



引用格式:包崇寅,孙永玉,李敏敏,等.不同生境濒危植物龙棕种群结构及其动态特征[J].西北植物学报,2024,44(3): 0479-0490. [BAO C Y, SUN Y Y, LI M M, et al. Population structure and dynamic characteristics of the endangered plant *Trachycarpus nanus* in different habitats[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024,44(3): 0479-0490.] DOI:10.7606/j.issn. 1000-4025. 20230561

不同生境濒危植物龙棕种群 结构及其动态特征

包崇寅¹,孙永玉²,李敏敏³,邢洪铭¹,戚建华^{1*}

(1 西南林业大学 林学院,昆明 650224;2 中国林业科学研究院 高原林业研究所,昆明 650224;3 云南省林业调查规划院,昆明 650051)

摘要 【目的】分析不同生境下龙棕种群结构及动态特征,探究其主要影响因素,为该区龙棕种群的保护、恢复和更新提供基础的理论依据。【方法】通过对楚雄州大尖山自然保护区内3种不同生境(阔叶林、针阔混交林、灌丛)龙棕种群调查,编制龙棕种群的静态生命表和绘制其存活曲线和生存分析函数曲线,并利用时间序列模型对种群的数量动态做出相应的预测,以深入了解不同生境下龙棕种群结构及动态特征。【结果】(1)在3种生境中龙棕种群均处于衰退状态,对外界干扰较为灵敏,存活曲线呈现Deevey-Ⅲ型,龙棕个体在幼苗阶段出现大量死亡。(2)3种不同生境下龙棕种群都分布不均,呈聚集分布,说明龙棕种子传播以母株为中心扩散。【结论】从种群密度大小上来看,阔叶林中的龙棕种群密度最大,其次是针阔混交林,最小的是灌丛。结合对种群年龄结构的研究,进一步证明水分条件较好的阔叶林和针阔混交林更有利于龙棕种群的生存。

关键词 龙棕;种群结构;静态生命表;生存分析;时间序列预测

中图分类号 Q948 文献标志码 A

Population structure and dynamic characteristics of the endangered plant *Trachycarpus nanus* in different habitats

BAO Chongyin¹, SUN Yongyu², LI Minmin³, XING Hongming¹, QI Jianhua^{1*}

(1 College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Institute of Plateau Forestry, Chinese Academy of Forestry, Kunming 650224, China; 3 Yunnan Forestry Survey and Planning Institute, Kunming 650051, China)

Abstract 【Objective】The authors analyzed the population structure and dynamic characteristics in different habitats and explored the main influential factors, so as to provide basis for the protection, restoration, and renewal of the population in this area. 【Methods】In order to understand the population structure and dynamic characteristics in different habitats, the static life table, survival curve, and survival analysis function curve of the population were drawn by investigating the population of the *Trachycarpus nanus* in three different habitats (broad-leaved forest, mixed forest, and thicke) in Dajianshan Nature Reserve of Chuxiong. Population dynamics were predicted by using the time series model. 【Results】(1) In the three habitats, the population was in a declining state, and was sensitive to external interference. The survival curve was Deevey-Ⅲ type, and a large number of individuals died in the seedling stage. (2) In the three habitats, the distribution of *T. nanus* population was uneven and clustered, indicating that seed spreading

收稿日期:2023-08-30;修改稿收到日期:2023-12-05

基金项目:国家自然科学基金地区科学基金项目(31760440);西南林业大学博士启动基金项目

作者简介:包崇寅(1996—),男,硕士研究生,主要从事植物多样性保护与利用研究。E-mail:1179937359@qq.com

*通信作者:戚建华,博士,副教授,主要从事植物生理生态、植物资源保护与利用研究。E-mail:jhqi1997@163.com

of the *T. nanus* was centered around the mother plant. [Conclusion] The population density of *T. nanus* was the highest in the broad-leaved forest, followed by the mixed forest, and the smallest was shrub. Combined with the study on the population age structure, it was further proved that the broad-leaved forest and the mixed forest with better water conditions were more conducive to the survival of the population.

Key words *Trachycarpus nanus*; population structure; static life table; survival analysis; time series prediction

植物种群的结构特点和时空变化趋势是植物生态学研究的核心问题之一^[1]。种群结构主要包括径级结构、年龄结构和高度结构等,以种群结构为基础研究种群的动态特征,可以揭示种群大小和个体数量的分布现状,又能反映种群在未来的发展及演变趋势^[2]。通过静态生命表和生存分析展现种群的结构现状和发展规律,同时结合种群动态数量化方法和时间序列分析反映现存种群受干扰情况,并对其未来的发展趋势进行预测^[3],有利于揭示种群生物学特性与生境之间的关系,对濒危物种的保护和恢复具有重要的理论指导意义。龙棕(*Trachycarpus nanus*)为棕榈科(Palmae)棕榈属(*Trachycarpus*)常绿灌木,属于热带植物区系成分,是棕榈属中唯一呈灌木状的物种,它的研究对于生物多样性保护具有重要的科学价值。龙棕分布区域狭隘,主要以楚雄为中心分布于云南省的楚雄州、大理州、玉溪市、丽江市等极少数地区,其中楚雄州的龙棕分布最集中,其生存环境保存较完整,种质资源较丰富^[4]。棕榈属是白垩纪—第三纪古热带山地亚热带孑遗种^[5],第三纪古青藏高原隆起后,原旱生地中海组分随青藏高原隆升而分化为中亚组分、地中海—西亚—中亚成分、旧世界的温带成分、北温带成分^[6]、中国喜马拉雅成分等,且形成间断性和残遗性^[7]。青藏高原隆升达到屏障作用,对第四纪冰川的影响不大,促使龙棕保留了流域适宜的生境。龙棕具有的特殊残遗性,是导致龙棕零星散布于干热河谷分布区的一个重要因素。

近年来,由于人类活动,如过度放牧和土地开发,导致龙棕种群生境破碎化,其种群数量及分布区域也逐年减少。2000年以来,龙棕先是被列入中国二级重点保护野生植物,后来又被确定为云南极小种群野生植物^[8]。目前伴随国内极小种群国家重点保护野生植物保护战略的开展,相关学者基于野外踏查与检测,谭菊荣等^[9]采用样地调查法,以空间代替时间研究细果秤锤树(*Sinojackia microcarpa*)种群的结构特征,揭示其种群的生存潜力与濒危机制。罗西等^[10]对湖北鹤峰天然种群鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)进行调查,进一步探究其种群的天然更新、稳定与演替机制。分析植物种群结构及

动态特征,从而阐述其种群分布现状、生存压力及更新机制^[11],是极小种群野生植物研究领域的热点。对于龙棕的研究,近年来,李萍^[12]对龙棕做了简单的遗传多样性分析,发现龙棕遗传多样性水平较低,群居内存在明显的近交现象,但是关于龙棕种群结构及动态特征的研究鲜见报道。本文通过对楚雄州干热河谷地区3种生境条件下龙棕种群的调查,结合种群静态生命表、时间序列预测及生存分析,深入探讨龙棕种群的生存状况及其变化趋势,包括生境与种群之间的关系,旨在揭示龙棕种群的生存现状及动态趋势,为龙棕的保护恢复提供基础的理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

云南省楚雄州是滇中高原的典型地带,处于北亚热带季风气候区域,天气温暖宜人,日照充沛,雨热同季,冬无严寒,夏无酷暑,年均气温差较小,日温差大,无霜期^[13]。根据楚雄州气象站实测的气象资料统计结果显示,楚雄州多年平均气温15.8℃,多年极端最高气温33.7℃,多年极端最低气温-6.1℃。年平均日照时间2 426.8 h,年平均降雨量819.6 mm,年平均相对湿度66%,年平均冰雹天数0.9 d,年平均雷暴日63.0 d,年平均大风天数45.9 d,年平均蒸发量2 762.9 mm,年平均相对湿度65%。本次调查的龙棕种群分布在海拔1 800~2 400 m的高山区域,土壤大多为红壤和棕壤,该区域内的植被以高山灌木林为主,与龙棕伴生的主要乔木树种有川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)、锥连栎(*Quercus franchetii*)、滇青冈(*Cyclobalanopsis glaucoidea*)、光叶高山栎(*Quercus rehderiana*)、云南松(*Pinus yunnanensis* var. *yunnanensis*)、槲栎(*Quercus aliena*)、米饭花(*Lyonia ovalifolia* var. *ovalifolia*)、多穗石栎(*Lithocarpus polystachyus*)、栓皮栎(*Quercus variabilis*)、云南油杉(*Keteleeria evelyniana*)、移衣(*Docynia indica*)等,林下灌木主要有华西小石积(*Osteomeles schwerinae* var. *schwerinae*)、小铁仔(*Myrsine africana* var. *africana*)、车桑子(*Dodonaea viscosa*)、大白花杜

鹃(*Rhododendron decorum* ssp. *decorum*)、矮杨梅(*Myrica nanta*)、假杜鹃(*Barleria cristata* var. *cristata*)等,草本主要有沿阶草(*Ophiopogon bodinieri*)、西南委陵菜(*Potentilla fulgens*)、四脉金茅(*Eulalia quadrinervis* var. *quadrinervis*)、西南野古草(*Arundinella hookeri*)、野坝子(*Isodon coetsa*)、一把伞南星(*Arisaema erubescens*)、一把香(*Wikstroemia dolichantha* var. *dolichantha*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置及调查方法

在2022年3—6月,课题组对龙棕生存的3种生境进行了调查,根据野外龙棕生境实际情况,共设置36个20 m×20 m的样方,每种生境各设置12个样方,记录样方的平均海拔、坡向、坡度、坡位、林木郁闭度等自然环境因子和人为干扰状况,结果如表1所示。

表1 龙棕种群样方基本情况

Table 1 Basic situation of the population quadrat of *T. nanus*

植被类型 Vegetation type	样方号 Quadrat number	海拔 Altitude /m	坡向 Slope direction	坡度 Slope /($^{\circ}$)	坡位 Slope position	郁闭度 Canopy density	人为干扰 Human interference
阔叶林 Broad-leaved forest	1	1 986	南坡 South slope	15	中部 Middle part	0.4	砍伐、放牧 Felling and grazing
	2	1 987	西南坡 Southwest slope	10	上部 Upper part	0.4	砍伐、放牧 Felling and grazing
	3	2 069	东北坡 Northeast slope	25	下部 Lower part	0.4	砍伐、放牧 Felling and grazing
	4	2 071	南坡 South slope	28	上部 Upper part	0.6	砍伐、放牧 Felling and grazing
	5	2 099	西北坡 Northwest slope	5	下部 Lower part	0.4	无 No interference
	6	2 105	南坡 South slope	30	上部 Upper part	0.6	砍伐、放牧 Felling and grazing
	7	2 106	南坡 South slope	30	中上部 Middle-upper part	0.5	砍伐、放牧 Felling and grazing
	8	2 121	西坡 Western slope	45	上部 Upper part	0.4	砍伐、放牧 Felling and grazing
	9	2 138	南坡 South slope	15	上部 Upper part	0.4	放牧 Graze
	10	2 144	西北坡 Northwest slope	10	中部 Middle part	0.5	砍伐、放牧 Felling and grazing
	11	2 151	西北坡 Northwest slope	40	中上部 Middle-upper part	0.6	砍伐 Chop down
	12	2 213	西北坡 Northwest slope	30	上部 Upper part	0.6	砍伐、放牧 Felling and grazing
针阔混交林 Mixed forest	13	2 069	北坡 North slope	30	中上部 Middle-upper part	0.5	砍伐、放牧 Felling and grazing
	14	2 193	西坡 Western slope	20	下部 Lower part	0.5	耕地、砍伐 Felling and grazing
	15	2 216	东坡 Eastern slope	30	中下部 Middle-lower part	0.6	砍伐 Chop down
	16	2 118	北坡 North slope	30	中下部 Middle-lower part	0.4	砍伐 Chop down
	17	2 198	东北坡 Northeast slope	30	中下部 Middle-lower part	0.5	砍伐 Chop down
	18	2 107	西北坡 Northwest slope	30	中下部 Middle-lower part	0.4	无 No interference
	19	2 166	西坡 Western slope	30	中下部 Middle-lower part	0.6	无 No interference
	20	2 159	西北坡 Northwest slope	35	下部 Lower part	0.5	无 No interference
	21	2 163	北坡 North slope	35	下部 Lower part	0.6	无 No interference
	22	2 123	北坡 North slope	30	下部 Lower part	0.4	耕地、砍伐 Arable land and felling
	23	2 162	东北坡 Northeast slope	20	上部 Upper part	0.5	无 No interference
	24	2 083	西南坡 Southwest slope	20	下部 Lower part	0.6	耕地、放牧 Ploughing and grazing
灌丛 Thicket	25	2 070	北坡 North slope	15	下部 Lower part	0.4	耕地、放牧 Ploughing and grazing
	26	1 977	北坡 North slope	25	下部 Lower part	0.6	耕地、砍伐 Ploughing and grazing
	27	1 985	西北坡 Northwest slope	20	下部 Lower part	0.3	耕地、放牧 Ploughing and grazing
	28	1 974	东北坡 Northeast slope	10	中下部 Middle-lower part	0.5	耕地 Plowland
	29	2 212	北坡 North slope	50	下部 Lower part	0.6	无 No interference
	30	2 230	北坡 North slope	45	下部 Lower part	0.4	无 No interference
	31	2 250	西坡 Western slope	10	中部 Middle part	0.5	砍伐、放牧 Felling and grazing
	32	2 195	西坡 Western slope	30	中下部 Middle-lower part	0.5	砍伐、放牧 Felling and grazing
	33	2 030	西北坡 Northwest slope	20	下部 Lower part	0.5	无 No interference
	34	2 119	东南坡 Southeast slope	10	下部 Lower part	0.5	耕地、放牧 Ploughing and grazing
	35	2 118	西南坡 Southwest slope	45	上部 Upper part	0.3	砍伐、放牧 Felling and grazing
	36	2 142	东坡 Eastern slope	20	上部 Upper part	0.4	砍伐、放牧 Felling and grazing

1.2.2 年龄结构建立

在物种数量稀少且缺乏可靠的解析木资料的情况下，“空间替代时间”方法被广泛应用，它以径级结构取代年龄结构的研究方法进行种群结构特征分析^[14]。很多学者认为，为了更准确地区分木本植被，特别是濒危种群的年龄结构，采用径级结构或者高度级结构代替时间顺序关系^[15]。尽管不同种群的年龄、高度和冠幅存在差异，在没有人为干扰的自然环境中，相同种类的年龄和高度对自然环境的反映规律性一般保持一致，但龙棕为林下伴生灌木状植物，地上茎低矮，叶子多是近地面萌发生长延伸，因而无法采用径级和株高来代替其年龄结构。据资

料记载，龙棕植株在幼苗阶段，每年会生长1~3片叶子，成年后每年会生长3~5片叶子，10年后成年龙棕才会开花结实^[16]。龙棕植株叶片总数与其年龄之间存在显著的线性正相关性，且两者之间的关系非常密切。因此，为分析龙棕种群的年龄结构和动态特征，采用龙棕叶片总数级结构来代替年龄结构。按照龙棕萌发叶片总数(N)划分为10个龄级：I~IX级(每增加3片叶子为1个龄级)、X级($N \geq 28$)，共10个等级，划分结果如表2所示。分别统计不同生境下各龄级植株的个体数，编制龙棕种群静态生命表，并对不同群落类型中龙棕种群各龄级植株个体数进行统计，绘制种群结构图。

表2 龙棕种群年龄结构级划分

Table 2 Classification of age structure of *T. nanus* populations

生命期 Life period	叶片指标 Blade index	龄级 Age class	平均密度 Average density/(plant/m ²)	平均高度 Average height/m	平均冠幅 Mean crown width/m
幼龄阶段 Juvenile stage	$0 < N \leq 3$	I	0.46	0.17	0.81
	$3 < N \leq 6$	II	0.34	0.35	0.99
中龄阶段 Middle age stage	$6 < N \leq 9$	III	0.30	0.37	1.36
	$9 < N \leq 12$	IV	0.22	0.41	1.43
	$12 < N \leq 15$	V	0.18	0.43	1.47
	$15 < N \leq 18$	VI	0.25	0.45	1.52
	$18 < N \leq 21$	VII	0.22	0.57	1.53
	$21 < N \leq 24$	VIII	0.15	0.65	1.57
成熟阶段 Mature stage	$24 < N \leq 27$	IX	0.02	0.98	2.02
	$N \geq 28$	X	0.01	1.15	2.65

1.2.3 种群动态量化方法

为了准确地描述龙棕在不同生境中的种群动态变化，参照陈晓德^[17]提出的生境与群落结构动态量化分析方法，并将其表示为如下方程。

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

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

式中： V_n 为种群内不同年龄段个体数量的变化趋势； V_{pi} 为整个种群数量变动的趋势(忽视外界影响)；此外，当充分考虑到未来的外界影响时， V_{pi} 还与年龄段级总量(k)和各龄级内的个体数(S_n)相关，因此可将式(2)更进一步修改为：

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

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

式中： V_n, V_{pi}, V'_{pi} 取正、负、0 值时分别反映种群个体数量的增长、衰退和稳定的结构动态关系。仅当 P (种群对外界干扰所承担的风险概率)取值为最大时才会对种群动态 V'_{pi} 构成最大的影响。

1.2.4 静态生命表的编制及存活曲线

在研究区域内，龙棕种群属于原生物种，其多世代重复，调查数据不完全满足静态生命表的3个假设^[18]，而且在调查中存在系统误差，在生命表编制中会出现死亡率为负值的情况，故而采用匀滑技术进行处理^[19]。本文分析了不同群落类型下龙棕的个体数量，按照静态生命表编制方法进行编制，并绘制存活曲线^[20]。为确定龙棕属于Deevey-II型还是Deevey-III型，本文采用Hett和Loucks提出的数学模型^[21]对其进行检验，即用指数方程($N_x = N_0 e^{-bx}$)和

幂函数方程($N_x = N_0 x^{-b}$)分别描述Deevey-II、Deevey-III型存活曲线。式中: 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。

1.2.5 生存分析方法

研究龙棕种群的变化规律,并应用生存分析中的种群生存率函数(S_x)、种群累计死亡率函数(F_x)、种群死亡密度函数(f_x)以及种群危险率函数(λ_x)来评估龙棕种群的生存状况,参考杨凤翔^[22]的计算方法。公式为:

$$S_x = P_1 P_2 \cdots P_x \quad (5)$$

$$F_x = 1 - S_x \quad (6)$$

$$f_x = (S_{x-1} - S_x) / h_x \quad (7)$$

$$\lambda_x = 2q_x / h_x (1 + p_x) \quad (8)$$

式中: P_x 为存活频率; h_x 为区间长度; q_x 为死亡频率。根据以上函数绘制生存率曲线、积累死亡率曲线、死亡密度曲线和危险率曲线。

1.2.6 时间序列预测

研究发现通过时间序列分析,可以更好地了解种群未来的年龄结构和发展趋势。通过时间序列分析,本研究利用一次移动平均法^[23]来预测龙棕种群的年龄结构。计算公式为:

$$M_t = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (9)$$

式中: n 为需要预测的时间; t 为年龄级别; X_k 为当前 k 年龄段的物种生存数; M_t 为未来 n 年内 t 年龄段的物种生存数。本研究使用上述模式,以龙棕种群总数和各龄级植株数量为原始数据,并使用平均值推移法来统计,对经过2、4、6、8龄级时间后的龙棕种群各径级的个体数量进行预测。

1.2.7 种群空间分布格局

种群的空间分布格局主要有3种类型,即随机分布、均匀分布和集群分布^[24]。采用方差均值比率法、负二项式指数(K)、扩散指数(C)、Cassie指标(C_a)、丛生指数(I)、平均拥挤度(M^*)和聚块性指数(P)分析龙棕种群空间分布格局的聚集程度^[25]。方差均值比率法计算公式为:

$$X = \sum_{i=1}^N \frac{X_i}{N} \quad (10)$$

$$S^2 = \sum_{i=1}^N \frac{X_i - X}{N-1} \quad (11)$$

式中: N 为基本样方的个数; X_i 为第 i 样方内的个体数。若 $S^2/X=1$,则种群趋于随机分布,若 S^2/X

>1 ,则种群趋于集群分布,如果 $S^2/X<1$,则种群趋于均匀分布。

为更好地确定种群的空间分布格局,引入种群负二项式指数(K)、扩散指数(C)、丛生指数(I)、聚块性指数(P)等,其计算公式为:

$$\text{负二项式指数: } K = X^2 / (S^2 - X) \quad (12)$$

$$\text{扩散指数: } C = S^2 / X \quad (13)$$

$$\text{Cassie 指标: } C_a = 1 / K \quad (14)$$

$$\text{丛生指数: } I = S^2 / (X - 1) \quad (15)$$

$$\text{平均拥挤度: } M^* = (X + S^2) / (X + 1) \quad (16)$$

$$\text{聚块性指数: } P = M^* / X = 1 + 1 / K \quad (17)$$

当 $K < 0$ 时种群呈均匀分布,当 $K > 0$ 时种群呈聚集分布;当 $K > 8$ 时种群呈随机分布。当 $C=1$ 时种群呈随机分布,当 $C>1$ 时种群呈聚集分布;当 $C<1$ 时种群呈均匀分布。当 $C_a=0$ 时种群呈随机分布,当 $C_a>0$ 时种群呈聚集分布;当 $C_a<0$ 时种群呈均匀分布。当 $I=0$ 时种群呈随机分布,当 $I>0$ 时种群呈聚集分布;当 $I<0$ 时种群呈均匀分布。当 $P=1$ 时种群呈随机分布,当 $P>1$ 时种群呈聚集分布;当 $P<1$ 时种群呈均匀分布。

2 结果和分析

2.1 龙棕种群分布现状

从表1可以看出,龙棕种群主要分布于阔叶林、针阔混交林、灌丛3种生境中,其分布最低海拔为1 974 m,最高海拔为2 250 m,所受人为干扰因素主要是砍伐、放牧和耕种。由表2可得,龙棕种群幼苗及幼树阶段龄级占比很大,高达2/3以上,且龙棕种群平均密度随龄级的增加而明显减小,但其平均高度及平均冠幅与龄级之间呈现明显的正相关关系。据调查数据统计可得,此次调查样地中龙棕种群数量达到501株,在阔叶林中共有210株,而在针阔混交林样地中共有154株,在灌丛样地中则有137株。

2.2 龙棕种群结构特征

2.2.1 种群的年龄结构

为更好地描述不同生境下龙棕种群的龄级结构,分别以龄级为纵坐标系,个体数量为横坐标系,构建不同生境下龙棕龄级结构漏斗图,如图1所示。在3种生境中,龙棕种群的龄级结构均呈现出不规则状的金字塔形,其中阔叶林、针阔混交林和灌丛中I龄级龙棕的比率最高,分别为40%、41%和39%。从II龄级以后来看,龙棕个体数量逐渐减小,VI龄级后,减小程度更加明显。总的来说,3种生境下幼苗

阶段的龙棕个体数量都较多,而成熟龄阶段的龙棕个体数量仅占整个种群的1%,这一结果表明,龙棕幼苗长成成年植株的过程中出现了大量死亡。

根据龙棕种群的龄级结构可看出,阔叶林、针阔混交林和灌丛中,第I龄级和第II龄级个体数分别占比50%、41%、39%和22%、31%、29%,而第III龄级个体数则分别占比10%、4%、4%,显而易见,不同群落类型之间存在显著的差异,从而形成了一个复杂的种群结构。结果表明,龙棕种群中,第I龄级个体数量占比最高,分别为50%、41%和39%,说明龙棕种子萌发能力优良,能产生大量幼苗。

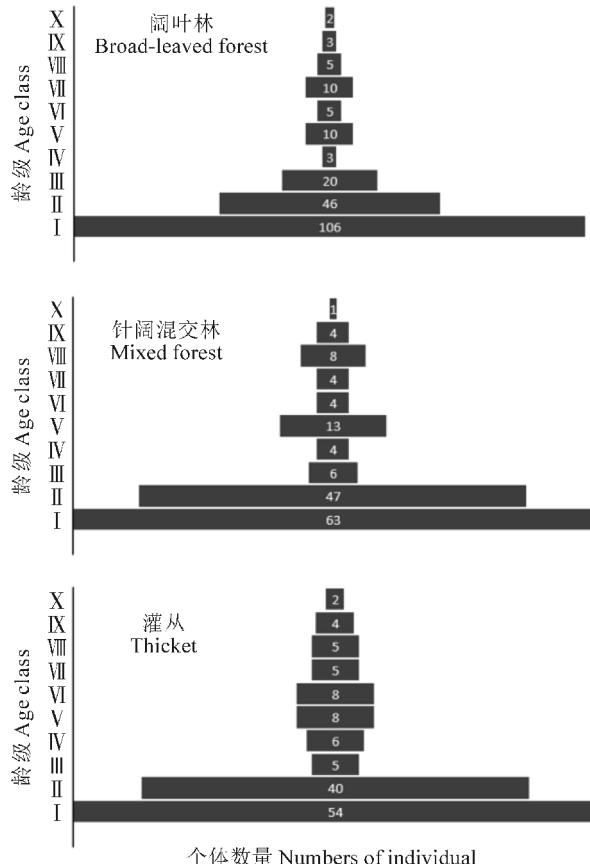


图1 不同生境下龙棕种群的龄级结构漏斗图

Fig. 1 Funnel map of the age-level structure of *T. nanus* populations in different habitats

2.2.2 种群的结构类型

经过动态量化分析,发现阔叶林、针阔混交林和灌丛3种生境下龙棕个体数量变动指标 V_4 均低于0,表明VI龄级个体数量明显减少,这说明,龙棕种群结构发生了改变,并且随着年龄的增长而发生变化。在阔叶林中,动态量值 V_4 、 V_6 均小于0,而 V_5 则大于0,表明“衰退—增长—衰退”的结构动态关系(表

3)。为深入研究龙棕种群的普遍规模动态变化,笔者统计了 V_{pi} (不影响外界干扰)和 V'_{pi} (受外部随机干扰),结果发现,无论是哪种林分,龙棕种群的 V'_{pi} 都低于 V_{pi} ,但都高于0,说明它们之间存在一定的相关性。表3显示 V'_{pi} 的值越来越接近0,而随机干扰风险的最大值也达到了极大值,即P值为0。研究发现,龙棕种群对外界干扰极其敏感,在阔叶林中, V_4 和 V_6 分别为-70.00、-50.00,均小于0,表明龙棕种群处于衰退结构动态;在针阔混交林中, V_4 和 V_7 分别为-69.23和-50.00,均小于0,表明龙棕种群也处于衰退结构动态;同理,在灌丛中, V_3 和 V_4 龙棕种群处于衰退结构动态。在针阔混交林和灌丛中, V_5 、 V_6 、 V_7 的动力指数均为0,表明龙棕种群处于稳定结构动态,其余动力指数大于0的阶段,表明龙棕种群都处于增长结构动态。

表3 不同生境下龙棕种群年龄结构动态变化指数

Table 3 Dynamic change index of the age structure of *T. nanus* populations in different habitats

种群动态指数级 Population dynamics exponential	动态指数 Dynamic index		
	阔叶林 Broad-leaved forest	针阔混交林 Mixed forest	灌丛 Thicket
V_1	56.60	25.40	25.93
V_2	56.52	87.23	87.50
V_3	85.00	33.33	-16.67
V_4	-70.00	-69.23	-25.00
V_5	50.00	69.23	0.00
V_6	-50.00	0.00	37.50
V_7	50.00	-50.00	0.00
V_8	40.00	50.00	20.00
V_9	33.33	75.00	50.00
V_{pi}	53.56	45.90	39.01
V'_{pi}	2.68	4.59	1.95

2.3 种群静态生命表及存活曲线

根据表4的静态生命表可知,随着年龄增加,龙棕种群数量显著下降,个体期望寿命值也随之降低,而在3种不同的生境中,寿命期望值最大的是第I龄级,这说明该种群在幼苗阶段拥有较高的生存品质。由死亡率和消失率曲线(图2)可以看出,3种生境下龙棕种群的死亡率和消失率在I-V龄级均随年龄的增加而升高,阔叶林和针阔混交林升高趋势较明显,灌丛生境下的上升趋势较平缓;在阔叶林和

针阔混交林生境下龙棕种群死亡率和消失率曲线均出现峰值,表明在这2种生境下龙棕种群的死亡率和消失率发生波动的程度较大,且在灌丛生境下,龙棕种群死亡率和消失率变化波动较平缓,反映出不同生境的环境影响力对龙棕种群的死亡率和消失率是截然不同的。

从3种不同生境龙棕种群的存活曲线(图3)可以看出,在V级之前,3种不同生境下龙棕种群的存活曲线变化趋势比较相似,I~V龄级3种生境下龙棕种群的存活曲线下降均较平缓,但V龄级后,下降趋势加快,下降趋势最快的是阔叶林,其次是针阔混交林,下降趋势较缓慢是灌丛。

表4 龙棕种群静态生命表

Table 4 Static life of *T. nanus* populations

植被类型 Vegetation type	龄级 Age class	a_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	k_x	e_x	$\ln l_x$
阔叶林 Broad-leaved forest	I	106	1 000	189	0.19	906	4749	0.21	4.75	6.91
	II	86	811	188	0.23	717	1 887	0.27	2.33	6.70
	III	66	623	189	0.30	529	1 170	0.36	1.88	6.43
	IV	46	434	189	0.44	340	642	0.57	1.48	6.07
	V	26	245	188	0.77	151	302	1.46	1.23	5.50
	VI	6	57	10	0.18	52	151	0.19	2.65	4.04
	VII	5	47	9	0.19	43	99	0.21	2.11	3.85
	VIII	4	38	10	0.26	33	57	0.31	1.49	3.64
	IX	3	28	9	0.32	24	24	0.39	0.84	3.33
	X	2	19	—	—	—	—	—	—	2.94
针阔混交林 Mixed forest	I	63	1 000	190	0.19	905	4 749	0.21	4.75	6.91
	II	51	810	191	0.24	715	1 921	0.27	2.37	6.70
	III	39	619	190	0.31	524	1 207	0.37	1.95	6.43
	IV	27	429	191	0.45	334	683	0.59	1.59	6.06
	V	15	238	159	0.67	159	349	1.10	1.47	5.47
	VI	5	79	16	0.20	71	191	0.23	2.41	4.37
	VII	4	63	15	0.24	56	120	0.27	1.90	4.14
	VIII	3	48	16	0.33	40	64	0.40	1.33	3.87
	IX	2	32	16	0.50	24	24	0.70	0.75	3.47
	X	1	16	—	—	—	—	—	—	2.77
灌丛 Thicket	I	54	1 000	185	0.19	908	3 167	0.21	3.17	6.91
	II	44	815	185	0.23	723	2 260	0.25	2.77	6.70
	III	34	630	186	0.30	537	1 537	0.35	2.44	6.45
	IV	24	444	185	0.42	352	1 000	0.54	2.25	6.10
	V	14	259	111	0.43	204	649	0.56	2.50	5.56
	VI	8	148	18	0.12	139	445	0.13	3.01	5.00
	VII	7	130	19	0.15	121	306	0.16	2.35	4.87
	VIII	6	111	18	0.16	102	186	0.18	1.67	4.71
	IX	5	93	19	0.20	84	84	0.23	0.90	4.53
	X	4	74	—	—	—	—	—	—	4.30

注: a_x , 在 x 年龄级内存活个体数匀滑处理后的个体数; l_x , 在 x 年龄级开始时标准化存活的个体数; d_x , x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间的标准化死亡数; q_x , 从 x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间隔期内死亡率; L_x , 从 x 年龄级到 $x+1$ 年龄级间平均存活的个体数; T_x , 从 x 年龄级到超过 x 年龄级的个体总数; k_x , 各年龄组的消失率; e_x , 进入 x 龄级个体的期望寿命;—表示由于 x 为最后一个龄级而无法计算的数据。

Note: a_x , number of surviving individuals within x age class after smooth treatment. l_x , standardizing the number of individuals alive at the beginning of the x age level. d_x , standardized death from the x age group to the $x+1$ age group. q_x , mortality rate during the interval from x age class to $x+1$ age class. L_x , average number of individuals surviving from x age class to $x+1$ age class. T_x , total number of individuals from x age level to over x age level. k_x , disappearance rate by age group. e_x , life expectancy of individuals entering the x age class. — represents data that cannot be calculated because x is the last age level.

表 5 显示,3 种生境下 2 个模式的拟合结果均到达显著水平($P < 0.05$),指数函数的 R^2 值等于幂函数,说明指数函数模型拟合效率最好,由此即可断定种群的存活曲线趋近于 Deevey-III 型,这一结论得到了科学家们的证实,结果表明,不同年龄段的种群比率几乎没有差异。

表 5 龙棕种群存活曲线的检验模型

Table 5 Test models of survival curve of *T. nanus* populations

生境类型 Habitat type	方程 Equation	R^2	F	P
阔叶林 Broad-leaved forest	$y = 100.140x^{-1.580}$	0.977 8	130.548	0.000
	$y = 65.502e^{-0.357x}$	0.847 2	5.379	0.007
针阔混交林 Mixed forest	$y = 64.233x^{-1.433}$	0.844 9	22.891	0.000
	$y = 44.999e^{-0.329x}$	0.803 9	5.525	0.007
灌丛 Thicket	$y = 51.053x^{-1.244}$	0.870 1	23.931	0.000
	$y = 36.521e^{-0.281x}$	0.784 2	5.423	0.007

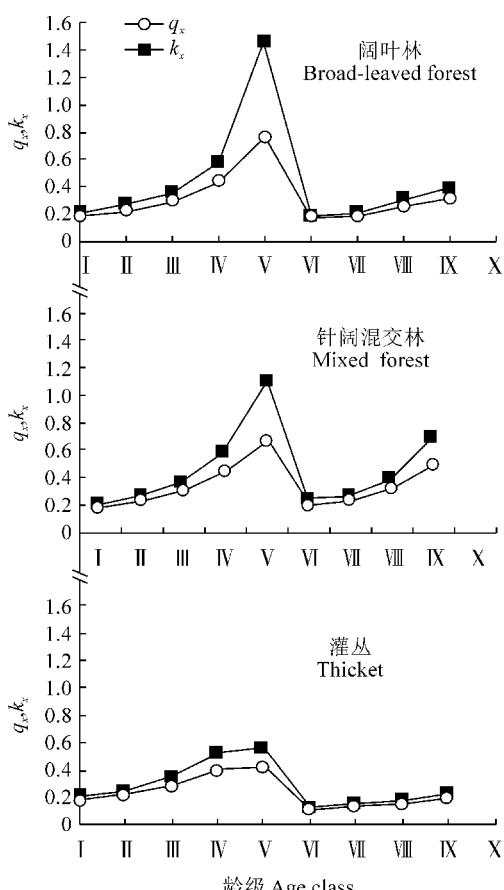


图 2 不同生境下龙棕种群死亡率和消失率

Fig. 2 Mortality and disappearance rates of *T. nanus* populations in different habitats

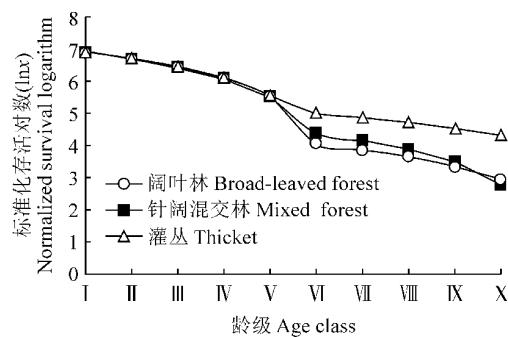


图 3 不同生境下龙棕种群的存活曲线

Fig. 3 Survival curves of *T. nanus* populations in different habitats

2.4 种群生存率

2.4.1 种群生存率和累计死亡率曲线

由图 4 可知,龙棕种群的生存率和累计死亡率呈现出一种相互补充的关系:随着年龄的增长,龙棕种群的生存率逐渐减少,而累计死亡率则不断上升。在 2.8 龄(阔叶林)、2.7 龄(针阔混交林)和 2.6 龄(灌丛)3 个阶段,龙棕种群的生存率等于累计死亡率,其种群保持稳定发展状态,这表明在灌丛中,龙棕种群比其他 2 种生境更早地进入衰退期。

2.4.2 龙棕种群死亡密度和危险率曲线

根据图 5 可知,3 种生境下龙棕种群的死亡密度趋势基本一致。由于年纪的增长,阔叶林种群第 I 龄级和第 V 龄级出现死亡高峰,而针阔混交林和灌丛种群第 I 龄级也出现了死亡高峰,但随后趋于平缓。风险率曲线整体波动较大,表明 3 种生境下龙棕种群的死亡密集程度和风险率存在显著差异。在阔叶林中,第 I 龄级至第 IV 龄级的个体死亡率显著下降,而在针阔混交林和灌丛中,这一趋势更加明显。由于年纪的增长,个体死亡风险也会相应上升,但是在中龄阶段以后,这种趋势会变得更加稳定。说明龙棕种群在幼苗阶段到中年阶段的过渡期生命状态不稳定,死亡率较高。伴随年纪的增长,物种的灭亡主要由衰老导致。相比之下,针阔混交林中龙棕种群的危险率曲线波动更大,这表明该生境中龙棕种群更容易受到环境因素的影响。

2.5 种群数量时间序列预测

根据表 6 的时间序列分析结果,在经历未来 2、4、6、8 龄级的时间之后,3 种不同生境龙棕种群的个体数量在 II—IV 龄级出现明显的增加趋势,而在 IV 龄级之后种群的个体数量则呈现出不规则的波动,在阔叶林中,这种变化更加明显。综合来看,龙棕种群在一定时间内仍然能够保持稳定的发展,但随着老龄个体的不断增加,它们可能会面临严重的衰退,甚至濒临灭绝。

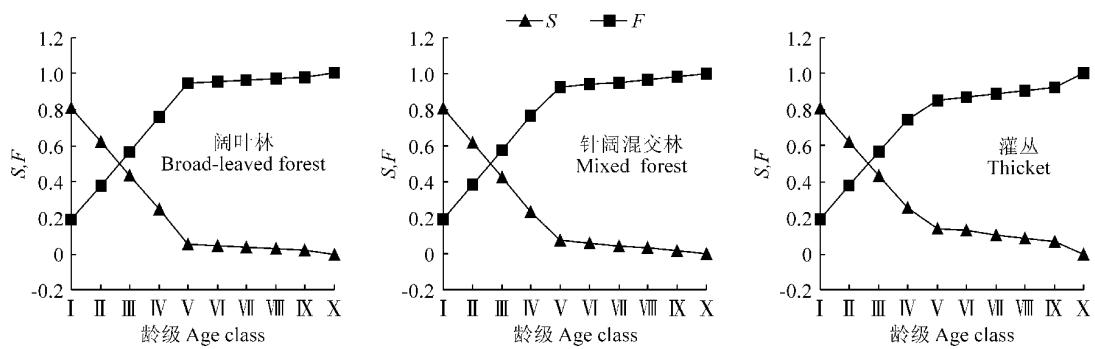


图 4 不同生境下龙棕种群生存率和累计死亡率

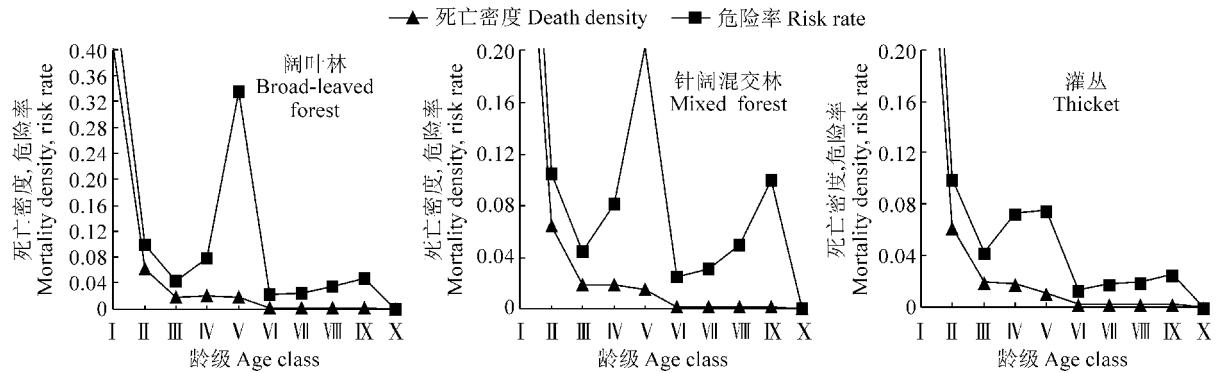
Fig. 4 Survival rate and cumulative mortality of *T. nanus* populations in different habitats

图 5 不同生境下龙棕种群死亡密度和危险率

Fig. 5 Death density and risk rate of *T. nanus* populations in different habitats

表 6 不同生境下龙棕种群动态变化时间序列

Table 6 Time series of *T. nanus* population dynamics in different habitats

龄级 Age class	阔叶林 Broad-leaved forest				针阔混交林 Mixed forest				灌丛 Thicket					
	原始数据 Primary data	M_2	M_4	M_6	M_8	原始数据 Primary data	M_2	M_4	M_6	M_8	原始数据 Primary data	M_2	M_4	M_6
I	106					63					54			
II	46	76				47	55				40	47		
III	20	33				6	27				5	23		
IV	3	12	44			4	5	30			6	6	26	
V	10	7	20			13	9	18			8	7	15	
VI	5	8	10	32		4	9	7	23		8	8	7	20
VII	10	8	7	16		4	4	6	13		5	7	7	12
VIII	5	8	8	9	26	8	6	7	7	19	5	5	7	16
IX	3	4	6	6	13	4	6	5	6	11	4	5	6	10
X	2	3	5	6	7	1	3	4	6	6	2	3	4	5

2.6 种群空间分布格局

由表 7 可知,3 种不同生境下龙棕种群空间分布格局都呈聚集分布,龙棕种群扩散指数 $C = S^2/X$ 均为 1.46,大于 1,种群呈聚集分布;负二项式指数(K)均大于 0,呈聚集分布;Cassie 指标(C_a)均大于

0,其种群呈聚集分布;丛生指数(I)均大于 0,其种群成聚集分布;龙棕种群聚块性指数(P)均大于 1,种群呈聚集分布。其中,灌从生境的聚块性指数最大,达到 1.15,阔叶林生境的聚块性指数最小,仅为 1.06。

表 7 龙棕的种群空间分布格局

Table 7 Spatial distribution patterns of *T. nanus* populations

生境类型 Vegetation type	方差 Variance	均值 Mean	S^2/X	K	C	C_a	I	M^*	P	分布格局 Distribution pattern
阔叶林 Broad-leaved forest	10.53	7.22	1.46	15.75	1.46	0.06	1.69	2.16	1.06	聚集分布 Aggregation distribution
针阔混交林 Mixed forest	7.53	5.16	1.46	11.23	1.46	0.09	1.81	2.06	1.09	聚集分布 Aggregation distribution
灌丛 Thicket	4.58	3.14	1.46	6.85	1.46	0.15	2.14	1.86	1.15	聚集分布 Aggregation distribution

注: S^2/X . 方差/均值; K. 负二项式指数; C. 扩散指数; C_a . Cassie 指数; I. 丛生指数; M^* . 平均拥挤度; P. 聚块性指数。

Note: S^2/X , variance/mean. K, negative binomial index. C, diffusion index. C_a , Cassie index. I, clumping index. M^* , average congestion. P, clustering index.

3 讨 论

3.1 不同生境下龙棕种群结构特征

植物种群是物种存在的基本单位,其结构特征反映植物对外部环境的适应性^[26]。研究不同生境下龙棕种群的变化可以帮助我们更好地理解这一古老物种的生存适应能力,从而通过科学的监测对其进行更好地进行物种保护和生态恢复。植物的种群结构主要有增长型、稳定型、衰退型 3 种,研究发现,楚雄州龙棕种群的年龄构造大多呈不规则状的金字塔形,基部较宽,顶部较窄,属于明显的衰退型。从种群大小来看,阔叶林的个体数量最多,其次是针阔混交林,最少的是灌丛。此外,3 种生境下龙棕幼树阶段个体数量相比幼苗阶段少了近 1/3,这表明幼树数量的缺乏是龙棕种群增长面临的一大瓶颈。幼树个体的数量是维护种群稳定性关键因素^[27],尤其是对于濒危物种来说更是如此。因此,龙棕可以在水分条件较好的阔叶林中生长,并且常常作为伴生种存在,以此来保持种群的稳定性。从龙棕自身的生物学特征来看,有研究表明,龙棕的种子萌发率在同属植物中处于较高水平,其萌发率高达 70%,但其种群遗传结构单一,存在近交衰退的风险^[28]。据实地踏查结果表明,龙棕幼苗需要适宜林下庇荫潮湿环境,才能更好地完成由幼苗阶段到幼树阶段植株的转变,否则幼苗阶段的植株容易因恶劣的环境条件的影响而死亡。龙棕由于分布区域狭隘、中幼龄植株死亡比例较高,使得其种群濒危的程度更加严重。

3.2 不同生境下龙棕种群动态趋势

种群更新过程中最关键的阶段是幼苗阶段,有限的资源空间和不同的环境因子往往成为种群更新的限制因子。研究结果表明,龙棕种群在不同生境中的存活曲线均呈现出 Deevey-Ⅲ 型,这表明它们

的早期死亡率较高,但到达一定年龄其死亡率趋于稳定,分析其原因,可能是由于龙棕种群幼苗阶段个体数量较多,但发展到幼树阶段时会出现大规模的死亡,从而导致种群衰退。此外,种群动态指数分析显示,不同生境中的龙棕种群数量呈现出增长—衰退—稳定—衰退的趋势。时间序列分析表明,由于缺少幼树阶段植株的补充,3 种生境幼树阶段的龙棕个体数量发生不同程度减少,从而引起种群的退化。

根据对龙棕种群Ⅱ 龄级—Ⅷ 龄级的分析,更容易看出,幼树阶段个体缺少是造成种群衰退的主要原因,而且灌丛中的龙棕种群衰退速度比其他 2 种生境更快。同时生存分析曲线显示龙棕种群在幼龄期存在较高的死亡风险,这种死亡风险在阔叶林和针阔混交林中表现更为突出。因此,阔叶林和针阔混交林种群在幼苗发展到幼树阶段受环境影响更明显,这种明显的环境影响可能是由于中幼龄阶段种群与其他物种争夺生存资源和空间而导致的。在 3 种不同生境中,龙棕种群的中幼龄个体不仅存在个体竞争,还存在与其他物种生存资源和空间的竞争,因而受环境影响更明显,这表明不同植被类型对于植物幼苗生长的适宜度存在差异。本研究也发现在不同的植被类型下龙棕种群幼苗死亡率不同,灌丛中种群幼龄阶段的死亡率更高,因此,阔叶林和针阔混交林更适宜龙棕种群的生长。

3.3 龙棕种群的空间分布格局

龙棕种群的空间分布格局主要与自身生境适应性、生物学特性等有关。种群分布格局的形成是物种与环境长期适应和相互作用的结果,一方面决定于物种的生态生物学特性和种间竞争等生态学过程,另一方面与群落环境密切相关^[29]。研究表明,3 种不同生境下的龙棕种群的空间分布格局主要呈聚

集分布,其中灌丛生境是龙棕种群聚集程度最高的样地,针阔混交林次之,最后是阔叶林。其种群呈现这种聚集分布格局的原因与母树种子的散布方式有关,龙棕属于林下常绿小灌木,种子成熟后散布的距离有限,主要依靠种子重力作用散落在母树周围,随后萌发出幼苗和幼树。龙棕生长喜温暖湿润及通风良好的半阴环境,不耐积水,极耐阴,畏烈日直射,高温下生长会停滞。因此,野外调查发现,龙棕种群生境地碎片化明显,主要生于林下、阴坡、沟壑等小生境中,这也导致种子成熟后散播困难,从而造成聚集分布的空间分布格局。

4 结 论

通过对楚雄州3种不同生境下龙棕种群结构及其动态特征的研究表明:

(1)生境破碎化、人为干扰(放牧、砍伐、耕地)严重是造成龙棕种群衰退濒危的主要原因。野外调查

结果表明,样方5、样方18、样方19等处于保护区内龙棕种群得到较好保护,这说明人类活动对龙棕种群的影响是可控的,因此,应该加强对龙棕种群的保护,以确保其生活和繁殖的稳定性。保护区以外的种群栖息地遭到了严重的人为破坏,如放牧、开垦等,还有老百姓采集龙棕花序和根茎用药用,采集龙棕果实用于食用,采集龙棕枝叶用来编制扫把和斗笠等。这种毁坏对种群的生活造成了严重的威胁,极大地影响了龙棕的繁衍和发展。

(2)龙棕自身生态适应能力较低,种群更新困难,单纯的就地保护、迁地保护等措施只能延缓其衰退的进度,所以应该适当加入人工抚育,加强种群的稳定和扩增,促进其种群更新过程。

为了保护好龙棕这一特有资源,必须强化对它的环境保护,禁止采伐,并扩大科研力量;同时不断加强对龙棕的宣传力度,扩大完善自然保护区相应的管理制度,以促使龙棕物种恢复正常更新。

参考文献:

- [1] 张孟文,钟才荣,吕晓波,等.3种海桑属濒危红树植物的种群结构与动态特征[J].植物研究,2023,43(2):231-241.
ZHANG M W, ZHONG C R, LÜ X B, et al. Population structure and dynamic characteristics of three endangered mangrove species from genus *Sonneratia* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2023, 43(2): 231-241.
- [2] 李亚,李菁菁,苏万红,等.河西走廊东端猫头刺种群结构与数量动态[J].西北林学院学报,2023,38(4):250-258.
LI Y, LI J J, SU W H, et al. Quantitative dynamics and population structure of *Oxytropis aciphylla* at the east end of Hexi corridor [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023, 38(4): 250-258.
- [3] 高洪治,黄欣,宿昊,等.秦岭两地区红桦种群结构与动态特征[J].北京林业大学学报,2022,44(9):12-20.
GAO H Z, HUANG X, SU H, et al. Structure and dynamic characteristics of *Betula albo-sinensis* populations in two regions in the Qinling Mountains of northwestern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, 44(9): 12-20.
- [4] 张尚文,杨天为,黄诗宇,等.广西瘤果紫玉盘种质资源调查、收集与繁育[J].植物遗传资源学报,2023,24(5):1498-1506.
ZHANG S W, YANG T W, HUANG S Y, et al. Investigation, collection and breeding of *Uvaria kweichowensis* resources in Guangxi [J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(5): 1498-1506.
- [5] 赵万义,刘忠成,叶华谷,等.罗霄山脉种子植物区系及其南北分化特征[J].生物多样性,2020,28(7):842-853.
ZHAO W Y, LIU Z C, YE H G, et al. Floristic characteristics and north-south differentiation of seed plants in the Luoxiao Mountains [J]. *Biodiversity Science*, 2020, 28(7): 842-853.
- [6] 黄歆怡,谢强,丁丽琼,等.广西猫儿山高山湿地植物区系特征与群落演替进程[J].热带作物学报,2023,44(4):846-857.
HUANG X Y, XIE Q, DING L Q, et al. Floristic characteristics and community succession in alpine wetland of Mao'er Mountain, Guangxi, China [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2023, 44(4): 846-857.
- [7] 杨娅华,冯建孟.滇西北地区种子植物中国-喜马拉雅分布成分(Sino-Himalaya, SH)的区系组成及其分布格局[J].生态科学,2014,33(5):972-978.
YANG Y H, FENG J M. Sino-Himalaya elements of seed plants in northwest Yunnan and their spatial patterns [J]. *Ecological Science*, 2014, 33(5): 972-978.
- [8] 孙卫邦,杨静,刀志灵.云南省极小种群野生植物研究与保护[M].北京:科学出版社,2019.
- [9] 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.
TAN J R, YUAN W G, LI T T, et al. Population structure and dynamic characteristics of an extremely small population plant *Sinojackia microcarpa* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(9): 3678-3687.
- [10] 罗西,郭秋菊,姚兰,等.濒危植物鹅掌楸的天然种群结构特征[J].中南林业科技大学学报,2021,41(7):115-123.
LUO X, GUO Q J, YAO L, et al. Characteristics of natural population structure of endangered plant *Liriodendron chinense* [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2021, 41(7): 115-123.

- [11] 赵志刚, 郭俊杰, 曾杰, 等. 广西大明山格木种群的空间分布格局与数量动态特征[J]. 林业科学, 2014, 50(10): 1-7.
ZHAO Z G, GUO J J, ZENG J, et al. Spatial patterns and quantitative dynamics of *Erythrophleum fordii* populations at Damingshan Mountain, Guangxi[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(10): 1-7.
- [12] 李萍. 西南高原山地极小种群野生植物龙棕的保护生物学研究[D]. 昆明: 云南大学, 2020.
- [13] 何萍, 李宏波, 黄惠. 云南高原楚雄市近50年气候年代际变化特征及城市气候分析[C]// 中国地理学会. 中国地理学会2012年学术年会学术论文摘要集. 开封—郑州: 中国地理学会, 2012: 67-68.
- [14] 向钦, 郭秋菊, 艾训儒, 等. 林分空间结构与物种多样性随空间尺度变化的规律研究[J]. 林业科学研究, 2022, 35(3): 151-160.
XIANG Q, GUO Q J, AI X R, et al. Variations on stand spatial structure and species diversity in different spatial scales[J]. *Forest Research*, 2022, 35(3): 151-160.
- [15] 刘玉平, 苏慧, 刘贵峰, 等. 罕山自然保护区森林植物群落优势种的种群结构与动态[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(4): 170-175.
LIU Y P, SU H, LIU G F, et al. Population structure and dynamics of dominant species of main forest community in Hanshan nature reserves[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(4): 170-175.
- [16] 董晓东, 李继红, 杨晓霞. 云南龙棕资源调查及生物学特性的研究[J]. 生态科学, 2002, 21(4): 338-341.
DONG X D, LI J H, YANG X X. Survey of Yunnan's *Trachycarpus nanus* and its biological features[J]. *Ecological Science*, 2002, 21(4): 338-341.
- [17] 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. Study on dynamic quantitative analysis method of plant population and community structure[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(2): 214-217.
- [18] 吴律欣, 杨小波, 李东海, 等. 海南铜鼓岭鸭脚木种群动态特征研究[J]. 广西植物, 2020, 40(8): 1101-1110.
WU L X, YANG X B, LI D H, et al. Population structure and dynamics of *Schefflera octophylla* in Tongguling, Hainan Province[J]. *Guizhou Botany*, 2020, 40(8): 1101-1110.
- [19] 杨蕾, 吕海英, 李进, 等. 新疆天山野果林准噶尔山楂种群结构与动态分析[J]. 西北植物学报, 2018, 38(12): 2314-2323.
YANG L, LU H Y, LI J, et al. Structure and dynamic analysis of *Crataegus songarica* K. Koch population in Tianshan wild fruit forest of Xinjiang[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2018, 38(12): 2314-2323.
- [20] 王泳腾, 黄治昊, 王俊, 等. 燕山山脉黄檗种群结构与动态特征[J]. 生态学报, 2021, 41(7): 2826-2834.
WANG Y T, HUANG Z H, WANG J, et al. The population structure and dynamic characteristics of *Phellodendron amurense* in Yanshan Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(7): 2826-2834.
- [21] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure. Models of balsam firs and eastern hemlocks[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1976, 64(3): 1029-1044.
- [22] 杨凤翔. 生命表的进一步研究及应用[J]. 生态学杂志, 1989, 8(5): 26-32.
YANG F X. Further study on life table and its application[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1989, 8(5): 26-32.
- [23] 拓锋, 刘贤德, 黄冬柳, 等. 祁连山大野口流域青海云杉种群数量动态[J]. 生态学报, 2021, 41(17): 6871-6882.
TA F, LIU X D, HUANG D L, et al. Quantitative dynamics of *Picea crassifolia* population in Dayekou Basin of Qilian Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(17): 6871-6882.
- [24] 程福山, 周末, 吴蒙嘉, 等. 云冷杉针阔混交林枫桦种子雨时空分布及种子萌发特性研究[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(12): 32-39.
CHENG F S, ZHOU M, WU M J, et al. Spatiotemporal distribution and seed germination characteristics of *Betula costata* seed rain in the spruce-fir mixed forest[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(12): 32-39.
- [25] 孟广涛, 柴勇, 方向京, 等. 云南富源光皮桦种群的生存状况分析[J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(9): 19-20.
MENG G T, CHAI Y, FANG X J, et al. Survival analysis of *Betula luminifera* population in Fuyuan County of Yunnan Province[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2008, 36(9): 19-20.
- [26] 闫涵, 孙芳芳, 马松梅, 等. 梭梭和白梭梭的种群结构与空间分布格局[J]. 西南农业学报, 2021, 34(8): 1781-1787.
YAN H, SUN F F, MA S M, et al. Population structure and spatial distribution pattern of *Haloxylon ammodendron* and *H. persicum*[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(8): 1781-1787.
- [27] 金钱荣, 潘仕萍, 陆琳, 等. 姚安龙棕植物价值及培育技术探讨[J]. 林业勘查设计, 2018(2): 93-94.
JIN Q R, PAN S P, LU L, et al. Discussion on the value and cultivation techniques of *Trachycarpus nanus* Becc. in Yao'an[J]. *Forest Investigation Design*, 2018(2): 93-94.
- [28] 彭振中, 朱必清, 张越, 等. 白河国家级自然保护区濒危植物水青树种群年龄结构及其动态特征[J]. 农业与技术, 2022, 42(18): 54-59.
PENG Z Z, ZHU B Q, ZHANG Y, et al. Age structure and dynamic characteristics of endangered plant *Tetracentron sinense* population in Baihe National Nature Reserve[J]. *Agriculture and Technology*, 2022, 42(18): 54-59.
- [29] 黄正良, 刘翰伦, 储诚进, 等. 生物间非传递性竞争研究进展[J]. 生物多样性, 2022, 30(2): 124-135.
HUANG Z L, LIU H L, CHU C J, et al. Advances in intransitive competition between organisms[J]. *Biodiversity Science*, 2022, 30(2): 124-135.