DBH≤17.5 cm 为Ⅴ级(中年树)、17.5 cm<DBH≤22.5 cm 为Ⅵ级(成年树)、DBH>22.5 cm 为Ⅶ级(老年树)。按照上述划分标准统计各个龄级内大王杜鹃的个体数量,以此进行种群结构特征、动态量化分析及静态生命表的构建。

1.2.2 种群年龄结构和动态分析 植物种群龄级动态反映种群对外界干扰的响应,常应用于濒危植物种群结构与动态的研究,并对其在外界干扰下的

种群管理具有重要的指导价值^[7,19]。按照大王杜鹃种群年龄结构划分标准绘制龄级结构图。采用陈晓德^[19]的量化分析方法对该物种的种群动态进行分析,并参照 Leak^[20]的划分理论确定其种群结构类型,具体计算公式如下:

①种群间龄级动态指数

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

②忽略外部干扰时,种群结构动态指数

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

③考虑外部干扰时,种群结构动态指数

$$V_{pi}' = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n \cdot V_n)}{K \cdot \min(S_1, S_2, S_3 \cdots, S_k) \cdot \sum_{n=1}^{k-1} S_n}$$

④种群对外界干扰所承担的风险概率

$$P_{极大} = \frac{1}{K \cdot \min(S_1, S_2, S_3 \cdots, S_k)}$$

上面①②③④式中, V_n 表示种群从 n 到 $n+1$ 龄级的个体数量变化动态指数; S_n 、 S_{n+1} 分别表示第 n 和第 $n+1$ 龄级个体的数量; K/k 表示种群大小数量级; $\max$ 、 $\min$ 分别表示取括号中 S_n 、 S_{n+1} 、 S_k 的最大值和最小值; V_{pi} 为整个种群结构的数量变化动态指数(不考虑外部干扰); V_{pi}' 为考虑外部干扰时整个种群结构的数量变化动态指数。当 V_n 、 V_{pi} 、 V_{pi}' 为正值时,表明种群个体数量呈增长趋势;当 V_n 、 V_{pi} 、 V_{pi}' 为 0 时,表明种群个体数量处于稳定的状态;当 V_n 、 V_{pi} 、 V_{pi}' 为负值时,表明种群个体数量呈衰退趋势^[21]。

1.2.3 静态生命表和存活曲线 静态生命表能够反映种群的死亡和存活过程,为分析种群动态提供基础数据^[22]。本研究在上述大王杜鹃年龄结构划分的基础上,参考目前已经报道的大树杜鹃(*Rhododendron protistum* var. *giganteum*)静态生命表编制方法^[18]建立大王杜鹃两个样地种群的静态生命表。存活曲线是反映种群个体在各年龄级存活状况的曲线^[21],本研究以年龄级为横坐标,标准化存活量的对数值 $\ln l_x$ 为纵坐标绘制存活曲线。为了检验种群的存活状况是符合 Deevey-Ⅱ型还是 DeeveyⅢ型,本研究采用 Hett 等^[23]提出的 2 种数学模型:指数函数 $N_x = N_0 e^{-bx}$ 和幂函数 $N_x = N_0 x^{-b}$ 对大王杜鹃种群存活曲线进行拟合。

1.2.4 种群数量动态的时间序列预测 本研究采用一次移动平均法^[24]对大王杜鹃两个样地种群的

年龄结构进行预测。具体计算的公式如下:

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

式中 n 表示需要预测的时间; t 为龄级; $M_t^{[1]}$ 为未来 n 年时 t 龄级的种群大小; X_k 为 k 龄级内个体数量。本研究对大王杜鹃在未来 2、4、6 年后种群各龄级的个体数量进行预测。数据处理采用 Excel 2007 和 SPSS 21(SPSS Inc. Chicago Illiong)软件。

2 结果与分析

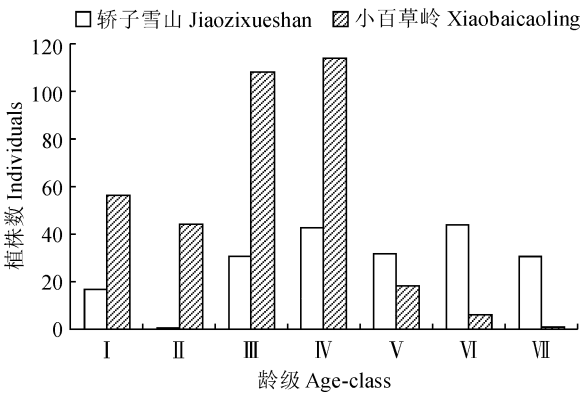
2.1 大王杜鹃种群龄级结构

植物种群年龄结构能够清晰地反映种群内个体对环境条件的适应性,并揭示其对生存现状与种群维持策略^[2,25]。本研究在云南轿子雪山和小百草岭调查到大王杜鹃个体数分别为 199 株和 347 株。大王杜鹃种群龄级结构分布表明,云南轿子雪山大王杜鹃种群第 I~II 龄级个体数仅占 9.05%,即大王杜鹃种群幼年个体严重不足(图 1),在小百草岭样地中,大王杜鹃种群同样存在幼年个体数量不足的情况(I~II 龄级个体数占比为 28.82%),植株个体数集中分布于小树和中年树阶段(III 和 IV 龄级个体数占比 63.98%),但仅有 5.26%的中年树(IV)向成年植株(VI)阶段转化。

种群动态量化分析结果(表 1)表明,云南轿子雪山大王杜鹃相邻龄级间的数量动态指数(V_n)随龄级的波动较大,其中 V_1 、 V_4 、 V_6 值均大于 0,而其他龄级的动态指数均小于 0;小百草岭样地大王杜鹃 V_2 、 V_3 小于 0,其他年龄级的动态指数均大于 0,故大王杜鹃在两个样地中均表现为“增长-衰退-增长-衰退”的波动结构动态关系。进一步分析大王杜鹃在两个样地内种群的数量变化动态指数 V_{pi} (不考虑外部干扰)和 V'_{pi} (考虑随机干扰),结果表明,两个样地的 V_{pi} 和 V'_{pi} 均大于 0,但随机干扰风险极大值 $P_{极大}$ 均为 0.14,即大王杜鹃在两个样地内种群仍表现为稳定型种群,但均对外界干扰具有很高的敏感性。

2.2 大王杜鹃种群静态生命表与存活曲线

静态生命表分析表明,大王杜鹃在云南轿子雪山和小百草岭两个样地中均表现出幼年个体数量缺少的现象,轿子雪山样地内大王杜鹃中年和成年植株均表现为稳定型特征,而小百草岭样地内大王杜鹃中年植株和成年植株的个体数减少,个体死亡率增加。两个样地中,大王杜鹃幼年个体(I 和 II 龄级)均表现出最高的生命期望值,并随着年龄增加而逐步降低(表 2),这与物种生物学特性相一致。存活曲线是对一定时期内种群个体存活状况的重要反映,也是衡量种群类型的基本参数,按照 Deevey 的划分其可分为 3 种类型,即 Deevey-I (曲线凸型):表示幼龄个体存活率高,老年个体的死亡率高,在接近生理寿命前仅有少量死亡个体;Deevey-II (曲线对



DBH. 胸径; I~Ⅶ. 龄级; I. DBH ≤1 cm(幼苗期); II. 1 cm<DBH≤3 cm(幼树期); III. 3 cm<DBH≤7.5 cm(小树期); IV. 7.5<DBH≤12.5 cm(中年树); V. 12.5 cm<DBH≤17.5 cm(中年树); VI. 17.5 cm<DBH≤22.5 cm(成年树); Ⅶ. DBH>22.5 cm(老年树)。下同

图 1 大王杜鹃种群的年龄结构

DBH. Diameter of a tree trunk taken at 1.3 metres above the ground; I - Ⅶ. Age-class; I. DBH ≤1 cm (Seedling stage); II. 1 cm<DBH≤3 cm (Sapling stage); III. 3 cm<DBH≤7.5 cm (Young tree period); IV. 7.5<DBH≤12.5 cm (Middle-age tree); V. 12.5 cm<DBH≤17.5 cm (Middle-age tree); VI. 17.5 cm<DBH≤22.5 cm (full-grown tree); Ⅶ. DBH>22.5 cm (Old Age tree). The same as below

Fig.1 Age structure of *R. rex* subsp. *rex* populations

表 1 大王杜鹃种群相邻龄级间个体数量动态量值、动态指数和干扰的敏感性指数

Table 1 The dynamic values (V_n), dynamic index (V_{pi}) and disturbance sensitive index (P) of *R. rex* subsp. *rex* populations/%

样地 Location	V_1	V_2	V_3	V_4	V_5	V_6	V_{pi}	V'_{pi}	P
轿子雪山 Jiaozi xueshan	36.36	-68.18	-27.27	25.00	-27.27	29.55	6.06	0.87	0.14
小百草岭 Xiaobaicaoling	10.53	-56.14	-5.26	84.21	10.53	4.39	21.18	3.03	0.14

角线型);表示各龄级具有相近的死亡率;Deevey-Ⅲ(曲线凹型);表示幼体的死亡率高,后期的死亡率低而稳定^[18,26]。云南轿子雪山大王杜鹃种群的存活曲线整体表现为“下降-上升-平稳”的动态变化趋势,通过对种群存活曲线的模型拟合分别得到其指数函数和幂函数的方程(表 3),两种模型的拟合结果均未达显著水平,但其指数函数的 R^2 大于幂函数的 R^2 ;而小百草岭样地大王杜鹃种群的存活曲线整体表现为“下降-上升-下降”的动态变化趋势,对其存活曲线进行模型拟合得到的指数函数的 R^2 值亦大于幂函数的 R^2 值,因此,云南轿子雪山和小百草岭两个样地大王杜鹃种群的存活曲线均趋近于 Deevey-Ⅱ 型(图 2)。

种群的死亡率曲线和消失率曲线可以反映种群的动态变化过程^[6]。随龄级增加,云南轿子雪山和小百草岭两个样地内大王杜鹃种群死亡率和消失率曲线存在差异(图 3),但在同一样地内大王杜鹃种群死亡率和消失率的变化趋势基本一致。云南轿子雪山大王杜鹃种群在幼苗期(Ⅰ龄级)死亡率和消失率最高,在第Ⅱ龄级时降至最低,随后从第Ⅲ龄级开始

趋于平稳发展且死亡率依然很高,这与存活曲线结果是一致的。小百草岭样地内大王杜鹃种群死亡率和消失率的波动频繁,分别在第Ⅱ、Ⅳ龄级出现死亡最低峰和最高峰,其中出现最低峰的原因可能是由于Ⅰ龄级其受环境强烈筛选,使得存活下来的幼苗具有很强的生存能力,能够顺利地过渡到幼树阶段;而出现最高峰的原因可能是小树向中树过渡的过程

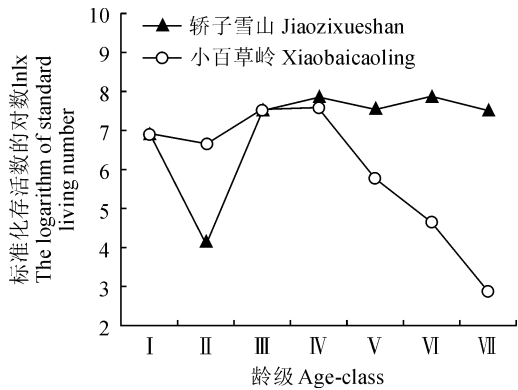


图 2 大王杜鹃种群标准存活曲线
Fig.2 Standard survival curves of *R. rex* subsp. *rex* populations

表 2 大王杜鹃种群静态生命表
Table 2 The static life table of *R. rex* subsp. *rex* populations

样地 Location	龄级 Age-class	胸径 Diameter/cm	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	K_x	e_x	$\ln l_x$
轿子雪山 Jiaozixueshan	I	≤1	17	1 000.00	941.18	0.94	529.41	11 705.88	2.83	11.71	6.91
	II	1~3	1	58.82	-1 764.71	-30.00	941.18	11 176.47	-3.43	190.00	4.07
	III	3~7.5	31	1 823.53	-705.88	-0.39	2 176.47	1 0235.29	-0.33	5.61	7.51
	IV	7.5~12.5	43	2 529.41	647.06	0.26	2 205.88	8 058.82	0.30	3.19	7.84
	V	12.5~17.5	32	1 882.35	-705.88	-0.38	2 235.29	5 852.94	-0.32	3.11	7.54
	VI	17.5~22.5	44	2 588.24	764.71	0.30	2 205.88	3 617.65	0.35	1.40	7.86
	VII	>22.5	31	1 823.53	~	~	1 411.76	1 411.76	0.60	0.77	7.51
小百草岭 Xiaobaicaoling	I	≤1	56	1 000.00	214.29	0.21	892.86	5 696.43	0.24	5.70	6.91
	II	1~3	44	785.71	-1 142.86	-1.45	1 357.14	4 803.57	-0.90	6.11	6.67
	III	3~7.5	108	1 928.57	-107.14	-0.06	1 982.14	3 446.43	-0.05	1.79	7.56
	IV	7.5~12.5	114	2 035.71	1 714.29	0.84	1 178.57	1 464.29	1.85	0.72	7.62
	V	12.5~17.5	18	321.43	214.29	0.67	214.29	285.71	1.10	0.89	5.77
	VI	17.5~22.5	6	107.14	89.29	0.83	62.50	71.43	1.79	0.67	4.67
	VII	>22.5	1	17.86	~	~	8.93	8.93	2.88	0.50	2.88

注: a_x . 在 x 年龄级内出现的个体数; l_x . 在 x 年龄级开始时标准化存活的个体数(一般标准化为 1000); $d_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x . 从 x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间隔期内标准化死亡数, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x . 从 x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间隔期内死亡率, $q_x = d_x/l_x$; L_x . 从 x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间隔期内还存活的个体数, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x . 从 x 年龄级到超过 x 年龄级的个体总数, $T_x = \sum L_x$; e_x . 进入 x 年龄级个体的寿命期望值, $e_x = T_x/l_x$; $\ln l_x$. 标准化存活数的自然对数值, K_x . 各年龄组的致死力(损失度), $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$

Note: a_x . Number of alive organisms at age x ; l_x . Proportion organisms surviving from the beginning of the life table to age x , $l_x = a_x/a_0 \times 1000$; d_x . Number of dead organisms from age x to $x+1$, $d_x = l_x - l_{x+1}$; q_x . Mortality rate from age x to $x+1$, $q_x = d_x/l_x$; L_x . Number of survivors from age x to $x+1$, $L_x = (l_x + l_{x+1})/2$; T_x : Total number of alive organisms from age x to $x+1$, $T_x = \sum L_x$; e_x . Life expectancy at age x , $e_x = T_x/l_x$; $\ln l_x$: The natural logarithm of l_x ; K_x : Age-specific mortality, $K_x = \ln l_x - \ln l_{x+1}$

中,随着大王杜鹃径级的增加,种内或种间对光照、水分、生长空间等资源的需求加剧,导致大量个体死亡;而 K_x 在第Ⅶ级为最大值,表明植株个体接近其生理衰老而形成死亡高峰。

2.3 大王杜鹃种群时间序列预测分析

根据轿子雪山和小百草岭大王杜鹃种群各龄级统计数据,按照一次移动平均法预测各径级在未来2、4、6个龄级后种群数量动态变化趋势(图4)。结果表明:轿子雪山样地内的大王杜鹃种群个体数在未来2、4、6年后总体均呈下降趋势,其中在Ⅲ、Ⅳ、

Ⅵ龄级种群个体数均减少,Ⅶ龄级个体数增加,这表明该样地内的大王杜鹃种群低龄级个体数量不足,中龄级个体数少,大龄级个体数多,种群将面临着衰退的风险。在小百草岭样地内,大王杜鹃种群个体数在未来2、4、6年后总体均呈增长趋势,其中在Ⅴ~Ⅶ龄级种群个体数均增加,Ⅲ~Ⅳ龄级个体数减少,种群表现出主要以大树、老树占主导地位,整个大王杜鹃种群向高龄级个体集中,因此推断该样地内大王杜鹃在现有生境不受破坏的情况下,能够保持种群数量和发展动态的相对稳定。

表 3 大王杜鹃种群存活曲线的检验模型

Table 3 Test models of survival curves of *R. rex* subsp. *rex* population

种群 Population	曲线方程 Curve function	决定系数(R^2) Coefficient determination	$F_{(1, 5)}$	P
轿子雪山 Jiaozixueshan	$N_x=5.506e^{0.056x}$	0.263	1.789	0.239
	$N_x=5.651x^{0.163}$	0.223	1.434	0.285
小百草岭 Xiaobaicaoling	$N_x=9.617e^{-0.129x}$	0.636	8.735	0.032
	$N_x=8.509x^{-0.323}$	0.401	3.346	0.127

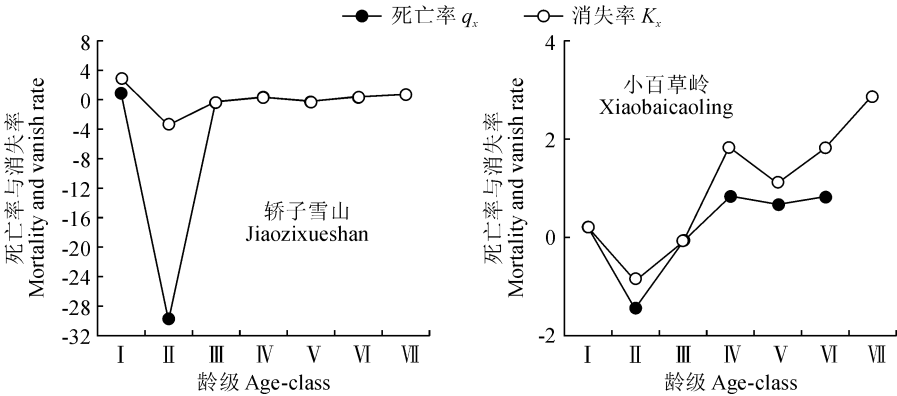


图 3 不同样地大王杜鹃种群死亡率和消失率曲线

Fig. 3 Mortality and vanish rate curves of *R. rex* subsp. *rex*

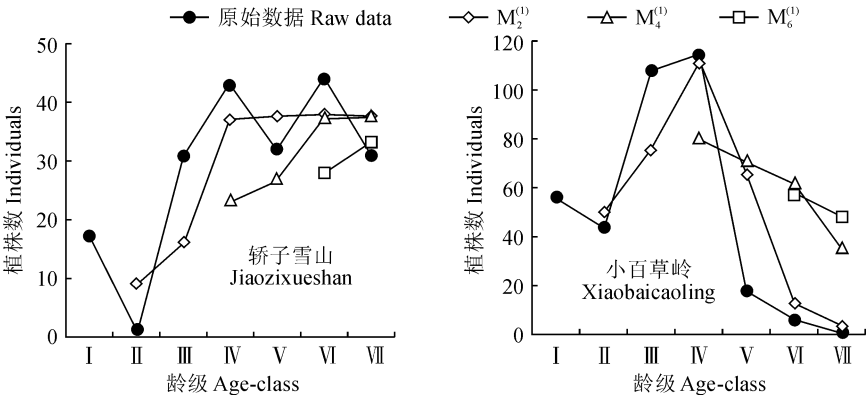


图 4 大王杜鹃种群数量动态的时间序列分析

Fig. 4 The time sequence analysis in the quantitative dynamics of *R. rex* subsp. *rex* populations

3 讨 论

3.1 大王杜鹃种群结构特征

植物种群结构是植物对环境条件适应性的体现之一,能够反映种群内部个体生长发育的过程,其数量动态可以反映种群不同阶段个体的组配情况,揭示种群的生存现状以及更新策略^[6,27]。本研究表明,轿子雪山样地内Ⅰ龄级的大王杜鹃幼苗个体数较少,仅有17株,Ⅱ龄级的个体数仅为1株,结合静态生命表分析发现,该样地内大王杜鹃种群在第Ⅰ、Ⅱ龄级个体生命期望寿命高,但实际存活量较少,推断大王杜鹃种群在Ⅰ、Ⅱ龄级受到了强烈的环境筛选作用,对环境适应能力较强,其存活下来的个体生存能力大大提高,这一特点与牛皮杜鹃(*R. chrysanthum*)^[28]等的研究结果相似。小百草岭样地内大王杜鹃种群Ⅰ~Ⅱ龄级个体占总数的28.82%,Ⅲ~Ⅳ龄级个体占总数的63.98%,而Ⅴ~Ⅶ龄级个体占总数的2.02%,种群年龄结构呈两头小中间大的纺锤型结构,即大王杜鹃种群在该样地内表现为稳定型结构,这与姜顺邦等^[29]对黔中杜鹃(*R. feddei*)种群结构及其动态分析的研究结果相似,也与该样地内大王杜鹃的数量动态指数所反映出的种群结构一致。张文辉等^[27]认为自然条件下,从种子到幼苗的转化是物种濒危的关键问题,没有足够的幼苗数量,种群便难以维持。杜鹃属植物种子自然更新对生境条件要求极其严格,立地条件常常影响着该属植物种子萌发及幼苗的更新^[30-31]。野外实地调查发现,轿子雪山样地人为干扰较大,这在一定程度上会对幼苗和幼树造成直接的破坏,同时也影响大王杜鹃生存的立地条件从而影响着种群的更新。相对于轿子雪山,小百草岭样地内人为干扰较少,样地内凋落物较厚、林分密度以及郁闭度较大,这可能会使大王杜鹃种子难以接触土壤、光照不足以及营养物质供应不足等影响无法萌发而向幼苗、幼树转化,这与刘芳黎等^[32]对极小种群野生植物大树杜鹃的研究结果相似。幼苗和幼树阶段是森林植物更新最重要和最敏感的阶段^[33-34]。有学者对珍稀濒危植物的濒危原因进行分析表明,幼苗和幼树不足是导致种群衰退或种群内局部龄级呈衰退现象的原因之一^[21, 35],因此,大王杜鹃两个样地内种群动态指数波动较大以及存活曲线不稳定的主要原因可能是幼龄个体的缺乏。

3.2 大王杜鹃的种群动态变化趋势

存活曲线能够直观地反映种群的现实状况,揭

示种群与环境之间的适应机制^[36]。本研究发现,大王杜鹃种群的存活曲线在两个样地内均趋于Deevey-Ⅱ型,幼苗阶段高死亡率可能是导致该种群濒危的关键原因,这与贵州特有植物黔中杜鹃^[29]相似。根据野外调查发现大王杜鹃成年植株结实量大、种子小,样地内有幼苗的地方比较集中,这可能是在风与重力作用下,种子散布距离较近,使得种子萌发后形成聚集分布而导致幼苗面临着种内竞争、抗逆性适应以及环境筛选的强烈作用,因为有限的空间和资源是种群更新的主要限制因子^[37]。苏应雄^[12]研究发现大王杜鹃成熟的种子在适宜条件下萌发率较高,其在自然条件下萌发的关键影响因素是光照。在本研究中,两个大王杜鹃样地内的林下枯枝落叶厚、相对郁闭的环境往往难以满足种子萌发所需的光照条件,因此推断大王杜鹃种子自然条件下萌发率过低、幼苗竞争力弱以及立地条件等综合因素是造成大王杜鹃幼树个体数量过低,种群难以更新和发展的主要原因。

静态生命表和时间序列分析表明,云南轿子雪山样地内大王杜鹃幼龄个体少、死亡率高,中、成龄个体数稳定,但在未来2、4、6年后种群总体均呈下降趋势,表明该样地内种群面临衰退,幼苗难以适应生境条件而无法顺利通过环境筛选转化为幼树进入大王杜鹃种群的更替层是其主要障碍;小百草岭样地内大王杜鹃虽然幼苗死亡率高,但小树、中树个体数量丰富,并且在未来2、4、6年后种群总体均呈增长趋势,表明该样地内种群结构稳定,短期内不会出现毁灭性的衰退,仍能保持稳定的种群结构,这与高黎贡山国家级自然保护区内的大树杜鹃^[18]的研究结果一致。大王杜鹃种群死亡率和消失率曲线分析表明,同一样地内大王杜鹃种群死亡率和消失率的变化趋势基本一致,不同样地则存在差异,这与濒危树种峨眉含笑(*Michelia wilsonii*)的研究结果一致^[25]。在轿子雪山样地内,大王杜鹃在幼苗期死亡率和消失率最高至幼树期降至最低,突破幼树阶段(第Ⅱ龄级)后从第Ⅲ龄级开始基本趋于稳定,但种群由于缺乏幼树更新,抗外界干扰能力一般。而小百草岭样地内,大王杜鹃在中树阶段死亡率最高,其原因可能主要与群落内种间或种内竞争相关。

3.3 大王杜鹃种群的保护建议

整体来说,目前大王杜鹃在轿子雪山和小百草岭两样地中幼苗的个体数量均缺乏。尽管该种群中年植株相对充足,年龄结构完整,种群存活曲线趋近于Deevey-Ⅱ型,但从种群动态来看,幼苗及幼树的

缺乏会严重制约着该种群的自然更新和发展,最终导致种群逐渐走向衰退。针对大王杜鹃幼苗、幼树缺乏的问题,建议适当进行人工干预,可以对林层或林下灌木进行疏枝管理,同时适当清除林下枯枝落叶,促进种子的萌发及幼苗向幼树的转换。虽然轿子雪山和小百草岭处于保护区内,但是目前云南轿

子山保护区旅游开发较为严重,生境干扰相对严重,建议加强对大王杜鹃分布生境及群落的管理力度。此外,针对大王杜鹃的生物学特性,可以通过人工辅助育种的手段,在原生境或相似生境进行人工种群的恢复以增加种群的数量,改善种群的结构配置,促进种群的恢复,最终实现种群健康发展的目标。

参考文献:

[1] HARPER J L. Population Biology of Plant[M]. London: Academic Press, 1977.

[2] 孙儒泳,李庆芬,牛翠娟,等. 基础生态学[M]. 北京:高等教育出版社,2002.

[3] 江 波,周先容,尚 进,等. 中国特有植物巴山榧树的种群结构与动态[J]. 生态学报,2018, **38**(3): 1 016-1 027.

JIANG B, ZHOU X R, SHANG J, *et al.* Population structure and dynamics of *Torreya fargesii* Franch., a plant endemic to China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(3): 1 016-1 027.

[4] 李先琨,苏宗明,向悟生,等. 濒危植物元宝山冷杉种群结构与分布格局[J]. 生态学报,2002, **22**(12): 2 246-2 253.

LI X K, SU Z M, XIANG W S, *et al.* Study on the structure and spatial pattern of the endangered plant population of *Abies yuanbaoshanensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(12): 2 246-2 253.

[5] 王 飞,霍怀成,赵 阳,等. 甘南高山林线岷江冷杉-杜鹃种群结构与动态[J]. 植物研究,2019, **39**(5): 664-672.

WANG F, HUO H C, ZHAO Y, *et al.* Population structure and dynamics of original *Abies faxoniana* Rehd—*Rhododendron simsii* Planch in high-mountain timberline of southern Gansu Province[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, **39**(5): 664-672.

[6] 何 斌,李 青,陈群利,等. 黔西北岩溶区华山松(*Pinus armandii*)种群结构及动态特征[J]. 生态与农村环境学报,2020, **36**(6): 788-795.

HE B, LI Q, CHEN Q L, *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Pinus armandii* population in karst region, northwest of Guizhou Province[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2020, **36**(6): 788-795.

[7] 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.

[8] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第 57 卷)[M]. 北京:科学出版社,1999.

[9] SHEN S K, WU F Q, YANG S, *et al.* Seed germination and seedling emergence in the extremely endangered species *Rho-*

dodendron protistum var. *giganteum*—the world’s largest *Rhododendron*[J]. *Flora*, 2015, 216: 65-70.

[10] 张 越,申仕康,张新军,等. 云南 10 种杜鹃属植物的叶片覆被物特征及其系统学意义[J]. 西北植物学报,2016, **36**(11): 2 198-2 206.

ZHANG Y, SHEN S K, ZHANG X J, *et al.* Leaf abxial surface scale and indumentum characteristics and their systematic significance of 10 *Rhododendron* species in Yunnan Province[J]. *Acta Bot Boreali. -Occident Sinica*, 2016, **36**(11): 2 198-2 206.

[11] 方明渊. 中国杜鹃花属的修订(一)[J]. 植物研究,1992, **12**(3): 213-222.

FANG M Y. A revision of *Rhododendron* in China(I)[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1992, **12**(3): 213-222.

[12] 苏应雄. 云南轿子山大王杜鹃的种子生理及遗传多样性研究[D]. 昆明:云南大学,2017.

[13] ZHANG X, LIU Y H, WANG Y H, *et al.* Genetic diversity and population structure of *Rhododendron rex* Subsp. *rex* inferred from microsatellite markers and chloroplast DNA sequences[J]. *Plants*, 2020, **9**(3): 338.

[14] 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 euphraticu* in upper and middle reaches of Tarm River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(4): 1 315-1 322.

[15] 苏 骅,王 平,徐 强. 滇中轿子山地区地貌结构与特征研究[J]. 云南地理环境研究,2013, **25**(3): 19-23.

SU H, WANG P, XU Q. Landform system structures and characteristics of the Jiaozi Mountain areas in central Yunnan Province[J]. *Yunnan Geographic Environment Research*, 2013, **25**(3): 19-23.

[16] 王利松,孔冬瑞,马海英,等. 滇中小百草岭种子植物区系的初步研究[J]. 云南植物研究,2005, **27**(2): 125-133.

WANG L S, KONG D R, MA H Y, *et al.* A preliminary study on floristics of spermatophyte from Mt. Xiaobaicaoling, central Yunnan, China[J]. *Acta Botanica Yunmanica*, 2005, **27**(2): 125-133.

[17] 曲仲湘,吴玉树,王煊校,等. 植物生态学(第 2 版)[M]. 北京:高等教育出版社,1993.

[18] 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,2015.

[19] 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.

[20] LEAK W B. Age distribution in virgin red spruce and northern hardwoods[J]. *Ecology*, 1975, **56**(6): 1 451-1 454.

[21] 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): 2 471-2 480.
JIANG Z M, HE Z S, SU H, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2 471-2 480.

[22] 许 恒. 梓叶槭种群特征研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.

[23] 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.

[24] 谢衷洁. 时间序列分析[M]. 北京: 北京大学出版社, 1990: 85-90.

[25] 秦爱丽, 马凡强, 许格希, 等. 珍惜濒危树种峨眉含笑种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2020, **40**(13): 4 445-4 454.
QIN A L, MA F Q, XU G X, *et al.* Population structure and dynamic characteristics of a rare and endangered tree species *Michelia wilsonii* Finet et Gagn[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(13): 4 445-4 454.

[26] DEEVEY E S J R. Life tables for natural populations of animals[J]. *The Quarterly Review of Biology*, 1947, **22**(4): 283-314.

[27] BEGON M, MORTOMER M. Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants[M]. London, UK: Blackwell Science Ltd, 1981: 55-59.

[28] 金 慧, 赵莹航, 秦立武. 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 H, QIN L W, *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.

[29] 姜顺邦, 袁丛军, 余德会, 等. 贵州特有植物黔中杜鹃种群结构及其动态分析[J]. 浙江林业科技, 2020, **40**(4): 1-9.
JIANG S B, YUAN C J, YU D H, *et al.* Population structure and dynamics of *Rhododendron feddei*[J]. *J Zhejiang For Sci Technol*, 2020, **40**(4): 1-9.

[30] MAO AA, KALIAMOORTHY S, RANYAPHI RA, *et al.* In vitro micropropagation of three rare, endangered, and endemic *Rhododendron* species of Northeast India[J]. *In Vitro Cellular & Development Biology-Plant*, 2010, **47**(6): 467-681.

[31] EECKHAUT T, JANSSENS K, DE KEYSER E, *et al.* Micropropagation of *Rhododendron* [M]//Protocols for in vitro Propagation of Ornamental Plants, methods in Molecular Biology (Methods and Protocols), Humana press, 2010, 589: 141-152.

[32] 刘芳黎, 张 越, 吴富勤, 等. 自毒和森林凋落物化感作用对极小种群野生植物大树杜鹃种子萌发的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(6): 1 189-1 195.
LIU F L, ZHANG Y, WU F Q, *et al.* Effect of autotoxicity and litter allelopathy on seed germination of *Rhododendron protistum* var. *giganteum*, a plant species with extremely small population in China[J]. *Acta Bot Boreali. -Occident Sinica*, 2017, **37**(6): 1 189-1 195.

[33] 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): 1 512-1 520.
ZHANG J, SHANGGUAN T L, DUAN Y H, *et al.* Age structure and dynamics of *Quercus wutaishanica* population in Lingkong Mountain of Shanxi Province, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(11): 1 512-1 520.

[34] SILVERTOWN J W. Introduction to Plant Population of Ecology[M]. London: Longman Group United Kingdom, 1982.

[35] 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.

[36] 赵 阳, 齐 瑞, 焦 健, 等. 尕海-则盆地区紫果云杉种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2018, **38**(20): 7 447-7 457.
ZHAO Y, QI R, JIAO J, *et al.* The population structure and dynamic characteristics of *Picea purpurea* at the Gahai-zecha area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(20): 7 447-7 457.

[37] 项小燕, 吴甘霖, 段仁燕, 等. 大别山五针松种群结构及动态研究[J]. 长江流域资源与环境, 2016, **25**(1): 55-62.
XIANG X Y, WU G L, DUAN R Y, *et al.* Studies on population structure and dynamics of *Pinus dabeshanensis* [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2016, **25**(1): 55-62.

(编辑: 潘新社)