•研究报告•

水杉原生种群结构及空间分布格局

黄 小¹ 朱 江^{1,2*} 姚 兰^{1,2} 艾训儒^{1,2}
王 进¹ 吴漫玲¹ 朱 强¹ 陈绍林³

1 (湖北民族大学林学院园艺学院, 湖北恩施 445000)

2 (生物资源保护与利用湖北省重点实验室, 湖北恩施 445000)

3 (湖北省星斗山国家级自然保护区管理局, 湖北恩施 445000)

摘要: 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)是我国特有濒危极小种群物种, 其种群的状态一直被国内外学者广泛关注。分析现存水杉原生种群结构和空间分布格局及其空间关联性, 可以从空间格局角度深入认识水杉原生种群结构和分布格局及可能的形成机理。本文基于湖北利川境内水杉原生种群的野外调查数据, 分析其径级和高度级结构, 同时运用点格局分析中的成对相关函数 $g(r)$ 以及3个零模型(完全空间随机模型、异质泊松模型、先决条件模型)分析水杉原生种群空间分布格局、各龄级空间分布格局及空间关联性。结果表明: (1)分布于研究区域内的水杉原生种群个体数共5,663株, 已死亡33株, 现存活5,630株, 其中40株濒临死亡, 465株处于衰弱状态, 部分个体呈现不同的形态特征和生长状况, 断梢和蚁害最为常见, 雷击是最致命的危害。(2)水杉原生种群结构分析显示, 其径级结构和高度级结构均呈纺锤型, 自然更新不良。(3)基于完全空间随机模型, 水杉原生种群在各尺度下均呈现聚集分布, 中龄树在较小尺度($r < 3,300$ m)上呈现聚集分布, 成年树和老龄树在较大尺度($r < 4,700$ m)上呈现聚集分布; 排除生境异质性影响后, 聚集尺度均减小, 所以种群及不同龄级的聚集尺度分别为0–3,000 m、0–2,100 m、0–2,900 m和0–2,500 m, 随后呈现为微弱的随机分布和均匀分布。(4)基于完全空间随机模型, 3个龄级之间在所有尺度均为正关联; 在排除生境异质性影响后, 不同龄级的正关联尺度减小, 均在0–2,800 m呈正关联。综上, 水杉原生种群个体数量正呈现逐步减少的趋势, 种群主要呈聚集分布, 各个龄级间具有正向的关系, 从现有的空间格局来看, 生境异质性、扩散限制和种内竞争是导致该格局的主要原因。

关键词: 水杉原生种群; 种群结构; 点格局分析; 空间关联性

Structure and spatial distribution pattern of a native *Metasequoia glyptostroboides* population in HubeiXiao Huang¹, Jiang Zhu^{1,2*}, Lan Yao^{1,2}, Xunru Ai^{1,2}, Jin Wang¹, Manling Wu¹, Qiang Zhu¹, Shaolin Chen³

1 School of Forestry and Horticulture, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000

2 Key Laboratory of Biological Resources Protection and Utilization of Hubei Province, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000

3 Hubei Xingdoushan National Nature Reserve Administration, Enshi, Hubei 445000

Abstract: *Metasequoia glyptostroboides* is an endemic and endangered species in China, and has therefore been heavily researched. *M. glyptostroboides*' distribution seems to have a recognizable spatial pattern, with a clear potential mechanism. To test this, we analyzed the structure and diameter classes and height level classes from survey data of parent *M. glyptostroboides* trees with a pairwise correlation function $g(r)$ and three null models (complete spatial randomness, heterogeneous Poisson process, and antecedent condition) in a point pattern analysis. The results of the spatial distribution patterns showed that: (1) There was 5,661 individuals of the native *M. glyptostroboides* population in the study area. Within this population, 31 of which were dead, 40 trees were on the verge of death, and 465 trees were classified as “weak”, with morphological characteristics and growth conditions associated with these trees such as shoot breakage, ant

收稿日期: 2019-09-08; 接受日期: 2019-11-27

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0503100)、湖北省自然科学基金(2019CFB229)、湖北省“双一流”建设专项资金和湖北民族大学博士启动基金(MY2018B027)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: 2017052@hbmu.edu.cn

damage, and lightning strike. (2) Both the diameter-class structure and the height-class structure were spindle-shaped, with poor natural renewal; (3) Based on Complete Spatial Randomness, the native *M. glyptostroboides* population showed a random distribution at all scales, the middle-aged trees showed an aggregation distribution on a small scale ($r < 3,300$ m), and the adult trees and the older trees appeared an aggregation distribution on a larger scale ($r < 4,700$ m). The aggregation scales of the population and the different age groups were 0–3,000 m, 0–2,100 m, 0–2,900 m and 0–2,500 m, respectively, and followed a weak random distribution and uniform distribution. (4) Based on Complete Spatial Randomness, there were positive correlations between the three growth stages at all scales that weakened when habitat heterogeneity was excluded (only a positive correlation between 0–2,800 m). In summary, the *M. glyptostroboides* population is decreasing gradually with poor population regeneration. The population is presented mainly as cluster distribution with positive relationship among all age classes, due to habitat heterogeneity, diffusion limitation and intra-species competition according to the existing spatial pattern.

Key words: *Metasequoia glyptostroboides*; population structure; point pattern analysis; space correlation

极小种群野生植物(Wild Plant with Extremely Small Populations, PSESP)属于极度濒危植物物种, 由于自身的生物学特征或外界干扰和破坏等因素, 现存个体数量少, 已低于稳定存活界限的最小生存种群(minimum viable population, MVP)。该类极小种群野生植物生长地区狭窄或者分布出现间断状态, 自然更新能力较差, 随时面临灭绝的风险(IUCN, 1997; 西尔维唐, 2003), 因此开展对极小种群野生植物的研究和保护对我国生物多样性保护具有重要意义。

极小种群野生植物的拯救和保护强调对种群结构和空间分布的研究。种群垂直结构和径级结构反映了种群数量动态及其发展趋势, 在一定程度上反映了种群与环境间的相互关系及其在群落的作用和地位(苏志尧等, 2000)。种群的空间分布格局是指在某个特定的区域内, 种群个体在该生境中的水平分布方式(Condit et al, 2000; Velázquez et al, 2016), 能够在一定程度上对种群空间的动态变化及变化过程进行解释, 反映种内和种间的相互作用、相互关系, 同时还可以反映出环境对种群生存和生长的影响(侯向阳和韩进轩, 1997; Kubota et al, 2007; 龚直文等, 2010)。目前已有学者对广西青梅(*Vatica guangxiensis*) (蒋迎红等, 2016)、峨眉含笑(*Michelia wilsonii*) (肖书礼等, 2019)、梓叶槭(*Acer catalpifolium*) (许恒和刘艳红, 2018)、黄梅秤锤树(*Sinojackia huangmeiensis*) (王世彤等, 2018)、铁竹(*Ferrocalamus strictus*) (喻丁香等, 2018)等极小种群野生植物种群的结构与动态开展了研究, 但是很少见到对某一极小种群野生植物所有的个体进行空间格局分析。对它们的种群结构和空间分布格局进行研究一

方面可以对种群进行定量描述, 另一方面可以揭示濒危植物种群和环境的关系, 为濒危植物的保护提供科学依据。

水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)是我国著名的柏科水杉属孑遗植物, 被誉为“活化石”。水杉原生种群分布的范围极其狭窄, 现存的个体数量较少, 2012年被列入世界自然保护联盟(IUCN)濒危物种红色名录。目前, 对水杉原生种群的研究主要集中在以下几个方面: 发现及保护(马金双, 2003; 王希群等, 2004b)、遗传特性(陈文文, 2016^①; 刘小红, 2019; 张咏祀和刘小红, 2019)、繁殖和栽培(龚维红和夏猛, 2015; 刘玉配, 2015^②)、种群特征及与环境的关系(周成河, 2006^③; 熊彪等, 2010; 林勇等, 2017; 郭秋菊等, 2018)、引种(马履一等, 2006)及药用价值(Beckmann & Geiger, 1968; 殷倩等, 2013)等方面。其中对水杉原生种群空间分布的研究仅限于建立样地, 对一定区域内的个体进行空间格局分析, 而未见有使用点格局方法对所有水杉原生种群的空间分布格局进行分析。本文以湖北利川境内水杉原生种群的5,663株母树为研究对象, 调查其生长状况, 系统地测算种群结构相关参数, 分析其结构特征, 并基于不同零模型的点格局分析方法, 采用单变量成对相关函数(pair correlation function, PCF)分析水杉原生种群及不同龄级空间分布格局特征, 采用双变量成对相关函数分析不同龄级的空间关联

① 陈文文 (2016) 水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群交配系统和扩散格局研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

② 刘玉配 (2015) 濒危物种水杉(*Metasequoia glyptostroboides*)自然种群的更新限制研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.

③ 周成河 (2006) 湖北利川水杉原生种群的生态学研究. 硕士学位论文, 华中农业大学, 武汉.

性,探讨了空间分布格局形成的原因,试图揭示水杉原生种群发育过程中的空间动态,为其就地保护和自然更新技术提供参考。

1 研究区域概况

水杉原生种群仅分布于湖北利川、重庆石柱、湖南龙山中间极狭窄的三角形区域内,且大部分位于利川星斗山国家级自然保护区西部小河片区(108°31′–108°48′ E、30°04′–30°14′ N),面积约为60,000 ha。该区属云贵高原东北延伸、巫山与武陵山脉交汇处,多山地、峡谷、丘陵、山间盆地等复杂地形,最高海拔为2,041.5 m,水杉原生种群分布海拔在830–1,565 m之间,平均海拔为1,028 m。该区属亚热带山地季风湿润气候,冬季严寒,夏无酷暑,降雨充沛,雨热同期,年均温12.8℃,年降水量为1,200–1,400 mm,相对湿度82%,无霜期平均230 d,年均日照1,298 h,土壤类型主要为黄壤、黄棕壤和紫色土。

水杉原生种群处于亚热带常绿落叶阔叶混交林中,群落结构复杂多样,其生境条件越来越差,受到人为干扰(剔枝、根部填埋、火烧等)和自然灾害(雷击、虫害等)的影响严重。群落中水杉原生种群仍然处于优势地位,其伴生种主要有杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、柳杉(*Cryptomeria fortunei*)、香椿(*Toona sinensis*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、三尖杉(*Cephalotus fortunei*)等,隶属36科62属72种(陈斯等, 2017; 林勇等, 2017)。

2 研究方法

2.1 野外调查

2017年5–11月,对分布于湖北利川境内水杉原生种群的5,663株个体进行调查。调查指标包括:树高(H)、胸径(DBH)、GPS坐标及生长势,同时记录个体生长情况,如是否被雷击、风折、虫害等。胸径、冠幅、树高和GPS坐标采用实测法,生长势参考《DB11 T 478-2007古树名木评价标准》(http://yllhj.beijing.gov.cn/zwgk/fgwj/dfbz/201911/t20191130_765256.shtml),分为正常、衰弱、濒危3种。

2.2 种群径级和高度级划分

参照熊彪(2010)和金鑫等(2018)的径级划分标准,将水杉原生种群分为10个径级(采用上限排外

法,以10 cm为一个步长): I级(20 cm ≤ DBH < 30 cm)、II级(30 cm ≤ DBH < 40 cm)、III级(40 cm ≤ DBH < 50 cm)、IV级(50 cm ≤ DBH < 60 cm)、V级(60 cm ≤ DBH < 70 cm)、VI级(70 cm ≤ DBH < 80 cm)、VII级(80 cm ≤ DBH < 90 cm)、VIII级(90 cm ≤ DBH < 100 cm)、IX级(100 cm ≤ DBH < 150 cm)、X级(DBH ≥ 150 cm)。采用径级代替龄级的方法,并结合水杉的生长特性,将水杉原生种群个体分为中龄树(I级–IV级)、成年树(V级–VIII级)、老龄树(IX级、X级)。

根据水杉原生种群的树高(H)分布特征,按照上限排外法将垂直结构由低到高依次划分为9个垂直层次: I层(H < 10 m)、II层(10 m ≤ H < 15 m)、III层(15 m ≤ H < 20 m)、IV层(20 m ≤ H < 25 m)、V层(25 m ≤ H < 30 m)、VI层(30 m ≤ H < 35 m)、VII层(35 m ≤ H < 40 m)、VIII层(40 m ≤ H < 45 m)、IX层(H ≥ 45 m)。

2.3 点格局分析方法

点格局分析采用成对相关函数 $g(r)$ 进行分析。 $g(r)$ 函数是 $K(r)$ 函数的衍生, Ripley's $K(r)$ 函数是以研究区内任意一点为圆心、 r 为半径的圆内期望点数与样方点数密度的比值,而 $g(r)$ 函数是基于对所有定位的成对个体之间距离的格局分析,以任意一点为圆心、 r 为半径,指定一定宽度的圆环区域内的点的数量来进行空间点格局分析,消除了 $K(r)$ 函数在大尺度上产生的累积效应(Ripley, 1976; Thorsten et al, 2007; 祝燕和马克平, 2010)。

采用单变量 $g(r)$ 函数和双变量 $g_{12}(r)$ 函数分别分析整个水杉原生种群、不同龄级的空间分布格局和不同龄级之间的空间关联性。点格局分析中采用的圆环宽度为1 m,通过199次Monte Carlo随机模拟,分别利用模拟的最大值和最小值生成上下两条包迹线,计算99%的置信区间(Wiegand et al, 2006, 2009),最大距离尺度取5,000 m,大致为较短边长的1/4,其中单变量 $g(r)$ 函数和双变量 $g_{12}(r)$ 函数计算公式如下:

$$g(r) = (2\pi r)^{-1} dK(r) / dr \quad (1)$$

$$g_{12}(r) = (2\pi r)^{-1} dK_{12}(r) / dr \quad (2)$$

式中: r 为空间尺度的距离。当 $g(r)$ 值处于两条包迹线之上,则种群为聚集分布;处于两条包迹线之间,则种群为随机分布;处于两条包迹线之下,则种群

为均匀分布。当 $g_{12}(r)$ 值处于包迹线之上,则表现为正关联;处于包迹线之下,则表现为负关联;处于包迹线之间,则两者没有关联性(闫海冰等, 2010)。

2.4 零模型检验

在进行点格局分析时,不同的分析需要选择不同的零假设模型(null model),选取正确的零模型十分重要(梁爽等, 2014)。在本研究中单变量 $g(r)$ 函数采用完全空间随机模型(Complete Spatial Randomness, CSR)和异质泊松模型(Heterogeneous Poisson Process, HP),双变量 $g_{12}(r)$ 函数采用完全空间随机模型(CSR)和先决条件模型(Antecedent Condition, AC)。其中完全空间随机模型(CSR)假设样区内的每个点在任何位置上出现的几率都是等同的且相互独立的,其分布不受任何生物或非生物的影响;异质泊松模型(HP)依据密度函数 $\lambda(x, y)$ 界定个体的分布,可以排除大尺度环境异质性的影响,采用高斯核函数(Diggle, 2003)进行密度估计,选取标准差 $\sigma = 1,500$ m消除大尺度上环境异质对空间格局的影响;先决条件模型(AC)在生成双变量 $g_{12}(r)$ 函数的包迹线时,假设对照个体的位置不变,案例中的个体随机分布。

文中数据的处理与分析使用R 3.4.1软件中的spatstat包完成,制图使用Origin 2018软件完成。

3 结果

3.1 种群生存现状

调查结果显示,分布于湖北利川境内的5,663株水杉原生个体,已有33株死亡,现存活个体数量为5,630株,其中40株濒临死亡,465株处于衰弱状态。有一些个体呈现不同的个体特征和生长状况,其中濒临死亡的个体主要表现出以下特征:雷击、断梢、树木干枯或腐烂、基部空心、树皮损害、人为剔枝等。根据统计发现(表1),虫害和断梢是最常见的现象,分别占种群所有个体的3.8%和4.8%,调查中有91株水杉曾被雷击,其中75株个体生长势呈现衰弱或濒死状态,而且个体断梢的原因大部分也是雷击所致,可见对水杉原生种群的生存最致命的风险是雷击。

3.2 种群结构分析

3.2.1 径级结构

水杉原生种群DBH最小为20.2 cm,平均为66.01 cm,其中水杉原生种群中,中龄树、成年树和

表1 水杉原生种群不同生长状况的个体数

Table 1 Number of individuals with different growth status of native *Metasequoia glyptostroboides* population

	濒死 Impending death	衰弱 Weakness	正常 Normal	总计 Total
断梢 Broken shoot	13	112	146	271
蚁害 Ant damage	1	40	171	212
雷击 Lightning strike	13	62	16	91
树木干枯 Dry-up of trees	10	44	16	70
根部空心 Root cavity	5	36	38	79
鸟害 Bird damage	0	15	51	66
树木分叉 Tree bifurcation	3	10	43	56
偏冠 Lopsided crown	0	16	36	52
根部腐烂 Root decay	4	25	19	50
雪压 Snow pressure	0	6	4	10
根部填埋 Root landfill	0	3	6	9
主干倾斜 Trunk tilt	3	3	3	9
火烧 Burn	1	3	0	4
树皮损害 Bark damage	4	0	1	5
人为剔枝 Artificial shaving	4	0	0	4

老龄树分别占全部个体的38.26%、58.51%和3.23%。个体数量主要集中分布在IV–VI级(图1A),分别为1,286株、1,387株和1,084株,合计占水杉原生种群的66.73%,而较小径级和较大径级的个体数量相对较少。这一结果显示,水杉原生种群个体胸径相对较大,种群具有一定的古老性,个体均相对成熟,径级结构呈纺锤型。

3.2.2 高度级结构

水杉原生种群个体平均树高为30.2 m,不同高度级个体数量呈正态分布(图1B),且多数集中在V层和VI层,分别有1,537株和2,751株,分别占水杉原生种群总体数量的27.3%和48.86%。

3.3 空间格局分析

3.3.1 水杉原生种群空间分布格局

研究区域内水杉原生种群个体空间分布情况如图2所示。基于完全空间随机模型(CSR)的分析结果显示(图3),在0–5,000 m尺度上,水杉原生种群的 $g(r)$ 值均处于包迹线之上,呈强烈的聚集分布;而基于异质泊松模型(HP),水杉原生种群在0–3,000 m尺度上呈现强烈的聚集分布,仅在3,100–3,200 m呈现随机分布,随后过渡为均匀分布。用异质泊松模型(HP)来排除1,500 m以上的环境异质效应后(图3),水杉原生种群聚集尺度缩小,反映出水杉原生种群在

图1 水杉原生种群的径级和高度级结构
Fig. 1 Diameter and height classe structure of native *Metasequoia glyptostroboides* population

图2 水杉原生种群空间分布点图
Fig. 2 Spatial distribution point of native *Metasequoia glyptostroboides* population

3,100–5,000 m尺度上受到了明显的异质生境作用。

3.3.2 不同龄级空间分布格局

基于完全空间随机模型(CSR)的分析表明(图4), 中龄树在0–3,300 m尺度上呈现为聚集分布, 随后呈现随机或均匀分布; 成年树和老龄树均在0–4,700 m尺度上呈现聚集分布, 随后过渡为均匀分布。基于异质泊松模型(HP)在排除了1,500 m以上的大尺度环境异质性的影响后, 各龄级的聚集尺度缩小, 分别在0–2,100 m、0–2,900 m和0–2,500 m出现强烈的聚集分布, 其他尺度上均呈现微弱的随机分布或均匀分布。上述结果显示水杉原生种群空间分布格局在排除生境异质性影响后发生了明显的变化, 反映出不同龄级分别在2,200–3,200 m、3,000–4,600 m和2,600–4,600 m尺度上受到了明显的异质生境作用。

图3 采用完全空间随机模型(CSR)和异质泊松模型(HP)的水杉原生种群空间分布格局。实线为 $g(r)$ 值, 虚线为99%置信区间。
Fig. 3 Spatial patterns of the native *Metasequoia glyptostroboides* population based on Complete Spatial Randomness (CSR) and Heterogeneous Poisson Process (HP) models. The solid and dashed line are $g(r)$ value and 99% confidence envelopes, respectively.

图4 采用完全空间随机模型(CSR)和异质泊松模型(HP)的不同龄级水杉原生种群空间分布格局。实线为 $g(r)$ 值, 虚线为99%置信区间。

Fig. 4 Spatial distribution pattern of different ages in the native population of *Metasequoia glyptostroboides* based on Complete Spatial Randomness (CSR) and Heterogeneous Poisson Process (HP) models. The solid and dashed lines are $g(r)$ value and 99% confidence envelopes, respectively.

3.3.3 不同龄级空间关联性分析

基于完全空间随机模型的双变量 $g_{12}(r)$ 函数分析结果表明(图5): 3个龄级在所有尺度上都表现为强烈的正相关。基于先决条件模型(AC)在排除环境异质性的分析结果表明(图5): 成年树vs.中龄树、老龄树vs.中龄树、老龄树vs.成年树两两龄级之间的空间关联性均在0–2,800 m尺度上表现为显著正关联, 其中成年树和中龄树在2,900–3,300 m尺度上表现为无明显关联性, 在 $r \geq 3,400$ m尺度上表现为显著负关联, 老龄树和中龄树、老龄树和成年树均在2,900–3,200 m尺度上表现为无明显关联性, 其他尺度呈现为显著负关联。

4 讨论

4.1 水杉原生种群的生存现状

自水杉发现至今已开展了多次调查。1983年调查发现位于湖北省利川市小河地区的水杉原生种群个体数为5,746株(王希群等, 2004a), 本研究在

2017年复查时发现现存水杉原生种群仅剩5,630株, 部分个体受到各种因素影响, 可能是导致死亡的原因。程小玲(2004)和陈绍林等(2008)研究发现, 水杉原生种群每年有1‰的个体被煤烟污染致死, 2%的个体遭受雷击和被大水侵蚀倒毁, 大部分个体受到水杉色卷蛾(*Choristoneura metasequiacola*)、黑翅土白蚁(*Odontotermes formosanus*)、蚂蚁等虫害的影响。本研究发现, 雷击对水杉造成致命的影响, 被雷击的大部分个体生长势呈现衰弱或濒死状态, 雷击也可能是导致大部分个体出现断梢、树木空心等特征的原因; 3.8%出现蚁害现象, 但对其生长势的影响较小; 较少发现煤烟危害情况, 可能是因为使用煤炭的农户减少。但是出现了新的人为因素(如树皮损害、火烧和人为剔枝), 对水杉生存产生了致命的影响, 导致个体呈现濒死状态。

4.2 水杉原生种群结构特征

种群结构可以反映种群整体生长状况, 垂直结构可反映种群个体在空间及时间上的配置状况和

图5 采用完全空间随机模型(CSR)和先决条件模型(AC)的不同龄级水杉原生种群空间关联性。实线为 $g_{12}(r)$ 值, 虚线为99%置信区间。

Fig. 5 Spatial associations of the native population of *Metasequoia glyptostroboides* based on Complete Spatial Randomness (CSR) and Antecedent Condition (AC) models. The solid and dashed lines are $g(r)$ value and 99% confidence envelopes, respectively.

立地条件等, 年龄结构决定着种群的繁殖能力, 不同的年龄组配情况反映了种群的未来发展趋势和动态(张亚芳等, 2015; 姜在民等, 2018; 王智勇等, 2018)。研究结果显示, 种群结构呈纺锤型, 说明种群自然更新不良, 符合珍稀濒危物种的种群趋于衰退的一般规律(张文辉和祖元刚, 2002; 张文辉等, 2005)。种群的垂直结构位于 $25\text{ m} \leq H < 35\text{ m}$ 层次的个体数较多, 占总数的76.16%, 可能是由于中等高度的个体采取强烈保守的生活史策略以更好地适应环境; 采用径级代替龄级, 研究发现种群在 $50\text{ cm} \leq \text{DBH} < 80\text{ cm}$ 的存活个体数最丰富, 占总数的66.73%, 可能是因为在该阶段种群相对较稳定, 对自然环境、人为干扰的应对能力和资源的获取能力更强。最小DBH为20.2 cm, 说明天然更新极差。张卜阳和张丰云(1980)和程丹丹(2007)研究发现水杉虽然是雌雄同体物种, 但是个体生长到20年左右开雌球花, 25年左右开雄球花, 而且同一年雌雄花期也不一致, 从而影响授粉, 故水杉种子多为空粒,

无胚种子所占比例较大导致发芽率仅为5%–11%, 这是天然更新能力低的原因之一。尤冬梅和马广礼(2008)发现水杉种子质量轻, 难以通过厚积的枯落物接触到土壤, 从而影响了萌发, 导致天然更新差。自然灾害以及人为干扰也导致天然更新低(林勇等, 2017)。本次实地调查发现水杉有效胚种子较少, 种子的千粒重大概为2.5–3.5 g, 当水杉林下植被和凋落物较厚时, 种子很难接触到土壤, 部分种子生长为幼苗后, 对环境要求较高, 存活率低, 导致天然更新能力较差; 受到雷击、虫害(啄木鸟、蚁害)等自然灾害严重; 人为采种、剔枝严重和修建公路导致根部被水泥浇灌等因素也导致水杉种群的生长状况不佳, 更新能力低下。可见自身的生态学特征、自然灾害和人为干扰是导致水杉原生种群濒危和更新能力低下的原因。调查过程中在利川市林业科学研究所和星斗山国家级自然保护区发现两处自然更新的幼苗, 观察到该地林下植被较少, 推测这两处幼苗天然更新的能力较强可能与地下植被

和凋落物等较少有关。这一推测有待于进一步的实验检验。

4.3 水杉原生种群空间分布格局分析

种群空间分布一般与潜在的生物和非生物过程有内在联系(李艳丽等, 2014), 种群空间分布格局通常受到很多因素的影响(李帅锋等, 2013)。在自然条件下, 生境异质性、扩散限制、生物间的相互作用、干扰等生物和非生物因素和过程被认为是影响物种在不同空间尺度上格局形成和变化的潜在生态学机制。

环境异质性被认为是在大尺度上产生植被空间分布格局的主要原因(Takyu et al, 2002; Clark et al, 2010)。本研究中, 采用不同的零模型得出水杉原生种群的空间分布和种内关系发生了一定的变化, 基于完全空间随机模型, 水杉原生种群在整个尺度上呈现聚集分布、各个龄级呈现正关联, 排除生境异质性后, 在0–3,000 m尺度上呈现聚集分布; 各个龄级之间在0–2,800 m尺度上呈现正关联, 其余尺度存在微弱的无相关或负相关, 可以推测水杉原生种群空间分布格局的形成在很大程度上受到环境异质性的影响。通过野外调查水杉种群的特有生境偏好, 主要分布在水旁、田间、屋旁、山坡、山林中(竹林、柳杉林等)、公路旁、荒地等, 也有许多个体分布于几种生境类型组成的复杂环境。总体来看分布在水旁的个体居多, 主要是因为水杉个体的根系发达, 喜光、喜土层深厚、喜湿润或有积水的地方(熊彪等, 2010), 同时, 水杉原生种群分布的面积较大(60,000 ha), 不同地区的气候、地形会存在一定的差异, 受到环境异质性的限制, 在适应水杉个体生长的范围内出现强烈的聚集分布。水杉原生种群在较大的范围都属于正关联, 不同龄级水杉原生种群的生境偏好大概一致, 这是由同一种群的个体生物学特性的相似性决定的, 体现了同一物种利用环境资源的相似性和生态位的重叠(张俊艳等, 2014)。

在小尺度上, 种群的空间分布格局表现为种子扩散限制、种内和种间竞争因素。在排除环境异质性后, 水杉原生种群整体及龄级仍呈现聚集分布, 不同龄级的聚集尺度均有所减小, 特别是成年树和老龄树, 而中龄树在排除环境异质性后, 聚集尺度变化没有成年树和老龄树明显, 这可能是由于扩散限制导致的。水杉属于球果类植物, 球果四棱状椭圆形, 种鳞木质化, 种子呈倒卵形、扁平、周围有

窄翅(张卜阳和张丰云, 1980), 球果中的种子主要靠自然脱落而脱离球果, 主要的扩散方式靠风力传播, 大部分种子会落在个体周围, 有研究发现水杉原生种群种子借风力散播的有效距离为4–8 km (李作洲等, 2003)。在调查水杉原生种群时发现, 在个体四周发现幼苗更新的范围大概15–20 m左右, 所以受到扩散限制, 距离越远种子的数量越少, 聚集尺度也变小。

种内和种间竞争也是影响种群聚集分布的一部分原因。种群呈现聚集分布格局有利于发挥群体效应, 形成适宜自身生长的环境, 增加种间竞争力, 抵御外来物种入侵, 维持种群的正常发展(韩路等, 2007)。水杉原生种群不同龄级之间在较大的范围内都属于正关联, 种群内几乎没有相互排斥的现象, 产生了正向的关系, 个体之间存在强烈的“庇护和被庇护”效应, 形成相互有利的空间环境从而抵御种间竞争, 使种群在群落中处于优势地位, 利于种群的生存和发展, 而种间竞争则需要进一步的研究。

5 结论

总的来说, 水杉原生种群个体数正逐渐减少且部分个体生存状况不良, 雷击、人为干扰等原因直接导致个体死亡或濒危; 种群更新不良, 自身的生态学特征、自然灾害和人为干扰是导致水杉种群濒危和更新能力低下的原因, 而适当的人为干预可以增强天然更新能力; 水杉原生种群主要呈现聚集分布, 各个生长阶段间呈正关联, 其原因主要是水杉原生种群特有的生境偏好以及扩散限制等。目前该种群仍然处于濒危状态, 随时有灭绝的危险。为了加强对水杉原生种群野生植物的就地保护和种群复壮, 提出以下保护措施: (1)为个体较高的孤立木安置避雷针, 避免雷击导致的死亡; (2)加强保护, 减少人为干扰; (3)针对自然更新不良的现状, 适当去除林下灌丛, 使种子能够着生于土壤, 提高野外的更新能力; (4)加强基础研究, 寻找其生长限制因子、最适生境等, 为其创造更有利的生存环境, 为水杉原生种群的就地保护、种苗繁育和野外回归等提供参考。

参考文献

Beckmann S, Geiger H (1968) Inhaltsstoffe von *Metasequoia glyptostroboides*—II: Flavon- und flavonolglykoside.

- Phytochemistry, 7, 1667–1671.
- Chen S, Ai XR, Yao L, Lin Y, Huang W (2017) Niche of tree layer dominant population in the original *Metasequoia glyptostroboides* mother trees communities. Journal of Green Science and Technology, (8), 4–6. (in Chinese with English abstract) [陈斯, 艾训儒, 姚兰, 林勇, 黄伟 (2017) 水杉原生母树群落乔木层优势种生态位. 绿色科技, (8), 4–6.]
- Chen SL, Chen SM, Yu ZW, Du Y, Sun YY (2008) Current status and measures for the mother tree protection of *Metasequoia glyptostroboides* in Xingdou Mountain Nature Reserve. Forest Inventory and Planning, 33(4), 72–75. (in Chinese with English abstract) [陈绍林, 陈世明, 余致武, 杜勇, 孙云逸 (2008) 星斗山自然保护区水杉母树的生长状况及保护策略. 林业调查规划, 33(4), 72–75.]
- Cheng DD, Ge JW, Lai XL, Liu XQ, Fan SH (2007) Status and conservation strategy of native population of *Metasequoia glyptostroboides*. Environmental Science & Technology, 30(5), 48–50. (in Chinese with English abstract) [程丹丹, 葛继稳, 赖旭龙, 刘宪群, 范深厚 (2007) 原生水杉种群现状及其保护对策. 环境科学与技术, 30(5), 48–50.]
- Cheng XL (2004) Study on the protection of primary population of *Metasequoia glyptostroboides* in Lichuan, Hubei Province. Forest Investigation Design, (2), 19–21. (in Chinese with English abstract) [程小玲 (2004) 湖北利川水杉原生种群保护的研究. 林业勘查设计, (2), 19–21.]
- Clark DB, Clark DA, Read JM (2010) Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. Journal of Ecology, 86, 101–112.
- Condit R, Ashton PS, Baker P, Bunyavejchewin S, Gunatilleke S, Gunatilleke N, Hubbell SP, Foster RB, Itoh A, Lafrankie, JV (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. Science, 288, 1414–1418.
- Diggle PJ (2003) Statistical Analysis of Spatial Point Patterns, (Vol. 47), 2nd edn. Hodder Education Publishers, London.
- Gong WH, Xia M (2015) Effects of different media and different growth regulators on cutting roots of *Metasequoia glyptostroboides*. Heilongjiang Agricultural Sciences, (5), 58–60. (in Chinese with English abstract) [龚维红, 夏猛 (2015) 不同基质和不同生长调节剂对金叶水杉扦插生根的影响. 黑龙江农业科学, (5), 58–60.]
- Gong ZW, Gu L, Kang XG, Yang H, Zhao HY (2010) Spatial pattern of forests during secondary succession in Changbai Mountain, northeastern China. Journal of Beijing Forestry University, 32(2), 92–99. (in Chinese with English abstract) [龚直文, 顾丽, 亢新刚, 杨华, 赵浩彦 (2010) 长白山森林次生演替过程中林木空间格局研究. 北京林业大学学报, 32(2), 92–99.]
- Guo QJ, Wang ZM, Deng ZZ (2018) Influences of different sodium selenite concentrations on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. Guihaia, 38, 1319–1325. (in Chinese with English abstract) [郭秋菊, 王志鸣, 邓楨珍 (2018) 不同浓度亚硒酸钠溶液对水杉种子萌发的影响. 广西植物, 38, 1319–1325.]
- Han L, Wang HZ, Peng J, Mo ZX (2007) Spatial distribution patterns and dynamics of major population in *Populus euphratica* forest in upper reaches of Tarim River. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 27, 1668–1673. (in Chinese with English abstract) [韩路, 王海珍, 彭杰, 莫治新 (2007) 塔里木河上游天然胡杨林种群空间分布格局与动态研究. 西北植物学报, 27, 1668–1673.]
- Hou XY, Han JX (1997) Simulation analysis of spatial patterns of main species in the Korean-pine broadleaved forest in Changbai Mountain. Acta Phytocologica Sinica, 21, 242–249. (in Chinese with English abstract) [侯向阳, 韩进轩 (1997) 长白山红松林主要树种空间格局的模拟分析. 植物生态学报, 21, 242–249.]
- IUCN (1997) Guidelines for the Convention on Biological Diversity. Science Press, Beijing. (in Chinese) [IUCN (1997) 生物多样性公约性指南. 科学出版社, 北京.]
- Jiang YH, Shen WH, Tan CQ, Xiang WH, Peng YH, Pan GB (2016) The population structure and dynamics analysis and protection strategy of *Vatica guangxiensis* extremely small population. Ecological Science, 35(6), 67–72. (in Chinese with English abstract) [蒋迎红, 申文辉, 谭长强, 项文化, 彭玉华, 潘光波 (2016) 极小种群广西青梅种群结构、动态分析及保护策略. 生态科学, 35(6), 67–72.]
- Jiang ZM, He ZS, Su H, Zhao H, Cai J (2018) Population structure and dynamic characteristics of endangered *Syringa pinnatifolia* Hemsl. Acta Ecologica Sinica, 38, 2471–2480. (in Chinese with English abstract) [姜在民, 和子森, 宿昊, 赵涵, 蔡靖 (2018) 濒危植物羽叶丁香种群结构与动态特征. 生态学报, 38, 2471–2480.]
- Jin X, Zhang QD, Xu Q, Ji Y, Bi RC (2018) Population distribution patterns and interspecific spatial associations of *Acanthopanax senticosus* populations in Lingkong Mountain, Shanxi Province, China. Plant Science Journal, 36, 327–335. (in Chinese with English abstract) [金鑫, 张钦弟, 许强, 吉颖, 毕润成 (2018) 山西灵空山刺五加种群空间分布格局及种间空间关联性. 植物科学学报, 36, 327–335.]
- Kubota Y, Kubo H, Shimatani K (2007) Spatial pattern dynamics over 10 years in a conifer/broadleaved forest, northern Japan. Plant Ecology, 190, 143–157.
- Li SF, Liu WD, Su JR, Lang XD, Zhang ZJ (2013) Age structure and spatial distribution patterns of *Taxus yunnanensis* population in Lanping County, Yunnan Province. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 33, 792–799. (in Chinese with English abstract) [李帅锋, 刘万德, 苏建荣, 郎学东, 张志钧 (2013) 云南兰坪云南红豆杉种群年龄结构与空间分布格局分析. 西北植物学报, 33, 792–799.]
- Li YL, Yang H, Kang XG, Wang Y, Yue G, Shen L (2014) Spatial heterogeneity of natural regeneration in a spruce-fir mixed broadleaf-conifer forest in Changbai Mountains. Chinese Journal of Applied Ecology, 25, 311–317. (in Chinese with English abstract) [李艳丽, 杨华, 亢新刚, 王妍, 岳刚, 沈林 (2014) 长白山云冷杉针阔混交林天然更新

空间分布格局及其异质性. 应用生态学报, 25, 311–317.]

- Li ZZ, Gong JJ, Wang Y, Huang HW (2003) Spatial structure of AFLP genetic diversity of remnant populations of *Metasequoia glyptostroboides* (Taxodiaceae). Biodiversity Science, 11, 265–275. (in Chinese with English abstract) [李作洲, 龚俊杰, 王瑛, 黄宏文 (2003) 水杉子遗居群AFLP遗传变异的空间分布. 生物多样性, 11, 265–275.]
- Liang S, Xu H, Lin JY, Li YD, Lin MX (2014) Spatial distribution pattern of the dominant species *Girardinia subaequalis* in tropical montane rainforest of Jianfengling, Hainan Island, China. Acta Phytocologica Sinica, 38, 1273–1282. (in Chinese with English abstract) [梁爽, 许涵, 林家怡, 李意德, 林明献 (2014) 尖峰岭热带山地雨林优势树种白颜树空间分布格局. 植物生态学报, 38, 1273–1282.]
- Lin Y, Ai XR, Yao L, Guo QJ, Zhang MX, Chen J (2017) Population structure and dynamics of *Metasequoia glyptostroboides* parent trees. Chinese Journal of Ecology, 36, 1531–1538. (in Chinese with English abstract) [林勇, 艾训儒, 姚兰, 郭秋菊, 张敏霞, 陈俊 (2017) 水杉原生母树种群结构与动态. 生态学杂志, 36, 1531–1538.]
- Liu XH (2019) Analysis on long non-coding RNAs in *Metasequoia glyptostroboides*. Molecular Plant Breeding, 3, 853–857. (in Chinese with English abstract) [刘小红 (2019) 水杉长链非编码RNA分析. 分子植物育种, 3, 853–857.]
- Ma JS (2003) Notes on the discovery of *Metasequoia glyptostroboides*: A review of 60 years. Plants, (3), 37–40. (in Chinese) [马金双 (2003) 水杉发现大事记——六十年的回顾. 植物杂志, (3), 37–40.]
- Ma LY, Wang XQ, Guo BX (2006) Progress on introduction and *ex-situ* conservation on *Metasequoia glyptostroboides* in the world. Guihaia, 26, 235–241. (in Chinese with English abstract) [马履一, 王希群, 郭保香 (2006) 水杉引种及迁地保护进展. 广西植物, 26, 235–241.]
- Ripley BD (1976) The second-order analysis of stationary point processes. Journal of Applied Probability, 13, 255–266.
- Su ZY, Wu DR, Chen BG (2000) Structure and spatial pattern dynamics of dominant populations in a natural forest in North Guangdong Province. Chinese Journal of Applied Ecology, 11, 337–341. (in Chinese with English abstract) [苏志尧, 吴大荣, 陈北光 (2000) 粤北天然林优势种群结构与空间格局动态. 应用生态学报, 11, 337–341.]
- Takyu M, Aiba SI, Kitayama K (2002) Effects of topography on tropical lower montane forests under different geological conditions on Mount Kinabalu, Borneo. Plant Ecology, 159, 35–49.
- Thorsten W, Savitri G, Nimal G, Toshinori O (2007) Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering. Ecology, 88, 3088–3102.
- Velázquez E, Martinez I, Getzin S, Moloney KA, Wiegand T (2016) An evaluation of the state of spatial point pattern analysis in ecology. Ecography, 39, 1042–1055.
- Wang ST, Wu H, Liu MT, Zhang JX, Liu JM, Meng HJ, Xu YZ, Qiao XJ, Wei XZ, Lu ZJ, Jiang MX (2018) Community structure and dynamics of a remnant forest dominated by a plant species with extremely small population (*Sinojackia huangmeiensis*) in Central China. Biodiversity Science, 26, 749–759. (in Chinese with English abstract) [王世彤, 吴浩, 刘梦婷, 张佳鑫, 刘检明, 孟红杰, 徐耀粘, 乔秀娟, 魏新增, 卢志军, 江明喜 (2018) 极小种群野生植物黄梅秤锤树群落结构与动态. 生物多样性, 26, 749–759.]
- Wang XQ, Ma LY, Guo BX (2004a) A systematic study on the discovery course of *Metasequoia glyptostroboides* Hu & Cheng. Journal of Beijing Forestry University (Social Sciences), 3(1), 22–28. (in Chinese with English abstract) [王希群, 马履一, 郭保香 (2004a) 水杉发现过程的系统研究. 北京林业大学学报(社会科学版), 3(1), 22–28.]
- Wang XQ, Ma LY, Guo BX, Ge JW, Fan SH (2004b) The conservation of *Metasequoia glyptostroboides* and its current problems in China. Biodiversity Science, 12, 377–385. (in Chinese with English abstract) [王希群, 马履一, 郭保香, 葛继稳, 范深厚 (2004b) 水杉的保护历程和存在的问题. 生物多样性, 12, 377–385.]
- Wang ZY, Dong XB, Zhang T, Qu HF, Ma XB, Guan HW, Ruan JF (2018) Forest structure characteristics of *Larix* natural secondary forest in Daxing'an Mountains. Journal of Northeast Forestry University, 46(4), 6–11, 28. (in Chinese with English abstract) [王智勇, 董希斌, 张甜, 曲杭峰, 马晓波, 管惠文, 阮加甫 (2018) 大兴安岭落叶松天然次生林林分结构特征. 东北林业大学学报, 46(4), 6–11, 28.]
- Wiegand T, Kissling W, Cipriotti PM (2006) Extending point pattern analysis for objects of finite size and irregular shape. Journal of Ecology, 94, 825–837.
- Wiegand T, Martínez I, Huth A (2009) Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns. The American Naturalist, 174, E106–E140.
- Xi EWT (2003) Concise Plant Population Biology. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [西尔维唐 (2003) 简明植物种群生物学, 高等教育出版社, 北京.]
- Xiao SL, Fu MY, Yang K, Chen XH (2019) Population structure and quantitative dynamics of an extremely small population, *Michelia wilsonii*. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 39, 1279–1288. (in Chinese with English abstract) [肖书礼, 付梦媛, 杨科, 陈小红 (2019) 极小种群野生植物峨眉含笑种群结构与数量动态. 西北植物学报, 39, 1279–1288.]
- Xiong B, Ai XR, Wang BQ, Yi YM, Yao L, Fan SH (2010) Study on the population of the primary *Metasequoia glyptostroboides* mother trees. Journal of Hubei Minzu University (Natural Science Edition), 28, 282–285. (in Chinese with English abstract) [熊彪, 艾训儒, 王柏泉, 易咏梅, 姚兰, 范深厚 (2010) 水杉原生母树种群研究. 湖北民族学院学报(自然科学版), 28, 282–285.]
- Xu H, Liu YH (2018) Relationship between diameter class structure and intraspecific and interspecific competitions of precious and endangering plant *Acer catalpifolium*. Acta

- Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 38, 1160–1170. (in Chinese with English abstract) [许恒, 刘艳红 (2018) 珍稀濒危植物樟叶槭种群级结构与种内种间竞争关系. 西北植物学报, 38, 1160–1170.]
- Yan HB, Han YZ, Yang XQ, Wang LY, Xiang XY (2010) Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary mountain forest communities of Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 2311–2321. (in Chinese with English abstract) [闫海冰, 韩有志, 杨秀清, 王丽艳, 项小英 (2010) 华北山地典型天然次生林群落的树种空间分布格局及其关联性. 生态学报, 30, 2311–2321.]
- Yon Q, Yu YW, Gao Y, Ding QQ, Xue D, Zhang QQ (2013) Composition of volatile organic compounds in *Metasequoia glyptostroboides*, *Taxodium ascendens* and *Taxodium distichum*. *Journal of Northeast Forestry University*, 41(6), 23–26. (in Chinese with English abstract) [殷倩, 俞益武, 高岩, 丁倩倩, 薛丹, 张倩倩 (2013) 3种杉科植物挥发性有机化合物成分. 东北林业大学学报, 41(6), 23–26.]
- You DM, Ma GL (2008) Effects of different litter layer depth on seed germination of *Metasequoia glyptostroboides*. *Journal of Nanyang Normal University*, 7(6), 51–53. (in Chinese with English abstract) [尤冬梅, 马广礼 (2008) 水杉枯落物对其种子萌发的影响初探. 南阳师范学院学报, 7(6), 51–53.]
- Yu DX, Du F, Shi M, Yang C, Dai J (2018) Community characteristics and population structure of *Ferrocalamus strictus*, a rare species in Mojiang, Yunnan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 938–945. (in Chinese with English abstract) [喻丁香, 杜凡, 石明, 杨聪, 代俊 (2018) 云南墨江极小种群物种铁竹的种群结构与群落特征. 植物生态学报, 42, 938–945.]
- Zhang BY, Zhang FY (1980) A preliminary study on the flowering and fruiting development of *Metasequoia glyptostroboides*. *Hubei Forestry Science and Technology*, (4), 6–10, 64. (in Chinese) [张卜阳, 张丰云 (1980) 水杉开花结实发育过程的初步研究. 湖北林业科技, (4), 6–10, 64.]
- Zhang JY, Cheng KW, Zang RG (2014) The spatial distribution patterns and associations of the principal trees and shrubs in a natural tropical coniferous forest on Hainan Island, China. *Biodiversity Science*, 22, 129–140. (in Chinese with English abstract) [张俊艳, 成克武, 臧润国 (2014) 海南岛热带天然针叶林主要树种的空间格局及关联性. 生物多样性, 22, 129–140.]
- Zhang WH, Xu XB, Zhou JY, Xie ZQ (2005) Population dynamics of endangered plant species *Abies chensiensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16, 1799–1804. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 许晓波, 周建云, 谢宗强 (2005) 濒危植物秦岭冷杉种群数量动态. 应用生态学报, 16, 1799–1804.]
- Zhang WH, Zu YG (2002) Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1512–1520. (in Chinese with English abstract) [张文辉, 祖元刚 (2002) 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. 生态学报, 22, 1512–1520.]
- Zhang YF, Li DW, Wang M, Liu P (2015) Population structure and dynamics of *Juniperus rigida* in different regions of Loess Plateau. *Scientia Silvae Sinicae*, 51(2), 1–10. (in Chinese with English abstract) [张亚芳, 李登武, 王梅, 刘盼 (2015) 黄土高原不同地区杜松种群结构与动态. 林业科学, 51(2), 1–10.]
- Zhang YS, Liu XH (2019) Analysis on SSR sequences based on full-length transcriptome sequencing in *Metasequoia glyptostroboides*. *Molecular Plant Breeding*, 23, 7817–7821. (in Chinese with English abstract) [张咏祀, 刘小红 (2019) 基于全长转录组测序的水杉SSR序列分析. 分子植物育种, 23, 7817–7821.]
- Zhu Y, Ma KP (2010) Point pattern analysis and its application in the study of plant spatial distribution pattern. In: *Proceedings of National Symposium on the Conservation and Sustainable Use of Biodiversity*, pp. 319–331. China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese) [祝燕, 马克平 (2010) 点格局分析及其在植物空间分布格局研究中的应用. 见: 全国生物多样性保护与持续利用研讨会论文集, 319–331页. 气象出版社, 北京.]

(责任编辑: 臧润国 责任编辑: 时意专)