

湖北竹溪黑壳楠的种群结构与群落特征¹

詹施施¹ 王世彤^{2,3} 周本庚⁴ 杨腾⁵ 周刚^{2,3} 江明喜^{2,3*}

(1. 江西农业大学林学院, 江西南昌 330045;

2. 中国科学院武汉植物园, 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 湖北武汉 430074;

3. 中国科学院大学, 北京 100049;

4. 湖北省国有竹溪县双竹林场, 湖北竹溪 442315;

5. 武汉市林业调查规划设计院有限公司, 湖北武汉 430023)

【摘要】:为加强对黑壳楠(*Lindera megaphylla*)种质资源的保护,了解其种群结构与群落特征,对分布于湖北省竹溪县的黑壳楠群落进行了全面的调查。研究群落的物种组成和物种多样性,绘制种群结构图,采用静态生命表和生存分析探明种群的生存现状,利用动态指数和时间序列预测分析其未来发展趋势。结果表明,黑壳楠群落的物种数量和多样性指数均较低,各层次的物种多样性指数均为灌木层>草本层>乔木层,乔木层物种单一;种群的径级结构为不规则金字塔型,高度级结构为金字塔型,黑壳楠种群为增长型种群,但幼龄个体较少,中老年个体较多,对外界干扰的敏感性较高;静态生命表结果表明,黑壳楠的存活数量随着龄级的增加逐渐减少,个体期望寿命也逐渐降低;存活曲线趋向于Deevey- II型,前期死亡率平稳,但后期死亡率上升;生存分析表明,种群进入衰退期相对较晚,危险率曲线在V和VIII龄级出现陡增;时间序列分析预测,随着时间的推移,老龄个体数量增加,幼龄和中龄个体缺乏补充,种群在未来仍会面临衰退。在今后的保护工作中,应采用补植或人工促萌等措施增加幼苗数量,同时减少破坏性干扰,加强对黑壳楠种质资源的保护。

【关键词】:物种多样性;静态生命表;存活曲线;生存分析;时间序列预测

【中图分类号】:S793.9 **【文献标识码】**:A **【文章编号】**:1004- 8227(2023)01- 0113- 10

【DOI】:10.11870/cjlyzyyhj202301011

¹ **【收稿日期】**: 2022- 02- 28; **【修回日期】**: 2022- 04- 12

【基金项目】: 国家自然科学基金项目(31870510)

【作者简介】: 詹施施(1997 ~), 女, 硕士研究生, 主要研究方向为群落生态学. E- mail: 1129615231@qq. com

【* 通讯作者 E- mail】: mxjiang@wbgcas. cn

植物群落是指一定区域内所有植物个体的集合,是植物与环境长期相互作用的结果^[1]。物种组成和物种多样性是群落特征研究的基本内容,可以为揭示群落物种共存、群落稳定性和生物多样性维持机制提供重要信息^[2,3]。种群结构的研究不仅能够反映当前不同个体的组合与配制,了解种群现状,还可以揭示种群数量动态,预测其未来的发展趋势^[4,5]。邓贤兰等^[6]对井冈山竹柏(*Nageia nagi*)种群结构和群落特征的研究表明,竹柏种群虽然具有较强的自然更新能力,但由于生境遭到破坏,其种群数量急剧减少,群落物种多样性较低,需加强对群落环境的保护。秦爱丽等^[7]对濒危植物峨眉含笑(*Michelia wilsonii*)种群结构与动态的研究表明,幼龄个体的缺乏是导致种群衰退的主要原因。因此,分析种群结构和群落特征,有助于理解目标种群现状的成因,进一步探索科学有效的种群保护方案。

黑壳楠(*Lindera megaphylla* Hemsl)为樟科山胡椒属(*Lindera*)常绿乔木,是我国特有树种。分布于陕西、甘肃、湖北、湖南、安徽、江西、福建、四川、贵州、云南、广东、广西等省区,生于山坡、谷地湿润的常绿阔叶林或灌丛中。黑壳楠树形优美,四季常青,木材结构致密,纹理美观,既是优良的园林观赏树种,又是上等的用材树种,具有重要的观赏和经济价值。目前关于黑壳楠的研究主要集中在化学成分^[8]、抗性生理^[9]、繁育和栽培技术^[10]等方面。近年来,许妙洋^[11]对黑壳楠天然林群落的物种多样性进行了研究,但未分析其种群结构与动态。迄今为止,仍未见关于黑壳楠种群结构与动态的研究报道。在湖北省,黑壳楠一般为零散分布,在湖北竹溪发现的群落十分稀少,具有重要的保护价值。本研究以湖北省竹溪县的黑壳楠天然林为研究对象,通过样地调查,对黑壳楠群落的物种组成与多样性,种群的年龄结构以及动态特征等方面进行了研究,以期阐明黑壳楠的群落特征和种群结构动态规律,为该群落的科学保护提供依据。

1 研究区概况

竹溪县位于鄂西北的边陲,地处大巴山脉东段北坡,介于109° 29' E~109° 08' E, 31° 31' N~32° 32' N之间,地势南高北低,地貌峡谷与山间盆地相间,属于北亚热带季风气候,年平均气温14℃,无霜期238 d,全年总日照时间1 800 h,年降水量1 000 mm^[12]。研究地点位于竹溪县新湾乡烂泥湾,地理坐标为32° 09' 59.54" N,110° 06' 34.89" E,海拔443 m,坡度15°,西南坡。该分布点为黑壳楠纯林,分布面积约5 000 m²,地带性植被为常绿阔叶林,土壤类型为黄棕壤。

2 研究方法

2.1 野外调查

2020年12月,在研究区选择典型黑壳楠天然林群落,设置1个面积为10 m×10 m的标准样方,开展群落调查。详细记录样方的经纬度、海拔、地形、坡位、坡度、坡向、受干扰程度等生境信息。以10 m×10 m的样方调查乔木层植物,记录物种名、胸径、树高、枝下高、冠幅等;在标准样方中设置4个5 m×5 m的灌木样方和4个1 m×1 m的草本样方,调查灌木层和草本层植物,记录物种名、株数、平均高度、平均盖度等数据。另外,对该天然林中所有黑壳楠植株进行每木调查,记录胸径、树高、冠幅等数据,用于黑壳楠种群结构分析。由于本研究的天然林群落为黑壳楠纯林,乔木层仅黑壳楠一个物种,灌木层和草本层的植物分布也较为均匀,因此设置10 m×10 m的样方能够满足群落调查的需求。

2.2 种群结构划分

根据研究区域黑壳楠胸径(D)和高度(H)的分布状况,采用大小级分析法研究黑壳楠的种群结构。径级划分:以10 cm为间隔,将植株划分为9个径级:I级:D<10 cm;II级:10 cm≤D<20 cm;III级:20 cm≤D<30 cm;IV级:30 cm≤D<40 cm;V级:40 cm≤D<50 cm;VI级:50 cm≤D<60 cm;VII级:60 cm≤D<70 cm;VIII级:70 cm≤D<80 cm;IX级:D≥80 cm。高度级划分:将H<10 m的黑壳楠个体作为高度级的第1级,之后以2.5 m为间隔,将植株划分为9个高度级:1级:H<10 m;2级:10 m≤H<12.5 m;3级:12.5 m≤H<15 m;4级:15 m≤H<17.5 m;5级:17.5 m≤H<20 m;6级:20 m≤H<22.5 m;7级:22.5 m≤H<25 m;8级:25 m≤H<27.5 m;9级:H≥27.5 m。

2.3 数据分析

2.3.1 重要值计算

参照张金屯^[13]的方法, 分别计算样方内乔木层、灌木层和草本层植物的重要值:

重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对优势度) / 3

其中, 乔木层相对优势度用胸高断面积计算, 灌木层和草本层相对优势度指相对盖度。

2.3.2 多样性指数

采用 Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 均匀度指数测定群落物种多样性^[14,15], 具体公式如下:

$$\text{Margalef 指数: } R = (S - 1) / \ln N \quad (1)$$

$$\text{Simpson 指数: } D_s = 1 - \sum P_i^2 \quad (2)$$

$$\text{Shannon-wiener 指数: } H' = - \sum P_i (\ln P_i) \quad (3)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } J = H' / \ln S \quad (4)$$

式中: P_i 为物种 i 的个体数与所有物种个体数之比; S 为物种数目; N 为所有物种的个体数之和。

2.3.3 静态生命表与存活曲线

以径级代替龄级, 编制黑壳楠的静态生命表^[16]。为避免死亡率为负值, 与数学假设不符, 采用匀滑技术^[17]对原始数据 A_x 进行处理, 得到修正后的数据 a_x 。

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-II 和 Deevey-III 型存活曲线^[18], 判断黑壳楠种群的存活曲线类型。

2.3.4 生存分析

基于静态生命表和生存分析理论^[19], 应用生存分析中的生存函数 $S(i)$ 、累计死亡率函数 $F(i)$ 、死亡密度函数 $f(t_i)$ 和危险率函数 $\lambda(t_i)$ 来分析黑壳楠种群生存状况, 公式如下:

$$S_{(i)} = S_1 \times S_2 \times S_3 \cdots \times S_i \quad (5)$$

$$F_{(i)} = 1 - S_{(i)} \quad (6)$$

$$f_{(ii)} = \frac{(S_{i-1} - S_i)}{h_i} \quad (7)$$

$$\lambda_{(ii)} = \frac{2(1 - S_i)}{h_i(1 + S_i)} \quad (8)$$

式中： S_i 为存活频率， $S_i = l_{i+1} / l_i$ ； h_i 为龄级宽度。

2.3.5 种群动态变化指数

以径级代替龄级，计算黑壳楠种群龄级结构的动态指数^[20]，公式如下：

$$V_n = \frac{S_n - S_{n+1}}{\max(S_n, S_{n+1})} \times 100\% \quad (9)$$

$$V_{pi} = \frac{1}{\sum_{n=1}^{k-1} S_n} \times \sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n) \quad (10)$$

$$V'_{pi} = \frac{\sum_{n=1}^{k-1} (S_n V_n)}{\min(S_1, S_2, \dots, S_k) \sum_{n=1}^{k-1} S_n} \quad (11)$$

$$P_{\max} = \frac{1}{k \min(S_1, S_2, \dots, S_k)} \quad (12)$$

式中： S_n 为第 n 龄级的个体数； k 为种群龄级数量； V_n 为种群龄级间的动态指数； V_{pi} 表示种群年龄结构的数量变化动态指数； V'_{pi} 表示考虑外部干扰时的种群年龄结构的数量动态变化指数； P_{\max} 表示种群对完全随机干扰所承担的最大风险概率。

2.3.6 种群数量时间序列预测

采用一次平均推移法预测黑壳楠种群的年龄结构^[21]，预测各龄级在未来 2、4、6 和 8 个龄级时间后的存活个体数，公式如下：

$$M_t^{(1)} = \frac{1}{n} \sum_{k=t-n+1}^t X_k \quad (13)$$

式中： n 为需要预测的时间； t 为龄级； X_k 为 k 龄级内的个体数量； $M(1)_{tt(1)}$ 表示经过未来 n 个龄级时间后 t 龄级的种群大小。

本文数据处理和作图运用 Excel 2019 和 Origin 2021 软件完成。

3 结果和分析

3.1 黑壳楠群落特征

3.1.1 物种组成

样地内共记录到维管植物 29 种，隶属 25 科 29 属。其中，蕨类植物 2 科 2 属 2 种，种子植物 23 科 27 属 27 种。属、种占优势的科包括：桑科(2 属 2 种)、荨麻科(2 属 2 种)、蔷薇科(2 属 2 种)和大戟科(2 属 2 种)，其他科均仅有 1 属 1 种。

黑壳楠群落的垂直结构可分为乔木层、灌木层和草本层，乔木层盖度 75%~85%，高 13~23 m，仅有黑壳楠这一个物种，占绝对优势；灌木层盖度约 10%，高 0.35~2 m，包含 17 科 20 属 20 种，其中腊梅(*Chimonanthus praecox*)的重要值为 21.17，是该层的优势物种；草本层盖度约 3%，高 0.2~0.6 m，包含 8 科 8 属 8 种，其中占优势的物种有褐果薹草(*Carex brunnea*)、贯众(*Cyrtomium fortunei*)和山麦冬(*Liriope spicata*)，重要值分别为 28.57%、25.20%和 22.01%(表 1)。

3.1.2 物种多样性

由表 2 可知，黑壳楠群落总体的 Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 指数的值分别为 5.691、0.914、2.816 和 0.836。群落不同层次物种多样性指数都表现为灌木层最大，草本层次之，乔木层最小，表明灌木层的物种多样性最高，物种最丰富，分布也更为均匀。乔木层的各项指标最小且均为 0，说明物种组成单一。

3.2 黑壳楠种群结构

3.2.1 径级结构

本次调查共统计到的黑壳楠 144 株，最大胸径 87.4 cm。黑壳楠的径级结构呈“不规则金字塔型”，随着径级的增加，个体数量呈“升高-降低-升高-降低”的趋势，峰值出现在第 III 级和第 VI 级，个体数量分别为 34 和 28 株，分别占总数的 23.61% 和 19.44%。径级结构的第 I 级缺失，第 II 级个体数仅有 11 株，占总数的 7.64%(图 1)。

3.2.2 高度结构

黑壳楠种群的高度分布范围为 13.5~29.2 m。黑壳楠的高度级结构呈“金字塔型”，随着高度级的增加，个体数量先增加后降低，第 7 级的个体数量最多，共 42 株，占总数的 29.17%。黑壳楠种群集中在第 6~8 级的个体数量最多，共 98 株，占总数的 68.06%，此外，该群落高度级结构的第 1 级和第 2 级缺失，第 3 级仅 6 株，占总数的 4.17%(图 2)。

3.3 黑壳楠种群静态生命表与生存分析

3.3.1 静态生命表与存活曲线

黑壳楠存活数量随着龄级的增加逐渐减少，个体的期望寿命也逐渐降低(附录 1)。黑壳楠种群的生存曲线在 I~VI 龄级呈平

缓下降趋势，随着龄级的增加，下降速度逐渐加快。采用指数模型和幂函数模型对生存曲线进行检验，发现指数模型 R2 值大于幂函数模型，且达到显著水平，说明黑壳楠种群的存活曲线趋近于 Deevey-II 型(图 3, 表 3)。黑壳楠种群死亡率和消失率的变化趋势一致，I~V 龄级几乎保持不变，V 龄级之后急剧增长(图 4)。

表 1 黑壳楠群落物种组成及重要值

层次	物种	相对密度 (%)	相对频度 (%)	相对优势度 (%)	重要值 (%)
乔木层	黑壳楠 <i>Lindera megaphylla</i>	100.00	100.00	100.00	100.00
灌木层	腊梅 <i>Chimonanthus praecox</i>	23.17	9.09	31.25	21.17
	紫麻 <i>Oreocnide frutescens</i>	14.63	9.09	7.81	10.51
	小叶菝葜 <i>Smilax microphylla</i>	14.63	9.09	4.69	9.47
	常春花 <i>Catharanthus roseus</i>	4.88	9.09	14.06	9.34
	忍冬 <i>Lonicera japonica</i>	8.54	6.06	6.25	6.95
	柞木 <i>Xylosma congesta</i>	6.10	6.06	6.25	6.14
	爬藤榕 <i>Ficus sarmentosa</i> var. <i>impressa</i>	2.44	6.06	6.25	4.92
	茶藨子 <i>Ribes janczewskii</i>	2.44	6.06	3.13	3.87
	五加 <i>Eleutherococcus nodiflorus</i>	2.44	6.06	3.13	3.87
	地构叶 <i>Speranskia tuberculata</i>	3.66	3.03	1.56	2.75
	石岩枫 <i>Mallotus repandus</i>	3.66	3.03	1.56	2.75
	扶芳花 <i>Euonymus fortunei</i>	2.44	3.03	1.56	2.34
	棕榈 <i>Trachycarpus fortunei</i>	2.44	3.03	1.56	2.34
	其他物种 <i>Other species</i>	8.54	21.21	10.92	13.58
草本层	褐果薹草 <i>Carex brunnea</i>	30.00	26.67	29.03	28.57
	贯众 <i>Cyrtomium fortunei</i>	23.33	20.00	32.26	25.20
	山麦冬 <i>Liriope spicata</i>	26.67	20.00	19.35	22.01
	冷水花 <i>Pilea notata</i>	6.67	6.67	6.45	6.59
	过路黄 <i>Lysimachia christinae</i>	3.33	6.67	3.23	4.41
	堇菜 <i>Viola arcuata</i>	3.33	6.67	3.23	4.41

	铁角蕨 <i>Asplenium trichomanes</i>	3.33	6.67	3.23	4.41
	猪殃殃 <i>Galium spurium</i>	3.33	6.67	3.23	4.41

表 2 黑壳楠群落物种多样性指数

层次	Margalef 指数	Simpson 指数	Shannon- wiener 指数	均匀度 指数
乔木	0.000	0.000	0.000	0.000
灌木层	4.312	0.883	2.500	0.835
草本层	2.058	0.803	1.642	0.790
总体	5.691	0.914	2.816	0.836

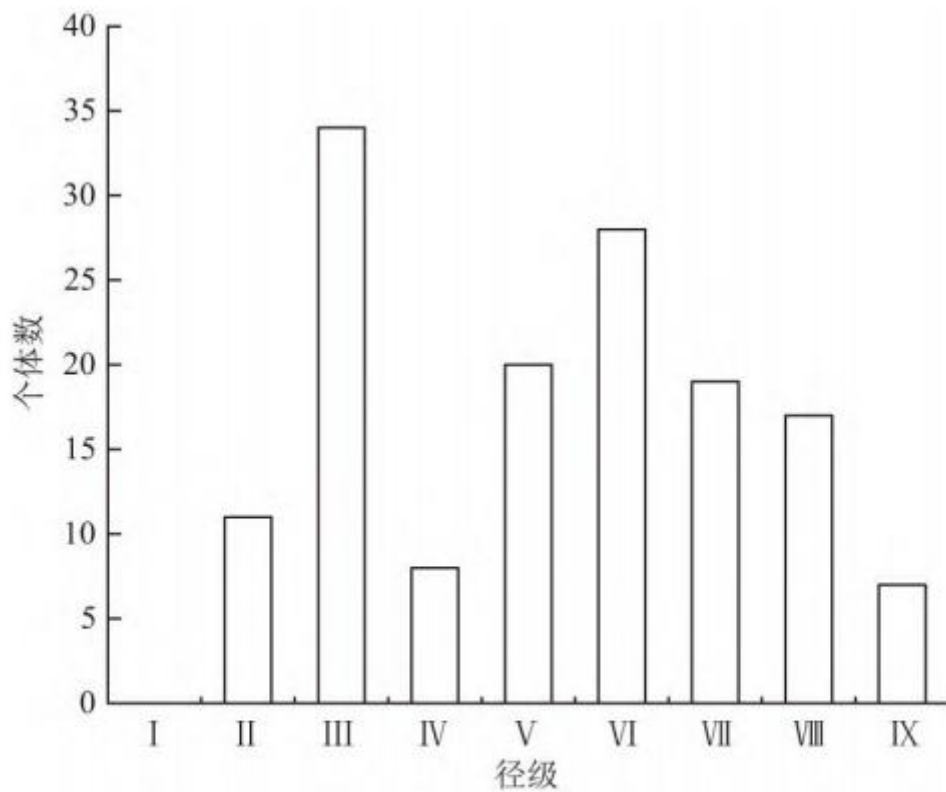


图 1 黑壳楠种群径级结构

Fig. 1 Diameter class structure of *Lindera megaphylla* population

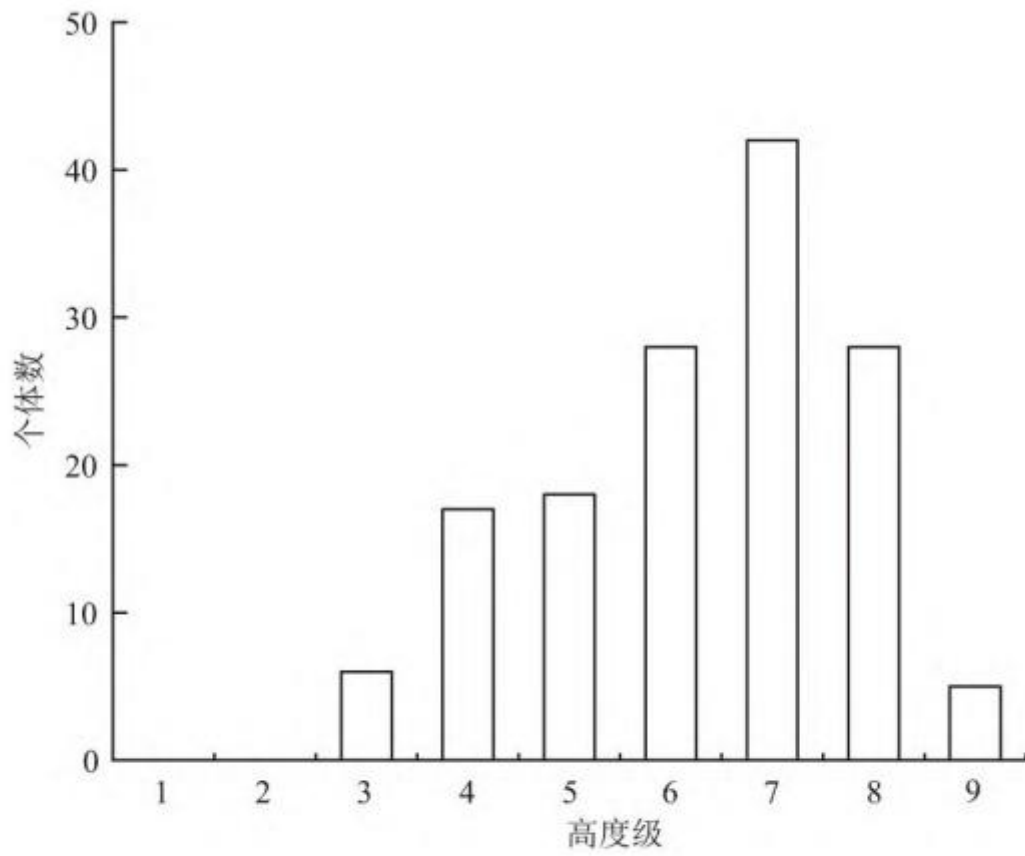


图 2 黑壳楠种群高度级结构

Fig. 2 Height class structure of *Lindera megaphylla* population

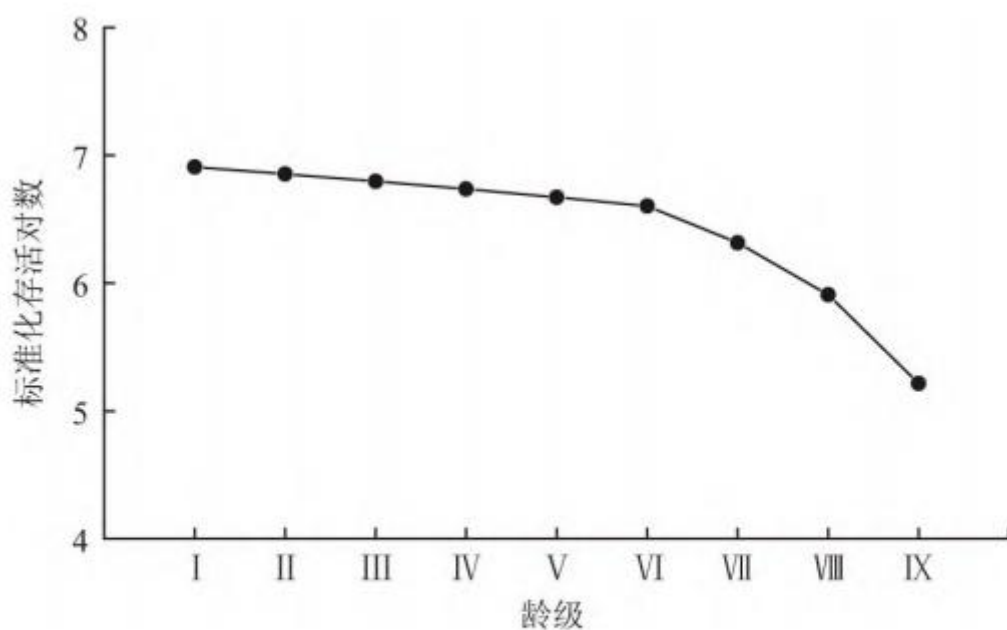


图 3 黑壳楠种群存活曲线

Fig. 3 Survival curve of *Lindera megaphylla* population

表 3 黑壳楠种群存活曲线的检验模型

曲线方程	R2	F	P	存活曲线类型
$y = 7.421e-0.029x$	0.741	20.052	0.003	Deevey-II
$y = 7.314x-0.091$	0.511	7.321	0.030	Deevey-III

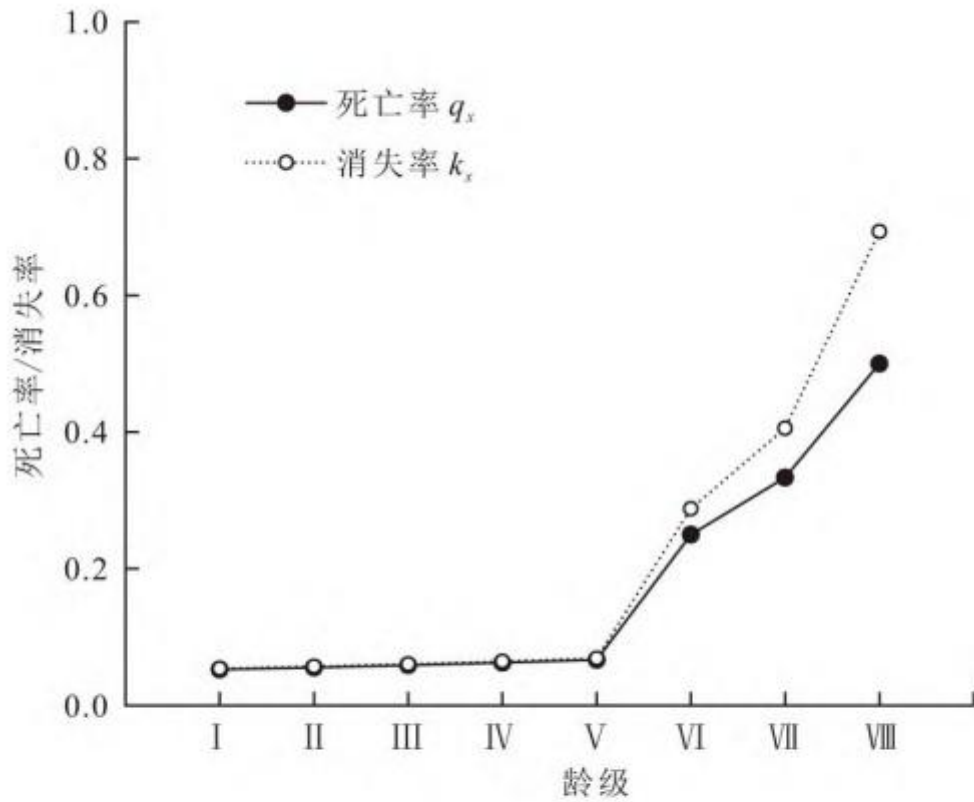


图 4 黑壳楠种群死亡率和消失率曲线

Fig. 4 Mortality and vanish rate curve of *Lindera megaphylla* population

3.3.2 生存分析

黑壳楠种群的生存率和累计死亡率呈互补状态，随着龄级的增加，种群生存率逐渐下降，累计死亡率逐渐上升，种群在 VI 龄级达到平衡，表明种群进入衰退期较晚(图 5)。黑壳楠种群死亡密度曲线在前期变化趋势较为平缓，后期波动上升，VI 龄级和 IX 龄级的死亡密度较高；危险率曲线在前期呈平稳状态，从 V 龄级开始逐渐增加，VIII 龄级出现陡增拐点(图 6)。

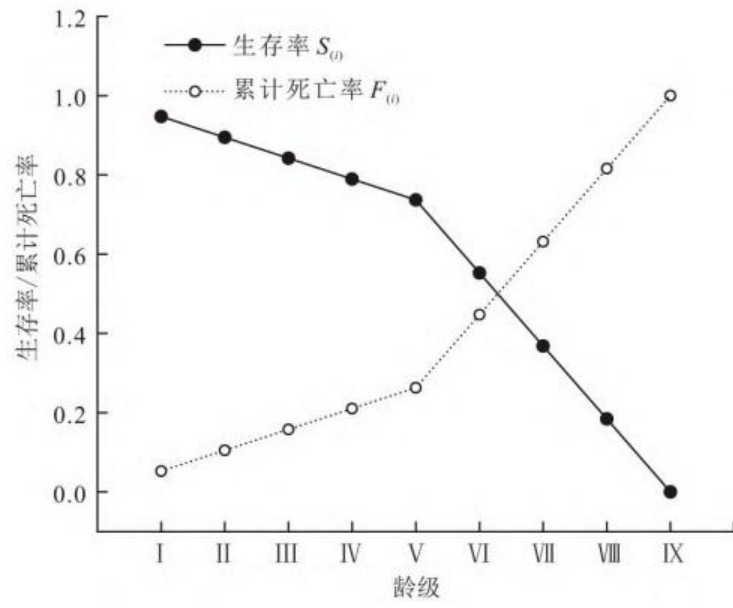


图 5 黑壳楠种群生存率和累计死亡率曲线

Fig. 5 Survival rate and cumulative mortality rate curve of *Lindera megaphylla* population

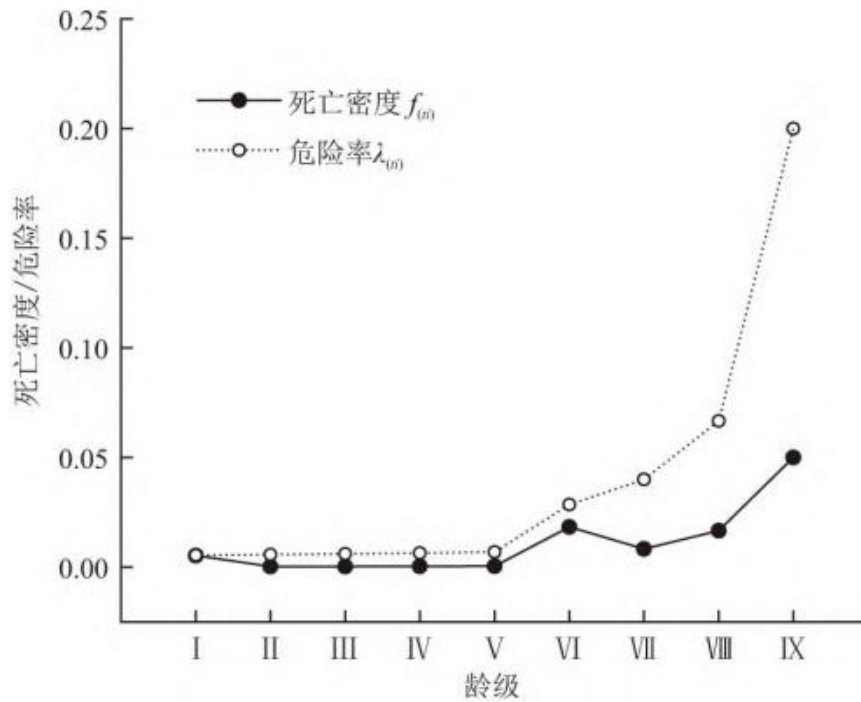


图 6 黑壳楠种群死亡密度和危险率曲线

Fig. 6 Mortality density and hazard rate curve of *Lindera megaphylla* population

3.4 黑壳楠种群动态与时间序列预测

3.4.1 种群动态量化分析

黑壳楠种群的各龄级的数量变化动态指数随龄级的增加呈波动状态，其中，V1、V2、V4 和 V5 均小于 0；种群年龄结构数量动态变化指数 V_{pi} 为正值；当考虑外部随机干扰时，种群年龄结构的数量动态变化指数 $V'_{pi} = 0.34$ ，趋近于 0，随机干扰风险极大值 $P_{max} = 0.02$ (表 4)。

3.4.2 时间序列预测

经过 2、4、6、8 个龄级后，第 II、III、V 和 VI 龄级个体数均降低，第 IV、VII、VIII 和 IX 龄级个体数在前期都增加，后期有所降低并趋于稳定。其中，第 II 和 III 龄级经过 2 个龄级时间后，个体数量分别下降了 45.45% 和 32.35% (表 5)。

表 4 黑壳楠种群动态变化指数

龄级	种群动态指数级	动态指数 (%)
I	V1	-100.00
II	V2	-67.65

III	V3	76.47
IV	V4	-60.00
V	V5	-28.57
VI	V6	32.14
VII	V7	10.53
VIII	V8	58.82
	V _{pi}	21.20
	V' pi	0.34
	P _{max}	0.02

注：V_n：种群从 n 到 n + 1 级的数量动态变化指数； V_{pi}：种群年龄结构的数量动态变化指数； V' pi：考虑外部干扰时的种群年龄结构的数量动态变化指数； P_{max}：随机干扰风险极大值。

表 5 黑壳楠种群数量动态的时间序列预测

龄级	原始数据	M2(1)	M4(1)	M6(1)	M8(1)
I	0				
II	11	6			
III	34	23			
IV	8	21	13		
V	20	14	18		
VI	28	24	23	17	
VII	19	24	19	20	
VIII	17	18	21	21	17
IX	7	12	18	17	18

注：M_t(1)：经过 2、4、6、8 个龄级时间后龄级种群大小的预测值。

4 讨论

4.1 黑壳楠群落特征

物种组成和物种多样性是群落的基本特征，也是群落研究的主要内容，一般认为群落物种组成越丰富，对干扰的抗性越高，群落的稳定性也更好^[22]。本研究中，竹溪县黑壳楠群落共记录到维管束植物 29 种，群落总体的 Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 指数分别为 5.691、0.914、2.816 和 0.836。这与闽东黑壳楠群落^[11]的物种数量相似，与苏南山区残存斑块香果树群落^[23]的物种数量以及群落总体的多样性指数也相似，但与湖南八大公山黄杉群落^[24]以及同纬度湖北鹤峰的

青钱柳群落^[25]相比,物种数量和多样性指数均较低,这说明本研究中黑壳楠群落的物种组成较为简单,物种多样性较低,受到的干扰较为严重。

本研究中,黑壳楠在乔木层中占绝对优势,但乔木层的物种单一,多样性指数低。这与许妙洋^[11]对闽东黑壳楠天然林群落物种多样性的研究结果相似,黑壳楠在乔木层的优势度明显,其他物种数量较少或严重缺失,导致群落的物种多样性较低,群落稳定性较差。本研究中,灌木层的物种数量最多,多样性指数也都最高,表明灌木层的物种最丰富,物种多样性最高,分布也更均匀。这与许妙洋^[11]的研究结果不同,该研究中,黑壳楠群落灌木层的物种数量最多,但物种多样性指数最低,这是因为,方竹在灌木层的优势度明显,远高于其他物种的重要值,从而影响了整体的多样性指数,而本研究中,灌木层优势物种腊梅的重要值仅约20%,反映出灌木层优势种并不突出,因此多样性指数较高。

4.2 黑壳楠种群结构与动态

种群结构与数量动态是植物自身生存能力和环境因素共同作用的结果^[26,27]。本研究的结果显示,黑壳楠种群的径级结构和高度级结构呈金字塔或不规则金字塔型,种群缺乏幼苗,幼龄个体占比较低,种群主要由中老龄个体维持。这可能是因为,研究区域的郁闭度较高,而黑壳楠为阳生树种,幼龄个体对林下光照条件要求较高,再加上种群受到的干扰较为严重,导致黑壳楠种群幼龄个体明显不足。

静态生命表分析结果表明,黑壳楠存活数量随着龄级的增加逐渐减少,个体期望寿命也逐渐降低,这与濒危植物羽叶丁香(*Syringa pinnatifolia*)的研究结论一致,可能是由于随着年龄的增长,生理生长逐渐到达极限,死亡率升高^[28]。种群存活曲线趋近于Deevey-II型,死亡率在V龄级之前相对稳定,但V龄级之后有较大幅度上升,表明种群具有前期稳定,后期衰退的特点。生存分析表明,生存率和累计死亡率在VI龄级达到平衡,说明种群进入衰退期相对较晚;死亡密度和危险率在前期较为稳定,危险率曲线在V和VIII龄级出现陡增,说明种群在中龄向老龄过渡时期以及老龄阶段面临较大的生存压力,可能是受到环境以及生理衰退的影响^[29,30]。前人对珙桐(*Davidia involucrata*)和秦岭冷杉(*Abies chensiensis*)的研究也发现,中龄向老龄的过渡阶段是限制濒危植物种群发展的主要阶段之一^[31,32]。

种群动态量化分析的结果显示,种群的数量动态变化指数值($V_{pi} = 21.20$)为正值,说明该种群属于增长型种群,但部分龄级(I、II、IV和V龄级)呈衰退状态,与王立龙等^[33]对裸木种群动态特征的研究结果相似,可能是由于现存III、VI龄级的黑壳楠个体数量仍然可以在有限的时间内维持后续龄级的更新。时间序列预测可知,经过2、4、6、8个龄级后,老龄(VII、VIII和IX龄级)个体数均不同程度的增加,幼龄(II和III龄级)和中龄(V和VI龄级)的个体数量缺乏补充,与种群动态量化分析的结果一致。随着时间的推移,由于严重缺乏幼龄个体,种群的正常更新将难以维持,老龄化严重,未来仍会面临衰退。结合黑壳楠的种群结构分析,进一步说明幼龄个体的缺乏是种群衰退的主要原因之一。

4.3 黑壳楠种群的保护及恢复对策

研究中,黑壳楠种群面临的主要问题包括:群落受到人为活动的干扰较为严重,物种多样性较低;种群幼龄个体缺乏,老龄化严重;中龄阶段向老龄阶段过渡时期存在压力。因此,人工保护措施的介入是阻止黑壳楠种群衰退的主要方式。在今后的保护工作中应加大黑壳楠种群的就地保护的力度,减少人为活动的干扰,并采用补植或人工促萌等辅助措施增加幼苗数量,采用间伐、疏伐等方式调控林地密度,从而改善黑壳楠野生种群的生长状况,保护现有种质资源。

参考文献

[1] 刘艳会,刘金福,何中声,等.基于戴云山固定样地黄山松群落物种组成与结构研究[J].广西植物,2017,37(7):881-890. LIU Y H, LIU J F, HE Z S, et al. *Pinus taiwanensis* community composition and structure based on fixed

sample Daiyun Mountain[J]. Guihaia, 2017, 37(7):881-890.

[2] AGUILAR R, ASHWORTH L, GALETTO L, et al. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis[J]. Ecology Letters, 2006, 9(8):968-980.

[3] TILMAN D, REICH P B, KNOPS J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment[J]. Nature, 2006, 441(7093):629-632.

[4] 达良俊, 杨永川, 宋永昌. 浙江天童国家森林公园常绿阔叶林主要组成种的种群结构及更新类型[J]. 植物生态学报, 2004, 28(3):376-384. DA J L, YANG Y C, SONG Y C. Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2004, 28(3):376-384.

[5] 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):2481-2492. 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):2481-2492.

[6] 邓贤兰, 肖平根, 吴杨, 等. 井冈山竹柏种群结构和分布格局及其群落特征分析[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(2):92-97. DENG X L, XIAO P G, WU Y, DUAN S H, et al. Analysis on population structure, distribution pattern and community characteristics of *Nageianagi* in Jinggangshan[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2013, 22(2):92-97.

[7] 秦爱丽, 马凡强, 许格希, 等. 珍稀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):4445-4454. QIN A L, MA F Q, XU X G, 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):4445-4454.

[8] 杨建飞, 宁莉萍, 杨了, 等. 黑壳楠木材构造特征及挥发性有机物成分[J]. 浙江农林大学学报, 2018, 35(5):927-934. YANG J F, NING L P, YANG L, et al. Structural characteristics of *Lindera megaphylla* wood and its volatile organic compounds[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2018, 35(5):927-934.

[9] 杨曼, 张佑麟, 徐振东, 等. 水分胁迫对黑壳楠和香樟幼苗生理特性的影响[J]. 南方农业学报, 2015, 46(8):1449-1454. YANG M, ZHANG Y L, XU Z D, et al. Effects of water stress on seedlings growth and physiological characteristics of *Lindera megaphylla* Hemsl. and *Cinnamomum camphora* (L.) Presl[J]. Journal of Southern Agriculture, 2015, 46(8):1449-1454.

[10] 叶黎明. 皖南山区黑壳楠特征特性及播种育苗技术[J]. 现代农业科技, 2012, 15:149, 152. YE L M. Characteristics and seeding technology of *Lindera megaphylla* in mountainous area of Southern Anhui Province, China[J]. Xiandai Nongye Keji, 2012, 15:149, 152.

[11] 许妙洋. 闽东黑壳楠天然林群落物种多样性研究[J]. 安徽农学通报, 2017, 23(14):101-103. XU M Y. Species diversity of *Lindera megaphylla* natural forest in Eastern Province, China[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2017, 23(14):101-103.

-
- [12] 刘升乔, 邓洪平, 胡亚萍, 等. 湖北竹溪大型真菌资源及生态分布研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2021, 43(6):52-59. LIU S Q, DENG H P, HU Y P, et al. Study on ecological distribution of macrofungus resources in Zhuxi Hubei[J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2021, 43(6):52-59.
- [13] 张金屯. 植被数量生态学方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995. ZHANG J T. Quantitative Vegetation Ecology[M]. Beijing: China Science and Technology Press, 1995.
- [14] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法 (上)[J]. 生物多样性, 1994a, 2(3):162-168. MA K P. Measure method of biological community diversity I :measurement of α diversity (I)[J]. Biodiversity Science, 1994a, 2(3):162-168.
- [15] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法 (下)[J]. 生物多样性, 1994b, 2(4):231-239. MA K P. Measure method of biological community diversity I :measurement of α diversity (II)[J]. Biodiversity Science, 1994b, 2(4):231-239.
- [16] 江洪. 云杉种群生态学[M]. 北京: 中国林业出版社, 1992. JIANG H. Studies on the Spruce (*Picea asperata*) Population Ecology[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1992.
- [17] WRATTEN S D, FRY G L A. Field and Laboratory Exercises in Ecology[M]. London: Edward Arnold, 1980.
- [18] HETT J M, LOUCKS O L. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock[J]. Journal of Ecology, 1976, 64(3):1029-1044.
- [19] 杨凤祥, 王顺庆, 徐海根, 等. 生存分析理论及其在研究生命表中的应用[J]. 生态学报, 1991, 11(2):153-158. YANG F X, WANG S Q, XU H G, et al. The theory of survival analysis and its application to life table[J]. Acta Ecologica Sinica, 1991, 11(2):153-158.
- [20] 陈晓德. 植物种群与群落结构动态量化分析方法研究[J]. 生态学报, 1998, 18(2):214-217. CHEN X D. Study on dynamic quantitative analysis of plant population and community structure[J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(2):214-217.
- [21] 吴承祯, 洪伟. 林木生长的多维时间序列分析[J]. 应用生态学报, 1999, 10(4):395-398. WU C Z, HONG W. Multidimensional time series analysis on tree growth[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1999, 10(4):395-398.
- [22] 吕婷, 刘玉萍, 亢俊铎, 等. 德令哈-哈拉湖沿线不同生境下群落的物种组成及其多样性[J]. 草地学报, 2021, 29(S1):146-155. LU T, LIU Y P, KANG J H, et al. Studies on composition and diversity of species based on different habitats along the Delingha-Hala Lake[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(S1):146-155.
- [23] 彭仙丽, 李莉, 张光富, 等. 苏南山区 5 个斑块香果树群落物种组成及多样性特征[J]. 植物资源与环境学报, 2017, 26(4):93-100. PENG X L, LI L, ZHANG G F, et al. Species composition and diversity characteristics of *Emmenopteryx henryi* communities in five patches in the mountainous area of southern Jiangsu[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2017, 26(4):93-100.
- [24] 李玲丽, 徐耀粘, 周天阳, 等. 湖南八大公山黄杉种群结构和群落特征研究[J]. 植物科学学报, 2021, 39(2):111-120. LI

L L, XU Y Z, ZHOU T Y, et al. Population structure and community characteristics of *Pseudotsuga sinensis* Dode in Badagongshan, Hunan Province, China[J]. *Plant Science Journal*, 2021, 39(2):111-120.

[25] 周永晟, 徐子恒, 袁发银, 等. 亚热带 3 个地点青钱柳群落特征比较[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2021, 45(1):29-35. ZHOU Y S, XU Z H, YUAN F Y, et al. Comparisons of community characteristics among three natural forests of *Cyclocarya paliurus* in the subtropical region of China[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2021, 45(1):29-35.

[26] SVENSSON J S, JEGLUM J K. Structure and dynamics of an undisturbed old-growth Norway spruce forest on the rising Bothnian coastline[J]. *Forest Ecology and Management*, 2001, 151(1-3):67-79.

[27] BIERZYCHUDEK P. Plant biodiversity and population dynamics. In: Monson R. (eds). *Ecology and the Environment*[M]. New York, NY, Springer, 2014, 8:29-65.

[28] 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. *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 pinnatifolia* Hemsl. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(7):2471-2480.

[29] 吉也, 曹孟岩, 白楚锋, 等. 峨眉山桫欏种群结构与动态特征[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(3):0543-0551. JI Y, CAO M Y, BAI C F, et al. Population structure and dynamics of *Alsophila spinulosa* in Mount Emei[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(3):0543-0551.

[30] 王进, 姚兰, 艾训儒, 等. 鄂西南不同区域亮叶桦种群结构与动态特征[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(2):357-365. WANG J, YAO L, AI X R, et al. Structure and dynamic characteristics of *Betula luminifera* populations in different regions of Southwest Hubei Province, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(2):357-365.

[31] 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):1799-1804. 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):1799-1804.

[32] 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):1419-1424. WU M K, SHEN Z J, LIU H, et al. Life table and survival analysis of natural *Davidia involucreta* population in Fanjing Mountain Nature Reserve, Guizhou province of southwest China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(6):1419-1424.

[33] 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.